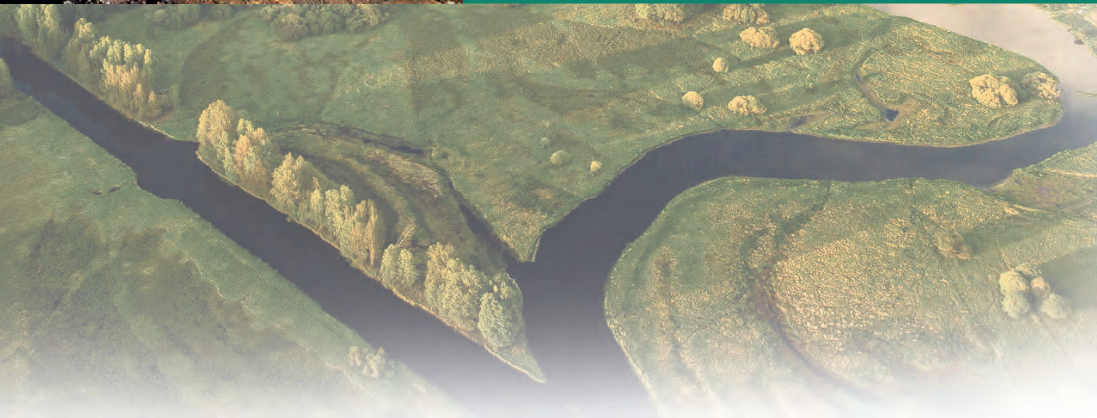




Miloslav Šimek a kolektiv

Živá zdravá půda



VÝZKUMNÝ PROGRAM

ZÁCHRANA A OBNOVA KRAJINY

Obsah

Úvod ————— 2

1 Kdo v půdě žije? ————— 4

2 Půdní prokaryota ————— 25

3 Fototrofní mikroorganismy a houby ————— 44

4 Půdní mikrofauna a mezofauna ————— 61

5 Půdní makro- a megafauna ————— 79

6 Jak organismy v půdě fungují ————— 100

7 Prostorová, časová a funkční organizace půdy ————— 125

8 Interakce půdních organismů a rostlin ————— 148

9 Cyklus uhlíku a půdní organická hmota ————— 171

10 Minerální živiny ————— 196

Literatura ————— 218

Poděkování ————— 222

Hlavní autor ————— 223

Příloha ————— 224

Úvod

Půda je garantem života na Zemi. Bez půdy by nebylo možné zajistit výrobu potřebného množství potravin pro rostoucí lidskou populaci, zdravá půda spoluvytváří zdravé prostředí pro život. Pěstování plodin a ve značné míře i chov hospodářských zvířat jsou závislé na dostatku kvalitní půdy. S půdou je ovšem také nutné náležitě hospodařit, aby poskytovala požadovanou úrodu a zůstala součástí národního bohatství. A aby krajina, kterou můžeme nazývat zemědělskou nebo kulturní krajinou, byla člověku příjemná a užitečná a podporovala jeho potřeby i potřeby všeho života. Neboť půda je vždy součástí krajiny a s tím také roste význam hospodaření a nakládání s půdou, protože se zároveň udržuje, kultivuje nebo ničí krajina – podle způsobů a metod tohoto nakládání. A proč klademe důraz na „živou“ půdu, na půdní organismy a biologické procesy v půdě? Protože jsou základem zdravé a fungující půdy. Pokud je půda zdravá a žije, plní dobře své funkce a můžeme od ní mnoho očekávat a žádat, například přiměřeně vysoké výnosy plodin, zadržování dostatečného množství vody, zneškodnění mnoha polutantů apod. – a to dlouhodobě, což je také velmi důležité! Pokud půda není zdravá, můžeme se pokusit jí pomoci nebo ji také můžeme ještě nějaký čas dále drancovat a posléze se dočkáme nutného výsledku: mrtvého substrátu, který nikoho neuživí, plodinám neposkytne potřebné podmínky, vodu nezachytí a nezadrží a nebude plnit ani další požadované funkce. Aby se tak nestalo, je třeba o půdu pečovat a starat se a k tomu jsou také důležité informace.

Po dlouhou dobu byla nabídka českých knižních titulů k problematice půdy značně omezená. Až v posledních asi 6–8 letech se tento dluh podařilo vyrovnat a vyšlo několik knih pojednávajících o rozmanitých aspektech půdy a jejího využívání. Snad k tomu svým dílem přispěly i naše knihy (viz seznam literatury, Šimek, M. a kol., 2019, Šimek, M. a kol., 2021) zdůrazňující význam půdních organismů a biologických procesů v půdě. Jim předcházela mnohem skromnější brožura *Živá půda* (Šimek, M., Elhottová, D., Pižl, V., 2015) vydaná díky programu Strategie AV21 Rozmanitost života a zdraví ekosystémů. Knižky i brožura jsou ale již dávno rozebrané.

Na podzim roku 2019 vznikl záměr připravit stručnější verzi knihy o živé půdě, která by mohla být publikovaná v několika článcích v časopise *Živa*. Tím by se dostala aktuální problematika biologie, ekologie a ochrany půdy k tisícům čtenářů časopisu, kteří neměli možnost koupit si původní knihu. Již v prvním čísle následujícího roku tak vyšel první díl série článků s názvem *Živá půda* (Šimek, M. a kol.). Dílů bylo nakonec celkem deset a autorsky se na nich podílelo dvacet odborníků, částečně totožných s autory knihy, ale částečně se podařilo zapojit i další odborníky. Tento soubor deseti článků představuje poměrně komplexní úvod do problematiky půdní biologie a ekologie půdy na současné úrovni poznání. Pochopitelně i v tomto případě byli autoři omezeni možným rozsahem jednotlivých dílů, a tak mnohé zůstalo nezmíněno a nevysvětleno. Přesto se snad podařilo sepsat odborný a zároveň čtivý a přístupný text,

kteřý dává zájemcům možnost nahlédnout do života v půdě a pochopit jeho rozmanitost i složitost vazeb, jež půdní organismy mají nejen mezi sebou, ale i s rostlinami a abiotickými složkami půdy.

Problematika života v půdě si tak několika různými formami našla cestu ke čtenářům. Jenže knihy jsou rozebrány a s dotiskem se zatím nepočítá, články v časopise *Živa* nejsou nadále přístupné širšímu okruhu zájemců a původní brožura *Živá půda* zmíněná výše je přece jen dosti stručná. Nezastarala ve smyslu faktickém, ale trochu se již přežila. Za této situace se nabídl řešení: využít texty z časopisu *Živa*, které mj. prošly náročnou a kvalitní redakční přípravou, a vydat je formou nové brožury v edici Strategie AV21, samozřejmě s laskavým souhlasem a velkou pomocí redakce *Živy*. Pro tento účel jsme zvolili upravený název nové brožury *Živá zdravá půda*; jednak proto, aby se brožury nepletly, ale také proto, že chceme upozornit i na další aspekt: půda je nejen živá (ve smyslu, že v ní žije nepřeberně organismů a právě díky nim se neživý původní substrát může stát skutečnou půdou), ale že také pouze živá půda je „zdravá“, plní své funkce a poskytuje své ekosystémové služby – pro blaho člověka. Předkládáme tedy čtenářům tuto brožuru (rozsahem ovšem spíše knížku) s přáním, aby v ní našli základní informační zdroj o půdě a o životě v půdě. Formou brožury se mohou tyto informace dostat k mnoha dalším čtenářům a zájemcům o půdu.

Publikace *Živá zdravá půda* je rozdělena do 10 odborných kapitol, které kopírují původní uspořádání do deseti článků v časopise *Živa*. U každé kapitoly jsou uvedeni její autoři, respektive autoři původních článků, jejichž text se věcně nezměnil, doznal pouze dílčích a většinou jen formálních úprav. Jako první je vždy uveden hlavní autor dané kapitoly, za nímž následují v abecedním pořadí spoluautoři. Všichni měli velkou snahu zjednodušit a zestručnit současné znalosti o jednotlivých aspektech půdní biologie a ekologie a tak je zpřístupnit co největšímu okruhu čtenářů, aniž by přitom příliš utrpěla odborná stránka. Text by měl být srozumitelný všem čtenářům se středoškolským vzděláním a se zájmem o půdu a přírodu. Pro ně i pro ostatní může být přínosný i tím, že je doplněn o řadu fotografií a schémat, které přibližují daná témata. Čtenáře může také motivovat k dalšímu studiu problematiky, která je ve skutečnosti mnohem složitější, než mohla popsat tato brožura.

1 Kdo v půdě žije?

Miloslav Šimek, Dana Elhottová, Jiří Schlaghamerský, Karel Tajovský, Ivan Hadrián Tuf

První kapitola shrnuje základní informace o bohatosti života v půdě a rozmanitosti společenstev půdních organismů. V půdě žije obrovské množství organismů, z nichž ovšem většina zůstává našemu zraku skryta kvůli svým nepatrným rozměrům. Abundance (početnost jedinců určitého druhu nebo taxonomické skupiny), diverzita (druhovná rozmanitost společenstva) a biomasa (hmotnost) půdních organismů v jednotce hmotnosti nebo objemu půdy či v přepočtu na plochu povrchu půdy jsou obecně velké, i když v mladých a vyvíjejících se půdách nebo v půdách degradovaných mohou být silně redukovány. Každá půda je tvořena pevnou, kapalnou a plynnou fází. Pevná fáze zahrnuje minerální a organický podíl. Většina objemu či hmotnosti půdy připadá ve velké většině půd na minerální podíl, zatímco organické látky tvoří malou část pevné fáze. Živou část organické hmoty v půdě představují půdní organismy



Obř. 1 Skrytá bohatost života v půdním prostředí se odhalí až při rozbořech a analýzách. Na snímku je část půdních živočichů získaných extrakcí z půl litru svrchní vrstvy luční půdy. Velká většina z nich není pouhým okem vidět, stejně jako nevidíme biliony buněk půdních mikroorganismů nebo kilometry vláken půdních hub (foto V. Šustr)

a podzemní orgány rostlin. Obvykle na ně připadá kolem tisíciný hmotnosti půdy, ale jejich význam je pro každou půdu obrovský a nezastupitelný, bez půdních organismů nemůže existovat fungující půda.

Půdní organismy a půdní prostředí

Půdní prostředí tvoří minerální látky (typicky v hlinité půdě ve stavu příznivém pro růst rostlin kolem 45 objemových procent), organické látky (2–5 %), půdní voda (20 až 30 %) a půdní vzduch (20–30 %). Poměrné zastoupení vody a vzduchu je ve skutečnosti proměnlivé, nicméně zásadně ovlivňuje půdní procesy a organismy. Velká časová proměnlivost související s dynamickým charakterem půdních procesů a prostorová heterogenita půdního prostředí často komplikují jak studium půdy, tak interpretaci zjištěných výsledků. Co to znamená? Žádná půda není homogenní v celém svém objemu. Když prohlédneme půdní profil, vidíme různé vrstvy, které se liší barvou, strukturou, velikostí částic, vlhkostí a mnoha dalšími, na pohled nezjistitelnými vlastnostmi. Půdní vrstvy mohou být jasně odlišitelné nebo méně zřetelně přecházejí jedna do druhé. Jejich uspořádání do horizontů tvořících půdní profil a jejich charakteristiky jsou základem většiny klasifikačních systémů půd. Stejně jako jiné vlastnosti také obsah organické hmoty je v jednotlivých půdních horizontech různý. V lesních půdách bývá nejvíce organické hmoty přítomno v horizontu (nebo v několika vrstvách) nejbližší povrchu půdy. Naproti tomu v zemědělských půdách, zvláště v orných, které jsou pravidelně kultivovány a jejichž povrchová vrstva je do hloubky až několika desítek centimetrů opakovaně promíchávána, nejsou tyto horizonty vyvinuty a obsah organické hmoty může být poměrně homogenní v celé obdělávané vrstvě. V takovém případě hovoříme o orničním horizontu. Až na výjimky je ale i v těchto půdách obsah organické hmoty v hlubších vrstvách nižší. V takzvaných organických půdách je půdní organické hmoty celkově mnohem více než ve většině ostatních typů, které nazýváme minerální půdy. Organické půdy, uváděné v českém klasifikačním systému jako organozemě nebo v mezinárodních systémech jako histosoly, jsou charakteristické organickým (rašelinným) horizontem s mocností několika desítek centimetrů i více.

Půdní organická hmota v širším významu zahrnuje kořeny a jiné podzemní orgány rostlin, živé půdní organismy a nejrůznější organické látky přítomné v půdě a na jejím povrchu. V užším smyslu se do ní zahrnují pouze neživé organické látky včetně těch, které označujeme jako humusové. Odkud pochází půdní organická hmota? Hlavním zdrojem jsou autotrofní organismy vytvářející organické látky z anorganických sloučenin s využitím světelné energie (fotoautotrofní rostliny, řasy, sinice a některé další bakterie) nebo chemické energie (chemoautotrofní mikroorganismy, tedy některé bakterie a archea). Autotrofní organismy nemusejí přijímat organické látky, ale naopak je svým metabolismem vytvářejí a poskytují potravu organismům



Obr. 2 Půda je integrální součástí (nejen) středoevropské krajiny. Potřebujeme ji pro produkci potravin, krmiv, vláken a dalších produktů. Má nezastupitelnou úlohu v hospodaření krajiny s vodou a přímo i nepřímo plní řadu dalších funkcí (foto M. Šimek)

heterotrofním. Ve většině půd mají jako zdroj organických látek největší význam rostliny, a to již za svého života (opad, kořenové exsudáty), a poté i jejich odumřelá těla. Další organické látky v půdě představují „uhlí“ a saze jako produkty hoření organické hmoty. Vzhledem ke své tmavé barvě se také nazývají černý uhlík (black carbon). Tyto látky mohou být v půdě primárním zdrojem (dostávají se do půdy odjinud i z velmi vzdálených lokalit přenosem atmosférou) nebo sekundárním zdrojem po místních požárech. V některých ekosystémech, kde jsou požáry víceméně pravidelné a časté, může černý uhlík tvořit až 60 procent organického uhlíku v půdě. Dalším zdrojem uhlíkatých látek je atmosféra, z níž mohou i stopová množství organických sloučenin „vychytávat“ heterotrofní mikroorganismy (některé bakterie a zejména houby). Tento zdroj může být významný například na živinově chudých substrátech v iniciačních fázích vzniku a vývoje půdy. Depozice organických sloučenin představují malý, ale pravidelný zdroj v mnoha ekosystémech, navíc díky přenosu atmosférou nejen v průmyslových oblastech se znečištěným ovzduším. Nepravidelným zdrojem

organických látek v dané půdě se mohou stát splachy z okolí a záplavy, případně závlahová voda.

Všechny autotrofní i heterotrofní organismy posléze odumírají. Odumřelá biomasa (nekromasa) půdních i jiných organismů, jejichž mrtvá těla se dostanou na povrch či do půdy, a dále organické látky vylučované ještě za jejich života (extracelulární enzymy a jiné látky mikroorganismů a rostlin, kořenové exsudáty, výkaly živočichů apod.) jsou v půdě rozkládány. Procesu se účastní i řada půdních živočichů, kteří mají velký význam zejména v počátečních fázích rozmělnění a dezintegrace organických materiálů, ale v zásadě jde o mikrobiální procesy. V rozkladných procesech se část organických látek mineralizuje na jednoduché anorganické sloučeniny, část zůstává v různém stupni rozkladu a přeměn a může v půdě přetrvávat i značně dlouho a část je využita při syntéze nových – humusových – látek.

Bohatost a rozmanitost života v půdě

Půdní organismy souhrnně nazýváme edafon. Tradičně se dělí na fytoedafon (také mikroflóru – bakterie, archea, houby a řasy) a zooedafon (zahrnoval všechny živočichy a prvoky žijící v půdě). Užívání těchto termínů je na ústupu (v anglicky psané literatuře se obvykle setkáme s označením soil organisms), zejména se přestaly používat v půdní mikrobiologii. Půdní zoologie ale stále pracuje s kategorií zooedafon, kterou rozděluje na různé podskupiny, jak je uvedeno dále v textu. K edafonu se neřadí rostliny (ani jejich kořeny, jiné orgány, plody nebo semena v půdě), ačkoli jejich život s půdou těsně souvisí, a je otázkou, zda k němu lze počítat viry, virusoidy, viroidy nebo priony. Některé druhy zooedafonu žijí v půdě trvale, zatímco jiné půdu vyhledávají pouze k určitým účelům nebo v ní žijí jen po část života či vývojového cyklu. Z tohoto hlediska můžeme definovat následující skupiny půdních živočichů:

- **permanentní (stálá) fauna** žijící v půdě během celého životního cyklu; můžeme je považovat za pravé půdní živočichy (hlístice, řada chvostokoků a roztočů, někteří brouci, roupice, žížaly, podzemní savci aj.);
- **periodická fauna**: živočichové, kteří prodělávají vývoj v půdě, v dospělosti ji opouštějí a zase se do ní příležitostně vrací (např. škvoři, drabčíkovití brouci);
- **temporární (dočasná) fauna**: živočichové žijící v půdě jenom ve stadiu vajíček a larev, v dospělosti mimo ni (např. někteří brouci a dvoukřídlí, atmobiontní chvostokoci, někteří roztoči);
- **tranzitorní (tranzientní) fauna**: živočichové ukrývající v půdě neaktivní stadia (vajíčka, kukly) nebo zde zimující (např. motýli a některé další skupiny hmyzu, někteří obratlovci, mnozí měkkýši).

Podle stratifikace, výskytu směrem od povrchu do hlubších vrstev půdy, se zejména v půdní zoologii někdy rozlišuje:

- hyperedafon (organismy nízkých pater vegetace sestupující na půdní povrch);
- epiedafon (žijí v povrchových humusových horizontech půd, často jsou nazývány termínem epigeon);
- hemiedafon (organismy obývající svrchní horizont půd);
- euedafon (žijí v půdním profilu ve všech hlubších horizontech včetně zvětrávající matečné horniny).

Biologové v současné době většinou rozdělují všechny buněčné organismy na základě genetické podobnosti do tří skupin (domén): bakterie, archea a eukaryota (kam zahrnují všechny ostatní, které nepatří mezi bakterie a archea, tedy zejména protista, houby, rostliny a živočichy). V rámci domén se pak uplatňuje například taxonomický přístup. Zde je však na místě upozornit na zásadní problém s definicí druhu především prokaryotických (bakterií a archeí) a částečně i eukaryotických organismů.

Tab. 1 Charakteristické znaky a vlastnosti hlavních skupin edafonu. Velikostní charakteristika jednotlivých skupin fauny může být podle různých autorů rozdílná, jde pouze o přibližné třídění. V rámci každé skupiny existují druhy, které se velikostně vymykají zařazení ostatních druhů. Podle P. Lavelle a A. V. Spain (2001)

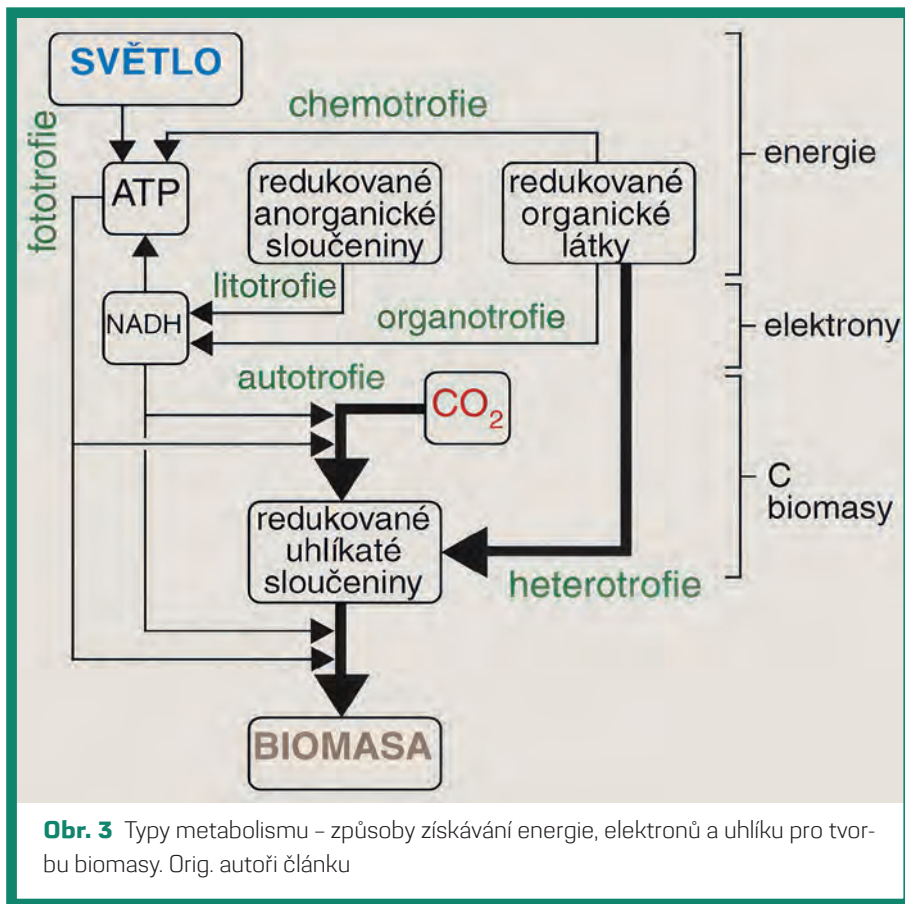
Funkční skupina (hledisko)	Mikroorganismy (mikroflóra)	Mikrofauna	Mezofauna	Makrofauna
charakteristická šířka těla	0,3–20 µm	< 0,2 mm	0,2–10 mm	> 10 mm
skupina organismů	bakterie, houby	protista (prvoci), hlístice	mikroartropoda (členovci), rourpice	termity, žížaly, mnohonožky, mravenci
vztah k vodě	hydrobionti	hydrobionti	hygrobionti	hygrobionti
interakce s mikroorganismy	antibióza aj.	predace aj.	predace aj.	mutualismus aj.
schopnost měnit fyzikální prostředí	ne	ne	omezená	vyšší
rezistence vůči stresu	vyšší	vyšší	střední	nízká
intenzita metabolismu	vyšší	střední	nízká	nízká

Poznámka: Hydrobionti jsou vodní organismy, které žijí ve vodě nebo ve vodním filmu, potravu a kyslík přijímají z vody. Hygrobionti zahrnují suchozemské organismy silně závislé na vodě (na vysoké vzdušné vlhkosti), dýchají vzduch. Antibióza (také alelopatie, antagonismus) zde zastupuje řadu pozitivních i negativních interakcí mezi mikroorganismy, podobně predaci a mutualismus (druh symbiózy) uvádíme pouze jako příklady interakcí mezi faunou a mikroorganismy.

V současnosti se stále více používají metody dovolující analýzu celého mikrobiálního společenstva půdy. Soubor genomů všech organismů se nazývá metagenom a příslušný metodický přístup metagenomika. Kvalita a výpovědní hodnota výsledků metagenomických studií jsou kriticky závislé na kvalitě izolace DNA společenstva z půdy. Postupy izolace DNA z půdy a metody využitelné pro stanovení biodiverzity mikrobiálních společenstev se ovšem neustále zlepšují a metagenomika prokaryotních organismů spolu s využitím nástrojů bioinformatiky již přináší mnoho kvalitativně zcela nových informací. Dá se předpokládat, že tento vývoj brzy podstatně pozmění tradiční představy o skladbě společenstev půdních organismů. Rozvoj metod molekulární biologie poskytl nový pohled na diverzitu mikroorganismů v půdě již na počátku devadesátých let 20. století, kdy se objevily první práce dokládající existenci tisíců až desetitisíců různých genomů ve vzorcích půdy (v kontrastu s představou, do té doby běžnou, o maximálně stovkách druhů bakterií a hub). Starší odhady a kvantitativní údaje byly vesměs založeny na laboratorní kultivaci půdních suspenzí a následném studiu vlastností a na popisu mikroorganismů, které se podařilo „vypěstovat“; dnes se zdá, že kultivovatelné mikroorganismy tvoří méně než 1 procento či maximálně několik procent ze všech mikroorganismů přítomných v půdách i jinde

Tab. 2 Přehled výživy a metabolismu organismů. Podle zdroje energie, elektronů a uhlíku se dá každý organismus zařadit do jedné z 8 skupin. Některé mohou patřit i do více než jedné skupiny.

Zdroj energie	Donorové oxidační činidlo	Zdroj uhlíku	Název	Příklady
sluneční záření (foto-)	organické (-organo-)	organický (-hetero-)	fotoorganoheterotrof	některé bakterie
		CO ₂ (-auto-)	fotoorganoautotrof	některé mikroorganismy
	anorganické (-lito-)	organický (-hetero-)	fotolithoheterotrof	nesírné purpurové bakterie, některé řasy
		CO ₂ (-auto-)	fotolithoautotrof	rostliny, řasy, sinice, zelené a purpurové sírné bakterie
chemické látky (chemo-)	organické (-organo-)	organický (-hetero-)	chemoorganoheterotrof	mnoho mikroorganismů, prvoci, houby, živočichové
		CO ₂ (-auto-)	chemoorganoautotrof	metanotrofní archea
	anorganické (-lito-)	organický (-hetero-)	chemolithoheterotrof	některé bakterie a archea
		CO ₂ (-auto-)	chemolithoautotrof	nitrifikační, vodíkové, sírné a železité bakterie, archea



Obr. 3 Typy metabolismu - způsoby získávání energie, elektronů a uhlíku pro tvorbu biomasy. Orig. autoři článku

v přírodě. O převážné většině půdních mikroorganismů nevíme tedy téměř nic, respektive pouze víme, že se v půdě vyskytují, aniž bychom i jen tušili, jakou mají roli při vzniku, vývoji a fungování půd.

Půdní zoologie tradičně třídí půdní organismy podle velikosti (průměru) těla na mikro-, mezo-, makro- a megafaunu, jak ještě připomeneme ve čtvrté a páté kapitole. I když je v současnosti tento přístup podle některých odborníků překonán, může být užitečný pro lepší pochopení života v půdě. Délka nebo ještě lépe průměr jejich těla předurčuje – hlavně v případě půdních živočichů – mikroprostředí, v nichž dané druhy žijí. Například menší živočichové mohou pronikat do menších půdních pórů, které jsou nedostupné pro větší druhy. Dostatečně velcí a k tomu vybavení živočichové

Tab. 3 Hodnoty abundance (početnosti) a biomasy různých skupin edafonu v půdách mírného pásu. Uvedeny jsou hodnoty za průměrných podmínek (odpovídají přibližně také celoročním průměrům) a za podmínek optimálních pro danou skupinu (bez extrémně nízkých či vysokých hodnot nacházených za mimořádných podmínek) a vztaheny k ploše půdního povrchu 1 m² do hloubky osídlení půdy organismy (v závislosti na charakteru půdy a skupině organismů). Aktinobakterie jsou uvedeny zvlášť, i když je to skupina bakterií, houby jsou vláknité organismy, jejich abundance je uvedena jako délka vláken (hyf) v metrech. Biomasa je živá (čerstvá), suchá by odpovídala asi 20–25 % z uvedených hodnot. Podle W. Dungera (1983) upravil a doplnil J. Schlegghamerský

Skupina	Abundance [jedinci.m ⁻²]		Biomasa [g.m ⁻²]	
	průměrná	za příznivých podmínek	průměrná	za příznivých podmínek
prokaryota (bakterie a archea)	10 ¹⁴	10 ¹⁶	100	700
aktinobakterie	10 ¹³	10 ¹⁵	100	500
houby (délka vláken)	10 ¹¹	10 ¹⁴	100	1 000
řasy	10 ⁸	10 ¹¹	20	150
prvoci	10 ⁸	2 × 10 ¹⁰	5	150
ploštěnky	10 ³	2 000	0,02	0,04
vířníci	10 ⁴	10 ⁶	0,01	0,3
želvušky	10 ³	10 ⁵	0,01	0,05
hlístice	10 ⁶	10 ⁸	5	50
roztoci	7 × 10 ⁴	4 × 10 ⁵	0,6	4
chvostoskoci	5 × 10 ⁴	4 × 10 ⁵	0,5	4
hmyzenky	300	3 000	0,003	0,03
vidličnatky	50	300	0,000 5	0,003
roupice	3 × 10 ⁴	3 × 10 ⁵	5	50
žížaly	100	500	30	200
plži	50	1 000	1	30
pavouci	50	200	0,2	1
štírci	30	100	0,01	0,03
stonožky	30	300	0,4	2
mnohonožky	50	500	1,5	10
drobnušky a stonoženky	100	2 000	0,05	1
stejnonožci	30	200	0,4	1,5
plazivky (klanonožci)	10 ³	3 × 10 ³	0,2	0,6
brouci včetně larev	100	600	1,5	20
larvy dvoukřídých	100	1 000	1	15
ostatní hmyz včetně larev	150	15 000	1	15
obratlovci	0,01	0,1	0,1	10

ovšem sami půdní póry, respektive chodbičky a kanálky vytvářejí. Jsou označováni jako aktivní raziči a patří k nim zejména žížaly, některé mnohonožky, larvy tiplic nebo kovaříkovitých brouků (drátovci). Naproti tomu pasivní uživatelé využívají existující půdní póry, štěrby a chodby (např. stonožky, některé larvy brouků), případně mikropóry zaplněné půdní vodou (akvatická půdní fauna). S velikostí těla může souviset i potravní strategie a další funkční charakteristiky daného organismu nebo skupiny.

Funkční hledisko a vzájemné vztahy mezi organismy v půdě zvyrazňuje jejich třídění podle způsobu výživy. Všechny vyžadují pro svůj metabolismus energii, zdroje a akceptory elektronů a zdroje uhlíku. Uhlík, hlavní stavební materiál buněk pro tvorbu biomasy, může pocházet z CO_2 (autotrofové) nebo organických látek (heterotrofové), zdrojem energie je světlo (fototrofové) nebo chemické látky (chemotrofové). Podle donorů elektronů pro oxidačně-redukční reakce energetického metabolismu rozeznáváme organismy organotrofní (využívají organické látky, např. glukózu) a litotrofní (zdrojem elektronů jsou jednoduché redukované anorganické sloučeniny, H_2 , H_2O , H_2S , NH_3 apod.). Zástupci fauny všech velikostních skupin jsou heterotrofní. Herbivorní organismy se živí rostlinami, detritivorní opadem (odumřelými zbytky organického původu), karnivorní živočichy, fungivorní houbami, bakteriovorní (také bakteriovorní) bakteriemi atd. Mnohé sice mohou preferovat určitou potravu, ale zároveň se živit i jinak, u značného množství skupin a druhů nejsou jejich potravní specializace známy.

Kolik je v půdě organismů?

Na začátku jsme uvedli, že v půdě žije obrovské množství organismů a v odborné literatuře je k dispozici mnoho údajů o abundanci, diverzitě a biomase půdních organismů v konkrétních půdách a podmínkách. Tyto informace je však obtížné generalizovat pro velkou pestrost půd, ale i kvůli rozmanité kombinaci faktorů vnějšího prostředí, které významně ovlivňují vývoj půdy a její momentální stav a oživení. Hrubou představu o hmotnosti organismů v půdě umožňuje následující příklad. Odebereme-li 1 kilogram půdy, která obsahuje 3 hmotnostní procenta organické hmoty (tedy 30 g), bude z toho připadat kolem 4 procent hmotnosti na půdní organismy (tedy asi 1,2 g). Podíl mikroorganismů na živé hmotě bude 75 procent (0,9 g), zatímco na živočichy připadne 20 procent (0,24 g) a na kořeny 5 procent (asi 0,06 g). Edafon tedy představuje jen zhruba tisícinu hmotnosti půdy, je ale naprosto nepostradatelný pro její fungování, a tím i existenci všech dalších komponent suchozemských ekosystémů a v důsledku celé Země.

V příložených tabulkách jsou uvedeny souhrnné informace o výskytu významných skupin organismů v půdách. Je třeba zdůraznit, že osídlení určité půdy v určitém

Tab. 4 Zastoupení hlavních skupin organismů v půdě. Přibližný odhad založený na mnoha studiích o vzájemném poměru biomasy jednotlivých hlavních velikostních skupin edafonu v půdě. Roupice se většinou řadí do mezofauny (viz v textu). Pomineme-li nejisté nebo nejednoznačné třídění jednotlivých skupin půdní fauny, z tabulky vyplývá, že mikroorganismy tvoří zhruba 80 % biomasy edafonu, zatímco na půdní živočichy připadá asi 20 %. Podle B. N. Richards (1987, publikováno v M. Coyne 1999)

Skupina	Podskupiny	Biomasa [%]
mikroorganismy	bakterie, archea a houby	80
mikrofauna a mezofauna	hlístice, chvostokoci a roztoči	2
makrofauna	hydrobionti	14
další (např. zástupci megafauny)	-	4

Tab. 5 Biomasa hlavních skupin organismů na Zemi. Většina biomasy připadá na rostliny, z nichž převládají suchozemské, živočichové představují pouze nepatrný zlomek. Podle Y. M. Bar-On a kol. (2018)

Skupina organismů	Biomasa [Gt C]	Biomasa [%]
rostliny	450	82,6
bakterie	70	12,8
houby	12	2,2
archea	7	1,3
protista	4	0,7
živočichové	2	0,4
celkem	545	100

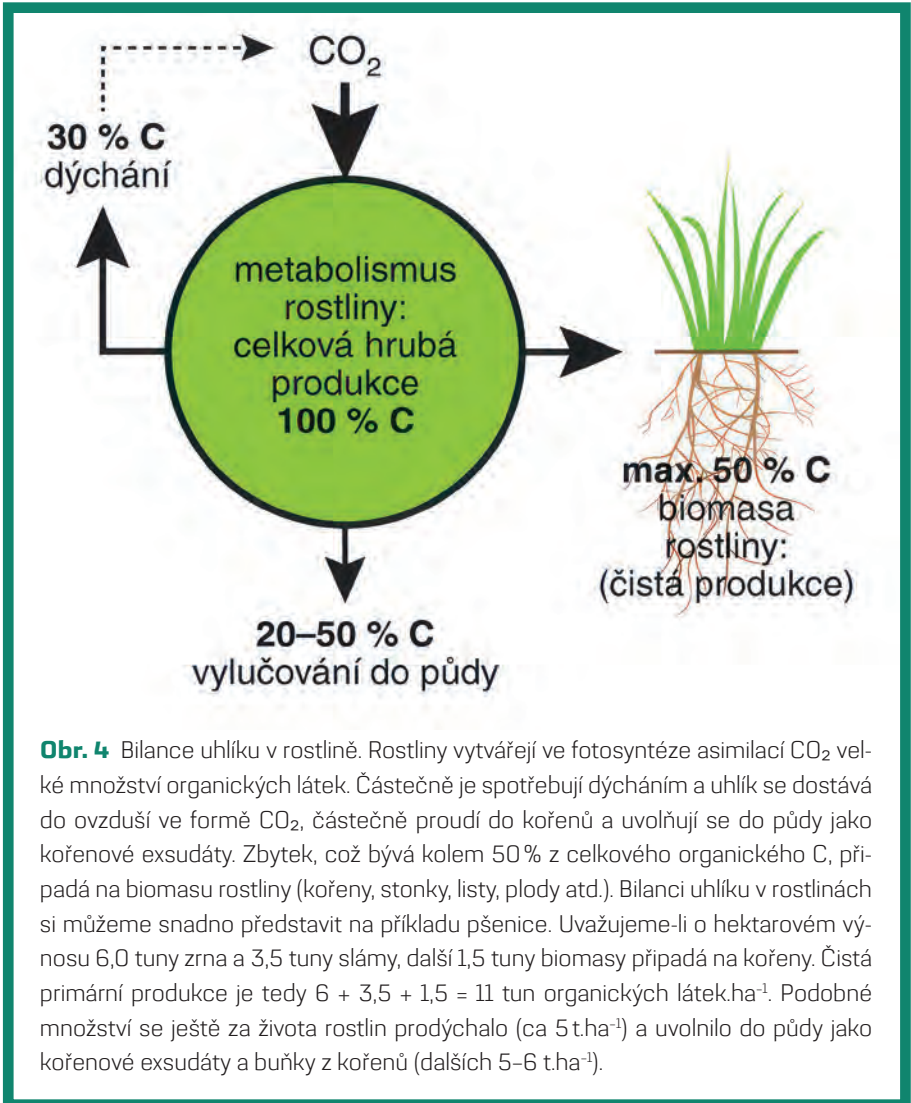
ekosystému má specifické parametry. V dané půdě žije v daném čase určité společenstvo edafonu, které působí jak v mnoha interakcích půdních organismů mezi sebou, tak v interakcích s rostlinami i abiotickým prostředím, přičemž toto společenstvo je velmi heterogenní ve smyslu prostorovém a proměnlivé ve smyslu časovém. Prostorová heterogenita společenstva půdních organismů souvisí s prostorovou heterogenitou půdy, která byla zmíněna výše. Půdu tvoří nepřeborné množství mikro-, mezo- a makroprostředí s rozmanitými kombinacemi faktorů. Fyzikálně-chemické (např. vlhkost, teplota, pH, živiny, zdroje C, minerální složení atd.) mají vliv nejen na výskyt, abundanci, biomasu a diverzitu organismů, ale i na jejich metabolismus a tím na průběh biologických procesů v půdě. Časová proměnlivost společenstev je dána jak přirozenou populační dynamikou, tak proměnlivostí půdního prostředí, pro něž jsou charakteristické změny vlhkosti, teploty a dalších významných faktorů

a v němž existují a mění se strmé gradienty koncentrací živin, plynů aj. Výsledkem spolupůsobení všech faktorů je určitá skladba půdního společenstva, jeho biomasa i aktivita v určité půdě v daném čase.

Nic takového jako průměrná půda neexistuje, a je obtížné, ne-li nemožné, podat jednoduchou kvantitativní informaci o půdním životě ve formě přehledné tabulky. Výsledky zkoumání edafonu také vždy byly a stále jsou poplatné metodickým přístupům, metodám a technologiím, které byly a jsou v té které době dostupné. U publikovaných hodnot často nebývá jasné, zda jde o hodnoty průměrné, založené na opakovaném, například celoročním vzorkování, nebo o hodnoty platné pro jednotlivé odběry vzorků, které mohou být oproti průměrům několikanásobně vyšší či nižší (početnost mnohých skupin půdních organismů výrazně kolísá). Číselné údaje mají tedy omezenou výpovědní hodnotu a představují jen určitý pokus o přiblížení bohatosti života v půdě. Půdy mírného pásu severní polokoule, které jsou zdaleka nejlépe prozkoumané, hostí oproti tropům a polárním oblastem společenstva bohatá, dosahující vysokých početností. Je to dáno obecně vyšším obsahem organických látek při teplotách, které umožňují postupný rozklad rostlinného opadu, ale také akumulaci humusových látek v půdě, a podporují tak rozvoj edafonu.

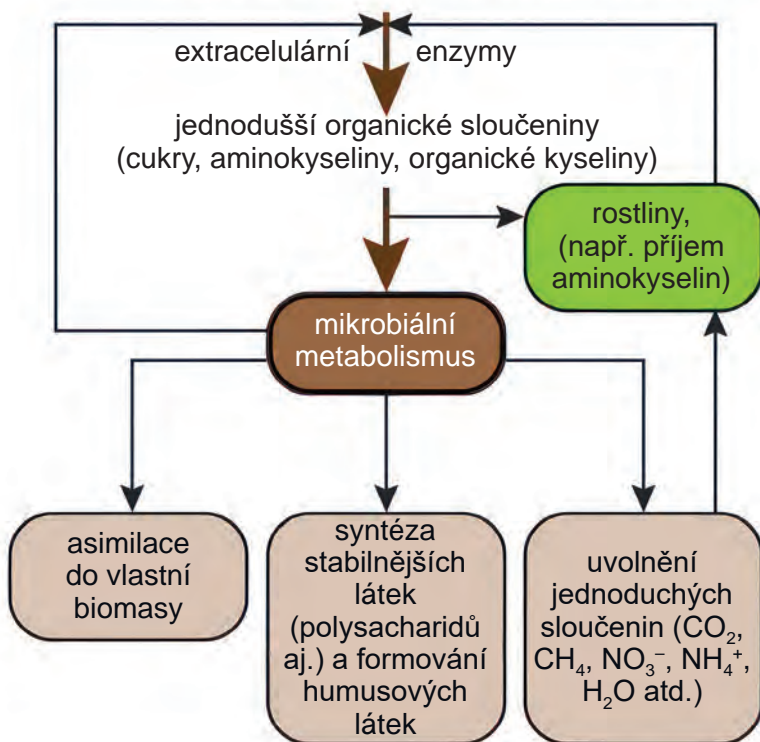
Nebuněčné entity v půdě

Půdy obsahují také obrovské množství virů. Viry existují ve formě extracelulární (virion), která slouží k přenosu mezi hostitelskými buňkami a umožňuje přetrvávat i dlouhá období mimo hostitele, a ve formě intracelulární, kdy může dojít k reprodukci viru v hostitelské buňce. Klasifikují se buď podle nosiče informací (typu nukleové kyseliny), nebo podle hostitelů a dělí se například na bakteriální, houbové, rostlinné a živočišné. Mnohdy získaly své jméno podle onemocnění, které způsobují (známe např. virus žluté zimnice nebo virus tabákové mozaiky). V současnosti má virologie k dispozici rozvinutý klasifikační systém podobný systému bakterií. Rozeznává několik tisíc virů, ale odhaduje se, že jich na Zemi existuje nejméně 10krát více, než bylo doposud popsáno. Viriony jsou velmi malá tělíška (většinou 20–300 nm, střední velikost kolem 100 nm). Jejich genom je ve srovnání s bakteriemi (typicky 1000 až 5000 kbp DNA; kbp – kilobase pair, tisíc párů bází) u většiny známých virů mnohem menší (5, nejvýše 500 kbp DNA). Velikost, tvar a chemické složení virionů jsou různé, ale obvykle je typická souměrnost vycházející buď z tvaru tyčinky, nebo z dvacetistěnu složeného z rovnostranných trojúhelníků. Nukleová kyselina je chráněna bílkovinným obalem, kapsidou, některé viriony mají ještě další obaly složené z lipidů a proteinů (často spojených cukernou složkou, glykoproteiny). Objeveny byly také virusoidy (satelity) tvořené ribonukleovou kyselinou a uzavřené v kapsidách některých virů – jde vlastně o parazity virů. Jejich nukleové kyseliny z 300 až 1500 nukleotidů tvoří

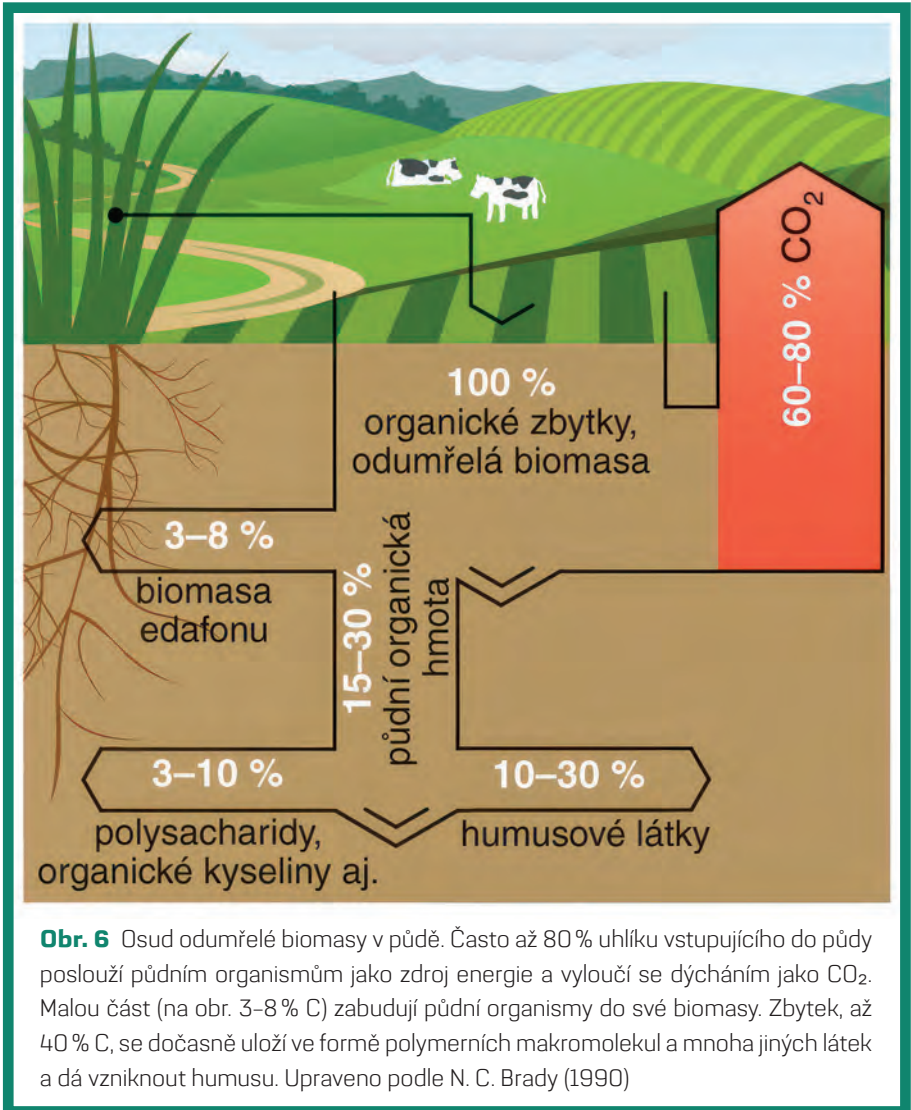


kruhovou formu. Nejmenší známé patogenní entity s nukleovou kyselinou jsou viroidy, jejichž velikost kolísá mezi přibližně 200 a 400 nukleotidy a tvoří je RNA v kruhové formě. Viroidy vyvolávají řadu chorob rostlin, zatímco priony, infekční jednotky složené pouze z proteinů, jsou původci vážných chorob živočichů i člověka.

ORGANICKÉ LÁTKY (rostlinná, živočišná a mikrobiální biomasa)



Obr. 5 Rozklad organických látek v půdě. Biomasa je po odumření rozměňována (a částečně trávena) půdními živočichy. Rozkládá se také mimobuněčnými (extracelulárními) enzymy, které jsou do půdního prostředí uvolňovány mikroorganismy, živočichy i rostlinami. Složité organické látky se tak rozloží na jednodušší sloučeniny, které mohou sloužit přímo jako živiny pro rostliny i mikroorganismům (např. aminokyseliny) nebo jsou přijaty do buněk mikroorganismů přes buněčné stěny a membrány a část je rozložena a mineralizována na jednoduché látky spotřebované v buňkách nebo uvolněné do půdy, vody a vzduchu. Část zabudují mikroorganismy do vlastní biomasy a část se postupně přeměňuje na humusové látky.



O ekologii replikujících se nebuněčných entit není mnoho známo. Je jisté, že půdy obsahují mnoho virů v dormantním stavu, a to až 10¹¹ VLPs (Virus-Like Particles) v gramu půdy. Analogicky v oceánech nacházíme nejméně 10⁷ VLPs v mililitru vody. Viry se vyskytují i ve všech známých extrémních prostředích na Zemi – v hlubokomořských

sedimentech, slaných pramenech, horkých i kyselých vodách, alkalických jezerech, v hloubce několika kilometrů v horninách i hluboko v ledu. Většina virů v půdě i ve vodě jsou zřejmě bakteriofágové a viry archeí, neboť zde mají nejvíce hostitelů.

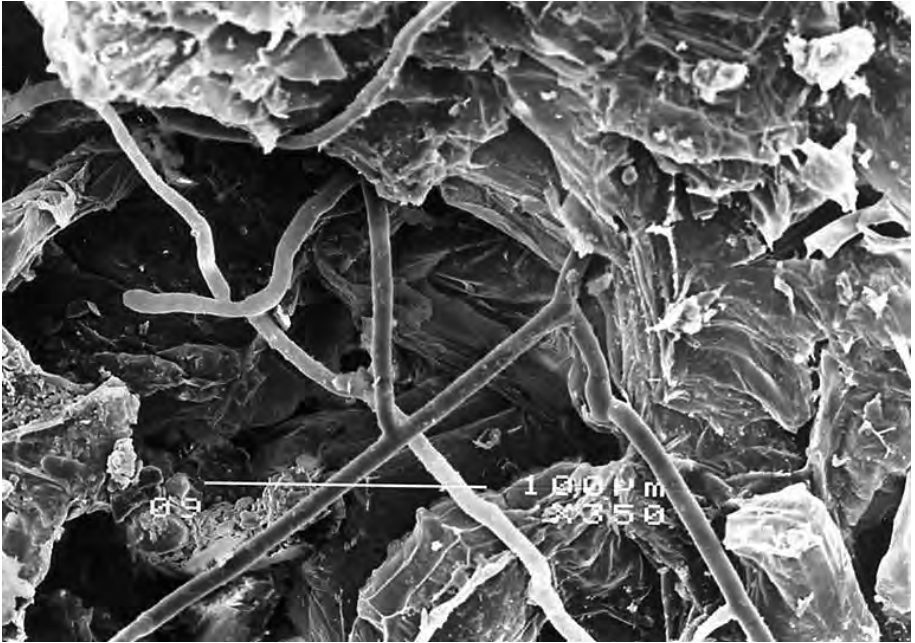
Viry ani jiné nebuněčné biologické entity nehrají významnější samostatnou roli v půdních procesech; jejich význam a nepřímý vliv na půdní organismy a půdní procesy je v tom, že jsou souputníky a patogeny mnoha jiných organismů včetně člověka. Vzhledem k jejich obrovským počtům zřejmě mají význam v ekosystémech všech typů, známý je například virový přenos genetické informace horizontálně mezi hostiteli, čímž zřejmě ovlivňují celou řadu jejich vlastností a schopností.

Zajímavá je otázka, kolik organismů vlastně žije na Zemi a jaká je jejich celková biomasa. Podle posledních odhadů je nyní na Zemi 550 gigatun C uloženého v organismech (kvůli rozdílnému obsahu vody se biomasa obvykle uvádí jako hmotnost uhlíku; gigatuna – Gt – miliarda tun). Přes 80 procent veškeré biomasy připadá na rostliny, asi 13 procent na bakterie a ani ne půl procenta na veškeré živočichy; mnoho biomasy je také „pohřbeno“ v horninách pod vrstvou půdy a pod oceánským dnem (70 Gt C), zejména v buňkách bakterií a archeí. Biomasa virů je podle těchto odhadů 0,2 Gt C (tedy asi 3,3krát větší než biomasa lidí!). V biomase člověka je uloženo kolem 0,06 Gt C, tedy méně než například u měkkýšů (0,2 Gt C) nebo ryb (0,7 Gt C) (viz **tab. 5**).

Význam organické hmoty pro život v půdě

Půdní organická hmota je klíčovou složkou a základem každé fungující půdy. V odumřelé formě vyživuje společenstvo půdních organismů a zároveň se činností těchto organismů a jimi vylučovanými enzymy rozkládá, přeměňuje a ukládá ve formě humusu. Podle tradičního pojetí se tímto způsobem postupně organické látky stabilizují a jako humusové látky mohou v půdě přetrvávat desítky let i déle. Důležitou roli při rozkladu mrtvé biomasy mají vztahy mezi půdními živočichy a mikroorganismy a jejich aktivita. Obecně platí, že živočišné biomasu rozměňují a zatahují z povrchu do spodních vrstev půdy, mikroorganismy ji osídľují a postupně z ní uvolňují živiny pro rostliny. Hůře rozložitelné složky půdní organické hmoty tvoří spolu s minerální částí půdy různě velké půdní agregáty, uvnitř kterých mikroorganismy pokračují v další transformaci organické hmoty.

Ve většině půd jsou hlavním zdrojem organických látek rostliny, jejich opad a zbytky. Zatímco přísun biomasy z nadzemních částí rostlin (a částečně i z odumřelých kořenů) je relativně dobře popsán (u zemědělských plodin ho tvoří posklizňové zbytky), přísun organických látek ve formě odumřelých buněk kořenů a kořenových výměšků za života rostliny bývá zpravidla málo známý. Odhaduje se nicméně, že se takto do půdy dostává průměrně asi 20–50 procent uhlíku ze všech organických látek vytvořených rostlinami ve fotosyntéze – z toho plyne, že z rostlin nebo jejich



Obr. 7 Aktinobakterie oplétají a spojují svými vlákny půdní částice a pronikají i do pletiv rostlin. Tloušťka vláken je pouze několik mikrometrů. Snímek ze skenovacího elektronového mikroskopu (foto V. Krišťůfek)

prostřednictvím do půdy proudí obrovské množství organických látek. Kořenové výměšky jsou vesměs dobře rozložitelné a zahrnují jednoduché cukry, aminokyseliny, organické kyseliny a další látky. Většina jich slouží jako „potrava“, tedy zdroj energie a živin, mikroorganismům v okolí kořenů. Podobné složky biomasy jsou obsaženy i v pletivech všech rostlinných orgánů, a to například ve formě jednoduchých cukrů produkovaných fotosyntézou a sloužících jako zdroj energie i jako základní složka pro tvorbu strukturních látek. Ty jsou chemicky mnohem složitější, často tvoří velké molekuly (makromolekuly) a jiné složité struktury v rostlinách i živočiších, které podléhají rozkladu mnohem hůře než látky jednoduché. Patří k nim například složité cukry (polysacharidy), jako je celulóza, hemicelulózy nebo chitin.

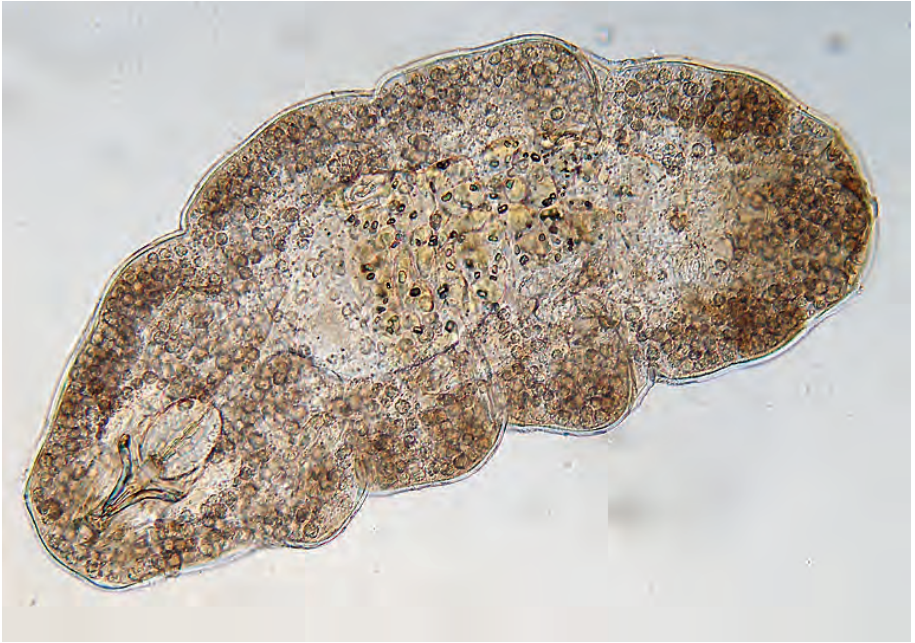
Rozklad organických látek v půdě je převážně biologický proces, na němž se podílejí společenstva na sebe navazujících půdních organismů přizpůsobených převládajícím podmínkám daného prostředí. Význam jednotlivých skupin (živočichů, mikroorganismů) i jednotlivých druhů je tedy v každé půdě a v každém čase jiný. Jak rozklad postupuje, mění se i složení rozkladných společenstev. Obecně platí, že



Obr. 8 Hlízkové bakterie iniciují v přítomnosti vhodných hostitelských rostlin tvorbu kořenových hlízek, v nichž poté fixují molekulární dusík (N_2). Délka hlízek je několik milimetrů, na kořenech jedné rostliny jich mohou být stovky (foto V. Šustr)

půdní živočichové významně přispívají k rozkladu hlavně na počátku, a to mechanickým rozmělněním odumřelých tkání a pletiv, i svými trávicími pochody. Hlavními a nejúčinnějšími rozkladači biomasy v půdě jsou ale mikroorganismy. Větší molekuly rozkládají vně svých buněk (enzymy vylučovanými do půdy, jednodušší produkty rozkladu pak již mohou být přijaty do buněk), zatímco menší molekuly (organické kyseliny, cukry aj.) přijímají a přímo využívají ve svém metabolismu. Rozklad odumřelé biomasy může takto relativně rychle proběhnout až na konečné produkty, tedy na oxid uhličitý (CO_2) a metan (CH_4), které unikají do atmosféry. Do jednoho roku se tak v půdě rozloží až tři čtvrtiny původní biomasy. Výdej CO_2 půdou (dýchání, respirace) je ukazatelem aktivity půdních organismů a činí ve středoevropských podmínkách ve vegetační sezoně kolem 25–50 kg $CO_2 \cdot ha^{-1}$ denně, podstatně méně pak během zimy. Každoročně se uvolňuje z hektaru půdy do atmosféry řádově několik tun uhlíku ve formě CO_2 , což ve světovém měřítku představuje kolem 100 miliard tun CO_2 za rok.

Rozklad organických látek samozřejmě není výlučně procesem přeměny uhlíku a tvorby CO_2 a CH_4 . Při rozkladu organických látek se uvolňuje mnoho minerálních živin důležitých pro rostliny i mikroorganismy, jako je například dusík (ve formě



Obr. 9 Želvušky jsou drobní půdní živočichové, mimo jiné slouží jako potrava větším zástupcům fauny. Velikost jejich těla bývá 0,2–0,5 mm (foto J. Schlaghamerský)

amonie NH_4^+ a dusičnanů NO_3^-), síra (SO_4^{2-}), fosfor (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}), další kationty jako Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ . Proto se proces rozkladu organických látek vedoucí ke vzniku anorganických (minerálních) forem nazývá mineralizace. Minerální látky uvolňované při rozkladu organických látek jsou buď bezprostředně využívány mikroorganismy a rostlinami jako živiny, nebo se zachytí na půdních koloidech (organické hmotě a jílových minerálech), odkud mohou být později opět uvolněny a využity jako živiny, další tvoří nerozpustné minerální sloučeniny nebo se z půdy vyplavují a těkají do ovzduší. Mnohé organické sloučeniny vznikající v průběhu rozkladu ale mineralizovány nejsou a představují „surovinu“ k formování složitých humusových látek.

Humusové látky se tradičně dělí na fulvokyseliny, huminové kyseliny a humin. Toto rozdělení je schematické a nepřesné, se slabým vztahem k funkci těchto látek, a je předmětem kritiky řady odborníků. Pochází z relativně jednoduché metody postupného rozkladu a srážení půdních organických látek. Fulvokyseliny, huminové kyseliny a humin tedy v podobě, jak jsou získávány při extrakci z půdy, v půdě neexistují, vznikají při chemických reakcích působením silné kyseliny a zásadité látky. Nicméně určitý vztah mezi těmito kategoriemi látek a stabilitou organické hmoty



Obr. 10 Roupice (zde *Fridericia hegemon*) – drobní kroužkovití červi, jejichž bezbarvé, bělavé až nažloutlé tělo dosahuje délky 1–50 mm, na průměru do 2 mm (foto J. Schlaghamerský)

zřejmě existuje a má se za to, že čím vyšší je obsah huminu a huminových kyselin v půdě, tím bývá půdní organická hmota stabilnější a odolnější vůči dalšímu rozkladu.

Vhodnější z hlediska funkce je rozdělení půdní organické hmoty na tři frakce (které se ale velmi obtížně kvantifikují):

- **Aktivní frakce;** tyto látky obsahují relativně hodně dusíku (o významu poměru C : N je podrobněji pojednáno v 9. kapitole) a mají krátký poločas rozkladu (polovina těchto látek je rozložena během několika měsíců až maximálně roků). Zahrnuje mimo jiné biomasu mikroorganismů i živočichů, čerstvé odumřelé organismy, čerstvý opad, jednodušší organické látky, polysacharidy; z humusových látek podle tradičního třídění i fulvokyseliny. Představuje přibližně 10–20 procent organické hmoty v půdě. Poskytuje většinu energie a živin mikrobiálním společenstvům i živiny rostlinám. Tuto frakci lze snadno navýšit přidávkem organických hnojiv, ale snadno též redukovat například intenzivním zpracováním půdy.
- **Pomalá frakce** je na přechodu mezi aktivní a pasivní frakcí. Zahrnuje například rostlinný materiál s vysokým obsahem ligninu a jiných jen obtížně rozložitelných látek; poločas rozkladu je roky až desítky let.



Obr. 11 Žížala svítivá (*Eisenia lucens*), s délkou těla až 18 cm, je typickým obyvatelům svrchních vrstev půd a tlejícího dřeva v karpatských lesích (foto V. Pižl)

- **Pasivní frakce** představuje humusové látky vysokého stáří a vysokého stupně složitosti, často chráněné ve strukturách jílových minerálů. Zahrnuje podle tradičního třídění kategorie huminové kyseliny a humin; poločas rozkladu je stovky až tisíce let. Jde o 60–90 procent organické hmoty v půdě. Reguluje výměnu kationtů a má tak zásadní vliv na schopnost půdy zadržovat živiny a vodu.

Vedle humusových látek je menší část přeměněné půdní organické hmoty tvořena dalšími látkami, mezi nimiž převládají polysacharidy a dále jsou zastoupeny organické kyseliny a látky bílkovinné povahy. Polysacharidy mají velký význam v tvorbě půdních agregátů a v jejich stabilizaci, stmelují částice a zabraňují jejich snadnému rozpadu. Tím napomáhají tvorbě příznivé struktury půdy.

Půdní organická hmota je nejen klíčová pro půdní organismy a půdní procesy, ale má i řadu dalších funkcí včetně velkého významu pro tvorbu a uchování vhodné drobtovité půdní struktury, je důležitá pro schopnost půdy přijímat a zadržovat vodu a zásadní pro zásobování rostlin i mikroorganismů živinami a energií.

V dalších kapitolách budou podrobněji představeny jednotlivé hlavní skupiny půdních organismů, jejich aktivní podíl na fungování půdního, terestrického i globálního ekosystému, a tedy i jejich význam pro zdraví a život člověka.



Obr. 12 Až 4 cm dlouhá severoamerická mnohonožka rodu *Cherokia* upoutává pozornost, ale výrazným zbarvením těla i odrazuje případné predátory. Mnohonožky rozměňňují opad a napomáhají jeho rozkladu (foto V. Pižl)



Obr. 13 Chrobák révový (*Lethrus apterus*), o velikosti těla až 25 mm, hloubí v půdě rozsáhlé systémy chodeb, ve kterých pečuje o své potomstvo (foto V. Pižl)

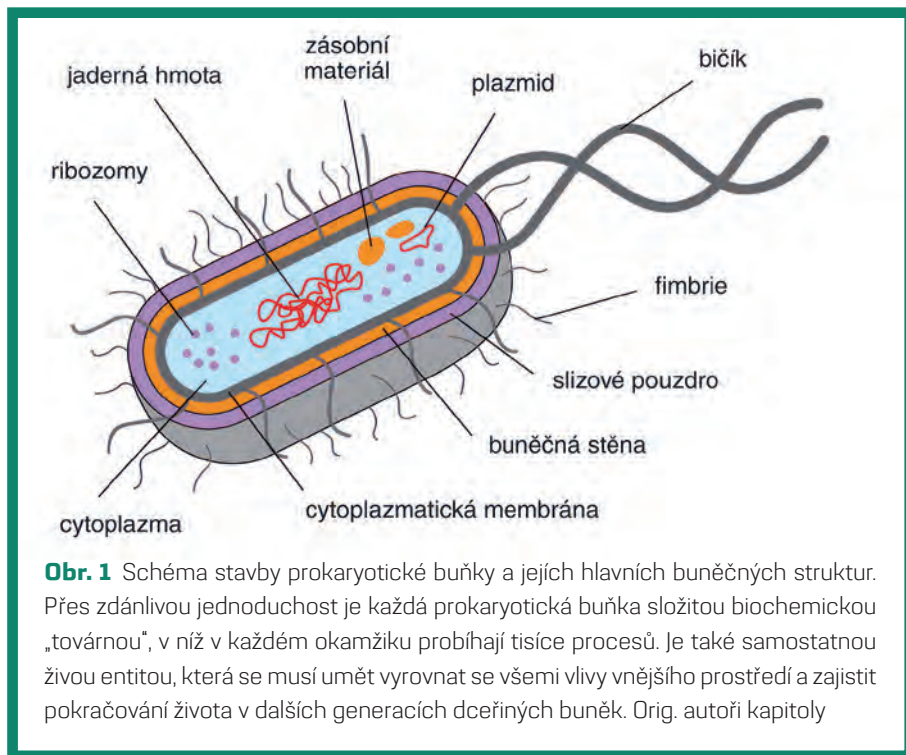
2 Půdní prokaryota

Dana Elhottová, Alica Chroňáková, Miloslav Šimek

Druhá kapitola se zaměřuje na půdní prokaryota. Jsou to vývojově nejstarší, nejmenší, a zároveň nejpočetnější organismy půdního ekosystému. Termín prokaryota zahrnuje mikroorganismy, které mají prokaryotickou stavbu buňky a dělí se na dvě domény života, bakterie (Bacteria) a archea (Archaea). Doposud bylo popsáno asi 15 000 druhů prokaryot, ale odhaduje se, že jich na Zemi žije přes 10 milionů. Velká většina prokaryot nebyla dosud izolována z prostředí, kultivována v laboratorních podmínkách, a nebyla tedy popsána a zařazena do systému organismů.

Prokaryota jsou nejrozmanitější a nejpočetnější buněčné organismy ve všech prostředích, nejen v půdě, což svědčí o tom, že jde o evoluci prověřenou a úspěšnou formu života. Jsou schopné se nejrychleji reprodukovat, mají relativně největší aktivní povrch těla a hlavně nejpestřejší spektrum metabolismu ze všech organismů vyskytujících se na Zemi. Tyto vlastnosti také vysvětlují jejich nezastupitelnou úlohu v rozkladu a mineralizaci organické hmoty i klíčovou roli v přeměnách anorganických látek, a tím v tocích živin a planetárních biogeochemických cyklech. Prokaryota jsou typickou součástí života rostlinných i živočišných makroorganismů, s nimiž vstupují do široké škály interakcí od oboustranně prospěšné symbiózy až po nežádoucí parazitismus způsobující těžká onemocnění i smrt hostitele. Podle endosymbiotické teorie se z nich vyvinuly organely eukaryotických buněk, mitochondrie a chloroplasty.

Tělem prokaryot je jediná buňka o průměrné velikosti do několika μm , která je schopna samostatného života nezávisle na jiných buňkách. Význam hlavních buněčných struktur prokaryotické buňky si můžeme přiblížit v kontextu života v půdě. DNA prokaryotické buňky je uspořádána do jediného chromozomu, tvořícího s jadernými proteiny jadernou hmotu, volně uloženou v cytoplasmě. Menší kruhové molekuly DNA, které nejsou součástí chromozomu, se nazývají plazmidy. Ačkoli plazmidy nepředstavují nezbytnou buněčnou výbavu, jsou pro bakterie i archea významné, zpravidla doplňují genetickou výbavu ve stavu nouze. Ten nastává například při kontaminaci půdního prostředí toxickou látkou – geny nesené na plazmidech umožní rozklad nebo aktivní vypuzení toxické látky ven z buňky. V případě nouze si prokaryota mezi sebou mohou za vhodných podmínek plazmidy vyměňovat, a to i mimo matečnou linii, takzvaným horizontálním přenosem genů. V cytoplasmě jsou dále volně uloženy ribozomy s charakteristickou velikostí a strukturou, obsahující ribozomální proteiny a rRNA. Specificky se tak odlišují od větších eukaryotických ribozomů. Zajišťují proces translace, syntézy podle záznamu z mediátorové mRNA. Ribonukleová kyselina malé ribozomální podjednotky 16S rRNA slouží jako vhodná molekula pro studium fylogeneze prokaryot. Je v dostatečném množství přítomna v každé buňce, která je schopná proteosyntézy, a má vysoce konzervativní úseky. Právě díky ní byla rozpoznána velká

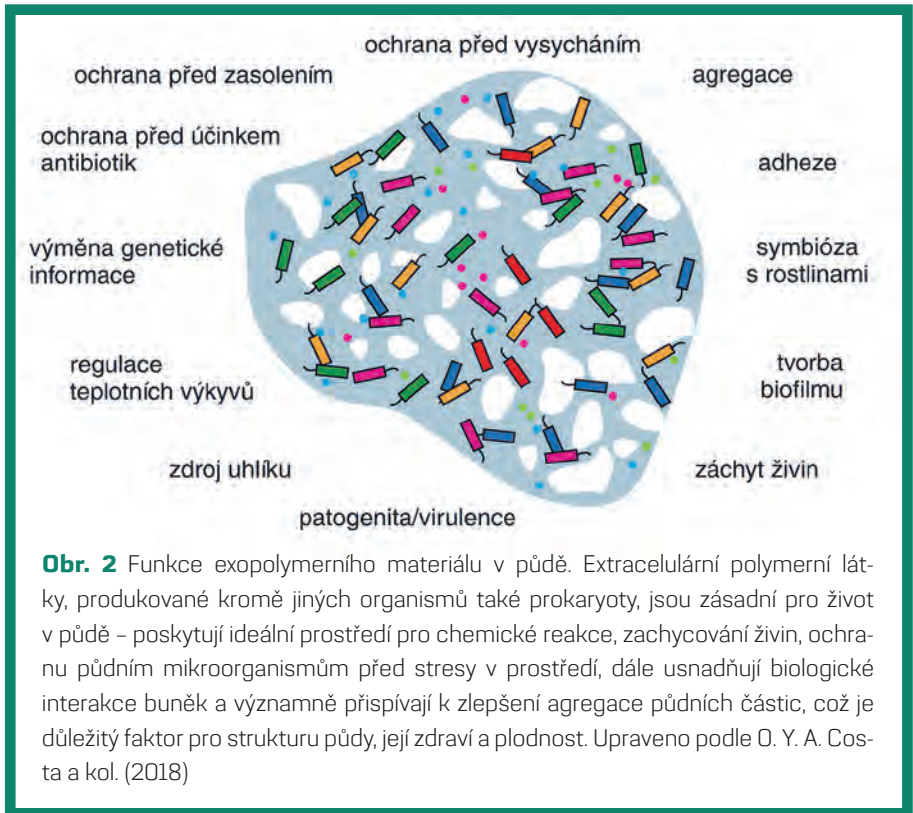


Obr. 1 Schéma stavby prokaryotické buňky a jejích hlavních buněčných struktur. Přes zdánlivou jednoduchost je každá prokaryotická buňka složitou biochemickou „továrnou“, v níž v každém okamžiku probíhají tisíce procesů. Je také samostatnou živou entitou, která se musí umět vyrovnat se všemi vlivy vnějšího prostředí a zajistit pokračování života v dalších generacích dceřiných buněk. Orig. autoři kapitoly

evoluční vzdálenost mezi archei a bakteriemi a prokaryota byla rozdělena na dvě samostatné domény.

V cytoplazmě se mohou akumulovat různé granule zásobního materiálu. Půdní prokaryota se často musejí vyrovnávat s proměnlivou dostupností potřebných živin. Zásoby si však umějí tvořit v období nadbytku jen některé skupiny prokaryot, ty pak mají v případě nedostatku zdrojů z vnějšího prostředí strategickou růstovou výhodu. Důležitou rezervu tvoří uhlík v podobě polyhydroxyalkanoátů a glykogenu, fosfor ve formě polyfosfátových zrn nebo sírné granule běžné u bakterií využívajících jako zdroj elektronů sirovodík. Buňky některých fototrofních bakterií a archeí obsahují chlorozomy tvořené fotopigmenty.

Cytoplazmatická membrána (CPM) je jedinou biologickou membránou chránící vnitřní obsah prokaryotické buňky a zároveň strukturou komunikující s vnějším prostředím. V principu má stejnou stavbu jako jiné biologické membrány, jde o fluidní fosfolipidovou dvojvrstvu prostoupenou membránovými bílkoviny, zajišťujícími výměnu látek, energie a informací mezi vnějším a vnitřním prostředím od



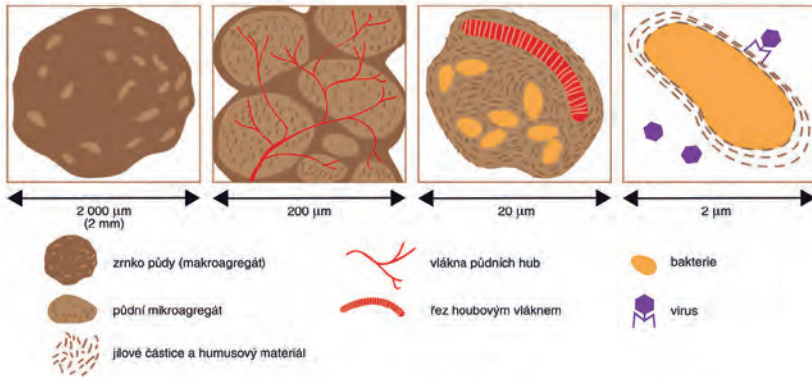
enzymatických a transportních aktivit po přeměnu energie. Specifickým rysem bakterií je velká pestrost membránových fosfolipidických mastných kyselin a schopnost měnit jejich složení v závislosti na měnících se podmínkách prostředí (např. velké teplotní výkyvy, zhoršené provzdušnění půdy, přítomnost nežádoucích látek), aby si CPM udržela optimální fluiditu a zůstaly zachovány všechny funkce s ní spojené. Také cytoplazmatická membrána archeí má specifické vlastnosti, které významně zvyšují stabilitu CPM a celkovou odolnost buňky k extrémním podmínkám prostředí. Tyto vlastnosti jsou navíc unikátní pouze pro archea. Základní strukturní jednotku CPM archeí představují izoprenoidní řetězce, které se éterovou vazbou pevně vážou na kostru glycerolu na rozdíl od méně odolné esterové vazby mastných kyselin v membránových lipidech ostatních organismů. Izoprenoidní řetězce mohou být navíc propojeny napříč membránovou dvojvrstvou do velmi stabilní jednovrstvy, typicky u hypertermofilních archeí nacházejících se například v půdách kolem vřídelních pramenů.

Buňky většiny bakterií jsou dále odděleny od vnějšího prostředí buněčnou stěnou. Ta dává buňce určitý tvar a chrání ji před vnějším mechanickým i chemickým poškozením, případně i radiací, a podílí se na vyrovnávání osmotických tlaků, což je velmi důležité při extrémních výkyvech půdní vlhkosti. Buněčná stěna obsahuje poměrně velké póry, kterými může difuzí procházet většina látek s výjimkou makromolekul. U prokaryot je v principu dvojího druhu, grampozitivní (G^+) a gramnegativní (G^-), podle diagnostického barvení podle Hanse Christiana Grama, dánského vědce a autora této základní bakteriologické techniky. Stěna G^+ je asi 40krát silnější než stěna G^- bakterií (80 nm versus 2 nm). Výjimku tvoří mykobakterie s velmi silnou a odolnou buněčnou stěnou s vysokým obsahem specifických mastných mykologických kyselin a vosků, které se postupem podle Grama nezbarvují. Buněčnou stěnu tvoří bakterie kmene *Tenericutes* (nejznámější je rod *Mycoplasma*) a archea rodu *Thermoplasma* žijící v kyselých horkých půdách. Podobnou strukturu (nikoli však složení) buněčné stěny jako u grampozitivních bakterií najdeme také u archeí. Důležitou a specifickou komponentou bakteriální stěny je peptidoglykan, u archeí pseudopeptidoglykan.

Vně buněčné stěny může být povrch buňky chráněn slizovou vrstvou tvořenou polymerním materiálem obsahujícím zejména polysacharidy; pokud je silně kondenzovaná, nazýváme ji pouzdrem, je-li tvořena pouze síťovinou vláken, pak glykokalyxem. Tyto struktury zajišťují důležité vlastnosti dané buňky a jsou zásadní i pro celou řadu významných půdních procesů. Exopolymerní slizový materiál zajišťuje buňce adhezi k živým i neživým povrchům, kolonizaci hostitele, tvorbu biofilmu, interakci s rostlinnými kořeny, vhodné prostředí pro výměnu genetické informace, skvělé prostředí pro záchyt živin, a naopak ochranu proti různým vnějším stresům, jako je vysychání nebo účinky antibiotik a těžkých kovů. V době nedostatku se může stát zdrojem živin a energie pro vlastní buňku, ale i jiné organismy. Mezi nejvýznamnější funkce pak patří jeho stmelovací efekt napomáhající tvorbě půdních agregátů a podporující biologickou aktivitu půd (**obr. 2**).

Prokaryotická buňka interaguje s vnějším prostředím také prostřednictvím různých typů fimbrií (vláken, pilů), které jsou důležité pro přichycení k jiné buňce nebo povrchu a mohou sloužit i jako vstup pro viry. Bičky slouží bakteriím i archeím jako pohybový aparát a umožňují buňce ve vhodných podmínkách poměrně značnou rychlost až $50 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ (pohybuje-li se bakteriální buňka o velikosti $2 \mu\text{m}$ rychlostí $50 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, je to, jako kdyby se člověk s výškou 1,8 metru pohyboval rychlostí $45 \text{m}\cdot\text{s}^{-1}$).

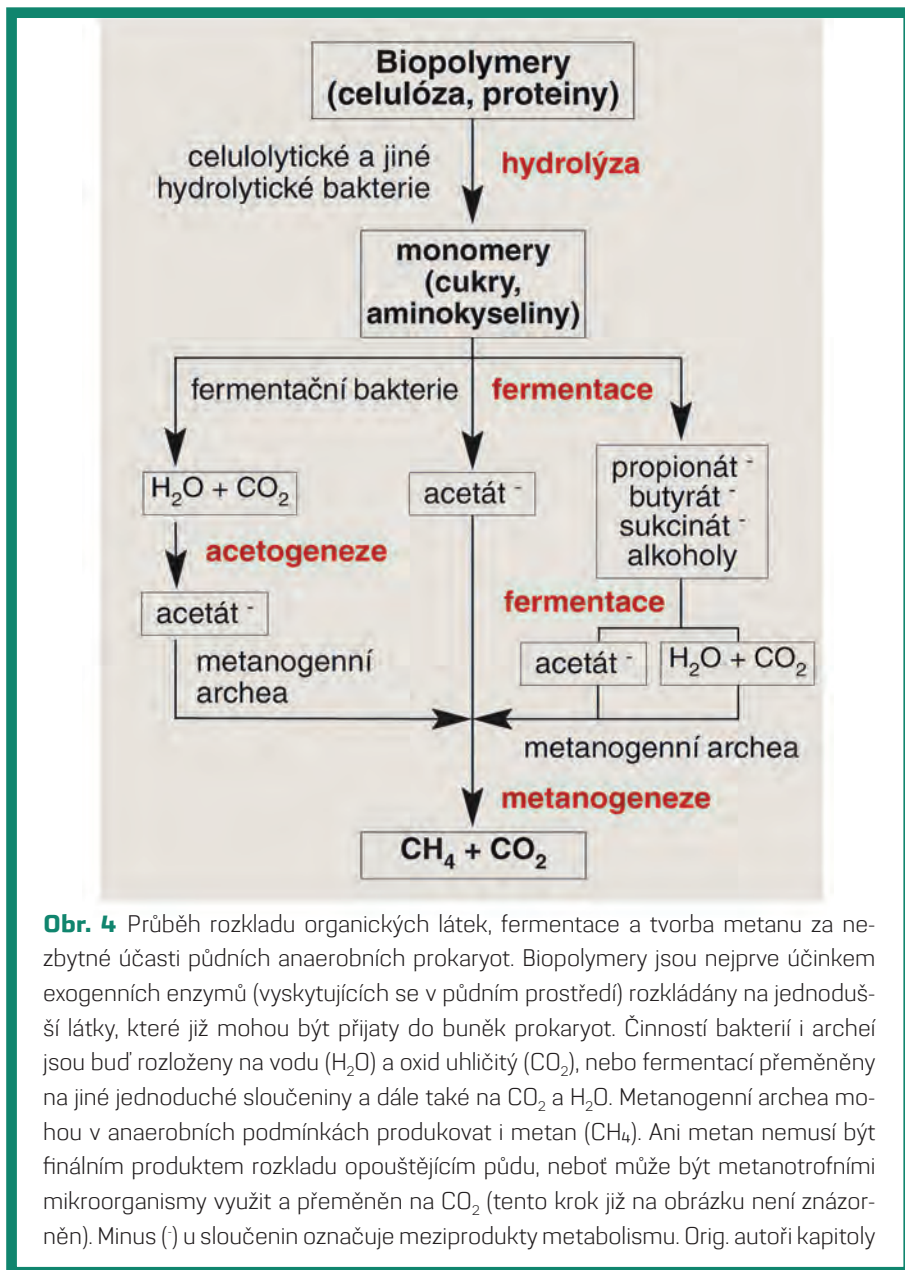
Prokaryota se rozmnožují jen nepohlavně, nejčastěji binárním dělením. Generační doba, kdy se z mateřské buňky stávají dvě dceřiné, může za optimálních podmínek trvat pouhých 15 minut. Rychlému rozmnožování napomáhá právě relativně jednoduchá stavba prokaryotické buňky, umožňující nekomplikované sprážení přenosu genetické informace z DNA do RNA a do podoby proteinů, a to vše probíhá v cytoplazmě bez překonávání vnitřních bariér. Podobně i při vlastním buněčném dělení nemusí



Obr. 3 Mikroměřítko – život prokaryot v zrnku půdy. Představu o velikostních poměrech vzhledem k prokaryotické buňce v půdě si můžeme udělat, pokud se podíváme, co všechno skrývá zrnko zahradní půdy menší než špendlíková hlavička (o průměru necelých 2 mm a hmotnosti 3 mg). Při 10násobném zvětšení zjistíme, že se zrnko půdy skládá z mikroagregátů o velikosti zhruba 100 µm, které jsou stmeleny exopolymerními slizy (**obr. 2**) a protkané vlákny půdních hub a vláknitých bakterií. Zvětšíme-li mikroagregát 10x, vidíme, že je tvořen organickým detritem, minerálními částicemi a mikrobiálními buňkami. Když přiblížíme pohled do půdního zrnka celkově tisíckrát, dostáváme se na úroveň prokaryotické buňky, obklopené ještě o řád menšími jílovými částicemi, mikrobiálním detritem a viry. Při postupném zvětšování vychází najevo složitá struktura vnitřního prostředí a přítomnost tisíců mikroorganismů v malém půdním agregátu. Orig. autoři kapitoly

prokaryotická buňka na rozdíl od eukaryotické odstraňovat a předělávat jadernou obálku ani replikovat orgány vázané na membránu. Prokaryota mohou získat i cizorodou DNA, a to konjugací (předáním plazmidů mezi různými i nepřibuznými buňkami), transdukcí (virovou infekcí) nebo transformací (přijetím extracelulární DNA z prostředí), a mechanismem rekombinace ji přijmout do svého genomu nebo ji uložit na plazmidech, kde se tak stává součástí mobilního genomu (mobilomu).

Tvar prokaryotických buněk je různý, i když morfoloická diverzita je ve srovnání s eukaryoty malá. Archea mají tvar koků, tyčinek, krátkých vláken, jehlanů, kostek nebo výjimečně jiných tvarů, které mohou dále utvářet shluky buněk a biofilmy. Bakterie mají nejčastěji tvar koků a různě tvarovaných tyčinek, které se mohou shlukovat. Typická velikost tyčinkovitých buněk je 0,5–1,5 mikrometru v průměru



Obr. 4 Průběh rozkladu organických látek, fermentace a tvorba metanu za nezbytné účasti půdních anaerobních prokaryot. Biopolymery jsou nejprve účinkem exogenních enzymů (vyskytujících se v půdním prostředí) rozkládány na jednodušší látky, které již mohou být přijaty do buněk prokaryot. Činností bakterií i archeí jsou buď rozloženy na vodu (H₂O) a oxid uhličitý (CO₂), nebo fermentací přeměněny na jiné jednoduché sloučeniny a dále také na CO₂ a H₂O. Metanogenní archea mohou v anaerobních podmínkách produkovat i metan (CH₄). Ani metan nemusí být finálním produktem rozkladu opouštějícím půdu, neboť může být metanotrofními mikroorganismy využit a přeměněn na CO₂ (tento krok již na obrázku není znázorněn). Minus (-) u sloučenin označuje meziprodukty metabolismu. Orig. autoři kapitoly

a 1–4 μm na délku, zatímco průměr koků bývá do několika μm . Některé bakterie jsou vláknité – například určité skupiny aktinobakterií. Buňky ve vlákně nejsou odděleny, vlákna jsou mnohojaderná a ke vzniku přepážek dochází pouze při sporulaci, tedy při tvorbě klidových buněčných forem – spor. Bakteriální klidová stadia se obecně vytvářejí při zhoršení podmínek prostředí, nejčastěji při snížení koncentrace živin nebo při vysychání půdy. Lze je rozdělit na endospory, exospory a cysty. Endospory vznikají uvnitř mateřské bakteriální buňky, jež se během asi 10hodinového procesu sporulace postupně rozpustí. Vytvořená spora obsahuje dehydratovaný protoplast s nukleoidem, který chrání několik vrstev buněčných obalů a vysoký obsah dipikolinátu vápenatého. Endospory jsou vysoce odolné proti extrémním teplotám, vysychání, radiaci a chemickým vlivům; obvykle je tvoří zástupci rodů *Bacillus* a *Clostridium*. Bakterie díky nim dlouhodobě přežívají napříč geologickým časem. V hlubokých podpovrchových sedimentech na hnědouhelných výsypkách jsme detekovali a oživilí bakterie z miocenního sedimentu o stáří minimálně 5 milionů let. Exospory vznikají na konci vláken (na sporoforech) již zmíněných aktinobakterií nebo plodniček myxobakterií. Některé bakterie jsou v nepříznivých podmínkách schopny snížit svůj metabolismus a vytvořit kolem buňky zesílenou buněčnou stěnu, často ještě chráněnou slizovým pouzdrem – příkladem jsou cysty bakterií rodu *Azotobacter* či akinety sinic. Ve srovnání s endosporami jsou ostatní klidová stadia bakterií méně odolná, nicméně schopná přežít v nepříznivých podmínkách mnoho let. Na rozdíl od bakterií poskytuje buněčná stavba archeí významně odolnější ochranu před vnějšími vlivy a tvorba spor se u nich prozatím neprokázala. Některé druhy bakterií jsou pleiomorfni, tvar jejich buněk se může měnit v závislosti na různých faktorech vnějšího prostředí. V půdě tuto schopnost mají například dravé myxobakterie.

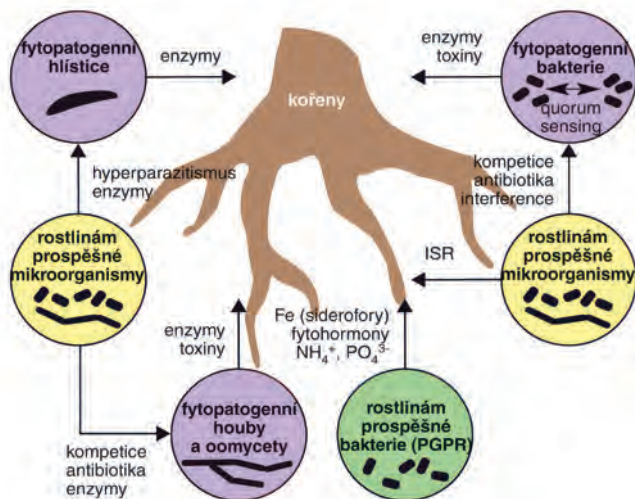
Heterogenita půdního prostředí podporuje diverzitu prokaryot

Ačkoli morfologická diferenciacíe půdních prokaryotických buněk je omezená, jejich funkční diverzita, zahrnující všechny typy metabolismu (viz **tab. 2** v první kapitole a podrobněji také 6. kapitola), které se během evoluce prokaryot vyvinuly, vše nahradí. Každý půdní agregát může představovat unikátní prostředí pro rozvoj specifických vlastností nejmenších půdních organismů. Půdní agregáty jako funkční biologické entity jsou asociace životaschopných mikroorganismů, organických materiálů v různých stadiích rozpadu a minerálních částic (**obr. 3**). Jejich součástí je i půdní voda a půdní vzduch. Představují organizovanou mikrostrukturu lišící se vnitřním prostředím od okolní půdy. Uvnitř agregátů se nacházejí refugia specifických mikrobiálních společenstev, chráněných před predátory, která jsou zároveň dočasně izolována od vnějšího prostředí a tvoří unikátní mikroprostředí gradientů nejrůznějších fyzikálních a chemických charakteristik umožňujících specifické biochemické

procesy. Stabilita agregátů není trvalá, po určité době se rozpadají a vytvářejí nové entity skýtající nové možnosti interakcí, ale i vhodné evoluční podmínky. Jejich dynamika pozitivně ovlivňuje biodiverzitu a biologickou aktivitu půdy. Mikroorganismy samy zároveň významně ovlivňují dynamiku agregace. Tyto procesy se mění v prostoru a čase, řídí tok energie a přeměnu i dostupnost živin v půdách. Zaživací trakty půdních živočichů jsou dalším specifickým prostředím půdních prokaryot. Především u živočichů živících se rostlinnými zbytky, které představují hlavní zdroj organické hmoty v půdě, dochází k selekci prokaryot schopných rozkládat těžko rozložitelné polymery a k jejich koncentraci v určitých částech trávicího systému, kde slouží jako zásobní inkulum. Populace mikrobiálních rozkladačů se dostávají do prostředí na vylučovaných peletkách nestrávené potravy, porůstají a prorůstají je a zlepšují tak jejich stravitelnost, výživovou hodnotu i atraktivitu pro další konzumenty. Ať už uvnitř zaživacího traktu, nebo mimo něj prokaryota dokončují rozklad veškeré organické hmoty na minerální živiny, včetně obecně těžko rozložitelných biopolymerů. Účastní se rozkladu a přeměn organické hmoty v celém jejich průběhu; významnými spolupracovníky jsou jim půdní houby a živočichové, nicméně hlavně v anaerobním prostředí (typicky v půdě rašelinišť, mokřadů, sedimentů aj.) jsou nezastupitelnou skupinou. Půdní mikroorganismy vytvářejí s půdními živočichy bezprecedentní společenstvo pro rozklad odumřelé hmoty až na jednoduché živiny i transformaci na humusové látky (jejich vznik a význam byly popsány v první kapitole). Aktivita půdních organismů je tak sehraná a na sebe navazující, že si většina lidí ani neuvědomuje, jak složité procesy pod povrchem půdy probíhají.

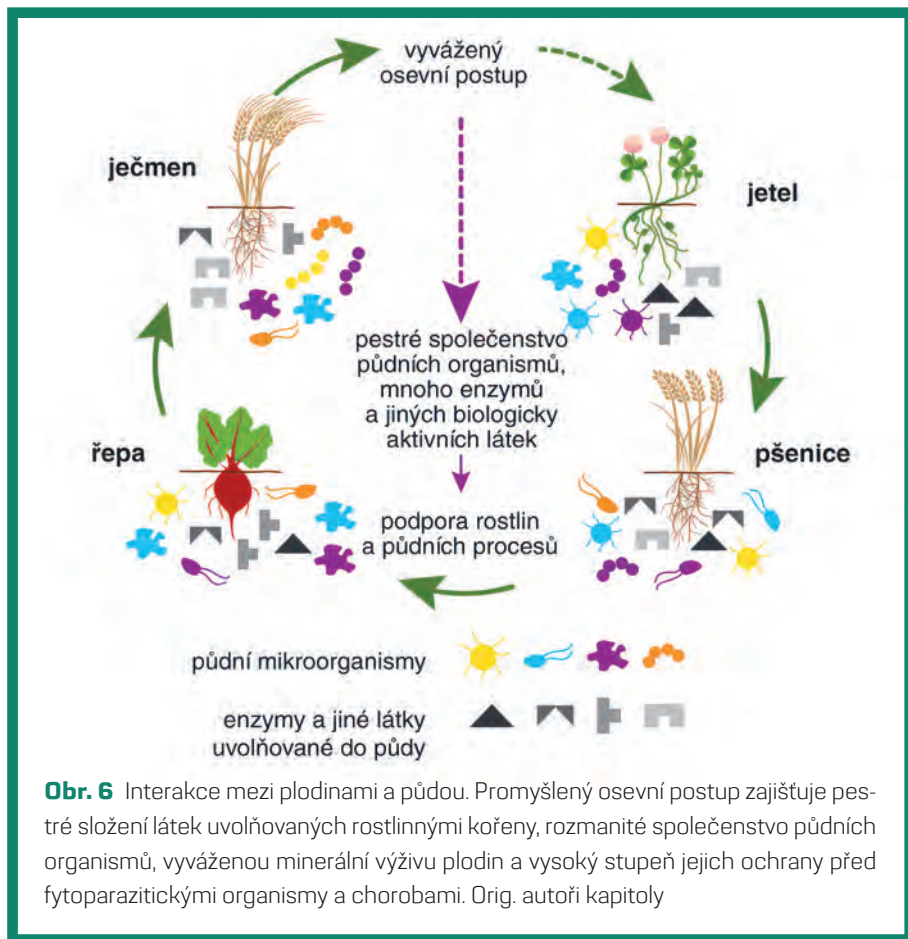
Ohromná pestrost půdních bakterií i archeí jako celku je podporována vysokou heterogenitou samotného půdního prostředí, na které se prokaryota dokážou dobře adaptovat. Prokaryota, s velmi jednoduchou stavbou těla a její nízkonákladovou údržbou, schopností přežít i v hraničních extrémních podmínkách, a naopak schopností rychlého rozmnožování, vysoce aktivní v komunikaci s prostředím, s největším aktivním povrchem těla vzhledem k jeho objemu, vyvinuly nespočet mechanismů pro osídlování prostředí. Při kolonizaci neoživených půdních substrátů v procesu pedogeneze představují pionýrské skupiny, které dokážou přežít nehostinné poměry a připravit podmínky pro vyšší organismy, především rostliny. Pro život v extrémních podmínkách jsou vybaveny slizovým pouzdem proti vysychání, ochrannými pigmenty proti UV záření, dalšími foto- a kryoprotektivními mechanismy, výkonnými reparačními systémy, tvorbou širokého spektra zásobních látek, schopností tvorby klidových stadií, nezávislostí na organických zdrojích uhlíku a dalších biogenních prvků, zejména schopností fixace vzdušného dusíku. Podobně adaptovaná jsou prokaryota v půdách ekosystémů, kde je růst cévnatých rostlin značně omezený nebo nemožný, například v polárních a pouštních oblastech a v nejvyšším (niválním) vysokohorském pásmu.

Vnější i vnitřní tlakům jsou vystavena i prokaryotická společenstva vyvinutých půd s bohatým rostlinným pokryvem, neboť půdní prostředí je neustále



Obr. 5 Síť vztahů v oblasti rhizosféry. V odborné literatuře již bylo popsáno velké množství mikroorganismů, které pozitivně ovlivňují výživu a růst rostlin, a tyto děje se zkoumaly i na molekulární úrovni. Schéma

mimo jiné ukazuje velkou skupinu bakterií (plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR, označenou zeleně), které rostlinu pozitivně ovlivňují přímo, např. zpřístupňováním dusíku skrze schopnost fixace N_2 (rody *Azotobacter*, *Clostridium*, *Bacillus*, *Azospirillum*, *Azoarcus*, *Herbaspirillum*, *Acetobacter*, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*, *Frankia* aj.), zvyšováním dostupnosti minerálního a organického fosforu díky schopnosti jeho uvolnění do půdní vody (rody *Bacillus*, *Rhizobium*, *Burkholderia*, *Achromobacter*, *Agrobacterium*, *Micrococcus* aj.), chelatací – vazbou železa pomocí sideroforů (rody *Pseudomonas*, *Streptomyces*) či produkcí fytohormonů (rody *Azospirillum*, *Burkholderia*). Rostlinám prospěšné jsou také skupiny mikroorganismů (označeny žlutě), které inhibují růst rostlinných patogenů (fialově) např. produkcí antimikrobiálních látek (rody *Pseudomonas*, *Streptomyces*, *Stenotrophomonas*, *Serratia*, *Paenibacillus*) nebo produkcí enzymů narušujících povrchy patogenních hub, hlístic i bakterií (rody *Streptomyces*, *Gluconoacetobacter*) a rušením komunikace v populaci patogenu rozkladem jeho signálních molekul používaných pro dorozumívání (quorum sensing). Opomenout nelze ani bakterie parazitující na rostlinných parazitech (hyperparazitismus, *Pasteurela penetrans*) a dále rhizosféřní mikroorganismy, které navozují indukovanou systémovou rezistenci (ISR) rostlin svými povrchovými strukturami nebo metabolity. Rostlina je následně odolnější k patogenům a parazitům. Typů vzájemných vztahů je mnoho a jednotlivých interakcí existuje nepřeborné množství. Orig. autoři kapitoly



obohacováno prokaryoty, která vstupují do půdy s nejrůznějšími typy organické hmoty rostlinného i živočišného původu. Půdní mikroorganismy tak můžeme rozdělit do dvou základních kategorií – autochtonní (domorodé, rezidentní) a zymogenní, alochtonní (cizorodé, tranzientní). Půdní společenstvo mikroorganismů (mikrobiom) se neustále obohacuje a jeho živí představitelé jsou podrobováni filtraci prostředím a selektivnímu výběru v rámci konkurenčních a jiných interakcí mezi sebou. Výjimečné postavení mezi půdními sférami skýtá pro prokaryota rhizosféra, oblast kolem kořene rostlin, kde se setkává začátek a konec půdního potravního řetězce. Hlavní terestričtí producenti – rostliny uvolňující kořeny část svých asimilátů, které

představují snadno dostupné a bohaté zdroje organického uhlíku a energie – jsou zde v kontaktu s prokaryoty, posledním článkem rozkladu veškeré organické hmoty, který rostlinám zpřístupňuje minerální živiny. Rhizosféra je proto prostředím charakteristickým vysokou bohatostí, ale i specializací vzájemných vztahů mezi rostlinou, prokaryoty i ostatními rhizosféry organismy (**obr. 5**).

Pokud přirozeně pestrá rostlinná společenstva nahradíme monokulturou zemědělských plodin, síť vztahů v půdě a její dynamická rovnováha se naruší. V takovém případě musí hospodář nahradit do jisté míry přírodu a dodržovat určitá pravidla, zejména vhodný osevní postup, aby alespoň částečně do půdy vrátil rovnovážnou dynamiku zaručující pestré půdní společenstvo a s ním vyrovnanou dostupnost živin potřebných pro rostliny (**obr. 6**).

Jak velká je rozmanitost půdních prokaryot na planetě Zemi, se můžeme stále jen dohadovat, ačkoli díky technickým možnostem, především studiím založeným na velkokapacitních analýzách sekvenace DNA, se daří objevovat stovky zcela nových zástupců obou domén prokaryot. Bohužel jen nepatrnou část z nich lze izolovat a rozmnožit mimo jejich přirozené prostředí a podrobně tak studovat všechny jejich vlastnosti a funkce.

Jako poznámku doplňme, že popisy nových taxonů a změny zařazení stávajících se řídí mezinárodními pravidly nomenklatury prokaryot (International Code of Nomenclature of Prokaryotes, ICNP) a jsou průběžně publikovány. Aktuální verze taxonomického systému je k dispozici na webových stránkách a kompletní přehled je pravidelně, ale s delšími časovými intervaly zveřejňován v knižních sériích Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (vychází od roku 1923) a The Prokaryotes. Taxonomie a klasifikace archeí se průběžně vyvíjejí díky novým kulturám z různorodého prostředí a metagenomickým datům ve veřejně dostupných databázích (např. The National Centre for Biotechnology Information, NCBI, www.ncbi.nlm.nih.gov), které dovolují nahlédnout do metabolického potenciálu zatím nekultivovatelných archeí.

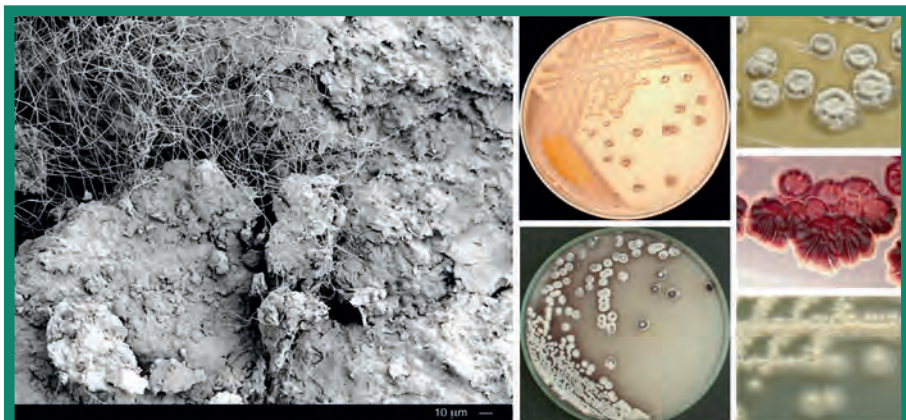
Bakterie – nejpočetnější skupina půdních prokaryot

Doména bakterie se podle taxonomického systému přijímaného v současnosti dělí na 30 kmenů, u dalších asi 50 potenciálních kmenů dosud nebyl získán životaschopný izolát, a nelze je tedy platným způsobem popsat a zařadit. Diverzita půdních bakterií studovaná v roce 2018 (Delgado-Baquerizo a kol.) na velkém souboru půd z celého světa (237 lokalit napříč 6 kontinenty) ukazuje, že z 30 dosud popsaných bakteriálních kmenů je v půdách pravidelně zastoupeno 9 dominantních, reprezentujících alespoň 2 procenta relativní abundance (**obr. 8**).

Mezi dominanty půdních mikrobiálních společenstev patří zástupci G bakterii z kmene Proteobacteria. Nejčastěji jde o třídu Alphaproteobacteria, typickou pro

volnou půdu i rhizosféru, schopnou ovlivňovat rostlinný růst. Příkladem jsou symbiotická rhizobia, vyvolávající transformaci rostlinné buňky a tvorbu hlízek na kořenech, v nichž fixují atmosférický dusík a podporují tak výživu a růst hostitelské rostliny; naopak patogenní zástupci rhizobií bývají příčinou nežádoucích rostlinných tumorů. Patří sem také aerobní metanotrofní bakterie (např. čeleď Beijerinckiaceae), které významně přispívají ke spotřebě metanu v půdě (snižují tak emise tohoto skleníkového plynu do atmosféry). Zástupci rodu *Sphingomonas* vynikají schopností rozkládat složité aromatické látky, a jsou proto využíváni při remediacích kontaminovaného prostředí. Půdní zástupci třídy Betaproteobacteria představují funkčně velmi různorodou skupinu s většinou známých metabolických strategií, významně zasahují do cyklů dusíku, síry a dalších prvků v půdě, ovlivňují půdní reakci. Příkladem je řád Nitrosomonadales. Třída Gammaproteobacteria sice nepatří mezi nejpočetnější půdní bakterie, ale vzhledem k jejich snadné kultivaci je řadíme k nejlépe prostudovaným skupinám. Mezi nimi se nacházejí i modelové bakterie, jako je rod *Escherichia*, typický pro zažívací trakty živočichů, nebo typické půdní bakterie rodů *Pseudomonas* a *Azotobacter*. Třída Deltaproteobacteria zahrnuje pro půdu významné skupiny bakterií redukujících sulfát (např. řád Desulfovibrionales) a nesmírně zajímavou skupinu pohybujících se myxobakterií (řád Myxococcales) typickou pro půdy, s vnitřní komunikací, specializací a koordinací buněk schopných bakteriální predace, připomínající „lov smečky“, ale i přizpůsobení nepříznivým podmínkám tvorbou plodniček nesoucích odolné klidové myxospory. Typická je enormně bohatá genová výbava, projevující se širokým spektrem rozkladných enzymů i bioaktivními produkty sekundárního metabolismu.

Kmen Actinobacteria je další stabilní a typickou skupinou bakterií rozšířenou v půdách celého světa. Pro tyto G⁺ bakterie je specifické vysoké zastoupení guaninu a cytozinu v chromozomální DNA. Typická je pestrá buněčná morfologie včetně tvorby pseudomycelia (**obr. 7**) a spor, velký genom umožňující adaptace na různé podmínky prostředí a jejich změny, široké spektrum regulačních genových mechanismů a také bohatý sekundární metabolismus, který proslavil rod *Streptomyces* jako producenta více než dvou třetin klinicky využívaných nesyntetických léčiv s antibiotickým účinkem. Preferují půdy s neutrálním pH. Díky výjimečné schopnosti efektivně využívat organické polymery lignin, celulózu a chitin jako zdroj uhlíku patří aktinobakterie k nejvýznamnějším půdním rozkladačům rostlinných, živočišných a houbových zbytků. Jsou využívány také při bioremediacích (např. rod *Rhodococcus*) a zasahují do koloběhů mnoha živin. Vytvářejí široké spektrum specifických interakcí se všemi půdními mikro- i makroorganismy – od fixace molekulárního dusíku rodem *Frankia* v kořenových hlízkách olše a řady jiných rostlin přes zpřístupňování železa pomocí sideroforů a antagonismus s patogenními houbami až po produkci fytotoxinů a parazitismus. Endofytické druhy jsou využívány v praxi pro biologickou ochranu plodin před houbovými patogeny (např. *Streptomyces lydicus*).



Obr. 7 Půdní aktinobakterie. Síť mikroskopických vláken aktinomycet v jejich přirozeném půdním prostředí zachycená elektronovou mikroskopií (černobílý snímek). Makroskopické kolonie aktinobakterií izolovaných z půdy na živná média (barevné snímky). Zobrazené kultury aktinobakterií jsou součástí Sbírký půdních aktinomycet BCCO (Biology Centre Collection of Organisms; www.actinomycetes.cz) a Sbírký půdních bakterií BCCO (www.soilbacteria.cz) spravovaných Ústavem půdní biologie a biogeochemie Biologického centra Akademie věd ČR v Českých Budějovicích (foto V. Křišťufek a J. Němec, archiv BC AV ČR)

Kmen *Acidobacteria* také patří mezi nejrozšířenější skupiny půdních bakterií na naší planetě. Jde o G^- bakterie upřednostňující kyselou půdní reakci typickou například pro lesní půdy a rašeliniště. Vzhledem k jejich obtížné izolaci a kultivaci za laboratorních podmínek (rostou velmi pomalu a tvoří minikolonie) bylo popsáno zatím jen málo druhů, a informace o jejich fyziologii i ekologii tedy většinou chybějí. Předpokládá se, že acidobakterie se významně účastní rozkladu organické hmoty a zpřístupňování živin v oligotrofních půdách s nízkým pH. Mají zřejmě velký potenciál pro bioremediace kontaminovaných půd.

Kmen *Bacteroidetes* tvoří G^- bakterie; tyto nesporulující tyčinky pokrývají celou škálu nároků na kyslík, od obligátních aerobů po obligátní anaeroby. Všechny čtyři známé řády, *Bacteroidales*, *Cytophagales*, *Flavobacteriales* a *Sphingobacteriales*, jsou pro cennou enzymatickou výbavu schopnou depolymerovat rostlinné polysacharidy jako celulózu, pektin, xylan aj. významné v půdě i v zaživacích traktech půdních živočichů. Někteří zástupci tohoto kmene jsou patogenní; silnou a bohatou hydrolytickou výbavu využívají k napadání rostlin, řas, hub i živočichů.

Kmen Firmicutes zahrnuje G⁺ bakterie – jejich jedinečnou vlastností je schopnost tvořit endospory, mimořádně odolné dormantní formy, jejichž tvorba je typická pro zástupce řádů Bacillales a Clostridiales. Tato vlastnost jim v půdě zaručuje dlouhodobé přežívání i za velmi nepříznivých podmínek. Zástupci rodů *Bacillus* i *Clostridium* náležejí k typickým půdním izolátům, patří k nim nemnohé, zato významné lidské i zvířecí patogeny, schopné produkovat silné exotoxiny vyvolávající závažná onemocnění s vysokou úmrtností (především *B. anthracis*, *C. tetani* a *C. botulinum*). Entomopatogenní *B. thuringiensis* je součástí široce využívaných bioinsekticidů. Zástupci obou těchto řádů produkují extracelulární enzymy uplatňující se při rozkladu biopolymerů. Liší se nároky na kyslík, zástupci řádu Bacillales jsou aerobní nebo fakultativně aerobní, zástupci Clostridiales obligátně anaerobní. Některé druhy rodu *Clostridium* představují hlavní rozkladače celulózy v anoxickém prostředí zamokřených půd a trávicích traktů půdních bezobratlých.

Další bakteriální kmeny stabilně zastoupené v půdách celého světa jsou Planctomycetes, Verrucomicrobia a Gemmatimonadetes. O jejich fyziologii a ekologii máme ale nedostatečné informace, jedním z důvodů je obtížné získávání kultivovatelných životaschopných izolátů. Nicméně výzkum ukazuje na jejich důležitou úlohu v transformačních cyklech živin (např. zástupci kmene Planctomycetes se aktivně účastní anaerobní nitrifikace), v interakcích se zoedafonem (Verrucomicrobia jsou symbionti protistů a hlístic) či v tvorbě půdních agregátů (Gemmatimonadetes). Zmíněn by měl být také kmen Chloroflexi (zelené nesírné bakterie), jelikož patří mezi devět nejčastěji celosvětově zastoupených půdních bakteriálních kmenů, a kmen Cyanobacteria (sinice), jehož zástupci mají významné postavení v povrchových vrstvách mnoha půd i ve vodách a kterému se bude společně s dalšími organismy věnovat třetí kapitola. V obou případech jde o fototrofní bakterie využívající světlo jako zdroj energie v procesu fotosyntézy.

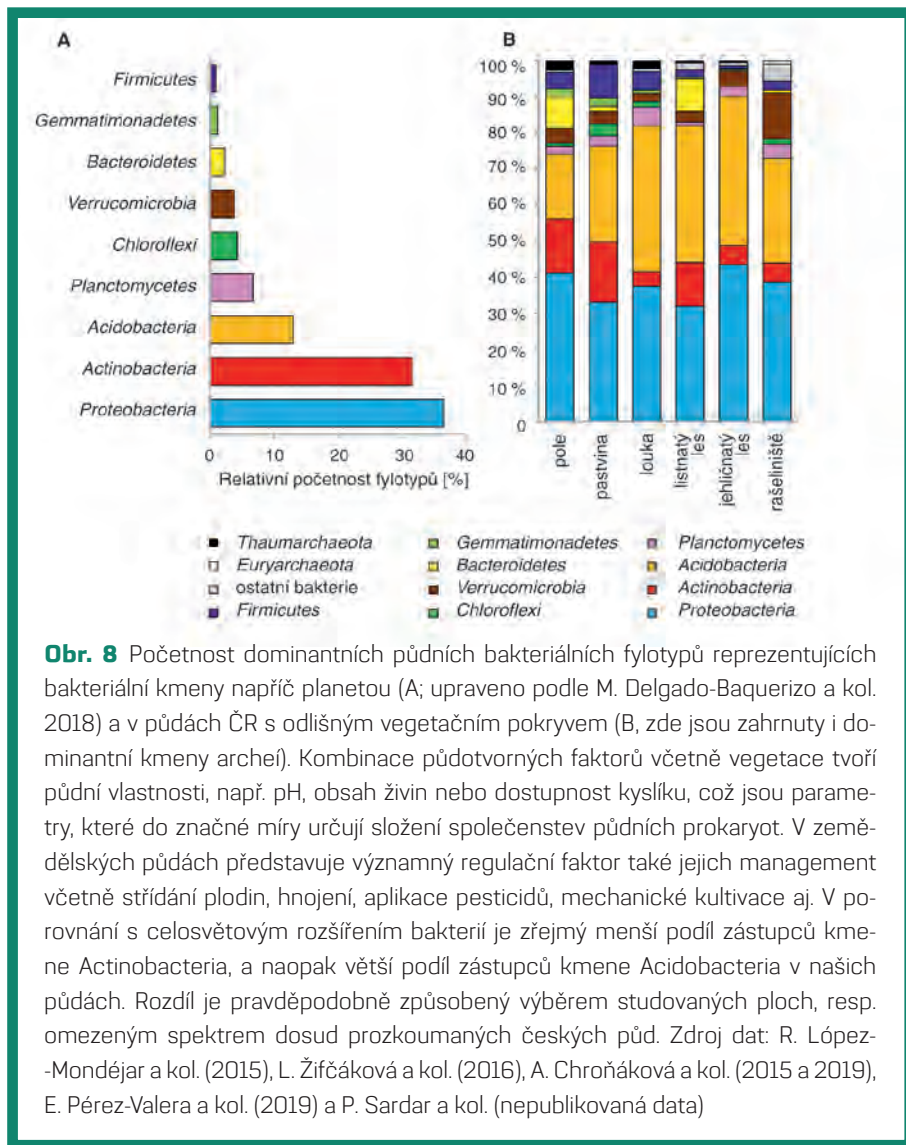
Archea – druhá doména půdních prokaryot

Zástupci archeí, jedné z nejstarších forem života, osídlují Zemi už více než 3,5 miliardy let. Kvůli své morfologické podobnosti s bakteriemi byla zpočátku označována jako archebakterie a řadila se k bakteriím (**obr. 9**). Blíže známa byla pouze jediná skupina archeí produkujících metan (v literatuře dosud někdy chybně označovaná jako metanogenní bakterie). Na základě analýzy 16S rRNA a následujících objevů – neobvyklého složení lipidů v buněčných membránách, významné podobnosti RNA polymeráz archeí a eukaryot a specifického elongačního aparátu ribozomu, který nebyl podobný ani bakteriím, ani eukaryotům – se začalo uvažovat o archeích jako o třetí doméně buněčného života na Zemi. Dlouho panoval názor, že jde o extrémofilní mikroorganismy vyskytující se v prostředích nehostinných pro jiné organismy

včetně bakterií: v podmořských horkých vývěrech, ve vřídlech, v extrémně zasolených prostředích, v podmínkách velmi nízkého pH apod. V posledních asi 30 letech vyšlo ale najevo, že archeí existuje mnoho a že se nacházejí prakticky ve všech ekosystémech včetně běžných půd, kde bývá jejich podíl z počtu všech prokaryotických buněk většinou 0,1–10 procent. Podle některých studií může být podíl archeí mezi prokaryoty v půdách listnatých lesů v mírném pásu mnohem vyšší (12–38 %), než jsou průměrné odhady pro půdy obecně; pro půdy boreálních lesů je významné také jejich hojně zastoupení v asociacích s kořeny rostlin a mykorhizními houbami. Kvůli obtížné izolaci a kultivaci archea unikala pozornosti a pestrost a bohatost jejich společenstev se začala poodhalovat až s nástupem nových technik molekulární biologie a metod bioinformatiky. Jednotlivé vývojové linie archeí mohou upřednostňovat rozdílný způsob života včetně získávání energie a živin a jsou adaptované na rozmanité podmínky. Najdeme mezi nimi zástupce mezofilní i termofilní, anaerobní i aerobní, autotrofní i heterotrofní, volně žijící nebo symbiotické a dále například syntrofní (využívání zdroje živin a energie dvěma nebo více organismy, které kombinují svůj metabolismus), acetogenní (produkce acetátu anaerobní respirační nebo fermentací) či metanogenní (tvorba metanu několika různými biochemickými drahami). Metabolické i fyziologické vlastnosti jsou v některých případech fylogeneticky ukotveny (např. metanogeneze a nitritace). Podle současných poznatků hrají archea významnou roli v cyklech dusíku a uhlíku ve všech ekosystémech, a to zejména díky schopnosti oxidovat amonné ionty, produkovat metan a také ho oxidovat v anaerobních podmínkách.

Taxonomie archeí dnes rozlišuje na základě fylogeneze ribozomálních sekvencí (16S rRNA) a genomických dat čtyři superkmény: Proteoarchaeota, Euryarchaeota, Asgard a DPANN (akronym odvozený z názvů části zastoupených kmenů). Většina půdních archeí patří do kmene Thaumarchaeota ze superkmene Proteoarchaeota. Všichni doposud kultivovaní zástupci tohoto kmene nesou specifický membránový biomarker crenarchaeol. V aerobních podmínkách provádějí první krok nitrifikace (nitritaci, tedy oxidaci amonných solí na dusitany), a proto se v anglicky psané literatuře označují pojmem ammonia oxidizing archaea (AOA). Pro cyklus dusíku v mnoha půdách mohou mít AOA větší význam než „klasické“ nitrifikační bakterie z řádu Nitrosomonadales (AOB). Umožňuje jim to jejich vysoká afinita k substrátu a ke kyslíku a možnost tolerance extrémních teplot a pH (mají aktivní rozmezí pH od 3,6 do 8,7). Archea zajišťují nitrifikaci například v kyselých lesních půdách, kde jsou jejich bakteriální protějšky limitovány nízkým pH.

Druhou hojně rozšířenou skupinou archeí v půdě jsou druhy ze superkmene Euryarchaeota. Zahrnují halofilní, termofilní nebo acidofilní extremofily (např. řád Halobacteriales, jehož zástupci se vyskytují na silně zasolených stanovištích s koncentrací chloridu sodného vyšší než 1,5 M, ca 9,5 % NaCl), a především velkou skupinu metanogenů. Metanogenní archea jsou obligátní anaerobové s unikátní schopností

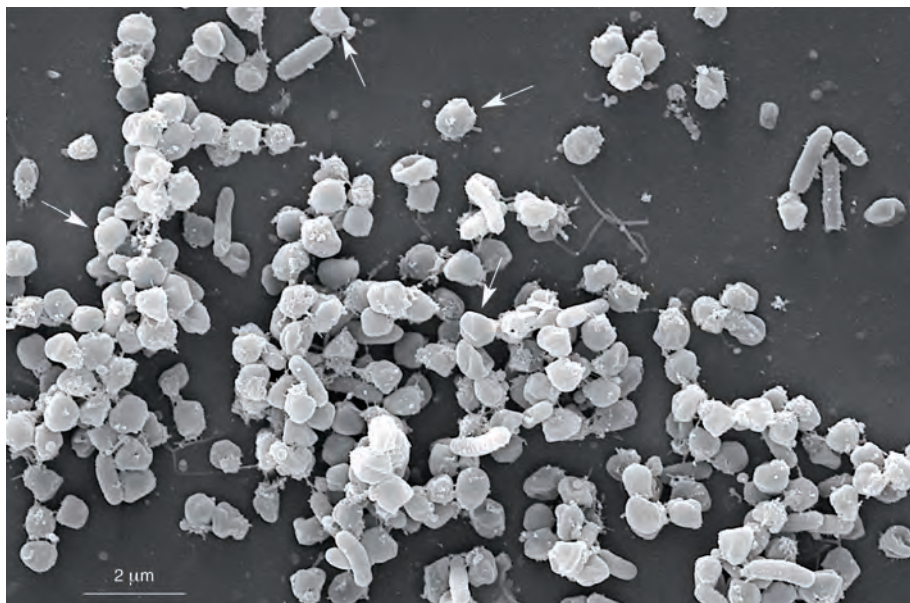


tvorby metanu. K tomu využívají substráty vznikající rozkladnými procesy a fermentací v anoxických prostředích, kde je metanogeneze posledním krokem v mineralizaci organické hmoty.

Typy metanogeneze

Nejrozšířenější a univerzální drahou je hydrogenotrofní metanogeneze a tvorba metanu redukcí CO_2 vodíkem. Touto cestou získává energii téměř 75 procent metanogenů. Proces je významný v anaerobních prostředích, protože pomáhá udržovat nízkou hladinu H_2 a formiátu a zajišťuje proces mezidruhového přenosu elektronů. Přirozeným prostředím pro hydrogenotrofní metanogeny v našich klimatických a geografických podmínkách jsou mokřady a rašeliniště; v šumavských rašeliništích převažují zejména proto, že jsou zde půdy velmi chudé na živiny. Ve druhé, takzvané metylotrofní dráze je substrát částečně oxidován na CO_2 , a zbylé metylové uhlíky redukovány na metan. Tato metabolická dráha je častá v prostředích, kde vzniká dostatek metylovaných substrátů s jedním uhlíkem, a to jsou kromě mořských sedimentů hlavně intestinální trakty živočichů. Využívá ji asi 33 procent známých metanogenů. S exkrementy a hnojem se metanogenní archea mohou dostávat do půdy a stát se stabilní součástí půdního společenstva a měnit jeho funkce (např. zvyšovat emise skleníkových plynů v půdách výběhů hospodářských zvířat nebo pastevních půdách sloužících k přezimování venkovních chovů skotu). Třetí, nejvzácnější se vyskytující metabolická dráha se nazývá acetoklastická, kde jediným substrátem pro tvorbu metanu je acetát; může ji využívat jen omezené spektrum metanogenních archeí (asi 8 %). Metylový uhlík z acetátu se redukuje na metan a karboxylový uhlík se oxidaže na CO_2 . Acetoklastickou metanogenezi provádějí zástupci rodů *Methanosarcina* a *Methanosaeta*, přičemž *Methanosarcina* je univerzální – jako jediná dokáže produkovat metan pomocí všech tří jmenovaných metabolických drah. Reprodukční doba acetoklastických metanogenů je delší než u ostatních, a proto nedokážou konkurovat jiným mikroorganismům v prostředí s rychlým obratem, například v intestinálních traktech. Acetát představuje významný substrát pro metanogenezi tam, kde je přítomen ve vhodných koncentracích, zejména ve sladkovodních anoxických sedimentech, skládkách odpadů a v některých půdách. Všechny tři metabolické dráhy mají společný poslední krok, a to redukcí metylkoenzymu M (methyl-CoM) na metan, prováděnou metylkoenzym M reduktázou. Gen kódující alfa podjednotku tohoto enzymu, označovaný *mcrA*, slouží jako velmi robustní a fylogeneticky vhodný molekulární biomarker metanogenů.

Metanogenní archea se tedy významně účastní cyklu uhlíku v mokřadech a rašeliništích, zatopené půdě, rýžových polích, bahně, sedimentech, ale také v zaživacích traktech živočichů a jiných anaerobních mikrostanovištích. Metanogeneze je zřejmě nejstarší metabolická dráha zisku energie z molekul hojně obsažených v prehistorické atmosféře Země, která neobsahovala kyslík. Je to jediný biologický proces umožňující vznik metanu. Tento fenomén podporuje myšlenku, že archea patří mezi nejstarší formy života vůbec. Metanogeneze byla pravděpodobně společná pro všechna původní Euryarchaeota, během dlouhé evoluce však někteří její zástupci tuto schopnost

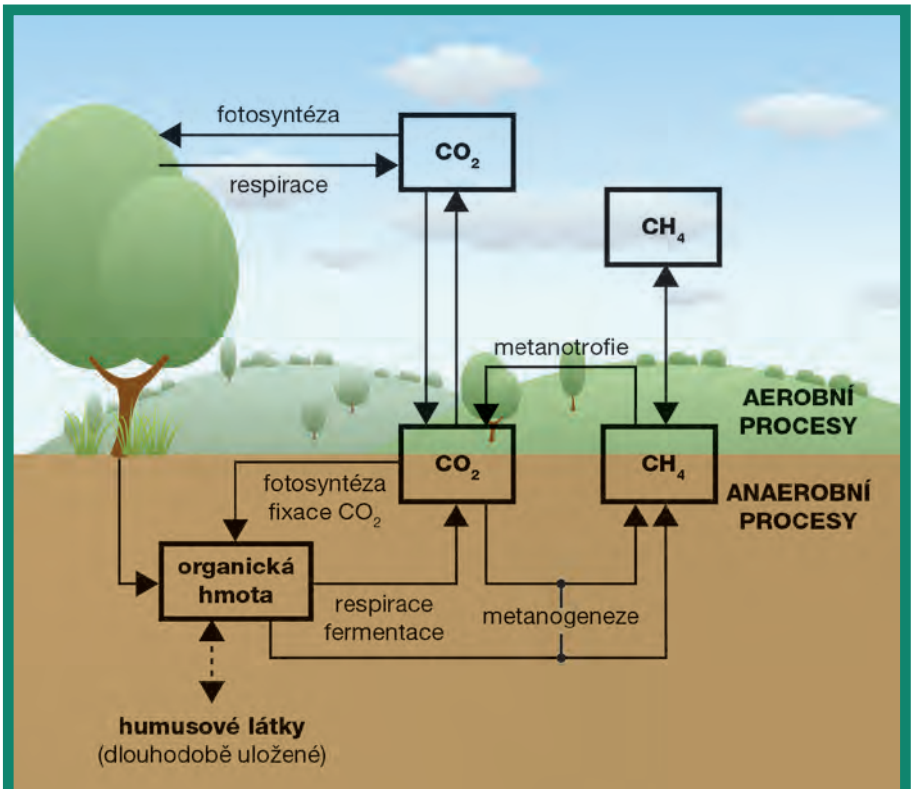


Obř. 9 Směsná kultura archeí a bakterií zachycená elektronovou mikroskopií. Sférické a kokální buňky archeí jsou označeny šipkou, bakteriální buňky mají tyčinkovitý tvar (foto A. Daebeler, Vídeňská univerzita, použito s laskavým svolením)

ztratili. Většinu řadíme mezi *Euryarchaeota* (řády *Methanobacteriales*, *Methanococcales*, *Methanomicrobiales*, *Methanocellales*, *Methanomassiliococcales*, *Methanosarcinales* a *Methanopyrales*), některé zástupce do dalších nových kmenů *Verstraetearchaeota* a *Bathyarchaeota*. Ačkoli jsou metanogenní archaea v čistých kulturách extrémně citlivá k malému množství kyslíku, v přírodních habitatech přežívají ve specifických mikroprostředích, jako jsou oddíly trávicích traktů býložravých živočichů (bachor skotu, zadní střevo termitů a mnohonožek aj.). Ochranu před škodlivými účinky kyslíku zajišťuje také rychlá spotřeba kyslíku a vysoká metabolická aktivita aerofilních a mikroaerofilních bakterií a eukaryot i život ve složitých mikrobiálních konsorciích a biofilmech. Metanogenní mikroorganismy žijí také jako ekto- nebo endosymbionti protozoí či bakterií (*Methanoplanus endosymbiosis*, *Methanobacterium formicum*, zástupci rodu *Methanobrevibacter*). Některá metanogenní archaea dokážou fixovat molekulární dusík a patří mezi takzvané nefotosyntetizující autotrofní diazotrofní mikroorganismy.

Jak jsme se zmínili již v úvodu, prokaryota mají nejpestřejší spektrum metabolismu ze všech organismů. Dokážou například rozložit všechny přírodní látky včetně nejdolnějších a nejstabilnějších polymerů typu ligninu a pravděpodobně si poradí

i s rozkladem většiny, ne-li všech látek xenobiotických, šířených do prostředí člověkem (i když k tomu mohou potřebovat dlouhou dobu). Metabolická bohatost prokaryot a jejich fyziologická flexibilita je předurčující k zapojení do lokálních i globálních cyklů energie a biogenních prvků včetně uhlíku, dusíku, síry atd. Zároveň vstupují do mnoha interakcí s jinými organismy, rostlinami, živočichy, houbami i mikroorganismy. Diverzita vlastností a funkcí půdních prokaryot je dosud z velké části neprobádaným vesmírem, který je třeba objevovat, ale i chránit, a proto musíme všemi prostředky bránit degradaci půdy. Další poznatky o mimořádné funkční pestrosti metabolismu a interakcích prokaryot v půdě přinesou následující kapitoly.



Obr. 10 Půdní prokaryota (bakterie a archea) jsou hybateli většiny biologických procesů přeměny látek v prostředí. Mají například nezastupitelnou roli při rozkladu organické hmoty a v koloběhu uhlíku, archea zajišťují i tvorbu metanu (metanogenezi) (viz také **obr. 5 a 6** v první kapitole). Orig. M. Šimek

3 Fototrofní mikroorganismy a houby

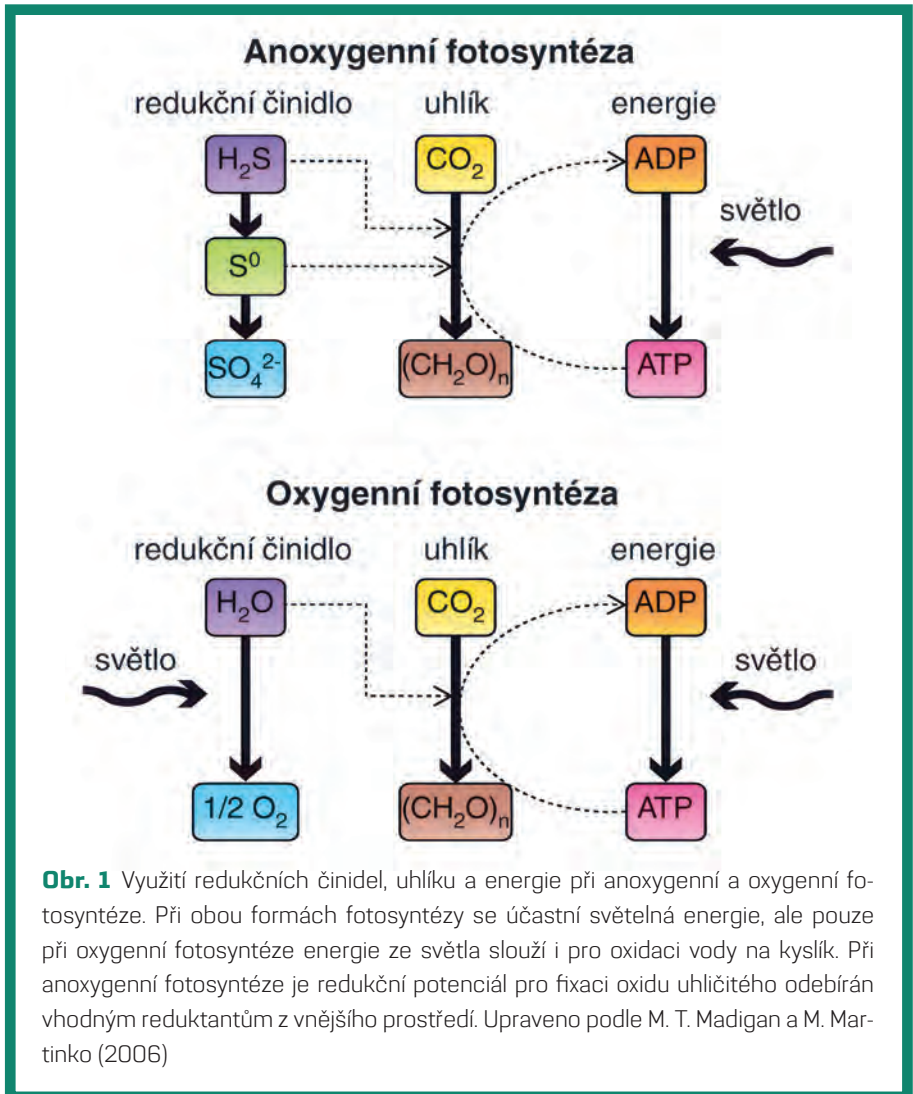
Miloslav Šimek, Petr Baldrian, Dana Elhottová, Alena Lukešová

Třetí kapitola se zaměřuje na další půdní mikroorganismy, které však často můžeme zaznamenat i pouhým okem. Jedná se o houby (jejichž makroskopické plodnice zná snad každý) a pestrou skupinu fototrofních mikroorganismů, které na sebe upozorňují zelenými i jinak barevnými povlaky na povrchu půdy, na kmenech stromů, na skalách apod. Fototrofní organismy patří jak k prokaryotům (bakteriální kmen Cyanobacteria a další menší skupiny bakterií), tak k eukaryotům. Záměrně se při členění jednotlivých kapitol nedržíme striktně taxonomického hlediska, a to pro lepší pochopení úlohy a významu jednotlivých skupin organismů v půdě a ekosystémech. Fototrofní (mikro)organismy jsou v mnoha půdách významnou skupinou primárních producentů, stojí ale obvykle v pozadí vedle (vyšších) rostlin coby hlavního zdroje organické hmoty ve většině půd. Přesto mají tyto organismy v mnoha ekosystémech významnou roli, kterou zde chceme přiblížit. Půdní (eukaryotické) houby jsou důstojnými a významnými partnery prokaryot v rozmanitých procesech, zejména při rozkladu organické hmoty a při jejich transformacích vedoucích k formování humusových látek v půdě, jakož i pro zásobování rostlin živinami.

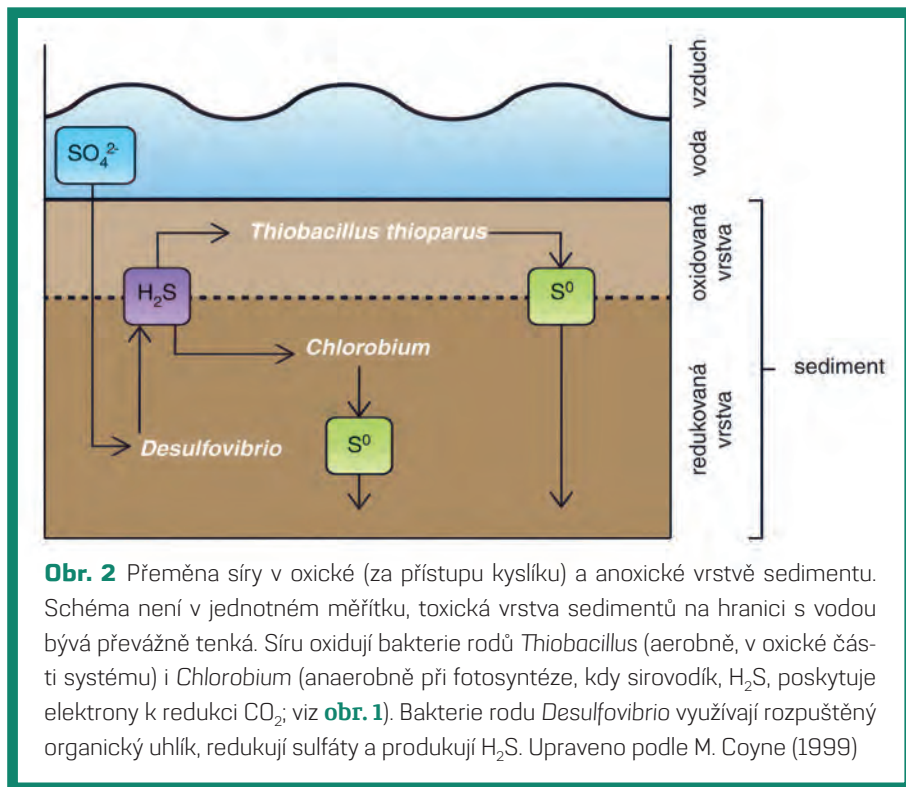
Jak využít energii ze světla

Již v první kapitole jsme zmínili, že organismy na Zemi získávají energii buď ze světelného záření (fototrofové), nebo oxidací nejrůznějších chemických látek, anorganických i organických (chemotrofové). Zdrojem energie fototrofních organismů je v přírodě Slunce, v umělých systémech, jako jsou například vegetační haly a skleníky, energii dodávají světelné zdroje umělé. Fototrofie má velkou výhodu v tom, že organismy nejsou při opatřování energie odkázány na jiné organismy a chemické látky. Díky této vlastnosti bývají také úspěšnými kolonizátory nových a extrémních stanovišť, kde připravují podmínky pro uchycení a rozvoj jiných skupin organismů. Na druhou stranu se nemohou úspěšně rozvíjet tam, kde není světlo k dispozici, například v hlubších vrstvách půdy. Tuto zřejmou nevýhodu řeší některé fototrofní organismy mixotrofií (např. kokální zelené řasy nebo známá krásnoočka – jednobuněčné bičíkaté organismy rodu *Euglena*), což znamená, že jsou dočasně schopné přejít na způsoby získávání energie z chemických látek.

Převod energie světelné na chemickou probíhá cestou fotosyntézy, představující rozhodující zdroj redukovaných sloučenin uhlíku nezbytných pro všechny formy života na Zemi. Převážná část organické hmoty, která vstupuje do půdy, pochází z biomasy fototrofních organismů (viz **obr. 4** v první kapitole). Většina fotosyntetizujících



organismů je autotrofních (jako zdroj uhlíku pro biomasu využívají CO_2) a litotrofních (jako zdroj protonů a elektronů slouží anorganická látka; také blíže v první kapitole). Nejběžnějším příkladem této metabolické strategie jsou rostliny a mnohé mikroorganismy. Prokaryota však využívají širší škálu fototrofních strategií včetně heterotrofní



Obr. 2 Přeměna síry v oxické (za přístupu kyslíku) a anoxické vrstvě sedimentu. Schéma není v jednotném měřítku, toxická vrstva sedimentů na hranici s vodou bývá převážně tenká. Síru oxidují bakterie rodů *Thiobacillus* (aerobně, v oxické části systému) i *Chlorobium* (anaerobně při fotosyntéze, kdy sirovodík, H_2S , poskytuje elektrony k redukci CO_2 ; viz obr. 1). Bakterie rodu *Desulfovibrio* využívají rozpuštěný organický uhlík, redukují sulfáty a produkují H_2S . Upraveno podle M. Coyne (1999)

a organotrofní, které vedle energie ze světla vyžadují organické látky jako zdroj uhlíku pro tvorbu vlastní biomasy či zdroj protonů a elektronů. Fotosyntéza může být oxygenní, jak ji známe u vyšších rostlin nebo cyanobakterií (produkuje kyslík rozkladem vody), nebo anoxygenní, častá u jiných bakterií (obr. 1).

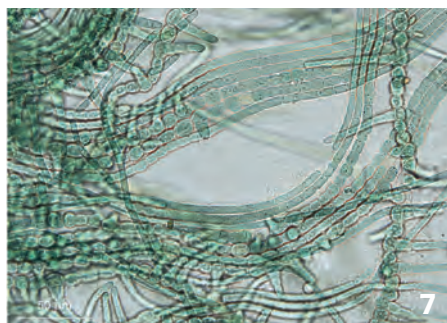
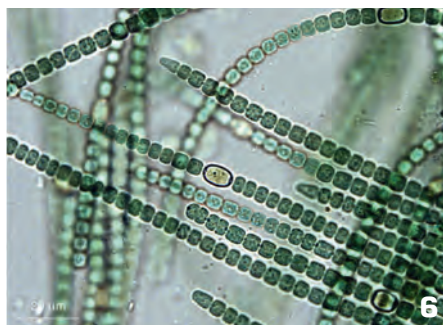
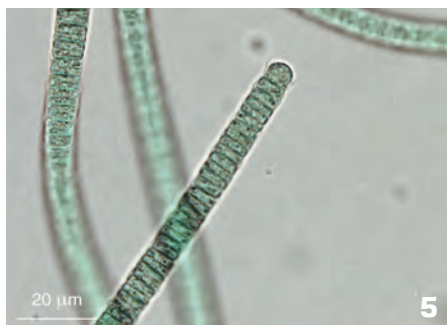
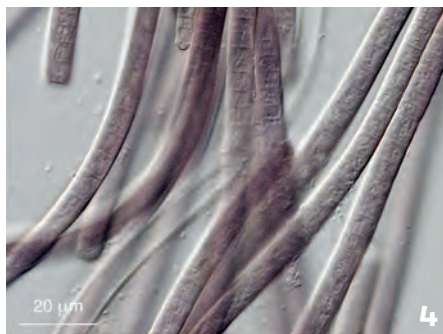
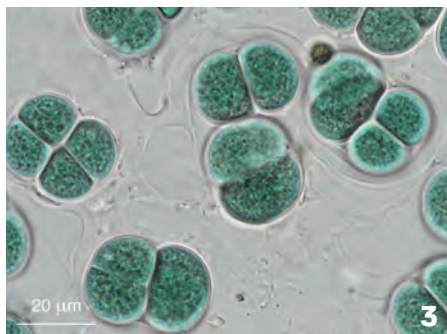
Mezi půdními mikroorganismy je fototrofie mnohem méně rozšířená než chemotrofie, protože světlo proniká pouze do svrchních vrstev půdy, kde ale převážná většina půdních mikroorganismů nežije. Fototrofií nebo chemotrofií získaná energie slouží jak k zajištění metabolismu organismu, tak pro jeho růst a vývoj a k tvorbě biomasy. Biomasu organismů tvoří kolem 20 biogenních prvků, které se dělí na makroprvky (s koncentrací obvykle vyšší než $1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ suché biomasy) a mikroprvky (většinou méně než $0,1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$). Mezi makroprvky řadíme uhlík (C), vodík (H), kyslík (O), dusík (N), fosfor (P), draslík (K), hořčík (Mg), vápník (Ca), chlor (Cl) a síru (S). K mikroprvkům patří například železo (Fe), měď (Cu), bór (B), molybden (Mo), mangan (Mn) nebo zinek (Zn). Každý organismus obsahuje uvedené prvky v určitém poměru,

například biomasa většiny rostlin je tvořena zejména uhlíkem (40–45 %), kyslíkem (40–45 %) a vodíkem (7–8 %), zatímco na všechny ostatní biogenní prvky připadá kolem 8 procent hmotnosti. Pokud je některého prvku k dispozici méně než optimální množství, stává se limitujícím a jeho nedostatek v půdě například omezuje růst rostlin i při dostatku či nadbytku všech ostatních prvků. Kromě uvedených 16 prvků rostliny přijímají, a tedy obsahují ve svých pletivech i řadu dalších, z nichž některé sice nejsou nezbytné, ale mohou být různým způsobem prospěšné pro samotné rostliny (křemík – Si, sodík – Na, hliník – Al, kobalt – Co, nikl – Ni aj.) nebo jsou významné pro živočichy (Na, chrom – Cr, selen – Se, jod – I aj.). Nároky mikroorganismů na dostupnost živin bývají podobné jako u rostlin, i když detailní informace k dispozici nemáme. Názory na nezbytnost (esencialitu) jednotlivých prvků pro rostliny i jiné organismy se také mění s vývojem poznání, a je možné, že se soubor biogenních prvků dále rozšíří.

Fototrofní bakterie

Tyto bakterie tvoří fylogeneticky nesourodou funkční skupinu, jejíž dosud známí zástupci patří do pěti bakteriálních kmenů: Cyanobacteria, Proteobacteria, Chlorobi, Firmicutes, Acidobacteria a Chloroflexi. Nejvýznamnější skupinou půdních fototrofnů jsou cyanobakterie (sinice) a v určitých podmínkách i několik dalších specifických skupin, zejména purpurové a zelené siřné i nesírné bakterie.

Kmen Cyanobacteria se však liší od ostatních tím, že má podobně jako rostliny oxygenní fotosyntézu a základními pigmenty reakčního centra fotosyntézy jsou chlorofyly (většinou chlorofyl *a*, u některých druhů *b* nebo *c*). Doprovodné pigmenty fykobiliny (fykocyanin, fykoerythrin a allofykocyanin) vytvářejí anténní struktury, fykobilisomy slouží k zachycování světelné energie a jejímu přenosu do reakčního centra a umožňují růst při nižší intenzitě světla. Předpokládá se, že sinice byly na Zemi první velkou skupinou organismů produkujících kyslík a že díky jejich činnosti v raných fázích vývoje planety došlo k přeměně anoxické atmosféry na oxickou. Jde o rozsáhlou skupinu mikroorganismů vyskytujících se ve všech prostředích včetně půd, kde mají mimo jiné značný význam v raných stadiích jejich vzniku a vývoje. Preferují slabě kyselé až zásadité prostředí, v půdách je jejich výskyt limitován pH nižším než 4–4,5. Počet druhů sinic se odhaduje na 6–8 tisíc, ale platně popsanych je zatím jen asi 2700 druhů. Většinou žijí volně, některé jsou i symbiotické (např. symbióza s vodní kapradinou *Azolla*, symbiózy s houbami v lišejnících, s játrovkami, hlevíky a cykasy). Morfologie buněk je různá, stélky mohou být jednobuněčné, koloniální nebo jednoduše či větveně vláknité (**obr. 3–8**). U řady druhů byla zjištěna schopnost fixovat molekulární dusík. Velká většina druhů je obligátně fototrofní, u několika známe schopnost fakultativní chemotrofie.



Obř. 3-8 Příklady zástupců různých morfotypů a skupin cyanobakterií (sinic) vyskytujících se v půdě. Typ kokální - *Chroococcus* sp. (Chroococcales, **obr. 3**), jednoduchý vláknitý - *Phormidium* sp. (Oscillatoriales, **4**), *Phormidesmis* sp. (Synchococcales, **5**), heterocytózní (tvoří silnostěnné nezelené buňky - heterocyty, obsahující enzym nitrogenázu), jednoduchý vláknitý - *Trichormus variabilis* (**6**), heterocytózní s pravým větvením - *Fischerella* sp. (**7**) a *Tolypothrix* sp. (**8**), heterocytózní s nepravým větvením (u heterocytů; všechny Nostocales) (foto A. Lukešová)

Fotoautotrofní oxidace síry

Zvláštní skupinou mikroorganismů oxidujících redukované sírné sloučeniny jsou purpurové a zelené sírné bakterie. Jde o morfologicky rozmanitou skupinu, do níž patří například kokální a tyčinkovité bakterie, spirily, výběžkaté bakterie aj. Mnohé jsou extremofilní a vyskytují se v prostředích s vysokou teplotou (vývěry horkých vod), vysokou koncentrací solí (pobřežní mořské ekosystémy, slaná jezera, zasolené půdy) nebo v prostředí s nízkým i vysokým pH. Sírné bakterie vstupují také do rozmanitých interakcí s eukaryoty, například s mořskými nálevnicíky nebo živočichy. Využívají světlo jako zdroj energie a sirovodík jako zdroj elektronů k redukci CO_2 (**obr. 2**).

Purpurové bakterie provádějí anoxygenní fotosyntézu a většinou také oxidují redukované sírné sloučeniny. Jako základní pigmenty obsahují bakteriochlorofyly a jako doprovodné karotenoidy, které jim dávají charakteristické zbarvení – purpurové, červené nebo hnědé. Purpurové bakterie se dělí na dvě skupiny – sírné a nesírné. Sírné tvoří fylogeneticky koherentní skupinu v rámci řádu Chromatiales (kmen Proteobacteria). Pro získání energie využívají sirovodík nebo jiné redukované sírné sloučeniny jako donor elektronů k redukci CO_2 při fotosyntéze (fotolitoautotrofie, zdrojem H^+ a e^- jsou anorganické sloučeniny a zdrojem uhlíku CO_2). Sulfidy jsou tak oxidovány na elementární síru, která je ukládána ve formě zrn v buňkách nebo výjimečně i vně buněk. Purpurové sírné bakterie se nacházejí hlavně ve vodním prostředí, v anoxické zóně některých stratifikovaných jezer (s trvale rozlišenými vrstvami vody), ale také v zasolených půdách. Purpurové nesírné bakterie jsou fylogeneticky, metabolicky i morfologicky různorodé, patří do řady rodů v rámci tříd Alphaproteobacteria (jako *Rhodospirillum*, *Rhodobacter* a *Rhodopseudomonas*) a Betaproteobacteria (např. *Rubrivivax* a *Rhodoferrax*) z kmene Proteobacteria. Mohou rovněž využívat redukované sírné sloučeniny, ale v podstatně nižších koncentracích – za podmínek vhodných pro sírné bakterie již hynou. Je pro ně charakteristická schopnost fotoheterotrofie (využívají organické sloučeniny jako zdroj uhlíku), ale některé mohou být i fotoautotrofní (CO_2 zdrojem uhlíku) nebo jsou při limitaci světlem chemoorganoheterotrofní (chemické látky poskytují energii a organické sloučeniny protony, elektrony i uhlík).

Zelené sírné bakterie představují fylogeneticky koherentní skupinu v rámci bakteriálního kmene *Chlorobi*. Jsou striktně anaerobní, nepohyblivé a metabolicky stejnorodé. Obsahují jako základní pigmenty bakteriochlorofyly *c*, *d* nebo *e*, vytvářející struktury nazývané chlorozomy. Jako donor elektronů využívají sirovodík, který je oxidován na elementární síru a dále na sulfát. Zásadním rysem odlišujícím tuto skupinu od ostatních fototrofní je způsob inkorporace CO_2 – neprobíhá reakcemi Calvinova cyklu, ale obrácenými reakcemi citrátového cyklu. Jsou převážně autotrofní, ale některé mohou být i fotoheterotrofní. Vyskytují se v podobném prostředí jako purpurové sírné bakterie – ve vodním prostředí, v anoxické zóně některých stratifikovaných jezer a v zasolených půdách. Zelené nesírné bakterie zahrnují třídu *Chloroflexia*,

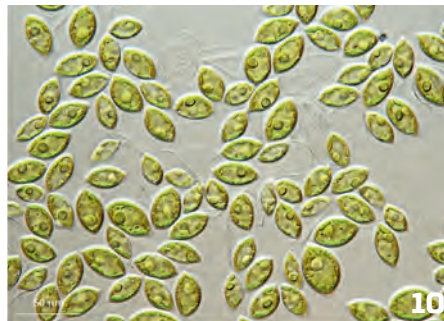
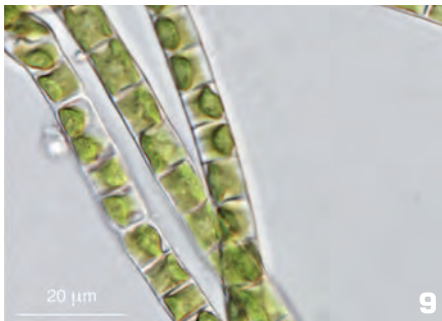
kteřá spolu s několika dalšími nefotosyntetizujícími skupinami tvořív bakteriální kmen *Chloroflexi*. Jde o vláknité, pohyblivé bakterie rostoucí převážně fotoheterotrofně, jako donory elektronů využívají jednoduché zdroje uhlíku, jsou však schopny i fotoautotrofního růstu za využití vodíku nebo sirovodíku.

Pro další skupiny fototrofních bakterií je vesměs charakteristický fotoheterotrofní růst. Patřív k nim čeleď Heliobacteriaceae (kmen Firmicutes), schopná využívat jen omezený počet organických substrátů (např. pyruvát, laktát, acetát, butyrát), druh *Chloracidobacterium thermophilum* (kmen Acidobacteria), zpracovávající jako zdroj elektronů mastné kyseliny s krátkým řetězcem, a různorodá skupina aerobních anoxygenních fototrofnů patřících do třív Alphaproteobacteria a Betaproteobacteria, které rostou jako obligátní aerobní heterotrofové a světelnou energii využívají za vhodných podmínek jako dodatečný zdroj.

Řasy

Řasy jsou známé jako fototrofní eukaryota s oxygenní fotosyntézou. Mnohé mají stélku mikroskopických rozměrů, což platív zejména o půdních řasách, jejichž velikost se pohybuje většinou v rozmezí od 2 μm do několika stovek mikrometrů, a můžeme je tedy řadit k mikroorganismům. Některé mořské druhy mají ale i mnohobuněčné makroskopické stélky o rozměrech až desítek metrů (např. chaluhy a ruduchy). Odhaduje se, že existuje mezi 200 tisíci až 1 milionem druhů řas, z nichž se naprostá většina vyskytuje ve sladkovodním či mořském prostředí; popsáno je však necelých 160 tisíc druhů. Současná taxonomie rozděluje řasy do několika skupin (popis jejich evoluce v moderním pojetí viz *Živa* 2016, 6: 133–136), v půdě se nejčastěji vyskytují zástupci třív z nich: Chlorophyta (třívdy Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Ulvophyceae), Streptophyta (Klebsormidiophyceae, Zygnematophyceae, Chlorokybophyceae) a Ochrophyta – dřívě Chromophyta (Bacillariophyceae, Xanthophyceae, Eustigmatophyceae). Zelené řasy (Chlorophyta *sensu lato*) náležív mezi zelené rostliny (Viridiplantae) zahrnující dvě linie – vlastní Chlorophyta, kam patří většina zelených řas, a sesterskou linii Streptophyta, obsahující některé řasy a všechny cévnaté a bezcévné rostliny.

Stélky mikroskopických půdních řas jsou jednobuněčné i vícebuněčné, kokální, sarcinoidní (trojrozměrně různě složité „balíčky“ buněk), vláknité, větvené vláknité nebo sifonální – trubicovité, mnohoaderné (**obr. 9–12**). Všechny tyto typy můžeme najít u třívdy Chlorophyceae (Chlorophyta) a různobrvěk (Xanthophyceae, Ochrophyta). Hnědé řasy rozsívky (Bacillariophyceae) vytvořív na jednobuněčném organizačním stupni ohromnou druhovou rozmanitost. Jejich buňka je obklopena pevnou křemičitou schránkou, frustulou, jejíž povrch má nesmírně zajímavou strukturu, dostatečně viditelnou pouze ve skenovacím elektronovém mikroskopu, a která je důležitá pro jejich druhovou determinaci. Centrické rozsívky (radiálně souměrné) a většina



Obr. 9-12 Příklady stélek zelených půdních řas. Vlákničitá *Klebsormidium flaccidum* (**obr. 9**), kokální *Coelastrella terrestris* (**10**), heterotrichální *Microthamnion kützingianum* (**11**) a sifonální stélka *Protosiphon botryoides* (**12**) (foto A. Lukešová)

penátních (dvoustranně souměrných, **obr. 13**) jsou sladkovodní a mořské organismy, jejich počty se odhadují až na 100–200 tisíc druhů, i když popsáno je „pouhých“ asi 12 tisíc. Většina půdních rozsivek jsou penátní druhy s raphe – specializovanou šterbinou ve středním žeburu nebo při okraji rozsivkové schránky, která umožňuje styk cytoplazmy s okolním prostředím a tím pohyb buněk. Snášejí dobře i zasolené půdy. Mezi velmi běžné druhy v půdě patří například *Hantzschia amphioxys*, *Luticola mutica* a *Pinnularia borealis*. Xanthophyceae tvoří pravidelnou součást půdních řasových společenstev, dávají přednost chladnějším stanovišti, řada druhů je spíše vlhkomilnějších a stínomilnějších, málokdy se vyskytují v horkých aridních oblastech. Eustigmatophyceae představují sice málo pestrou skupinu převážně půdních jednobuněčných řas, ale významnou svým biotechnologickým potenciálem.

Druhově bohatá třída Zygnematophyceae (spájivky) zahrnuje především jednobuněčné druhy (krásivky – Desmidiáles), které žijí zejména v rašelinných vodách. V půdách preferují kyselejší vlhčí stanoviště, kde mohou vytvářet i povrchové slizové



Obr. 13 Křemičitá schránka penátní rozsivky *Gomphonema angustatum* získaná vypálením koncentrovaným peroxidem vodíku. Na snímku ze světelného mikroskopu je vidět štěrbinu raphe, procházející podélně středem buněk, a k ní soustředěné dvě řady komůrek (foto A. Lukešová)

kolonie. Vlákňité druhy se vyskytují poměrně často v krustových společenstvech. Klebsormidiophyceae zahrnují vlákňité řasy především rodu *Klebsormidium*; vyskytují se v půdě, v potocích, na aerofytických stanovištích, významné zastoupení mají zejména v krustách na kyselých půdách. Třída Chlorokybophyceae obsahuje pouze jediný rod *Chlorokybus* žijící aerofyticky, často tvoří na povrchu půdy slizové povlaky. Trebouxiophyceae jsou spolu s Chlorophyceae, k nimž se dříve řadily, druhově nejbohatší skupinou terestrických řas žijících v půdě a aerofyticky. Bývají fotobionty lišejníků, zvláště druhy rodů *Trebouxia*, *Asterochloris*, *Coccomyxa* a *Elliptochloris*. Chlorophyceae jsou druhově velmi bohatou skupinou vyskytující se jak ve sladkovodních a mořských ekosystémech, tak ve všech půdních prostředích. Dominují především v kyselých půdách, často na extrémních stanovištích. K typickým půdním rodům se řadí kokální řasy *Bracteacoccus*, *Spongiochloris*, *Chlorococcum* a *Coelastrella*. Ulvophyceae najdeme především v moři, v půdě pak pravidelně několik kokálních a vlákňitých druhů, zpravidla v malých četnostech.



Obr. 14 Pohyblivá buňka krásnoočka *Euglena mutabilis*. V buňce jsou zřetelné chloroplasty, uprostřed velké jádro, v protoplasmě roztroušená malá paramylonová zrna a v přední části výrazné červené stigma (foto A. Lukešová)



Obr. 15 Masivní rozvoj krásnoočka *E. mutabilis* na výsypce po těžbě uhlí na Sokolovsku (foto A. Lukešová)

Z méně častých skupin půdních řas zmíníme skupinu Euglenophyta (krásnoočka), z kmene Euglenozoa a superskupiny Excavata. Krásnoočka žijí fototrofně nebo mixotrofně na vlhké půdě a také v loužích bohatých na organické látky. Potřebují většinou zdroj organického dusíku a vitaminy skupiny B. Některé druhy naopak preferují extrémně kyselá stanoviště, jako například *Euglena mutabilis* na kyselých vlhkých písčích nebo v drenážních potůčcích na výsypkách po těžbě uhlí a železné rudy (**obr. 14 a 15**).

Abundance půdních řas a sinic dosahuje řádově rozmezí 10^3 – 10^8 buněk v 1 gramu svrchní vrstvy půdy. Odhady čerstvé biomasy se pohybují mezi desítkami až stovkami kilogramů na 1 ha (výjimečně až kolem $2200 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) v závislosti na vegetaci a typu půdy. Pro snazší srovnání s biomasou heterotrofních mikroorganismů se vyjadřuje biomasa řas a sinic na 1 g půdy a vychází zpravidla v rozmezí $0,01$ – $4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$. Řasy a sinice jsou jedinou skupinou primárních producentů suchozemských ekosystémů, jejíž čistá primární produkce několikrát až mnohokrát převyšuje biomasu a může dosahovat i více než $600 \text{ kilogramů čerstvé hmotnosti} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{měsíc}^{-1}$ v polosavaně a 2 – $7,5$ tuny čerstvé hmotnosti $\cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{měsíc}^{-1}$ v xerofilním řídkém lese.

Výskyt a význam

Řasy a sinice jako fototrofní mikroorganismy mají největší význam ve svrchních vrstvách půdy. Jejich počty se zpravidla rychle snižují s hloubkou půdy, přesto bývají životaschopné buňky udávány i z hloubek až 150 centimetrů, kde ale patrně jen přežívají. Jejich rozmístění v půdním profilu závisí na mnoha faktorech, například typu a textuře půdy, množství a intenzitě srážek, dosahu kořenového systému rostlin, aktivitě půdních bezobratlých, zejména žížal, které pohlcené nestrávené buňky sinic a řas zatahují do velkých hloubek, na agrotechnických opatřeních (zpracování půdy) apod. Zajímavá je vertikální stratifikace druhového spektra řas ve středoevropských lesních půdách, kde nacházíme pro jednotlivé vrstvy často charakteristické dominantní řasy – v opadu převažují vláknité zelené řasy (*Klebsormidium*) a kokální z třídy Trebouxiophyceae, v humusové vrstvě mohou dominovat druhy rodu *Chlamydomonas* (Chlorophyceae).

Sinice a řasy jsou spolu s dalšími bakteriemi většinou prvními kolonizátory a prvními tvůrci organické hmoty na nově obnažených a vzniklých substrátech přirozeného i antropogenního původu a významnými primárními producenty v řadě ekosystémů. Na primárních substrátech podporují zvětrávání hornin a minerálů zadržováním vody a vytvářením slabě kyselých podmínek kyselinou uhličitou. Jimi produkované extracelulární polymerní látky (většinou komplexy polysacharidů s bílkoviny, tedy glykoproteiny) působí jako povlak měnící fyzikálně-chemické vlastnosti povrchu, například snížením hydrofobicity a zvýšením vododržnosti i hrubosti povrchu. Tyto

fitotrofní biofilmy mohou měnit v důsledku střídání teplot při tání a mraznutí objem, a tak přispívají ke zvětrávání i mechanicky. Společně s houbami a některými bakteriemi se řasy a sinice podílejí na zvětrávání půdotvorných substrátů a uvolňování živin z nerozpustných zdrojů v minerálních částicích. Mnohé sinice fungují jako důležité fixátory vzdušného dusíku, což hraje zásadní roli hlavně v podmínkách, kde je dusík limitující živinou. Nejvýznamnějšími fixátory dusíku jsou heterocytózní sinice (např. z rodů *Nostoc*, *Trichormus*, *Nodularia* a *Tolypothrix*), ale tato schopnost byla prokázána i u některých vláknitých druhů netvořících heterocyty i u jednobuněčných sinic. Řasy a sinice zlepšují strukturu půdy tím, že přispívají k tvorbě vodostálých agregátů; jde především o druhy, jejichž buňky mají slizové obaly a pochvy, a druhy produkující exopolysacharidy (*Coccomyxa*, *Chlorokybus*, *Chlamydomonas*, *Nostoc* aj.). Mají protierozní funkci, zejména vláknité zelené řasy rodu *Klebsormidium* a *Zygonium* a sinice rodu *Microcoleus* a *Phormidium*, jejichž dlouhá propletená vlákna obalují a zpevňují půdní částice ve svrchních vrstvách půdy a vytvářením agregátů a povrchové krusty půdu stabilizují. Slouží jako významný zdroj potravy pro půdní bezobratlé v nejrůznějších ekosystémech, především však na extrémních stanovištích (např. polární oblasti, horké polopouště), kde bývají hlavními či jedinými tvůrci organické hmoty. Sinice mají i schopnost rozkládat nebezpečné organické látky a jejich rezidua v půdě. Produkují řadu biologicky aktivních látek, a mohou tak například potlačovat růst některých patogenů (houbových i bakteriálních), uvolňují do prostředí i různé růstové stimulatory, vitaminy B, aminokyseliny a enzymy podporující růst rostlin. Kromě toho se uplatňují jako producenti biopaliv, zdroje potravních doplňků a v lékařství (protinádorové látky, antibiotika, antimykotika apod.).

Houby

Jde o heterotrofní eukaryotické organismy, bez schopnosti příjmu živin endocytózou a s výjimkou bičíkatých buněk oddělení Chytridiomycota a Blastocladiomycota neschopné aktivního pohybu. Houby jsou velmi rozmanité jak morfologicky, tak funkčně, včetně způsobu života a nároků na prostředí. Většina patří mezi suchozemské organismy, hojně jsou například v půdě a tlejícím dřevě. Některé obývají sladké či mořské vody, ale jejich početnost v tomto prostředí je nízká. Jsou buď saprotrofní (využívají odumřelou biomasu jako rozkladači – dekompozitoři), nebo symbiotické – parazitické (na živočiších, rostlinách i jiných houbách), ale často také mutualistické. Zásadní význam mají v přírodě mykorrhizní houby, získávající uhlíkaté látky z kořenů rostlin, a houby podílející se na tvorbě lišejníků, kterým uhlíkaté látky dodávají řasy nebo sinice. Houby na oplátku poskytují svým partnerům minerální živiny a vodu.

Stélka neboli tělo hub může být buď jednobuněčná (jakou známe např. u skupiny kvasinek), nebo mnohobuněčná vláknitá. Mnohobuněčné houbové vlákno (hyfa) je

buď bez přehrádek (sept), jako v případě kmenů Mucoromycota, Blastocladiomycota a některých zástupců chytridií (Chytridiomycota), nebo s přehrádkami. V přehrádkovaném myceliu bývají jednotlivé buňky jednojaderné (vřeckovýtrusné – Ascomycota, Chytridiomycota) nebo dvoujaderné (stopkovýtrusné – Basidiomycota), počet jader v buňce se ale může také měnit v průběhu životního cyklu, například v souvislosti s pohlavním procesem. V současnosti je popsáno více než 100 tisíc druhů hub, ale jejich celkový počet se odhaduje na několik milionů druhů. V České republice byl zatím zaznamenán výskyt přes 30 tisíc druhů hub, z nichž asi čtyři tisíce tvoří plodnice viditelné pouhým okem.

Mikroskopickým houbám včetně jejich původu, evoluce, složité taxonomie, biodiverzity a symbióz se věnovala řada článků v *Živě* (např. 2017, 5, viz také 2019, 5: 226–229), proto se zde soustředíme zejména na jejich úlohu v půdě.

Houby jsou často schopny – na rozdíl od bakterií – růst v prostředí s vysokým obsahem uhlíku a nízkým množstvím dusíku, například ve dřevě, které má poměr C : N až 500 : 1. Jako zdroje uhlíku slouží houbám monosacharidy a oligosacharidy, celulóza (široké spektrum hub), chitin a chitosan (půdní houby, především rozkladači mrtvého houbového mycelia a vnější kostry bezobratlých), lignin (dřevokazné houby) nebo keratin (paraziti živočichů), alkoholy jako glycerol, etanol nebo metanol, organické kyseliny jako kyselina mléčná, octová nebo jablečná, lipidy (patogeny živočichů i rostlin, entomofágní druhy), aminokyseliny a proteiny, lineární a cyklické uhlovodíky, například vosky a fenolické látky (pouze některé druhy hub). Mykorhizní houby získávají zdroje uhlíku ve formě jednoduchých organických látek od hostitelské rostliny. Potřeba dusíku u vláknitých hub je oproti jiným mikroorganismům poměrně malá. Důvodem je fakt, že mycelium obsahuje relativně méně proteinů a dusíkatých látek v buněčné stěně, a dále skutečnost, že houby mohou transportovat dusík ze starých, odumřelých hyf do nově rostoucích. Jako zdroje dusíku slouží houbám aminokyseliny a proteiny (zároveň zdrojem uhlíku, štěpeny extracelulárními proteázami a peptidázami), dusičnany (NO_3^-) a amonné ionty (NH_4^+) z půdního prostředí, puriny při rozkladu DNA, alantoin, močovina, chitin (zároveň poskytuje uhlík a je velmi významným zdrojem dusíku ve dřevě) nebo keratin (např. pro Chytridiomycota).

Funkce a význam hub v půdě

Půda může obsahovat desítky až tisíce metrů houbových hyf v 1 g a biomasa hub může dosahovat několika tun na ploše 1 ha (viz také **tab. 3** v první kapitole), srovnatelně s biomasou bakterií a v některých případech i více. Houbové hyfy mají obvykle 2–10 μm v průměru, ale často jsou i širší, a tak se houbová vlákna v půdě jednak vyskytují ve větších pórech, jednak obalují agregáty půdních částic (na rozdíl od bakterií, jejichž buňky se nacházejí v malých pórech a v biofilmech na povrchu půdních částic).

Kromě sítí mycelia se v půdě nachází velké množství houbových spor, typicky kolem 10^4 – 10^6 v 1 gramu půdy. Nároky na prostředí se u jednotlivých skupin půdních hub liší, nicméně celkově jsou tolerantnější k nízkému pH než bakterie, neboť samy produkují řadu slabých organických kyselin. Houby většinou řadíme k mezofilním organismům s teplotním optimem mezi 5 a 37 °C, známe ale i druhy psychrofilní a termofilní. Protože je většina aerobních nebo fakultativně anaerobních, jejich biomasa se nachází převážně v povrchové vrstvě půdy obsahující rovněž nejvíce živin pro saprotrofní druhy. Houby představují typické obyvatele lesních půd a v jejich svrchních vrstvách – zejména na opadu stromového listoví – jsou četnější než bakterie. V půdách mají různou funkci a přispívají podstatnou měrou k jejich fungování.

Saprotrofní druhy získávají uhlík pro stavbu svého těla rozkladem organické hmoty, starají se o efektivní rozklad opadu. Vlákenný růst jim umožňuje účinný transport vody a živin a přispívá tak k využití živin v půdě, kde jsou nerovnoměrně rozptýleny. Schopnost účinně rozkládat komplexní biopolymery (celulózu, hemicelulózu, chitin, pektin a lignin) je podmíněna produkcí širokého spektra extracelulárních enzymů. Někteří mikroskopičtí zástupci oddělení hub spájivých (Mucoromycota) a vřeckovýtrusných jsou saprotrofní houby získávající uhlík z jednoduchých organických látek – sacharidů, organických kyselin nebo aminokyselin, které jsou například produkovány jako exsudáty kořenů rostlin a houbových hyf nebo tvoří součást odumřelé organické hmoty, třeba mycelií hub. Jejich enzymatické systémy většinou nestačí na rozklad komplexních organických látek. Když se v prostředí objeví vhodný substrát, vyklíčí ze spor a rostou po omezenou dobu, dokud se substrát nevyčerpá. Nízkomolekulární látky jsou také hlavními zdroji uhlíku pro kvasinky, které se v půdách vyskytují také běžně, zejména na povrchu rostlinných kořenů nebo na čerstvětlejším opadu a dřevě.

Mykorhizní houby žijí v mutualistické asociaci s kořeny rostlin a získávají uhlíkaté látky od svého hostitele. Rozličné terestrické ekosystémy hostí řadu typů mykorhizních hub a mykorhiz včetně arbuskulárních (obvykle symbióza hub a kořenů bylin, ale i některých keřů a stromů, zejména v tropických oblastech), ektomykorhiz (s kořeny dřevin), erikoidních (specifická symbióza s kořeny vřesovcovitých rostlin, např. borůvek) či orchideoidních mykorhiz (s kořeny vstavačovitých). Důležitou funkcí mykorhizních hub je rovněž zvětrávání minerálních povrchů přispívající k tvorbě půdy a uvolňování živin (např. fosforu a dusíku) z minerálů i organických makromolekul.

V půdě se ale také vyskytují patogenní houby, které mohou napadat kořeny i nadzemní orgány rostlin a poškozovat jejich porosty, třeba kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*) nebo václavka obecná (*Armillaria mellea*).

Akumulace rostlinného opadu na povrchu půdy, například listí stromů, je důležitým faktorem přispívajícím k ukládání organické hmoty v půdě. Přeměna opadu a jeho postupný přesun ve formě organických látek do hlubších vrstev půdy by nebyly



Obr. 16 Myceliální provazce saprotrofní houby rozkládající opad dubu letního (*Quercus robur*). Houby jsou nejefektivnějšími rozkladači odumřelé rostlinné biomasy včetně nejdodnějších organických látek (foto P. Baldrian)

možné bez saprotrofních vláknitých hub z oddělení Basidiomycota – efektivních rozkladačů biopolymerů rostlinných buněčných stěn, jež v odumřelé biomase opadu převažují, a v mnohem menší míře také Ascomycota. Enzymatické systémy hub dokážou rozkládat všechny složky rostlinné biomasy, polysacharidy celulózu a hemicelulózy, pektin i polyfenolický polymer lignin. Zatímco rozklad celulózy a hemicelulózy probíhá relativně rychle a podílí se na něm široké spektrum hub a bakterií produkujících příslušné enzymy – celulózy a další hydrolázy, rozklad ligninu je obtížný a potřebné peroxidázy a oxidázy produkuje pouze úzké spektrum hub. O velkém významu hub při rozkladu rostlinného opadu svědčí, že přes 60 procent rozkladné aktivity se připisuje houbám, zatímco na bakterie připadá 30 procent a na archea méně než 2 procenta. Většina extracelulárních enzymů pro rozklad organické hmoty v opadu je zřejmě houbového původu. Protože množství hub v opadu je vysoké, jejich mycelium představuje další významný zdroj živin. Rozklad mycelia bývá rychlejší než rozklad rostlinného opadu a také tímto způsobem je lesní půda (kde je obsah biomasy hub



Obr. 17 Houby jsou hlavními rozkladači v tropických deštých pralesích. Plodnice helmovky krvonohé (*Mycena haematopus*) vyrůstají z rozkládaného listu (foto O. Koukol)

řádově vyšší než v půdách zemědělských) postupně obohacována o uhlík a jsou do ní navraceny minerální živiny. V průběhu rozkladu rostlinného opadu se mění jeho chemické složení a spolu s tím i aktivita enzymů a složení společenstev hub, takže za každou fázi rozkladu jsou zodpovědní jiní specialisté. Počátečních stadií se často účastní endofytické houby, které jsou v malém množství přítomny již v živých, metabolicky aktivních listech stromů. Díky přítomnosti v odumřelých listech se pak podílejí na prvních fázích rozkladu opadu. K nim se přidávají také další vláknité houby z půdy využívající snadno rozložitelné látky z čerstvého opadu. V počátečních fázích je biomasa hub nejvyšší, po vyčerpání snadno využitelných látek (např. oligosacharidů a aminokyselin) klesá a postupně v pozdějších stadiích převládá role saprotrofních hub patřících mezi stopkovýtrusné, schopných rozkládat polymery rostlinných buněčných stěn – zejména celulózu, hemicelulózu a lignin. Rozklad odumřelých kořenů stromů zajišťují nejprve ektomykorhizní houby, později se připojují další saprotrofní a dřevokazné druhy (**obr. 16**).

Houby se významným způsobem podílejí na tvorbě půdy při procesu zvětrávání hornin a minerálů. Jak saprotrofní, tak mykorhizní druhy produkují organické

Tab. 1 Ekosystémové procesy zprostředkované houbami. Skupiny uvedené v závorce jsou pro daný proces méně významné. Upraveno podle J. Dighton (2016)

Ekosystémový proces	Upřesnění	Skupina hub, symbiózy
tvorba půdy	zvětrávání minerálů	lišejníky, saprotrofové, mykorrhizní houby
	spojování půdních částic	syprotrofové, mykorrhiza
	stabilizace půdy (tvorba agregátů)	saprotrofové, arbuskulární mykorrhiza
rozklad organické hmoty a mineralizace		saprotrofové, (erikoidní mykorrhiza a ektomykorrhiza)
primární produkce	primární produkce	lišejníky
	zvýšení dostupnosti	mykorrhiza
	vliv na rostlinnou produkci	mykorrhiza, patogenní houby
	obrana proti patogenům	mykorrhiza, endofyty, saprotrofové
	interakce mezi rostlinami	mykorrhiza, patogenní houby
rozklad polutantů		saprotrofové, (mykorrhiza)
ukládání uhlíku v půdě		mykorrhiza, (saprotrofové)

ligandy – ionty organických kyselin šťavelové, citronové a dalších – a v reakcích katalyzovaných buněčnými povrchy a extracelulárními enzymy tvoří vodu, protony a CO_2 . Tyto látky podporují zvětrávání povrchů měkkých minerálů (např. živce, kalcitu). Hyfy hub také tvoří na povrchu minerálních částic vrstvu, která zadržuje vodu, a tím dále usnadňuje zvětrávání. Produkty zvětrávání, například bazické kationty nebo fosfor, jsou k dispozici jak houbám, tak všem dalším půdním organismům i rostlinám. Mykorrhizní mycelium hub má navíc schopnost přesouvat živiny získané zvětráváním v půdě do kořenů jejich rostlinných symbiontů. Kromě zvětrávání přispívají houby k tvorbě půdy i agregací prostřednictvím růstu hyf a zástupci arbuskulárně mykorrhizních hub produkují glykoprotein glomalin, podporující tvorbu půdních agregátů.

Člověk využívá houby mnoha způsoby: jako zdroj potravy (plodnice), kvasných produktů (např. kvasinky produkující etanol při alkoholovém kvašení), mikroorganismy s jinými zajímavými enzymatickými aktivitami (výroba sýrů, sójové omáčky a řady jiných potravin), v zemědělství a lesnictví (podpora růstu rostlin prostřednictvím mykorrhizních hub, ochrana před patogeny) a jiné. Houby ale také vyvolávají choroby rostlin a houbová onemocnění (mykózy) u živočichů i lidí nebo způsobují znehodnocení potravin, například tvorbou toxických látek (mykotoxinů).

Fototrofní organismy a houby jsou důležitou a nepostradatelnou součástí půdní části ekosystémů. Mají řadu funkcí a mimo jiné slouží i jako potrava mnohým půdním živočichům. Na ně se zaměří následující dvě kapitoly.

4 Půdní mikrofauna a mezofauna

Jiří Schlaghamerský, Michaela Bryndová, Miloslav Devetter, Ladislav Háněl, Lubomír Kováč, Josef Starý, Karel Tajovský, Miloslav Šimek

Eukaryotické organismy je možné zjednodušeně rozdělit na čtyři skupiny: protisty, houby, rostliny a živočichy. Ve skutečnosti je jejich uspořádání na základě fylogenetických vztahů mnohem složitější a stále je předmětem bádání (viz např. *Živa* 2016, 1: 27–30, *Živa* 2019, 5: 220–223). Pro představení skupin půdních organismů v této knížce jsme vybrali ty, které se zpravidla považují za významné z hlediska vzniku, vývoje a fungování půd. Půdní řasy a houby jsme představili v předchozí kapitole, čtvrtá kapitola se věnuje drobným živočichům, tedy mikrofauně a mezofauně (včetně prvoků, kteří byli dlouho mezi živočichy řazeni, což má z ekologického hlediska své oprávnění).

Půdní fauna neboli zoedafon je významnou součástí živé složky půdy. Půdní živočichové mohou být klasifikováni podle různých hledisek. My se zde přidržíme členění podle velikosti (na základě šířky či tloušťky těla), které bylo zmíněno již v první kapitole. Členění na mikro-, mezo-, makro- a megafaunu do značné míry odráží, jakým způsobem živočich proniká do půdy, kde v ní žije, a tím také to, jak půdu a život v ní spoluutváří – jakou má ekologickou funkci. Velikost těla rovněž ovlivňuje, jakými prostředky danou skupinu studujeme – pro zachycení větších druhů je potřeba větších objemů půdních vzorků, drobné druhy bývají často vázány na půdní vodu a jsou citlivější k vysychání, čemuž musíme například přizpůsobit metodu jejich vypuzování nebo vybírání z půdních vzorků.

Z hlediska významu a funkce půdní fauny jsou podstatné potravní nároky a vztahy. Rozlišujeme skupiny fytofágní čili herbivorní (býložravé), zoofágní neboli karnivorní (požírající živé živočichy) a saprofágní čili detritivorní (živící se mrtvou organickou hmotou). Tato poslední trofická skupina je pro půdu zvláště typická a důležitá, protože velká část potravních řetězců a sítí, tedy i toků energie, je založena právě na konzumaci mrtvé organické hmoty. Jakkoli je zařazení jednotlivých druhů, nebo nejlépe celých vyšších taxonů, do těchto skupin pro pochopení vzájemných vztahů a významu v půdě důležité, naráží v případech půdní fauny na skutečnost, že mnohé druhy patří do značné míry mezi všežravé (pantofágní, omnivorní) nebo přinejmenším nejsou omezeny jen na jeden typ potravy (polyfágové). U saprofágů typicky nelze dost dobře odlišit, do jaké míry se skutečně živí odumřelými rostlinnými pletivy a do jaké míry spíše tráví mikroorganismy, které s odumřelou biomasou pohlcují. Při označení trofických skupin si v odborné literatuře konkurují pojmosloví založená na staré řečtině nebo na latině, nedoporučují se pojmy složené ze slov obou jazyků (např. detritifágní). Fytofágové jsou v půdě zastoupeni makro- a mikrofytofágy. První požírají vyšší rostliny, resp. jejich části. Bytostně půdní jsou přitom rhizofágové, kteří

buď konzumují, nebo vysávají živé kořínky rostlin. Mikrofytofágové se živí mikroflórou, kam tradičně bývají kromě řas zahrnovány nejen fotoautotrofní sinice, ale všechny bakterie (dnes tedy i další z nich vyčleněné skupiny, např. archea) a mikroskopické houby. Protože z dnešního pohledu mají bakterie i houby s rostlinami málo společného, používá se pro heterotrofní organismy živící se těmito skupinami a protisty také označení mikrobiofágové či mikrobivorové (oproti tomu mikrofágové jsou heterotrofní organismy živící se drobnými částicemi potravy, které před pozřením nevyžadují další rozmělnění). Myko- nebo mycetofágové (fungivoři) konzumují houby. Saprofágové obecně využívají mrtvou organickou hmotu, často jsou ale chápáni úžeji jako živočichové zaměřeni na mrtvou organickou hmotu rostlinného původu (přesněji fytosaprofágové, ačkoli mnohdy požírají i trus různých půdních bezobratlých, včetně vlastního). Vyčleňování bývají koprofágové – živí se trusem obratlovců a zpravidla se v něm zdržují a vyvíjejí. Taktéž samostatně bývají pojímáni nekrofágové neboli mrchožrouti, přičemž mrtvá těla členovců a jiných bezobratlých tvoří poměrně častou „příměs“ potravy klasických saprofágů, zatímco mršiny obratlovců představují hodně specifický zdroj potravy; existují zde ale časté přechody k zoofágům. Mezi zoofágy rozlišujeme predátory, živící se živočichy, které sami loví a usmrctují (patří sem tedy i parazitoidi), a parazity, jejichž život zpravidla nevede k smrti hostitele.

Mikrofauna

Půdní mikrofauna zahrnuje organismy s velmi malými tělesnými rozměry (s šířkou méně než 0,02 mm), které mohou dosahovat vysokých populačních hustot. Jejich celková biomasa však nebývá příliš velká. Využívají mikropóry vyplněné vodou, případně žijí ve vodním filmu potahujícím pevné půdní částice nebo části rostlin (třeba mechové polštáře). Jde tedy o organismy v podstatě vodní, přičemž jsou dobře adaptovány na dočasné vysychání i vymrzání. Vzhledem ke své velikosti a způsobu života nejsou schopny aktivně pronikat půdou, zpravidla se vyskytují v poměrně omezených a oddělených prostorech. Preferují prostředí bohaté na organické látky.

• Prvoci („Protozoa“)

Prvoci představují parafyletický taxon, který zahrnuje pohyblivé heterotrofní jednobuněčné eukaryotické organismy. Na základě způsobu získávání potravy a funkce v půdě patří stále do sféry studia půdních zoologů a bývají řazeni do mikrofauny. Přidáme-li další jednobuněčné eukaryotické organismy, získáme skupinu Protista, která je ovšem rovněž parafyletická (blíže v *Živě* 2019, 5: 220–223). V půdě najdeme zástupce různých skupin, které mají rozličnou stavbu těla, jež ale mnohdy nesouvisí

s jejich fylogenetickým postavením. Mohou mít buňky bičíkaté nebo měňavkovité, žijí zde nálevníci i hlenky nebo třeba zástupci skupin, které si vytvářejí schránky a tradičně se označují jako krytenky. Volně žijící druhy prvoků se v půdě vyskytují v hustotě asi 100 milionů jedinců na metr čtvereční. Početnost výrazně kolísá v závislosti na typu půdy a počasí (půdní vláze a teplotě); za optimálních podmínek může být až 200krát vyšší. Biomasa je mnohem nižší (50–3000 mg/m²) než biomasa hub nebo bakterií. Často vytvářejí klidová stadia, která přežívají i desítky let. Jsou hojní především ve svrchních několika centimetrech půdy, obecně (i do větší hloubky) pak v rhizosféře, kde nalézají množství potravy. Živí se často osmotrofně organickými látkami rozpuštěnými v půdním roztoku, případně uvolňovanými nebo aktivně získávanými z mrtvých organismů. Další se živí fagotrofně, tedy pohlcováním pevných částic, resp. jiných mikroskopických organismů, zejména bakterií, méně často mikroskopických hub, řas nebo jiných protistů. Regulují tak jejich množství. Velikost většiny půdních protistů se pohybuje v rozmezí 2–100 mikrometrů. V trofických řetězcích představují potravu pro mnohé další půdní organismy. Obecně preferují neutrální půdy. V lehkých lesních půdách, kde v mikrobním společenstvu dominují houby, převažují nálevníci



Obr. 1 Krytenka rodu *Tracheleuglypha* na povrchu rozkládajícího se pletiva odumřelého listu dubu. Velikost schránky kolem 100 μm (foto K. Tajovský)

a různé krytenky (**obr. 1**) a hlenky. V půdách, kde dominují bakterie (např. polních), nebo obecně v jílovitých půdách převládají životní formy bičíkovců a měňavek.

• Hlístice (Nematoda)

Co do počtu jedinců jsou hlístice nejpočetnější skupinou živočichů na Zemi a pravděpodobně druhým druhově nejrozmanitějším kmenem po členovcích (asi 25 tisíc popsaných druhů, skutečný počet se odhaduje na statisíce, ne-li miliony). U nás bylo zaznamenáno kolem 600 sladkovodních a půdních druhů včetně fytoparazitů. Žijí v půdách od polárních po tropické oblasti, od pobřežních zón a nížin až po vysokohorská stanoviště. Většina obývá svrchních 5–10 centimetrů půdního profilu, hlouběji je najdeme především tam, kam sahá rhizosféra, některé i v hloubce několika metrů. Válcovité až nitkovité tělo u půdních druhů nebývá delší než několik milimetrů, vzácně kolem 1 centimetru. V půdě žijí v pórech dostatečně zaplněných vodou, parazitické formy na kořenech i uvnitř rostlin nebo v tělech živočichů. Proti vysychání se hlístice brání migracemi do vlhčích míst. Také přežívají sucho a mraz ve stavu nazývaném kryptobióza či anabióza, a to i několik let.

V závislosti na potravní biologii rozlišujeme 6 základních ekologických skupin volně žijících hlístic: fytofágní (fytoparazitické), bakteriofágní, mykofágní, fyto-mykofágní, dravé (zoofágní, **obr. 2**) a všežravé (polyfágní neboli omnivorní). Různé typy půd a ekosystémů se liší zastoupením těchto trofických skupin. Například bakteriofágní a mykofágní hlístice jsou více zastoupeny v lesních i polních půdách, méně v lučních.



Obr. 2 Dravá půdní hlístice *Mylonchulus brachyuris* s délkou těla asi 1 mm (foto L. Háněl)

Dravé a všežravé hlístice bývají početnější v přirozených travních ekosystémech. Na jedné lokalitě se v půdě vyskytují desítky až stovky druhů. Úhrnné abundance půdních hlístic se pohybují od několika set tisíc do několika milionů až desítek milionů jedinců, biomasa od desetin po desítky gramů na metr čtvereční. Vysoké počty hlístic v půdě podstatně ovlivňují koloběh látek a tok energie. Mohou ovlivňovat i ekologickou sukcesi. Vzhledem k malé tělesné velikosti a tím velkému povrchu těla proti objemu mají jedinci vysokou respiraci, tedy i značnou spotřebu živin, resp. energie. Mohou svou konzumací snižovat početnost, ale také stimulovat růst mikroorganismů a tak urychlovat mineralizaci. Dále mohou ovlivňovat produkci rostlin, regulovat populace své kořisti a samozřejmě jsou hlístice kořistí mnohých půdních bezobratlých (ale i specializovaných hub). V některých půdách (např. kryogenní půdy Arktidy) představují klíčovou skupinu živočichů, která nepřímo i přímo ovlivňuje tvorbu, dekompozici a mineralizaci organických látek. V půdách agroekosystémů, kde se fytoparazitické druhy (z obecně ekologického hlediska fytofágové poškozující rostlinu) mohou přemnožit tak, že způsobují ztráty v desítkách procent primární produkce, představují významné konzumenty prvního řádu a z ekonomického pohledu významné fytopatogeny.

• Vířníci (Syndermata: „Rotifera“)

Vířníci jsou obvykle velmi malí živočichové (0,2–0,7 mm). Tělo mají členěné na hlavu, trup a nohu. Vířivý orgán na hlavě většinou slouží k získávání potravy a plavání, nápadný je žvýkací hltan (mastax), jenž obsahuje tvrdé struktury ke kouskování či drcení potravy. Rozmnožují se převážně samooplozením – partenogenezí. U pijavenek (Bdelloidea, **obr. 3**), jež zastupují většinu půdních vířníků, jiné rozmnožování ani neznáme. Ačkoli jsou vířníci známi hlavně ze sladkých vod, v půdě se vyskytují často a pravidelně. Z popsanych přibližně 2200 druhů jich v půdě pravidelně najdeme okolo 300. Skutečný počet bude ale mnohem větší. Abundance se pohybují mezi desítkami tisíc a miliony na metr čtvereční. Běžně žijí v povrchových vrstvách půdy včetně opadu, v mechových polštářích nebo na lišejnících. Pijavenky mají schopnost kryptobiózy, tedy přečkání nepříznivého období v mimořádně odolném klidovém stadiu. Mohou do něj přejít v kterékoli fázi životního cyklu a přežít tak vyschnutí a jiné extrémní výkyvy podmínek. Vířníci obývají všechny typy půd, nejvíce však pravidelně vysychající půdy a další podobné substráty, kde je kryptobióza zvyhodňuje oproti možným konkurentům. O jejich významu v půdě se ví málo, jistě souvisí s konzumací drobných částic a bakterií, nejčastěji filtrací z půdního roztoku.

• Želvušky (Tardigrada)

Želvušky patří do širšího příbuzenstva členovců. Tělo mají se čtyřmi páry nožek s drápkou (0,2–0,5 mm dlouhé). Ústní ústrojí zahrnuje dva dlouhé bodce, kterými



Obr. 3 Vířící půdní pijavenka *Philodina plena* o délce těla kolem 300 μm (foto M. Devetter)

potravu napichují, a savý hltan, jímž vysávají buněčný obsah hub, řas a mechů nebo tělní obsah drobných živočichů. Některé také nasávají detrit včetně přisedlých bakterií, větší dravé druhy mohou dokonce nasát celé drobné živočichy (vířníčky, malé želvušky). Mnohé druhy žijí v mořských i sladkovodních sedimentech a na vodních rostlinách. Na souši obývají lišejníky, mechy a půdy (především organické vrstvy, resp. listový opad), v nichž dosahují počtu tisíců až statisíců jedinců na metr čtvereční. V nepříznivých podmínkách upadají do kryptobiózy a mohou tak setrvávat desítky let. Vyskytují se i na nejextrémnějších stanovištích, na ledovcích a v pouštích. Je známo asi 1300 druhů, u nás bylo doloženo 110. Jejich výskyt v půdě bývá shlukovitý, početnost kolísá v průběhu roku a klesá s přibývajícím hloubkou půdy. Význam želvušek v půdě je málo prozkoumaný. Ve vyšších abundancích se často vyskytují v extrémních a narušených prostředích, tedy tam, kde je potlačena mezo- a makrofauna.



Obr. 4 Dravé ploštěnky rodu *Geocentrophora* se nejčastěji nalézají ve vlhkém opadu listnatých lesů. Jejich délka těla bývá kolem 2 mm (foto J. Schlaghamerský)

• Ostatní mikrofauna

Za zmínku stojí ještě dvě skupiny, početně méně významné, o nichž víme obecně málo, protože dlouhodobě chybějí specialisti, kteří by se jejich výzkumu věnovali. Volně žijící dravé ploštěnky mikroskopických rozměrů (Platyhelminthes: Rhabditophora) bývají nejčastěji nalézány ve vlhkých vrstvách listového opadu listnatých lesů (třeba rod *Geocentrophora*, **obr. 4**). Jen v půdách rakouského Štýrska bylo nalezeno 26 druhů. V půdách byly také zjištěny rovněž dravé břichobrvky (Gastrotricha). Jde jak o druhy známé ze sladkovodního prostředí, tak patrně i nepopsané. O jejich výskytu víme málo (bývají zřejmě přehlíženy), o možném významu ještě méně.

Mezofauna

Půdní mezofauna zahrnuje živočichy s větší šířkou těla (0,2–2 mm). Řadíme k ní mnoho skupin, jejichž zástupci půdu zpravidla obývají trvale. Významný podíl co do počtu druhů i jedinců připadá na drobné členovce („mikroarthropoda“). Z nich představují zpravidla nejvýznamnější skupinu roztoči (Acari) a chvostokoci (Collembola). Méně početné jsou hmyzenky (Protura) a vidličnatky (Diplura; společně s chvostokoky stojí na bázi vývojové linie šestinohých čili široce pojatého hmyzu) a drobní zástupci stonožkoců – drobnušky (Paupoda) a stonožky (Symphyla). Svým významem srovnatelné s roztoči a chvostokoky jsou roupice (Enchytraeidae), dominantní skupina drobných půdních kroužkoců (souborně „mikroannelida“). Mezofauna se vyskytuje v organických vrstvách a svrchní minerální půdě do hloubky až 20 centimetrů, většinu zástupců najdeme ve svrchních 5–10 centimetrech. Před nepříznivými podmínkami se chrání horizontální a vertikální migrací, ale i vytvářením klidových stadií. Životní cykly bývají přizpůsobeny chodu vlhkostních i teplotních změn. Tvorbí důležitou součástí potravních řetězců a sítí v půdě, zejména těch, jež jsou založeny na mrtvé organické hmotě (detritických, saprotrofních). Mnozí zástupci jsou významnými konzumenty mikroskopických hub a bakterií, jiní patří mezi primární rozkladače, někteří jsou draví.

• Roupice (*Enchytraeidae*) a další drobní kroužkocvi

Roupice jsou kroužkocvi (Annelida) blíže příbuzní žížalám. Tělo mívají bělavé až nažloutlé, délky 1–50 milimetrů, výjimečně delší, a šířky do 2 milimetrů. Tělní články zpravidla nesou po čtyřech svazcích rovných či esovitě zahnutých jehlicovitých štětín. Známe přes 700 druhů, ze střední Evropy kolem 150, stále se však objevují druhy nové, a to nejen kryptické. Většina roupic žije v půdě, další v sladkovodních a mořských sedimentech. V půdě se zdržují převážně v horních 5–10 centimetrech. Vazba na přítomnost organické hmoty vede také k jejich shlukovitému výskytu. Konzumují odumřelou organickou hmotu i půdní mikroorganismy, přispívají k rozměňování a rozkladu mrtvé organické hmoty (**obr. 5**). Při jejím pozření společně s minerálními částicemi produkují trus obsahující organominerální komplexy, které přispívají k tvorbě a udržení půdní struktury. Požíráním půdní mikroflóry ovlivňují její početnost a aktivitu. Jsou významným zdrojem potravy pro další půdní živočichy. Množí se pohlavně (hermafroditi), u některých druhů také samooplozením nebo nepohlavně fragmentací (architomií), což jim umožňuje rychlé množení. Průměrné roční abundance roupic se v závislosti na typu půdy a podnebí pohybují mezi několika sty a desítkami tisíc jedinců, biomasa mezi 0,02 a 4 g sušiny/m². Populační hustoty v průběhu roku výrazně kolísají – mohou překročit i 300 tisíc jedinců/m². Vysokých hustot dosahují v kyselých půdách jehličnatých lesů, vřesovišť a rašelinišť, kde se stávají dominantní



Obr. 5 Roupice *Buchholzia appendiculata* upřednostňuje organické vrstvy půdy; rozmnožuje se pohlavně i fragmentací (architomií). Juvenilní jedinec s tělem dlouhým asi 4 mm (v dospělosti dorůstají až 12 mm) (foto J. Schlaghamerský)

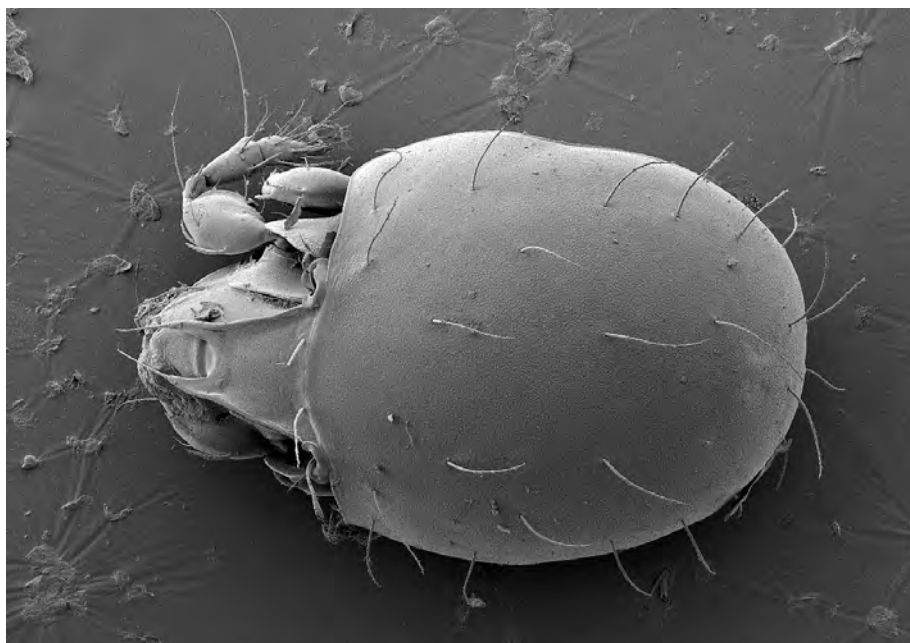
skupinou mezofauny, a svou činností do určité míry dokonce nahrazují aktivitu žížal. S klesajícím pH totiž početnost a druhová i funkční diverzita žížal klesají, až mohou žížaly zcela vymizet (nejdéle odolávají drobné epigeické druhy v organických vrstvách a mrtvém dřevě). Klesá i relativní význam dalších skupin mezofauny, zatímco roupice dosahují vysokých populačních hustot, ačkoli tvořených malým počtem druhů (1–5). V mírně kyselých až neutrálních půdách lesů a travinných biotopů spolu žije 20 až 30 druhů roupic, vzácně i více. V tropických půdách (odkud je stále málo údajů) bývá jejich početnost nízká, druhová bohatost je však vysoká.

Kromě roupic se v tropických půdách nalézají také zástupci čeledi nitěnkovití (Naididae). I v půdách mírného pásu se k roupicím připojují další drobní kroužkovci. Poměrně často jde o nitěnkovce *Rhyacodrilus falciformis* (žije i ve sladkovodních sedimentech). Můžeme zde narazit rovněž na olejnušky (Aeolosomatidae), které mají vlasové štětiny, často nápadně zbarvené tukové kapénky v pokožce a množí se často

nepohlavně paratomíí. Jde vesměs o druhy běžné ve sladkovodním prostředí živící se spásáním bakteriálních nárostů. Nacházejí se spíše v málo kyselých až lehce bazických půdách, které bývají aspoň dočasně zamokřené (mohou ale i výrazně vysychat). Ačkoli byly dříve řazeny mezi takzvané máloštětinatce, dnes víme, že vůbec nejde o opaskovce, ale že patří do velké (a parafyletické) skupiny mnohoštětinatců. To platí i pro další dva druhy velice malých rozměrů (1–1,5 mm), jež jsou ovšem výhradně půdní – *Hrabeiella periglandulata* a *Parergodrilus heideri*. Stejně jako roupice se živí odumřelou organickou hmotou a na ní přisedlými mikroorganismy.

• Roztoči (Acari)

Půdní roztoči jsou většinou velmi malí pavoukovci (s délkou těla 120–850 μm), některé dravé druhy však dosahují až 5 milimetrů. Vakovité tělo má nejčastěji oválný nebo kulovitý tvar bez zjevné vnější segmentace, u dospělců se čtyřmi páry nohou. Velká škála různých typů chelicer (prvního páru končetin), charakteristické součásti



Obr. 6 Mechovec prostřední (*Melanozetes meridianus*). Pancířník (Oribatida) hojný v jehličnatém i listnatém opadu podhorských lesů, živí se půdními houbami, řasami a rozkládajícími se rostlinnými zbytky (foto J. Starý)



Obr. 7 Roztoč *Labidostomma luteum*. Dravý roztoč ze skupiny sametkovci (Prostigmata). Velmi rychle se pohybuje v půdním opadu nížinných a podhorských lesů a svými velkými chelicerami a prvním párem nohou loví jiné roztoče, chvostoskoky, hlístice a další drobné bezobratlé. Délka jeho těla se pohybuje v rozmezí 0,7–0,9 mm (foto J. Starý)

ústního ústrojí, souvisí s diverzifikací potravních strategií. Dosud bylo popsáno asi 54 600 druhů roztočů z celého světa včetně vysoké Arktidy a kontinentální Antarktidy, z nichž většina žije v půdě. Jsou početné i funkčně dominující skupinou půdních členovců. Jejich abundance dosahují vysokých hodnot v rozmezí tisíců až statisíců jedinců na metr čtvereční. Druhá bohatost jejich taxocenóz bývá vysoká a tomu odpovídá i rozmanitost potravních strategií (**obr. 6 a 7**). Bohatou skupinu tvoří saprofágní druhy, které představují významnou součást dekompozičních potravních řetězců v půdním prostředí. Mezi půdními roztoči nalezneme také aktivní predátory regulující populace půdních hlístic, chvostoskoků a ostatních roztočů. Z nich stojí za zmínku především čmelíkovci (Gamasida neboli Mesostigmata), kterých bylo popsáno přes 11 tisíc druhů. Jejich půdní zástupci jsou převážně draví (Gamasina), často specializováni na určitou kořist (mnohdy jiné roztoče nebo chvostoskoky). Další se živí saprofágně nebo vysávají hyfy hub a jednobuněčné řasy (Uropodina). Nejvýznamnější půdní roztoče a jednu z nejpočetnějších skupin půdní mezofauny představují saprofágní pancířníci (Oribatida), jichž bylo popsáno přes 10 500 druhů. Povrch těla mají většinou silně sklerotizovaný (odtud jejich český název). Abundance dosahují v některých typech lesních půd, především těch vlhkých, až několika set tisíc jedinců na čtvereční metr. Nejvyšší početnosti mají v submerzních rašeliničních vrchovištích a v půdách severské tundry, které skýtají velké množství organické hmoty, ale také extrémní podmínky, takže je tento potravní zdroj schopno využívat poměrně malé spektrum půdních živočichů. Jako většina půdních roztočů se vyskytují často výrazně agregovaně a jejich množství značně sezonně kolísá v závislosti na vlhkosti, teplotě a potravní nabídce. Limitujícím faktorem je obsah organické hmoty v půdě; v její dekompozici hrají pancířníci významnou roli. Druhy živící se odumřelými pletivý vyšších rostlin zvětšují povrch rozkládajících se rostlinných zbytků jejich fragmentací a tím významně zrychlují působení půdních mikroorganismů. Hrají tak důležitou roli v koloběhu živin v půdě a ve stimulaci sukcese půdních hub. Často přitom konzumují i živé půdní mikroorganismy, což platí i pro řadu dalších saprofágů. Mezi odborníky je pro ně zažité označení makrofytofágové, přestože konzumovaná rostlinná pletiva bývají již odumřelá. Mikrofytofágní druhy (živící se půdní mikroflórou) rozšiřují v půdním profilu ve svých exkrementech a na povrchu těla spory hub včetně fytopatogenů. Svou aktivitou a zmíněnými funkcemi podstatně přispívají k tvorbě a udržení půdní struktury. Některé druhy pancířníků jsou mezipřítelci tasemnic, a mohou proto mít i parazitologický význam, například v oblastech s chovem skotu.

• Chvostoskoci (*Collembola*)

Chvostoskoci patří mezi šestinohé (hmyz v širším slova smyslu), v rámci nich pak do skrytočelistných (Entognatha – jsou možná parafyletičtí, ale ani po několika molekulárněbiologických studiích nejsou jejich vnější a vnitřní fylogenetické vztahy



Obr. 8 Chvostoskok *Tetradontophora bielensis*. České jméno larvénka obrovská dobře vystihuje skutečnost, že s délkou až 10 mm patří k největším chvostoskokům na světě. Žije na povrchu půdy v opadu, za vlhkého počasí vylézá na kameny, bylinnou vegetaci a kmeny stromů a neumí skákat (foto F. Trnka)

jednoznačně vyřešeny), kteří se vyznačují ústním ústrojím zanořeným do hlavové kapsule. Stejné zařazení platí pro hmyzenky a vidličnatky (viz níže). Tyto skupiny jsou primárně bezkřídlé a byly dříve řazeny (společně s chvostnatkami a rybenkami) do parafyletického taxonu bezkřídlých (Apterygota). Tělo chvostoskoků tvoří dobře odlišitelná hlava, trup se třemi páry nohou a zadeček s malým počtem článků (**obr. 8 a 9**). Na každé straně hlavy mají až 8 oček (jejich počet může být redukován nebo mohou úplně chybět). Specifickým znakem skupiny je skákací aparát, sestávající z vidlice (furka) a přidržovacího zařízení (retinaculum) na břišní straně zadečku; obě tyto struktury umožňují při ohrožení vymrštit celé tělo na vzdálenost mnohokrát přesahující jeho délku. Chvostoskoci žijící na povrchu půdy mají skákací aparát dobře vyvinutý, půdní druhy ho mají naopak zakrnělý nebo jim chybí úplně (taktéž u nich bývají více či méně redukovány oči, pigmentace a ochlupení). Chvostoskoci žijí převážně v půdě. Jak svou abundancí, tak počtem druhů je řadíme mezi dominantní skupiny půdní mezofauny. Jejich biomasa není ve srovnání s ostatními dominantními



Obř. 9 Chvostoskok *Tomocerus minor* žije saprofágně v opadu, svrchní organické vrstvě půdy. Délku těla má do 4,5 mm (foto P. Krásenský)

skupinami (pancířníky, roupicemi) tak velká, avšak v půdním prostředí hrají rovněž významnou úlohu v dekompozičních procesech. Je známo více než 8 tisíc druhů chvostoskoků, skutečný počet se odhaduje až na 50 tisíc. U nás bylo zaznamenáno přes 400 druhů. Jejich počty kolísají od několika set až po statisíce jedinců na metr čtvereční v závislosti na podmínkách prostředí, biomasa dosahuje 100–600 mg sušiny/m². Druhově i početně bohatá společenstva chvostoskoků jsou charakteristická pro lesní půdy mírného pásu včetně podhorských smrkových porostů. Chudá společenstva se nacházejí v půdách tropických savan a pouští. Chvostoskoci se živí především mikroorganismy, tekutým obsahem odumřelých a odumírajících rostlinných pletiv, obecněji mrtvou organickou hmotou, některé druhy jsou dravé – jako potrava jim slouží drobní půdní bezobratlí.

• Hmyzenky (*Protura*)

Hmyzenkám chybějí tykadla, funkčně jsou do jisté míry nahrazena prvním párem nohou napřaženým před hlavu. Také oči zcela chybějí. Tělo je protáhlé (dlouhé 0,5–2,5 mm), nepigmentované a málo sklerotizované. Ústní ústrojí tvořené sadou

štětinových bodců je bodavě savé. Na hlavě mají párovitý vjemový orgán, pseudoculus, sloužící k hygro- a chemorepci. Živí se pravděpodobně vysáváním houbových vláken, a to včetně hyf mykorhizních hub. Žijí ve vlhkých organických vrstvách půdy, v mechu apod. V příhodných podmínkách mohou dosahovat hustoty až 10 tisíc jedinců, běžně však jen několik stovek jedinců na metr čtvereční. Bylo popsáno přibližně 700 druhů, ze střední Evropy známe asi 200, u nás bylo doloženo kolem 20 druhů hmyzenek. Vývoj probíhá ve velmi vlhkém prostředí, první vývojová stadia lze chovat v laboratoři i ve vodě. U některých druhů je známa fakultativní partenogeneze.

• Vidličnatky (*Diplura*)

Vidličnatky (k zařazení viz výše) jsou drobné (zpravidla měří 2–10 mm), obvykle slabě pigmentované (bělavé až žlutavé), s nápadnými růžencovitými tykadly na dobře oddělené hlavě bez očí, se třemi páry nohou s nečlánkovanými chodidly. Dělíme je na dva zřetelně odlišné taxony: štětinatky (*Campodeina*), s párem dlouhých článkovaných přívěšků na konci zadečku (**obr. 10**), a škvorovky (*Japygina*) s párem krátkých



Obr. 10 Štětinatka rodu *Campodea*. Štětinatky (*Campodeina*) se řadí mezi půdní živočichy velmi citlivé na narušení prostředí. Živí se jak drobnými půdními živočichy, tak hyfami hub a odumřelou organickou hmotou. Dorůstá délky do 10 mm (foto P. Krásenský)



Obř. 11 Štírek *Neobisium polonicum* představuje s délkou těla 5–6,3 mm a šířkou hlavo-hrudí do 1,3 mm velké zástupce skupiny. Velikostně jsou štírci často na pomezí mezo- a makrofauny. Štírci rodu *Neobisium* obývají listový opad i hlubší humusové vrstvy, ukrývají se pod kameny a tlejícím dřevem. Loví drobné živočichy, např. chvostoskoky (foto F. Trnka)

klíškovitých útvarů, které jsou na rozdíl od zbytků těla silně sklerotizované a slouží k uchopení kořisti. Sesterské postavení obou skupin (monofylie vidličnatek) je zpochybňováno. Největší známý druh škvorovky dosahuje velikosti téměř 60 milimetrů. Žijí v nadložním humusu a svrchní vrstvě minerální půdy, pod kameny a tlejícím dřevem, kde je dostatečně vysoká vlhkost. Škvorovky preferují teplejší, sušší biotopy; ve střední Evropě se vyskytují v teplejších oblastech, směrem na jih přibývají. Většina druhů vidličnatek pochází ze subtropů a tropů. Celkem bylo popsáno přes 1000 druhů, ze střední Evropy asi 50, od nás kolem 10. Počty na metr čtvereční se pohybují na úrovni několika set jedinců, v době rozmnožování bývají nalézány pohromadě ve větších počtech. Škvorovky jsou dravé, štětinatky se patrně živí nejen dravě, ale částečně hyfami hub, odumřelou organickou hmotou a snad i pletivý živých rostlin.

• Drobnušky (*Paupoda*)

Drobnušky představují skupinu drobných, slepých stonožkovců (*Myriapoda*) o délce těla 0,5–2 mm. Tělo složené z hlavy a trupu má až 11 článků, na většinu z nich



Obr. 12 Hmatavec *Bryaxis femoratus* (drabčíkovití – Staphylinidae: Pselaphinae) patří s délkou těla 1,6–1,8 mm a menší šířkou k zástupcům půdní mezofauny. Žije ve svrchní organické vrstvě půdy (více či méně zetlelém listovém opadu) a meších, kde loví roztoče, případně další drobné členovce (foto P. Krásenský)

je po jednom páru nohou. Z celkově asi 380 druhů u nás žije 22, nejčastěji v mechu a nejsvrchnějších humusových vrstvách především lesních půd. Jejich početnost bývá velmi nízká, nejvýše 300–500 jedinců na metr čtvereční. Jsou považovány za sapro- a mycetofágní, zřejmě vysávají hyfy hub či konzumují jemné organické částice.

• Stonoženky (Symphyla)

Stonoženky jsou již o něco větší stonožkovci (do 10 mm délky). Tělo se skládá z hlavy bez očí, s dlouhými řetízkovitými tykadly a až 14článekového trupu. Většina článků je opatřena párem krátkých nohou. Bývají bělavě zbarvené, tělním povrchem prosvítá tmavý obsah střeva. Vnější kostra je bez výraznější inkrustace, proto jim lépe vyhovuje vlhčí prostředí. Žijí ve svrchních organických vrstvách lesních i lučních půd, pronikají i do větších hloubek. Celkem známe na 170 druhů, u nás máme doloženo 11. Za obzvlášť příznivých podmínek může jejich početnost dosahovat až 20 tisíc jedinců na čtvereční metr. Nejsou schopny vytvářet chodby, využívají existující půdní póry včetně chodbiček jiných živočichů. Konzumují jemný organický detrit a s ním i mikroflóru.

• Ostatní mezofauna

Do půdní mezofauny náležejí i další drobní bezobratlí, často juvenilní stadia a menší zástupci skupin jinak řazených do makrofauny: mladší stadia mnohonožek (Diplopoda) a stonožek (Chilopoda), malé druhy štírků (Pseudoscorpionida, **obr. 11**) a zástupci některých hmyzích řádů (**obr. 12**) jako třásnokřídlí (Thysanoptera), drobné plošnice (Heteroptera), někteří brouci (Coleoptera) včetně larev nebo drobné larvy dvoukřídlých (Diptera). Na pomezí mezo- a makrofauny se nacházejí dvě skupiny primárně bezkřídlého hmyzu: chvostnatky (Archeognatha) a rybenky (Zygentoma) – společně také jako parafyletické šupinušky („Thysanura“). Chvostnatky (bývají 6–25 mm dlouhé) se živí řasami, lišejníky a rostlinným detritem, vzácněji dravě. Jsou teplomilné a preferují skalní výchozy, sutě apod. Určitého půdně biologického významu tak nabývají na surových půdách, kde konzumují řasy a lišejníky a jejich trus významně přispívá k tvorbě organické vrstvy. Podobně žijí v jižní Evropě některé rybenky (délka těla 5–30 mm). Jediná nesynantropně žijící rybenka střední a severní Evropy je r. mravenčí (*Atelura formicaria*), která je vázaná na půdní hnízda mravenců. Může překvapit, že i v rámci půdní mezofauny narazíme též na zástupce bytostně vodních živočichů, a to korýšů klanonožců (Copepoda), konkrétně plazivek (Harpacticoida; dorůstají délky 1 mm). Žijí dravě ve vlhkém opadu listnatých lesů, další pak ve zvodnělých vrstvách podloží.



Obr. 13 Na velmi chudých půdách a substrátech, například při rekultivaci výsypek po těžbě uhlí, se při tvorbě půdní organické hmoty uplatňují jak mikroorganismy, tak i někteří zástupci půdních živočichů. Vytvářejí předpoklady pro zdárný vývoj půdy umožňující růst rostlin (foto P. Šimek)

5 Půdní makro- a megafauna

Jiří Schlaghamerský, Václav Pižl, Karel Tajovský, Ivan H. Tuf, Jiří Tůma, Miloslav Šimek

Z půdních organismů jsme v předchozích kapitolách představili mikroorganismy, půdní řasy, houby i drobnější živočichy. Tentokrát se zaměříme na půdní živočichy, pro jejichž pozorování většinou již nepotřebujeme speciální pomůcky, tedy na makrofaunu a megafaunu. Opět se přitom soustředíme na ty z nich, kteří jsou z hlediska půdní biologie či ekologie významní. V případě megafauny čtenáře možná překvapí, kolik různých obratlovců lze v podstatě považovat za součást půdní fauny. O nich však podáme spíše jen letmý přehled. Studium půdních obratlovců zpravidla provádějí specialisté na danou taxonomickou skupinu mimo obor půdní biologie a vliv megafauny na půdní prostředí tak zůstává často neprobádaný.

Makrofauna

Půdní makrofauna zahrnuje živočichy dobře pozorovatelné pouhým okem, s šířkou (tloušťkou) těla nad 2 milimetry. Délka těla může dosahovat až desítek centimetrů. Patří sem žížaly, plži a ploštěnky většího vzrůstu a široké spektrum zástupců z řad členovců. Stanovená hranice mezi mezo- a makrofaunou je do určité míry arbitrární, avšak souvisí se skutečností, že živočichové této velikosti si v půdě zpravidla aktivně razí či prohrabávají chodby nebo se zdržují výhradně na půdním povrchu (epigeon), kde se ukrývají pod kameny, rostlinným opadem a kusy dřeva, případně do tlejícího dřeva pronikají. Epigeické druhy prolézají vrstvami opadu, do minerální půdy však pronikají nanejvýš v souvislosti s rozmnožováním (kladení vajíček) nebo během některých fází vývoje (např. kuklení, život larev), případně v půdě vyhledávají úkryty před predátory nebo nepříznivými klimatickými podmínkami. Řada saprofágních druhů se významně podílí na rozměňování rostlinného opadu (primární rozkladači). Svou činností připravují podmínky pro nástup drobnějších saprofágů navazujících na započaté rozkladné procesy. Predátoři mezi makrofaunou jsou dalším článkem v potravním řetězci založeném na konzumaci mrtvé organické hmoty. Živí se ostatními půdními živočichy, ovlivňují či regulují jejich stavy a podílejí se tak významně na koloběhu látek i toku energie v terestrických ekosystémech. Nejsou však pouze součástí rozkladného (saprotrofního, detritového) potravního řetězce, protože loví i půdní fytofágy, tedy především druhy požírající kořínky. Kromě toho se jejich kořistí stávají druhy žijící na vegetaci.

• Žížaly (*Megadrili*)

Především v půdách mírného pásu jsou žížaly nejdůležitější skupinou makrofauny. Patří k nejznámějším půdním bezobratlým, avšak málokdo ví, že názvem „žížala“

označujeme více než 5300 druhů převážně suchozemských kroužkovců (Annelida) zařazených do 23 čeledí. Jsou rozšířeny na všech kontinentech kromě Antarktidy, většina čeledí však obývá tropické a subtropické oblasti nebo mírné pásy mimo Evropu. Ve střední Evropě se vyskytují téměř výhradně zástupci žížalovitých (Lumbricidae) s více než 150 druhy, z nichž u nás žije 49. Jejich tělo je válcovité, v zadní části může být hranaté či zploštělé. Zbarvení žížal je velmi rozmanité, a to od bělavě růžového až po červené, purpurové, hnědé, dokonce i smaragdově zelené, sytě modré nebo s nápadně zbarvenými skvrnami. Nejmenší žížaly dorůstají délky 1–2 centimetry, největší přes 3 metry. Naší nejdelší žížalou je více než půlmetrová *Aporrectodea hrbelii*, obývající stepní fragmenty na Mikulovsku a Znojemsku (blíže viz také Živa 2015, 5: 236–239). Druhově i početně bohatá společenstva žížal nalezneme ve vlhkých půdách lužních lesů, v eutrofních prameništích a v lučních půdách. Naopak kyselé půdy rašelinišť a jehličnatých lesů, ale i většina orných půd jsou na žížaly chudé, mohou v nich i chybět. V půdách mírného pásu dosahují průměrných počtů 30–400 jedinců/m², což představuje 2–50 gramů biomasy. Evropské druhy žížalovitých, které byly člověkem zavlečeny na jižní polokouli, však na tamních loukách a pastvinách čítají přes dva tisíce jedinců a tvoří biomasu až 350 g/m².

Žížaly jsou saprofágové, jako zdroj potravy využívají zejména odumřelou organickou hmotu rostlinného původu a mikroorganismy. Dělíme je do tří ekologických skupin, které se liší způsobem života a vlivem na půdní strukturu a půdotvorné procesy. Epigeické (povrchové) druhy jsou většinou malé, obývají organické půdní vrstvy a nevytvářejí chodby. Endogeické (půdní) druhy jsou středně velké až velké a žijí ve svrchních vrstvách minerální půdy, kde si vytvářejí většinou nestabilní, horizontálně orientované chodbičky. Živí se silně rozloženou organickou hmotou a mikroorganismy. Anektické (hlubinné) žížaly jsou velké a vytvářejí hluboké vertikální chodby (**obr. 1**). Potravu získávají na půdním povrchu a před jejím pohlcením ji zatahují do svých chodeb, kde proběhne částečný rozklad. Žížaly ovlivňují půdní prostředí především produkcí velkého množství exkrementů a tvorbou chodeb, které patří k největším půdním porům. V jejich střevech dochází k rozrušení vazeb mezi minerálními a organickými složkami půdy a současně zde probíhají biochemické a chemické procesy, které napomáhají k tvorbě nových organominerálních komplexů a stabilizaci půdní organické hmoty. Exkrementy mají zpravidla podobu zpevněných hrudek s vysokým obsahem organické hmoty. Jejich produkcí žížaly výrazně přispívají k tvorbě půdní struktury i mikrostruktury. Pozitivně působí na vodní režim a provzdušnění půdy a zvětšují povrchy v půdě, čímž usnadňují mikrobiální aktivitu a pohyb mikrofauny.

V půdách s velkým množstvím žížal obvykle vzniká humusová forma mul, která se vyznačuje tmavou barvou a vysokým obsahem dusíku. Půdy bohaté na žížaly mají obecně lepší jímavost vláhy. Vertikálně probíhající chodby většinou přechkávají záplavy a významně zvyšují rychlost infiltrace vody. Půda je pak méně náchylná k podmáčení a vyšší podíl srážkové vody se dostane přímo ke kořenům rostlin. Následně se



Obr. 1 Anektická neboli hlubinná žížala *Dendrobaena platyura* (Lumbricidae) žije v hlubokých svislých chodbách v hlubších, středně vlhkých až vlhkých hlinitých půdách. Délka těla 6,5 až 17 cm (foto V. Pižl)

zvyšuje odolnost vůči erozi (za určitých podmínek ovšem ukládání trusu žížal na povrchu může půdní erozi i posílit). Tvorbou chodeb, zatahováním organických zbytků z povrchu do půdního profilu, jejich promícháváním s minerálními půdními částicemi, trávením a obohacováním o produkty metabolismu a slizový materiál tak žížaly plní významné půdotvorné funkce, ovlivňují růst rostlin i populace ostatních půdních organismů. Rovněž představují důležitý zdroj potravy mnoha obratlovců: obojživelníků, plazů, ptáků a savců. Žijí se jimi i řada bezobratlých živočichů. Specialisty lovící především žížaly najdeme jak u hmyzu, tak mezi suchozemskými ploštěnkami, plži, pijavkami a stonožkami. Jsou též hostiteli mnoha parazitů.

• Sekáči (*Opiliones*)

Skupina pavoukovců (*Arachnida*) s kompaktním tělem, bez snovacích bradavek a žláz, obvykle se čtyřmi páry velmi dlouhých nohou. Žijí ve vegetaci i na půdním povrchu. Životu v organických vrstvách půdy jsou přizpůsobeni plošci s plochým protáhlým tělem a zkrácenýma nohama (**obr. 2**). Je známo kolem 6 tisíc druhů sekáčů, u nás žije

na 38. Většina se živí dravě, mnozí jsou také mrchožraví nebo všežraví – kromě živočišné potravy konzumují houbová vlákna, exkrementy i rostlinný materiál. Kořist loví ze zálohy nebo aktivním pronásledováním. Potravu netráví na rozdíl od pavouků mimotělně, ale ukrajují, trhají a polykají její malé části.

• Pavouci (*Araneae*)

Pavouci jsou nejpočetnější a nejznámější pavoukovci, o délce těla od 0,4 milimetru do 9 centimetrů (u tropických sklípkanů, při maximálním rozpětí nohou 25 cm). Tělo sestává ze dvou nápadných oddílů: hlavohrudi se čtyřmi páry nohou a na stopce připojeného zadečku se snovacími žlázami. Pavouci se rozmnožují kopulací po složitých námluvách. Jejich potravou jsou zejména členovci, které loví za použití jedových žláz ústících v koncových bodcích chelicer. Většinou jde o generalisty, známe ale také druhy specializované na lov mravenců, termitů nebo stejnoonožců. Některé druhy konzumují i uhynulé živočichy, byl pozorován i příjem nektaru. Potravu přijímají ve formě tekutiny vzniklé externím působením trávicích šťáv (mimotělní trávení), přičemž



Obr. 2 Plošik *Troglus* sp. Tento rod je z evropských sekáčů (Opiliones) snad nejvíce přizpůsoben životu v povrchové vrstvě půdy; maskuje se částicemi půdy nebo detritu přichycenými na těle, loví plže. Délka těla zhruba 8 mm (foto P. Krásenský)

trávicí tekutina působí buďto v takřka neporušeném těle kořisti, nebo v kaši vzniklé rozdrcením kořisti chelicerami. Žijí jak v nadzemních částech ekosystémů, tak na povrchu půdy a v jejích organických vrstvách, případně pronikají do dutin minerální půdy a rozvolněného podloží. Celkově je popsáno přes 48 tisíc druhů pavouků. U nás bylo zjištěno 875 domácích a zdomácnělých druhů, z nichž asi polovina žije na povrchu půdy nebo v ní.

Epigeické druhy aktivně vyhledávají kořist nebo na ni číhají v záloze, často v různě uspořádaném předivu, pod kameny a kusy dřeva apod. Nejznámější a nejpočetnější jsou slíďákovití (Lycosidae) a skálovkovití (Gnaphosidae). Organické vrstvy a větší póry svrchní minerální půdy obývají ve velkých počtech drobné druhy (kolem 2–3 mm) z několika čeledí. Hojně zastoupení mají plachetnatkovití (Linyphiidae), zejména z podčeledi Erigoninae. Pavouci patří k nejúspěšnějším predátorům, v povrchových vrstvách půd mají proto velký ekologický význam. Někteří ovlivňují půdní prostředí také svou hrabavou činností (**obr. 3**).



Obr. 3 Sklípkánek pontický (*Atypus muralis*, Atypidae) je silně vázán na stepi či suché trávníky na spraši nebo skalním podkladu, kde si hloubí až 50 cm hluboké nory pomocí velkých chelicer. Je nejohroženější z našich tří druhů sklípkáneků (silně ohrožený – EN). Délka těla samice 15–25 mm (foto P. Krásenský)

• Mnohonožky (*Diplopoda*)

Zástupci této třídy stonožkoců (*Myriapoda*) mají většinou protáhlé tělo tvořené hlavou a trupem s vyšším počtem tělních článků (více než čtyři), z nichž většina (tzv. dvojčlánky) je opatřena dvěma páry nohou. Na hlavě se nachází pár tykadla a shluky jednoduchých očí, které mohou u některých druhů chybět. Na bocích tělních článků většiny druhů ústí obranné žlázy produkující odpudivé látky.

Velikost dospělců našich druhů se pohybuje v rozmezí 2–45 milimetrů. Celkový počet druhů je odhadován asi na 90 tisíc, z nichž bylo zatím popsáno přes 10 tisíc. U nás je doložen výskyt 78 druhů (viz *Živa* 2019, 4: 184–187). Mnohonožky obývají především svrchní vrstvy půdy, rostlinný opad a tlející dřevo včetně prostor pod tlející kůrou. Preferují vlhčí stanoviště s dostatkem organických zbytků (**obr. 4**). Většina druhů žije v lese, mnohé také v travních porostech s různými stanovištními podmínkami, orných půdách, ruderálních místech, zahradách a sklenících. Početnost se pohybuje od několika jedinců po desítky až stovky jedinců na metr čtvereční, biomasa může dosahovat 4–8 g/m². Živí se převážně saprofágně rostlinným opadem, rozkládajícím se dřevem, ale také mikroskopickými houbami, řasami a dalšími půdními



Obr. 4 Pářící se prouženky podzimní (*Megaphyllum projectum*, Juliformia). Druh patří mezi tzv. juliformní mnohonožky s protáhlým válcovitým tělem. Jde o primární rozkladače opadu a tlejícího dřeva. Délka těla do 35 mm (foto P. Dolejš)

mikroorganismy. Některé druhy požírají i zbytky živočišných těl nebo živá pletiva rostlin. Za spoluúčasti mnohonožek (a dalších půdních členovců, např. larev dvoukřídlých a stejnonožců) vzniká strukturní humusová forma, které se říká arthropodový moder.

• Stonožky (*Chilopoda*)

Stonožky jsou jedinými dravými zástupci stonožkoců. Na jejich hlavě se nachází po jednom páru tykadla a očí (jednoduchých oček, jejich shluků nebo očí složených, často však zcela chybějí) a ústní ústrojí. K hlavě těsně přiléhá první článek trupu s velkýma kusadlovýma nožkama, které obsahují jedové žlázy ústící na koncových drápech. Slouží k uchopení a usmrcení kořisti. Následuje řada článků trupu, každý s jedním párem nohou, zakončená článkem s párem takzvaných vlečných nožek (nejsou za tělem vlečeny, ale slouží jako jakási zadní tykadla či makadla, případně k uchopení kořisti), jedním či dvěma články s gonopody (drobnějšími končetinami s rozmnožovací funkcí) a telsonem (koncovým článkem bez končetin). Během vývoje dochází buď k postupnému dorůstání článků trupu (anamorfóza), nebo se z vajíčka líhne jedinec již s plným počtem segmentů a po jednotlivých svlékáních se jen zvětšují tělesné proporce (epimorfóza). Délka těla našich druhů se pohybuje od několika milimetrů až do 6 centimetrů. Bylo popsáno přes tři tisíce druhů, z našeho území 72. Stonožky obývají půdní prostředí nejrůznějších ekosystémů. Jsou hojně zastoupeny především v lesních půdách a dobře vyvinutých půdách přirozených travinných biotopů. Živí se jako nespecifičtí predátoři drobnými půdními bezobratlými, například larvami hmyzu a jinými členovci, žížalami a roupicemi, největší zástupci i malými obratlovci. Výjimečně požírají materiál rostlinného původu.

Představují významnou skupinu predátorů s vlivem na populace ostatních drobných půdních živočichů. Jejich početnost závisí na stanovištních podmínkách včetně dostupnosti vhodné kořisti. Průměrné počty se pohybují v rozmezí desítek až stovek jedinců, s biomasou 0,4 až 2 g/m². Schopnost vytvářet vlastní chodby je u nich malá, využívají existující prostory a chodbičky vzniklé fyzikální cestou nebo aktivitou jiných půdních živočichů. V půdě lze rozlišit dvě hlavní ekomorfologické skupiny. Do první patří různočlenky (*Lithobiomorpha*) a stejnočlenky neboli stonohy (*Scolopendromorpha*), které jsou velmi pohyblivé (**obr. 5**). Žijí v rostlinném opadu, pod kameny a padlým dřevem, v trouchnivějícím dřevě a pod kůrou pařezů, padlých kmenů a větví nebo v mechových polštářích. Druhou skupinu představují zemivky neboli mnohočlenky (*Geophilomorpha*). Nemají oči, jsou málo pigmentované a osídlují hlubší vrstvy nadložního humusu i minerální vrstvy půd. Jde tedy o půdní živočichy v nejužším slova smyslu (euedafické). Dlouhé tenké mnohočlánkové tělo a krátké nohy jim umožňují prolézat úzkými půdními póry (**obr. 6**). Běžně je najdeme v půdách polí a zahrad nebo v kompostech.



Obr. 5 Stonoha *Scolopendra subspinipes* je velký druh s kosmopolitním rozšířením v tropech a subtropích. Agresivní lovec se silným jedem napadá velké pavoukovce včetně štírů i malé obratlovce. Délka těla až 20 cm (foto J. Schlaghamerský)



Obr. 6 Zemivka *Stenotaenia linearis* (Geophilomorpha). Protáhlé tělo této stonožky tvořené velkým počtem článků s krátkými nožkami je uzpůsobeno k pohybu v chodbičkách kořisti. Délka těla až 50 mm (foto F. Trnka)

• Suchozemští stejnonožci (*Isopoda: Oniscidea*)

Stejnonožci jsou primárně mořští „korýši“ (dnes Pancrustacea). Suchozemští stejnonožci – stínky (**obr. 7**) a svinky – se ale natolik přizpůsobili životu na souši, že ani pro rozmnožování nemusejí vyhledávat vodní prostředí. Jednou z hlavních adaptací je vchlípení dýchacího povrchu některých článků končetin (exopoditů) s původně žaberní funkcí a vznik pseudotracheálních žaber neboli vzdušnicových plic. Některé druhy jsou hygrofilní, zůstaly vázané na velmi vlhké prostředí, a dýchají pomocí článků končetin (endopoditů) s funkcí žaber. Drobné druhy si vystačí s dýcháním přes povrch těla. Velikost našich druhů se pohybuje od 1,5 do 20 milimetrů. Dnes je známo více než 3600 druhů, u nás jich bylo doloženo 43. Obývají svrchní organické půdní vrstvy včetně listového opadu, rozkládající se dřevní hmoty apod. Některé druhy pronikají do hlubších minerálních vrstev. Hojně jsou v lesních půdách, ale také v půdách otevřených biotopů (louky, obdělávané půdy aj.). Mnohé žijí synantropně (zahrady, komposty, rumišťe). Populační hustoty se pohybují mezi desítkami a stovkami jedinců na metr čtvereční, v příhodných podmínkách (mokřadní biotopy, travnaté biotopy



Obr. 7 Stínka zední (*Oniscus asellus*, Oniscidae) patří mezi naše nejhojnější stejnonožce. Žije na vlhkých místech, v opadu, pod kameny, spadlými kmeny, ale také ve sklepích nebo na rumišťích, kde se živí organickými zbytky rostlinného původu. Délka těla až 18 mm (foto F. Trnka)

s mírným vlhkým klimatem) mohou dosahovat až tisíce jedinců. Pro stejnonožce je charakteristické shlukování ve velkých počtech v úkrytech například pod dřevem nebo kameny. Živí se odumřelou organickou hmotou převážně rostlinného původu. Při lokálním přemnožení mohou napadat živé rostliny a působit mírné škody. Přispívají k rozměňování mrtvé organické hmoty na menší části a k její dekompozici průchodem přes trávicí trakt, svými exkrementy pak k tvorbě půdní struktury. Opakovaně požírají vlastní trus s nově se rozvíjející mikroflórou, kterou využívají jako zdroj výživy. Jsou významnou složkou potravy predátorů: drobných savců, ptáků, ale také například některých pavouků.

• Termiti (*Blattodea: Isoptera*)

Tato odvozená skupina švábů je nejstarší známou skupinou sociálního hmyzu. Délka těla dělníků a vojáků se pohybuje od 2 do 14 milimetrů, pohlavní jedinci mohou být o řád větší. Druhů, kterých známe kolem 3100, ubývá se vzdáleností od rovníku, s nadmořskou výškou a s degradací obývaných biotopů. Termiti jsou citliví na vysychání a nízké teploty, vyskytují se proto zejména ve vlhkých a teplých oblastech. Centrem jejich výskytu jsou lesy a savany v tropech a subtropích. Některé druhy si budují hnízda ve stromech, půdněbiologický význam mají ty s hnízdy pod zemí, a to včetně druhů s typickými termitišti tyčícími se nad úroveň terénu. Významně se podílejí na přeměnách organické hmoty, koloběhu živin a promíchávání půdy. Vzhledem k velkým abundancím představují v tropech a subtropích jedny z hlavních hybatelů půdotvorných procesů a cyklů živin, mimořádný význam zde mají při rozkladu dřeva. Jejich hlavním zdrojem potravy je rostlinná hmota v různém stadiu rozkladu od mrtvého dřeva a trávy přes listový opad až po půdu s různým podílem organické složky. Velmi efektivně tráví celulózu, kromě jejich enzymů tomu napomáhají symbiotičtí prvoci nebo bakterie ve střevech a symbiotické houby pěstované v hnízdech. Tím se termiti výrazně podílejí na rozkladu mrtvé rostlinné hmoty a rychle tak vracejí živiny do půdy a ke kořenům rostlin. Podobně jako mravenci hostí v hnízdech řadu jiných organismů včetně hadů, mravenců, brouků a mnohonožek.

• Mravenci (*Hymenoptera: Formicidae*)

Sociálně žijící mravenci jsou čeledí blanokřídlých s velikostí těla od 0,5 do 5 centimetrů. Popsáno bylo přes 15 400 druhů a poddruhů obývajících nejrůznější terestrické biotopy všech kontinentů kromě Antarktidy. U nás žije nejméně 122 druhů. Ne všechny však mají užší vazbu k půdě. Ačkoli většina jedinců (dělnice) zůstává po celý život nelétavá, jsou velmi aktivní a dokážou své okolí rychle a efektivně prohledávat. V půdě představují jednu z nejpočetnějších skupin makrofauny. Vytvářejí kolonie čítající od několika desítek po miliony jedinců; jejich biomasa tvoří významný podíl



Obr. 8 Mravenec žlutý (*Lasius flavus*) přenášející mšici. Je to převážně podzemní druh mravence travinných biotopů, jehož význam v půdě se zakládá hlavně na bioturbaci (převrácení půdy) a trofobióze s mšicemi sajícími na koříncích. S délkou těla 2–4 mm a příslušně menší šířkou náleží spíše do mezofauny, ačkoli bývají mravenci jako skupina obvykle řazeni k makrofauně (foto P. Krásenský)

celkové biomasy půdních bezobratlých. Výrazně přetvářejí okolní prostředí a ovlivňují dostupnost potravních zdrojů i životní podmínky jiných organismů svázaných s půdou, protože jsou spolu s žížalami a termity řazeni k takzvaným ekosystémovým inženýrům.

Mravenci hnízdí či hledají potravu na povrchu půdy (včetně vrstvy opadu), v mrtvém dřevě, ale i v hlubších vrstvách půdy. Budují si nadzemní i podzemní hnízda, s tím souvisí transport velkého množství organického materiálu (jehličí, větviček apod.) i minerálních částic, zejména v případě druhů hnízdících v půdě. Živí se především lovem a požíváním uhynulých bezobratlých živočichů, nicméně konzumují i širokou škálu dalších typů potravy (houby, části semen, plody a nektar rostlin, medovici). Důležitý je jejich úzký vztah k savému hmyzu (mšice, křísi), díky němu mravenci dokážou významnou měrou, byť nepřímou, využívat biomasu živých rostlin (trofobióza). Tak například mravenec žlutý (*Lasius flavus*, **obr. 8**), hojný i u nás v travinných biotopech, má trofobiotický vztah k minimálně 22 druhům mšic sajících na koříncích.



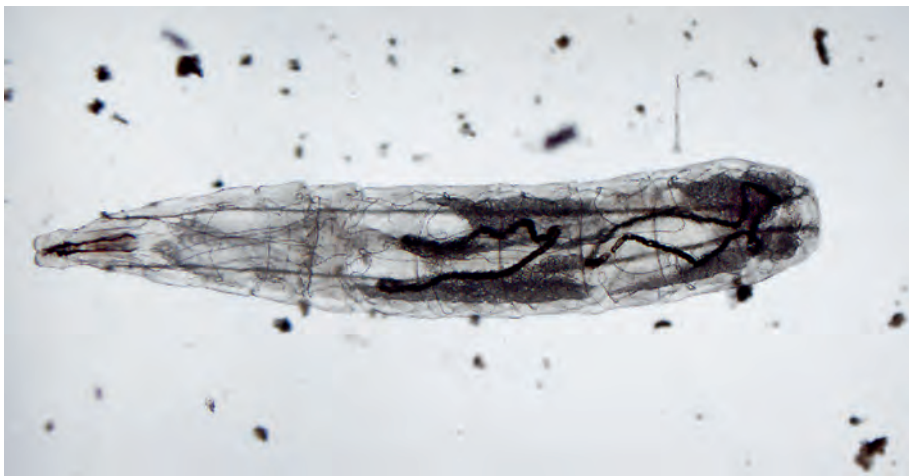
Obr. 9 Potemník písečný (*Opatrum sabulosum*, Tenebrionidae), jeden z nejhojnějších potemníků střední Evropy. Stavbou těla a způsobem života je adaptován na podmínky suchých písčitých půd. Larvy žerou v půdě živá i mrtvá pletiva rostlin. Délka těla až 10 mm (foto P. Krásenský)

Jeho kolonie, žijící v podzemních mraveništích a čítající tisíce jedinců, opatrují a využívají obdobně velké počty těchto mšic. Především mravenci rodu *Formica* v lesích mírného a boreálního pásu jsou považováni za „zdravotní policii“ ekosystémů, jelikož výrazně regulují počty hmyzích býložravců působících hospodářské škody.

Významná je i tvorba množství organického odpadu (trus, odpady z potravních zásob) přispívajícího k utváření půdní struktury. Stavbou hnízd a různých ochranných struktur promíchávají a provzdušňují půdu. Mraveniště jsou navíc specifickým prostředím pro mnohé půdní živočichy včetně druhů myrmekofilních, vázaných úzce na mravence. Zvyšují tedy i druhovou diverzitu v půdě. Přítomnost mravenišť rovněž ovlivňuje celou řadu fyzikálních i chemických vlastností půdního prostředí. Akumulace organické hmoty, vyšší vlhkost a provzdušnění půdy v mraveništích také zvyšují množství i aktivitu mikrobiálních společenstev, čímž se mravenci dále podílejí na koloběhu živin a toku energie.

• Dvoukřídlí (*Diptera*)

Početný řád hmyzu, jehož dospělci se vyznačují jedním párem blanitých křídel s jednoduchou žilnatinou, vyskytující se po celém světě včetně polárních oblastí. Dosud popsané druhy se blíží 160 tisícům, odhaduje se však, že by jich mohlo být až kolem jednoho milionu. Pro naše území se uvádí asi 6 tisíc druhů. Nezanedbatelná část dvoukřídlých prodělává larvální vývoj v půdním prostředí, kde tvoří sice dočasnou, avšak významnou skupinu půdní mezo- až makrofauny. Mnohé z těchto druhů vyhledávají zamokřené půdy, s přechodem k životu v sedimentech vodních těles. Z půdněbiologického hlediska jsou důležité především larvy tiplic (*Tipulidae*), muchnic (*Bibionidae*), smutnic (*Sciaridae*) a pakomárů (*Chironomidae*). Za příznivých podmínek mohou jejich hustoty lokálně dosahovat až tisíce jedinců na metr čtvereční (hnízdovitý výskyt). Vysoké počty larev jsou známy z kompostů, hnojišť a jiných obdobných stanovišť s nahromaděnou vlhkou, rozkládající se rostlinnou hmotou. Jako saprofágové se podílejí na přeměně mrtvé organické hmoty, zejména v půdách listnatých lesů, kde patří k důležitým rozkladačům opadu včetně tlejícího dřeva. Muchnice se mohou při velkých hustotách žít ve větší míře i kořeny. Kromě výše jmenovaných se v půdě vyvíjí či aspoň kuklí plejáda dalších dvoukřídlých patřících buďto také mezi primitivnější, parafyletické dlouhorohé („*Nematocera*“), nebo ke krátkorohým (*Brachycera*, **obr. 10**).



Obr. 10 Larva blíže neurčeného druhu krátkorohých dvoukřídlých (*Diptera*: *Brachycera*) z půdy. U larev této skupiny jsou nohy a hlavová kapsule redukovány, tvrdé struktury vyztužují jen ústní ústrojí. Délka asi 4 mm (foto J. Schlaghamerský)

• Brouci (*Coleoptera*)

Tento řád hmyzu tvoří s více než 400 tisíci popsányými druhy asi pětinu známých druhů živočichů, přičemž skutečný podíl bude ještě vyšší. Odhady diverzity brouků v tropech naznačují, že reálný počet druhů může dosahovat až několik milionů. Charakteristickým znakem je přeměna prvního páru křídel v krovky. Brouci jsou hojně zastoupeni také v půdním prostředí. Mnozí žijí na půdním povrchu jako součást epigeonu. Další obývají organické vrstvy půdy a pronikají i do vrstev minerálních. Mezi nejvýznamnější patří střevlíkovití (*Carabidae*) včetně dříve samostatné podčeledi svižníkovití (*Cicindelinae*). Se zhruba 30 tisíci druhy jde o jednu z nejpočetnějších čeledí, u nás žije přes 500 druhů. Velká většina střevlíků je dravá; jako mnozí predátoři přitom často konzumují také uhynulé živočichy. V určité míře přijímají i rostlinnou potravu, především se to týká semenožravých dospělců některých druhů. Obecně představují rychlé a dobře adaptované lovce s velkými a silnými kusadly a dlouhými



Obr. 11 Zdánlivě bizarní stavba těla larvy svižníka polního (*Cicindela campestris*) umožňuje zakotvení těla ve vertikální chodbě v půdě a uzavření ústí chodby plochou hlavou a štítem, které také slouží jako „lopatka“ při hrabání. Přiblíží-li se vhodná kořist, vymrštní larva hlavu (často v záklonu), popadne kořist kusadly a zatáhne do chodby. Délka těla asi 15 mm (foto P. Krásenský)

běhavýma nohama. Jejich kořistí se stávají živočišné různé velikosti, zpravidla bezobratlí, pohybující se po povrchu nebo ve svrchních vrstvách půdy. Kromě různých vývojových stadií členovců může jít například o žížaly, roupice nebo plže (na ty se některé druhy střevlíků přímo specializují). Larvy mnohých svižníků žijí v horizontálních nebo vertikálních až jeden metr hlubokých chodbách v písčité půdě a číhají na kořist pohybující se po povrchu (**obr. 11**).

Další v půdě početná čeleď jsou drabčíkovití (Staphylinidae). Čítá na 63 tisíc popsáných druhů. Tělo drabčíků se zpravidla vyznačuje velice zkrácenými krovkami a protaženým, pohyblivým zadečkem. To umožňuje menším druhům pronikat i do poměrně malých prostor jak v organických, tak minerálních vrstvách půdy. Drabčíci jsou převážně draví a loví bezobratlé na půdním povrchu i v samotné půdě. Některé druhy se specializují na lov chvostoskoků nebo roztočů.

Mezi mrchožroutovité (Silphidae) patří hrobařci (rod *Nicrophorus*), kteří zahrabávají mršiny drobných obratlovců do půdy jako potravu pro své larvy.

Obdobně zahrabávají trus býložravých savců někteří koprofágní zástupci čeledi chrobákovití (Geotrupidae) a vrubounovití (Scarabaeidae). Další žijí přímo v trusu na půdním povrchu a živí se jím. Některé druhy budují v půdě hluboké systémy chodeb a komůrek, kam ukládají napěchované čerstvé listy rostlin, ty pak tlející slouží za potravu jejich larvám (např. u nás vyhynulý chrobák révový – *Lethrus apterus*). Larvy mnoha dalších druhů listorohých brouků žijí v půdě také saprofágně (třeba někteří zlatohlávcí) nebo rhizofágně (jako dobře známé ponravy chroustů). Dalšími významnými rhizofágy jsou larvy kovaříkovitých (Elateridae), drátovci (některé jsou také dravé či všežravé). Rhizofágní v larválním stadiu i jako dospělci jsou rovněž mnozí nosatcovití (Curculionidae), mezi kterými nacházíme řadu druhů adaptovaných na život ve svrchních, ale i hlubších vrstvách půdy (redukce očí, ztráta schopnosti letu apod.).

• Ostatní makrofauna

Mezi půdní makrofaunou najdeme zástupce mnoha dalších skupin hmyzu. Z rovnokřídlých (Orthoptera) jsou to někteří cvrčci (Grylloidea), především však krtonožky (Gryllotalpidae). Tvoří rozsáhlé systémy půdních chodeb a jsou většinou všežravé (rhizofagie z nich činí nevídané obyvatele obdělávaných půd). Od západní po střední Evropu je typickým druhem listového opadu, jímž se také převážně živí, cvrček lesní (*Nemobius sylvestris*). Známější je cvrček polní (*Gryllus campestris*), který si staví nory ústící na povrch a je všežravý (podobně žijí i další, blíže příbuzné druhy). Na teplejších stanovištích žije u nás v hnízdech mravenců pod kameny cvrček mravenčí (*Myrmecophilus acervorum*) dorůstající jen několika milimetrů. V jižní Evropě a dalších částech světa najdeme řadu příbuzných druhů taktéž u mravenců či termitů. Živí se patrně jako kleptoparaziti, snad i larvami a vajíčky svých hostitelů.

V listovém opadu na půdním povrchu se setkáme i se šváby (Blattodea). U nás jde o saprofágní druhy rusců (rody *Ectobius* a *Phyllodromica*). V subtropích a tropech půdněbiologický význam švábů narůstá. Kromě zmíněných termitů zde ve vyšších populačních hustotách najdeme mnoho dalších druhů, často značné velikosti.

Ve svrchních vrstvách půd (včetně minerálních) žijí také všežraví škvoři (Dermaptera, **obr. 12**). V organických vrstvách půdy najdeme rovněž některé plošnice (Heteroptera); v mírném pásu se jich ale v tomto prostředí vyskytuje poměrně málo, například dravé druhy čeledi malenkovití (Ceratocombidae). Zmínku si zaslouží cikády (Auchenorrhyncha: Cicadoidea) s víceletým vývojem larev v půdě, kde sají na kořenech, přičemž mohou pronikat až do třímetrové hloubky. V Severní Americe žije řada druhů rodu *Magicalada*, který si zasloužil zvláštní pozornost hromadným líhnutím velkých dospělců z půdy (asi 400 jedinců/m²) v extrémně dlouhých, třinácti- či sedmnáctiletých intervalech. Ze síťokřídlých (Neuroptera) zmíníme mravkolvy (Myrmeleonidae), jejichž larvy si budují nálevkovité pasti v písčité půdě a loví mravence. Z blanokřídlých byla již řeč o mravencích. Mnoho vos a včel si staví hnízda v půdě, některé vosy a žahalky vyhledávají kořist pod zemí, tu paralyzují a nakladou do ní vajíčko; larva se pak živí tkáněmi kořisti.



Obr. 12 Škvoři (Dermaptera) tvoří často významnou součást svrchních vrstev půd. Na obr. samička škvora obecného (*Forficula auricularia*) se snůškou. Délka těla 10–20 mm (foto P. Krásenský)

Z „korýšů“ skupiny různonožců (Amphipoda) se některé druhy z čeledi Talitridae v Austrálii a Tasmánii zcela přizpůsobily životu ve vlhké organické vrstvě suchozemských, zpravidla lesních ekosystémů. Jeden z nich, *Arcitalitrus sylvaticus*, dosahuje v deštných pralesích hustot čtyř tisíc jedinců/m². Byl zavlečen a uchytil se v různých částech světa včetně britských ostrovů (tam je také příbuzný *A. dorrieni*).

Z pavoukoců nebyla výše řeč o štírech (Scorpionida), kteří již na jihu Evropy, a o to více v subtropických a tropických oblastech, získávají význam jako půdní a epigeičtí predátoři. Velice rychlími a zdatnými epigeickými predátory jsou v suchých, stepních až pouštních oblastech i solifugy (Solifugae). V subtropech a tropech najdeme na povrchu půdy (v listovém opadu, pod kameny apod.) krabovce (Amblypygi) a bičovce (Uropygi), kteří loví mnohé zástupce půdní fauny. Někteří bičovci si i vyhrabávají nory. V listovém opadu tropických a subtropických lesů Afriky a Ameriky (od Texasu po Brazílii) jsou zastoupeni další draví pavoukocvi – roztočovci (Ricinulei), kteří měří 5–10 milimetrů. O štírcích (Pseudoscorpionida) byla již řeč v minulých kapitolách, protože jde o významné predátory mezofauny a juvenilní jedinci či drobnější druhy štírků jsou velikostně na pomezí mezo- a makrofauny. I pro větší zástupce platí, že pro pohyb v půdě využívají různé půdní póry a skuliny, k čemuž jim napomáhá dorzoventrálně zploštělé tělo (půdní druhy, u nás například rodu *Neobisium*, mají však tělo válcovitější než druhy adaptované na život pod tlející kůrou dřevin).

Ve vlhkém listovém opadu, v mechových polštářích, pod kameny a kusy dřeva, ale také v puklinách v minerální půdě otevřených stanovišť žijí v subtropech a tropech převážně jižní polokoule drápkovci (Onychophora). Dosahují délky těla 0,5 až 20 centimetrů a patří k členovcům v nejširším slova smyslu (Panarthropoda). Loví různé půdní a epigeické bezobratlé, které usmrcují vstříknutím trávicích enzymů. Velkou kořist předtím znehybní lepkavým slizem z velkých párovitých žláz, který vystřikují z ústních papil po obou stranách ústního otvoru. Na obdobných stanovištích žijí suchozemské ploštěnky (Platyhelminthes: Geoplanidae, **obr. 13**), dosahující značné druhové rozmanitosti například na Novém Zélandu a v jihovýchodní Asii, ale také v Jižní Americe. Některé druhy žijí i v chladnějších částech světa nebo horském prostředí, a to, navzdory citlivosti na vysychání, i v poměrně suchých oblastech. Jsou dravé, případně mrchožravé, přičemž mohou konzumovat různé členovce, žížaly, plže nebo jiné ploštěnky. Některé byly zavlečeny do Severní Ameriky i Evropy; například ploštěnka novozélandská (*Arthurdendyus triangulatus*) začala redukovat populace žížal na britských ostrovech a již se objevila v západní části kontinentální Evropy. Suchozemské jsou rovněž některé pijavice (Annelida: Hirudinea), běžněji v tropech, kde často jde o krevsající druhy, ale tři druhy čeledi Xerobdellidae, živící se nejspíše žížalami, známe jen z Evropy, z jižního okraje Alp a z Dinárského pohoří.

Daleko běžnější součástí půdní makrofauny tvoří plži (Gastropoda). Kromě převládajících plicnatých stopkookých plžů (Pulmonata: Stylommatophora) žijí v našich půdách také síměnky (*Carychium* spp., kdysi řazené mezi spodnooké, dnes do taxonu



Obr. 13 Dravá terestrická ploštěnka rodu *Bipalium* (Platyhelminthes: Geoplanidae) z Japonska. Délka těla 6 cm (foto J. Schlaghamerský)

Acteophila) a předožábří („Prosobranchia“) z čeledi jehlovkovití (Aciculidae). Předožábří plži, kteří svou schránku uzavírají trvalým víčkem (operculum), jsou výrazněji zastoupeni v půdách tropů, z evropských zástupců jmenujme ještě nápadnou kruhoústku lesní (*Pomatias elegans*). Obecně plži preferují půdy bohaté na vápník, který potřebují pro stavbu ulity (proto je tato závislost menší u druhů s redukovanou ulitou). Ve svrchních vrstvách půdy jsou zastoupeni řadou druhů středně velkých až téměř mikroskopických. V Evropě proniká nejhluběji do minerální půdy (běžně do 40 cm, někdy značně hlouběji) mykofágní bezočka šídlovitá (*Cecilioides acicula*), drobný, slepý a nepigmentovaný druh s tenkostěnnou, štíhlou schránkou. Do půdy pronikají často různí názi plži, přičemž jim absence ulity umožňuje protáhnout se překvapivě úzkými skulinami. Velké druhy plžů obývají půdní povrch, kde jim za úkryty slouží prostory pod kameny, padlým dřevem, listy rostlin apod. Plži jsou často všežravci, do značné míry saprofágní, mnohdy se živí i houbami a řasami. Velké druhy půdního povrchu konzumují ve větší či menší míře také živou biomasu rostlin. V půdě žijí i vyhraněně dravé druhy, u nás především sklovatky (rod *Daudebardia*, **obr. 14**) typické svou redukovanou schránkou. Půdní prostředí plži ovlivňují především rozměňováním a „skeletováním“ rostlinného opadu, čímž přispívají k jeho fragmentaci a při průchodu trávicí trubicí i transformaci. Významná je jejich exkrece slizu, kterou



Obr. 14 Sklovatka rudá (*Daudebardia rufa*) je dravý plž se zakrnělou ulitou, který loví žížaly, malé plže i členovce. Délka těla 16–20 mm (foto M. Horsák)

je půda obohacována o živiny, což podporuje mikrobiální aktivitu. Běžně do půdy kladou vajíčka.

Megafauna

Půdní megafauna zahrnuje živočichy, kteří svými tělesnými rozměry přesahují parametry předchozích skupin. Někdy jsou mezi ně řazeny i velké žížaly. Především však jde o obratlovce, kteří jsou alespoň v určité fázi života vázáni na půdní prostředí. Živí se menšími půdními živočichy, v případě mnohých savců pak býložravě, přičemž potravu vyhledávají přímo v půdě (kořínky, hlízy apod.) nebo konzumují nadzemní vegetaci. Víceméně půdní druhy najdeme mezi obratlovci jak u obojživelníků, tak u plazů a savců. Z obojživelníků jsou bytostně půdní tropičtí červoři (*Gymnophiona*), ačkoli jsou mezi nimi i vodní druhy. Také mnohé žáby a ocasatí mírného pásu tráví značnou část života v úkrytech na půdním povrchu, nebo dokonce do půdy aktivně zalézají. V sypkých půdách se do hloubky až několik desítek centimetrů zahrabávají blatnice (rod *Pelobates*, **obr. 15**) rozšířené od Maroka a západní Evropy po severní Írán a západní Sibiř. Podobně se chovají příbuzné žáby z čeledi *Scaphiopodidae* v Severní Americe. Z plazů stojí za zmínku hlavně různí subtropičtí a tropičtí zástupci čeledi dvouplazovití (*Amphisbaenidae*), zeměplazovití (*Trogonophidae*) a slepákovití (*Typhlopidae*). Na některé jejich druhy narazíme v jižní Evropě, z naší fauny se jim vazbou na epigeické až půdní prostředí nejvíce blíží slepýši (rod *Anguis*).



Obr. 15 Blatnice skvrnitá (*Pelobates fuscus*) vyhrabává v lehkých půdách nory do hloubky až 1 m, k čemuž jí slouží velké patní mozoly s ostrou hranou. Délka těla 4–8 cm (foto V. Pižl)

Značný vliv na epigeon i edafon v užším slova smyslu mají hmyzožraví savci. Mnozí loví na povrchu, ale řada druhů je přizpůsobena životu v půdě. Převážně v mírném pásu severní polokoule jsou rozšířeni krtkovití (Talpidae), které není třeba blíže představovat, mezi nimi se však vyskytují i zástupci, jež za půdní označit nelze. Hmyzožraví jsou také afričtí zlatokrtkovití (Chrysochloridae), z nichž mnozí vytvářejí systémy podzemních chodeb, další „plavou“ v písku. Na první pohled se jim hodně podobají vakokrti (rod *Notoryctes*), kteří žijí v písčitéch půdách Austrálie a živí se zřejmě hlavně lovem bezobratlých. Z hlodavců jsou zcela vázání na půdní prostředí druhy z čeledi slepcovití (Spalacidae) v jihovýchodní Evropě, Asii a Africe, rypošovití (Bathergidae) v Africe nebo pytlonošovití (Geomyidae) ve Střední a Severní Americe. U nich nacházíme běžně končetiny i jiné části těla, například zuby, přizpůsobené hrabání, redukci až ztrátu zraku, v extrémním případě, jako je rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*), i redukovanou srst a pigmentaci. Bez vlivu na půdní prostředí nejsou ani další hlodavci s půdními norami jako sysli (**obr. 16**), svišti a psouni (veverkovití – Sciuridae), pytlouši (Heteromyidae), myšivky a tarbíci (tarbíkovití – Dipodidae) nebo křečci a hraboši (myšovití – Muridae). Tím není vyčten savců, kteří si vyhrabávají nory, zdaleka úplný, v ostatních případech je ale vliv této činnosti na půdní prostředí daleko lokalizovanější, a tedy i méně podstatný.



Obr. 16 Sysel obecný (*Spermophilus citellus*) je jedním ze zástupců pozemních veverkovitých hlodavců. Žije na stanovištích s krátkostébelnou vegetací, kde si zakládá systém podzemních chodeb a komůrek, čímž ovlivňuje půdní prostředí. Délka těla až 30 cm (foto J. Schlaghamerský)

To platí v ještě větší míře pro nory ptáků, které bývají zpravidla zakládány ve svislých stěnách substrátu, jenž představuje navzdory svému sypkému charakteru spíše výchozí materiál pro tvorbu půdy, tedy matečnou horninu (spraše, písky, náplavové hlíny, typicky erozní břehy vodních toků). Vliv ptáků na půdní faunu se tak projevuje především formou predace, která může být dosti významná. Hrabavá činnost obratlovců obecně spočívá v kypření a převracení půdy (bioturbace), které zároveň mění vodní i teplotní režim a dostupnost živin v půdním profilu. Významné je ukládání organického materiálu ve větší hloubce (hnízdni materiál, zásoby potravy, trus i uhynulá těla živočichů). Řada bezobratlých, především hmyzu, se také specializovala na život v norách a podzemních stavbách různých hrabavých savců, zpravidla ale nebývají počítáni mezi půdní faunu.

Po přehledu nejvýznamnějších skupin půdních organismů se v další kapitole zaměříme na metabolické a fyziologické procesy, které v půdě probíhají právě díky jejich přítomnosti a aktivitě.

6 Jak organismy v půdě fungují

Vladimír Šustr, Jaroslav Hynšt, Alica Chroňáková, Stanislav Malý, Miloslav Šimek

V prvních pěti kapitolách jsme představili nejvýznamnější skupiny půdních organismů. Poukázali jsme na to, že půdní organismy vytvářejí složitá společenstva s mnoha vazbami mezi sebou i se svým prostředím a že tvoří funkční společenstvo, jež se účastní vzniku a vývoje půdy a zajišťuje mnoho jejích funkcí. Společenstva půdních organismů mají vliv na zvětrávání hornin a minerálů, na zpřístupňování živin pro rostliny, na tvorbu a udržování půdní struktury včetně vytváření agregátů půdních částic i půdních pórů, které vyplňují zhruba polovinu objemu půdy. Půdní organismy mají vliv na téměř vše, co se v půdě odehrává, a hrají klíčovou roli v biogeochemických cyklech prvků. Šestá kapitola se zaměřuje na nejvýznamnější procesy, které v půdě probíhají právě díky přítomnosti a aktivitě půdních organismů.

Všechny organismy na Zemi se snaží zachovat život, tedy růst, vývoj a rozmnožování. K tomu potřebují energii, uhlík, kyslík, vodík a další prvky, které obvykle nazýváme minerálními živinami. energii získávají v zásadě dvěma způsoby: buď fotosyntézou ze slunečního záření (fototrofie; více ve 3. kapitole), nebo oxidací chemických látek (chemotrofie, jež se dělí podle donorů elektronů na organotrofii, kdy donorem je organická látka, a litotrofii, kdy je donorem anorganická látka). Získanou energii ukládají pro další potřeby v metabolismu do energeticky bohatých molekul, například adenosintrifosfátu (ATP). Uhlík mohou někteří fixovat z atmosférického oxidu uhličitého (CO₂, autotrofové) nebo ho získávají rozkladem organických sloučenin (heterotrofové, velká většina organismů). Z jednoduchých organických látek budují všechny potřebné biomolekuly pro svůj růst a tím zabudovávají uhlík do biomasy. Nejdůležitějšími polymery v těle organismů jsou proteiny a nukleové kyseliny bohaté mimo jiné na dusík a fosfor. Proto je pro anabolické reakce třeba zajistit dostatečný příjem těchto prvků; mikroorganismy je vesměs přijímají ve formě anorganických sloučenin (i když pro některé může být hlavním zdrojem organický dusík), zatímco živočichové potřebují mít dusík dostupný v organické formě.

Organotrofie – energetické využití organických látek

Vše, co v přírodě uhynie, ztratí funkci a rozpadne se, je recyklováno. Odumřelá biomasa rostlin, živočichů a mikroorganismů se stává zdrojem živin pro jiné organismy a energie obsažená v jejich chemických sloučeninách je využita v nových biochemických procesech. Značná část recyklace energie a živin na Zemi probíhá v půdě činností půdních organismů a její podstatou jsou jejich fyziologické procesy a biochemické



Obr. 1 Tropická mnohonožka *Telodeinopus aoutii* posloužila jako modelový organismus při výzkumu role mikroorganismů při přeměnách organické hmoty ve střevcích půdních živočichů – blíže **obr. 17** (foto V. Šustr)

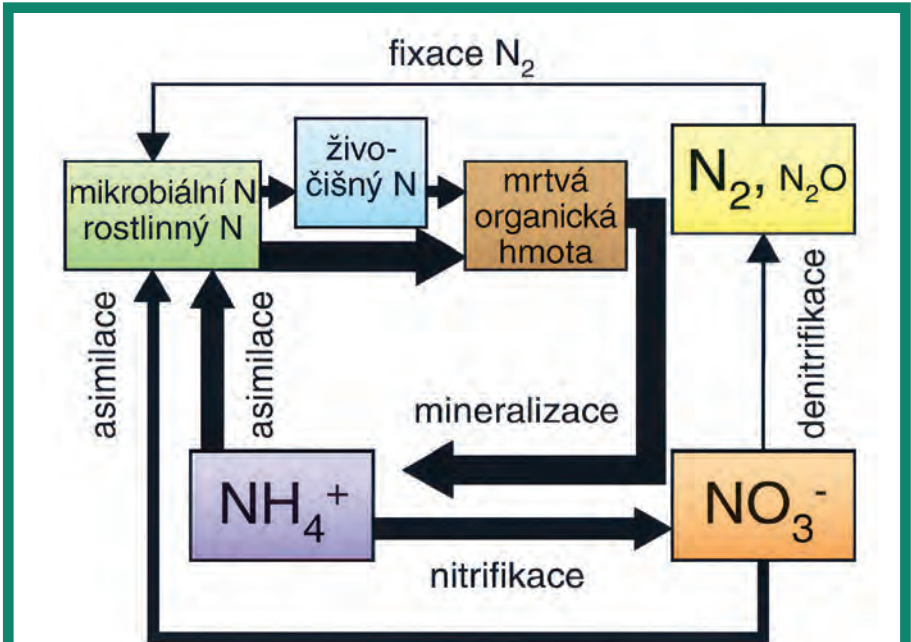
reakce. Většinu metabolických dějů, které zde představíme, zajišťují nejstarší formy života na Zemi, prokaryotické mikroorganismy – bakterie a archea.

Již jsme uvedli, že v půdě jsou hlavním zdrojem energie a uhlíku redukované organické sloučeniny z mrtvé biomasy. Heterotrofní chemoorganotrofní organismy (typy metabolismu a způsoby získávání energie, elektronů a uhlíku pro tvorbu biomasy byly blíže popsány v první kapitole) jsou hlavními aktéry jejich rozkladu (dekompozice) a postupné mineralizace. Dostupnost uhlíku limituje početnost a aktivitu heterotrofních bakterií, archeí, hub i půdních živočichů. Půdní organismy a jejich enzymy dokážou společně rozložit všechny složité látky včetně ligninu a celulózy. Poradí si i s látkami, které se do půdy dostávají činností člověka, i když jejich rozklad může být pomalý. Výsledkem jsou nejjednodušší sloučeniny uhlíku, dusíku, fosforu a dalších prvků, zejména CO_2 , metan (CH_4), molekulární dusík (N_2), amonné a fosforečnanové ionty (NH_4^+ a PO_4^{3-}). Chemoorganotrofní organismy mohou získávat energii aerobní či anaerobní respirací nebo fermentací.

Prokaryotické i eukaryotické organismy využívající aerobní respiraci jsou běžné všude tam, kde je k dispozici molekulární kyslík (O_2). Aerobní respirace umožňuje v porovnání s jinými způsoby energetického metabolismu nejvyšší zisk energie a organické substráty jsou při ní oxidovány až na CO_2 a H_2O . Nejjednodušším příkladem takového substrátu jsou jednoduché cukry. Tak například molekula glukózy poskytne při aerobní glykolýze a následném využití pyruvátu v cyklu kyseliny citronové celkem 38 molekul ATP. Poněkud odlišní od ostatních chemoorganotrofů jsou metanotrofové, protože využití metanu a jiných jedouhlíkatých látek vyžaduje zvláštní metabolické adaptace. Aerobní metanotrofové jsou bakterie běžné v mnoha lesních i lučních půdách, kde oxidují CH_4 z půdní atmosféry na CO_2 . Tyto půdy potom vystupují v globálním cyklu metanu jako jeho spotřebitelé. Velký environmentální význam metanotrofie spočívá v tom, že jde o jediný známý biologický proces odbourávání CH_4 na Zemi vedle fyzikálně-chemických procesů ve stratosféře. I v jinak anaerobních dlouhodobě zamokřených půdách, jako na rašeliníštích a mokřadech, a v sedimentech včetně rybníčních se mohou v částečně provzdušněných mikroprostředích vyskytovat metanotrofové a spotřebovávat část metanu, který tam bez přístupu kyslíku vzniká činností metanogenních archeí.

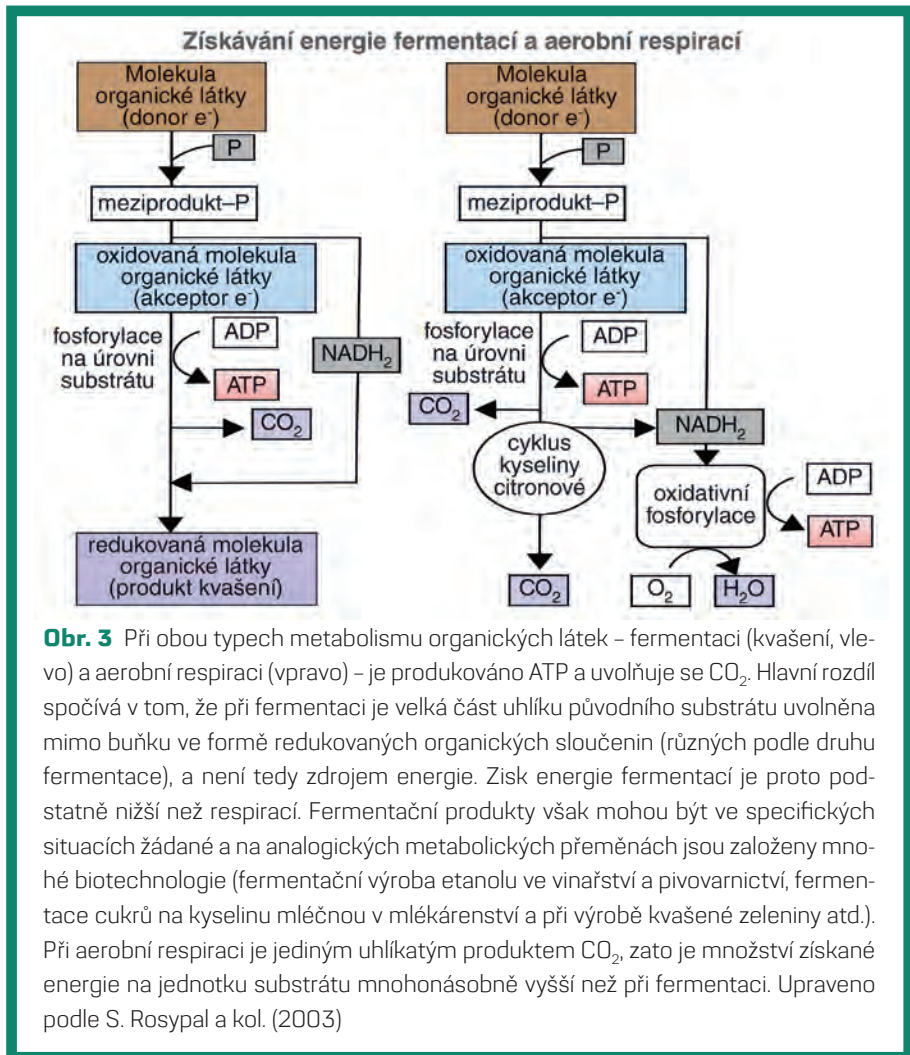
V prostředí bez volného O_2 probíhá anaerobní respirace, která využívá jiné akceptory elektronů – různé oxidované anorganické sloučeniny, zatímco donorem elektronů je vhodná organická (někdy i anorganická) látka. Energetický výtěžek této reakce je vždy nižší než při respiraci aerobní. Proto dává řada fakultativních (příležitostných) anaerobů přednost aerobní respiraci a přechází na anaerobní respiraci až v podmínkách snížené koncentrace kyslíku, tedy v hypoxii. Typické je to například pro denitrifikační bakterie. Anaerobní respirace je vzácná u eukaryot, ale běžná u prokaryot, kde má mnoho forem. Při různých typech anaerobní respirace se k zisku energie využívají biochemické dráhy založené na rozmanitých koncových akceptorech elektronů; jde například o redukci CO_2 (metanogenezi), redukci síranů (desulfurikaci), disimilační redukce dusičnanů na amoniak (proces DNRA), dusičnanů na dusitany nebo dusičnanů na oxid dusný (N_2O) a N_2 (denitrifikaci) a dále také o anammox – proces anoxické oxidace amoniaku na N_2 s využitím dusitanu jako akceptoru elektronů. Právě procesy přeměny dusíku včetně denitrifikace mají v půdě i jinde v prostředí velký význam. Denitrifikace představuje kaskádu postupné přeměny dusičnanů na dusitany, N_2O a N_2 , nebo směs těchto dvou plynů. Pokud vzniká N_2 , cyklus dusíku se uzavře a molekulární dusík se vrací do atmosféry (obr. 2), odkud byl dříve poután činností enzymu nitrogenázy v buňkách fixátorů N_2 . Denitrifikační mikroorganismy patří do několika fylogenetických skupin v rámci bakterií (zejména Proteobacteria, Actinobacteria, Spirochetes, Bacteroides, Chloroflexi a Planctomycetes), archeí a hub. Běžně se vyskytují v zemědělských i lesních půdách.

Mikroorganismy jsou všestranné a kromě sloučenin dusíku využívají různé koncové akceptory elektronů včetně kyslíkatých solí Fe, Mn, S, Se, V, As nebo Te i dalších



Obr. 2 Koloběh dusíku. Primárním zdrojem dusíku pro všechny živé organismy je atmosférický dusík transformovaný při tzv. biologické fixaci molekulárního dusíku. Schopnost fixovat N_2 má však jen omezená skupina mikroorganismů. Většina využívá jiné minerální formy, ale také aminokyseliny a další organické dusíkaté sloučeniny. Za nejvýznamnější formu dusíkaté živiny pro organismy v půdě se považuje amonná forma NH_4^+ , jejímž hlavním zdrojem je mineralizace organických látek. Část NH_4^+ spotřebují rostliny a část je asimilována při tvorbě biomasy půdních organismů. Při nízkém obsahu dusíku v organické hmotě je vznikající NH_4^+ spotřebováván a převládá jeho asimilace. Při rozkladu organické hmoty bohaté na dusík (biomasa s nízkým poměrem C : N) vzniká relativně mnoho NH_4^+ a většina se uvolňuje do půdního roztoku. Velký podíl NH_4^+ je kromě asimilace spotřebováván v půdě procesem nitrifikace, která slouží k získání energie – probíhá chemolitotrofní oxidace NH_4^+ na NO_2^- a posléze na NO_3^- . Vznikající dusičnanová forma je využita jako živina nebo redukována; redukčních procesů existuje více, ale v půdě je asi nejrozšířenější denitrifikace, kterou vzniká N_2 uvolňovaný do atmosféry. Tím se cyklus dusíku v prostředí uzavírá. Tloušťka šipek odpovídá množství dusíku přenášeného mezi jednotlivými formami.

prvků a získanou energii pak využívají k růstu, což jim poskytuje výhodu v prostředí, kde se koncentrace akceptorů elektronů mění. Některé bakterie (např. skupina *Deltaproteobacteria* a rod *Clostridium*) a archea redukují síran až na sirovodík. Mikroorganismy redukující síran jsou všudypřítomné na anoxických stanovištích a uplatňují se zejména při odstraňování síranů a těžkých kovů z prostředí. Při nedostatku síranů využívají acetát a žijí v úzkém spojení (syntrofii) s metanogeny.



Obr. 3 Při obou typech metabolismu organických látek – fermentaci (kvašení, vlevo) a aerobní respiraci (vpravo) – je produkováno ATP a uvolňuje se CO₂. Hlavní rozdíl spočívá v tom, že při fermentaci je velká část uhlíku původního substrátu uvolněna mimo buňku ve formě redukovaných organických sloučenin (různých podle druhu fermentace), a není tedy zdrojem energie. Zisk energie fermentací je proto podstatně nižší než respirací. Fermentační produkty však mohou být ve specifických situacích žádané a na analogických metabolických přeměnách jsou založeny mnohé biotechnologie (fermentační výroba etanolu ve vinařství a pivovarnictví, fermentace cukrů na kyselinu mléčnou v mlékárenství a při výrobě kvašené zeleniny atd.). Při aerobní respiraci je jediným uhlíkatým produktem CO₂, zato je množství získané energie na jednotku substrátu mnohonásobně vyšší než při fermentaci. Upraveno podle S. Rosypal a kol. (2003)

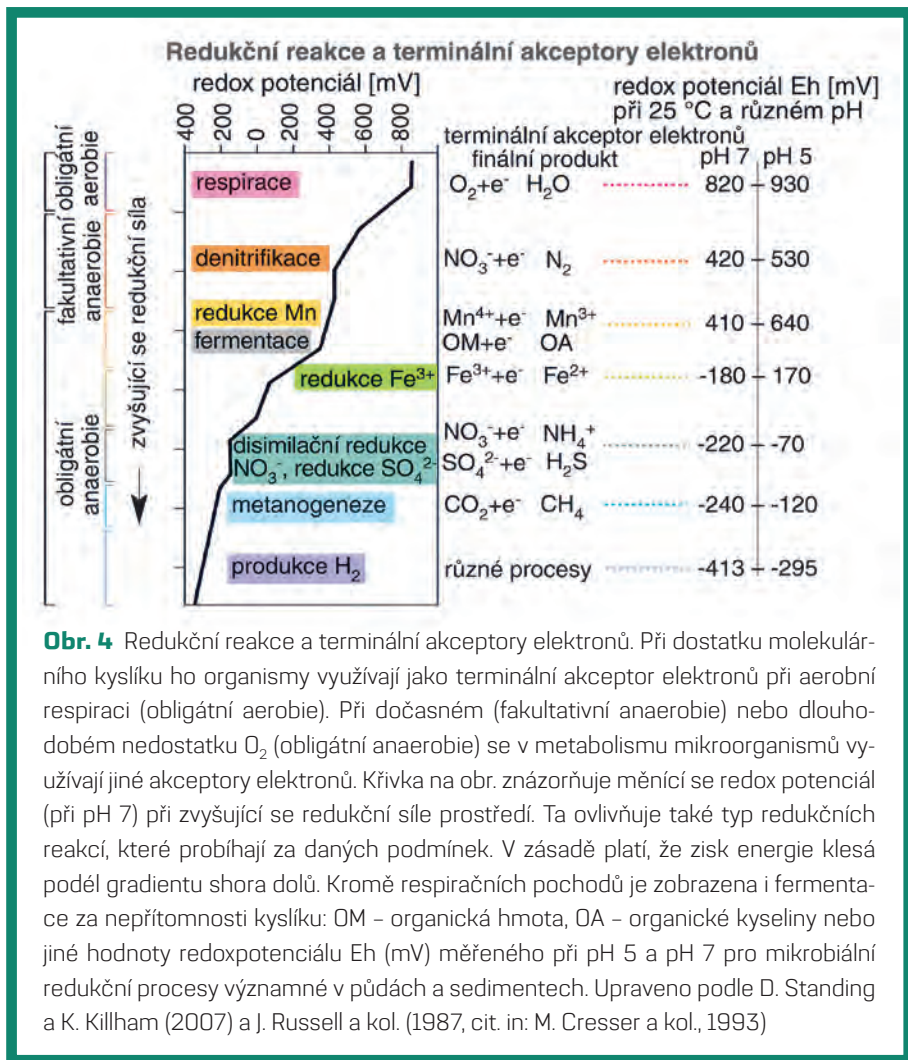
Specifickým typem striktně anaerobní respirace je hydrogenotrofní metanogeneze, při níž je akceptorem vodíku a elektronů CO_2 a vzniká CH_4 . Jeho producenti (v půdě např. rody *Methanobacterium*, *Methanococcus* a *Methanosarcina* ze superkmene Euryarchaeota domény Archaea) jsou citlivější na přítomnost kyslíku než ostatní anaerobní mikroorganismy. Ve funkci donorů vodíku se uplatňují hlavně produkty fermentace celulózy (viz dále), zisk energie je však minimální (více ve druhé kapitole).

Fermentace (kvašení) je systém oxidačně-redukčních reakcí, při nichž elektrony dodává organická látka a přijímá jiná organická látka vznikající jako produkt fermentace. Velký podíl energie zůstává tak po nedokonalém odbourání substrátu vázán v produktu a energetický výtěžek je nízký (**obr. 3**). Fermentací glukózy se mohou získat pouze 2–3 molekuly ATP (zatímco aerobní respirací je to výše zmíněných 38 molekul). Fermentující mikroorganismy jsou anaerobní, ale ne vždy striktně (jako aerotolerantní bakterie rodu *Clostridium*), mikroaerofilní (bakterie mléčného kvašení) nebo fakultativně anaerobní (zejména kvasinky). Organismy závislé na tomto typu metabolismu rostou relativně pomalu a produkují velké množství fermentačních produktů, třeba různé organické kyseliny a alkoholy. Fermentace probíhá bez přístupu kyslíku a uplatňuje se v prostředí, kde je nadbytek organických látek a nedostatek O_2 a dalších vhodných akceptorů elektronů pro anaerobní respiraci (SO_4^{2-} , NO_3^- , Fe^{3+} aj.), tedy v zaplavených půdách rašeliníšť nebo rýžových polí, ale i v anaerobních mikroprostředích, jako jsou trávicí trakty půdních živočichů či půdy čerstvě obohacené hnojem a jinými organickými hnojivy. V takových půdách je aktivováno mikrobiální společenstvo a následkem intenzivní biologické aktivity se rychle spotřebuje dostupný kyslík, což vytváří podmínky pro fermentující mikroorganismy, které stále mají k dispozici dostatek organických látek a nejsou odkázány na zásobení O_2 . Vzniká pak velké množství rozmanitých produktů, které jsou mikrobiálním společenstvem dále využívány a metabolizovány například na CH_4 (zmíněná metanogeneze). Půdu mohou obohacovat fermentačními produkty i fermentujícími mikroorganismy také půdní živočichové ve svých exkrementech. Schopnost do určité míry využívat některé fermentační metabolické dráhy při nedostatku kyslíku mají i živočichové (viz níže).

Litotrofie – energetické využití anorganických sloučenin

Litotrofie znamená získávání energie oxidací anorganických molekul. Litotrofní mikroorganismy bývají chemolitoautotrofní a většinu energie často vynakládají na autotrofní asimilaci CO_2 . Na ostatní potřeby buňky tak zůstává jen velmi málo. Aby mohla buňka nároky pokrýt, musí být chemolitotrofní oxidace intenzivní. Vzhledem k mnohem menší energetické výhodnosti oproti chemoorganotrofii tvoří litotrofní organismy jen malou část mikrobiální biomasy v půdě. Většina půdních chemolitotrofií je aerobních. Při aerobní chemolitotrofii mikroorganismy získávají energii oxidací

různých anorganických sloučenin. K běžným půdním chemolitotrofům patří nitrifikační bakterie (např. rody *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus* a *Nitrobacter*) a archea (rody *Nitrosotalea* nebo *Nitrosocaldus*), které oxidují amoniak na dusitany nebo dusitany na dusičnany a fixují uhlík z CO_2 . Zdrojem amonné formy dusíku je především mineralizace organické hmoty, dále atmosférické depozice a v zemědělských půdách také hnojiva. Vznikající dusičnan má značný význam v koloběhu dusíku, jako zdroj tohoto



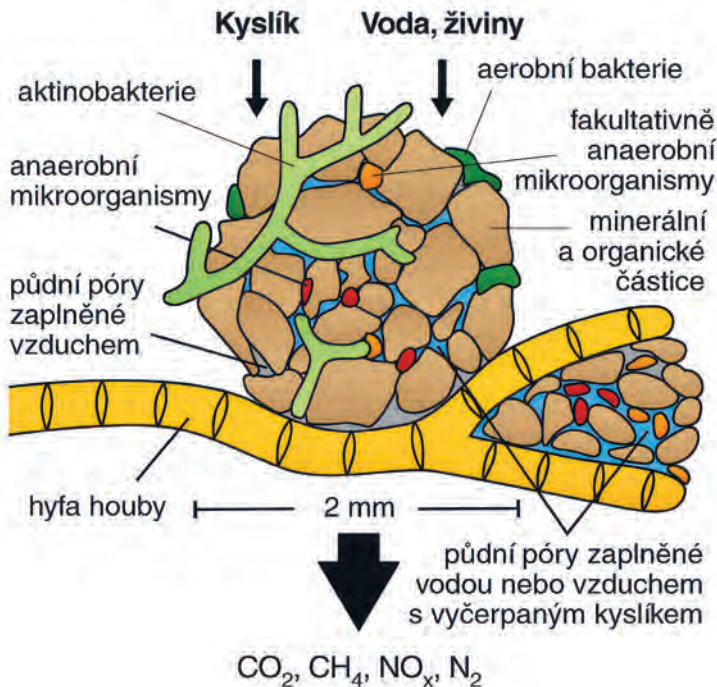
prvku pro rostliny a oxidační činidlo při denitrifikaci. Sírné bakterie (např. rody *Thiobacillus*, *Paracoccus* a *Beggiatoa*) a archea (jako rod *Sulfolobus*) získávají energii oxidací elementární síry, sulfidů a jiných siřných sloučenin, které mohou pocházet z rozkladu proteinů, nebo také z půdních minerálů. Jde o vítaný proces, neboť redukované sloučeniny síry jsou pro většinu organismů toxické, a navíc vznikající sírany představují důležitý zdroj síry pro rostliny a řadu mikroorganismů. Příkladem může být aerobní autotrofní respirace siřných bakterií druhu *Acidithiobacillus thiooxidans*, získaná energie může být použita k fixaci CO_2 . Železité bakterie a archea (např. skupina *Ferropasmaceae*) využívají oxidaci železnatých iontů na železité, například druh *A. ferrooxidans* oxiduje uhličitán železnatý. Vodíkové bakterie (rody *Alcaligenes*, *Paracoccus* aj.) zase oxidují molekulární vodík na vodu. Mohou být chemolitoautotrofní (za přítomnosti CO_2) i chemolithoheterotrofní.

Anaerobní chemolitotrofie probíhá bez přítomnosti kyslíku, kdy donorem elektronů je anorganická látka a akceptorem oxidovaná sloučenina. Této metabolické možnosti využívají některé z metanogenních archeí nebo acetogenní bakterie, pro které je zdrojem energie redukce CO_2 molekulárním vodíkem a produkce metanu nebo kyseliny octové. Redukce dusičnanů molekulární sírou u *Thiobacillus denitrificans*, což je významná denitrifikační bakterie, je dalším příkladem, že některé bakterie využívají k zisku energie různé kombinace oxidačních a redukčních reakcí (**obr. 4**).

Význam litotrofií je i přes jejich relativně menší zastoupení v půdním mikrobiálním společenstvu velký, protože dokážou transformovat značné množství substrátu. Nitrifikační organismy tak mohou přeměnit většinu NH_4^+ produkovaného mineralizací organických látek v zemědělských půdách na dusičnanovou formu NO_3^- , která umožňuje celou řadu dalších procesů. Oxidace siřných sloučenin na sírany znamená přeměnu toxických sulfidů na hlavní zdroj síry pro živé organismy, jak jsme již uvedli. Litotrofní mikroorganismy se mohou uplatnit při osídlování nových prostředí a v iniciálních stádiích tvorby půdy, kde je nedostatek organické hmoty, jak bylo zaznamenáno například na výsypkách hlušiny po těžbě hnědého uhlí na Sokolovsku. Zároveň představují vhodné objekty studia, neboť nabízejí velkou rozmanitost procesů získávání energie a toku látek biosférou.

Fyziologické limity rozkladu a limity života

Řada zemědělských půd dnes trpí nedostatkem kvalitní organické hmoty, což je mimo jiné způsobeno ignorováním zásad dobré zemědělské praxe, zejména dlouhodobě nedostatečným používáním organických hnojiv, malým zastoupením jetelevin v osevních postupech a vysokou intenzitou konvenčního zemědělství včetně časté mechanické kultivace a hnojení příliš vysokými dávkami průmyslových hnojiv. I v půdách s vysokým obsahem organické hmoty však biologická aktivita citlivě



Obr. 5 V půdě, která je ve stavu příznivém pro růst rostlin a život půdních organismů, rozhodují o přítomnosti a aktivitě mikroorganismů biotické a abiotické poměry v půdních agregátech. Příkladem může být dostupnost kyslíku, která je dobrá nebo jen málo limitovaná na povrchu agregátu (v závislosti na širším okolí), kde se potom uplatňují aerobní mikroorganismy, a naopak špatná uvnitř agregátu. Ve vnitřních pórech vždy zůstává část půdní vody a v půdním vzduchu obvykle klesá koncentrace kyslíku (a narůstá koncentrace oxidu uhličitého, metanu, oxidů dusíku aj.); v takovém prostředí se daří anaerobním mikroorganismům. Na pomezí těchto nik a při měnících se podmínkách mají výhodu fakultativně anaerobní mikroorganismy, schopné flexibilně měnit způsob metabolismu podle dostupných donorů elektronů. Jednoduché bakterie a archea jsou mnohem závislejší na lokální dostupnosti kyslíku a transportu živin půdní vodou než vláknité aktinobakterie nebo houby, které dokážou růst ke zdrojům pomocí hyf a jejich prostřednictvím také pronikají do mikroprostředí s různou kvalitou jednotlivých parametrů včetně koncentrace kyslíku. Upraveno podle H. P. Blume a kol. (2016)

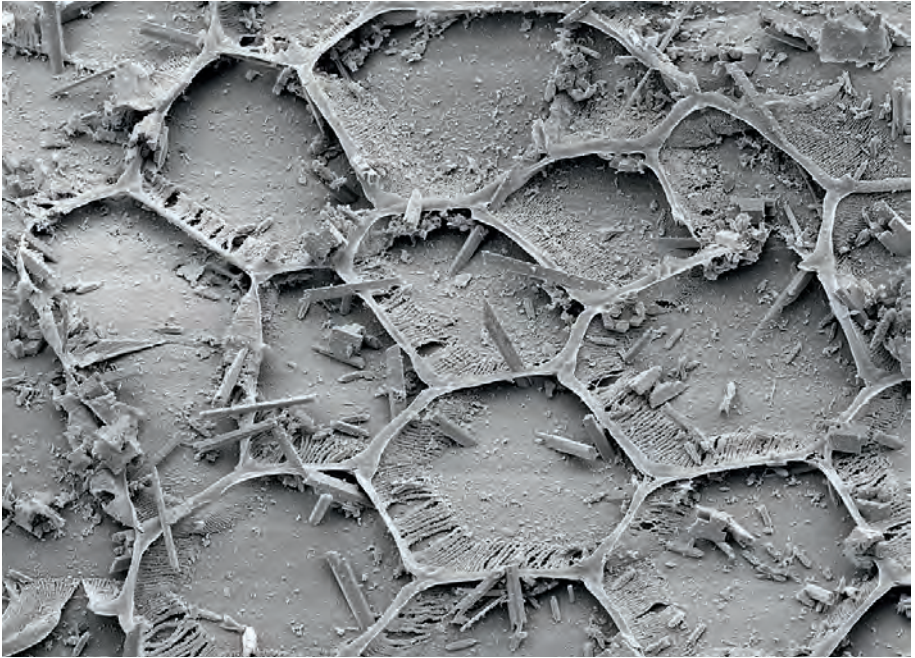
reaguje na vstupy. Jejím hlavním primárním zdrojem jsou rostliny. Při rozkladu jejich biomasy je část organických látek oxidována respirací za vzniku CO_2 , nebo fermentována (a tedy využita k získání energie), část uhlíku slouží k produkci biomasy. Během rozkladu a následně či souběžně probíhajících dalších procesů vzniká z mikrobiální, živočišné i rostlinné biomasy stabilní organická hmota a zároveň se do půdního prostředí uvolňují živiny. Pro kontinuální průběh rozkladných a transformačních procesů v půdě je nutné pravidelné zásobování dobře rozložitelnými organickými látkami jak ve formě kořenových exsudátů a odumřelé biomasy rostlin, tak (v zemědělských půdách) i ve formě organických hnojiv. Za hlavní faktory, které rozhodují o rozkladu a přeměně organické hmoty v půdě, se považují dostupnost substrátu a také faktory prostředí, které ovlivňují biologickou aktivitu. Substrát ale může být (lokálně) nedostupný, i když je ho v půdě celkově dostatek. Organické substráty mohou být prostorově oddělené od půdních organismů, uzavřené v agregátech nebo v příliš úzkých pórech a mikroorganismy bývají často specializovány na omezené spektrum substrátů. Rozkladné a transformační procesy jsou limitovány a regulovány obsahem kyslíku a dalších akceptorů elektronů, pH, vlhkostí, teplotou, činností živočichů a dalšími faktory (**obr. 5**). Náročný je především rozklad složitých organických polymerů, jako je lignin, na němž se podílí zejména v prvních fázích řada extracelulárních enzymů uvolňovaných organismy do půdního prostředí.

Kde se nacházejí limity života? Jistě ne v půdě ani v jejích nejspodnějších vrstvách, ale mnohem hlouběji. Pionýrské výzkumy (např. projekt Deep Carbon Observatory, <https://deepcarbon.net/>) zahájily studium biosféry kilometry pod povrchem Země v oceánské a kontinentální kůře. Takzvaná hluboká biomasa, jež se odhaduje na $15\text{--}23 \times 10^9$ tun uhlíku, je adaptovaná na extrémní teplotu, tlak, omezenou dostupnost vody a litotrofii. Mikrobiální společenstva, jejichž bohatost a pestrost jsou předmětem výzkumu, zde tvoří zejména archea a bakterie. Vzhledem k celkové ploše zemského povrchu byla zatím prozkoumána nepatrná část, nicméně i to nám dovoluje uvést několik příkladů. Především jde o maximálně úsporný energetický režim včetně velmi pomalého růstu, využití všech dostupných (i stopových) zdrojů energie a recyklaci proteinů. Studium hluboké biosféry rozšiřuje naše znalosti mikrobiální fyziologie a ekologie a zároveň ovlivňuje teorie o vzniku života na Zemi a směry hledání života mimo naši planetu. V ultramafických horninách (magmatických, převážně z minerálů mafitů) hluboko pod oceánským dnem byly nalezeny aminokyseliny a komplexní organické látky asi abiotického původu, což naznačuje výskyt příhodných podmínek pro vznik života. Analogicky lze předpokládat, že podmínky obdobné těm v zemské kůře se mohou vyskytovat pod povrchem Marsu, Jupiterova měsíce Europa nebo Saturnova měsíce Enceladus, i když jejich povrchy jsou pro život, jak ho známe na Zemi, nehostinné.

Jak fungování půdních organismů ovlivňují vnější faktory

Půda představuje prostorově nesmírně heterogenní prostředí na styku pevné, kapalné a plyné fáze, a zřejmě i proto zde nacházíme řadu příkladů přizpůsobivosti organismů okolnímu prostředí. Mnoho parametrů tohoto prostředí je časově proměnlivých, stejně jako i poměr kapalné a plyné složky. Existuje ale několik obecných zákonitostí platných pro mnoho půd. Většina parametrů se mění směrem do hloubky, vertikální rozvrstvení je základní vlastností. Denní i sezonní změny faktorů směrem do hloubky slábnou a zpožďují se. Půda tak tlak některých faktorů na organismy zmírňuje (sucho, mráz), jiných zesiluje (změny složení vzduchu, nedostatek světla). Ale i v horizontálním směru vidíme velkou rozmanitost velikosti a tvaru půdních prostorů, ať už pozorujeme okem, lupou, optickým, nebo elektronovým mikroskopem. Takové uspořádání umožňuje vznik (prostorově i časově) ohraničených ohnisek dostupnosti zdrojů energie a živin, a proto i mikrobiálních procesů a také toků jejich produktů podél koncentračních gradientů. Jeden prostorově oddělený proces tak může podporovat jiný odvodem koncových produktů (např. na produkci metanu může navazovat jeho oxidace v lépe provzdušněných místech). Mikroorganismy žijí přisedle na půdních površích ve vodním filmu nebo jsou pasivně unášeny proudící půdní vodou a živočichy, také aktivně migrují a rostou (vláknité typy), i když vzdálenost aktivních přesunů odpovídá jejich mikroskopickým rozměrům. U půdních živočichů nalézáme, díky jejich přizpůsobivosti životu a pohybu v půdním prostředí, fascinující velikostní a tvarovou rozmanitost, popsanou podrobněji v předchozích kapitolách. V malých rozměrech se zvyšuje význam fyzikálních jevů, jako jsou difuze, povrchové napětí vody, přilnavost, sorpce, kapilární i osmotické síly. Menší půdní členovci s vodoodpudivým povrchem se tak například mohou pohybovat po povrchu vody (**obr. 8**). Nesmáčivost jejich těla je umožněna chemickým složením kutikuly i složitými ornamenty mikrostruktury tělních povrchů (**obr. 6**). Mohou se bránit přilnavým silám na vodním povrchu nebo po zaplavení vytvářet vzduchové bubliny fungující jako fyzikální plíce.

Dostupnost vody je pro život nezbytná. Vlhkost půdy může silně kolísat, půdní póry a prostory se plní někdy vodou, jindy vzduchem. V tenkých pórech se může voda držet kapilární silou, povrchy větších půdních částic pokrývá vodní film, jenž je životním prostředím mnoha mikroorganismů i nejmenších živočichů. Prostorové rozmístění vody v půdě i síly, kterými je v půdě voda vázána, jsou velmi rozmanité. Některé půdy mohou být i dočasně zaplavené. Půdní vlhkost tak ovlivňuje provzdušnění (aeraci) půdy i jiné parametry. Lokální koncentrace kyslíku je pro mnoho půdních procesů určující. Kvůli prostorové složitosti půdního prostředí a diskontinuitě mnoha půdních pórů je omezena výměna plynů mezi půdou a ovzduším a důsledkem je skutečnost, že takřka „vedle sebe“ zde mohou žít anaerobové i aerobové. Přitom anaerobní mikroprostředí v půdě i v trávicím traktu větších půdních živočichů často vytvářejí



Obr. 6 Nesmáčivost a sníženou přilnavost tělních povrchů umožňují mimo jiné složité submikroskopické ornamentální struktury na povrchu kutikuly. Podobné struktury se staly inspirací pro nanotechnologie. Povrch stejnonožce *Mesoniscus graniger* v rastrovacím elektronovém mikroskopu (SEM). Jednotlivé šestiúhelníkové struktury jsou asi 10 μm velké (foto K. Tajovský a A. Giurginca)

svou metabolickou aktivitou aerobní mikroorganismy, když intenzivní respirační spotřebují dostupný kyslík a ten nemůže být dostatečně rychle nahrazen. Změny aerace půdy vyvolávají posuny funkčního složení půdních mikrobiálních společenstev a tím i změny metabolických pochodů, například přechod k anaerobnímu metabolismu v zaplavených půdách. V půdě se mohou tvořit a místně hromadit i plyny, které jsou v atmosféře zastoupeny pouze ve stopových koncentracích – metan nebo oxidy dusíku. Také koncentrace CO_2 bývá v půdním vzduchu řádově vyšší než v atmosféře. Ruku v ruce se změnami provzdušnění jdou změny redoxního potenciálu, který je mírou poměru oxidovaných a redukovaných látek v půdě a může do jisté míry odrážet dostupnost kyslíku, přestože na něj mají vliv i jiná oxidační nebo redukční činidla.

V půdě se v čase a prostoru mění i obsah a formy důležitých prvků a pH. Kyselost nebo zásaditost půdního roztoku ovlivňují složení i aktivitu mikrobiálních

společenstev, přímo také extracelulární enzymy. Biologické procesy zpětně půdní pH modifikují. Mobilním ostrůvkem extrémního pH může být alkalický obsah trávicího traktu určitých skupin půdních živočichů, jako hmyzích larev a některých druhů termitů. Specifickou povahu půdního prostředí podtrhuje složení potravní nabídky pro



Obr. 7 V zimě můžeme za příhodného počasí pozorovat na povrchu sněhu nahromadění statisíců aktivních jedinců několika druhů chvostoskoků, rozprostřených jako tmavé poskakující tečky zhruba milimetrové velikosti na rozlehlé ploše. Jde o příklad agregačního chování i přizpůsobení aktivity poikilotermních živočichů nízkým teplotám. Chvostoskoci mohou být aktivní a přijímat potravu na povrchu půdy či sněhu i při teplotách několik stupňů pod bodem mrazu. Zatím přesně nevíme, jaký signál z prostředí spouští jejich synchronní chování. Zkušenost lesníků v alpských zemích, že výskyt těchto „sněžných blech“ je neklamným příznakem změny počasí, byla známa už přírodovědcům minulých staletí a má oporu v experimentálním zjištění, že změny barometrického tlaku vedou u druhu *Isotoma hiemalis* ke zvýšení povrchové aktivity (Zettel 1984). Výhody takového unikátního chování nejsou zcela vysvětleny, diskutuje se např. o hromadných přesunech a obsazování nových stanovišť. U druhu *Ceratophysella sigillata* je povrchová aktivita spojena s letní dormancí a složitou metamorfózou během individuálního vývoje (Zettel a Zettelová 1997). Františkov-Háskov, Rokytnice nad Jizerou (foto J. Kašpar, Krkonošský národní park)



Obr. 8 *Orchesella cincta*. Velikost méně než 1 mm až několik mm a nesmáčivý povrch těla dovolují chvostoskokům volný pohyb po hladině vody (foto V. Šustr, z videozáznamu I. Stříteského, SKYFILM)

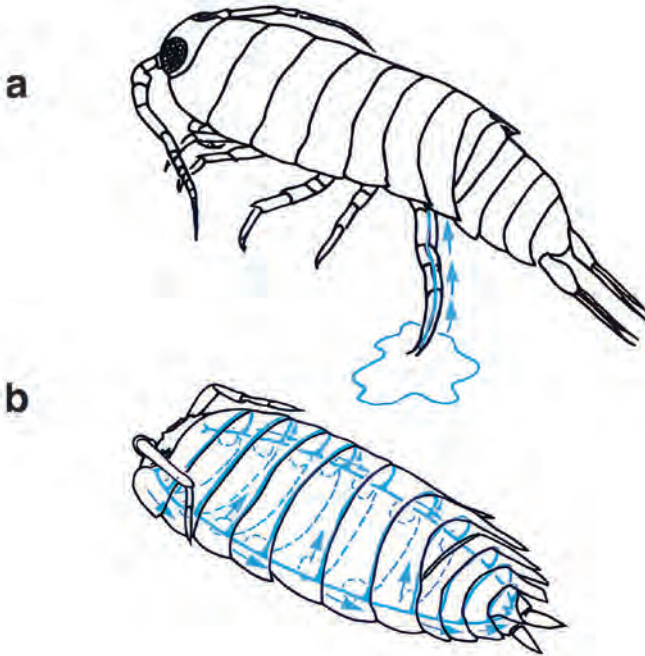
živočichy a výběr substrátů pro mikrobiální procesy, kde převažují těžce rozložitelné rostlinné zbytky tvořené komplexem celulózy, ligninu a hemicelulózy.

Očekávanou odpovědí větších organismů na zhoršení životních podmínek je vertikální nebo horizontální přesun. Některé druhy se shlukují, například suchozemští stejnonožci nebo chvostoskoci na sněhu (**obr. 7**). Úspěšné únikové strategie mohou částečně nahradit jiná přizpůsobení, ale přesto v půdě pozorujeme rozmanité ekologické adaptace, evoluční, dědičně zakotvené, i fyziologické, na všech úrovních organizace. Často vedou k udržení druhu na stanovišti na první pohled opačné adaptační strategie. Adaptace mohou působení negativních změn aktivně bránit, nebo se mohou zakládat na překonání nepříznivého období v neaktivním stavu. Mistry pasivních strategií jsou především mikroorganismy vytvářející spory (podrobněji ve druhé kapitole), které jim umožňují přežít kombinaci nevyhovujících podmínek. Naproti tomu u archeí, která úspěšně čelí extrémům prostředí biochemickými adaptacemi, nebyla dosud tvorba spor zjištěna. Velmi efektivně přežívají téměř jakékoli extrémy dlouhodobě v inaktivním stavu (kryptobióze) i drobné želvušky a vířníci (viz čtvrtá kapitola).

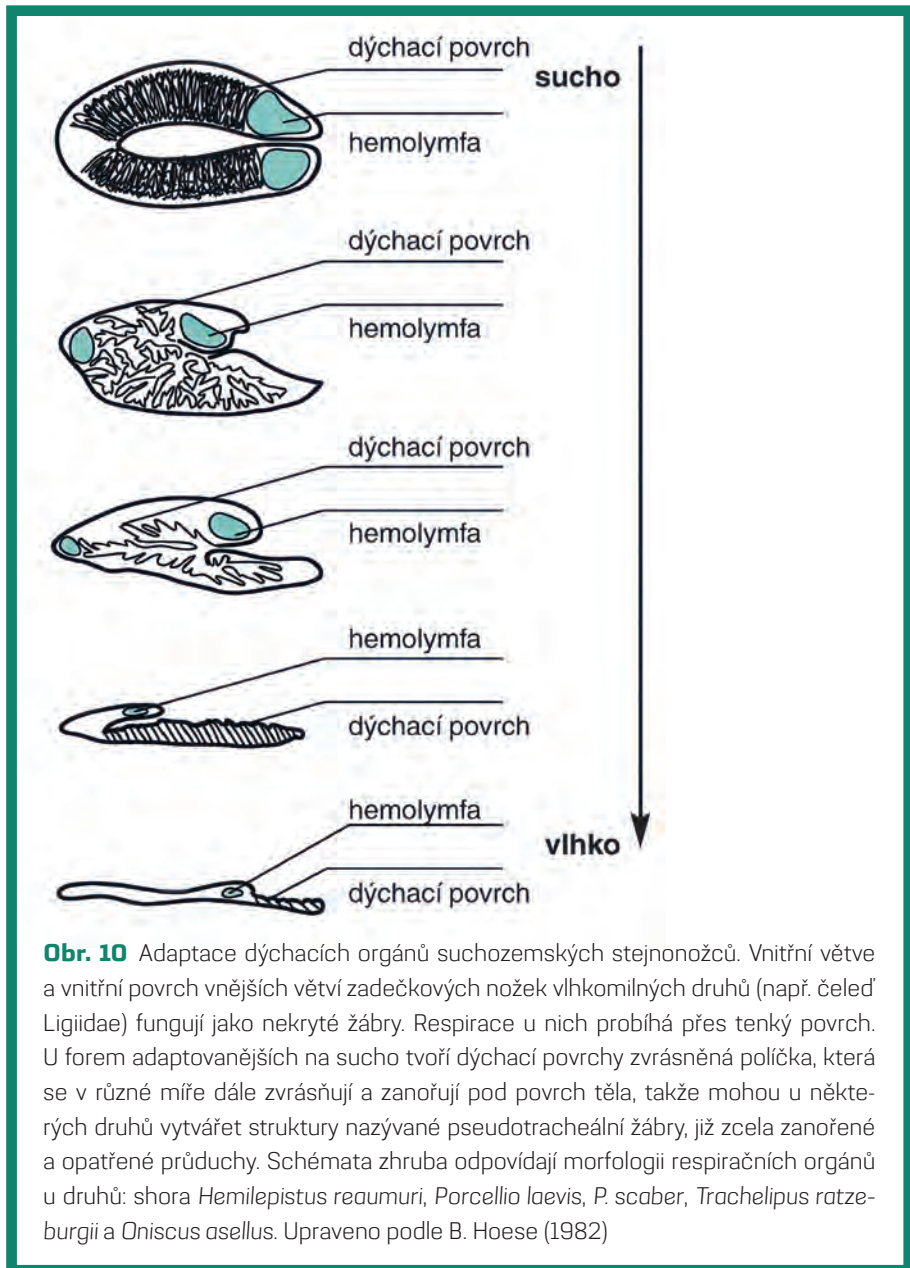
Podobné strategie známe i u větších živočichů, jimž umožňují přežívat mráz, teplo nebo sucho. Liší se podle vztahu k vývojovým cyklům a podnětům, které je vyvolávají. Ekomorfóza je vyvolána nepříznivými podmínkami. Když takové změny navazují na určitou fázi reprodukčního cyklu, jde o cyklomorfózu. U hmyzu je diapauza indukována vnějšími podněty a tvoří určitou část individuálního vývoje, zatímco kviescence nastává kdykoli pod vlivem nepříznivých faktorů okolí.

Půda vytváří vhodné podmínky pro organismy s různým stupněm přizpůsobení. I v rámci jedné relativně úzké skupiny často pozorujeme výrazné mezidruhové rozdíly v odolnosti a preferencích k abiotickým faktorům. I když většina půdních živočichů vyžaduje vysokou vlhkost, nacházíme u řady druhů morfologická a fyziologická přizpůsobení zvyšující odolnost k vysychání. Brání se ztrátám vody jejím zpětným vstřebáním z potravy v zadních částech trávicího traktu, někteří přijímají vodu přes povrchy ústního otvoru, rekta nebo speciálních orgánů, jako je třeba ventrální tubus chvostoskoků. U mnoha skupin najdeme, v souladu s jejich ekologickými preferencemi, adaptace omezující výpar z povrchu těla i z respiračních orgánů. Příkladem mohou být rozdíly funkční morfologie u různých druhů suchozemských stejnonožců, systémy vedoucí vodu na povrchu jejich těl optimalizující hospodaření s vodou nebo adaptace dýchacích orgánů omezující ztráty při dýchání. Tyto adaptace jim umožnily evoluční přechod na souš. V půdě se díky variabilitě podmínek setkáváme s celou vývojovou řadou stejnonožců s rostoucí odolností k vyschnutí, a to od druhů s otevřenými respiračními orgány po ty s lépe chráněným pseudotracheálním systémem (**obr. 9 a 10**). Adaptace snižující odpar z respiračních povrchů nutně doprovázejí evoluci dýchací soustavy u všech větších suchozemských živočichů. Celý vývoj směřuje až k dokonale vyvinutému tracheálnímu systému hmyzu s možností uzavírání trachejí a regulovanou ventilací.

Půda poněkud zmírňuje nebezpečí vysychání a poskytuje tak vhodné prostředí pro menší živočichy, kteří mohou získávat kyslík difuzí celým povrchem těla (půdní hydrobionti jako vířníci, želvušky a hlístice nebo mezofauna). Větší živočichové se ale bez vnějších respiračních orgánů nebo cirkulačního systému rozvádějícího kyslík po těle neobejdou. Otevřený cirkulační systém je typický pro členovce a měkkýše, u kroužkovců se setkáváme s uzavřeným cévním systémem. Půdní prostředí, které se vyznačuje sníženou koncentrací kyslíku a navíc čas od času překvapí své obyvatele dočasným výrazným poklesem jeho koncentrace, klade na efektivitu dýchání aerobních živočichů vyšší nároky. Načervenalá tělní tekutina žížaly obsahuje proteinový přenašeč kyslíku erythrocrurin. Stejně jako hemoglobin obsahuje prostetické skupiny s atomem železa (hem), ale struktura prostorového uspořádání molekuly je složitější. Dokonce se o něm uvažuje jako o možné součásti krevní náhražky červených krvinek v transfuzní medicíně, protože na rozdíl od lidského hemoglobinu funguje efektivně i mimo erythrocyty. Podobné metaloproteiny s mědí i jinými atomy kovů se vyskytují u většiny skupin bezobratlých živočichů. Hemocyanyiny obsahující měď najdeme



Obr. 9 Přizpůsobení suchozemských stejnonožců půdní vlhkosti. Systémy vedoucí vodu jsou tvořeny mělkými kanálky vyplněnými jemnými tyčinkovitými výrůstky. Ty hlavní vedou podél těla po břišní straně poblíž bázi končetin. Kanálek začíná u vyústění maxilárních žláz a končí u prvních pleopodů – plochých lupínkovitých přívěsků (nožek) zadečkového oddílu. Rozlišujeme dva typy těchto systémů. V otevřeném systému označeném podle rodu *Ligia* (a) je moč z maxilárních žláz vedena od hlavy k zadečkovým nožkám a konečníku, kde je reabsorbována. Během transportu se vypařuje čpavek. Voda vstupuje pomocí kapilárních sil. Pro její doplňování z vnějšího prostředí *Ligia* přiloží k sobě dvě poslední kráčivé končetiny a vnoří je do kapky. Voda vzlíná kapilárou, která se vytvoří mezi těsně přiléhajícími končetinami. Druhý typ, *Porcellio* (b), je uzavřený systém, u kterého kromě dvou podélných kanálků existují ještě příčné spojky na hřbetní straně těla. Moč cestou ztrácí čpavek a svlažuje dýchací povrchy zadečkových nožek. Stejnonožci dokážou přijímat vodu i pitím, případně vstřebáním v konečníku. Díky hyperosmotickým makromolekulám v kutikule mohou absorbovat také vodní páru. Upraveno podle B. Hoese (1981)



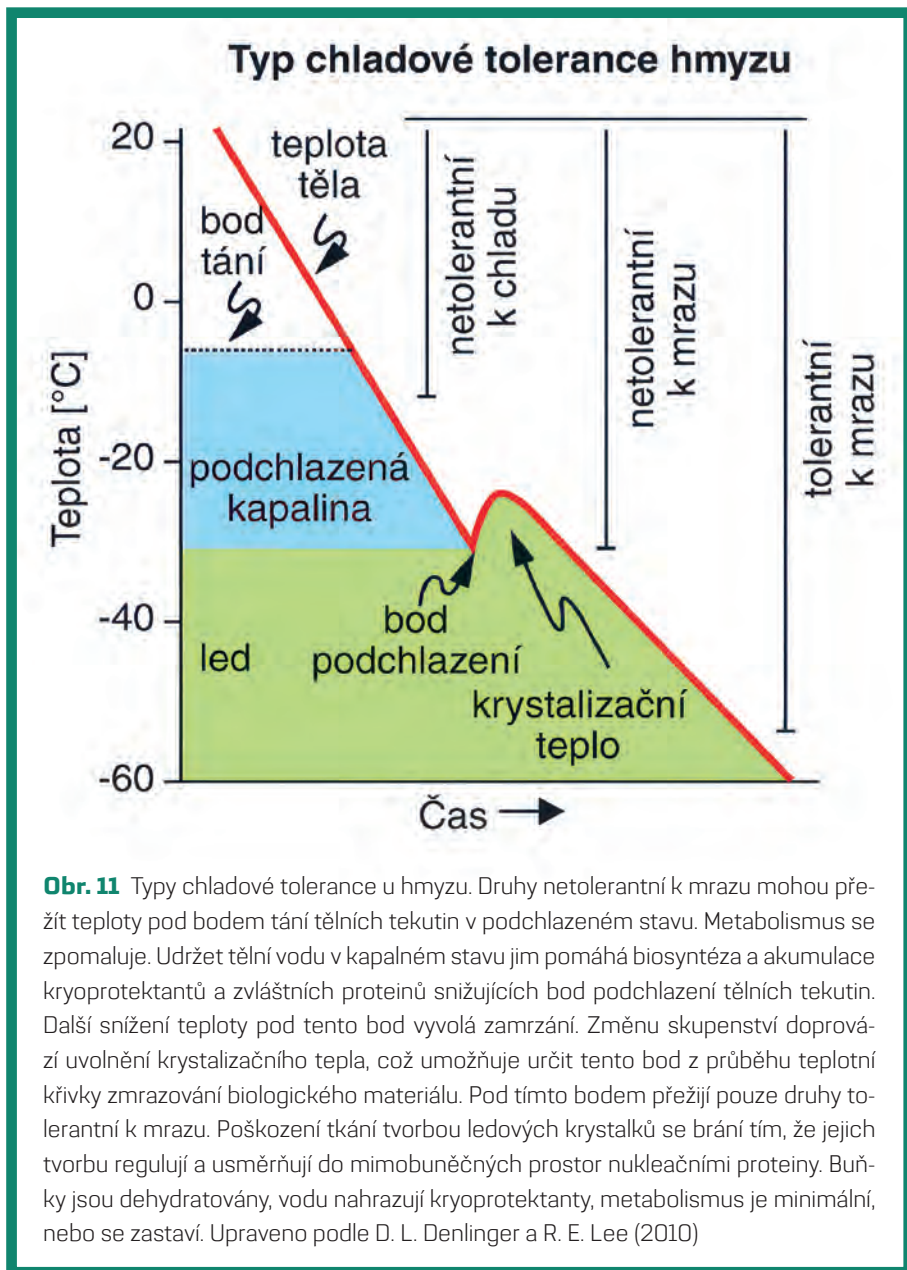
Obr. 10 Adaptace dýchacích orgánů suchozemských stejnonožců. Vnitřní větve a vnitřní povrch vnějších větví zadečkových nožek vlhkomilných druhů (např. čeled' Ligiidae) fungují jako nekryté žábry. Respirace u nich probíhá přes tenký povrch. U forem adaptovanějších na sucho tvoří dýchací povrchy zvrásněná políčka, která se v různé míře dále zvrásňují a zanořují pod povrch těla, takže mohou u některých druhů vytvářet struktury nazývané pseudotracheální žábry, již zcela zanořené a opatřené průduchy. Schémata zhruba odpovídají morfologii respiračních orgánů u druhů: shora *Hemilepistus reaumuri*, *Porcellio laevis*, *P. scaber*, *Trachelipus ratzeburgii* a *Oniscus asellus*. Upraveno podle B. Hoese (1982)

u půdních stejnonožců a mnohonožek. Metabolismus většinou striktně aerobních živočichů obecně při poklesu parciálního tlaku kyslíku zpomaluje, ale některé druhy, také díky shora popsaným adaptacím, mohou udržet jeho úroveň, dokud nepoklesne pod určitou kritickou mez. Široké možnosti půdních mikroorganismů přežít v prostředí bez kyslíku přechodem na anaerobní metabolismus jsme již uvedli. Anaerobní metabolismus však provozuje jen málo druhů půdních živočichů a dalších heterotrofních organismů. Patří mezi ně jednobuněčné organismy obývající anaerobní sedimenty nebo paraziti a komenzálové v obsahu trávicích traktů větších živočichů, kde vládne díky vysoké aktivitě mikroorganismů stále anaerobní prostředí. Příkladem jsou střevní hlístice nebo střevní nálevník rodu *Nyctotherus* (obr. 13) žijící v trávicím traktu mnohonožek nebo švábů, u něhož byla zjištěna organela podobná mitochondrii (hydrogenozom), v níž probíhá anaerobní energetický metabolismus.

Hlubinné a povrchové formy půdních živočichů vykazují velké rozdíly v odolnosti k plynům, které bývají v atmosféře přítomny ve výrazně nižších koncentracích, ale v půdě se mohou hromadit. Jde zejména o CO_2 , sirovodík (H_2S) a amoniak (NH_3). Oxid uhličitý je zdrojem uhlíku pro mnohé organismy a ovlivňuje acidobazické rovnováhy v půdním roztoku i ve vnitrobuněčném prostředí. Na mnohobuněčné organismy má anestetické účinky. Druhy obývající svrchní vrstvy mají nižší toleranci k CO_2 , než druhy hlubinné. Odolnější jsou i obyvatelé kompostů a skládek organických hnojiv. Někteří fytofágové a saprofágové využívají prostorových změn složení půdního vzduchu k orientaci a migrují k místům s vyšším obsahem CO_2 , jako je rhizosféra kolem kořenů rostlin.

Teplota a její změny zásadně ovlivňují všechny biologické procesy. Půda zmírňuje a zpožďuje denní i roční chod teploty. Existují teplo- i chladnomilné druhy půdních mikroorganismů a živočichů lišící se optimální teplotou růstu, preferovanou teplotou nebo odolností k teplotním extrémům. K přežití mrazu vedou různé strategie. Podstatou první z nich je posun zamrznání tělních tekutin do nižších teplot, druhá spočívá v přežití ve zmrzlém stavu po usměrnění mrznutí tak, aby tvorba ledu nepoškodila tkáň. Třetí strategii, takzvané kryoprotektivní vysychání, využívají například chvostokoci a předpokládá preventivní vyschnutí těla a přežití v inaktivním stavu. Tyto jevy podrobně studuje obor kryobiologie, který má velký praktický význam pro uchovávání zmrazených potravin a biologického materiálu (obr. 11).

Z termodynamických zákonitostí plyne, že s poklesem teploty klesá rychlost fyzikálních a chemických procesů. Biologické procesy se při poklesu teploty o 10 °C zpomalí asi dvakrát. Aktivní život při různých teplotách pomáhají poikilotermním (studenokrevným) organismům zajistit například změny složení lipidů buněčných membrán nebo změny složení aminokyselin v molekulách enzymů, což ovlivňuje rychlost transportních procesů v buňkách i biochemických reakcí. Rozvolnění vnitřních interakcí atomů v molekulách a membránách vede k usnadnění jejich funkce za nižších teplot. Naopak zpevnění struktur může zvýšit jejich odolnost k vyšším



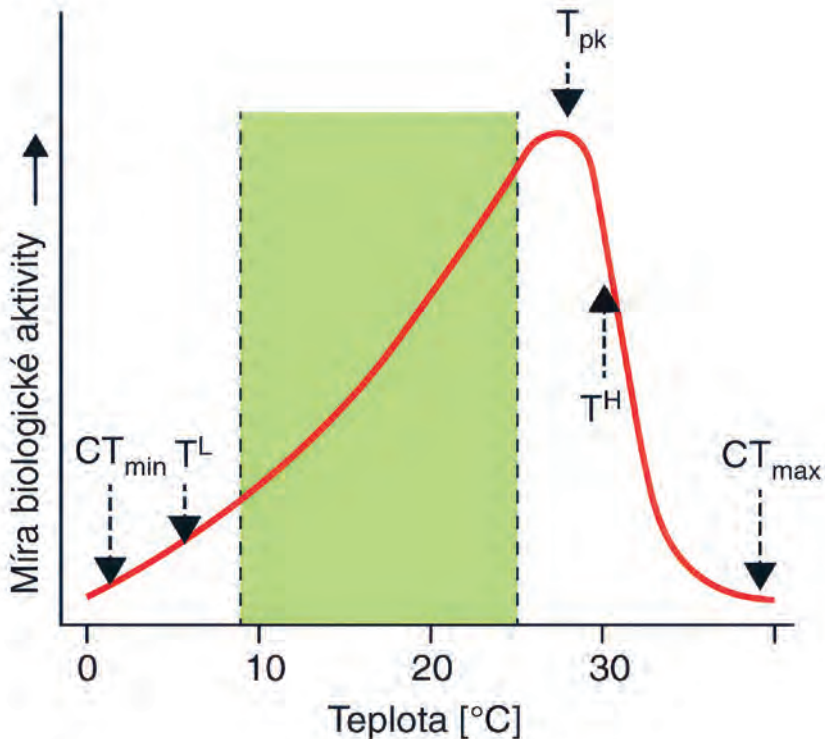
Obr. 11 Typy chladové tolerance u hmyzu. Druhy netolerantní k mrazu mohou přežít teploty pod bodem tání tělních tekutin v podchlazeném stavu. Metabolismus se zpomaluje. Udržet tělní vodu v kapalném stavu jim pomáhá biosyntéza a akumulace kryoprotektantů a zvláštních proteinů snižujících bod podchlazení tělních tekutin. Další snížení teploty pod tento bod vyvolá zamrzání. Změnu skupenství doprovází uvolnění krystalizačního tepla, což umožňuje určit tento bod z průběhu teplotní křivky zmrazování biologického materiálu. Pod tímto bodem přežijí pouze druhy tolerantní k mrazu. Poškození tkání tvorbou ledových krystalků se brání tím, že jejich tvorbu regulují a usměrňují do mimobuněčných prostor nukleárními proteiny. Buňky jsou dehydratovány, vodu nahrazují kryoprotektanty, metabolismus je minimální, nebo se zastaví. Upraveno podle D. L. Denlinger a R. E. Lee (2010)

teplotám. Takové přírodní „patenty“ mají praktický význam, protože některé biotechnologie probíhají v extrémních podmínkách, aby se zajistila efektivní rychlost. To klade nároky na stabilitu používaných enzymů a zvyšuje spotřebu energií. Můžeme zmínit termostabilní enzymy s pracovním optimem kolem 70 °C replikující DNA objevené u termofilních archeí, které se dnes využívají k namnožení úseků DNA v laboratoři metodou polymerázové řetězové reakce (PCR).

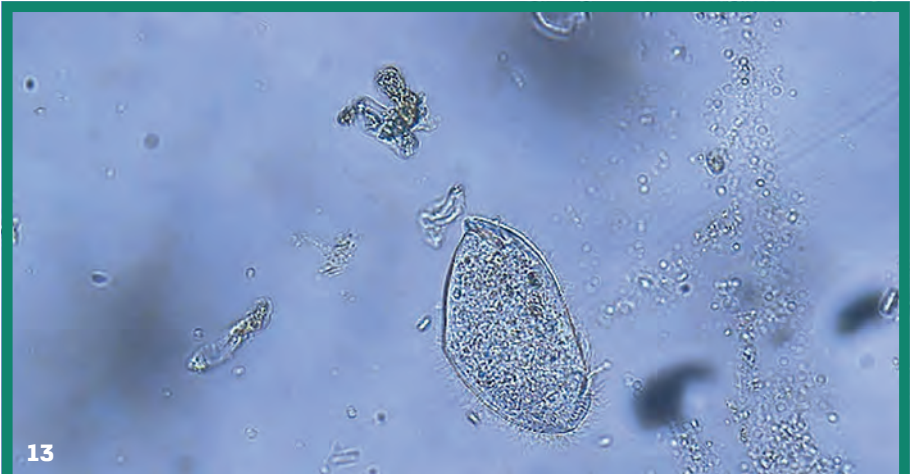
U „studenokrevných“ živočichů umožňují tato přizpůsobení sladit dílčí fyziologické procesy tak, aby organismus dobře fungoval v teplotním rozmezí stanoviště. Tato optimalizace souvisí s životní strategií druhu včetně načasování aktivity a reprodukčního cyklu v závislosti na klimatu a dostupnosti potravy nebo mezidruhové konkurenci. Všechny metabolické procesy spotřebovávají energii a jejich součet ovlivňuje celkovou úroveň metabolismu. U aerobních organismů ji měříme jako spotřebu kyslíku a do jejich teplotních změn se promítá výsledek teplotních adaptací celého organismu. Vzniká zvonovitá, mírně sešikmená křivka, která se klene nad teplotním rozmezím, v němž je organismus aktivní. Měření intenzity metabolismu umožňuje odhad míry a průběhu aktivity živočichů, jež vypovídají o jejich ekologických rolích (**obr. 12**).

V souladu s ekofyziologickými nároky jsou různé druhy v půdě aktivní v různých (mikro)prostředích a v různém čase. Tím se omezuje konkurence. Navíc podobné rozdělení panuje i ve vztahu k potravním preferencím. Izotopové analýzy ukazují posuny v potravních preferencích jednotlivých druhů, takže i u druhově bohatých skupin bývá výběr potravy jemně odlišen a rovnoměrně pokrývá celou škálu potravní nabídky. To vysvětluje druhovou bohatost některých skupin na relativně malém prostoru. Ekologické vazby však mohou být složitější: u chvostoskoků byla nedávno objevena evoluční vazba na téžavé sekundární metabolity (geosmin) streptomycet, jejichž koloniemi se živí (Becher a kol. 2020). Na oplátku pomáhají chvostoskoci rozšiřovat streptomycety, ale i spory hub a jiné mikroorganismy.

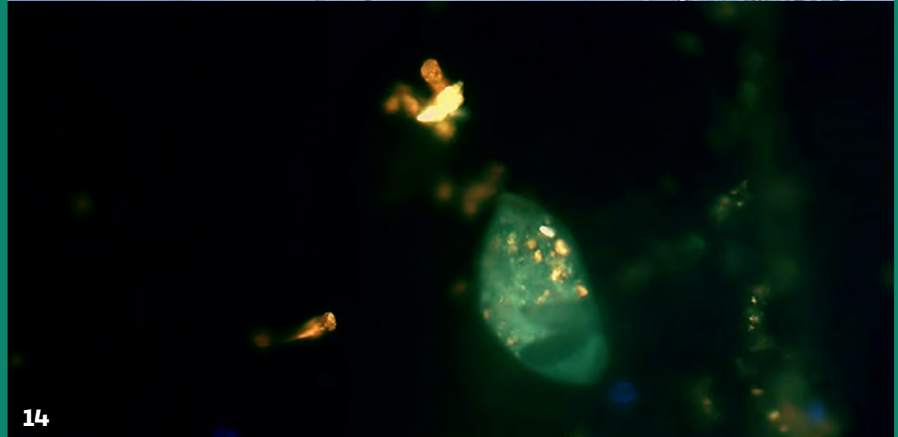
Symbiotické mikroorganismy vypomáhají enzymům půdních živočichů trávit celulózu a tvoří tak s hostitelem složitý organismus vyššího řádu – holobiont (**obr. 13–17**). Trávicí trakt některých skupin hmyzu připomíná přírodní pohyblivou miniaturní a sofistikovanější obdobu fermentoru, kde se vzájemným působením trávicího ústrojí a společenstev střevních mikroorganismů přeměňují rostlinné zbytky na energii, vodík a metan. Ale to už opouštíme půdní ekofyziologii a dostáváme se k neméně zajímavým a komplikovaným ekologickým interakcím.



Obr. 12 Typickou závislost intenzity jakékoli aktivity (např. metabolismu) poikilothermního organismu na teplotě v celém teplotním rozsahu, který daný organismus přežívá, je možné znázornit křivkou ve tvaru zvonu. Pro modelování podobných křivek máme různé relativně složité matematické vztahy, z nichž lze odečítat parametry charakterizující chování organismu při teplotních změnách. Existuje dolní a horní teplotní hranice aktivity enzymů (T_L a T_H) lišící se podle typu enzymu a druhu organismu. Dále teplota, při níž křivka aktivity dosahuje vrcholu (T_{pk}), i když většinou přesahuje teplotu optimální z biologického hlediska, a kritické teplotní limity, při nichž sledovaná aktivita zcela ustává (CT_{min} a CT_{max}). V rozmezí teplot, s nimiž se organismus běžně setkává, roste intenzita biologických aktivit s teplotou v souladu s teplotní závislostí chemických reakcí, kterou formuloval nositel Nobelovy ceny Svante August Arrhenius v r. 1889 (zeleně vyznačená oblast). Upraveno podle P. K. Molnár a kol. (2020) a P. M. Schulte (2015)

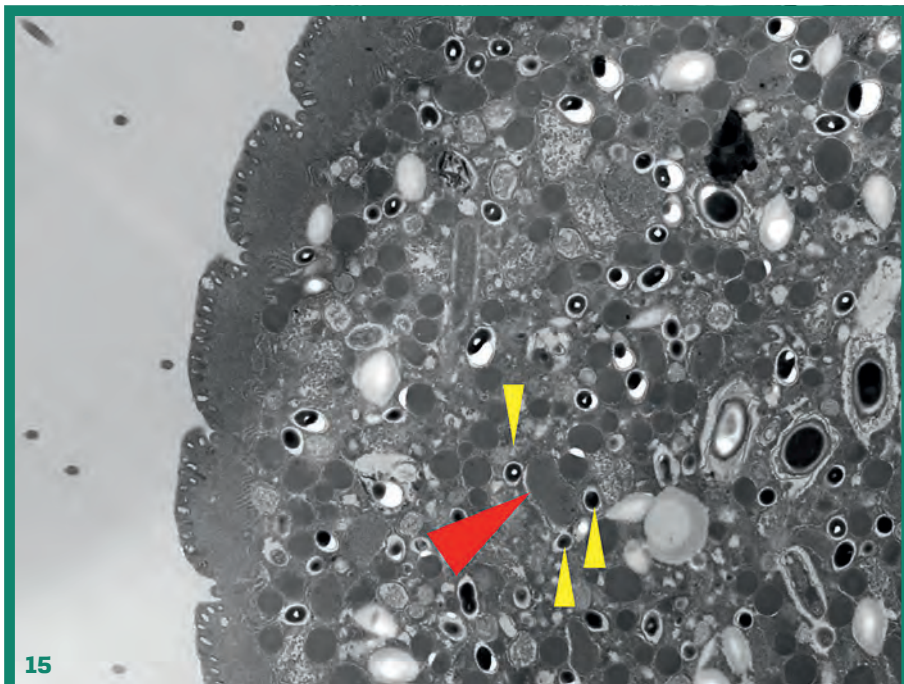


13



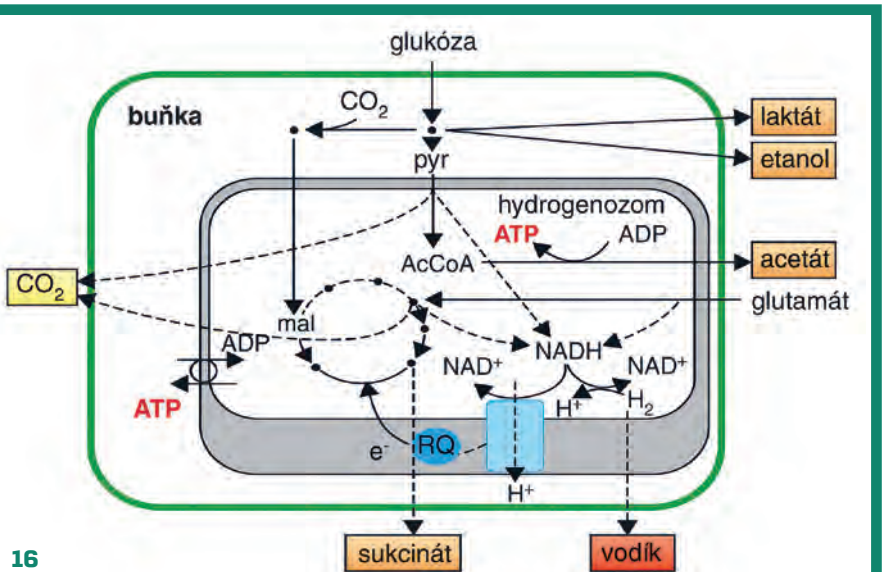
14

Obr. 13-16 Příkladem složitých vztahů mezi půdními bezobratlými a mikroorganismy je anaerobní nálevník *Nyctotherus velox* (**obr. 13**) žijící v trávicím traktu tropické mnohonožky *Archispirostreptus gigas*. Za jeho namodralé světélkování pod UV světlem (**obr. 14**) je zodpovědná chemická látka F420, která slouží jako koenzym v metabolismu metanogenních mikroorganismů z domény Archaea. Jak je vidět v transmisním elektronovém mikroskopu (TEM, **obr. 15**), vyskytují se tyto mikroorganismy (černé objekty zvýrazněné žlutými šipkami) jako endosymbionti uvnitř buňky nálevníka, kde se shlukují kolem hydrogenozomu (šedavý objekt velký asi 1 μm , červená šipka). Zde se odehrává hlavní část anaerobního energetického



15

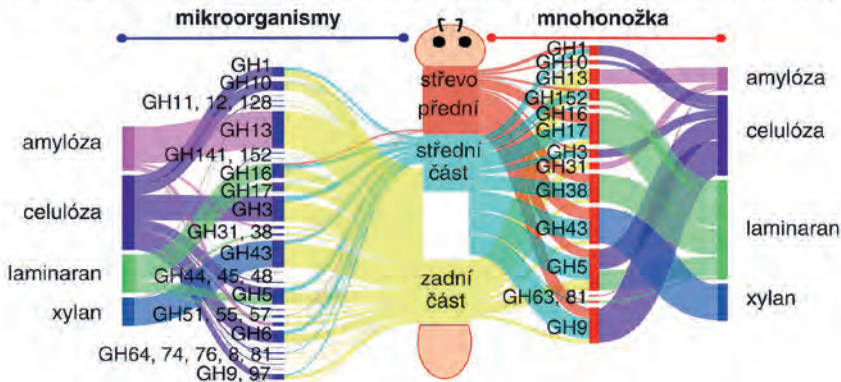
metabolismu, jenž umožňuje nálevníkovi žít v anaerobním prostředí střeva. Metabolismus nálevníka představuje zjednodušené schéma (**obr. 16**). Podobně jako u mitochondrií aerobních organismů je výsledkem metabolických pochodů v této organelle energie ve formě ATP, který je transportován do cytoplazmy (molekulárním mechanismem znázorněným kolečkem) a využit pro životní pochody nálevníka. Opačným směrem putují molekuly ADP ještě „nenabitě“ energií. Plné šipky znázorňují dosud potvrzené metabolické dráhy (sled enzymatických přeměn metabolických meziproduktů). Některé ze známých meziproduktů těchto drah jsou pro zjednodušení naznačeny tečkou. Čárkované šipky znázorňují pohyb meziproduktů a koncových produktů vytvářených nebo spotřebovávaných v několika metabolických drahách. Koncové produkty metabolismu jsou v barevných rámečcích. Zahrnují CO_2 , jednoduché organické látky (oranžově) a vodík (H_2), který přechází přes cytoplazmu do střeva mnohonožky. Pokud jsou přítomny v cytoplazmě metanogenní mikroorganismy (které zde nejsou zakresleny), přeměňují část uvolněného vodíku v procesu hydrogenotrofní metanogeneze v metan, který pak z trávicího



16

traktu mnohonožky ve velkém množství uniká. Popsané meziprodukty a koenzymy: Pyr – pyruvát, AcCoA – acetylkoenzym A, mal – malát, RQ – rhodochinon, NAD⁺ a NADH – neredukovaná a redukována forma ikotinamidadeninukleotidfosfátu, ATP – adenosintrifosfát, ADP – adenosindifosfát, e⁻ – elektron, H⁺ – vodíkový kationt (foto: V. Šustr a S. Semanová; schéma anaerobního metabolismu rodu *Nyctotherus* upraveno podle J. H. P. Hackstein a A. G. M. Tielens, 2010)

Spolupráce živočišných a mikrobiálních enzymů při trávení polysacharidů ve střevě



Obr. 17 Příkladem spolupráce půdních živočichů a mikroorganismů při rozkladu organické hmoty v půdě může být vzájemná kooperace enzymů mikrobiálního původu (jejich geny jsou obsaženy v genetické informaci mikroorganismů) a živočišného původu (jejich geny jsou součástí genomu hostitele) během procesu trávení ve střevích živočichů. Bioinformatické nástroje umožňují rozpoznat aktivní geny v různých střevních oddílech mnohonožky, zjistit, které enzymy se z nich přepisují, do kterých geneticky příbuzných skupin enzymů patří (viz svislé sloupce po stranách), a přiřadit jim původ (levá a pravá strana). Různé barvy odlišují střevní oddíly, kde se enzymy vytvářejí (uprostřed diagramu), a odlišují různé druhy substrátů, které mohou rozkládat – škrob (amylózu), celulózu, laminaran a xylan (vnější části diagramu). Z uvedeného příkladu vidíme, že na rozkladu těchto substrátů spolupracují trávicí enzymy mnohonožky s enzymy mikrobiálního původu. Jejich podíl na procesu trávení se liší v předním a středním oddíle, kde převládají enzymy hostitele, a v zadním oddíle střeva, kde dominují mikrobiální enzymy. Podle metatranskriptomických analýz trávicího traktu mnohonožky *Telodeinopus aoutii* (**obr. 1**) připravil P. Sardar, upravil V. Šustr

7 Prostorová, časová a funkční organizace půdy

Miloslav Šimek, Dana Elhottová, Václav Pižl, Karel Tajovský

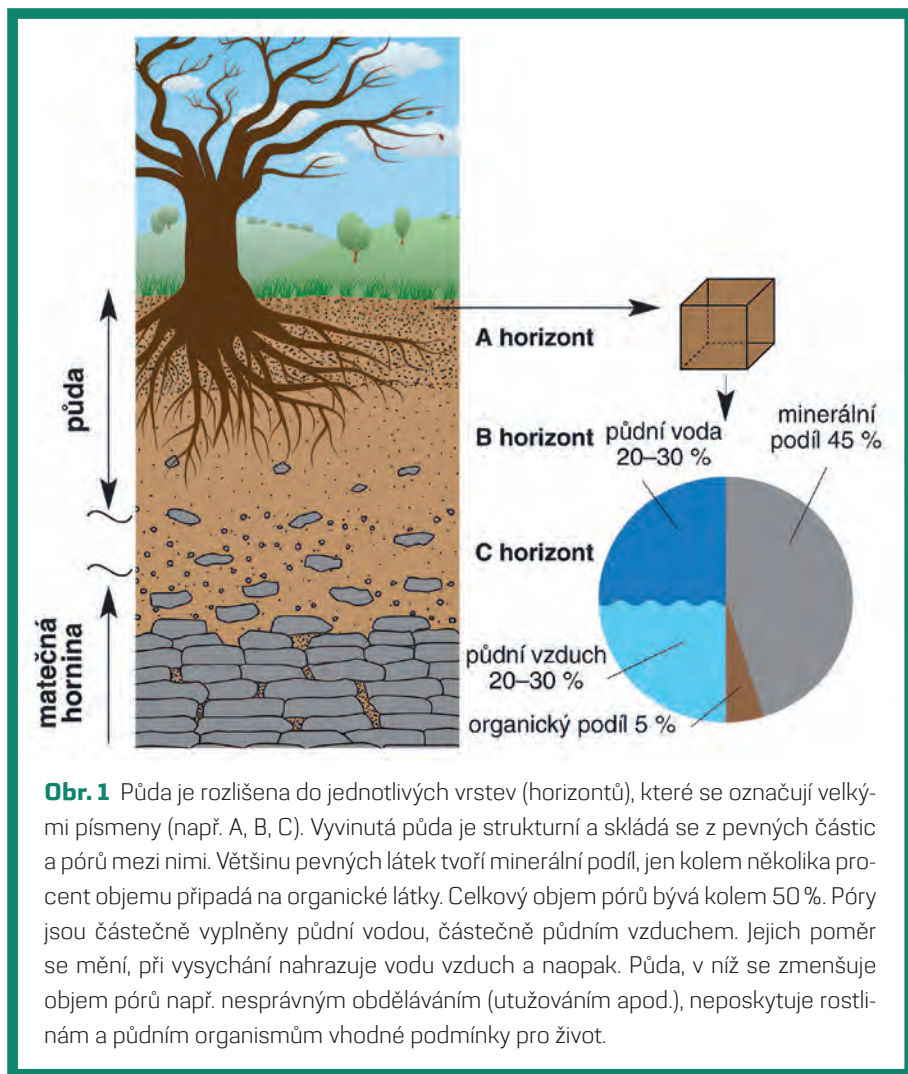
Z předchozích kapitol si již čtenář mohl udělat dobrou představu o bohatosti života v půdě. Pozorný čtenář si přitom jistě uvědomil i to, že půdní organismy nežijí izolovaně. Naopak, bakterie a archea vytvářejí obvykle kolonie rozrůstající se po povrchích půdních částic, vláknité mikroorganismy včetně aktinobakterií a hub se navzájem proplétají a oplétají částice, drobní živočichové se shlukují poblíž zdroje potravy atd. Pro jejich mikroskopickou velikost a z toho plynoucí metodická omezení víme o prostorové distribuci mikroorganismů a nejmenších živočichů poměrně málo, třebaže i z toho je jisté, že půdní organismy nejsou v půdě rozmístěny nahodile. Existují zákonitosti, zatím však jen částečně rozkryté, které určují distribuci organismů v půdním prostředí. Je evidentní, že organismy jsou navzájem propojeny mnoha vazbami; když používáme termín „společenstvo půdních organismů“, vyjadřujeme tím, že půdních organismů je mnoho, a také reflektujeme skutečnost, že tyto organismy nejsou „osamělí jedinci“, ale že žijí společně a ve vzájemných interakcích. V sedmé kapitole se zaměříme na prostorovou, časovou a funkční organizaci půdy, na to, jak je půda vnitřně strukturovaná a jak v ní mohou organismy s nejrozmanitějšími nároky žít společně.

Půda představuje prostorově nesmírně heterogenní prostředí na styku pevné, kapalné a plynné fáze a je pro ni typická i časová proměnlivost. Jak jsme uvedli v šesté kapitole, očekávaným důsledkem je velká schopnost půdních organismů i rostlin přizpůsobit se této všeobecné heterogenitě a variabilitě. Zároveň platí, že v půdě současně existuje široká škála podmínek – záleží jen na měřítku, které použijeme. V mikroměřítku, tedy u buněk jednotlivých mikroorganismů, existují strmé gradienty chemických i fyzikálních podmínek, například koncentrací jednotlivých iontů, molekul plynů, parciálního tlaku plynů, ale i teploty apod. Tyto gradienty se vyrovnávají difuzí a prouděním, které ale mají jen omezenou rychlost. V určitých mikroprostředích vymezených prostorově i časově jsou aktivní určité organismy a nedaleko (hovoříme nyní o škále mikrometrů až maximálně milimetrů), doslova v sousedství, mohou panovat zcela jiné podmínky, které podporují aktivity úplně jiných organismů. Jak se měřítko pohledu zvětšuje, půda nám může připadat homogennější; to ovšem jen proto, že pouhým okem nevidíme rozmanitost jejího prostředí, tvořeného jednotlivými půdními částicemi – organickými i anorganickými – a jejich agregáty a půdními póry mezi nimi. Nevidíme ani většinu půdních organismů.

Přes obecně vysokou heterogenitu není prostorové uspořádání půdy chaotické; naopak podléhá jistým zákonitostem. V důsledku působení půdotvorných činitelů se v průběhu vývoje půdy vytvářejí horizonty, tedy vrstvy podle horizontálního uspořádání půdních částic, se specifickými vlastnostmi, s určitým pH, obsahem minerálních

látek a organické hmoty, texturou, barvou atd. Obecným fenoménem je například snižování pórovitosti v půdním profilu od povrchu do spodních vrstev nebo také kumulace organické hmoty v povrchových vrstvách (obr. 1).

Půdní organismy do velké míry závisí na půdní struktuře. Vzhledem k tomu, že celková pórovitost půdy bývá v rozsahu 30–60 objemových procent, mohou

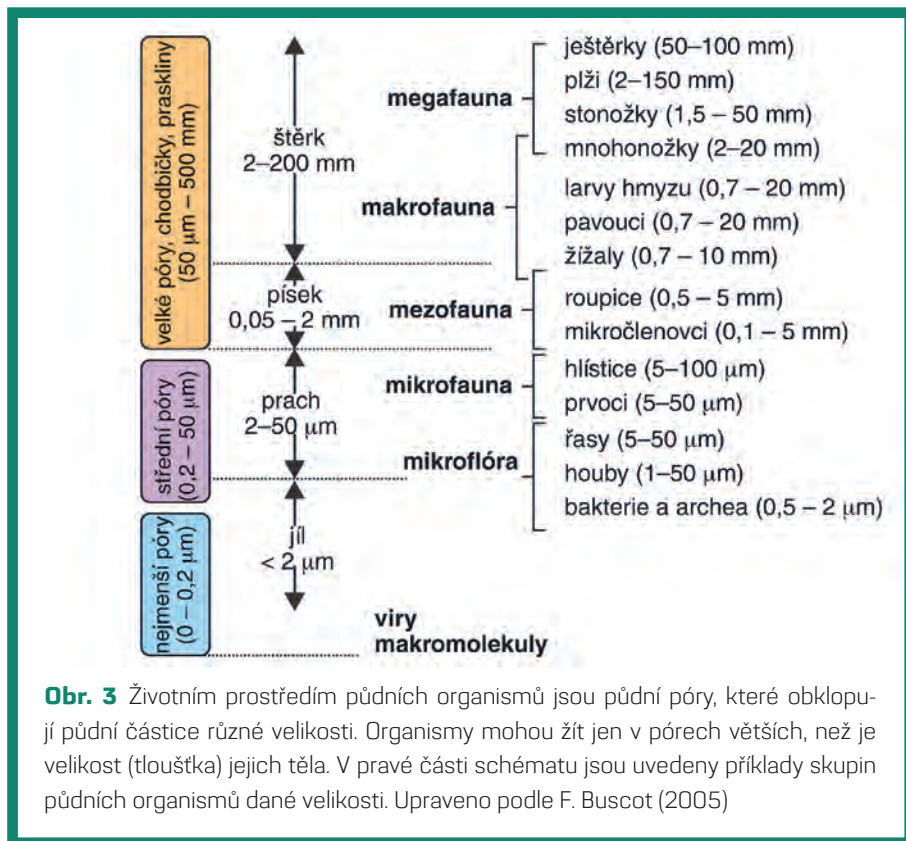


Obr. 1 Půda je rozlišena do jednotlivých vrstev (horizontů), které se označují velkými písmeny (např. A, B, C). Vyvinutá půda je strukturní a skládá se z pevných částic a pórů mezi nimi. Většinu pevných látek tvoří minerální podíl, jen kolem několika procent objemu připadá na organické látky. Celkový objem pórů bývá kolem 50 %. Póry jsou částečně vyplněny půdní vodou, částečně půdním vzduchem. Jejich poměr se mění, při vysychání nahrazuje vodu vzduch a naopak. Půda, v níž se zmenšuje objem pórů např. nesprávným obděláváním (utuzováním apod.), neposkytuje rostlinám a půdním organismům vhodné podmínky pro život.



Obr. 2 Tropičtí mravenci *Oecophylla smaragdina* hodující na uhynulém hmyzu. Tito mravenci jsou nejen výkonnými mrchožrouty, ale živí se i býložravým hmyzem. Jsou tak vítanými hosty na plantážích, kde redukují počty škůdců plodin (foto J. Tůma)

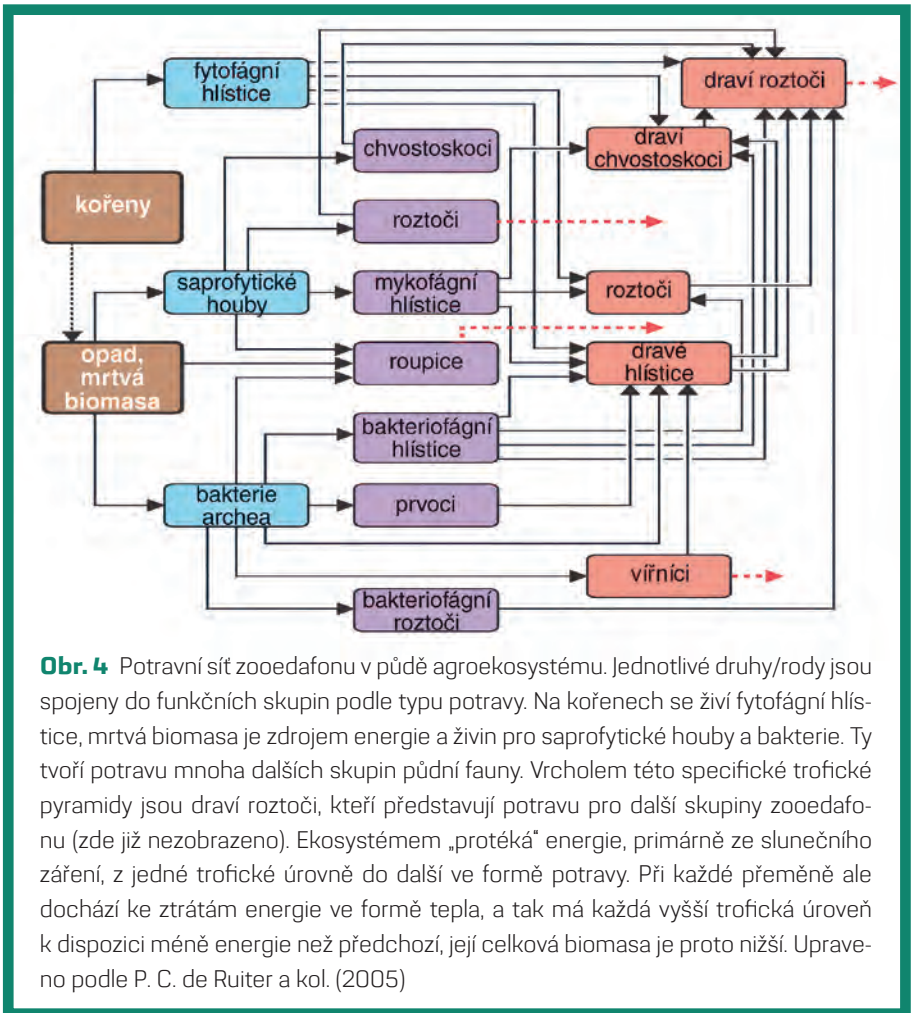
organismy přinejmenším teoreticky obývat velkou část půdního tělesa. Část půdních pórů je vždy vyplněna vodou, která představuje vhodné prostředí pro organismy s „vodním typem“ dýchání. K nim patří například bakterie a archea, žijící v nejmenších pórech nebo ve vodním filmu na površích půdních částic, ale i některé skupiny živočichů přijímajících kyslík povrchem těla, tedy rozpuštěný v půdní vodě. Ve větších pórech střídavě zaplněných vodou a vzduchem mohou žít a přemísťovat se jiné skupiny edafonu, například roztoči a chvostokoci, tedy živočichové, kteří dýchají trachejemi a dalšími orgány a přijímají plynný kyslík ze vzduchu. Pórovitost půdy a obsah vody v půdě determinují, kde a které organismy mohou v daném půdním mikroprostředí žít a být aktivní. Život v půdě je tedy fyzicky omezen na póry (**obr. 3**). Druhým zásadním limitujícím faktorem pro půdní organismy jsou zdroje energie a živin. Místní a časová dostupnost zdrojů vede k mozaikovitému výskytu aktivních organismů, které migrují a shlukují se v místech dočasné hojnosti či v případě mikroorganismů se zde rychle množí.



Obr. 3 Životním prostředím půdních organismů jsou půdní póry, které obklopují půdní částice různé velikosti. Organismy mohou žít jen v pórech větších, než je velikost (tloušťka) jejich těla. V pravé části schématu jsou uvedeny příklady skupin půdních organismů dané velikosti. Upraveno podle F. Buscot (2005)

Ekologické niky, potravní řetězce a sítě

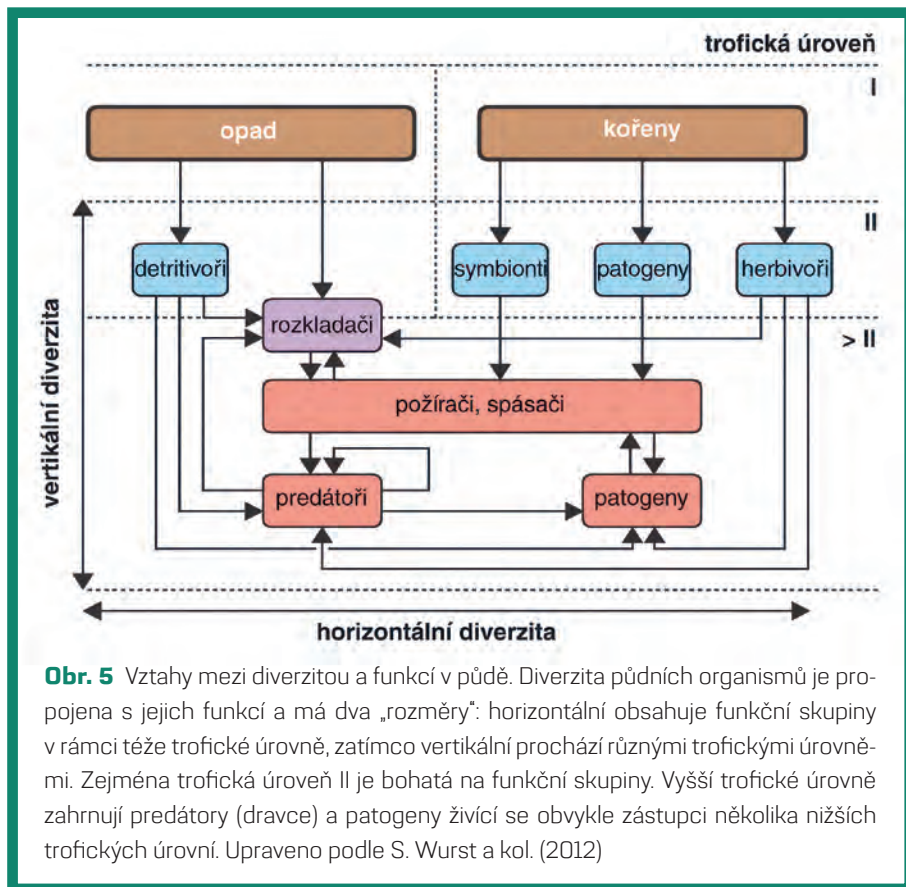
Každý organismus žije v určitém prostředí, které využívá a často také přetváří. Souhrn podmínek prostředí a zároveň i role, kterou v něm organismus má, se označuje termínem nika. Ekologickou niku si můžeme představit jako prostor s mnoha vlastnostmi (vlhkost, teplota, pH atd.), jejichž rozpětí definuje ekologickou valenci pro daný organismus – podmínky, za nichž může žít, rozmnožovat se a plnit své funkce a role. Druhy s úzkou ekologickou valencí, tedy náročné na specifické podmínky, se nazývají stenoekní, zatímco jejich protipól, druhy přizpůsobivé a nenáročné, jsou eurýekní. Půdních organismů je tolik a mají tak různé nároky na podmínky prostředí, že mezi nimi najdeme všechny typy v široké škále od striktně stenoekních po eurýekní. Toto dělení je ovšem velmi zjednodušené a schematické, ale může dobře posloužit



Obr. 4 Potravní síť zoedafonu v půdě agroekosystému. Jednotlivé druhy/rody jsou spojeny do funkčních skupin podle typu potravy. Na kořenech se žijí fytofágní hlístice, mrtvá biomasa je zdrojem energie a živin pro saprophytické houby a bakterie. Ty tvoří potravu mnoha dalších skupin půdní fauny. Vrcholem této specifické trofické pyramidy jsou draví roztoci, kteří představují potravu pro další skupiny zoedafonu (zde již nezobrazeno). Ekosystémem „protéká“ energie, primárně ze slunečního záření, z jedné trofické úrovně do další ve formě potravy. Při každé přeměně ale dochází ke ztrátám energie ve formě tepla, a tak má každá vyšší trofická úroveň k dispozici méně energie než předchozí, její celková biomasa je proto nižší. Upraveno podle P. C. de Ruiter a kol. (2005)

například při porovnání ekologie dvou druhů. Pro úspěšný život ve svém prostředí vyvinuly jednotlivé skupiny půdních organismů různé životní strategie.

Standardním přístupem (nejen) v půdní ekologii je koncepce potravních řetězců a potravních sítí, zavedená poprvé asi před 100 lety pro prostředí tundry „otcem funkční ekologie“ Charlesem S. Eltonem (1900–1991). V půdě se podle dominantního zdroje organických látek tradičně rozlišují dva typy potravních řetězců: založený na kořenových exsudátech v rhizosféře a založený na nadzemním detritu. Řetězec

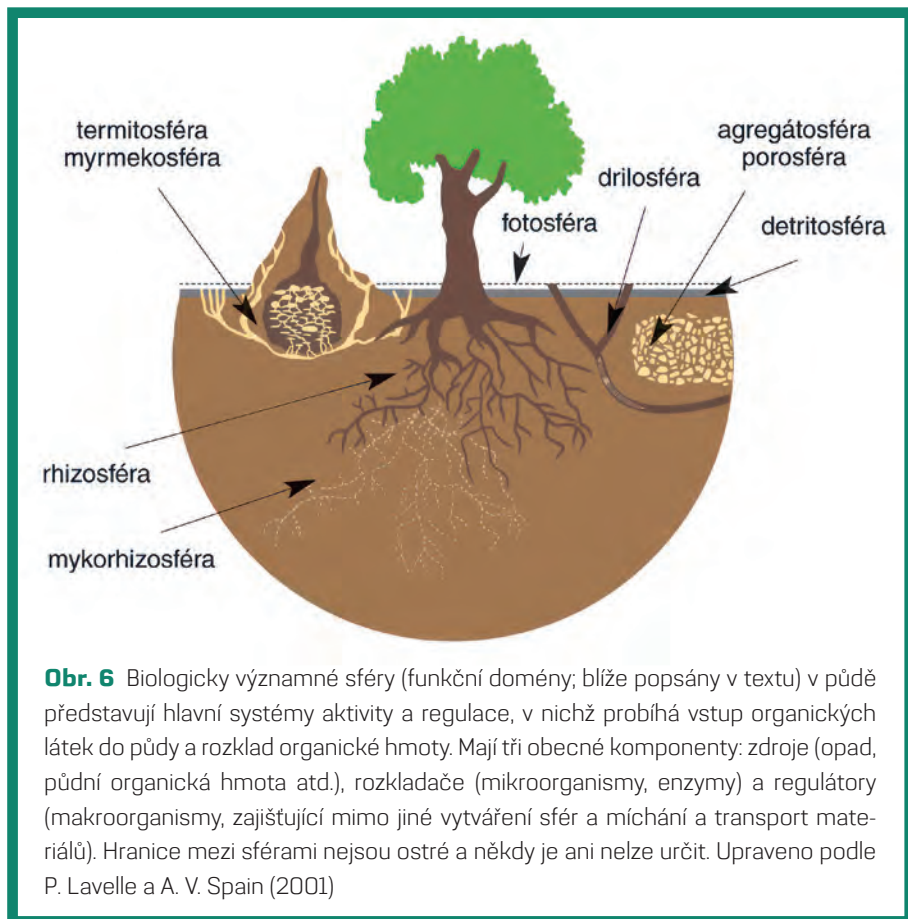


v rhizosféře je rychlý, mikrobiální obrat, produkce a biomasa jsou několikrát větší než v detritovém řetězci. Potravní řetězce ale nejsou striktně lineární a v reálném prostředí jsou často propojeny s jinými řetězci. Tak vzniká potravní síť (obr. 4 a 5). Půdní potravní síť je nesmírně složitá, neboť zahrnuje obrovské množství organismů a jejich rozmanitých skupin a skládá se z mnoha propojených potravních řetězců. Jednodušší modely potravních sítí jsou sice názorné a mohou přispět k pochopení vztahů v půdě (i v celém ekosystému), ale zřejmě jen málo odpovídají skutečné situaci. Stále častěji je také představa lineárních potravních řetězců nahrazována modelem navzájem provázaných (zesítovaných) řetězců či kanálů (reticulated channels), v nichž se mnohem více uplatňuje omnivorie (všežravost): například herbivoři mohou být za jistých okolností saprofagové a dravci mají celou řadu kořistí napříč trofickými úrovněmi.

V půdním prostředí nejspíš existuje mnoho organismů, které „ignorují“ schematické oddělení detritového a kořenového řetězce a živí se různorodou potravou (multichannel omnivores), například omnivorní žížaly, hlístice a roztoči. Výzkum v této oblasti stále probíhá, nicméně se zdá potvrzené, že je třeba se vzdát klasické představy oddělených lineárních potravních řetězců. Koncepte ekologických nik a vztahových sítí se sice široce přijímá, ale stále se také diskutuje, vylepšuje a opět zpochybňuje jak obecně, tak o to více v půdní ekologii (např. Wolkovich 2016, de Vries a Caruso 2016). Život v půdě je mnohem provázanější a rozmanitější, než předkládaly dřívější modely, a paradigmatu půdní biologie a ekologie se mění.

Aktivita organismů, půdní sféry

Živé organismy se v půdě nacházejí v různém fyziologickém stavu – jako aktivní, potenciálně aktivní nebo dormantní. Aktivní organismy se účastní přeměn látek a energie. Potenciálně aktivní se mohou aktivovat na stejnou metabolickou úroveň během minut (zejména mikroorganismy) až hodin. Dormantní organismy se mohou z neaktivních forem (spory, cysty aj.) aktivovat řádově během dnů. V půdě se nacházejí i mrtvé organismy v různé fázi rozkladu, které jsou významným zdrojem živin, uhlíku a energie. Aktuálně aktivní mikroorganismy představují pouze 0,1 až 2 procenta celkové mikrobiální biomasy, zatímco na potenciálně aktivní mikrobiální biomasu připadá 10–40 procent, výjimečně až 60 procent (Blagodatska a Kuzyakov 2013). Pro specifická mikroprostředí, kde mikrobiální procesy probíhají s mnohem vyšší rychlostí a větší intenzitou interakcí, než je tomu za průměrných podmínek v půdě, byl zaveden termín mikrobiální hotspots (microbial hotspots). Analogicky pro časový rozměr zvýšené mikrobiální aktivity je termín mikrobiální hotmoments (microbial hotmoments); v českém jazykovém prostředí tyto termíny dosud nemají všeobecně přijímané ekvivalenty, někdy se používá výraz ohnisko. Model mikrobiálních hotspotů a hotmomentů, který bychom mohli charakterizovat jako koncepci půdních mikroprostředí se zvýšenou mikrobiální aktivitou, má svého předchůdce v koncepci specifických půdních sfér (**obr. 6**). Tento přístup představuje jinou – obecnější – variantu snahy o popis a poznání komplikované situace v půdě, než jakou nabízí starší koncepte potravních sítí, zahrnující pouze potravní vztahy mezi jednotlivými skupinami organismů v půdě. Kromě lépe nebo hůře rozlišitelných horizontů a gradientů půdních vlastností můžeme téměř v každé půdě nalézt specifická prostředí (sféry, funkční domény), která mají zvláštní vlastnosti odlišující je od zbytku půdy a charakteristicky se vyznačují zvýšenou biologickou aktivitou. Je však třeba poznamenat, že v reálné půdě jsou tyto jednotlivé „sféry“ někdy těžko rozlišitelné a prostupují jedna v druhou. Jde tedy do jisté míry o hypotetická (mikro)prostředí v půdě, především z hlediska jejich prostorového, ale i časového vymezení. Z hlediska funkčního mají



Obr. 6 Biologicky významné sféry (funkční domény; bližšie popsány v textu) v pôdĕ predstavujú hlavné systémy aktivity a regulácie, v nichž probíhá vstup organických látek do půdy a rozklad organické hmoty. Mají tři obecné komponenty: zdroje (opad, půdní organická hmota atd.), rozkladače (mikroorganismy, enzymy) a regulátory (makroorganismy, zajišťující mimo jiné vytváření sfér a míchání a transport materiálů). Hranice mezi sférami nejsou ostré a někdy je ani nelze určit. Upraveno podle P. Lavelle a A. V. Spain (2001)

tyto sféry (a zřejmě i další, zde nevyjmenované) velký význam, a lze tedy i tuto koncepci využít pro lepší pochopení vnitřní organizace půdy.

Biologicky významné sféry v půdĕ jsou zejména povrchová vrstva osídlená hlavně fototrofními organismy (fotoféra); vrstva opadu (detritoféra), která může i nemusí být víceméně totožná s fotoférou; dále drilosféra, tedy část půdy ovlivňovaná žížalami; poroféra představující vnitřek a blízké okolí půdních pórů a prolínající se s drilosférou; agregátosféra zahrnující prostředí mikro-, mezo- a makroagregátů v půdĕ; a rhizoféra, půda v blízkém okolí kořenů rostlin, respektive mykorhizoféra zahrnující vedle rhizoféry ještě půdu ovlivněnou mykorhizními houbami. Za specifické lze považovat i části půdy pod vlivem mravenců a termitů (myrmekoféra, termitosféra).

• Fotosféra

Tato svrchní část půdy je přímo vystavena slunečnímu záření a proniká do ní sluneční světlo. Často bývá totožná s biologickou krustou na povrchu půdy. Krusta pionýrských stadií vývoje půdy je podle klasické představy tvořena zejména sinicemi (v sušších podmínkách) nebo zelenými řasami (ve vlhkých podmínkách), krusta vyvinutých půd obsahuje velké spektrum organismů: sinic, řas, hub, bakterií, archeí, lišejníků i mechorostů. Dobře rozlišitelnou biologickou krustu můžeme nalézt zejména u půd v prostředích nepříznivých pro rozvoj rostlin, například v pouštních oblastech v horcích i studených podmínkách, v arktické i alpské tundře nebo ve vysokohorských oblastech. V podmínkách příznivých pro rozvoj rostlin se na povrchu vznikající půdy postupně vytváří vrstva opadu, je zde tedy vyvinuta detritosféra. Hranice mezi fotosférou a detritosférou však není ostrá.

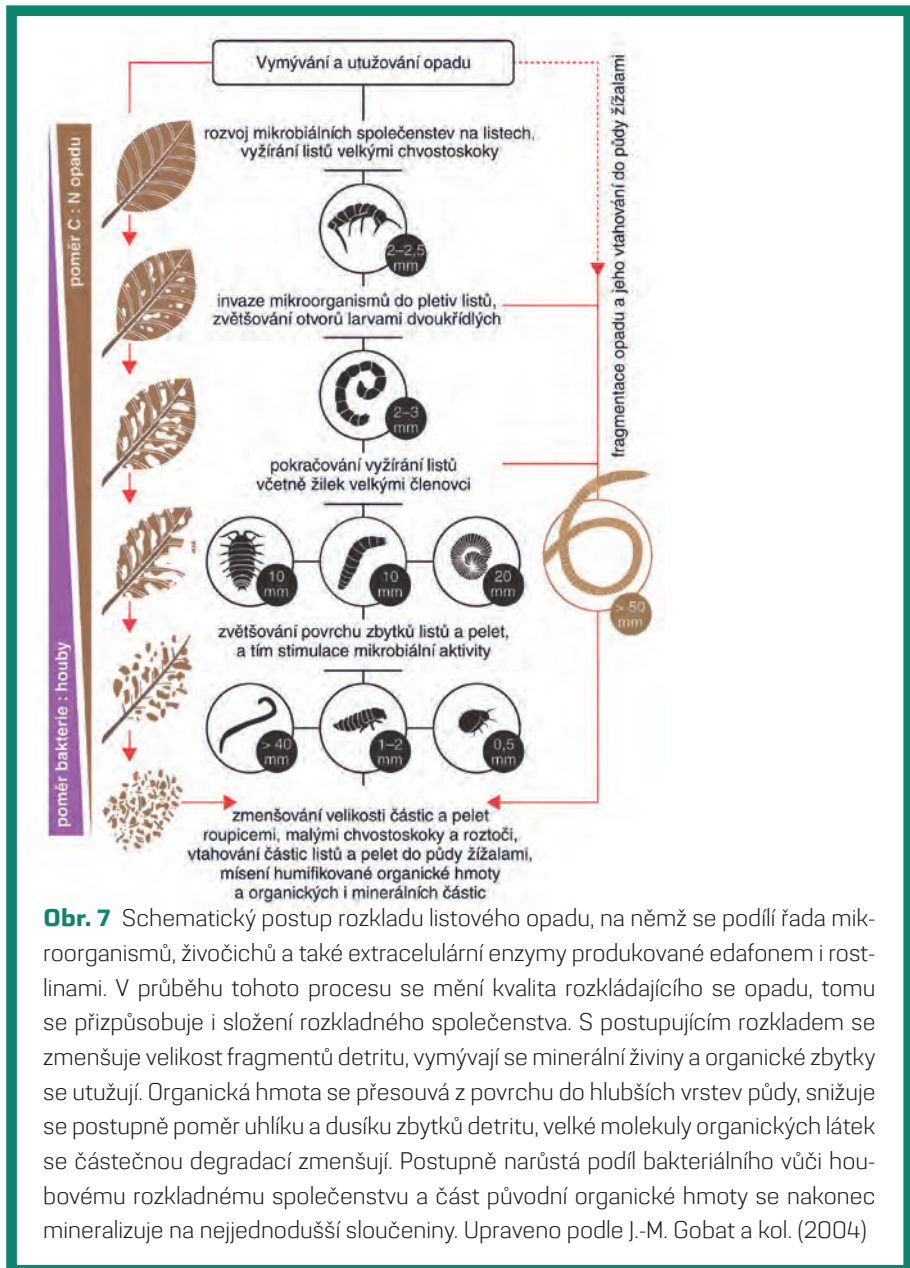
• Termitosféra

Je to část prostředí významně ovlivněná činností termitů. Zahrnuje především půdu včetně vrstvy opadu, mrtvé i živé dřevo a omezeně i stromové patro a má velký význam zejména v tropických a subtropických oblastech s vysokou početností a diverzitou termitů. V chladnějších oblastech termity částečně nahrazují, pokud jde o míru vlivu na půdu, mravenci a žížaly. Mravenci obývají větší část zemského povrchu než termity, ale jejich vliv na dekompoziční procesy není tak intenzivní jako u termitů. Mravenci jsou naopak významní svou predací, mrchožravostí a mutualistickými vztahy se svým hmyzem (**obr. 2**). Avšak samostatný termín myrmekosféra se v současnosti, na rozdíl od termitosféry, nepoužívá, respektive je jím případně označováno pouze bezprostřední okolí mravenčího hnízda.

• Detritosféra

Detritosféra je jedním ze základních typů půdního prostředí – jde o část půdy, kterou přímo ovlivňuje přítomnost rozkládajících se organických zbytků nazývaných detrit. Charakterizují ji také procesy a organismy, které jsou spojeny s rozkladem a transformacemi detritu. Zdroje detritu můžeme rozdělit do čtyř hlavních skupin: odumřelá rostlinná pletiva a živočišné tkáně, sekrety organismů, nestrávené organické zbytky potravy živočichů a mrtvé organismy.

Odumřelých pletiv a tkání se živé organismy zbavují v souvislosti s přirozenou obnovou svých povrchových struktur a průběhem životních cyklů. U živočichů jde o různé kožní deriváty od srsti a peří po odumřelou kůži a svlečky (exuvie) a dále různé opuštěné schránky, ale například i shozy paroží. Rostliny přispívají k tvorbě půdního detritu opadem listů, kůry a jehlic, odlomenými stonky, pylem, zbytky květů



Obř. 7 Schematický postup rozkladu listového opadu, na němž se podílí řada mikroorganismů, živočichů a také extracelulární enzymy produkované edafonem i rostlinami. V průběhu tohoto procesu se mění kvalita rozkládajícího se opadu, tomu se přizpůsobuje i složení rozkladného společenstva. S postupujícím rozkladem se zmenšuje velikost fragmentů detritu, vymývají se minerální živiny a organické zbytky se utužují. Organická hmota se přesouvá z povrchu do hlubších vrstev půdy, snižuje se postupně poměr uhlíku a dusíku zbytků detritu, velké molekuly organických látek se částečnou degradací zmenšují. Postupně narůstá podíl bakteriálního vůči houbovému rozkladnému společenstvu a část původní organické hmoty se nakonec mineralizuje na nejjednodušší sloučeniny. Upraveno podle J.-M. Gobat a kol. (2004)

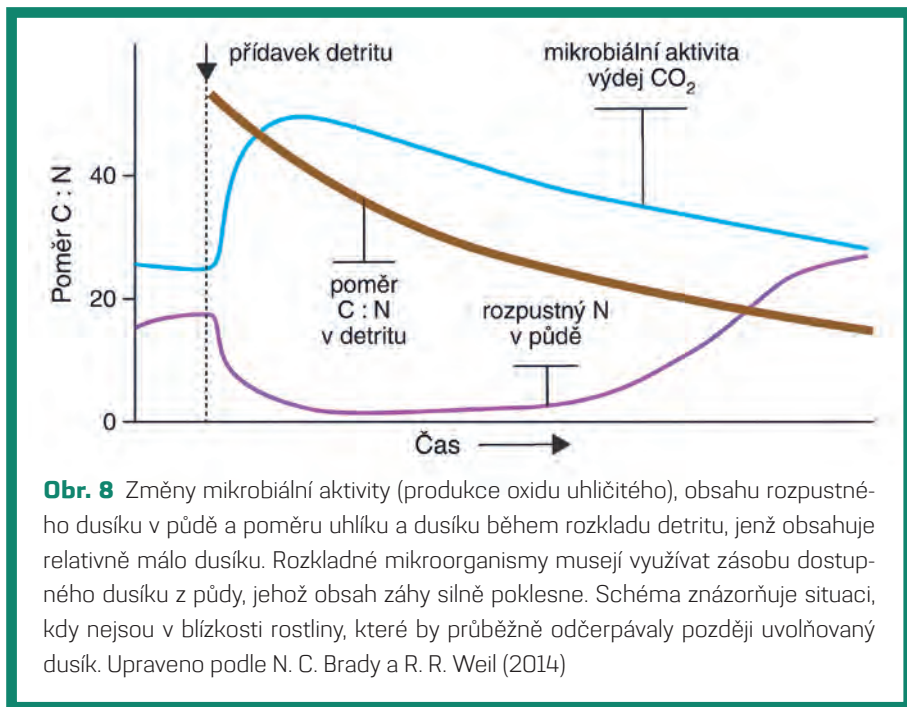
a plodů, popřípadě zbytky semen, a dále, neméně významně, odumřelými částmi podzemních orgánů. Rostliny a živočichové aktivně vylučují do půdy různé organické výměšky (sekrety), které živočichům například usnadňují pohyb v půdě a chrání je před poraněním nebo nežádoucí infekcí při průchodu půdou. Rostliny přispívají zejména organickými sekrety uvolňovanými pasivně i aktivně v souvislosti s růstovou aktivitou kořenů a s příjmem živin, které se nazývají rhizodepozice a podílejí se na vzniku specifického mikroprostředí, rhizosféry (více v příští kapitole). Někteří bezobratlí živočichové za sebou při průchodu půdou zanechávají ochranné slizové sekrety. Typickým příkladem je specifické mikroprostředí žízalích chodeb – drilosféra (podrobněji dále v textu). Tento typ detritu navíc přispívá k tvorbě půdních agregátů. Nestrávené zbytky potravy živočichů (výkaly a vývržky) jsou důležitým, částečně již trávením ovlivněným typem detritu, dále různě rychle rozkládaným v závislosti na velikosti živočicha, typu jeho potravy a způsobu života. Nestrávená potrava může být některými živočichy i opakovaně pasážována zažívacím traktem. Poslední významnou součástí detritu jsou mrtvá těla organismů, nekromasa odumřelých jedinců. Rychlost jejich rozkladu se odvíjí od složení a velikosti odumřelého těla a od podmínek prostředí. Zatímco lyze odumřelé mikrobiální buňky je otázkou minut až hodin, rozklad živočicha dnů až měsíců, u odumřelého stromu trvá i desítky let.

Všechny formy detritu jsou zdrojem živin a energie pro půdní rozkladače, kteří tvoří detritová dekompoziční společenstva. Rozklad zajišťují půdní mikroorganismy a extracelulární enzymy za vydatné spoluúčasti půdních živočichů a jejich enzymatické výbavy v trávicích traktech. Během rozkladu detritu se společenstvo mění v procesu detritové (dekompoziční, substrátové) sukcese a postupně dochází k jeho splývání s okolním edafonem. Během rozkladu se uvolňují a zpřístupňují živiny pro mikroorganismy a rostliny, dochází k podpoře růstu a biodiverzity společenstev půdních organismů a detrit je postupně transformován do podoby humusových látek, které se stávají součástí stabilnější půdní organické hmoty (podrobněji probereme v některé další kapitole).

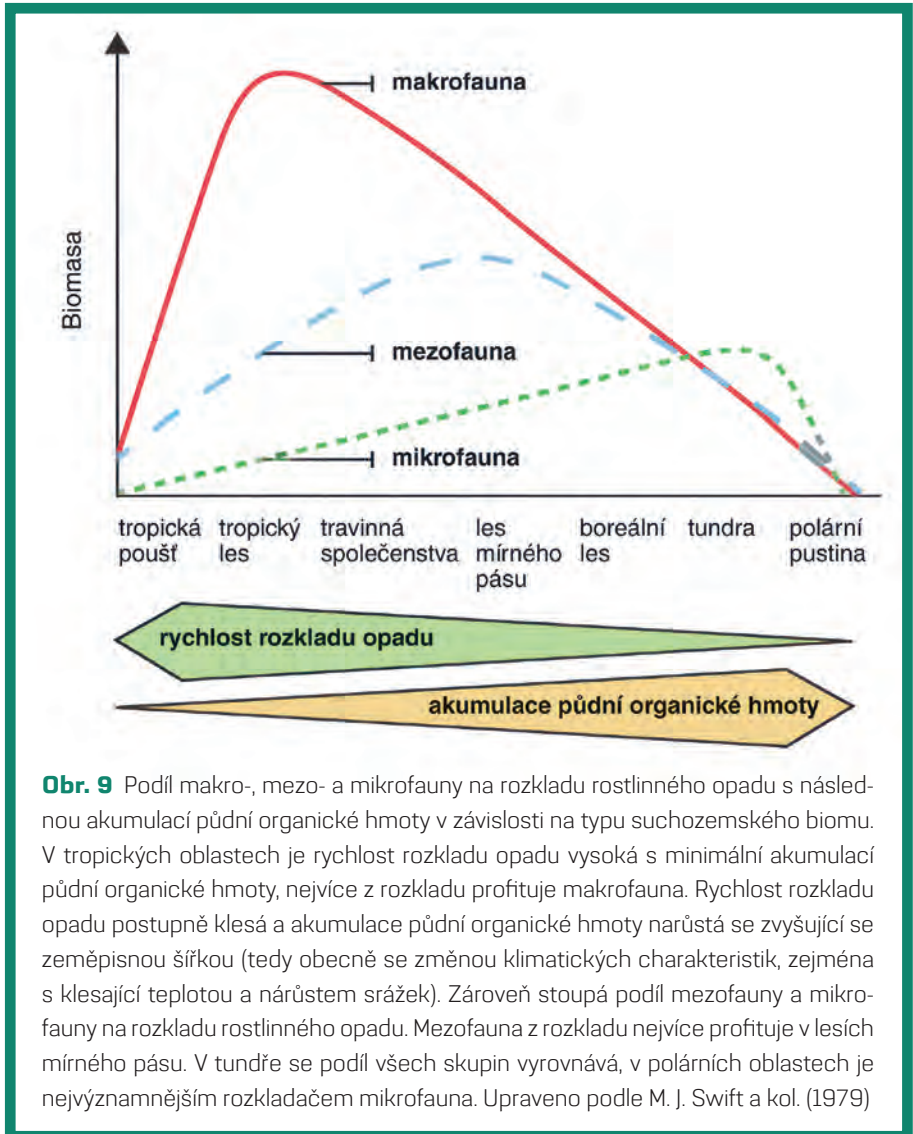
Nejvýznamnějším zdrojem detritu v suchozemských ekosystémech jsou rostliny. Úplný rozklad odumřelé rostlinné biomasy je ale pro většinu jednotlivých půdních organismů velmi obtížný, ne-li nemožný, proto vznikají rozkladná společenstva, jejichž členové musejí úzce spolupracovat. Během rozkladu listového opadu se vystřídají a vzájemně se doplňují desítky až stovky populací organismů (**obr. 7**). Půdní bezobratlí živočichové opad fragmentují a částečně tráví. Sami mají k dispozici jen omezenou škálu potřebných enzymů, a proto navazují výhodné symbiotické interakce. Specializované rozkladné mikroorganismy se stávají součástí zažívacího traktu živočichů, získávají tak stálý přísun potravy ve stabilním prostředí a často se i mezi nimi vytváří složitá síť potravních vztahů. Hostitelský živočich pak závisí na celém konsorciu rozkladných symbiotických mikroorganismů, díky nimž získává z detritu živiny a energii. Část mikroorganismů se zároveň stává součástí jím trávené potravy,

tím se významně vylepšuje její výživová hodnota. Nezanedbatelný podíl rozkladných mikroorganismů odchází z těla spolu s nestrávenými zbytky potravy v exkrementech v podobě pelet (fekálních balíčků). Peletou ve vnějším prostředí prorůstají mikroorganismy, čímž se zvyšuje její výživová hodnota a atraktivita, a je často znovu požírána nebo celá pohlcena a pasážována zaživacím traktem dospělých detritofágů i mladých jedinců, kteří tak získávají cenné specializované mikrobiální inokulum pro svůj zaživací trakt. Mechanickou fragmentací, která podstatně zvětšuje povrch rozkládaného materiálu, zpřístupňují bezobratlí živočichové rostlinný detrit rozkladným mikroorganismům, a přispívají tím k jeho rychlejšímu rozkladu. Mikroorganismy dokončují rozklad rostlinného opadu a jeho mineralizaci zpětně zpřístupňují živiny rostlinám. Jsou s nimi v tomto ohledu v nejbližší interakci z celého rozkladného společenstva (viz také **obr. 8 a 9**).

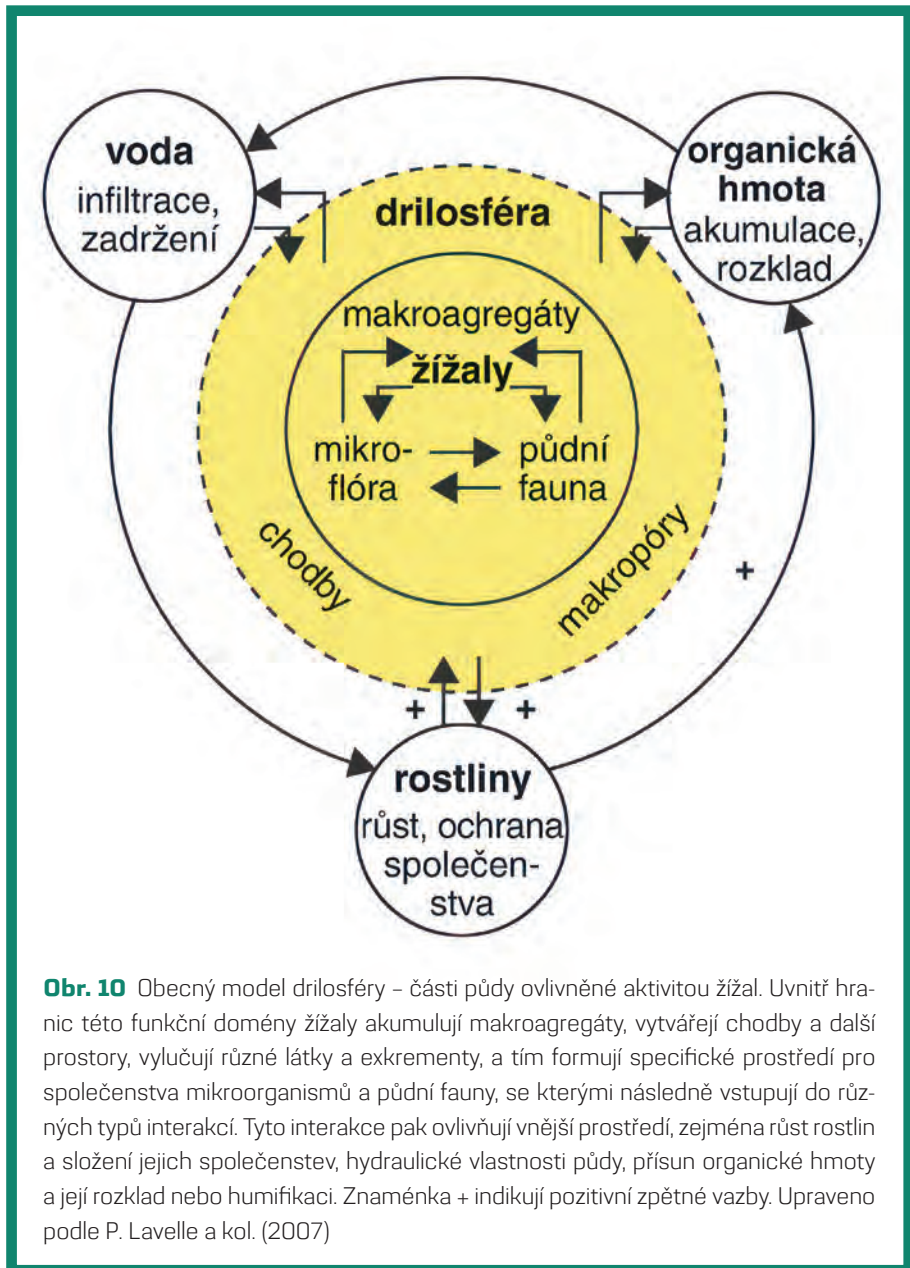
Organické zbytky živočišného původu jakožto zdroj půdního detritu nedosahují v globálním měřítku ve srovnání s odumřelou rostlinnou hmotou tak velkého významu, přesto jsou nedílnou, nezanedbatelnou a specifickou součástí detritosféry, stejně jako jejich rozkladná společenstva. Takzvaná koprofilní společenstva se vyskytují a rozvíjejí na živočišných výkalech, zbytcích nestrávené potravy suchozemských



masožravců, býložravců i všežravců. Rozklad živočišných pozůstatků zajišťují kadaverní neboli nekrotrofní společenstva, v nichž se uplatňují jak živočichové, tak mikroorganismy.



Obr. 9 Podíl makro-, mezo- a mikrofauny na rozkladu rostlinného opadu s následnou akumulací půdní organické hmoty v závislosti na typu suchozemského biomu. V tropických oblastech je rychlost rozkladu opadu vysoká s minimální akumulací půdní organické hmoty, nejvíce z rozkladu profituje makrofauna. Rychlost rozkladu opadu postupně klesá a akumulace půdní organické hmoty narůstá se zvyšující se zeměpisnou šířkou (tedy obecně se změnou klimatických charakteristik, zejména s klesající teplotou a nárůstem srážek). Zároveň stoupá podíl mezofauny a mikrofauny na rozkladu rostlinného opadu. Mezofauna z rozkladu nejvíce profituje v lesích mírného pásu. V tundře se podíl všech skupin vyrovnává, v polárních oblastech je nejvýznamnějším rozkladačem mikrofauna. Upraveno podle M. J. Swift a kol. (1979)



Obr. 10 Obecný model drilosféry – části půdy ovlivněné aktivitou žížal. Uvnitř hranic této funkční domény žížaly akumulují makroagregáty, vytvářejí chodby a další prostory, vylučují různé látky a exkrementy, a tím formují specifické prostředí pro společenstva mikroorganismů a půdní fauny, se kterými následně vstupují do různých typů interakcí. Tyto interakce pak ovlivňují vnější prostředí, zejména růst rostlin a složení jejich společenstev, hydraulické vlastnosti půdy, přísun organické hmoty a její rozklad nebo humifikaci. Znaménka + indikují pozitivní zpětné vazby. Upraveno podle P. Lavelle a kol. (2007)

• Drilosféra

V současném pojetí je drilosféra část půdy ovlivněná aktivitou žížal. Zahrnuje biogenní struktury vytvářené žížalami – chodby, exkrementy ukládané na povrch půdy i do chodeb, tzv. middens – směs relativně málo rozložených organických zbytků a exkrementů nahromaděná při ústí chodeb anektických (hlubinných) druhů žížal, jakož i komůrky budované anektickými a endogeickými žížalami při přechodu do klidových stadií (diapauzy, quiescence). Součástí jsou povrchy těl žížal přicházející do styku s půdou a prostředí uvnitř jejich trávicího traktu včetně populací mikroorganismů a prvoků (protistů), které v něm vstupují do nejrůznějších specifických interakcí. Výsledkem vlivu žížal na půdu je významná odlišnost drilosféry od okolní půdy, a to jak v jejich fyzikálních, tak biochemických parametrech. Žížaly rovněž ovlivňují růst a kvalitu rostlin, což je dáno interakcemi mezi drilosférou a rhizosférou (obr. 10), a přímo i nepřímo též řadu dalších podpůrných a regulačních ekosystémových služeb, zejména sekvestraci (ukládání) uhlíku a infiltraci a zadržování vody (Lavelle a kol. 2006). Velký podíl vlivů, které mají žížaly na cykly živin a na rostliny, je nepřímý, zajišťovaný aktivitami mikroorganismů a bezobratlých živočichů, kteří jsou v drilosféře selektivně aktivováni a stimulováni. Mikroflóra je stimulována především promícháváním opadu a půdy a rozrušováním fyzikálních vazeb půdní organické hmoty uvnitř agregátů během jejich průchodu trávicím traktem žížal. Produkce velkého množství mukusu (polysacharidů) v přední části trávicí trubice žížal zajišťuje bohatý zdroj energie a je iniciátorem intenzivní mikrobiální činnosti. Ve středním střevě žížal pak dochází k rychlému rozkladu půdní organické hmoty, která je v okolní půdě pro mikroorganismy nedostupná. To vede k nárůstu mikrobiální biomasy v defekovaných exkrementech a k rychlé sukcesi hub a mikrofauny, které mohou být při opětovném pohlcení exkrementů významnou složkou potravy žížal.

Drilosféra je časoprostorově dynamickým systémem. Časová dynamika odráží období aktivity společenstva žížal a dobu jeho přetrvávání na daném místě, zatímco prostorová dynamika závisí především na horizontálním a vertikálním rozšíření žížal. Interakce s jinými organismy a ovlivňování půdních vlastností, a tím i působení drilosféry, nicméně přetrvávají delší dobu a ovlivňují větší prostor než pouze ten, který je striktně ohraničený časoprostorovou distribucí žížalího společenstva. Vliv drilosféry na struktury a procesy v ekosystému dále závisí na velikosti společenstva žížal, ale především na jeho struktuře, neboť drilosféry tvořené různými funkčními skupinami žížal mají různé vlastnosti (obr. 11–13).

• Porosféra

Představuje systém půdních pórů vyplněných půdním vzduchem nebo vodou, který poskytuje organismům prostor pro život a zajišťuje vertikální i horizontální



Obr. 11 Epigeické žížaly (např. *Lumbricus castaneus*) žijí především v opadance, kterou rovněž konzumují, rozměňují a částečně tráví. Proto není jejich vliv vpravdě drilosferický, neboť půda je jimi ovlivňována vesměs nepřímo, přes změny v opadu. Epigeické žížaly zvyšují rychlost jeho dekompozice, což vede k intenzivnějšímu vyplavování živin do půdy. Pohlcování a trávení exkrementů jiných živočichů navíc napomáhají k uvolňování živin vázaných v dosud nestrávených organických frakcích. Podobně jako v případech ostatních skupin zoedafonu jsou v jejich střevním traktu přednostně stimulovány některé mikroorganismy a redukovány jiné, což zde často vede k vysoké dominanci druhů, které jsou v okolním prostředí zastoupeny jen vzácně (foto V. Pižl)

transport látek a organismů půdním profilem. Její specifickou „podmnožinou“ je drilosféra. Hlavní faktory, které ovlivňují tvorbu, velikost a další vlastnosti pórů, jsou půdní textura (velikost půdních částic), struktura (způsob, jakým jsou půdní částice agregovány), aktivita půdních organismů (zejména hloubení chodeb) a růst kořenů. V obdělávaných půdách má velký vliv i kultivace půdy. Póry obvykle zaujmají kolem 50 procent z objemu půdy, u většiny půd a půdních horizontů je pórovitost 30–60 objemových procent.

Póry se rozdělují například podle schopnosti zadržovat vodu, a to na mikropóry a makropóry. Mikropóry jsou na průřezu menší než 30–60 mikrometrů, zadržují vodu působením kapilárních sil a hrají důležitou roli pro zadržení (retenci) vody v půdě. Makropóry jsou pro zachycení vody pomocí kapilárních sil příliš velké, ale jsou důležité pro zasakování vody do půdy a proudění půdního roztoku a také půdního vzduchu.



Obr. 12 Anektické žížaly, jako je žížala obecná (*L. terrestris*), budují v půdě rozsáhlé, převážně vertikálně orientované systémy chodeb. Z povrchu půdy mohou odstranit většinu opadu, který buď zapracují do půdy, nebo ho koncentrují v middens (blíže v textu). Tím významně urychlují jeho rozklad a tvorbu humusu typu mul. Na rozdíl od epigeických žížal, které pohlcují jen opadanku, anektické druhy pohlcují i značná množství minerálních a organických částic půdy (v případě *L. terrestris* mohou tvořit přes 60% pohlceného substrátu). Jejich aktivita může ovlivňovat půdní charakteristiky až do hloubky několika metrů. Vertikální přenos opadanky, exkrece mukusu, průnik kyslíku a selekce půdních částic vedou k obohacení stěn chodeb žížal o organickou hmotu a živiny (N, P, K, Ca, Fe). Následně vykazují stěny chodeb vyšší mikrobiální aktivitu než okolní půda. Chodby anektických žížal rovněž představují prostory pro preferenční růst kořenů rostlin, zejména v utužených půdách (foto V. Pižl)

Specifickým případem makropórů jsou biopóry vytvářené růstem kořenů rostlin a žížalami (i dalšími skupinami půdních živočichů). V hlubších vrstvách půdy převládají menší póry a s nimi se zmenšuje i velikost organismů, které je obývají.

Bakterie a archea najdeme i v pórech menších než 10 mikrometrů, ale vyskytují se prakticky ve všech pórech, často ve vodním filmu obklopujícím částice půdy. Protista i další zástupci mikrofauny, hlístice, vířníci a želvušky, obývají vodou vyplněné póry a vodní filmy. Jejich velikost se pohybuje v rámci desítek až stovek mikrometrů a obývané póry musí být podobně velké. Mezofauna, hlavně roztoči a chvostokoci, osídluje póry vyplněné vzduchem. Zejména chvostokoci mají značný význam pro



Obr. 13 Endogeické žížaly jsou geofágní, žijí se v půdě obohatěnou organickou hmotou. Jejich exkrementy obsahují a uvolňují významné množství živin. V krátkodobém měřítku několika hodin žížaly selektivně pohlcují a rozmělňují větší frakce půdy, ale asimilují jen malý podíl organické hmoty (asi 2-18 %). Následně vylučují velké množství uhlíku v exkrementech a zvyšují mikrobiální aktivitu jak ve střevě, tak v exkrementech. Ve střednědobém měřítku několika dnů až týdnů mikrobiální aktivita v exkrementech a chodbách nejprve roste, později po vyčerpání potravních zdrojů nebo vlivem vysychání klesá. Na snímku *Aporrectodea trapezoides* (foto V. Pižl)

tvorbu a zachování půdní struktury. Jejich zástupci rozmělňují při konzumaci rostlinný opad a vylučují ho ve formě kompaktních fekálních pelet, které jsou kvalitativně mnohem zajímavějším zdrojem živin pro mikroflóru než celistvý surový opad. Fragmentací a rozmělnováním se snižuje objem opadu za současného mnohonásobného zvětšení povrchu, čímž se zpřístupňují živiny menším organismům. Na mělnění rostlinného materiálu se podílí i mnoho zástupců makrofauny, například mnohonožky (Diplopoda), suchozemští stejnonožci (Oniscidea), slimáci (Limacidae) a larvy dvoukřídlých (Diptera). Část zástupců makro- a megafauny je na velikosti pórů nezávislá, protože je schopna půdou aktivně razit chodby (tunely). Mezi aktivní tvůrce pórů patří v mírném pásu zejména anektické a endogeické žížaly, v kyselých nebo sušších půdách jsou však významnější mravenci a v tropech je nahrazují termiti. Mezi tunelující živočichy patří i řada dalších skupin, především zástupci hmyzu, jako jsou krtonožky (Gryllotalpidae), ploštice hrabulky (Cydnidae), vrubounovití brouci (Scarabaeidae)

a cikády (Cicadoidea). K megafauně mající vliv na pórovitost půd řadíme hlavně malé obratlovce žijící v zemi, krtky, hraboše aj. Kořeny rostlin prorůstají půdou i do značné hloubky desítek metrů. Využívají již přítomné póry a praskliny, ale také aktivně póry vytvářejí (více v příštím dílu).

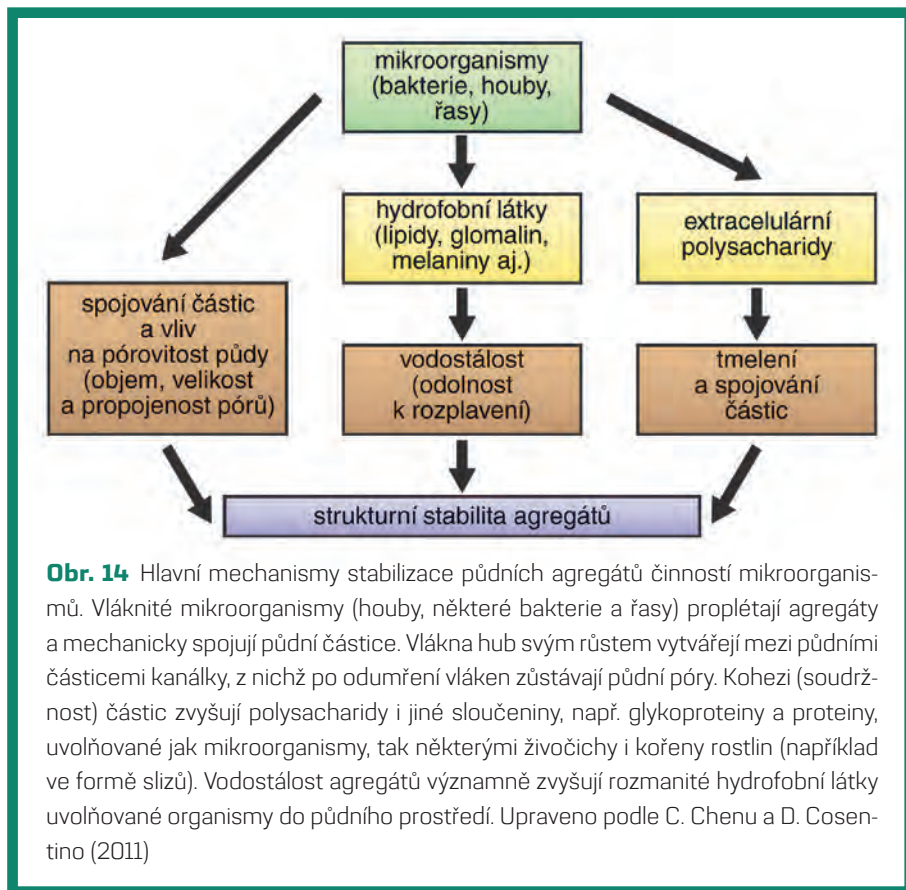
Porosféra je propojeným systémem, v němž probíhá transport látek a zdrojů živin a energie zprostředkovaný vodou, vzduchem i půdními organismy. Voda vstupuje do půdních prostor na základě gravitačních a kapilárních sil. Na její další pohyb půdním profilem mají vliv adhezní a adsorpční síly, které poutají vodu na povrchu pevných částic (např. organické hmoty nebo minerálů), kohezní síly, které poutají vodní částice k sobě na základě jejich polariry, dále osmotický a hydrostatický tlak. Pohyb vody závisí v neposlední řadě na velikosti a distribuci pórů. Kapalnou vodou jsou půdním profilem transportovány živiny, půdní částice i organismy. Voda se však šíří porosférou i v podobě vodní páry. Vzduch se v půdě pohybuje v závislosti na teplotních gradientech, proudící vodě a změnách atmosférického tlaku. Nejdůležitějším transportním artiklem je samozřejmě kyslík a již zmiňovaná vodní pára.

• Agregátosféra

Zahrnuje povrchy a vnitřní prostředí půdních agregátů, které jsou základem trojrozměrné stavby půdy, a tím i půdní struktury. Tvoří je pevné částice různé velikosti, a to jak minerální, tak organické, které jsou navzájem poutány silami, jež překonávají síly vedoucí k rozpadu agregátů. Podle velikosti se obvykle rozlišují makroagregáty (> 250 μm) a mikroagregáty (< 250 μm). V půdě jsou organizovány hierarchicky – velké agregáty jsou tvořeny shluky menších agregátů a ty pak tvoří shluky samotných minerálních částic a humusu (o velikosti pod 20 μm). Makroagregáty vznikají volným shlukováním minerálních a organických částic a uvnitř těchto relativně velkých agregátů pak ještě těsnějším spojením vznikají menší mikroagregáty. Částice organické hmoty uzavřené uvnitř makroagregátů zde totiž mohou sehrát úlohu nukleačních jader a díky aktivitě mikroorganismů na svém povrchu jsou přeměňovány (tmeleny) v mikroagregáty.

Procesů, které podporují agregaci částic a tvorbu půdních agregátů, je mnoho (obr. 14). Z fyzikálně-chemických má největší význam vzájemná vazba mezi jílovými částicemi pomocí nábojů na jejich površích, která dává vzniknout prvotnímu stupni agregace (flokulám neboli vločkám). Tyto částice jsou základními stavebními jednotkami mikroagregátů, jejichž další agregaci napomáhají interakce jílových minerálů a humusových látek. Při těchto interakcích navíc dochází k orientaci hydrofilních funkčních skupin směrem do agregátu a aromatických jader z humusových látek směrem ven, čímž se mikroagregát jako celek stává vodoodpudivým, a tím nerozpustným a dlouhodobě stabilním.

Z biologických procesů je zvláště významná aktivita půdních živočichů, především žížal. V průběhu svého života přemísťují a polykají minerální částice a organickou



hmotu. Tyto částice se v jejich trávicím traktu rozpadají, promíchávají a následně flokulují a v produkovaných exkrementech tak nalezneme již vytvořené agregáty, které v některých případech tvoří až 60 procent povrchové půdy; takové půdy pak nazýváme vermisol. Rovněž při tvorbě chodeb mohou vznikat agregáty, a to tak, že pohybem a protlačováním žížal půdou dochází k vzájemnému přibližování částic, jejichž stmelování účinně napomáhá sliz obsahující mukopolysacharidy, který je produkován žížalami. Kořeny rostlin a hyfy hub propojují minerální částice i samotné agregáty. Podobně jako bakterie při rozkladu organické hmoty produkují i kořeny rostlin a houby polysacharidy, jež vytvářejí lepivou síť. Polysacharidy jsou odolné vůči rozpuštění ve vodě, a tak jsou důležité nejen pro tvorbu agregátů, ale i z hlediska jejich dlouhodobé stability. Významný specifický stabilizační efekt na trvanlivost půdních

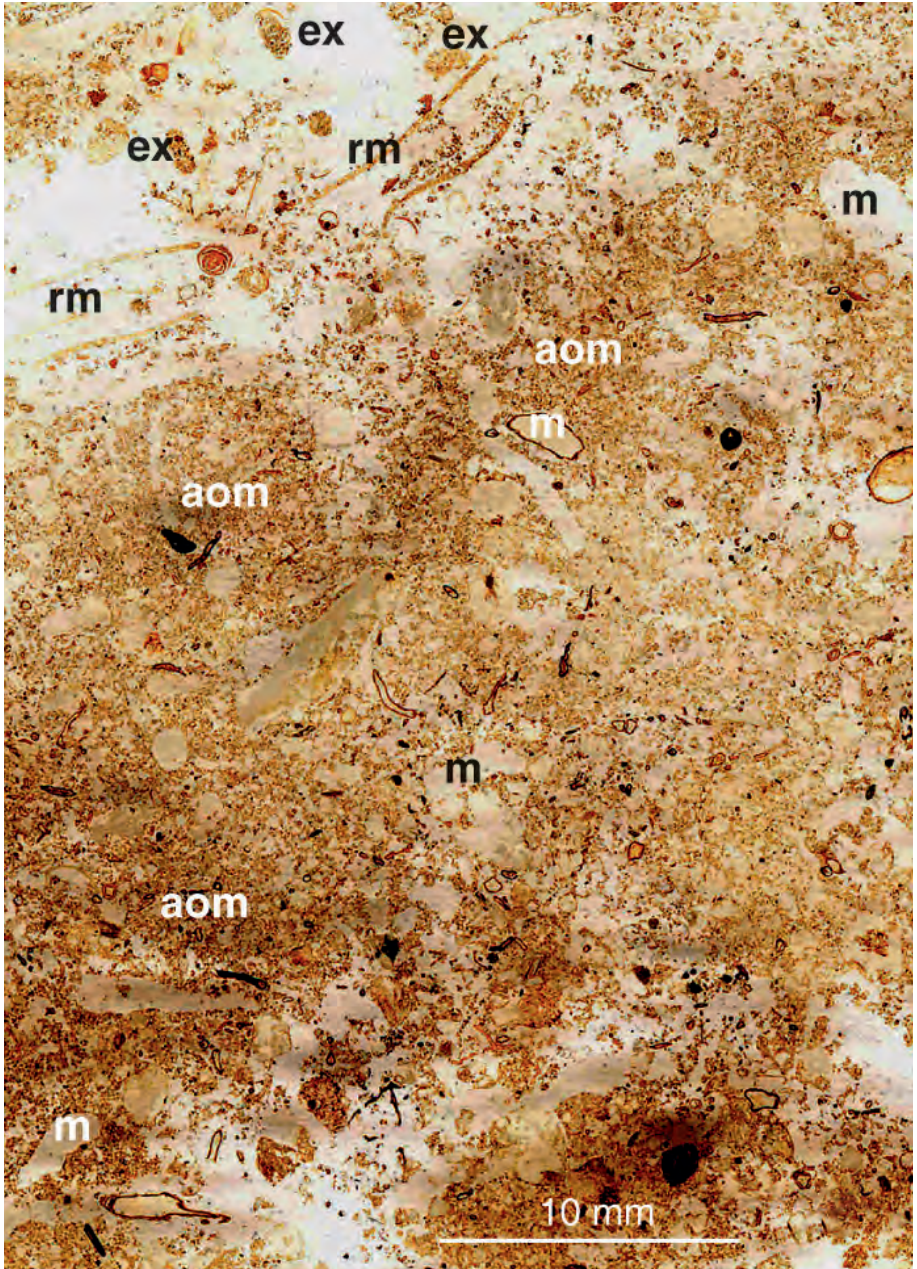
agregátů mají mykorhizní houby vytvářející lepivý glykoprotein glomalin s tmelícím účinkem. Podstatným činitelem při tvorbě a stabilizaci agregátů je organická hmota. Představuje zdroj energie pro životní aktivity půdních organismů produkujících polysacharidy a produkty rozkladu ve formě polymerů také fyzikálně-chemicky interagují s minerálními částicemi a formují voděodolné agregáty.

Výskyt agregátů je příznivý pro řadu funkcí půdy a její úrodnost a kvalitu. Ovlivňují půdní strukturu, s níž souvisí pohyb vzduchu a vody v půdě. Vytváření agregátů zajišťuje nízkou objemovou hmotnost půdy, a tedy vysoký podíl makropórů. Se zvyšujícím se zastoupením větších agregátů se tak zvyšuje pórovitost půdy, s čímž souvisí i lepší provzdušněnost a kapacita poutat vodu. To působí na život v půdě neboli růst kořenů rostlin a aktivitu půdních organismů rozkládajících organickou hmotu. Existence kvalitních voděodolných agregátů zvyšuje resilienci půdy a její odolnost vůči odnosu zejména nejmenších částic vodní i větrnou erozí. Zásahy podporující tvorbu půdních agregátů a tvorbu dobré struktury půdy tak patří k významným protierozním opatřením. Půdní agregáty jsou nesmírně důležitým prostředím pro půdní mikro- a mezoedafon. Představují organizovanou mikrostrukturu lišící se vnitřním prostředím od okolní půdy. Uvnitř agregátů se nacházejí refugia specifických mikrobiálních společenstev, chráněných zde před predátory.

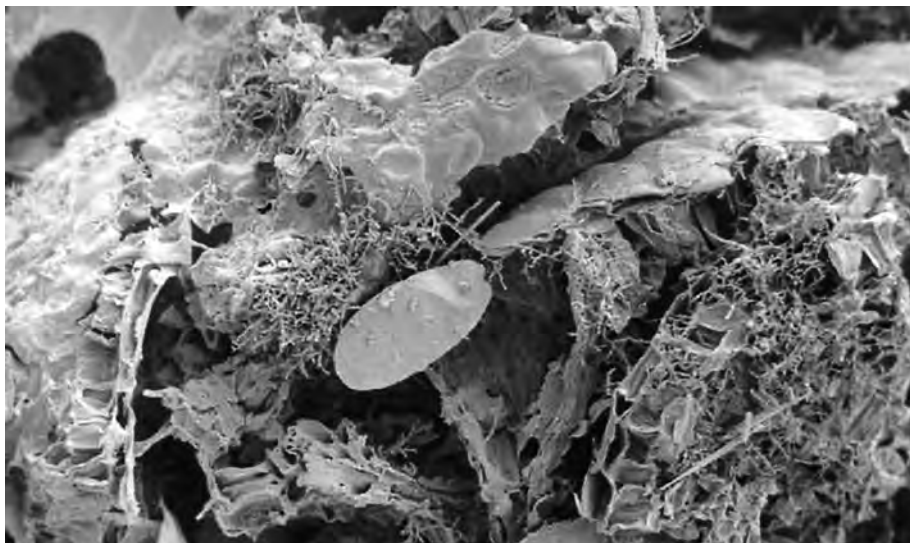
Mikrostruktura a ultrastruktura půdy

Jako půdní mikrostrukturu označujeme vzájemné uspořádání a velikostní poměry základních stavebních mikroelementů půdy, tedy minerálních zrn, zbytků rostlin a živočichů a produktů jejich metabolismu, jakož i struktur vytvořených různými aktivitami půdních živočichů (řádově o velikosti desítek, stovek až tisíců mikrometrů). Základem pro její studium je zhotovení tenkých půdních výbrusů nebo leštěných řezů (**obr. 15**). Různé mikroskopické techniky umožňují na výbrusech lépe rozlišit jednotlivé komponenty včetně exkrementů různých zástupců půdních bezobratlých. Rozdíly v jejich morfologii, vnitřní stavbě a složení byly podrobně studovány, a lze je proto zpětně na výbrusech rozlišit (Rusek 1985). Drobné (30–200 μm) oválné a dobře zachovalé exkrementy vytvářejí v půdním profilu chvostokoci (Collembola) a roztoči ze skupiny pancířníků (Oribatida). Obdobnou velikost mají exkrementy roupic (Enchytraeidae), liší se však nepravidelnými tvary, vyšším obsahem minerálních částic i odlišnou lokalizací v profilu. Větší a často kompaktní exkrementy oválného nebo válcovitého tvaru (0,2–3 mm) produkují larvy dvoukřídlého hmyzu, mnohonožky anebo suchozemští stejnonožci. Exkrementy žížal obsahují vysoký podíl minerálních částic.

Ještě detailnější obraz strukturní stavby půdy poskytují metody elektronové mikroskopie. Tyto ultrastrukturní analýzy umožňují řádově několikanásobně vyšší rozlišení a pozorování struktur až na úrovni bakteriálních buněk. S využitím skenovací



Obr. 15 Půdní výbrus zhotovený z vysušeného vzorku zalitého do umělé pryskyřice umožňuje s pomocí mikroskopu studovat vzájemné uspořádání všech půdních částic, přítomnost rostlinných zbytků (liniovité struktury) i pelety ukládané do půdy bezobratlými živočichy: ex – exkrementy půdních bezobratlých (mnohonožek, larev dvoukřídlých), rm – rostlinné materiály (příčné řezy listovým opadem), aom – amorfni organický materiál, m – minerální zrna (foto K. Tajovský)



Obr. 16 Detail povrchové struktury části pelety – exkrementu mnohonožky. Dobře patrné jsou hrubé úlomky nestrávených rostlinných pletiv a jemná síť vláken mikroskopických hub. Uprostřed schránka krytenky (světlý ovál). Ačkoli je peleta makroskopicky relativně homogenní, ve skutečnosti, jak ukazuje tento detail, má značně složitou strukturu. Snímek ze skenovacího elektronového mikroskopu (foto K. Tajovský)

elektronové mikroskopie lze detailně pozorovat a dokumentovat povrchové struktury půdních částic a povrchy půdních organismů (**obr. 16**). Transmisní elektronová mikroskopie umožňuje nahlížet na půdní částice a biologické projevy až na úrovni aktivit půdních mikroorganismů.

V následující kapitole si přiblížíme interakce půdních organismů s rostlinami a zaměříme se na dvě významné funkční sféry, které mají k rostlinám úzký vztah – na rhizosféru a mykorhizosféru.

8 Interakce půdních organismů a rostlin

Miloslav Šimek, Dana Elhottová, Alica Chroňáková, Eva Kaštovská, Jitka Klimešová

V dosavadních kapitolách jsme se věnovali nejvýznamnějším skupinám půdních organismů a jejich fyziologii. V předchozí sedmé kapitole jsme ukázali, že půdní organismy vytvářejí složité komunity s mnoha vazbami mezi sebou i se svým prostředím a že tvoří funkční společenstvo, jež se účastní vzniku a vývoje půdy a zajišťuje řadu jejích funkcí. Společenstva půdních organismů jsou navíc v mnoha významných interakcích s rostlinami, nepřímých i přímých, o nichž pojednáme v této kapitole.



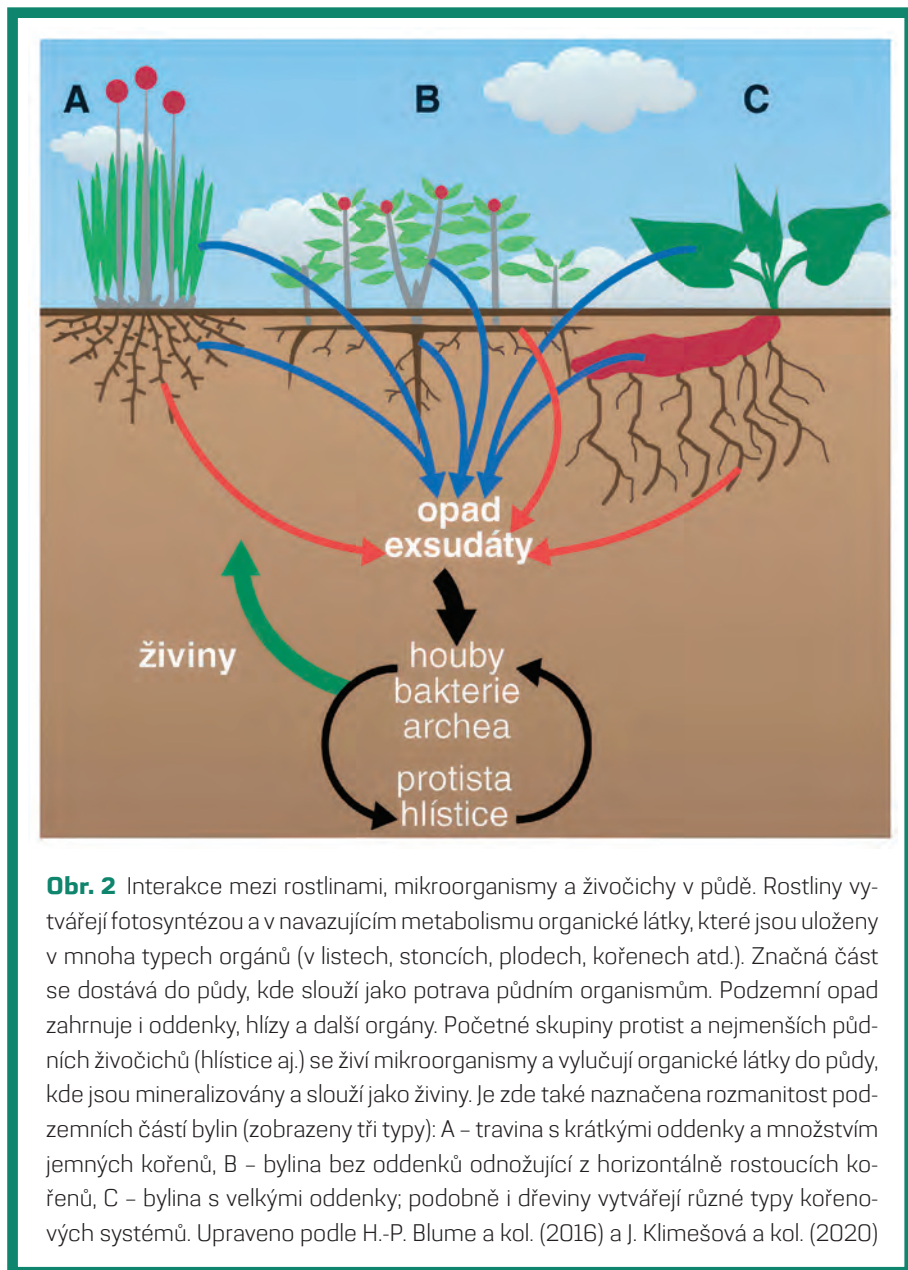
Obr. 1 Jetel luční (*Trifolium pratense*), stejně jako další jeteloviny, přispívá k pestrosti jetelovino-travních porostů na zemědělské půdě i polopřirozených společenstev. Symbiotickou fixací vzdušného molekulárního dusíku (N_2) s hlízkovými bakteriemi zajišťuje většinu své potřeby dusíku. Značný podíl fixovaného dusíku je navíc k dispozici pro další rostliny společenstva a zprostředkovaně pro mnoho půdních mikroorganismů. Jeteloviny prokořeňují půdu do velké hloubky, tím napomáhají tvorbě dobré půdní struktury, transportu organické hmoty a živin a oživení hlubších vrstev půdy. Prostřednictvím mykorhizních hub, s nimiž jsou kořeny jetele v symbióze, se podstatně rozšiřuje objem půdy, z něhož společenstvo rostlin a mikroorganismů může čerpat minerální živiny a vodu (foto M. Kobes)

Toky energie a živin v půdě

Většina půdních organismů je závislá na organické hmotě, na sloučeninách vytvořených jinými organismy. Tyto látky jsou zdrojem energie pro podstatnou část mikroorganismů a pro živočichy (chemotrofní organotrofy) a zároveň zdrojem uhlíku pro budování biomasy všech heterotrofů. V půdě tvoří hlavní zdroj organické hmoty sloučeniny z mrtvé biomasy rostlin a látky uvolňované rostlinami do půdního prostředí ještě za jejich života. Heterotrofní chemoorganotrofní organismy postupně rozkládají jednoduché i složité organické látky a mineralizují je na nejjednodušší sloučeniny a prvky. Rozkladu složitějších látek včetně odolných biopolymerů, jako je například lignin, napomáhají i extracelulární enzymy uvolňované organismy (rostliny nevyjímaje) do půdy. Pro rozkladné reakce se u půdních organismů vyvinula řada metabolických drah včetně aerobní a anaerobní respirace a fermentace. Jejich fyziologické nároky a biochemická podstata jsou různé, ale účel je stejný – získat energii, uhlík a další prvky a jednoduché sloučeniny pro metabolismus. To ale zároveň znamená, že pro akceleraci a chod biologických procesů v půdě jsou nutné rostliny, které představují hlavní zdroj organické hmoty. A platí to i naopak. Aktivita půdních organismů je velice důležitá pro rostliny, jež závisejí na příjmu minerálních živin z půdy, a ty se uvolňují rozkladem organických látek (a zvětráváním půdotvorných minerálů a hornin, což je značným dílem také výsledkem působení půdních organismů). Pro úplnost dodejme, že existují i četné výjimky, které ale kvantitativně zdaleka nedosahují rozměru koexistence vzájemné spolupráce rostlin a půdních organismů. Mezi takové výjimky může patřit vyvíjející se půda v extrémních podmínkách, nedovolujících růst rostlin, jako jsou iniciální stadia vývoje půdy na kamenných sutích, lávových vývěrech nebo půdy v arktickém a vysokohorském prostředí, nebo naopak hydroponické a jiné systémy pěstování rostlin bez půdy. V přirozených, polopřirozených i zemědělských a lesních ekosystémech však naprosto převažuje půda osídlená rostlinami, a tedy plná interakcí mezi společenstvy půdních organismů a společenstvem rostlin.

Rostliny – zdroj energie a živin

Důležitým biologickým procesem na Zemi je fotosyntéza, v níž probíhá přeměna sluneční energie na energii uchovávanou v chemických vazbách organických látek (v asimilátech). Odtud je energie využívána v metabolismu fotosyntetizujících organismů a posléze všech dalších na ně navázaných (většiny organismů na Zemi). Biomasu tvoří kromě uhlíku, kyslíku a vodíku coby hlavních složek řada dalších prvků a mnoho prvků organismus potřebuje také k zajištění svých funkcí. Tyto biogenní prvky nazýváme minerálními živinami. Jejich zdrojem je pro rostliny hlavně půda a v podstatně menší míře i atmosféra. Pro získání minerálních živin a na další procesy spotřebuje rostlina mnoho energie, neboť ze 100 procent uhlíku získaného fotosyntézou bývá



Obr. 2 Interakce mezi rostlinami, mikroorganismy a živočichy v půdě. Rostliny vytvářejí fotosyntézou a v navazujícím metabolismu organické látky, které jsou uloženy v mnoha typech orgánů (v listech, stoncích, plodech, kořenech atd.). Značná část se dostává do půdy, kde slouží jako potrava půdním organismům. Podzemní opad zahrnuje i oddenky, hlízy a další orgány. Početné skupiny protist a nejmenších půdních živočichů (hlístice aj.) se živí mikroorganismy a vylučují organické látky do půdy, kde jsou mineralizovány a slouží jako živiny. Je zde také naznačena rozmanitost podzemních částí bylin (zobrazeny tři typy): A – travina s krátkými oddenky a množstvím jemných kořenů, B – bylina bez oddenků odnožující z horizontálně rostoucích kořenů, C – bylina s velkými oddenky; podobně i dřeviny vytvářejí různé typy kořenových systémů. Upraveno podle H.-P. Blume a kol. (2016) a J. Klimešová a kol. (2020)

Tab. 1 Látkové složení biomasy některých rostlin (hmotnostní % ze suché biomasy). Upraveno podle E. A. Paul a F. E. Clark (1996)

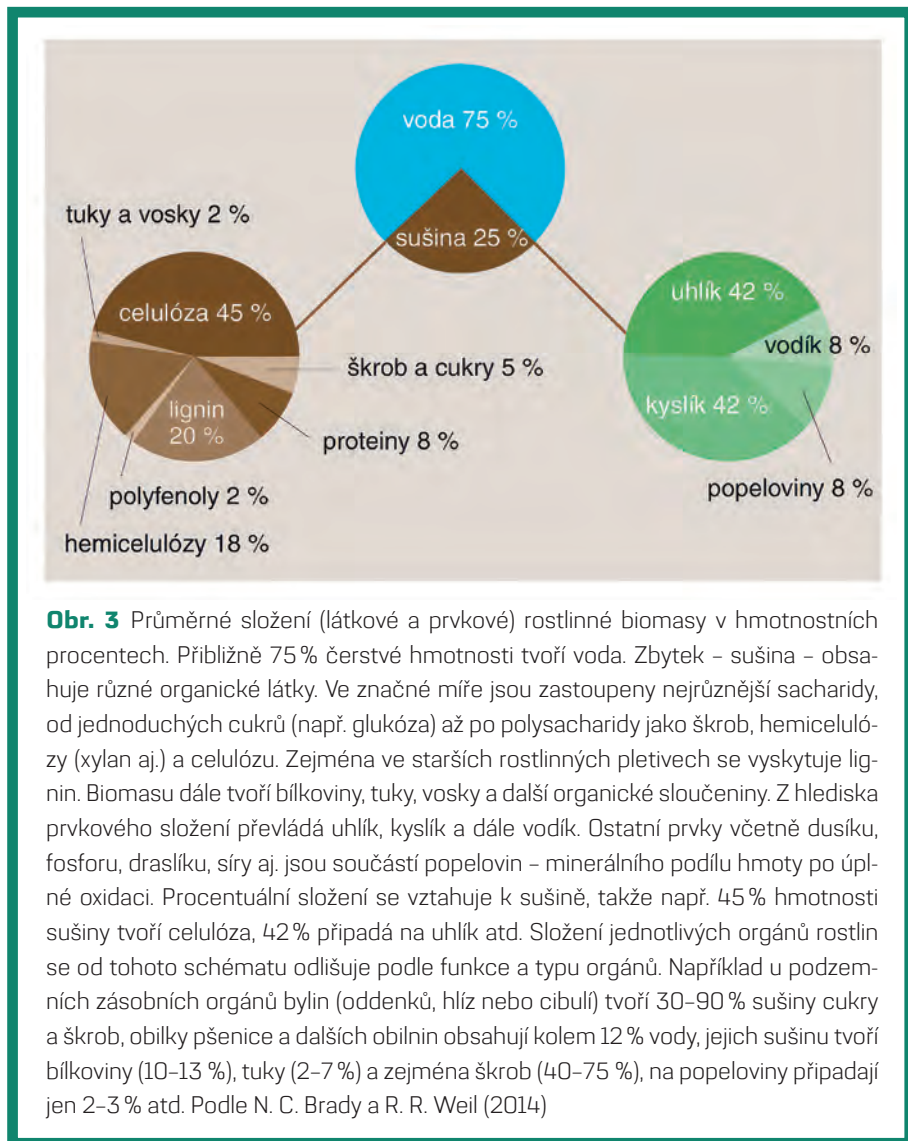
Rostlina	Bílkoviny	Hemicelulózy	Celulóza	Lignin
vojtěška (stonky)	15-18	8-11	13-33	6-16
pšenice (sláma)	2,5-3,5	21-26	27-33	18-21
buk (dřevo)	0,6-1	27-40	45-51	18-21
borovice (piliny)	0,5-1	24-30	42-49	25-30

nanejvýš polovina zabudována do biomasy. Dalších zhruba 30 procent rostlina prodýchá (tak si zajišťuje energii potřebnou na chod svého metabolismu) a stejný podíl (ale někdy až 50 %) energeticky bohatých látek uvolňuje do půdy (**obr. 2**). Zde tyto látky slouží buď jako potrava pro půdní organismy, nebo jde o enzymy a jiné biologicky aktivní sloučeniny. Uvolňování obrovského množství asimilátů rostlinami do půdy není žádné plýtvání cenným materiálem, tato investice slouží přímo i nepřímo k zajištění minerální výživy a k udržování půdních procesů potřebných pro rostliny. Vedle fototrofních organismů, tedy rostlin, řas, cyanobakterií (sinic) a některých dalších skupin bakterií, se na tvorbě primární biomasy podílejí v nesrovnatelně menší míře chemotrofní mikroorganismy, například některé bakterie a archea (o fyziologické pestrosti organismů více v *Živě* 2014, 1).

Rostlinná biomasa obsahuje většinou 60–90 procent (průměrně 75 %) vody. Zbytek je takzvaná sušina, tvořená zejména uhlíkem a kyslíkem, dále vodíkem a dalšími prvky (popelovinami, **obr. 3**). Prvky jako dusík, síra, fosfor, draslík, vápník, hořčík ad. jsou tedy obsaženy v rostlinné biomase v poměrně malém množství. Přesto jde o nesmírně důležité živiny rostlin i mikroorganismů. Z hlediska látkového složení jsou v rostlinné biomase obsaženy z velké části složité komplexní látky, jako jsou celulóza nebo lignin (**tab. 1**); jejich podíl se ale značně liší jak mezi druhy, tak mezi orgány a částmi rostlin.

Odumřelá biomasa a organické látky vylučované organismy ještě za jejich života (extracelulární enzymy a jiné látky mikroorganismů a rostlin, kořenové exsudáty, výkaly živočichů apod.) jsou v půdách rozkládány (**obr. 4**). Tyto látky představují podstatnou součást specifické půdní sféry, detritosféry, kterou jsme si popsali v minulé kapitole. V detritosféře se realizuje jedna z nejdůležitějších interakcí rostlin jako dárců biomasy a půdních organismů jako spotřebitelů a rozkladačů. Při velkém přísunu rostlinného materiálu v podmínkách, které neumožňují rychlý rozklad, se opad hromadí a rozklad probíhá obdobně jako při kompostování. V povrchových vrstvách dochází k uvolňování snadněji dostupných látek, v hlubších vrstvách se díky většímu uvolňování tepla rozkladem organické hmoty zvyšuje teplota, která podporuje rozvoj termofilních mikroorganismů a tím napomáhá rozkladu i složitějších biopolymerů. V rozkladných procesech je část organických látek mineralizována na jednoduché anorganické sloučeniny, část zůstává v různém stupni rozkladu a přeměn a může

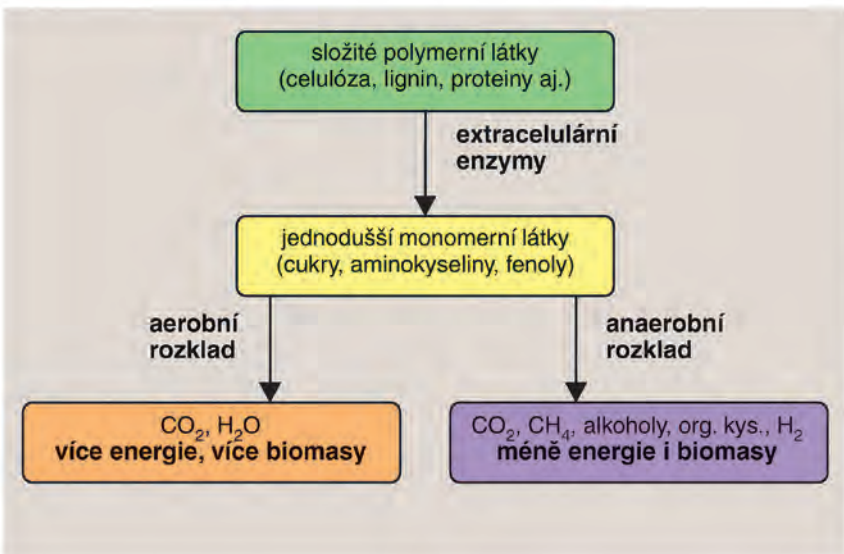
v půdě přetrvávat i značně dlouho. Část se možná využije v procesech syntézy nových látek, které označujeme jako humusové látky. Tato tradiční představa se ovšem v současné době mění, jak podrobněji ukážeme v příští kapitole. V předchozí části jsme si



přiblížili koncepci půdních sfér coby ohnisek zvýšené biologické aktivity, které můžeme v půdě rozlišit z hlediska prostorového i funkčního. Rostliny se podílejí na tvorbě řady těchto sfér, zejména na vzniku a fungování rhizosféry a mykorhizosféry.

Podzemní orgány rostlin a jejich vliv na půdu

Rostliny prorůstají půdu kořeny, které v dostatečně hlubokých půdách někdy pronikají i do značné hloubky desítek metrů. Kořeny využívají pro růst již přítomné póry,



Obr. 4 Postup rozkladu organických látek a jejich energetické využití. Při rozkladu nejsložitějších biomolekul se uplatňují extracelulární enzymy uvolňované do půdy nejružnějšími organismy včetně rostlin jako jedna ze složek kořenových exsudátů. Jednodušší organické látky s menšími molekulami již mohou být přijaty do buněk mikroorganismů, které je využívají jako zdroj energie. Rozklad probíhá buď za aerobních podmínek respirací, nebo za anaerobních podmínek anoxickou respirací či fermentací (CH₄ – metan, org. kys. – organické kyseliny, H₂ – molekulární vodík); z hlediska energetické výtěžnosti je mnohem výhodnější aerobní rozklad. Vedlejšími produkty jsou anorganické živiny uvolněné pro další využití jak mikroorganismy, tak rostlinami (není zobrazeno).

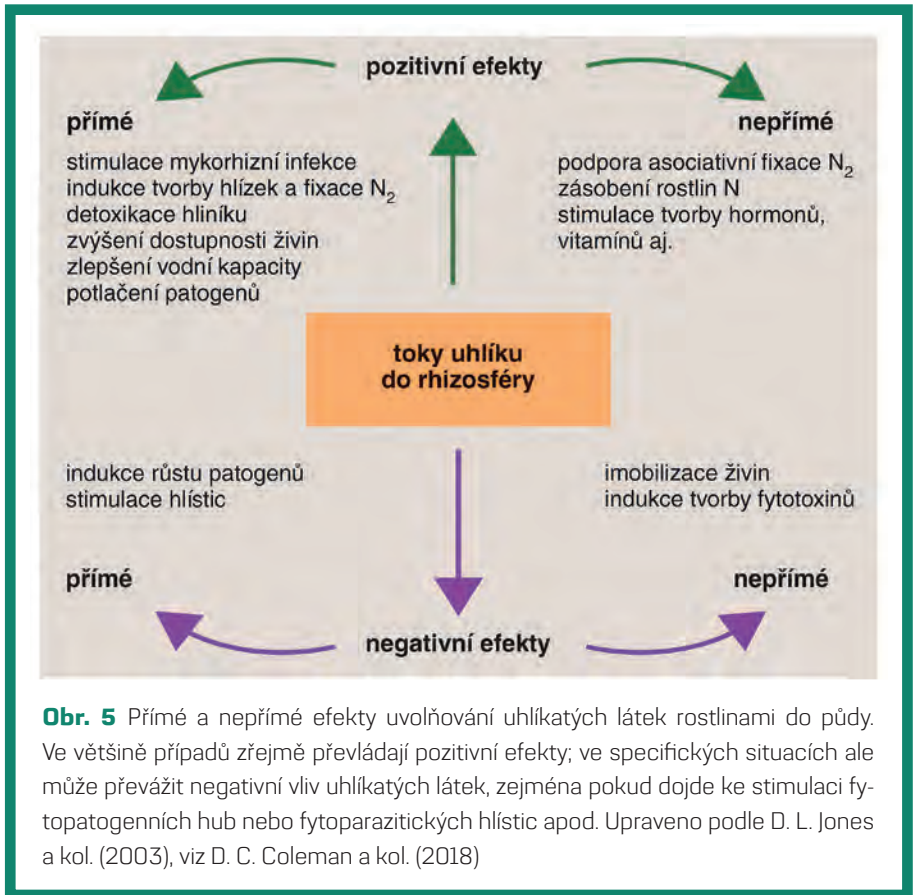
Tab. 2 Roční přísun uhlíku v opadu podle typu ekosystému. Upraveno podle R. E. White (1997)

Typ vegetace, využití půdy	Prísun uhlíku [t/ha/rok]
alpínská a arktická vegetace	0,1-0,4
pšenice (sláma)	1-2
buk (dřevo)	2-4
borovice (piliny)	1,5-3
tropický les	1,5-4
tropický les (Kolumbie)	4-5
tropický les (západní Afrika)	8-12

ale také aktivně póry vytvářejí. Vytlačují půdní částice a po odumření a rozkladu nekromasy zůstávají jimi vytvořené kanálky. Jednotlivé druhy rostlin se od sebe značně liší v tlaku, který vyvíjejí na okolní půdu. Největší sílu jsou schopné vyvinout dřeviny, z nedřevnatých rostlin pak například trávy a jeteloviny. Tyto hluboko kořenící druhy prorůstají půdou do hloubky i několika metrů a díky této vlastnosti se používají na bioremediaci zhutněných půd (kromě pozitivního vlivu na strukturu půdy účinně přemísťují v profilu vodu a živiny a po odumření zachovávají v půdě biomasu). Rostliny také vytvářejí agregáty slepováním půdních částic pomocí kořenových exsudátů, které dále stabilizují mechanicky růstem kořenů. Prorůstáním, ale i rozrušují existující agregáty a rozšiřují stávající póry. Rostliny se v některých případech mohou na pórovitosti podílet aktivně i způsobem obnovování svých populací. Například lesní ekosystémy se přirozeně obnovují prostřednictvím vývrátů stromů. Tímto způsobem jsou lesy postupně „přeorávány“, podobně jako se pole mechanicky kultivují pro zajištění vhodné pórovitosti a struktury půdy pro pěstování plodin.

Množství organických látek každoročně vstupujících do půdy je velmi různé a závisí mimo jiné na klimatických podmínkách a na vegetaci (**tab. 2**). Zatímco jejich přísun z nadzemních částí rostlin je relativně dobře znám, přísun ve formě kořenových exsudátů a odumřelých kořenů i dalších podzemních orgánů je ve většině případů značně nejistý. Odhadem se takto do půdy dostává průměrně 20–50 procent (podle některých autorů až 80 %) uhlíku fixovaného ve fotosyntéze (**obr. 5**). Půdy a sedimenty představují největší globální zásobník organického uhlíku na Zemi; pokud jde o jeho celkový obsah v různých organismech, nejvíce je ho v rostlinách. Je ale třeba upozornit, že odhady velikosti zásobníků se různí, zásoba organického uhlíku ve fosilních látkách je podle řady odhadů větší (viz další kapitola).

Z hlediska rozložitelnosti, a tedy dostupnosti, rozdělujeme organické látky v půdě na relativně dostupné (labilní) a hůře dostupné (rekalitrantní), případně téměř nerozložitelné (inertní). Labilní látky produkované rostlinami zahrnují především kořenové exsudáty obsahující rozpuštěné monosacharidy, aminokyseliny a organické kyseliny. Kyseliny napomáhají k zvětrávání hornin a uvolňování jinak nedostupných



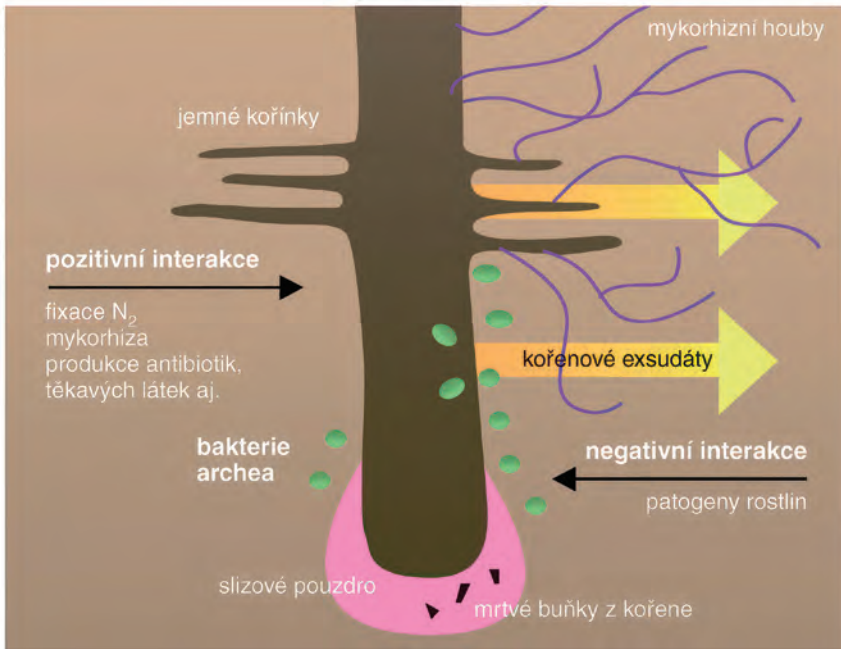
forem minerálních živin, zejména fosforu, z povrchů a struktur minerálních částic a zpřístupňují tak tyto živiny rostlinám a mikroorganismům. Labilní složky biomasy jsou však obsaženy i v pletivech všech rostlinných orgánů, a to například ve formě cukrů rozpustných ve vodě (monosacharidů a oligosacharidů) produkovaných fotosyntézou a sloužících jako zdroj energie i jako základní složka pro tvorbu strukturálních látek (např. celulózy, hemicelulózy a ligninu). Ty představují rekalitrantní látky, mnohem hůře podléhající rozkladu. Na rozložitelnost mají vliv také vlastnosti opadu – dostatek dusíku v biomase podporuje rozklad, malé orgány se rozkládají lépe než velké apod. Bohužel o složení podzemního opadu víme poměrně málo, mimo jiné není jasné, jaké množství zásobních látek je v odumírajících zásobních orgánech, tedy

Tab. 3 Podíl biomasy kořenů na celkové biomase různých porostů a plodin. Jednoduchý přepoččet pro vojtěšku při 37% podílu kořenů na celkové biomase a při nadzemní biomase např. 8 t ukazuje na biomasu kořenů vojtěšky kolem 5 t, při výnosu ječmene 5 t zrna a 3 t slámy je zároveň biomasa kořenů ječmene při 20% podílu kořenů kolem 2 t/ha. Jde samozřejmě o schematické příklady, v konkrétních podmínkách může být biomasa kořenů značně odlišná. Upraveno podle různých autorů (viz P. Lavelle a A. V. Spain 2001)

Ekosystém	Podíl kořenů [hmotnostní %]
jehličnatý les	60–73
listnatý les (topol)	40
křoviny (lebeda, bělostník)	65–66
traviny (prérie)	50–85
plodiny	-
- vojtěška	37 (27–47)
- ječmen (hnojený)	16
- ječmen (nehnojený)	23
- kostřava	31

jestli je rostlina před odumřením vyprázdní, nebo ne – tím je samozřejmě ovlivněna rozložitelnost vzniklého opadu i jeho energetická a živinová hodnota.

Kořeny jsou pro většinu rostlin nepostradatelné. Mechanicky upevňují rostlinu v půdě, ale hlavně zajišťují příjem vody a živin. Biomasa kořenů dosahuje tuny suché biomasy na hektar v suchých savanách, až přes 100 t/ha v temperátních a tropických lesích, může tvořit 15–90 procent celkové biomasy rostlin (**tab. 3**). Roční produkce kořenů u polních plodin je v závislosti na plodině a půdních a klimatických podmínkách 0,5 až 5 tun suché biomasy na hektar, u travních porostů kolem 5 t/ha, v listnatých lesích 2–9 t/ha a v jehličnatých lesích 1–11 t/ha. Kořeny jedné rostliny mohou zasahovat do vzdálenosti desítek metrů a pronikají do hloubek až 50–60 metrů, zvláště u dlouhověkých stromů. Polní plodiny obvykle mají většinu kořenové masy soustředěnou do svrchních vrstev (tedy 30–40 cm), ale například kořeny vojtěšky čili tolce seté (*Medicago sativa*) běžně rostou do hloubky několika metrů (podle půdy, v mělkých půdách jde o menší hloubku, a také podle stáří rostlin, ve druhém nebo třetím roce pěstování dosahují na dostatečně hluboké půdě do 10 m i více). Zásadní pro půdní organismy a biologické procesy je, že z obrovské biomasy kořenů každoročně odumírá někdy i podstatná část (30–90%) a přísun organické hmoty do půdy v této formě tak několikrát přesahuje přísun nadzemního opadu. U bylenných společenstev (která tvoří polovinu vegetace souše) není veškerá podzemní biomasa rostliny tvořena kořeny, nebo alespoň ne jemnými kořeny. Její velkou část představují podzemní zásobní orgány, které bývají stonkového původu (oddenky, hlízy, cibule), liší se svou



Obr. 6 Rhizosféra je jedním z ohnisek zvýšené biologické aktivity v půdě. Kořeny rostlin uvolňují do prostředí velké množství organických látek ve formě kořenových exsudátů (sacharidy, aminokyseliny, organické kyseliny aj.), slizových látek (glykoproteiny, polysacharidy ad.) i jako odumřelé buňky pletiv a jiné rhizodepozice (viz **tab. 4**). To stimuluje rozvoj mikrobiálních společenstev v okolní půdě (rhizosféře), na povrchu kořenů (v rhizoplánu) i uvnitř rostlinných pletiv (endofytní mikroorganismy). Rostliny takto vyživují bohatá mikrobiální společenstva, na něž jsou navázány mnohé skupiny půdních živočichů (viz **obr. 2**). Mikroorganismy v rhizosféře podporují růst rostlin řadou mechanismů, z nichž nejlépe poznané jsou uvedeny jako pozitivní interakce. Za pomoci extracelulárních enzymů (a živočichů) rozkládají organické látky a mineralizují je na nejjednodušší sloučeniny včetně dusíkatých, fosforečných nebo sírných minerálních látek a iontů, které pak slouží jako živiny pro samotné mikroorganismy a rostliny při produkci nové biomasy. Mikrobiální společenstvo se během růstu kořene mění, mladý kořen (na obr.) má kořenovou špičku a vlášení a produkuje nejvíce exsudátů; jak stárne, mohou se z něj více odlupovat povrchové části. Kořeny a mykorhizní houby vytvářejí mykorhizosféru (viz dále). Podle H.-P. Blume a kol. (2016)

vytrvalostí a také se stávají součástí podzemního opadu. Biomasa oddenků na našich loukách dosahuje v závislosti na intenzitě obhospodařování 30–50 procent nadzemní biomasy, v mokřadech to může být i 100 procent.

Koncepce rhizosféry

Rhizosféra je část půdy v těsné blízkosti kořenů, která je pod přímým (chemickým) vlivem rostlin; tloušťka rhizosféry je nejčastěji několik milimetrů až 1–3 centimetry. Znamená to mimo jiné, že v dobře zapojeném porostu, kde je svrchní vrstva půdy silně prokořeněná, můžeme celou masu této půdy považovat za rhizosférní půdu. Kořeny rostlin uvolňují do rhizosféry aktivně i pasivně velké množství organických látek a také ionty, například fosforečné. Tyto rhizodepozice zahrnují kupříkladu sliz produkovaný kořenovou čepičkou (tvořený převážně polysacharidy), odlupující se vnější

Tab. 4 Forma a složení organických látek uvolňovaných kořeny rostlin do rhizosféry. Rhizodepozice mají různou chemickou povahu i různé fyzikálně-chemické vlastnosti; bez ohledu na specifické termíny, kterými se jednotlivé typy označují, je jejich společnou charakteristikou rostlinný původ. Složení a množství rhizodepozic závisí na druhu rostliny, na jejím růstovém a vývojovém stadiu (rhizodepozice např. uvolňují i klíčící semena a vytvářejí specifickou oblast půdy, spermosféru) a na vnějších podmínkách půdních i klimatických. Upraveno podle A. C. Kennedy (1998) a D. C. Coleman a kol. (2018)

Typ rhizodepozice	Charakteristika
exsudáty	jednodušší sloučeniny unikající z kořene mezibuněčnými prostory nebo přes buněčné stěny epidermálních buněk, jejich uvolňování není řízeno metabolismem
exkrekty	slizy a podobné nízko- i vysokomolekulární látky uvolňované v důsledku metabolických procesů (např. enzymy)
slizové sekrety	slizy, které mají různý původ, např. v buňkách kořenových čepiček, a uvolňované Golgiho aparátem, hydrolyzáty polysacharidů nebo látky uvolňované při bakteriálním rozkladu buněčných stěn mrtvých epidermálních buněk
gelové sekrety	látky gelové povahy různého původu, z rostlinných buněk i z buněk bakterií, také minerální a organické koloidy z půdy; spolu tvoří gely, které typicky obalují jemné kořínky a zprostředkovávají kontakt kořene s půdou
lyzáty	látky uvolňované po odumření a lyzi kořenových buněk
skelety buněk	hůře rozložitelné zbytky z uvolněných a odumřelých buněk kořene
plyny	etylen, oxid uhličitý aj. mohou mít rozmanité účinky jak na rostliny, tak na půdní organismy

vrstvy kořenů a kořenové exsudáty. Součástí rhizodepozic se však obecně může stát jakákoli látka, kterou je rostlina schopna syntetizovat a posléze uvolnit – pasivním únikem z buněk, aktivní exsudací nebo lyzí (odumřením a rozpadem) buněk (tab. 4).

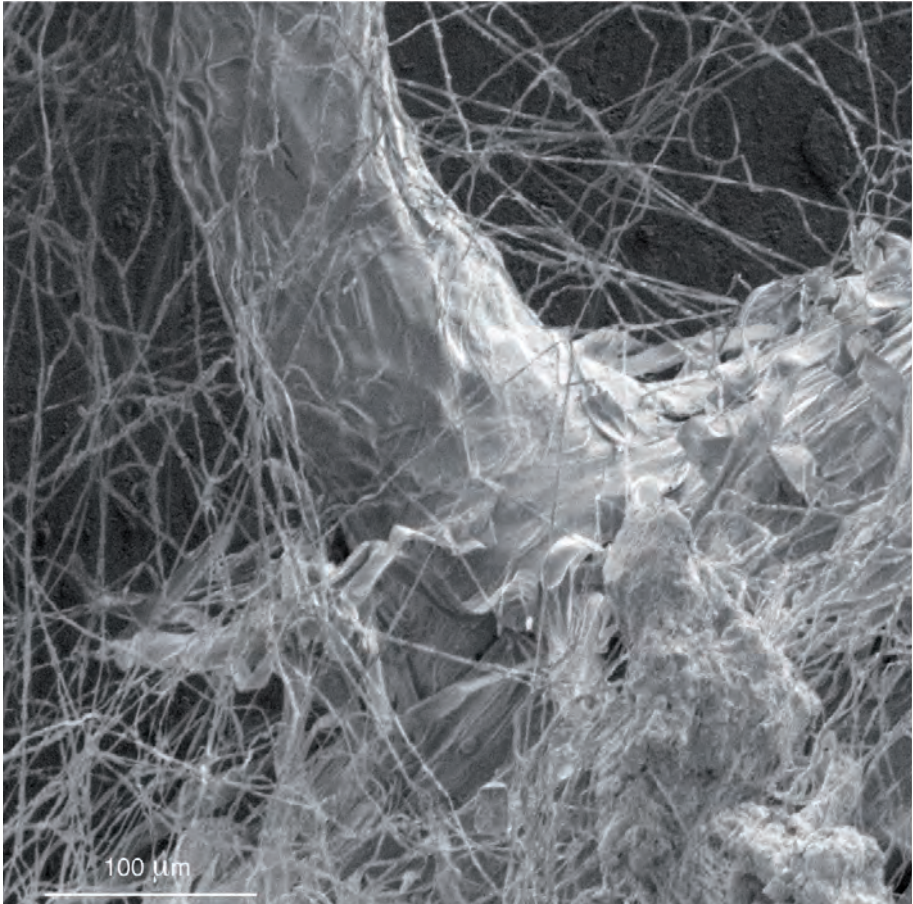
Rhizodepozice ovlivňují lokální dostupnost živin pro rostliny a slouží zároveň jako zdroj energie a signálních molekul pro půdní organismy. Rhizosféra je tak složitou sítí vztahů mezi rostlinou, půdními organismy a chemickými látkami prostředí. Někdy do ní také bývá zahrnován rhizoplán – povrch kořenů osídlený mikroorganismy, především bakteriemi tvořícími biofilmy. Rostliny vstupují do nepřeborných interakcí s mikroorganismy, které se uplatňují nejen ve výživě rostlin, ale i při jejich zásobování vodou, ochraně před škůdci a patogeny a v mnoha dalších aspektech.

Rhizosféra se fyzikálně-chemickými vlastnostmi podstatně liší od okolní půdy. Díky produkci exsudátů je obsah rozpustných uhlíkatých sloučenin v rhizosféře řádově vyšší než ve volné půdě, a tak nepřekvapí, že v ní najdeme také řádově větší počty (10–100×) mikroorganismů i dalších skupin edafonu než v okolní půdě (tab. 5, obr. 7 a 8). Jaké mikroorganismy z okolní půdy budou rhizosféru kolonizovat, je zřejmě do jisté míry určeno složením a koncentrací kořenových exsudátů – jejich prostřednictvím může rostlina regulovat rhizosferní společenstva. V rhizosféře se běžně vyskytují mnohé bakterie a archea a dále mykorrhizní houby, které myceliem prorůstají rhizosféru a rozšiřují vliv rostlin prostřednictvím hub na mnohem větší prostor (mykorrhizosféra, viz dále).

V odborné literatuře již bylo popsáno množství mikroorganismů, které pozitivně ovlivňují výživu a růst rostlin, a tyto vztahy jsou zkoumány i na molekulární úrovni. Jedním z nejdůležitějších procesů v rhizosféře je fixace vzdušného dusíku. Vedle autotrofů (cyanobakterie) se v ní uplatňují volně žijící heterotrofové (např. zástupci bakteriálních rodů *Klebsiella*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Clostridium*), kteří mohou fixovat N_2 i bez přímého kontaktu s rostlinou a během fixace N_2 vykazují anaerobní nebo mikroaerofilní metabolismus (s rostlinami ale mohou být ve volnějších interakcích).

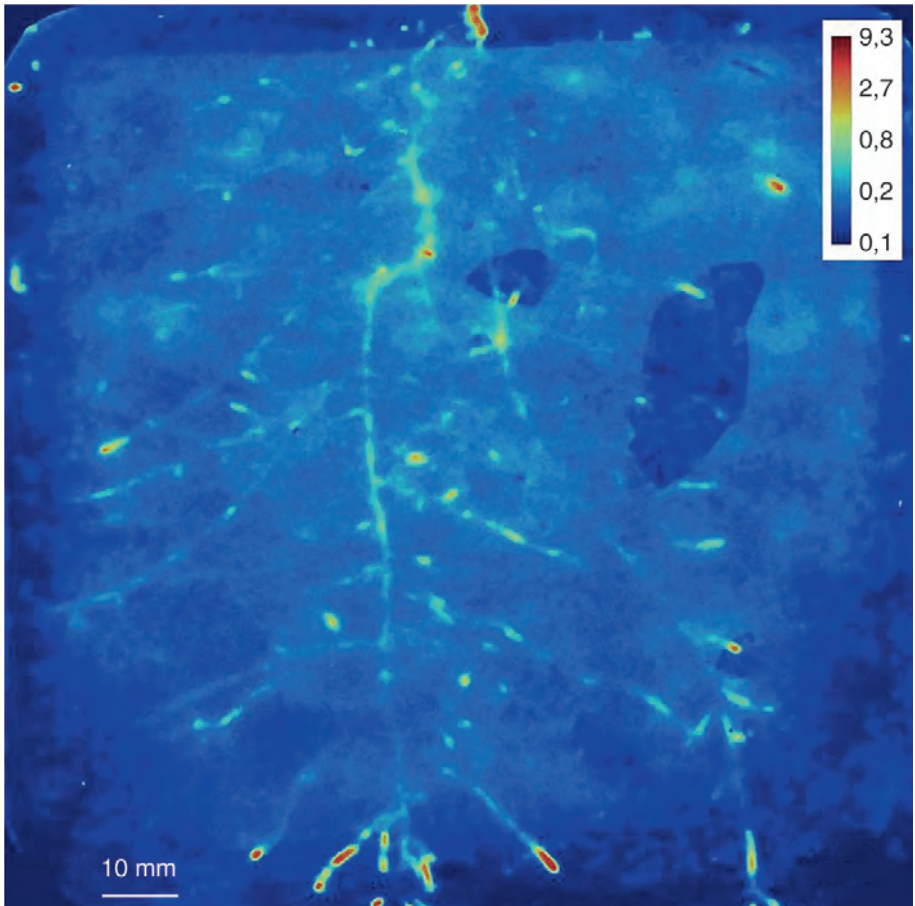
Tab. 5 Počet buněk bakterií v půdě v různé vzdálenosti od kořene. Je vidět, že u kořene je zhruba 10× více bakterií než ve vzdálenosti 2 cm od jeho povrchu. I v této vzdálenosti je ale v půdě přítomno obrovské množství mikroorganismů. Upraveno podle E. A. Paul a F. E. Clark (1996)

Vzdálenost od povrchu kořene [mm]	Počet bakterií [miliard buněk / cm ³]
0-1	120
1-5	96
5-10	41
10-15	34
15-20	13



Obr. 7 Aktinobakterie vytvářejí hustou síť vláken oplétajících kořen rostliny. Z kořene vyrůstá jemný kořínek o tloušťce asi 100 μm (0,1 mm), součást kořenového vlášení (foto V. Křišťáček, skenovací elektronová mikroskopie)

Obr. 8 Aktivita extracelulárního hydrolytického enzymu leucin-aminopeptidázy (LAP) v rhi-zosféře bazalky pravé (*Ocimum basilicum*). Enzym, produkovaný rostlinami i mikroorganismy, slouží ke štěpení bílkovin na jednoduché aminokyseliny, které jsou přednostně dále využí-vány a mineralizovány mikroorganismy, ale mohou je v malé míře přijímat i kořeny rostlin.



Aktivita enzymu byla v tomto případě měřena nedestruktivní metodou, kdy byla přímo na půdu s kořeny bazalky přiložena membrána, navlhčená roztokem obsahujícím specifický, fluorescenčně značený substrát, a ponechána zde asi dvě hodiny. V místech, kde se v půdě vyskytoval enzym LAP, došlo k rozštěpení substrátu a po osvětlení membrány UV lampou začal vzorek fluoreskovat. Získaný snímek byl převeden do barevné škály, v níž modrá odpovídá nulové nebo velmi nízké aktivitě enzymu, žlutá až červená naopak vysoké. Ukazuje, že enzym byl aktivní téměř na celém povrchu kořene a nejvíce v okolí rostoucích kořenových špiček, které do půdy uvolňují nejvíce exsudátů. Nižší a rozptýlená aktivita LAP je patrná také v rhizosféře, zatímco okolní půda zůstává modrá, tedy bez detekovatelného štěpení proteinů pomocí LAP (foto J. Cardenas)



Obr. 9 Mykorhizní houby žijí ve velmi těsném spojení s rostlinami, z čehož mají prospěch obě strany. Kořínek mrkve s myceliem a sporama arbuskulárně mykorhizní houby *Rhizophagus irregularis* (foto M. Janoušková)

Symbiotickou fixaci N_2 provádějí známá rhizobia (rody *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium* aj.) stimulující tvorbu hlízek na kořenech rostlin čeledi bobovitých (*Fabaceae*), ale i méně známí zástupci rodu *Frankia* žijící v kořenových hlízkách olše (*Alnus* spp.) a dalších dřevin z několika čeledí (o biologické fixaci N_2 pojednáme více v jiné kapitole). Z hub jsou v intenzivních interakcích především mykorhizní houby, které zároveň zasahují mnohem dále do okolní půdy než samotná rhizosféra.

Na produkci kořenových výměšků reagují samozřejmě i rostlinné patogeny přítomné v půdě. Rhizosféra je tak místem, kde se patogen setkává s rostlinou a za vhodných podmínek ji napadá (**obr. 10**). K nejzávažnějším rostlinným škůdcům a patogenům v půdě patří hlístice, dále houby a jim podobné oomycety (řasovky). Mohou totiž v půdě dlouhodobě přežívat v podobě odolných cyst nebo spor a jsou schopny napadat i neporušené kořeny. Bakterie (např. druhy *Agrobacterium tumefaciens*, *Ralstonia solanacearum*) naopak většinou pro průnik do kořenů využívají místa poranění a viry



Obr. 10 Strupovitost brambor. Půdní mikroorganismy jsou zcela nezbytné pro fungování půdy a tím celých ekosystémů. Kromě převážně „užitečných“ bakterií se však v půdě nacházejí i bakterie způsobující choroby plodin. Příkladem může být vláknitá aktinobakterie *Streptomyces scabies*. Tyto bakterie se běžně vyskytují v půdě a za jistých okolností, jako např. při neutrálním či mírně zásaditém pH a za sucha, mohou napadat hlízy brambor a způsobovat obecnou strupovitost – jednu z nejrozšířenějších chorob brambor, která negativně ovlivňuje klíčení hlíz, zhoršuje jejich vzhled a zvyšuje podíl odpadu při zpracování (foto V. Krišťůfek)

se navíc neobejdou bez vhodného vektoru (např. hlístic). Houbová mycelia pronikají do kořenů pomocí enzymů narušujících rostlinnou buněčnou stěnu. Většina hub je nekrotrofních, předem degradují rostlinné pletivo pomocí enzymů a toxinů, a uvolněné látky pak slouží k výživě hyfy; tyto houby mají širokou škálu hostitelů. Naopak biotrofové (např. rez travní – *Puccinia graminis*), využívající živé rostlinné pletivo, bývají vázáni na specifické hostitele. Některé houby (např. srpovnička špičatovýtrusná – *Fusarium oxysporum*) po proniknutí do kořenů postupují až do cévního systému rostlin, který ucpávají (způsobují tzv. fusariové vadnutí). Hlístice parazitující na rostlinách mají stilet, který používají pro vysávání obsahu buněk. Při kontaktu s rostlinou buď zůstávají vně kořenů, nebo penetrují do rostlinného pletiva a pohybují se uvnitř, nebo se v pletivu rozmnožují (např. háďátko řepné – *Heterodera schachtii*, napadající cukrovou řepu). Kromě konkrétních projevů napadení rostliny, jako jsou hniloby, tumory, padání klíčnicích rostlin a vadnutí, zhoršují patogeny kořenů samozřejmě také minerální výživu rostlin. Velké množství mikroorganismů v rhizosféře ovlivňuje zdraví rostlin přímo, a to především navozením indukované systémové rezistence (ISR, Induced Systemic Resistance). Tím aktivují rostlinné obranné mechanismy a rostlina se může stát odolnější vůči některým patogenům.

Kořeny každé rostliny běžně komunikují s kořenovými systémy jiných rostlin společenstva pomocí širokého spektra sekundárních metabolitů. Ty mohou ovlivňovat růst okolních rostlin jak pozitivně, tak negativně (alelopatie), což má nakonec efekt na celkové složení vegetace. Sekundární metabolity produkované kořeny jsou i signálem pro klíčení semen a tvorbu haustorií u parazitických rostlin – například klíčení semen u rodu *Striga* z čeledi zárazovitých (*Orobanchaceae*) je indukováno strigolaktony, které produkují příslušné hostitelské druhy. Plynné fytohormony, například etylen a jasmonáty, vylučované při ataku rostlinného patogenu, mohou působit i na okolní rostliny a vyvolat v nich produkci nízkomolekulárních obranných antimikrobiálních látek – fytoalexinů.

Mikrobiální procesy v rhizosféře i celé půdě významně ovlivňují složení, produktivitu a diverzitu rostlinných společenstev a jsou důležitou součástí globálních procesů a cyklů uhlíku, dusíku, fosforu a dalších biogenních prvků. Odhaduje se například, že mykorrhizní houby a symbiotické bakterie fixující N_2 , poskytují rostlinným společenstvům až dvě třetiny potřeby fosforu a dusíku. Nezanedbatelný vliv na výživu a produktivitu rostlin mají i volně žijící mikroorganismy v rhizosféře. Produktivitu negativně ovlivňují rostlinné patogeny, a to především v agronomickém kontextu. Vliv patogenů na produkci v přirozených podmínkách může být méně významný, protože redukce biomasy jednoho rostlinného druhu je většinou kompenzována rozvojem druhu jiného. Další negativní dopady mají mikrobiální denitrifikace (ztráty dusíku v plynné formě jako N_2O a N_2) a transformace N na dobře rozpustné mobilní formy, které jsou snadno vyplavovány z půdy (nitráty), nebo kompetice o živiny s mikroorganismy.

Tab. 6 Typy mykorrhizy, jejich charakteristické rysy, skupiny hub, které mykorrhizu tvoří, a jejich rostlinní symbionti. Podle různých autorů (viz P. Lavelle a A. V. Spain 2001). AM – arbuskulární mykorrhiza, EcM – ektomykorrhiza, EcDM – ektendomykorrhiza, Arbutoid – arbutoidní, Monotropoid – monotropoidní, Ericoid – erikoidní, Orchid – orchideoidní mykorrhiza. Skupiny hub: M – Mucoromycota, A – Ascomycota (vřeckovýtrusné), B – Basidiomycota (stopkovýtrusné). Skupiny rostlin: Bryo – Bryophyta (mechorosty); Pterido – Pteridophyta (kaprad'orosty); Gymno – Gymnosperma (nahosemenné); Angio – Angiosperma (krytosemenné); Ericales (vřesovcotvaré); Monotrop – Monotropaceae (hnilákovitě); Orchida – Orchidaceae (vstavačovitě). Hyfy v buňkách: Arb – arbuskuly („keříčky“).

Typ mykorrhizy							
	AM	EcM	EcDM	Arbutoid	Monotropoid	Ericoid	Orchid
hyfy se septy	-	+	+	+	+	+	+
hyfy pronikající do buněk	+	-	+	+	+	+	+
klubička hyf v buňkách	Arb	-	+	+	-	+	+
skupina hub	M	B, A, M	B, A	B	B	A	B
skupina rostlin	Bryo Pterido Gymno Angio	Gymno Angio	Gymno Angio	Ericales	Monotrop	Ericales	Orchida

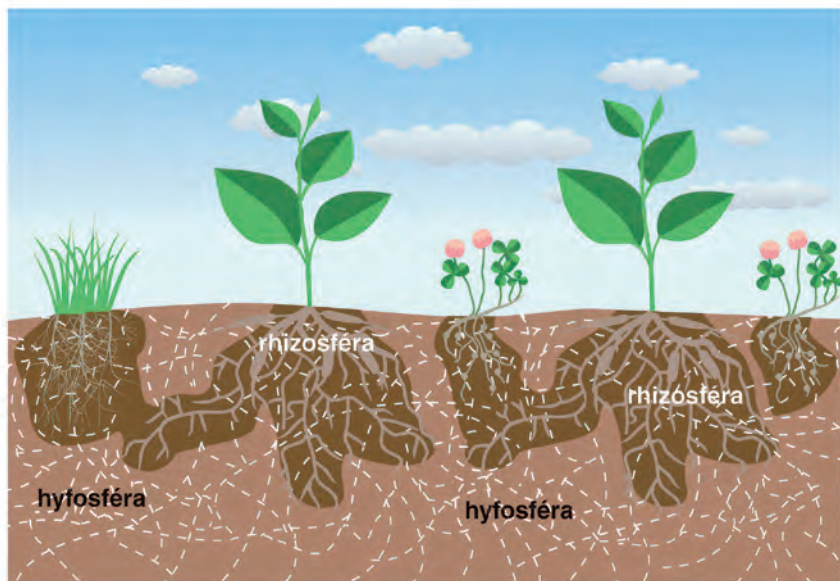
Vliv mikroorganismů na rostlinnou diverzitu byl studován především u mykorrhizních hub (viz dále), a to s protichůdnými výsledky. Přítomnost mykorrhizních hub může diverzitu jak podporovat, například díky zvyšování konkurenceschopnosti méně dominantních druhů rostlin, tak snižovat, a to v případech, kdy jsou na mykorrhize závislé dominantní druhy. Vliv na složení rostlinných společenstev a jejich diverzitu mají také bakterie fixující N_2 , které tím, že rostlinám zajistí podstatnou část potřebného dusíku, umožňují uchycení pionýrských druhů během počátku primární sukcese; zároveň ale mohou ulehčit průnik invazních druhů do původních společenstev. Patogeny udržují určitou diverzitu rostlin potlačením dominantních druhů a mohou se také podílet na sukcesi vegetace v případech, kdy je napadený dominantní druh zcela nahrazen druhem novým. Zobecnění vztahů mezi mikrobiální diverzitou v půdě a rostlinnou diverzitou je velmi obtížné, především kvůli všeobecně vysoké diverzitě a funkční redundanci půdních mikroorganismů. Vliv mikrobiální diverzity se tak nejvíce projeví v prostředích chudých na živiny, a to spíše jako vliv přítomnosti

konkrétních druhů nebo funkčních skupin než jako prostá závislost na počtu druhů mikroorganismů.

Koncepce mykorhizosféry

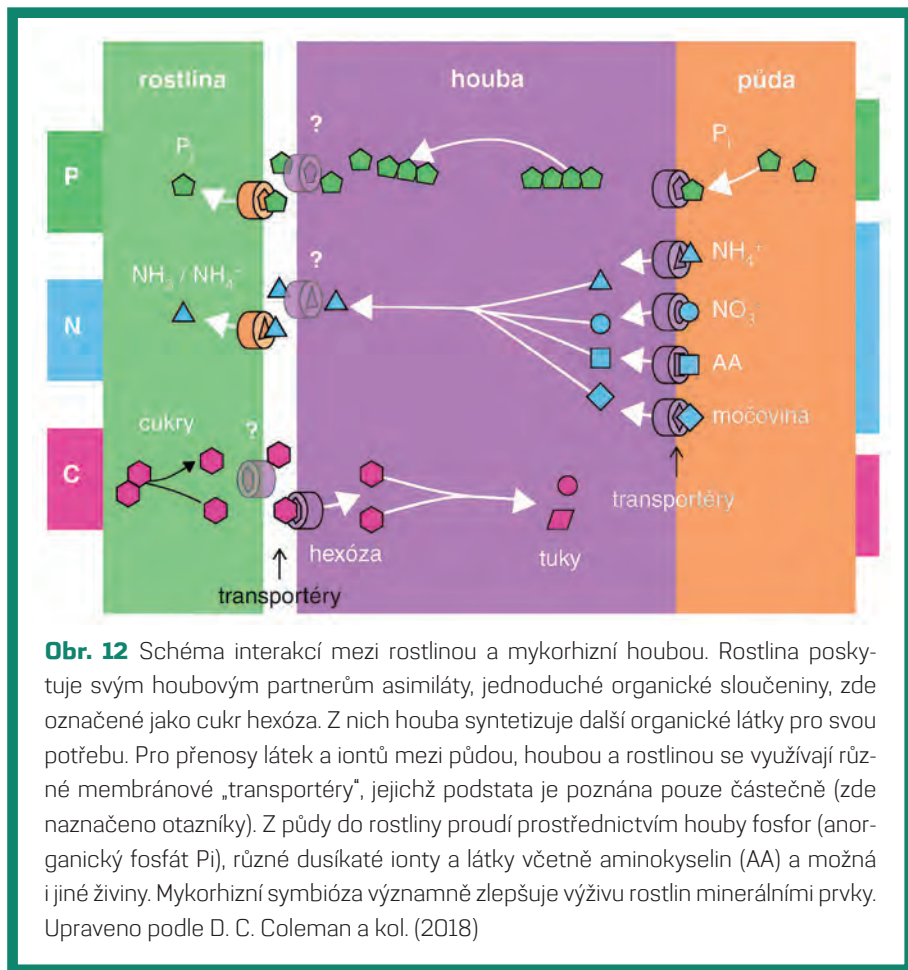
Naprostá většina rostlin (uvádí se až 95 % známých druhů) vytváří mykorhizu. Asociace mezi kořeny a mykorhizními houbami je tak nejrozšířenějším symbiotickým vztahem v půdním prostředí a významně ovlivňuje dění v něm. Zatímco rhizosféra rostlin je definována jako kořeny a bezprostřední zóna půdy, mykorhizosféra navíc zahrnuje oblast půdy ovlivněnou houbovým myceliem prorůstajícím dále do okolí, jde tedy o kombinaci rhizosféry a hyfosféry (**obr. 11**). Někdy je jako rhizosféra označována vnitřní část mykorhizosféry. Na prostředí mykorhizosféry mají vliv jednak činnost kořenů, jednak aktivity extraradikálního (mimokořenového) mycelia – exsudace hyf, produkce glykoproteinu glomalinu, extracelulárních enzymů aj. Zásadní rozdíl vykazuje také diverzita a početnost mikrobioty v mykorhizosféře. Od okolní půdy se mykorhizosféra liší reakcí (pH), oxidačně-redukčním potenciálem, koncentrací živin i obsahem vody. Hyfy mykorhizních hub mohou dosahovat do relativně velké vzdálenosti od kořene – u ektomykorhizních symbióz řádově až metry, u endomykorhiz centimetry. Mykorhiza a jemné kořínky zajišťují výživu rostliny, ovlivňují konečnou fázi exsudace a působí na mikrobiální aktivitu a diverzitu v mykorhizosféře. Houby mykorhizní symbiózy jsou přímo závislé na alokaci asimilátů z hostitelské rostliny a část z nich pak samy vylučují do půdy spolu s dalšími svými metabolity. Široká škála nízkomolekulárních exsudátů sekretovaných v mykorhizosféře vytváří podmínky pro významné interakce mnoha mikroorganismů i půdních živočichů. V podstatě se dá říci, že také rostliny mají komplexní mikrobiom, jehož půdní část tvoří symbiotické a asociované mikroorganismy v mykorhizosféře. Asociovanými mikroorganismy v tomto případě nazýváme velké množství bakterií, archeí i hub, které sice s rostlinami nevytvářejí tak těsná společenství jako například rhizobia nebo mykorhizní houby, ale různým způsobem se s nimi vzájemně ovlivňují.

Rozlišujeme několik typů mykorhizy. (**tab. 6**). Nejrozšířenější je endotrofní (především arbuskulární) mykorhiza, kterou tvoří přes 60 procent rostlinných druhů, v našich podmínkách převážně bylin, ale najdeme ji také u některých dřevin (např. jasan, javor, trnka, svída, dřín, bez, jalovec). Endomykorhizu má i většina zemědělských plodin včetně těch nejvýznamnějších, jako jsou pšenice, rýže a kukuřice, ale s výjimkou například řepky, hořčice, košťálovin a jiných rostlin z čeledi brukvovitých, ty mykorhizu nemají, podobně jako rostliny merlíkovité, hvozdíkovité nebo šáchorovité. Naše hlavní druhy stromů (smrk, borovice, jedle, dub, buk, habr aj.) mají ektotrofní mykorhizu, některé dřeviny (např. z rodů vrba, slivoň nebo blahovičník – eukalyptus) vytvářejí ekto- i endomykorhizu zároveň.



Obr. 11 Koncepce rhizosféry a mykorrhizosféry. V rhizosféře bez mykorrhizy se kumulují půdní mikroorganismy kolem kořenového vlášení i silnějších kořenů a na její povrchu (rhizoplán) vlivem substrátů a chemických signálů uvolňovaných rostlinou. V rhizosféře s mykorrhizou se oblast společného vlivu rostliny a mykorrhizních hub podstatně rozšiřuje; můžeme zde schematicky rozlišit vnitřní zónu, kam zasahuje vliv kořenů (rhizosféru), a vnější hyfosféru, která je pod vlivem houbových hyf. V této mykorrhizosféře jsou prostřednictvím vláken hub propojeny nejrůznější rostliny a dochází k výměně informací prostřednictvím chemických látek, a to jak v rámci rostlin jednoho druhu, tak mezi různými druhy. Mykorrhizosféra má mnohem větší dosah než rhizosféra a významně zvětšuje objem půdy, která je ovlivněna aktivitou rostlin a z níž může spojený systém rostlin a mykorrhizních hub čerpat vodu a živiny. Podle R. J. H. Sawers a kol. (2008)

Hyfy mykorrhizních hub pomáhají rostlině hlavně v příjmu vody a živin (zejména fosfor z málo rozpustných zdrojů, dusík v minerální i organické podobě a dalších mobilních iontů, např. K^+ , Na^+ , Ca^{2+} a Zn^{2+}) a na oplátku poskytují rostlině „svým“ houbám uhlíkaté sloučeniny (**obr. 12**). Endomykorrhizní houby spotřebují asi 4–10 procent (výjimečně až 20 %) uhlíku, který rostlina fixuje fotosyntézou, zatímco podpora



Obr. 12 Schéma interakcí mezi rostlinou a mykorhizní houbou. Rostlina poskytuje svým houbovým partnerům asimiláty, jednoduché organické sloučeniny, zde označené jako cukr hexóza. Z nich houba syntetizuje další organické látky pro svou potřebu. Pro přenosy látek a iontů mezi půdou, houbou a rostlinou se využívají různé membránové „transportéry“, jejichž podstata je poznána pouze částečně (zde naznačeno otazníky). Z půdy do rostliny proudí prostřednictvím houby fosfor (anorganický fosfát P_i), různé dusíkaté ionty a látky včetně aminokyselin (AA) a možná i jiné živiny. Mykorhizní symbióza významně zlepšuje výživu rostlin minerálními prvky. Upraveno podle D. C. Coleman a kol. (2018)

ektomykorhizního mycelia je náročnější a vyžaduje 7–30 procent fixovaného uhlíku. Mechanismus zlepšeného příjmu živin spočívá zejména v mnohonásobném zvětšení aktivního povrchu celého systému (kořenů, hyf) a dále ve větším objemu půdy, z něhož rostlina může živiny čerpat. V případě některých ektomykorhizních hub se přidává ještě jejich schopnost rozkládat komplexní organické látky pomocí extracelulárních enzymů a zpřístupňovat živiny také z nich. Pozorovat lze i další pozitivní přínosy mykorhizní asociace v půdě. Hyfy prorůstají půdou a mechanicky i pomocí vylučovaných látek napomáhají k spojování půdních částic do agregátů, čímž

přispívají k tvorbě struktury půdy. Mykorhizní houby také mění složení a množství exsudátů vstupujících do půdy, ovlivňují hormonální rovnováhu rostliny a fungování průduchů, a to zvláště za podmínek nízké dostupnosti vody. Jejich schopnost fungovat a metabolizovat za vlhkostně mnohem nepříznivějších podmínek než kořeny rostlin může pozitivně ovlivnit příjem vody a živin v období stresu suchem. Mnohokrát byl také zaznamenán kladný vliv mykorhizy na redukcí patogenů, zejména houbových.

Je zřejmé, že mykorhiza většinou pozitivně ovlivňuje ekofyziologii rostliny jako jedince (i když je také známo, že za jistých okolností se tento vzájemně výhodný partnerský vztah může změnit na vztah konkurenční). Mnohem méně jasná je role mykorhizních symbióz v rostlinných společenstvech. Rostliny různých druhů propojuje společná síť mycelia a v poslední době se ukazuje, že tyto sítě mohou hrát velmi významnou roli. Mohou se po nich přenášet nejen minerální živiny či uhlík, jak bylo již dříve prokázáno, ale i signály o herbivorii nebo napadení patogeny. Sousední rostliny přenesou pomocí společné sítě signál o napadení dřívě, než infekce zasáhne okolí. O této úrovni komunikace mezi rostlinami prostřednictvím sítě houbových hyf nemáme zatím mnoho informací.

Zastoupení různých typů mykorhiz se liší v závislosti na charakteru ekosystému, a zejména pak na jeho „živinové ekonomice“. Ve středoevropských podmínkách v lesích středních a vyšších poloh, na živinově chudých, kyselých půdách zcela dominuje ektomykorhiza. Tvoří ji druhy hub, které si zachovaly schopnost efektivně rozkládat složité organické látky, z nichž je převážně tvořen opad v těchto lesích (jehlice, bukové a dubové listy, větvičky, kůra apod.), a uvolnit z nich dusík. Pro ekosystémy nižších poloh, především pro louky, trávníky a pole, je typická endomykorhiza, přesněji především arbuskulární mykorhiza. Díky mírnějšímu klimatu a lepším živinovým podmínkám zde probíhá intenzivní dekompozice opadu (s příznivějším složením ve srovnání s lesy), následovaná mineralizací a nitrifikací. Proto se dusík v dostupných minerálních formách v těchto půdách nachází ve větším množství. Arbuskulární houby mají velice tenké mycelium, umožňující pronikat do malých půdních pórů a zvyšovat tak objem exploatovaného prostoru v půdě. Zároveň se předpokládá, že exsudáty uvolňované hyfami stimulují činnost bakterií solubilizujících fosfát, které se běžně v mykorhizosféře nacházejí a svou aktivitou uvolňují málo rozpustné anorganické sloučeniny fosforu. Existují údaje o tom, že v určitých podmínkách může fosfor dodaný houbou tvořit až 100 procent jeho příjmu. Lze tedy shrnout, že zatímco klíčovou rolí ektomykorhiz je zpřístupnit rostlině dusík vázaný v těžko rozložitelném opadu, endomykorhizní houby výrazně zlepšují především výživu rostliny fosforem.

Někdy se uvádí, že v zemědělských půdách je význam a výskyt mykorhizních hub menší než v přirozených ekosystémech. Zpravidla to bývá přisuzováno vyššímu obsahu živin, zejména fosforu, v hnojených zemědělských půdách, což vytváří podmínky, za kterých rostliny nejsou „nuceny“ využívat pomoc houbového partnera. Dalším důvodem pravděpodobně je, že řada zemědělských plodin (řepka aj., viz výše)



Obr. 13 Na zahradách, loukách i v lese můžeme často obdivovat pestrá společenstva rostlin. Co není na pohled zřejmé, je bohatost života v půdě. Přes 95 % rostlin (bylin, keřů, stromů) žije v přímém kontaktu s půdními houbami, s nimiž vytváří mykorhizu (foto P. Šimek)

mykorhizní symbiózu nevytváří, a proto jejich rozšířené pěstování mykorhizu dále omezuje. Přesto jsou vyvíjeny metody, jak využít příznivého působení mykorhizy i u zemědělských plodin. Dnes máme k dispozici preparáty obsahující namnožené mykorhizní houby, ale zkušenosti s nimi jsou rozporuplné. Nemusejí totiž účinkovat vždy a ve všech podmínkách, a hlavně není jasná jejich ekonomická návratnost; podobně jako u jiných komerčních přípravků obsahujících živé mikroorganismy. Pokoušíme se s jejich pomocí manipulovat se společenstvem mikroorganismů v půdě, které bývá samo o sobě nesmírně bohaté, a nemusí „přijmout“ člověkem uměle dodané bakterie nebo houby. V silně konkurenčním prostředí půdy tyto vnesené mikroorganismy často neuspějí. Základní aspekty konvenčního intenzivního zemědělství (průmyslová hnojiva, pesticidy, těžká mechanizace, pěstování plodin netvořících mykorhizu aj.) obecně nepodporují život v půdě ani fungování mykorhizních symbióz (více o mykorhizách a jejich významu např. v *Živě* 2008, 5: 199–201; 2017, 5: 233–240 nebo 2018, 5: 236–237).

9 Cyklus uhlíku a půdní organická hmota

Miloslav Šimek, Jaroslav Hynšt, Stanislav Malý

Již v první kapitole jsme zdůraznili, že klíčovou složkou a základem každé půdy je organická hmota. Význam organické hmoty pro společenstva půdních organismů a pro průběh fyzikálně-chemických a biologických procesů v půdě je opravdu nenahraditelný, čistě „minerální“ půda bez organické hmoty nemůže existovat a fungovat. Vícekrát a v různých souvislostech jsme se proto věnovali produkci, rozkladu a přeměnám organických látek v půdě. V osmé kapitole jsme se zaměřili na interakce mezi společenstvy půdních organismů a rostlinami a připomněli jsme, že hlavním zdrojem organické hmoty jsou v půdě organické sloučeniny uvolňované rostlinami do půdního prostředí ještě za jejich života a posléze látky z mrtvé biomasy rostlin. V této kapitole si přiblížíme význam uhlíku pro život na Zemi obecně a v půdě zvláště, zejména to, jakým způsobem zasahují do přeměn uhlíkatých látek a cyklu uhlíku půdní organismy.

Význam a rozšíření

Základ života na Zemi představuje uhlík, který je tak ústředním prvkem veškeré biomasy, všech organických látek. Uhlíkaté látky jsou předmětem nepřeborného množství transformací – od buněčné přes ekosystémovou až po globální úroveň. Cyklus uhlíku je neodlučitelně spojen se životem a smrtí: během života a růstu se akumuluje v nejrůznějších i velmi složitých látkách v biomase a po odumření se v procesech rozkladu a mineralizace uvolňuje v jednoduchých uhlíkatých sloučeninách.

Na Zemi se vyskytuje ve formě 7 izotopů, z nichž dva jsou stabilní (^{12}C a ^{13}C) a ostatní radioaktivní (^{10}C , ^{11}C , ^{14}C , ^{15}C a ^{16}C), s poločasem rozpadu od 0,74 s (^{16}C) do 5726 roků (^{14}C). Naprostá většina uhlíku v prostředí (téměř 99 %) je izotop ^{12}C a přibližně 1,1 procenta připadá na izotop ^{13}C . Kromě stabilních izotopů má větší význam pouze ^{14}C (využívá se například k určování stáří fosilních nebo archeologických vzorků radiokarbo-novou metodou datování). Uhlík se vyskytuje jako prvek (minerály grafit, diamant) i ve sloučeninách, a to hlavně v uhličitanech. Jde o nestálé, obvykle druhotné nerosty, v přírodě se vyskytují zejména uhličitany dvojmocných kovů (Ca, Mg, Fe, Mn, Cu aj.). Významným horninotvorným nerostem je kalcit (uhličitán vápenatý, CaCO_3), tvořící ve formě vápence celé horské masivy, a dále například siderit (FeCO_3), magnetit (MgCO_3), dolomit ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$), aragonit (CaCO_3) nebo malachit ($\text{CuCO}_3 \cdot \text{Cu}(\text{OH})_2$) a rodochrozit (MnCO_3). Další formou, v níž se uhlík hojně vyskytuje, jsou plyny: oxid uhličitý (CO_2), metan (CH_4), oxid uhelnatý (CO) aj. Kromě toho je součástí obrovského množství organických sloučenin. Jeho průměrný obsah v zemské kůře se však



Obr. 1 Hlavním zdrojem uhlíkatých látek a půdní organické hmoty v suchozemských ekosystémech jsou rostliny. V agroekosystémech je sice část biomasy plodin odnesena ve formě produktů, ale část biomasy může zůstat na poli. Pro žádoucí průběh biologických procesů je velmi důležité tuto „zbytkovou“ biomasu do půdy zapravit a tím ji využít pro podporu společenstev půdních organismů. Taková péče se projeví i na výnosech následných plodin a celkově na všech podstatných funkcích půdy (foto R. Vácha)

Tab. 1 Hlavní zásobníky a toky uhlíku na Zemi podle údajů v 90. letech 20. století. Globální odhady jsou zde přepočítány na plochu 1 ha nebo 1 m² a na atmosféru nad ní. Zdroj: údaje Mezinárodního panelu pro změnu klimatu (IPCC), viz H. H. Janzen (2004)

Zásobník nebo tok	Globální odhady pro pevninu (Pg C, resp. Pg C / rok)	Plocha 1 ha pevniny (Mg C, resp. Mg C / rok)	Plocha 1 m ² pevniny (kg C, resp. kg C / rok)
CO ₂ v atmosféře	760	15	1,5
poutání fotosyntézou	60	4	0,4
respirace půdy	60	4	0,4
zásoba v rostlinné biomase	500	40	4
zásoba v půdě (do hloubky 1 m)	100	100	10

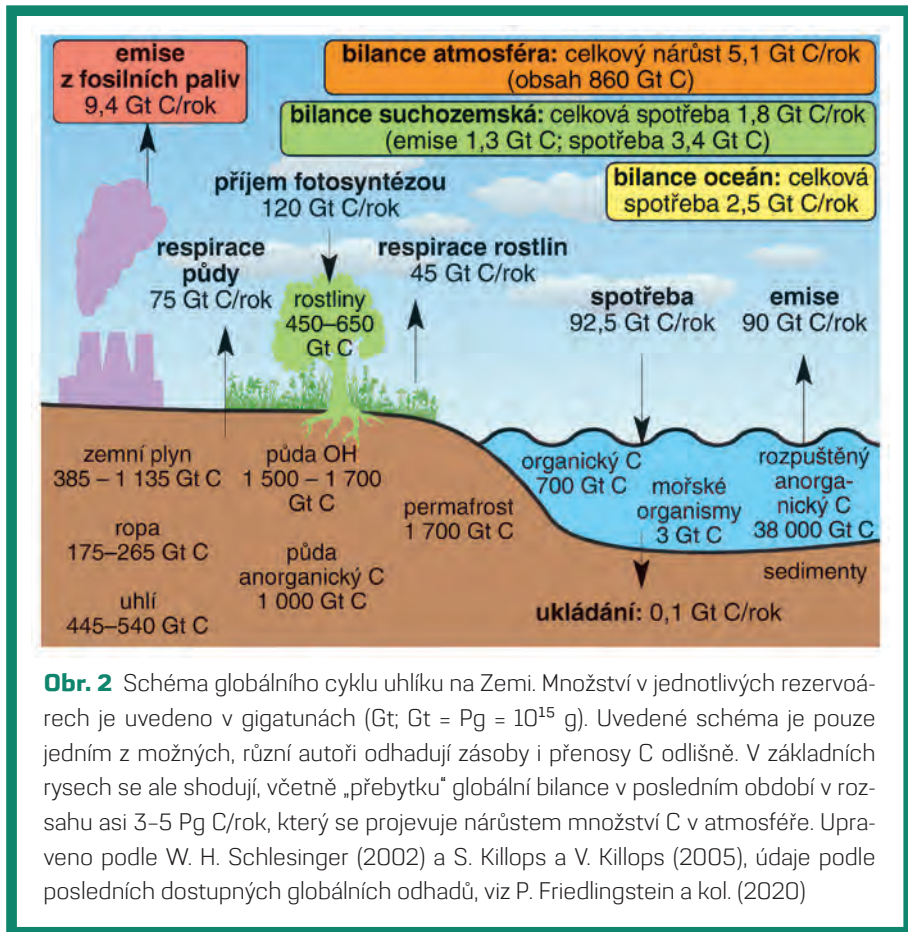
Pozn.: Soudobé zdroje podpořené mnoha experimentálně zjištěnými údaji odhadují respiraci zemědělské nebo lesní půdy na 25–30 kg CO₂, tedy asi 6 kg C/ha/den, což by odpovídalo 2,2 Mg C/ha/rok (M = 10⁶), hodnotě velmi přibližně (řádově) stejné (4 Mg C), jako vychází z přepočtu globálních údajů v tabulce. V přepočtu na m² jsou průměrné emise z půdy 2,5–3 g CO₂, tj. 0,6 g C za den (0,22 kg C/rok), v objemovém vyjádření 1,3–1,5 l CO₂, denně.

odhaduje na 320 ppm C (ppm = part per million, v tomto případě v hmotnostním vyjádření), což řadí uhlík k prvkům s nejnižší koncentrací vůbec. Je zastoupen také ve formě uhlí (amorfní uhlík) a ropy (uhlovodíky). Ačkoli se může vyskytovat ve sloučeninách s oxidačním číslem +4 až -4, nejběžnější je C⁴⁺ v uhličitanech a CO₂.

Globální bilance

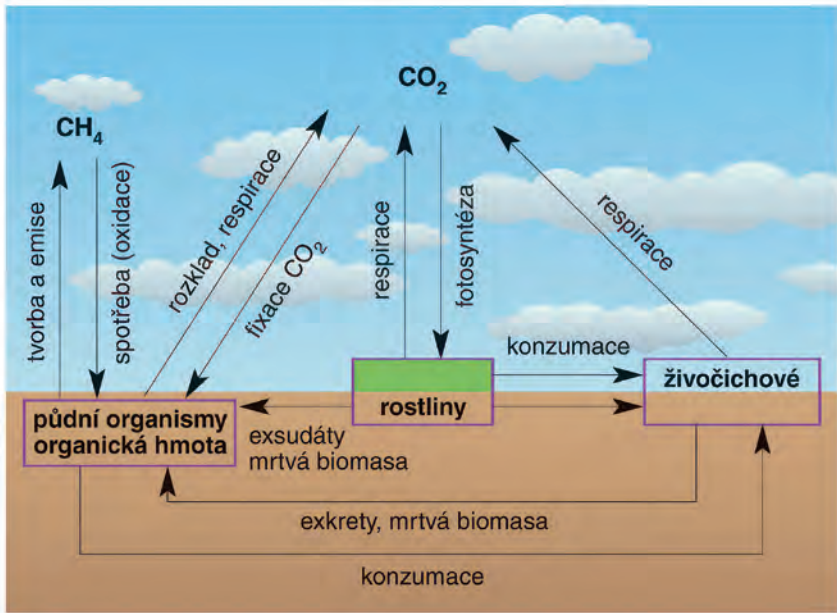
Nejvíce uhlíku je v zemské kůře vázáno v organických látkách (zemní plyn, ropa, bitumeny, kerogen) a ve zmíněných uhličitanech; hlavní aktivní rezervoáry na Zemi jsou ale atmosféra, oceány, suchozemská biosféra a půda. Pro globální cyklus tohoto prvku je charakteristický přenos mezi suchozemskými ekosystémy a oceány a atmosférou. Atmosféra představuje velký aktivní zásobník uhlíku. Ve formě CO₂ se z ní nepřetržitě odčerpává a váže fotosyntézou v nové biomase autotrofních organismů (obr. 2).

Vedle CO₂ obsahuje atmosféra také CH₄, CO, dimetylsulfid ((CH₃)₂S), sirouhlík (CS₂) a ve stopových množstvích mnoho vyšších uhlovodíků i jiných uhlikatých plynů a látek. Přesná měření koncentrace plynů v atmosféře prokazují jednak sezonní kolísání koncentrace CO₂, jednak stále rostoucí obsah; to platí i pro další plyny včetně metanu. Globální průměrná koncentrace CO₂ nad hladinou světového oceánu přesáhla



Obr. 2 Schéma globálního cyklu uhlíku na Zemi. Množství v jednotlivých rezervoárech je uvedeno v gigatunách (Gt; Gt = Pg = 10^{15} g). Uvedené schéma je pouze jedním z možných, různí autoři odhadují zásoby i přenosy C odlišně. V základních rysech se ale shodují, včetně „přebytku“ globální bilance v posledním období v rozsahu asi 3–5 Pg C/rok, který se projevuje nárůstem množství C v atmosféře. Upraveno podle W. H. Schlesinger (2002) a S. Killips a V. Killips (2005), údaje podle posledních dostupných globálních odhadů, viz P. Friedlingstein a kol. (2020)

podle údajů Národního úřadu pro oceán a atmosféru (NOAA, USA, www.noaa.gov) v roce 2016 hranici 400 ppmv (ppmv = parts per million by volume, tedy miliontina objemově) a ke konci roku 2020 byla téměř 415 ppmv. Celkový obsah uhlíku v ovzduší ve formě CO_2 se odhaduje na 750–900 Pg C (petagram, P = 10^{15}). Přibližně 1 procento atmosférické části cyklu C připadá na metan. Jeho současná průměrná koncentrace v atmosféře dosahuje kolem 1,8 ppmv, což představuje celkový obsah v ovzduší přes 3 Pg C. Oxidací metanu a dalšími procesy se tvoří oxid uhelnatý. Jeho atmosférická koncentrace kolísá mezi 0,05 a 0,20 ppmv, celkový obsah v ovzduší je 0,2 Pg C. Obsah uhlíku v atmosféře ve formě dalších sloučenin se odhaduje na 0,05 Pg C. Z uhlíkatých sloučenin v atmosféře tedy značně převažuje CO_2 .



Obr. 3 Propojení cyklu uhlíku v půdě s atmosférou prostřednictvím CO_2 . Primární autotrofní producenti (zde rostliny) poutají CO_2 fotosyntézou ve své biomase. Po mnoha transformacích se uhlík vrací do atmosféry, z velké většiny ve formě CO_2 , ale i ve formě CH_4 jako výsledek rozkladu organické hmoty za nedostatku kyslíku. Velká část přeměny probíhá v půdě a sedimentech. Upraveno podle J. D. Van Elsas a kol. (2006), viz H.-P. Blume a kol. (2016)

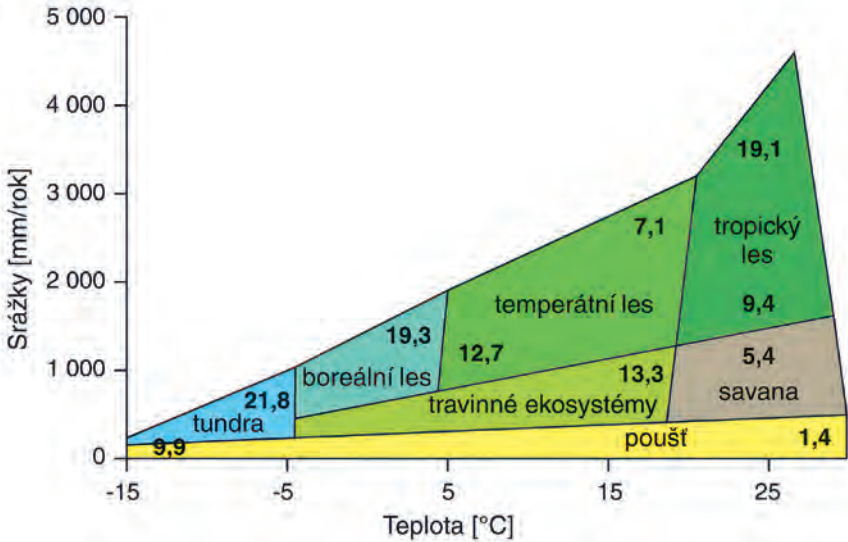
Uhlík v oceánech se vyskytuje ve čtyřech hlavních formách: rozpuštěný anorganický, rozpuštěný organický, organický v detritu a částicích a v biomase organismů. Podle různých odhadů se ve formě rozpuštěných organických látek nachází 700 až 1500 Pg C, zatímco ve formě rozpuštěných anorganických látek přes 36 000 Pg C. Z tohoto množství připadá na povrchové vrstvy vody, v nichž především se odehrává cyklus uhlíku a jeho výměna mezi atmosférou a hydrosférou, „pouze“ asi 900 Pg C. Oceány tedy hrají zásadní roli v globálním cyklu C a v jeho (dynamické) rovnováze. V povrchových vrstvách vody dochází činností fotoautotrofních organismů k fixaci uhlíku z anorganických forem a tvoří se organické uhlíkaté látky. Důsledkem reakcí a asimilace uhlíku v povrchových vrstvách oceánů je mírně zvýšené pH a snížená salinita.

Uhlík v suchozemských ekosystémech je akumulován v půdě a rašelině, v opadu, jiných zbytcích rostlin a živočichů a v jejich biomase. Mezi suchozemskými ekosystémy a atmosférou existuje velká výměna uhlíku, a to zejména prostřednictvím CO_2 (obr. 2 a 3), metanu a v podstatně menší míře i dalších uhlíkatých sloučenin. Cyklus uhlíku v suchozemských ekosystémech je podrobněji uveden dále. Největší množství uhlíku ze všech hlavních zásobníků je obsaženo v litosféře, a to ve formě organických látek a uhličitánů, jak je již uvedeno výše.

Terestrická biosféra je podle soudobých respektovaných údajů (Friedlingstein a kol. 2020) čistým spotřebitelem CO_2 : produkuje kolem 0,9–2,3 Pg CO_2 -C/rok, ale současně spotřebovává 2,5–4,3 Pg CO_2 -C/rok. Lidské aktivity, hlavně spalování fosilních paliv a průmyslová výroba, produkuje v současnosti asi 8,9–9,9 Pg C/rok; v oceánech se váže kolem 1,9–3,1 Pg C/rok. Výsledkem odhadu globální bilance CO_2 platným pro dekádu 2010–2019 je podle citovaných autorů nárůst o 5,1 Pg C/rok v atmosféře, což odpovídá zvyšování atmosférické koncentrace CO_2 o přibližně 3 ppmv ročně; o něco starší odhady uváděly roční atmosférický nárůst množství uhlíku kolem 3–4 Pg (blíže obr. 2).

Cyklus uhlíku v suchozemském ekosystému

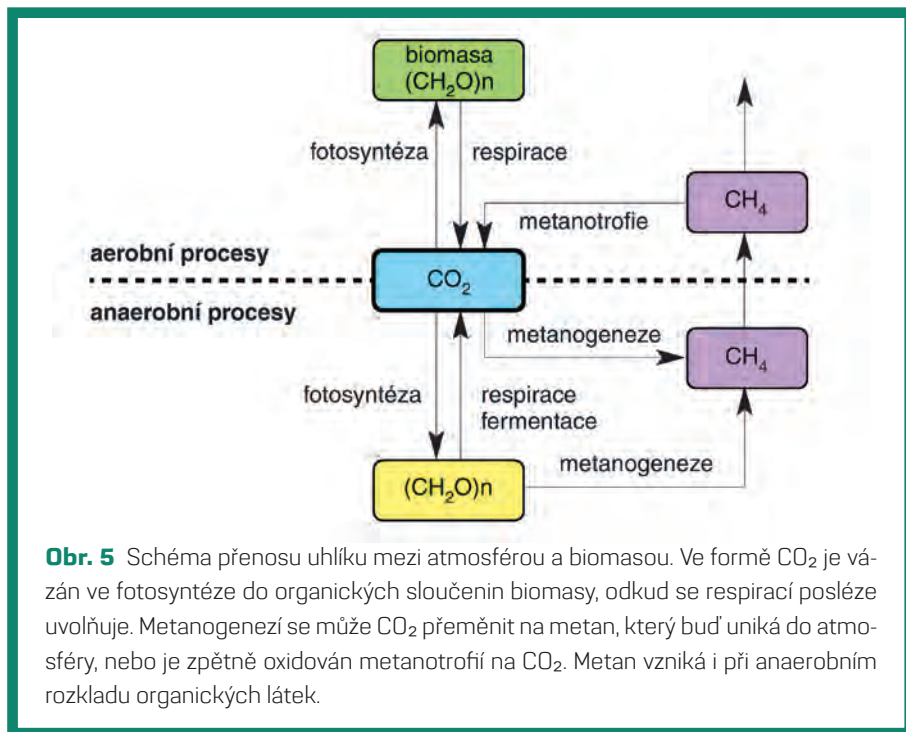
Na vzájemně provázaný souhrn přeměn uhlíku (cyklus uhlíku; lze jej vztáhnout na různě vymezené ekosystémy i na celou ekosféru) lze pohlížet jako na cyklus života, v globálním měřítku zabezpečující svou kontinuitu na Zemi. Jednou z nejdůležitějších složek tohoto cyklu je CO_2 . Fotosyntézou je uhlík z CO_2 transformován do organických látek, které jsou dříve nebo později (při průchodu potravními řetězci a sítěmi) respirací rozkládány zpět na CO_2 . Část uhlíku je přitom dočasně (byť relativně dlouhodobě) vázána ve formě humusu v půdách, který se však posléze také rozkládá, a vzniklý CO_2 doplňuje zásobu uhlíku v atmosféře. Tato „respirace půdy“ v globálním měřítku několikrát převyšuje současné emise CO_2 ze spalování fosilních paliv: viz obr. 2, respirace 75 (podle jiných odhadů až 81) Pg C versus 9,4 Pg C/rok; respiraci půdy a rostlin ovšem vyrovnává stejně velké nebo větší odčerpávání CO_2 z atmosféry fotosyntézou. Globální údaje jsou těžko představitelná velká čísla, proto může být užitečné přepočítat je na hektar nebo metr čtvereční plochy (tab. 1). Malé množství CO_2 v půdě reaguje za vzniku H_2CO_3 a uhličitánů a může se z půdy v této formě vymývat. Biotické zdroje CO_2 v půdě zahrnují respiraci autotrofních i heterotrofních organismů. Rostliny spotřebovávají CO_2 z atmosféry při fotosyntéze a část vracejí do půdního vzduchu a do atmosféry respirací kořenů. Průměrný podíl respirace kořenů na celkově uvolňovaném CO_2 z půdy je asi 50 procent a možný rozsah činí 10–90 procent.



tundra	mráz, anoxie, pomalé cykly, ECM
boreální les	mráz, anoxie, pomalé cykly, oheň, ECM
travinné ekosystémy	různá úrodnost, herbivorie, fixace N ₂ , ekosystémoví inženýři, AM
temperátní les	různá úrodnost, herbivorie, ekosystémoví inženýři, EM, AM
tropický les	rychlé cykly, fixace N ₂ , ekosystémoví inženýři, AM
savana	sucho, spásání, oheň, fixace N ₂ , ekosystémoví inženýři, AM
poušť	velmi pomalé cykly, mineralizace

Obr. 4 Zásoba organického uhlíku (kg C/m²) v hlavních biomech s charakteristickou průměrnou roční teplotou a průměrným ročním úhrnem srážek. Pro lesy mírného pásu (temperátní les) jsou uvedeny údaje pro teplé (nižší hodnota) a chladné (vyšší) podmínky, pro tropický les údaje pro vlhké (vyšší) a suché (nižší) podmínky. V dolní části obr. jsou uvedeny typické poměry v biomech (EM = ektomykorhiza, ECM = rikoidní mykorhiza, AM = arbuskulární m.; ekosystémoví inženýři - zejména žížaly a termiti). Upraveno podle G. B. deDeyn a kol. (2009), viz D. C. Coleman a kol. (2018)

V některých suchozemských ekosystémech je mineralizace organických látek zpomalena, a tak se zde organická hmota hromadí. Typickým příkladem jsou mokřady a podobné ekosystémy s převládajícími anoxickými poměry nebo půdy v polárních oblastech, kde jsou kvůli nízkým teplotám a krátké vegetační sezoně nepříznivé poměry pro rozklad organické hmoty (**obr. 4**).



Obr. 5 Schéma přenosu uhlíku mezi atmosférou a biomasou. Ve formě CO_2 je vázán ve fotosyntéze do organických sloučenin biomasy, odkud se respirací posléze uvolňuje. Metanogenezí se může CO_2 přeměnit na metan, který buď uniká do atmosféry, nebo je zpětně oxidován metanotrofií na CO_2 . Metan vzniká i při anaerobním rozkladu organických látek.

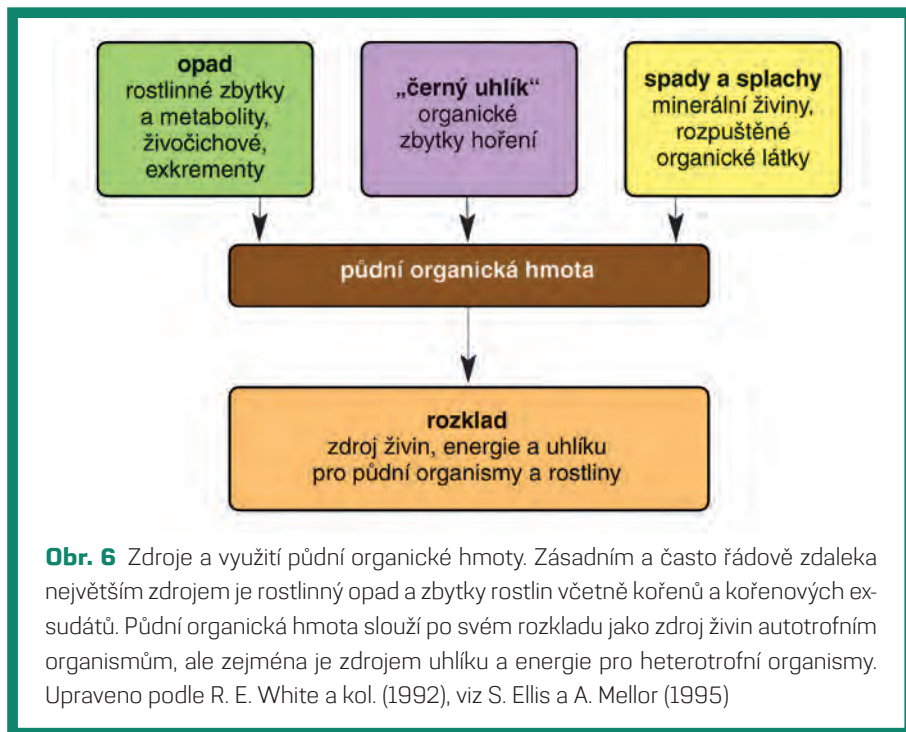
Kromě CO_2 mohou v procesech rozkladu organických látek za anoxických podmínek vznikat i další uhlíkaté sloučeniny, a to zejména metan (**obr. 5**, také **obr. 3**). Z hlediska celkového koloběhu uhlíku jsou tyto látky minoritní. Metan uvolňovaný z půdy do atmosféry však hraje důležitou úlohu ve fyzikálně-chemických procesech v atmosféře, kde vedle CO_2 a N_2O působí jako jeden z hlavních takzvaných skleníkových plynů. Na produkci metanu se podílejí přirozené procesy i lidská činnost. Z těch prvních je nejvýznamnější tvorba metanu anaerobními mikroorganismy v anoxických prostředích v půdách a sedimentech, v trávicích traktech živočichů aj. Emise související s lidskou činností jsou však několikanásobně vyšší. Největší podíl připadá na rýžová pole, spalování biomasy a fosilních paliv a na tvorbu a emise CH_4 v trávicích traktech hospodářských zvířat. Významné jsou také emise ze skládek odpadů a z odpadních vod. Metan se naopak spotřebovává například v půdách temperátních lesů, které jsou relativně provzdušněné, a tedy příznivé pro oxidaci metanu metanotrofními bakteriemi. Podle různých odhadů je v současnosti celková produkce metanu na Zemi 500–610 Tg CH_4 /rok (Tg = teragram, 10^{12} g) a celková spotřeba o něco nižší, takže nárůst v atmosféře je zhruba 10–30 Tg CH_4 /rok (Horwath 2015).

Původ půdní organické hmoty

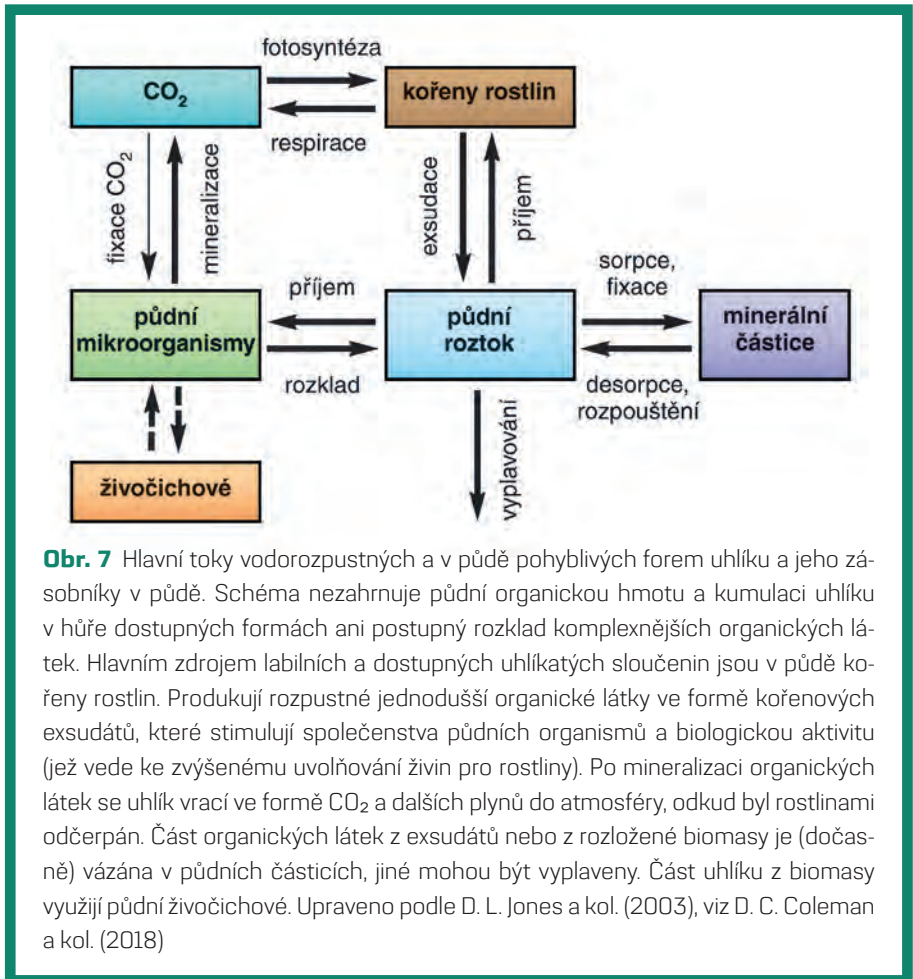
Půdní organickou hmotu v širším smyslu (také organický podíl půdy) tvoří půdní organismy (včetně biomasy kořenů rostlin, viz dále) a různé organické látky; někdy se ale živé organismy do ní nezahrnují. Jejím hlavním zdrojem (**obr. 6**) jsou autotrofní organismy, vytvářející organické látky z anorganických sloučenin s využitím světelné energie (fotoautotrofní rostliny, řasy, sinice a některé další bakterie) nebo chemické energie (chemoautotrofní mikroorganismy). Druhým zdrojem organických látek jsou zbytky hoření, uhlíky a saze. Vzhledem k tmavé barvě se nazývají „černý uhlík“ (black carbon). Tyto látky mohou být v dané půdě primárním zdrojem, jestliže se dostávají do půdy odjinud (i z velmi vzdálených míst přenosem atmosférou), nebo sekundárním zdrojem po místních požárech. V některých ekosystémech, kde jsou požáry víceméně pravidelné a časté, může černý uhlík tvořit až 60 procent organického uhlíku v půdě. Dalším zdrojem je atmosféra, z níž mohou i stopová množství organických sloučenin „vychytávat“ heterotrofní mikroorganismy, tedy některé bakterie a zejména houby. Tento zdroj může být významný např. na živinově chudých substrátech v iniciálních fázích vzniku a vývoje půdy. Depozice organických sloučenin mohou být malým, ale pravidelným zdrojem těchto látek v mnoha ekosystémech, a to – díky přenosu atmosférou – nejen v průmyslových oblastech se znečištěným ovzduším. Nepravidelným zdrojem v dané půdě mohou být i splachy z okolí a záplavy, případně závlahová voda.

Množství organických látek každoročně vstupující do půdy je různé a závisí mimo jiné na klimatických podmínkách a na vegetaci. Zatímco přísun z nadzemních částí rostlin je relativně dobře znám, přísun ve formě kořenových exsudátů a odumřelých kořenů je ve většině případů značně nejistý. Odhaduje se, že se tak do půdy dostává průměrně asi 20–50 procent (podle některých autorů někdy až 80 %) uhlíku fixovaného ve fotosyntéze. V minulé kapitole jsme připomněli významné zastoupení biomasy kořenů v celkové bilanci organické hmoty – dosahuje jedné tuny suché biomasy na hektar v suchých savanách a až přes 100 t/ha v temperátních a tropických lesích a může tvořit 15–90 procent celkové biomasy rostlin; roční produkce kořenů je u travních porostů kolem 5 t/ha, v listnatých lesích 2–9 t/ha a v jehličnatých lesích 1–11 t/ha.

Organické látky vstupující do půdy mají různý původ a formu. Můžeme je dělit na rostlinné, živočišné a mikrobiální (a antropogenní v případě spadů xenobiotických látek). Největší podíl mrtvé biomasy představuje v naprosté většině půd odumřelá rostlinná hmota. Menší, avšak nezanedbatelný podíl tvoří mrtvá těla živočichů a mikroorganismů a produkty jejich metabolismu. Organické látky včetně odumřelé biomasy obsahují mnoho vázaného uhlíku (suchá rostlinná biomasa průměrně 42 hmotnostních %), kyslíku (42 %), vodíku (8 %) a dalších prvků včetně dusíku, síry aj. (celkem 8 %). Rostlinná biomasa je tvořena velkým množstvím různých organických látek. Ve značné míře jsou zastoupeny nejrůznější sacharidy: od monosacharidů,



jako je například glukóza, až po polysacharidy typu celulózy, hemicelulózy (xylan aj.) a škrobu. Zejména ve starších rostlinných pletivech se vyskytuje lignin. Biomasu dále tvoří bílkoviny, tuky, vosky a další organické sloučeniny. Živočišná biomasa je podobně jako u rostlin tvořena z asi 75 hmotnostních procent vodou. Významnou složku těl půdních bezobratlých představuje chitin z kutikuly. Jde o polysacharid podobného složení jako celulóza; obsahuje ale kromě převažujícího podílu uhlíku i relativně velké množství dusíku v aminoskupinách, a tak přispívá k obohacení půdy tímto limitujícím prvkem. Kromě živočišné biomasy je ve větším množství obsažen i v biomase hub. Co se týká prvků, obsahují těla živočichů oproti rostlinám větší podíl dusíku vázaného v aminoskupinách tvořících bílkoviny a také obsah některých mikroživin bývá jiný. Mikrobiální biomasa se obsahem vody a prvků příliš neliší od makroorganismů a patří většinou k labilní složce půdní organické hmoty, která může být rychle využita jinými organismy, a tedy rozložena. Ani mikrobiální biomasa však není homogenní, některé její části, například buněčné stěny, odolávají rozkladu déle, zatímco jiné, které tvoří asi většinu biomasy, jsou relativně dobře rozložitelné. Přispívá k tomu i poměrně nízký poměr uhlíku a dusíku v mikrobiální biomase (C : N bývá 4 až 9 : 1).



Obr. 7 Hlavní toky vodorozpustných a v půdě pohyblivých forem uhlíku a jeho zásobníky v půdě. Schéma nezahrnuje půdní organickou hmotu a kumulaci uhlíku v hůře dostupných formách ani postupný rozklad komplexnějších organických látek. Hlavním zdrojem labilních a dostupných uhlíkatých sloučenin jsou v půdě kořeny rostlin. Produkují rozpustné jednodušší organické látky ve formě kořenových exsudátů, které stimulují společenstva půdních organismů a biologickou aktivitu (jež vede ke zvýšenému uvolňování živin pro rostliny). Po mineralizaci organických látek se uhlík vrací ve formě CO₂ a dalších plynů do atmosféry, odkud byl rostlinami odčerpán. Část organických látek z exsudátů nebo z rozložené biomasy je (dočasně) vázána v půdních částicích, jiné mohou být vyplaveny. Část uhlíku z biomasy využijí půdní živočichové. Upraveno podle D. L. Jones a kol. (2003), viz D. C. Coleman a kol. (2018)

Mikroorganismy během života také produkují různé snadno rozložitelné látky, například ve formě mukopolysacharidů tvořících ochranný obal jejich buněk, které absorbují a kumulují vodu a tak zabraňují jejich vysychání.

Labilní látky produkované rostlinami zahrnují především kořenové exsudáty obsahující rozpuštěné monosacharidy, aminokyseliny, organické kyseliny a další (obr. 7). Kyseliny napomáhají zvětrávání hornin a uvolňování jinak nedostupných forem minerálních živin, zejména fosforu, z povrchů minerálních částic a zpřístupňují tak tyto živiny rostlinám a mikroorganismům. Labilní složky biomasy jsou obsaženy

i v rostlinných pletivech, například ve formě monosacharidů produkovaných fotosyntézou, a slouží jako zdroj energie i jako základní složka pro tvorbu strukturních látek. Tyto látky, například celulóza, hemicelulózy a lignin, pak představují rekalci- rantní složky, které mnohem hůře podléhají rozkladu.

Obsah uhlíku a organické hmoty v půdě

Odhady množství uhlíku v anorganické a organické formě v půdě se však značně liší. V půdách je vázáno 2300 Pg C (viz **obr. 2**) v organických látkách, respektovaná americká publikace uvádí obsah 2400 Pg C (bez povrchového opadu), z čehož asi dvě třetiny jsou ve vrstvě půdy do hloubky 1 m (Brady a Weil 2014). Podle jiných autorů je v půdách asi 1200 Pg C (Moore 1988, citováno v Pierzynski a kol. 2000), 1416 Pg C (viz **tab. 2**), nebo dokonce 3051 Pg C (Horwath 2015, **tab. 3**). Novější odhady pro nezaledněnou pevninu uvádějí globální zásobu organického uhlíku 1325 až 1500 Pg C (do hloubky 1 m), 2 300 Pg C (do 3 m) a 3000 Pg C v celém půdním profilu (např. Lorenz a Lal 2018).

Kromě organických sloučenin najdeme v půdě uhlík i v anorganických látkách, zejména v uhličitanech. N. C. Brady a R. R. Weil (2014) uvádějí celkový obsah v půdě v této formě 940 Pg C, W. Horwath (2015) udává 748 Pg C do hloubky půdy 1 m a K. Lorenz a L. Lal (2018) zmiňují zásobu 700 až 1700 Pg anorganického C ve svrchní vrstvě půd (do 1 m). Bez ohledu na rozdíly v jednotlivých odhadech se v půdách vyskytuje větší množství uhlíku, než je v biomase rostlin a živočichů a v atmosféře dohromady.

Povrchové vrstvy většiny minerálních půd obsahují přibližně několik hmotnostních procent organických látek: na 1 kilogram suché půdy to bývá 20–50 gramů, na 1 m² (podle typu půdy a její hloubky) asi 4–50 kilogramů (viz **tab. 3**). Přesné stanovení obsahu organické hmoty však není jednoduché, zejména kvůli rozmanitému původu a formě organických látek. Vesměs se proto stanoví obsah organického uhlíku a ten se násobí dohodnutým koeficientem, jenž nejčastěji činil 1,724, i když se nyní zdá pravděpodobnější 1,9–2,0. Výsledek pak udává přibližný obsah organické hmoty v půdě. Obecně se tento obsah snižuje směrem do hloubky půdního profilu, ovšem i z tohoto pravidla existují výjimky.

Množství organické hmoty (a tedy uhlíku) v půdě je ovlivněno velikostí vstupů a mnoha faktory, z nichž největší význam mají teplota a srážky (**obr. 4**). Vyšší teploty vedou k rychlejšímu rozkladu organických látek a k nižšímu obsahu půdní organické hmoty. Vyšší vlhkost půdy znamená v jinak srovnatelných podmínkách vyšší obsah organické hmoty. Zamokřené půdy se špatnou aeraací mají obvykle více organické hmoty než půdy dobře provzdušněné. Hromadění i rozklad organické hmoty jsou dále závislé na převládající vegetaci – například půdy s travními porosty většinou obsahují mnohem více organické hmoty než lesní porosty. Vliv má i textura půdy, těžší

Tab. 2 Globální zásoba suchozemského organického uhlíku (Pg C; $P = 10^{15}$, jeden Pg odpovídá miliardě tun) v půdě a v nadzemní biomase rostlin podle klimatických regionů. V tropickém mokřém a vlhkém regionu je nadpoloviční většina uhlíku obsažena v rostlinné biomase, v ostatních je více uhlíku uloženo v půdě; extrémní jsou z tohoto pohledu boreální a polární regiony, v nichž se přes 93 % uhlíku nachází v půdě. Jiné zdroje mohou uvádět podobné nebo odlišné odhady globálních zásobníků (např. **obr. 2**). Upraveno podle J. P. W. Scharlemann a kol. (2014), viz H.-P. Blume a kol. (2016); v závorkách jsou uvedena % z regionu

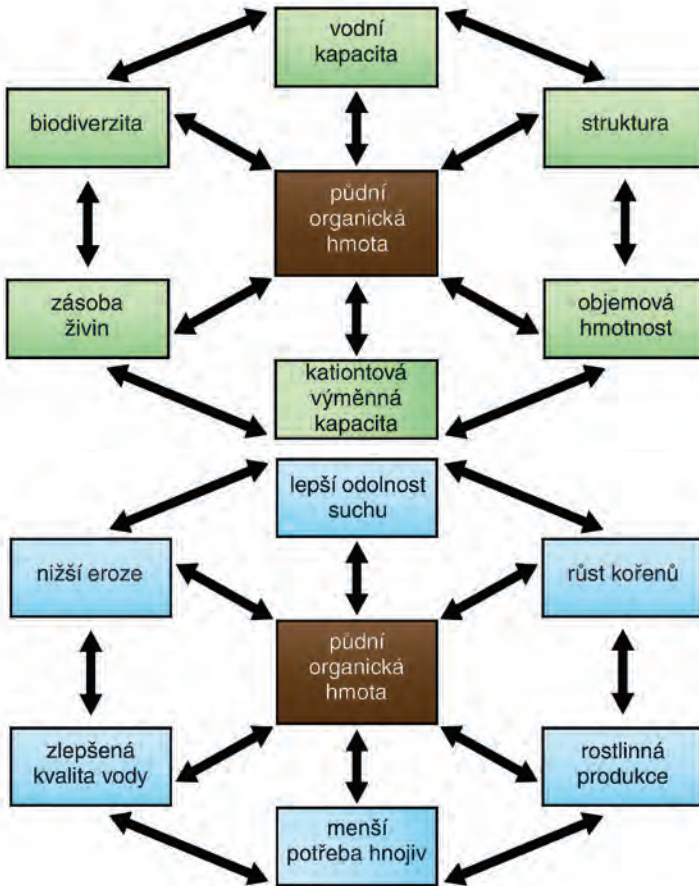
Klimatický region	Půda: svrchní vrstva do 30 cm	Půda: spodní vrstvy	Půda celkem	Rostlinná biomasa	Region celkem
tropický mokřý	62,6	65,4	128,0 (47,7)	140,2 (52,3)	268,1
tropický vlhký	78,6	72,3	150,9 (49,9)	151,7 (50,1)	302,6
tropický suchý	67,3	69,0	136,2 (76,29)	42,5 (23,8)	178,7
tropický horský	29,6	26,5	56,1 (58,1)	40,5 (41,9)	96,6
temperátní teplý vlhký	33,3	29,7	63,0 (68,7)	28,7 (31,3)	91,7
temperátní teplý suchý	38,9	39,6	78,5 (79,4)	24,2 (23,6)	102,7
temperátní chladný vlhký	104,1	106,2	210,3 (88,1)	28,5 (11,9)	238,8
temperátní chladný suchý	52,2	50,0	102,2 (91,8)	9,1 (8,2)	111,3
boreální vlhký	162,0	194,7	356,7 (93,8)	23,5 (6,2)	380,2
boreální suchý	32,0	37,0	69,1 (93,1)	5,1 (6,9)	74,2
polární vlhký	30,6	21,7	52,4 (96)	2,2 (4,0)	54,5
polární suchý	8,0	4,3	12,3 (96,2)	0,5 (3,8)	12,8
celkem	699,3	716,4	1415,7 (74,0)	496,6 (26,0)	1912,2

půdy většinou zadržují více organické hmoty než lehčí půdy. Výrazně může působit kultivace půdy, což je zvláště markantní u panenských půd, tedy vyvinutých v přirozených ekosystémech, které se začnou obdělávat. Počáteční, obvykle vysoký obsah organické hmoty se zde rychle snižuje.

Tab. 3 Obsah organického uhlíku v půdě, jeho vstupy, celková zásoba a rychlost obratu v půdě v hlavních biomech Země. Upraveno podle W. Horwath (2015) na základě různých zdrojů

Biom	Obsah organického [kg C/m ²]	Vstupy C do půdy [kg C/m ² /rok]	Celková zásoba C v biomu [Pg C]			Rychlost obratu [rok]
			rostliny	půda	celkem	
tropický prales	12	2,03	340	692	1 032	5,3
les mírného pásu	8,7	0,85	139	262	401	6,2
boreální les	16,4	0,5	57	150	207	9,5
tropická savana	5,4	0,48	79	345	424	15,9
travní porost mírného pásu	13,3	0,3	23	172	195	25,4
středozevní typ porostu	7,6	0,46	17	124	141	16,7
poušť	3,4	0,08	10	208	218	10,1
tundra	19,6	0,1	2	400	402	52,3
orná půda	7,9	0,48	4	248	252	6,3
mokřad	72,3	0,17	15	450	465	945
celkem	-	-	686	3051	3737	-

Organická hmota ovlivňuje fyzikální a chemické vlastnosti půd mnohem více, než by odpovídalo jejímu relativně nízkému zastoupení v půdě (**obr. 8 a 9**). Většinou na ni připadá třetina i více celkové kationtové výměnné kapacity a její obsah a kvalita zásadně ovlivňují stabilitu půdních agregátů a schopnost půdy zadržovat vodu. Mnoho půdních organických látek tvoří komplexy s různými kovy, přičemž organická látka je donorem elektronů a vzniklé komplexní sloučeniny se nazývají cheláty. Cheláty jsou většinou přístupnější pro mikroorganismy a rostliny než kovy v iontové podobě, mají tedy velký význam v přísunu mikroživin i v (nežádoucím) přenosu těžkých kovů do biomasy. Pro většinu půdních mikroorganismů je organická hmota hlavním zdrojem energie a živin. Určitý obsah organické hmoty je pro dobrou funkci půdy, například z hlediska pěstování plodin, nezbytný. Obecně však neplatí, že vyšší obsah organické hmoty je vždy výhodnější nebo lepší pro danou půdu a naopak. Záleží také na složení organické hmoty, tedy na její kvalitě, a na vzájemné souhře všech ostatních fyzikálních, chemických i biologických vlastností půdy. Někdy se lze setkat s tvrzením, že pokles obsahu organického uhlíku pod 2 hmotnostní procenta (obsahu půdní organické hmoty pod ca 3,4 %) negativně ovlivňuje strukturu půdy a její další vlastnosti. Pro takový předpoklad však není dostatečně věrohodný kvantitativní důkaz (viz např. Loveland a Webb 2003).

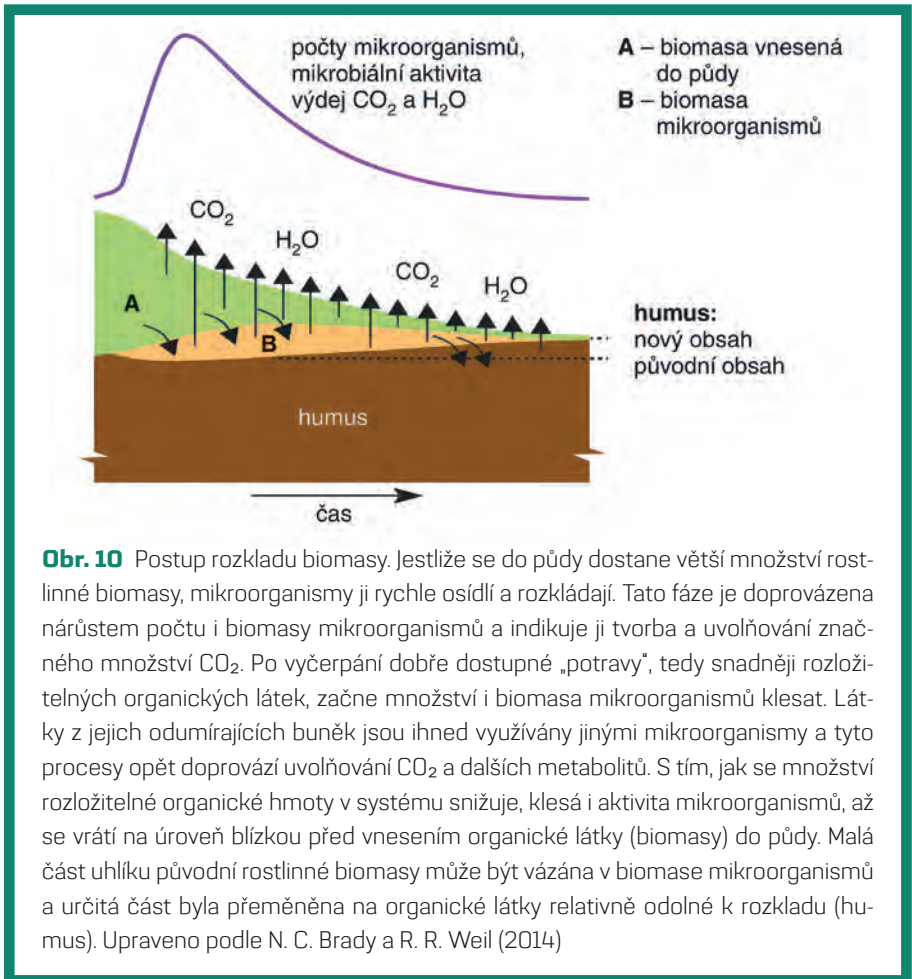


Obr. 8 a 9 Vztah mezi půdní organickou hmotou a dalšími důležitými charakteristikami a funkcemi půdy. Půdní organická hmota přímo i nepřímo ovlivňuje strukturu půdy, její schopnost zadržovat vodu i početnost a rozmanitost společenstev půdních organismů (biodiverzitu), pro něž je zdrojem uhlíku a energie. Obsah a vlastnosti půdní organické hmoty určují objemovou hmotnost půdy, její chemické vlastnosti včetně kationtové výměnné kapacity a zásobu živin pro rostliny i mikroorganismy (**obr. 8**). Půdní organická hmota zajišťuje větší odolnost vůči suchu a erozi a má řadu dalších funkcí včetně poskytování různých ekosystémových služeb (**obr. 9**). Upraveno podle Ch. W. Rice a kol., viz J. M. Kimble a kol. (2019)

Rozklad organických látek

Na tomto hlavně biologickém procesu se podílí většina půdních organismů; význam jednotlivých skupin (živočichové, rostliny, mikroorganismy) i jednotlivých populací je ale v každé půdě a v každém čase jiný. Živočichové významně přispívají nejvíce na počátku, a to jak narušením odumřelých tkání a pletiv, tak trávicími pochody. Obvykle vykusují měkčí části listů a jiných orgánů, které obsahují převážně celulózu, hemicelulózy, labilní sacharidy a dusík v bílkovinách, ale také mikroorganismy, které listy napadají ihned po opadu. Biomasa odumřelého listu je po průchodu trávicím traktem ochuzena o labilní složky, a vyprodukované exkrementy tak představují hůře rozložitelnou formu organické hmoty. Tvrdší části listů (žilnatina) s vysokým procentem ligninu a exkrementy ochuzené o labilní složky zůstávají v půdě, kde jsou napadeny bakteriemi a hlavně houbami, které mají enzymatický aparát vybavený pro rozklad složitějších látek včetně ligninu. Za hlavní rozkladače jsou považovány (heterotrofní) mikroorganismy – větší organické molekuly rozkládají extracelulárně (do prostředí vylučovanými enzymy), zatímco menší molekuly (organické kyseliny, cukry aj.) mohou přijímat do buněk svých těl a přímo využít v metabolismu. Za příznivých podmínek proběhne rozklad odumřelé biomasy, a tedy třeba celého listu, až na CO₂ (**obr. 10**).

Připomeňme si ještě jeden zajímavý jev, který se nazývá anglickým termínem priming effect. Mnohokrát bylo experimentálně pozorováno, že po přidavku čerstvé organické hmoty (substrátu) do půdy následuje buď zvýšení, nebo naopak snížení rychlosti rozkladu půdní organické hmoty a tím i produkce CO₂ z půdy, a to v závislosti na množství dodané organické hmoty. Půdní organická hmota většinou obsahuje pouze malé množství labilního uhlíku, který může sloužit jako dostupný zdroj energie pro heterotrofní mikroorganismy. Proto se rozkládá poměrně pomalu a rychlost jejího k rozkladu dále klesá se snižujícím se obsahem labilního uhlíku. Přísun čerstvé organické hmoty, například ve formě nového opadu nebo kořenových exsudátů, představuje nový zdroj energie pro půdní mikroorganismy ve formě snadno dostupného (labilního) uhlíku. Podobný efekt může způsobit kupříkladu zorání půdy, které vede ke zpřístupnění jinak nedostupných organických látek, které se nacházejí v anaerobních mikroprostředích. Mikroorganismy pak mají dostatek energie nejen pro rozklad čerstvé, ale i pro rozklad stávající půdní organické hmoty. Ta totiž oproti čerstvé hmotě obsahuje relativně velké množství dusíku (má nízký poměr C a N), a proto je jeho cenným zdrojem pro mikroorganismy. Bylo zjištěno, že pokud k půdě přidáme méně uhlíku, tedy množství odpovídající maximálně 15 procent obsahu uhlíku v mikrobiální biomase, bude následovat lineární nárůst rozkladu půdní organické hmoty, a tudíž i produkce CO₂; kromě CO₂ z přidaného substrátu se navýší i produkce CO₂ z půdy – jde tedy o pozitivní priming effect. Pokud však přidáme množství uhlíku vyšší než množství odpovídající asi 50 procentům obsahu uhlíku v mikrobiální



biomase, bude následovat exponenciální pokles produkce CO_2 , nebo dokonce pokles až do negativních hodnot, uvolňování CO_2 z půdy bude tedy nižší než v půdě bez přírůdku uhlíku (negativní priming effect). Podle toho, zda se půdní organická hmota skutečně rozkládá, nebo ne, rozlišujeme dva typy tohoto procesu. Skutečný priming effect nastane, pokud mikrobiální biomasa po přidávku labilního substrátu začne rozkládat i samotnou půdní organickou hmotu. Jestliže však dojde k produkci CO_2 jen díky aktivitě a obrátu mikrobiální biomasy bez dalších změn v půdní organické hmotě, hovoříme o zdánlivém efektu. Jednotlivé půdy se podle obsahu uhlíku liší ve velikosti

tohoto efektu. Půdy s nízkým obsahem většinou mají silnou kladnou odezvu na přísun labilního uhlíku, zatímco půdy s dostatkem uhlíku už příliš velkou odezvu na přidávek nevykazují. Detaily a souvislosti tohoto jevu však zatím čekají na své odhalení (více např. Kuzyakov a kol. 2000).

Produkty rozkladu a nové syntézy

Rozklad organických látek samozřejmě není výlučně procesem přeměn uhlíku a tvorby CO_2 a CH_4 . Uvolňuje se při něm mnoho minerálních živin pro rostliny i mikroorganismy: dusík (ve formě NH_4^+ a posléze NO_3^-), síra, fosfor, kationty jako Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ aj. Proto se také proces rozkladu organických látek vedoucí ke vzniku anorganických (minerálních) forem nazývá mineralizace. Uvolňované minerální látky jsou buď bezprostředně využívány mikroorganismy a rostlinami jako živiny, nebo se adsorbují na půdních koloidech, odkud mohou být později opět uvolněny a využity jako živiny, nebo tvoří nerozpustné minerální sloučeniny, případně se z půdy vyplavují. Odhaduje se, že v přirozených ekosystémech připadá na recyklované rostlinné živiny více než 90 procent potřeby dusíku a fosforu a více než 70 procent potřeby vápníku a draslíku; v agroekosystémech je odebrána podstatná část živin v biomase produktů, a proto je třeba minerální živiny doplňovat hnojením (Chapin a kol. 2002, viz Lorenz a Lal 2018).

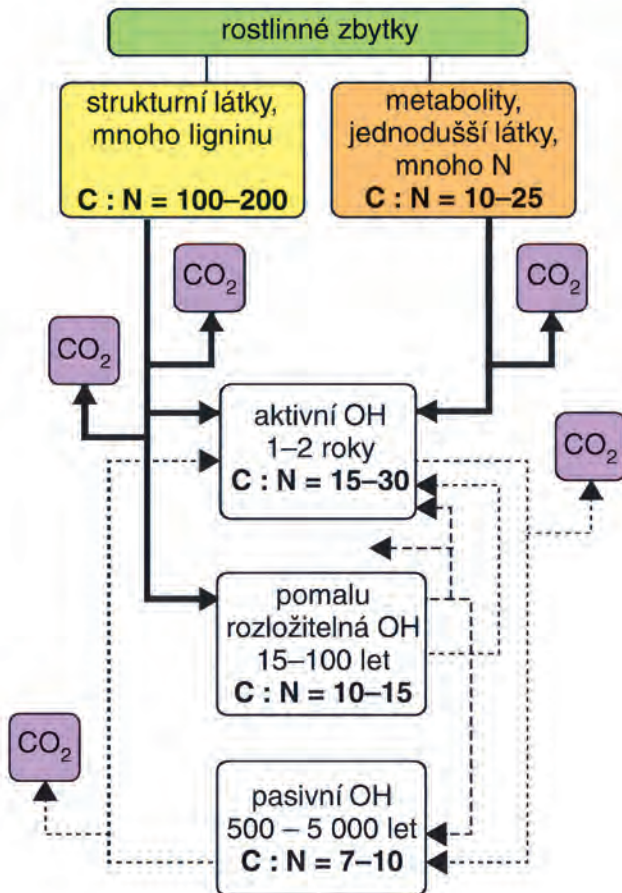
Navzdory pokroku v analytické instrumentaci je poznání přeměn půdní organické hmoty neúplné. Zásadní překážku představuje skutečnost, že organické sloučeniny jsou v půdě vázány na povrchu minerálních částic. Pro účely studia chemické struktury bylo proto až donedávna nutné jejich převedení do roztoku za použití silných extrakčních činidel, například 0,5 M NaOH, což vedlo ke vzniku artefaktů a následně (ke zřejmě mylné) představě, že finálním produktem rozkladu a resyntézy látek v půdě je humus reprezentovaný fulvokyselinami, humusovými kyselinami a huminem (viz dále). Velkou komplikací pro lepší poznání je i složitá struktura a značná různorodost organických látek, znemožňující jejich identifikaci. Významným omezením je dále skutečnost, že klíčovým parametrem v procesu rozkladu organické hmoty je vzájemné prostorové uspořádání minerálních částic, organických látek a mikroorganismů.

V průběhu rozkladu je organická hmota oxidována na minerální látky. Mineralizaci doprovází imobilizace uvolněných živin, které slouží k tvorbě nové biomasy rozkladných mikroorganismů; pokud je dané živiny relativní dostatek, bude v půdě k dispozici také rostlinám a jiným mikroorganismům. Pokud jí není dost, přednostně se imobilizuje v mikrobiální biomase a rostliny mohou trpět jejím nedostatkem. Typicky k takové situaci dochází například po zapravení slámy a jiných podobných (minerálně chudých) substrátů do půdy – při rozkladu je k dispozici relativně mnoho uhlíku, ale relativně málo dusíku a jiných minerálních živin. To jednak zpomaluje samotný rozklad, jednak nedochází k uvolnění minerálních živin pro potřeby rostlin.

Podle tradiční představy je výsledkem rozkladu a resyntézy látek v půdě směs nazývaná humus, jehož vznikem se zabývá řada teorií; podle některých je významnou sloučeninou v procesech humifikace lignin, který reaguje s ostatními produkty rozkladu za vzniku makromolekul tvořících humus. Pro optimální průběh humifikace se zřejmě musejí střídat fáze aerobní (rozkladná, biologické procesy) a anaerobní (syntetická, fyzikálně-chemické procesy) a dále je nutné příznivé chemické prostředí (půdní reakce blízká neutrálním hodnotám, dostatek vápenatých kationtů apod.). Starší chápání humusových látek jako typických makromolekul, jejichž veškeré součásti jsou pevně spojeny kovalentními vazbami a lze hovořit o makromolekulách s určitým stupněm polymerace a s určitou molekulovou hmotností, se však v současné době opouští. Ve světle novějších poznatků jsou termíny jako humusové kyseliny, fulvokyseliny, humin apod. považovány za pojmy operační, spojené s postupem extrakce humusových látek, nikoli termíny chemické, jak ještě zdůrazníme níže. Novější teorie předpokládá, že humusové látky nejsou obrovské polymery, ale že jde o supramolekulární asociace malých molekul, tedy o útvary vzniklé spojením relativně malých organických molekul slabými silami (van der Waalsovy síly, pí vazby, vodíkové můstky), které jsou vytvořeny v takovém množství, že se tyto útvary chovají jako velké molekuly (Piccolo a Conte 2000, Piccolo 2002). Uvedená teorie je v současnosti podpořena výsledky rozborů za použití pokročilých analytických technik. Humus se však může definovat i jako složitá směs rezistentních hnědých a tmavě hnědých amorfních a koloidních organických látek povahy kyselin, která vzniká mikrobiálním rozkladem a syntézou a má chemické a fyzikální vlastnosti velmi důležité pro rostliny a půdu (Ponge 2003). Humusové látky se klasifikují různým způsobem, podle různých hledisek (přehledně viz např. Šimek a kol. 2019).

Na tomto místě je zajímavé připomenout knihu S. A. Waksmana *Humus. Origin, Chemical Composition and Importance for Nature*, ve které autor v roce 1936 shrnul výsledky rešerše zahrnující 1311 publikací týkajících se humusu, sepsaných v různých jazycích během několika století.

Ačkoli byl Waksman původně zastáncem zavedené alkalické extrakce humusových látek z půdy, tehdy změnil názor a uvádí, že tento postup „nedává pravdivý obraz humusu, jeho podstaty a přeměny v půdě“. Experimentální omezení pak vysvětlují překvapující skutečnost, že se ani za více než 80 následujících let nepodařilo vytvořit obecně přijímaný model rozkladu a přeměn organické hmoty v půdě. Podle teorie diskutované v posledních přibližně 15 letech je směr a rychlost tohoto procesu výslednicí více faktorů, jejichž vliv se v jednotlivých fázích rozkladu mění. Zatímco chemická struktura hraje významnou roli na počátku, z hlediska perzistence organické hmoty je rozhodující její stabilizace vazbou na minerální částice a ochrana před mikrobiálním atakem v půdních agregátech. Během rozkladu organických látek dochází k jejich oxidaci, což zvyšuje jejich sorpční schopnosti, přičemž sorpce je nahlížena jako vratný proces. Na počáteční fázi rozkladu se podílejí zejména mikroorganismy



Obr. 11 Třídění půdní organické hmoty podle rozložitelnosti a typický poměr C : N různých frakcí. Půdní organická hmota (OH) se může dělit na aktivní (labilní), půdními mikroorganismy relativně lehce metabolizovatelnou hmotu, na pomalu rozložitelnou (rekalitrantní) a na pasivní či inertní, tedy velmi pomalu rozložitelnou organickou hmotu. Jednotlivé složky mají typický poměr C : N a dobu rozkladu. Především mikrobiálními i chemickými procesy jsou půdní organické látky přeměňovány z jedné formy na jinou. Všechny přeměny doprovází uvolňování (ztráty) uhlíku ve formě CO₂ a někdy CH₄. Celkově se takto ve formě plynů uvolní více než dvě třetiny uhlíku z rozkládaného materiálu. Upraveno podle K. Paustian a kol. (1992), viz N. C. Brady a R. R. Weil (2014)

s růstovou strategií, preferující vyšší koncentrace labilních organických sloučenin, v pozdější fázi se uplatňují pomalu rostoucí K-stratégové, adaptovaní na využití složitých organických látek. Typické zástupce K-stratégu představují například bakterie z kmenů Acidobacteria nebo Verrucomicrobia, ačkoli ztotožnění růstové strategie s určitými taxonomickými skupinami je pouze orientační. Předpokládá se, že každá organická molekula je rozložitelná, pokud je dostupná mikroorganismům vybaveným potřebným enzymatickým aparátem. Naopak i jednoduchá organická sloučenina může přetrvávat dlouhou dobu v půdě intaktní, pokud tato podmínka není splněna, případně aktivita mikroorganismů je omezena, například nedostatkem kyslíku, některé minerální živiny nebo nízkou teplotou. V této souvislosti je důležité poznamenat, že mikroorganismy zaujímají méně než 1 procento objemu půdy a jejich rozmístění je značně nerovnoměrné. Dekompozice organické hmoty v uvedeném pojetí není na rozdíl od humifikační teorie primárně funkcí chemické struktury, ale funkcí ekosystémovou. Nový pohled na transformaci organické hmoty se odráží i v analytickém přístupu, aktuálně se před chemickou frakcionací dává přednost fyzikální metodě, která lépe reflektuje funkce půdní organické hmoty. Charakteristickým znakem postupného rozkladu organických látek je jejich relativní obohacení dusíkem – zatímco například rostlinné zbytky mají poměr C : N kolem 40 : 1 (20–30 : 1 u bobovitých, až 100 : 1 v případě slámy obilnin), v částečně přeměněných látkách je poměr mnohem nižší. Tímto způsobem vázaný dusík je vesměs nepřístupný jako živina, ale může být posléze uvolněn. Biomasa mikroorganismů má poměr C : N mezi 4–9 : 1. Nižší poměr indikuje relativně více dusíkatých látek (bílkovin) a je charakteristický pro bakterie, poměr kolem 9 : 1 je typický pro mikromycety. Poměr C : N v organické hmotě v půdě se pohybuje v rozsahu 8–15 : 1 a nejčastěji činí 10–12 : 1 (**obr. 11**).

Sekvestrace uhlíku v půdě

Půdní organický uhlík je největším zásobníkem tohoto prvku v terestrických ekosystémech, a proto mají půdy velký význam z hlediska uchování fixovaného uhlíku a zabránění jeho úniku do atmosféry, tedy pro jeho sekvestraci – dlouhodobé vyčlenění z „normálního“ cyklu biologicky aktivních forem C. Uhlík je v půdách uchováván v různých formách lišících se dostupností organismům, a tedy náchylností k rozkladu (**obr. 11**). Během procesů rozkladu a stabilizace dochází k syntéze různých komplexů organických sloučenin s velmi pevnými vazbami, avšak ochranu před dalším rozkladem získávají organické látky možná hlavně obalením minerálními částicemi při tvorbě agregátů nebo vazbou na minerální částice. Tyto procesy zajišťují nedostupnost a odolnost vůči rozkladu. Organická hmota obsažená v agregátech je od okolního prostředí oddělena fyzikální bariérou, neboť póry mezi minerálními částicemi jsou příliš malé, aby jimi prošli živočichové i větší mikroorganismy, ale je také chráněna

anaerobním prostředím, které v agregátech často vzniká a účinně zpomaluje mikrobiální rozklad. V průběhu rozkladu se organická hmota navíc stává hůře dostupnou, neboť se v ní snižuje obsah labilního uhlíku a zbývající organické látky jsou pro půdní organismy méně atraktivní. V kombinaci s vazbou a ochranou uvnitř agregátů nebo na minerální částice to z ní činí téměř nerozložitelnou, inertní složku. Sekvestraci uhlíku v půdě lze podpořit jednak omezením ztrát organické hmoty z půdy (mineralizací, erozí), jednak zvýšenou dodávkou organické hmoty do půdy. Problémem je, že kvalitních organických hnojiv je u nás nedostatek, což způsobují mimo jiné nízké stavy dobytka a nízká produkce chlévské mrvy a dále nedostatek vhodných surovin pro výrobu kompostů. Skutečnost, že již desítky let se do našich zemědělských půd dodává méně než polovina potřeby organické hmoty, je velmi alarmující. Prohlubuje to degradaci půd a bohužel zlepšení není v nejbližší době reálné (obr. 12).

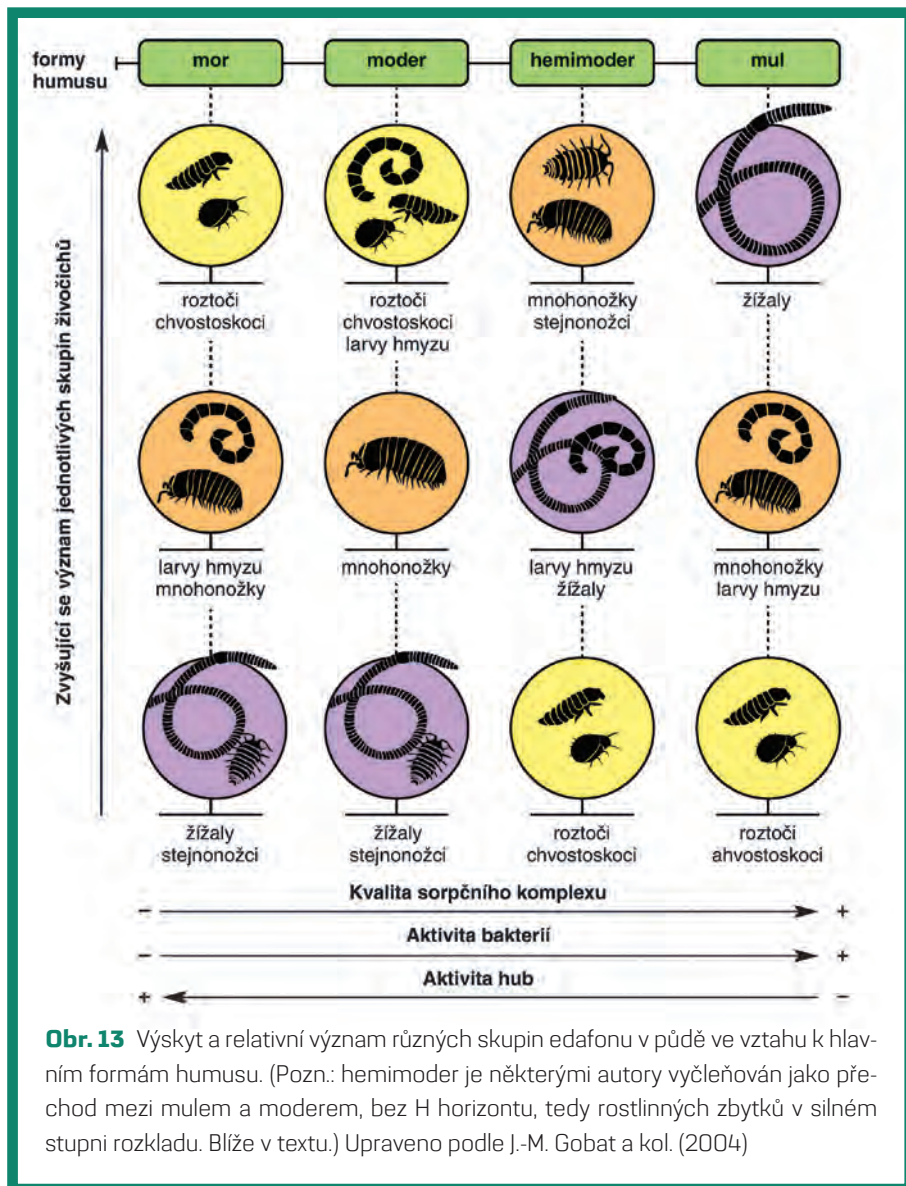


Obr. 12 Zemědělské půdy v České republice zabírají přibližně 55 % výměry státu. Jejich převážná většina trpí dlouhodobě nedostatečným přísunem organických látek. Hlavní příčinou je malá produkce organických hnojiv kvůli nízkým stavům hospodářských zvířat. To vede k poškozování půd a snižování jejich kvality i schopnosti zajišťovat dostatečnou produkci potravin (foto M. Šimek)

Formy nadložního humusu lesních půd

Na povrchu půd, jejichž svrchní vrstva se nepromíchává orbou a dalšími agrotechnickými zásahy jako na půdách zemědělských, se někdy vytvářejí více či méně mocné horizonty nadložního humusu (nadložní organické horizonty). Jejich tvorba je proto jedním ze základních specifíků lesních půd. Jde o významnou součást lesních ekosystémů s největší biodiverzitou a biologickou aktivitou, s nejvýraznější dynamikou přeměn organických látek a živin a s velkou hustotou kořenů, ovlivňovanou zejména typem vegetace, a tedy i množstvím a kvalitou opadu. Ty určují rychlost a charakter rozkladných procesů i kvalitu výsledných produktů. Rychleji se rozkládá hmota trav a bylin, pomaleji opad listnatých dřevin, nejpomaleji obvykle kyselý opad jehličnanů. Různorodé podmínky stanoviště a působení řady přírodních i antropogenních faktorů dávají vznik různým typům nadložního humusu. Základní formy lze zhruba rozlišit podle stupně biologické aktivity: vysoká aktivita vede k tvorbě formy mul, přechodná forma se nazývá moder a v půdě s nízkou aktivitou je mor. Tyto tři formy nadložního humusu bývají zpravidla odlišeny na základě morfologických znaků – přítomnosti, mocnosti a kvality tří typických organických horizontů, nazývaných opad (L) – relativně čerstvý opad bez známek rozkladu, drť (F) – částečně rozložené zbytky, původ u většiny hmoty je rozeznatelný, měl (H) – rostlinné zbytky v silném stupni rozkladu, převládá humifikovaná hmota.

- **Mor**, někdy též označovaný jako surový humus, je charakteristický přítomností všech tří humusových horizontů (L, F, H), přičemž v typické formě mají přibližně stejnou mocnost a jsou od sebe ostře odděleny. V moru probíhá rozklad organických zbytků velmi pomalu (za nižších teplot, vyšších srážek a na chudém geologickém podloží, v kyselých podmínkách), a tak mohou být zbytky původního opadu viditelné i po desítkách let. Organominerální horizont A bývá málo mocný (obvykle do 2 cm), místy může i chybět. Z živých organismů dominují houby, činnost zoedafonu je omezena, žížaly nejsou přítomny. Právě malá přítomnost a nízká aktivita půdních živočichů je důvodem ostrého rozhraní mezi horizonty – kvůli ní totiž nedochází k promíchávání materiálu. Mor se vyskytuje nejčastěji pod jehličnatými porosty, zvláště v horských polohách, typicky především u půdních typů podzol a kryptopodzol.
- **Moder** je forma humusu, v níž se organické zbytky akumulují v menší míře než u moru, neboť je zachována vyšší aktivita půdní fauny i půdních mikroorganismů s dominantním zoogenním rozkladem v horizontu drti. Z půdních bezobratlých bývají zastoupeni členovci, méně žížaly. Rozklad probíhá pomalu, vrstva humusu je silná. Ve většině případů se vyskytuje i horizont měli, který není zcela ostře oddělen od horizontu A (rozdíl oproti moru). Je to typická forma humusu smíšených lesů, ale i významné části jehličnatých lesů, na půdách typů kambizem, luvizem aj.



Obr. 13 Výskyt a relativní význam různých skupin edafonu v půdě ve vztahu k hlavním formám humusu. (Pozn.: hemimoder je některými autory vyčleňován jako přechod mezi mulem a moderem, bez H horizontu, tedy rostlinných zbytků v silném stupni rozkladu. Blíže v textu.) Upraveno podle J.-M. Gobat a kol. (2004)

- **Mul** je charakteristický rychlou přeměnou organických zbytků na homogenní humifikovanou hmotu, která se snadno zapracovává níže do minerální vrstvy půdy zejména činností půdních živočichů. Zpravidla se tvoří na teplých a přiměřeně vlhkých stanovištích bohatých na živiny. V lesích ho můžeme nalézt ve smíšených a listnatých porostech. Je typický pro černozemě a aluviální půdy (černice, fluvizem) s neutrálním pH, může ale vznikat i v kyselých půdách, kdy je většina rozkladu opadu zajištěna houbami takzvané bílé hniloby. V podmínkách mírného pásu dominují při tvorbě mulu žížaly, v tropických a subtropických podmínkách termiti. Tito živočichové účinně přemísťují rozkládaný a rozložený materiál do půdního horizontu A, který je velmi dobře vyvinutý, bývá mocnější než 10 centimetrů, tmavé až černé barvy. Morfologicky se mul projevuje horizontem opadu různé mocnosti, malou mocností horizontu drtě a fakultativně horizontem měli, který ale může i zcela chybět. Relativní význam jednotlivých skupin půdních organismů, jež se podílejí na vzniku hlavních forem humusu, je znázorněn na **obr. 13**.



Obr. 14 Lišejníky, mechy i fototrofní mikroorganismy (řasy, sinice) jsou významnými tvůrci biomasy. Spolu s opadem rostlin (jehlice, listy, větve) a s padlými stromy i keři jsou hlavním zdrojem organické hmoty v lesních ekosystémech. Z ní se působením půdních organismů vytváří půdní organická hmota (foto P. Šimek)

10 Minerální živiny

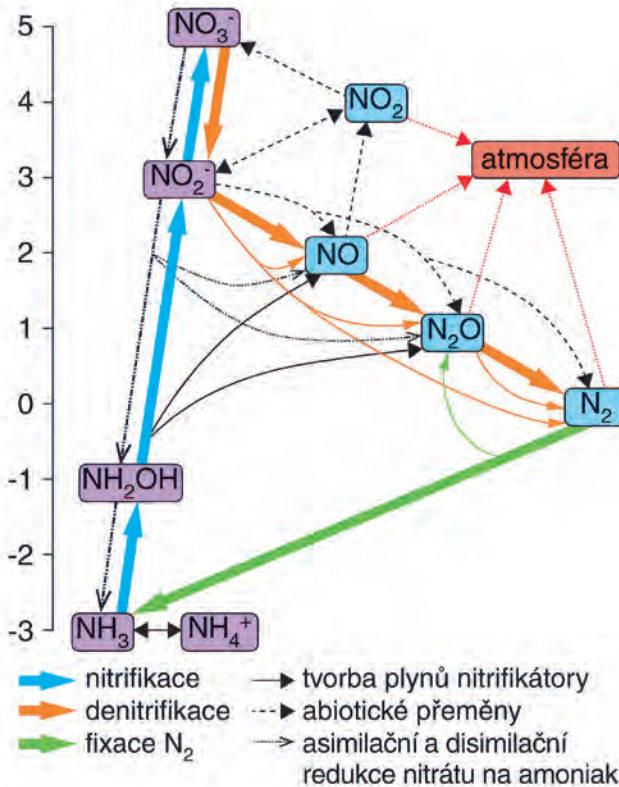
Miloslav Šimek, Jaroslav Hynšt, Stanislav Malý

V předchozí kapitole jsme se zaměřili na hlavní biogenní prvek, uhlík. Uhlíkem zásobují půdu hlavně (autotrofní) rostliny, když ve fotosyntéze přemění oxid uhličitý z ovzduší na organické sloučeniny, které pak z velké části poskytují společenstvu půdních organismů, z nichž většina je heterotrofní a odkázaná na příjem organických látek vytvořených autotrofy. Interakce mezi rostlinami a půdními organismy není ovšem jednosměrná, ale naopak se jedná o oboustranně výhodnou spolupráci. Rostliny hojně využívají služby poskytované půdními organismy (viz 8. kapitola), zejména pokud jde o příjem minerálních živin z půdy. Minerální živiny se uvolňují do půdního roztoku jednak rozkladem organických látek, jednak zvětráváním půdotvorných minerálů a hornin, a oba tyto procesy jsou zabezpečovány půdními organismy. V desáté kapitole se zaměříme na roli půdních mikroorganismů v cyklech hlavních minerálních živin.

Ústředním prvkem veškeré biomasy na Zemi je uhlík; ten je však doprovázen řadou dalších prvků. Postupně se zjistilo že pro tvorbu biomasy a zajištění životních funkcí potřebují všechny známé organismy nejméně 16 chemických prvků. Kromě uhlíku (C), vodíku (H) a kyslíku (O) se tyto prvky nazývají minerální živiny a jejich primárním zdrojem jsou minerály a horniny, v případě dusíku (N) především atmosféra. Sekundární zdroj tvoří odumřelá biomasa (nekromasa), jak jsme si již vysvětlili dříve (7. a 8. kapitola). Mikroorganismy rozkládají za vydatné pomoci živočichů rostlinný opad a jinou nekromasu a jejich mineralizací zpřístupňují živiny rostlinám. A není jich málo, na takto recyklované živiny připadá v přirozených ekosystémech více než 90 procent potřeby N a P a více než 70 procent u vápníku (Ca) a draslíku (K).

Živiny z biomasy se podle koncentrace rozdělují na makroživiny neboli makroprvky, jejichž obsah obvykle přesahuje 1 g/kg (suché biomasy). Patří k nim C, H, O, N, P, S, Ca, Mg, K a Cl. Obsah mikroživin neboli mikroprvků je zpravidla menší než 0,1 g/kg (suché biomasy), řadí se mezi ně Fe, Mn, Zn, Cu, B a Mo (**tab. 1**). Kromě uvedených živin rostliny přijímají, a tedy obsahují ve svých pletivech i řadu dalších prvků, z nichž některé sice nejsou pro ně nezbytné, ale mohou být různým způsobem prospěšné (Si, Na, Al, Co, Ni aj.) nebo jsou významné pro živočichy (Cr, Se, I aj.). Biomasa může dokonce obsahovat i poměrně velké množství prvků toxických. Koncentrace daného prvku v biomase organismu tedy nemusí mít žádný vztah k jeho potřebnosti. Živiny v suchozemském ekosystému „kolují“ mezi třemi hlavními zásobníky (rezervoáry):

- anorganický zásobník (půdní roztok, půdní vzduch, minerály v půdě);
- organismy (biomasa rostlin, živočichů a mikroorganismů);
- organické zbytky a humusové látky.



Obr. 1 Změny oxidačního stavu (–3 až 5) dusíku při biologických a abiotických procesech a tvorba a spotřeba plyných dusíkatých látek. Hlavním nebo vedlejším produktem mnoha transformací dusíku jsou plyny. Mechanismy některých procesů nejsou plně známy. Upraveno podle E. A. Davidson (1991) a R. Conrad (1996)

Význam a velikost jednotlivých zásobníků, stejně jako intenzita výměn mezi nimi, jsou různé u jednotlivých živin a ekosystémů. Cykly makroživin známe relativně detailně, zatímco o cyklech jiných prvků v půdě a prostředí se ví podstatně méně. V dalším textu jsou popsány cykly vybraných makroživin (N, P, K, S, Ca, Mg) a některých mikroživin (Fe, Mn). Pozornost je věnována zejména mikrobiálním procesům přeměn v půdě, avšak pro pochopení souvislostí jsou stručně přiblíženy i globální cykly jednotlivých prvků a připojeny další informace.

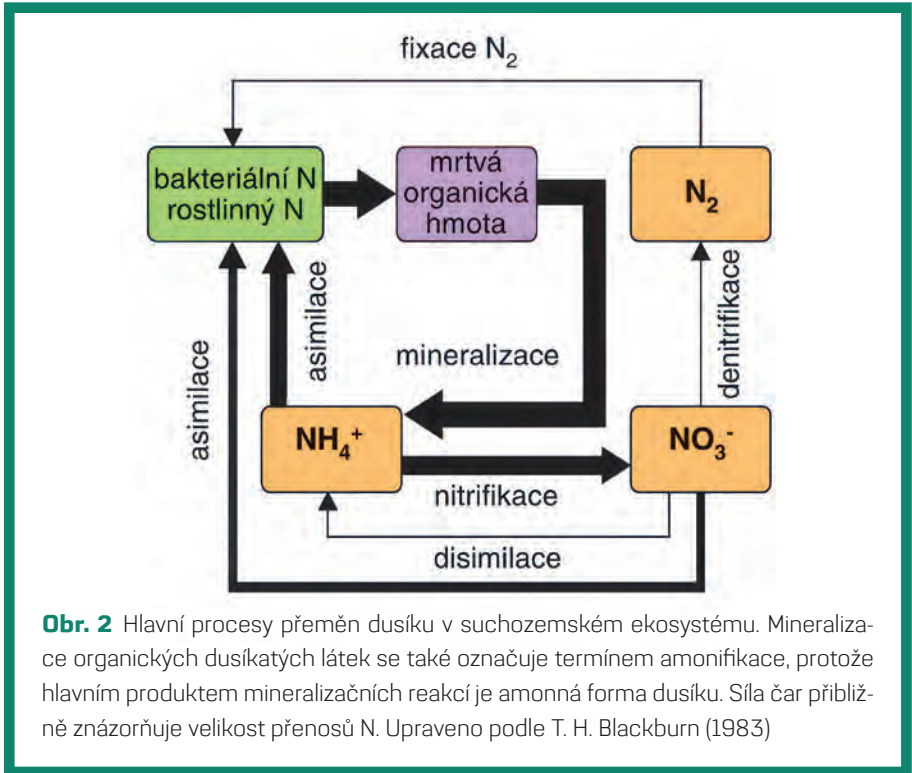
Tab. 1 Průměrná koncentrace mikro- a makroživin v nadzemní (suché) biomase rostlin. Názorný je poslední sloupec – na jeden atom Mo v biomase připadá např. tisíc atomů Mn nebo milion atomů N. Přitom všechny tyto živiny včetně těch, jež se vyskytují ve stopových koncentracích, musejí mít rostliny k dispozici, aby vytvořily svá těla a aby tato těla fungovala. Upraveno podle H. Marschner (1995)

Prvek	Značka	Koncentrace			Relativní počet atomů
		[$\mu\text{mol/g}$]	[mg/kg; ppm]	[hmotnostní %]	
molybden	Mo	0,001	0,1	-	1
měď	Cu	0,10	6	-	100
zinek	Zn	0,30	20	-	300
mangan	Mn	1,0	50	-	1 000
železo	Fe	2,0	100	-	2 000
bor	B	2,0	20	-	2 000
chlor	Cl	3,0	100	-	3 000
síra	S	30	-	0,1	30 000
fosfor	P	60	-	0,2	60 000
hořčík	Mg	80	-	0,2	80 000
vápník	Ca	125	-	0,5	125 000
draslík	K	250	-	1,0	250 000
dusík	N	1 000	-	1,5	1 000 000

Dusík a jeho cyklus v suchozemském ekosystému

Dusík je naprosto nezbytný pro tvorbu biomasy a životní funkce buněk všech organismů. Je složkou mnoha důležitých biomolekul – bílkovin, nukleových kyselin, chlorofylu, chitinu a peptidoglykanů, tvořících buněčné stěny, a mnoha jiných látek. Rostliny i mikroorganismy přijímají dusík ve formě jednoduchých iontů – dusičnanů (nitráty, NO_3^-), dusitanů (nitrity, NO_2^-) a amonných iontů (NH_4^+). Některé bakterie mají navíc schopnost asimilovat molekulární dusík (N_2). Dusík se přirozeně vyskytuje v 8 oxidačních stavech, a to od -3 do $+5$ (**obr. 1**). Dusíkaté látky podléhají mnoha biologickým i fyzikálně-chemickým přeměnám. Většina z nich probíhá v biosféře za přímé účasti mikroorganismů a z chemického hlediska jde o oxidační nebo redukční reakce.

Globální cyklus dusíku zahrnuje jeho přenosy mezi litosférou, pedosférou, hydrosférou a atmosférou. Přes 98 procent veškerého dusíku na Zemi je obsaženo v litosféře, avšak jeho naprostá většina se globálního cyklu N neúčastní. Hlavním aktivním zásobníkem je atmosféra, která je také původním zdrojem většiny půdního dusíku; je v ní obsažen ve formě některých oxidů (NO , N_2O , NO_x), ale hlavně jako N_2 . Fixací molekulárního dusíku je tento jinak nepřijatelný dusík zpřístupňován všem organismům.



Obr. 2 Hlavní procesy přeměn dusíku v suchozemském ekosystému. Mineralizace organických dusíkatých látek se také označuje termínem amonifikace, protože hlavním produktem mineralizačních reakcí je amonná forma dusíku. Síla čar přibližně znázorňuje velikost přenosů N. Upraveno podle T. H. Blackburn (1983)

V suchozemském ekosystému uvedený cyklus sestává z několika základních a řady dalších procesů (**obr. 2**). Plynný N_2 je fixací molekulárního dusíku redukován na amoniak (NH_3 , resp. amonný ion NH_4^+). Amonná forma se v různých sloučeninách zabudovává do biomasy. Po jejím odumření je amoniak z organických vazeb uvolněn. Může být znovu využit jako živina, vázán v sorpčním komplexu, fixován v jílových minerálech, uvolněn (volatilizován) do atmosféry nebo nitrifikací převeden na nitrátovou formu (NO_3^-). Nitrátový dusík může být také využit jako živina nebo redukován zpět na amoniak, vyplaven z půdy či denitrifikací převeden na plyný oxid dusný (N_2O) a molekulární dusík (N_2). V plyné formě se dusík vrací do atmosféry a cyklus se uzavírá. I když jednotlivé procesy mají často velmi odlišné nároky na podmínky prostředí, mohou v půdě probíhat současně (např. nitrifikace a denitrifikace), a to vzhledem k existenci gradientů jednotlivých abiotických faktorů, jež vytvářejí v půdě nepřehledné množství specifických mikroprostředí. Mikroprostředí se zcela odlišnými podmínkami mohou existovat v těsné blízkosti.

• Mineralizace organické hmoty

Půdy obsahují značná množství dusíku, ve svrchní vrstvě obvykle 0,02–0,50 hmotnostního procenta sušiny. Velká většina (95–99 %) půdního dusíku je vázána v organických látkách (zejména ve vazbě R-NH₂). Tento půdní dusík je vesměs dočasně nepřístupný (imobilizovaný) pro rostliny i mikroorganismy. Pouze malá část organického N se každoročně mineralizuje činností půdních mikroorganismů za vzniku jednoduchých forem, které zahrnují zejména NH₄⁺, NO₂⁻ a NO₃⁻; část mineralizovaného N je dříve nebo později opět imobilizována do biomasy mikroorganismů a dalších organismů a do půdní organické hmoty. Půdy obsahují obvykle jednotky až desítky mg NH₄⁺-N/kg a podobná množství NO₃⁻-N, zatímco obsah NO₂⁻-N je mnohem nižší. Mineralizace dřívě syntetizovaných organických látek je významným vnitřním zdrojem dusíku v suchozemském ekosystému. Celkové množství N vázaného v půdní organické hmotě bylo odhadnuto na 150–300×10⁹ t, zatímco množství v biomase suchozemských rostlin jen na 11–14×10⁹ t a v biomase živočichů na 0,2×10⁹ t (Pierzynski a kol. 2000). Rychlost mineralizace je do značné míry omezována faktory, které současně stabilizují organickou hmotu v půdě a umožňují hromadění humusu (sorpce, prostorová nedostupnost substrátu, tvorba obtížně rozložitelných komplexů, vyčerpání lehce dostupného substrátu v průběhu rozkladu atd.). Proto se ročně uvádějí do oběhu pouhá 1–4 procenta z celkového množství organického dusíku přítomného v půdě. Rychlost mineralizace tak činí desítky až stovky kg N/ha/rok, výjimečně až asi 400 kilogramů N/ha/rok (pro srovnání: roční spotřeba průmyslových dusíkatých hnojiv je u nás kolem 100 kg N/ha obhospodařované zemědělské půdy). Přibližně stejné množství N je imobilizováno v nové biomase půdních organismů a v nově se utvářející půdní organické hmotě. Celkový obsah dusíku v půdách se tak mění jen velice pomalu.

• Fixace molekulárního dusíku

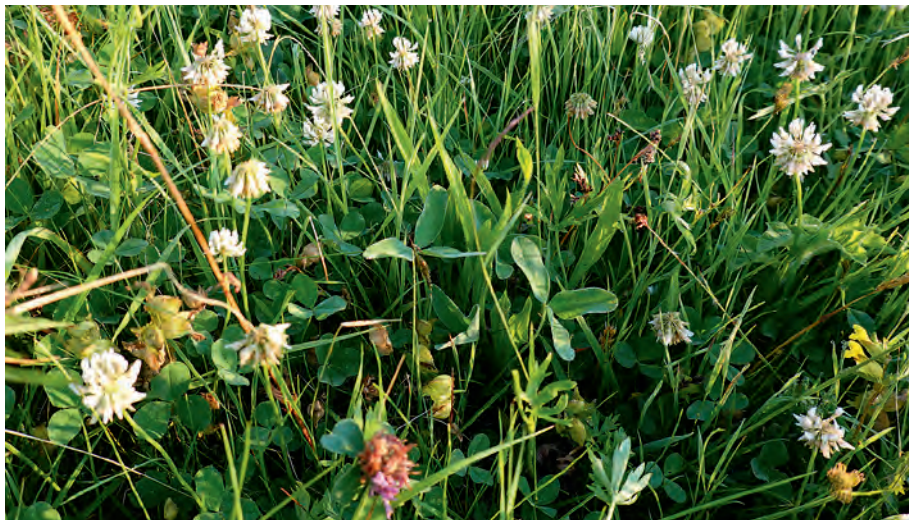
Tento proces redukce molekulárního dusíku na amoniak probíhá také v atmosféře působením elektrických výbojů a slunečního záření, ale hlavním mechanismem je biologická fixace N₂. Provádějí ji prokaryotické mikroorganismy vybavené enzymem nitrogenázou – diazotrofové. Míra biologické fixace N₂ je různá a závisí na mnoha okolnostech; nejvýkonnější fixační systémy (včetně porostů leguminóz, například vojtěšky, viz dále) mohou fixovat až asi 600 kilogramů N/ha/rok. Je to jediný významnější přirozený proces, kterým se pro organismy nedostupná forma (N₂) převádí na minerální formu dusíku metabolizovatelnou všemi rostlinami a mikroorganismy.

Fixátoři N₂ patří mezi bakterie (včetně aktinobakterií a sinic) a archea. Molekulární dusík fixují buď volně, nebo často v různých asociacích a symbiózách s jinými

Tab. 2 Asociativní a symbiotické systémy s diazotrofy – prokaryotickými mikroorganismy vybavenými enzymem nitrogenázou (blíže v textu). Asociace mohou mít formu různě volné či těsné symbiózy. Upraveno podle J. Ardley a J. Sprent (2020)

Typ spolupráce	Diazotrof	Hostitel (místo symbiózy)
asociace	rhizosférní bakterie (různé druhy)	plané i kulturní rostliny (v rhizosféře, na povrchu i uvnitř kořenů)
	bakterie rodu <i>Azospirillum</i>	tropická tráva <i>Paspalum notatum</i> (v rhizosféře)
	bakterie včetně sinic	různé rostliny (nadzemní části)
	bakterie	živočichové, např. termity, ovce, půdní druhy (na povrchu těla, v trávicím traktu)
symbióza	hlízkové bakterie (<i>Rhizobium</i> aj.)	leguminózy neboli bobovité (Fabaceae) – téměř 18 000 druhů (kořenové blízky)
	aktinomycety (vláknité bakterie rodu <i>Frankia</i>)	aktinorhizní rostliny – asi 230 druhů z 24 rodů z 8 čeledí (kořenové hlízky)
	sinice	houby, tvoří spolu lišejníky – asi 2000 druhů
	sinice <i>Anabaena azollae</i>	vodní kapradina azola (v listových dutinkách)
	sinice	některé řasy, játrovky, rostliny z řádu cykasotvarých (Cycadales), krytosemenné rostliny (v nadzemních částech rostlin)

organismy. Mezi nejznámější a nejnáročnější symbiotické systémy patří bakterie rodu *Rhizobium* + leguminózy (rostliny čeledi bobovitých – Fabaceae, **obr. 3–7**), aktinomycety rodu *Frankia* (*Actinobacteria*) + aktinorhizní rostliny (olše – *Alnus*, **obr. 8**, hlošina – *Elaeagnus* aj.), sinice rodu *Anabaena* a vodní kapradiny rodu azola (*Azolla*), mnohé sinice tvoří spolu s houbami lišejníky aj. Někteří fixátoři jsou typické aerobní bakterie, jiní bývají striktně anaerobní. Mnoho volnějších interakcí mezi fixátory a rostlinami probíhá v rhizosféře, na povrchu kořenů i uvnitř kořenových pletiv (**tab. 2**). Bakterie zde nacházejí zdroje energie i živin, a naopak poskytují rostlinám dusíkaté i jiné látky. Méně známé jsou asociace a symbiózy diazotrofů se živočichy. V půdě žije mnoho diazotrofů například na povrchu těl půdních živočichů nebo v jejich trávicích traktech, ale i v jejich exkrementech, v okolí chodeb, které prorážejí v půdě apod. Fixátoři N_2 zde nacházejí příznivější prostředí než ve volné půdě, často bohatší na zdroje energie a jiných potřebných látek. Část jimi fixovaného dusíku přímo nebo nepřímo využívají i půdní živočichové. O povaze těchto asociací ale zatím víme jen málo.



Obr. 3 Jetel plazivý (*Trifolium repens*) je jednou z nejvýznamnějších jetelovin. Díky symbiotické fixaci vzdušného N_2 se do porostů s jetelovinami dostává velké množství dusíku, který postupně využívají i jiné rostliny a půdní mikroorganismy (foto M. Šimek)

• Přeměny dusíkatých látek v půdě

Jak jsme již uvedli výše, dusík, respektive dusíkaté látky podléhají mnoha přeměnám, jejichž převážnou většinu zajišťují půdní organismy, zejména půdní bakterie, archea a houby. Mezi nejčastější a nejvýznamnější přeměny patří nitrifikace (biologická oxidace amonných iontů na nitrit a nitrát) – v mnoha půdách a ekosystémech představuje klíčový proces, neboť transformuje poměrně nepohyblivou formu (NH_4^+ , případně organické látky) na velmi pohyblivou formu (NO_3^-) dusíku ($NH_4^+ + 2 O_2 \rightarrow NO_3^- + 2 H^+ + H_2O$). Nitrifikace je ve své typické podobě obligátně aerobní (spotřebovává molekulární kyslík, O_2) chemolitoautotrofní proces (viz první a šestá kapitola). Autotrofní nitrifikační bakterie se běžně vyskytují v půdě a připadá na ně většina této aktivity. Nitráty představují sloučeniny dusíku v nejoxidovanějším stavu a v půdě se obvykle nehromadí – jsou přijímány rostlinami jako živina, poměrně snadno dochází k jejich vymývání z půdy do podzemních vod nebo jsou odplavovány povrchovým odtokem a v neposlední řadě jsou metabolizovány půdními mikroorganismy – redukovány za účelem asimilace (příjmu do biomasy) nebo disimilace (zisku energie pro metabolismus).

Obr. 4 Hrách setý (*Pisum sativum*) mívá na kořenech desítky až stovky hlízek se symbiotickými rhizobii – bakteriemi rodu *Rhizobium* (foto M. Šimek)





Obr. 5 Hlízky na kořeni jetele plazivého mají velikost 1–2 mm a na kořenech jedné rostliny jich mohou být stovky (foto J. Tůma)



Obr. 6 Hlízky na kořeni hrachu jsou velikosti 2–4 mm (foto J. Tůma)



Obr. 7 Na kořenech lupiny mnoholisté (*Lupinus polyphyllus*) bývají desítky hlízek a jejich shluků o velikosti až 8 mm (foto J. Tůma)



Obr. 8 Olše (*Alnus*) hostí ve svých kořenových hlízkách symbiotické bakterie rodu *Frankia*. Pletiva hlízek jsou propojena s vodivými pletivy kořene a slouží k přenosu asimilátů (k bakteriím) a dusíkatých látek (pro olši) (foto M. Šimek)

Disimilační redukce nitrátů na amonné ionty je typická pro anoxická prostředí bohatá na organické látky, s nedostatkem akceptorů elektronů. Tvoří vlastně paralelní proces k disimilační (respirační) denitrifikaci (viz dále). V obou případech se využívá nitrát (NO_3^-) jako akceptor elektronů. Podstatný rozdíl je v produktech těchto reakcí. Zatímco při denitrifikaci vznikají plynné formy (N_2O a N_2), jež povětšinou unikají do atmosféry, disimilační redukce nitrátů na amonné ionty vede k zadržení anorganické formy N v prostředí (v půdě, sedimentu apod.). Reakci provádějí mnohé půdní mikroorganismy, které často náležejí do skupiny obligátně nebo fakultativně anaerobních bakterií (druhy rodů *Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Bacillus*, *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Klebsiella* aj.).

Dalším z významných procesů přeměn nitrátů je již zmiňovaná denitrifikace, jež v nejširším významu znamená redukci oxidovaných sloučenin (nitrátů aj.) a tvorbu plyných sloučenin dusíku, a to jak fyzikálně-chemickými reakcemi (chemodenitrifikace), tak biologickými procesy (biologická denitrifikace). Redukce nitrátů je cenným zdrojem energie v anaerobních podmínkách a umožňuje návrat dusíku dříve odčerpaného z atmosféry biologickou fixací nebo průmyslovým procesem zpět do atmosféry. Tím se cyklus v atmosféře uzavírá. Denitrifikace má několik forem, z nichž největší význam má respirační denitrifikace. Při ní jsou za anoxických podmínek (bez přítomnosti O_2) nebo hypoxických (při sníženém parciálním tlaku O_2) využívány nitráty nebo nitrity jako konečný akceptor elektronů v řetězci respiračních reakcí, a to místo molekulárního kyslíku. Přitom se generuje energie ve formě ATP, jež může být využita pro tvorbu nové nebo zachování stávající biomasy ($\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$). Schopností respirační denitrifikace se vyznačuje více než 50 taxonomicky odlišných rodů bakterií a archeí.

Fosfor a jeho globální cyklus

Po dusíku představuje druhou hlavní živinu, na jejímž množství a dostupnosti v půdě podstatně závisí růst rostlin a jejich produktivita. Fosfor je složkou důležitých biomolekul a je naprosto nezbytný pro růst a funkce buněk všech organismů. Ve srovnání s dusíkem nebo draslíkem obsahují půdy fosforu málo, a to navíc většinou ve formách pro organismy nedostupných. K udržení vyšší hladiny přijatelného fosforu v zemědělských i lesních půdách a k náhradě tohoto prvku odčerpaného v biomase plodin se používají fosforečná hnojiva. Po vnesení do půdy je však často většina fosforu fixována chemickými a fyzikálními mechanismy do nerozpustných sloučenin. Fosforečná hnojiva se proto většinou aplikují v dávkách několikrát převyšujících potřeby plodin, což přináší velmi negativní důsledky v eutrofizaci vod.

V zemské kůře je obsaženo asi 10^{12} tun fosforu; z toho je přibližně 0,1 procenta (10^9 t) zapojeno do globálního cyklu tohoto prvku na Zemi. Primárním zdrojem fosforu

jsou horniny. V nich se nachází především jako minerál apatit. Zvětráváním minerálů a později i ve formě organických zbytků a v posledních staletích stále významněji přispěním člověka se uvolněný fosfor dostává do prostředí a urychluje svůj globální cyklus. Ze suchozemských ekosystémů se P uvolněný do koloběhu postupně dostává do moří a oceánů a ukládá se v sedimentech. Ty mohou být v geologicky významných časových intervalech ze dna moří vyzdviženy, mohou zformovat usazené horniny a z nich může být posléze opět zvětráváním a dalšími procesy P uvolňován a přesouván do nových sedimentů. Cyklus zásadním způsobem ovlivňuje člověk těžbou fosforečných minerálů (fosfátů, apatitů) a jejich použitím jako hnojiva a celé řady dalších výrobků, z nichž se uvolněný P opět nakonec vrací do sedimentů moří a oceánů.

• Obsah a formy fosforu v půdě

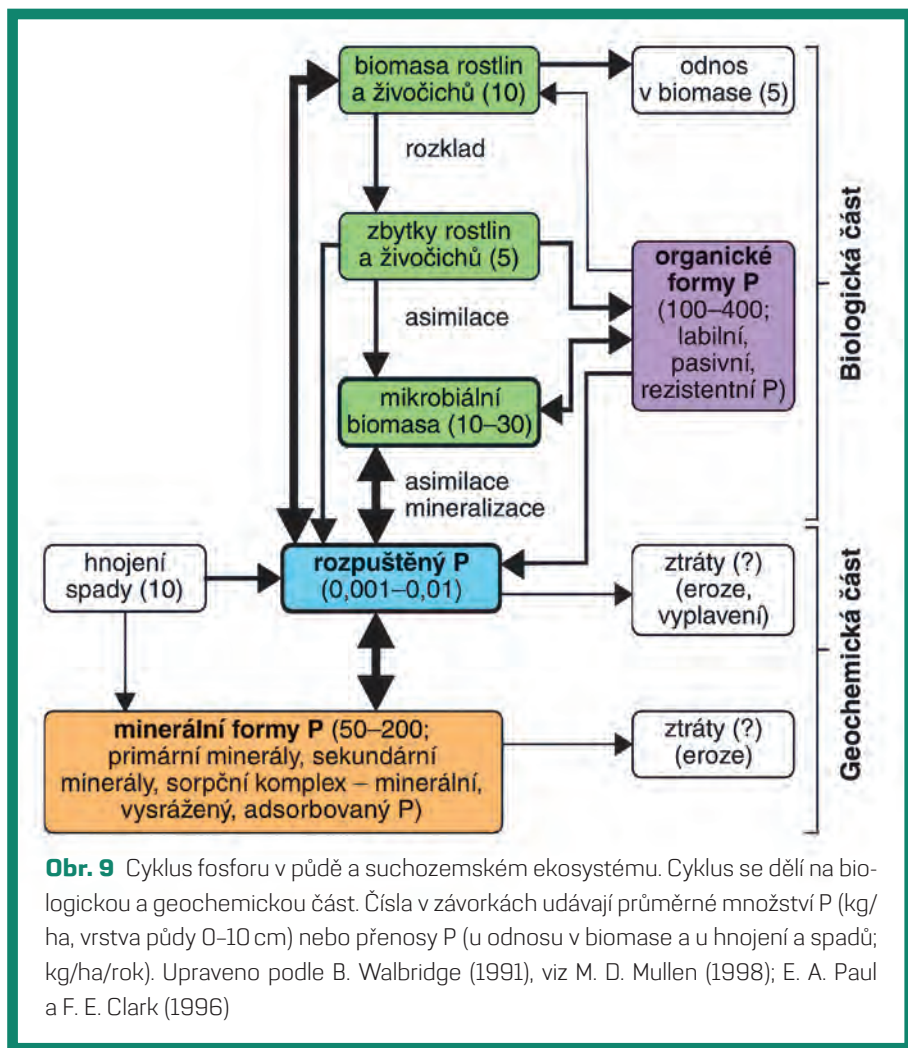
Půdy obsahují 100–1000 $\mu\text{g P/g}$ suché půdy, a to podle mineralogického složení a stupně zvětrání matečné horniny. Více P obsahují půdy málo zvětralé (mladé) nebo vzniklé na bazických horninách, zatímco málo P obsahují půdy silně zvětralé (staré) a písčité, tvořené z většiny křemenem. Ve starých půdách již je většina primárních fosforečných minerálů přeměněna na jiné minerály, přičemž došlo k uvolnění a odnosu fosforu ve formě fosfátů. Určitá část P v půdě se nachází ve formě organických sloučenin, bývá to kolem 30–50 procent celkového množství, avšak může být i méně než 5 procent nebo více než 90 procent. Zdrojem organických sloučenin fosforu v půdě jsou zejména odumřelé buňky a zbytky mikroorganismů, rostlin i živočichů, dále kořenové exsudáty a látky uvolňované organismy do půdy. Většina organicky vázaného P se vyskytuje v dosud neidentifikovaných sloučeninách. Aktivním zásobníkem je mikrobiální biomasa, která váže v průměru 5–75 $\mu\text{g P/g}$ suché půdy. V biomase mikroorganismů je obsaženo 2–5 procent (výjimečně až 20 %) celkového organického fosforu v půdě. Kultivace půd obvykle vede ke snížení obsahu organické hmoty ve svrchní vrstvě, a tím i ke snížení obsahu zde vázaného P.

• Fosfor v suchozemském ekosystému

Podobně jako v případě C a N, mají v cyklu P významnou úlohu půdní mikroorganismy (viz také role mykorhizních hub, *Živa* 2021, 3). Podstatně se podílejí na mineralizaci organických sloučenin a na rozpouštění (solubilizaci) anorganických sloučenin P. Obsah (koncentrace) fosforu v půdních organismech (1–2 % sušiny) je několikrát vyšší než v rostlinách (0,05 až 0,5 %). Dočasné vázání P v biomase mikroorganismů zabraňuje ztrátám rozpouštěného fosforu vyplavením nebo imobilizací vazbou na půdní sorpční komplex (na jílové minerály a humusové látky). Vzhledem k poměrně rychlým životním cyklům půdních mikroorganismů, kterých může být až několik desítek za rok, se po odumření mikrobiálních buněk značné množství P průběžně uvolňuje

a může být přijato rostlinami (dříve, než je imobilizováno nebo vyplaveno). Z hlediska zásobení rostlin tak mikrobiální biomasa představuje velmi významný zdroj. Cyklus tohoto prvku v suchozemském ekosystému lze rozdělit na část geochemickou a biologickou, propojené fosforem rozpuštěným v půdním roztoku (**obr. 9**).

Příjem minerálních živin je provázaný s příjmem uhlíku. Heterotrofní organismy udržují relativně stálý stechiometrický poměr živin ve své biomase, a proto



v souladu s ním regulují příjem živin. Tím jsou do jisté míry regulovány i jejich biogeochemické cykly. Klíčovou roli hrají mikroorganismy, které tvoří trofický základ detritických potravních sítí. Je známo, že prvkové složení půdních mikroorganismů se pohybuje v relativně úzkém rozmezí a takzvaný Redfieldův poměr popsaný pro složení oceánského planktonu má svou paralelu v případě terestrických ekosystémů. Jako průměrný poměr C : N : P půdní mikrobiální biomasy se udává hodnota 60 : 7 : 1. Hovoříme v tomto případě o stechiometrické homeostázi, kdy mikroorganismy udržují stálý prvkový poměr bez ohledu na prvkové složení zdrojů. Metabolické a stechiometrické požadavky půdních mikroorganismů se odrážejí v produkci enzymů, které slouží k získání těchto prvků z labilní frakce půdní organické hmoty. Výsledky enzymatických měření poněkud překvapivě ukazují, že poměr aktivit pro získání C, N a P odpovídá hodnotě 1 : 1 : 1 s obecnou platností pro přirozené vodní a suchozemské ekosystémy. Předpokládá se, že tyto poměry odrážejí rovnováhu mezi prvkovým složením organického substrátu, mikrobiální biomasou a účinností asimilace prvků pro mikrobiální růst. Stechiometrická homeostáze významně ovlivňuje fungování celého ekosystému. Odlišnost stechiometrických poměrů různých trofických úrovní představuje překážku, která musí být překonána při přenosu energie a prvků mezi těmito úrovněmi. Tato skutečnost se v konečném důsledku může negativně projevit na produktivitě a stabilitě ekosystému.

Draslík

Draslík je po dusíku a fosforu třetí hlavní živinou, jejíž nedostatek v půdě může podstatně omezovat růst a produktivitu rostlin. Z tohoto důvodu se běžně vnáší do půdy jako hnojivo. Na rozdíl od fosforu není obvyklou složkou většiny důležitých biomolekul. Po příjmu do buňky zůstává v cytoplazmě či ve vakuolách ve formě iontů K^+ a také působí jako aktivátor více než 80 enzymů podílejících se na metabolismu rostlin i živočichů. U živočichů je nezastupitelný zvláště pro správnou funkci oběhového a nervového systému. V pletivech rostlin je jeho obsah poměrně vysoký, podobný jako obsah dusíku (1–4 % sušiny), a asi o řád vyšší než obsah fosforu.

V zemské kůře se nachází přibližně 2,4 procenta draslíku. Jeho primárním zdrojem jsou vyvřelé horniny, kde tvoří především součást draselných živců (ortoklasů) a dalších asi 50 nerostů. Jeho cyklus v prostředí podobně jako u fosforu v globálním měřítku a ve střednědobém časovém horizontu probíhá spíše jako jednosměrný přesun z primárních hornin do sedimentů. Člověk ho významně ovlivňuje tím, že vnáší relativně velká množství K ve formě hnojiv do půd. Většina přeměn v prostředí připadá na fyzikální a chemické procesy – mikroorganismy i kořeny rostlin se podílejí na zvětrávání hornin a minerálů, a tím na uvolňování draslíku do formy přijatelné pro organismy.

• Obsah a formy draslíku v půdě

Převážná většina půdního draslíku se vyskytuje v nerostech jako draselné živce a slídy. Obsah v půdách bývá různý a závisí na mineralogickém složení a na stupni zvětrání matečné horniny a v ní obsažených minerálů. Obecně ve srovnání s dusíkem nebo fosforem mají půdy draslíku mnohem více, zpravidla kolem 15–20 mg K/g suché půdy. Více draslíku obsahují půdy s méně zvětralými půdotvornými nerosty, zatímco relativně velmi málo tohoto prvku najdeme v půdách silně zvětralých (starých) nebo písčitých, tvořených z většiny křemenem. Nízký obsah K je také typický pro půdy organické, neboť draslík není běžnou součástí humusových látek a jiných organických molekul. Přes poměrně vysoký celkový obsah v půdě připadají na přijatelný (dostupný) draslík pouhá 1–2 procenta celkového množství. Z toho je pouze asi 10 procent rozpuštěno v půdním roztoku a 90 procent vázáno půdním sorpčním komplexem.

• Draslík v suchozemském ekosystému

Primárním zdrojem jsou půdotvorné minerály, dále pak suché a mokré depozice (ca 1–20 kg K/ha/rok) a v agroekosystémech i hnojiva. Zvětráváním minerálů se jejich původně pevná krystalová struktura postupně narušuje a ionty draslíku (i dalších prvků) na zvětralých místech krystalů se stávají výměnnými ionty, tedy mohou být nahrazeny jinými kationty. Výměnné ionty se posléze dostávají do půdního roztoku, odkud mohou být přijímány jako živina. Z půdního roztoku je draslík (K^+) trvale odčerpáván mikroorganismy a rostlinami. V přirozených ekosystémech je většina přijatého draslíku vrácena zpět do půdy ve formě kořenových exsudátů, exkrementů, odumřelých buněk atd. Vzhledem ke značné rozpustnosti draselných sloučenin, a tedy i pohyblivosti tohoto prvku v půdním profilu, dochází v každém ekosystému k vymývání určité části draslíku z půdy do spodních vod, odplavování povrchoým odtokem a odnášením i erozí půdních částic. Ztráty těmito cestami běžně dosahují 25 až 50 kg K/ha/rok. Půdy však mají schopnost do jisté míry (pohyblivý) draslík zadržovat, fixovat v půdním sorpčním komplexu, tedy na povrchu půdních koloidů, zejména jílových minerálů. V zemědělských a lesních ekosystémech je značná část draslíku přijatého organismy vynášena ze systému ve sklizené biomase, v mase chovaných zvířat, ve dřevě stromů a tak dále. Například při sklizni 60 t/ha biomasy silážní kukuřice se odnáší 140–180 kg K.

Půdy jsou tedy soustavně ochuzovány o draslík, který se musí v zemědělských půdách doplňovat hnojením.

Síra a její globální cyklus

Nezbytný prvek pro všechny organismy představuje také síra. Je nutná pro syntézu aminokyselin cysteinu a metioninu, tvoří součást mnoha vitaminů, hormonů a dalších biologických látek včetně enzymů a strukturních složek buněk. Nachází se ve formě plynné jako aerosol, rozpuštěná ve vodě, v půdě i v pevných minerálech. Plyny zahrnují spíše redukovanější formy (S^{2-} a S^{4+}), zatímco většina rozpuštěné síry je ve formě SO_4^{2-} , tedy S^{6+} . Minerály typu siřníků (sulfidů, S^{2-} a S^{-}) jsou ve vodě nerozpustné nebo jen málo rozpustné, zatímco v případě síranů (sulfátů, SO_4^{2-}) bývají většinou dobře rozpustné.

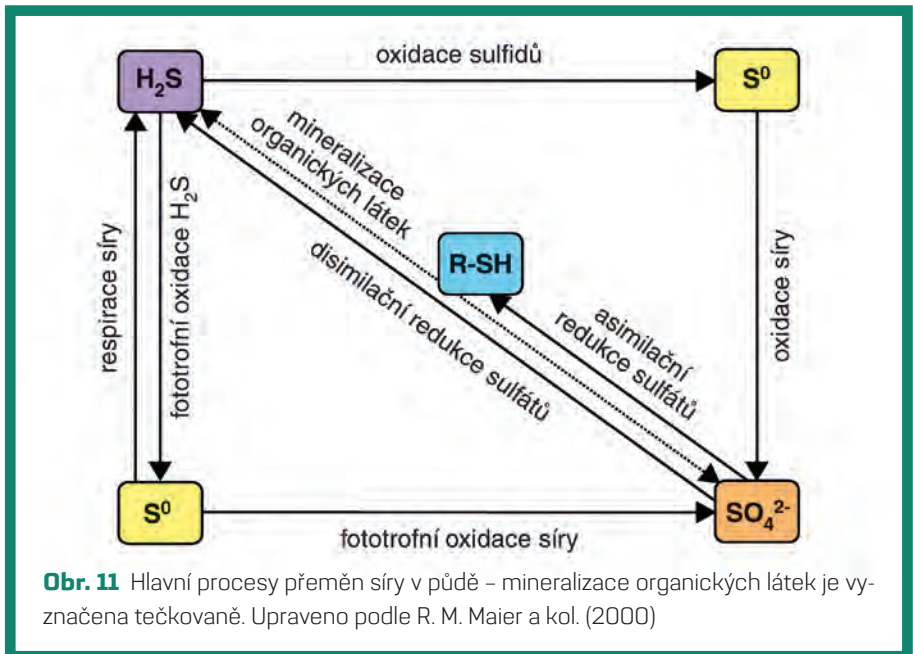
Globální cyklus síry se v řadě ohledů podobá globálnímu cyklu dusíku. Oba prvky se vyskytují v mnoha sloučeninách v různých oxidačních stavech a procházejí podobnými typy chemických reakcí a biologických transformací. Většina síry i dusíku je obsažena v horninách zemské kůry a oba prvky jsou přítomny v atmosféře. Z atmosféry je síra ve formě suchých i mokrých depozic transportována do vodních i suchozemských ekosystémů. Pro celý cyklus je tedy charakteristický masivní přenos síry do ovzduší a z ovzduší zpět na povrch Země. Globální cyklus síry byl v posledních asi 150 letech silně ovlivněn člověkem – těžbou rud, uhlí a dalších surovin, kdy se na povrchu skladují velká množství rud a vůbec hornin s relativně vysokým obsahem síry (to mimo jiné vede ke vzniku tzv. kyselé důlní drenáže), a spalováním fosilních paliv (uvolňování oxidu siřičitého do atmosféry). Oba mechanismy způsobují acidifikaci (okyselování) prostředí. Přeměny síry a její přenosy v globálním ekosystému Země mají velký vliv na celou biosféru. Oxidační reakce v atmosféře jsou příčinou vzniku sulfátových iontů. Sulfátové aerosoly potom fungují jako kondenzační jádra pro formování oblaků. Kromě toho kyselina sírová představuje jednu z neúčinnějších sloučenin s okyselujícím účinkem. Pro imise síry (a dusíku) se vžil termín „kyselý déšť“, způsobující okyselení vodních i suchozemských ekosystémů v mnoha průmyslových oblastech světa, ale často i na vzdálenějších místech, kam se znečišťující látky přenáší prouděním vzduchu. V oblastech neznečištěných imisemi je množství síry v mokrých a suchých depozicích asi 1 kg S/ha/rok, zatímco ve znečištěných jde o 10–100 kg S/ha/rok. Z tohoto množství připadá na H_2SO_4 kolem 15–20 procent a zbytek tvoří adsorbovaný SO_2 a pevné sloučeniny síry v částicích.

• Obsah a formy síry v půdě

Ve většině půd se ve svrchních vrstvách nachází 20–500 $\mu\text{g S/g}$ suché půdy v několika anorganických formách, a to hlavně jako sulfáty, sulfidy, prvková síra a thiosulfáty, a v mnoha organických sloučeninách. Hlavními anorganickými sloučeninami v půdě jsou sulfáty, avšak připadá na ně většinou méně než 25 procent, zatímco na organicky vázanou síru často více než 90 procent veškeré síry v půdě. Výjimkou jsou půdy v aridních oblastech, v nichž je většina síry ve formě $CaSO_4$.

i v částicích), vytěkáváním (volatilizací) a odnosem biomasy rostlin. Hlavní hybnou silou jejího cyklu jsou mikroorganismy. Síra prodělává v půdě řadu mikrobiálních přeměn, které zahrnují mineralizační a imobilizační reakce, oxidační a redukční reakce a vytěkávání (obr. 10 a 11).

V aerobním prostředí jsou ve většině půd hlavními anorganickými sloučeninami síry rozpustné sulfáty – anionty SO_4^{2-} aktivně přijímají rostliny i mikroorganismy pomocí permeáz, enzymů přenášejících ionty z vnějšího prostředí do cytoplazmy. Po přijetí do buněk je síra metabolicky zabudována do aminokyselin a do dalších sloučenin (vazby C-N-S, C-O-S). Organické látky se posléze rozkládají na minerální (anorganické) sloučeniny. Velkou většinu mineralizačních reakcí v půdě, jimiž se uvolňuje organicky vázaná síra, provádějí mikroorganismy, a to buď přímo ve svých buňkách, nebo prostřednictvím extracelulárních enzymů v půdním prostředí. Sulfáty mohou být také redukovány za účelem zisku energie. Disimilační redukce sulfátů probíhá v anaerobním prostředí, v sedimentech, zaplavených půdách, ve znečištěných vodách apod. Bakterie redukující sulfát jsou chemoorganotrofní heterotrofové a potřebují organické látky jako zdroj uhlíku a energie. Mezi typické představitele této skupiny bakterií patří například zástupci rodů *Desulfovibrio*, *Desulfuromonas* nebo *Desulfobacter*. Proces disimilační redukce sulfátů bývá pro prostředí nežádoucí. Vede ke ztrátám



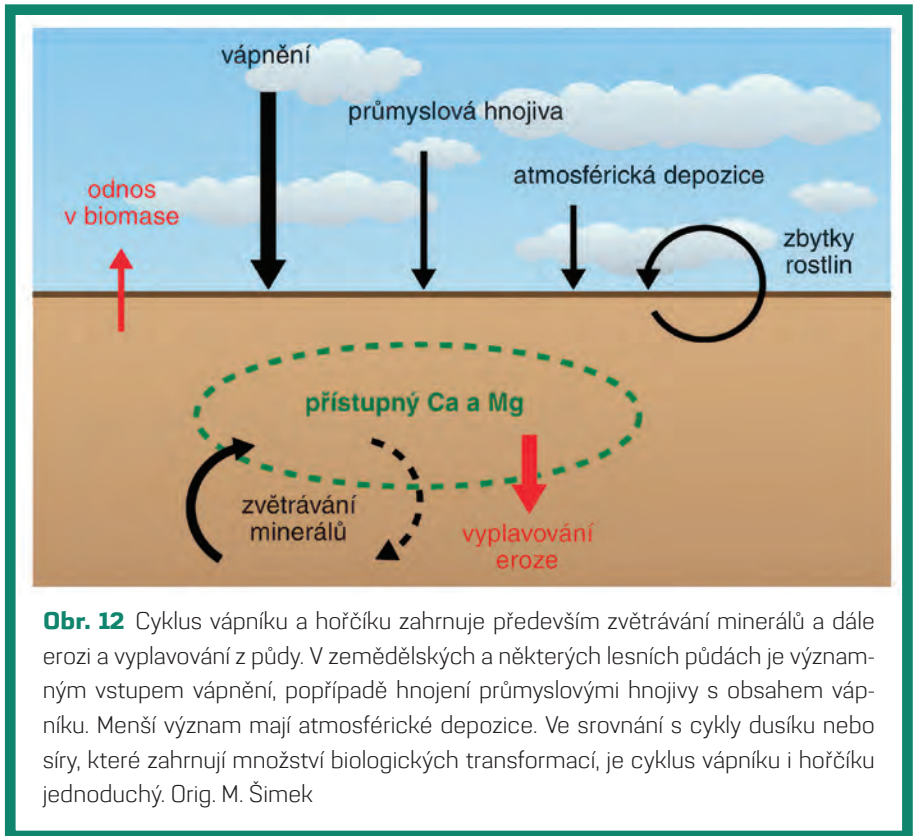
Obr. 11 Hlavní procesy přeměn síry v půdě – mineralizace organických látek je vyznačena tečkovaně. Upraveno podle R. M. Maier a kol. (2000)

přijatelných sloučenin síry a vytváří se při něm toxický a vysoce korozivní sirovodík a sulfidy. V praxi se tento proces významně podílí na korozi nejrůznějších podzemních potrubí a technologického zařízení čistíren odpadních vod i na korozi budov a staveb z betonu, soch aj. Anorganické sloučeniny síry v redukováném stavu (SH_2 , S) podléhají v půdě za určitých podmínek oxidaci ($\text{SH}^- \rightarrow \text{S}^0 \rightarrow \text{S}_2\text{O}_3^{2-} \rightarrow \text{S}_4\text{O}_6^{2-} \rightarrow \text{SO}_4^{2-}$). Jde o přeměny abiotické i biotické, většinou mikrobiální procesy v principu analogické s oxidací amoniakální formy dusíku nitrifikací ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$). Stejně jako při nitrifikaci dochází při oxidaci siřných sloučenin k produkci vodíkových kationtů a tím k okyselování prostředí. Oxidaci redukováných siřných sloučenin provádí mnoho mikroorganismů. Při chemoautotrofní oxidaci síry se uplatňují bakterie rodu *Thiobacillus*, při fotoautotrofní oxidaci síry purpurové a zelené siřné bakterie.

Vápník a hořčík

Vápník a hořčík jsou nezbytné živiny pro všechny organismy. Hořčík je mnohostranně spojen s fotosyntézou – jako složka chlorofylu, světlosběrných pigmentů a gran (systému tylakoidů, membránových struktur s fotosyntetickým aparátem) v chloroplastech a podílí se na aktivaci enzymu Rubisco. Je důležitý pro funkci mnoha dalších enzymů rostlin i mikroorganismů. V rostlinách je hořčík mobilní a při nedostatku se částečně přesouvá ze starších pletiv a orgánů do mladších. Vápník je obsažen v buněčných membránách a stěnách a má mimořádně důležitou úlohu v předávání signálů, je také součástí mnoha enzymů. Jak vápník, tak hořčík jsou rostlinami a mikroorganismy přijímány ve formě dvojmocných kationtů (Ca^{2+} a Mg^{2+}).

Tyto dva prvky jsou hojné v zemské kůře (3,39 % Ca a 1,94 % Mg), kde se vápník vyskytuje asi ve 200 nerostech, především v pevné vazbě křemičitanové a ve snadněji uvolnitelných vazbách uhličitanových a síranových. Převážná část vápníku je obsažena v pyroxenech, amfibolech a plagioklasech. Hlavními Ca-minerály v sedimentech jsou kalcit a aragonit (oba CaCO_3) a dolomit $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$, které tvoří ložiska vápenců, dolomitů a slínovců. Dalšími významnějšími minerály jsou například sádrovec, anhydrit, apatit nebo fluorit. Hořčík se vyskytuje ve více než 105 nerostech, primárně v pevné vazbě křemičitanové a druhotně hlavně ve vazbách uhličitanových, síranových a chloridových. Hlavními Mg-minerály jsou dolomit, brucit, magnetit, serpentinit, olivín aj. Podobně jako vápník se i hořčík uvolněný zvětráváním minerálů pohybuje v prostředí ve vazbě relativně snadno rozpustného kyselého uhličitanu $\text{Mg}(\text{HCO}_3)_2$. Celkově je však pohyblivost hořčíku asi poloviční ve srovnání s vápníkem. Původ většiny uhličitanů v zemské kůře je biogenní, vznikly jako extracelulární depozity bakterií (včetně sinic) a hub ve sladké i slané vodě a tvoří se i v půdě. Při zvětrávání hornin a minerálů přechází vápník do roztoků, z nichž se v závislosti na pH a obsahu CO_2 zpětně vylučuje ve formě karbonátů (uhličitanů). Vápník se



Obr. 12 Cyklus vápníku a hořčíku zahrnuje především zvětrávání minerálů a dále erozi a vyplavování z půdy. V zemědělských a některých lesních půdách je významným vstupem vápnění, popřípadě hnojení průmyslovými hnojivy s obsahem vápníku. Menší význam mají atmosférické depozice. Ve srovnání s cykly dusíku nebo síry, které zahrnují množství biologických transformací, je cyklus vápníku i hořčíku jednoduchý. Orig. M. Šimek

dostává do půdního roztoku především působením hydrogenuhličitanu vápenatého a CO_2 na CaCO_3 , neboť vzniklý $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ je dobře rozpustný a disociací uvolňuje ionty Ca^{2+} , které se ochotně vážou na výměnné pozice v půdním sorpčním komplexu (Ca zde může tvořit až 70 % vázaných kationtů). Bakterie, houby i řasy mohou uhličitanu (včetně mramoru) narušovat a rozpouštět, a to jak v přírodě, tak na stavbách, sochách apod. (**obr. 12**).

Obsah vápníku v půdách je rozmanitý a kolísá od stopového množství až po asi 30 procent v sušině; nejčastěji se pohybuje v rozmezí 0,2 až 6 procent. Vápník i hořčík jsou nejen důležité živiny, ale mají také velký význam v půdním prostředí. Zlepšují fyzikální i chemické vlastnosti půd (srážením půdních koloidů vytvářejí příznivou strukturu, zvyšují pH a zamezují pohybu kyseliny křemičité a Fe- a Al-hydroxidů v půdě aj.), a tím ovlivňují i vzdušný a vodní režim půd.

Železo a mangan

Železo je nezbytná mikroživina. Je obsaženo v enzymech peroxidázách a katalázách, tvoří součást feredoxinu. Pro rostliny a fotosyntetizující mikroorganismy má zvláštní význam při syntéze chlorofylu a je součástí hemových skupin cytochromů. Rostliny a asi i většina mikroorganismů přijímají železo hlavně ve formě komplexů látek chelatizujících s ionty Fe^{3+} . Mangan je rovněž mikroživina nezbytná zejména jako součást mnoha enzymů – dehydrogenáz, hydroxyláz, dekarboxyláz aj. Rostliny a patrně i většina mikroorganismů ho přijímají jako ionty Mn^{2+} . Nedostatek manganu byl zjištěn v mnoha půdách hlavně s vyšším pH (6,5 až 8), s vyšším obsahem organické hmoty a s vysokým obsahem vápničku. Na nedostatek manganu v půdě negativně reagují zejména leguminózy a obilniny. Jeho toxické obsahy v půdě jsou poměrně vzácné a nejčastěji byly pozorovány při delším zaplavení nebo v kyselějších půdách v teplejších oblastech.

Železo patří mezi hlavní prvky v půdě, avšak koncentrace rozpustných sloučenin železa je ve většině půd nízká. Více Fe^{2+} se nachází v kyselějších a v zamokřených půdách (pseudogleje, gleje); v extrémně kyselých půdách může být dokonce koncentrace Fe^{2+} v půdním roztoku toxická pro rostliny. V zásaditých půdách je naopak rozpustného železa málo a rostliny často trpí jeho nedostatkem. Dostupnost železa zvyšují rostliny snižováním pH v rhizosféře, což zvyšuje rozpustnost sloučenin s Fe^{3+} . Jiným mechanismem, který se vyskytuje u rostlin i u mikroorganismů, je vylučování nízkomolekulárních organických látek (např. organických kyselin a aminokyselin), které tvoří s ionty Fe^{3+} komplexy. Tyto látky se nazývají siderofory. Železo v půdě podléhá jak oxidačním, tak redukčním reakcím, které jsou biotické i abiotické. Biologickou oxidací redukované formy (Fe^{2+}) na Fe^{3+} ($2 \text{Fe}^{2+} + \frac{1}{2} \text{O}_2 + 2 \text{H}^+ \rightarrow 2 \text{Fe}^{3+} + \text{H}_2\text{O}$) provádějí archea a mnohé železité bakterie, například *Thiobacillus ferrooxidans* a *Leptospirillum ferrooxidans* (v kyselém prostředí) nebo *Gallionella* (v neutrálním prostředí).

Redukce oxidované formy železa Fe^{3+} na Fe^{2+} je v přírodě stejně běžná jako oxidace Fe^{2+} , avšak samozřejmě probíhá v jiných (anaerobních) mikroprostředích. Mezi mikroorganismy redukující Fe^{3+} patří například bakterie a houby z rodů *Alternaria*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Fusarium*, *Klebsiella*, *Pseudomonas* a *Serratia*. Některé bakterie jsou dokonce na tento způsob metabolismu specializovány a využívají redukci Fe^{3+} jako výlučný zdroj energie (např. *Geobacter metallireducens* a *Shewanella putrefaciens*). Redukce Fe^{3+} běžně probíhá například v sedimentech a v zaplavených půdách i v půdních anoxických mikroprostředích. Mikroorganismy v podmínkách nízkého redox potenciálu a za nedostatku O_2 využívají Fe^{3+} jako akceptor elektronů při oxidaci organických substrátů. V půdě se redukce Fe^{3+} a tvorba Fe^{2+} projevuje změnou barvy na modrošedou až zelenošedou při glejovém procesu nebo oglejení půdy.

Mangan je v zemské kůře relativně hojným mikroprvkem, obsaženým ve většině hornin. Nevytváří žádné plyny ani těkavé sloučeniny. Jeho globální cyklus stejně jako cyklus železa spočívá zejména v relativně pomalých přeměnách hornin a redistribuce



Obr. 13 Půda je nedílnou součástí naší krajiny. Aby mohla plnit požadované a očekávané funkce, musí být živá (foto P. Znachor)

se odehrává především prostřednictvím tektonické a vulkanické činnosti, sedimentace v oceánech a zvětrávání hornin. Za anaerobních podmínek se mangan mobilizuje, akumuluje v určitých mikroprostředích a přesouvá mezi jednotlivými zásobníky v ekosystémech. Na těchto lokálních cyklech se velmi významně podílejí mikroorganismy. Přeměny v půdě, sedimentech, mokřadech a podobných prostředích spočívají většinou v oxidaci redukované formy ($Mn^{2+} \rightarrow Mn^{4+}$) a v redukcii oxidované formy ($Mn^{4+} \rightarrow Mn^{2+}$). Obou typů se účastní mikroorganismy. Mikrobiální oxidace Mn^{2+} je poměrně běžný proces a odhaduje se, že až 10 procent mikrobiálních populací v půdě má schopnost oxidovat mangan. Oxidací rozpustného Mn (Mn^{2+}) vzniká nerozpustná forma MnO_2 (Mn^{4+}), pro organismy nepřijatelná. Proto zvýšená oxidace může vést ke snížení jeho dostupnosti pro jiné mikroorganismy i pro rostliny. V důsledku střídavé oxidace a redukce sloučenin manganu v půdě (např. při střídavém zaplavitování a vysoušení půdy) vznikají manganové konkrce a hlízy. V anaerobním prostředí nebo v semiaerobních zónách v sedimentech a podobně dochází k redukcii nepohyblivých oxidovaných sloučenin manganu (Mn^{4+}) a tím k jeho mobilizaci ve formě Mn^{2+} . Bakterie redukující mangan jsou chemoorganotrofní a vyžadují dostatek organických látek v prostředí (např. zástupci rodů *Shewanella*, *Geobacter* a *Desulfovibrio*; má se však za to, že schopností redukovat oxidované sloučeniny Mn se vyznačuje velmi mnoho půdních i vodních bakterií). Například všechny bakterie redukující Fe^{3+} dokážou zároveň redukovat Mn^{4+} .

Literatura

- BARON, Y. M., PHILLIPS, R., MILO, R., 2018. The biomass distribution on Earth. *PNAS*, 115, 25, s. 6506–6511.
- BECHER, P. G., VERSCHUT, V., BIBB, M. J., BUSCH, M. J., MOLNÁR, B. P., BARANE, E., BUTTNER, M. J., 2020. Developmentally regulated volatiles geosmin and 2-methylisoborneol attract a soil arthropod to *Streptomyces* bacteria promoting spore dispersal. *Nature Microbiology*, 5, s. 821–829.
- BLACKBURN, T. H., 1983. The microbial nitrogen cycle. In: Krumbein, W. E. (Ed.). *Microbial geochemistry*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, s. 63–89.
- BLAGODATSKAYA, E., KUZYAKOV, Y., 2013. Active microorganisms in soil: critical review of estimation criteria and approaches. *Soil Biology and Biochemistry*, 67, s. 192–211.
- BLUME, H.-P., BRUMMER, G. W., FLEIGE, H., HORN, R., KANDELER, E., KOGEL-KNABNER, I., KRETZSCHMAR, R., STAHR, K., WILKE, B.-M., 2016. *Scheffer/Schachtschabel Soil science*. 16. vydání. Berlin-Heidelberg: Springer, 618 s.
- BRADY, N. C., 1990. *The nature and properties of soils*. 10. vydání. New York: MacMillan, 621 s.
- BRADY, N. C., WEIL, R. R., 2014. *The nature and properties of soils*. 14. vydání. Harlow, Essex UK: Pearson Education, 1046 s.
- BUSCOT, F., 2005. What are soils? In: BUSCOT, F., VARMA, A. (eds.). *Microorganisms in soils: roles in genesis and functions*. Berlin: Springer, s. 3–17.
- COLEMAN, D. C., Mac CALLAHAM, Jr., A., CROSSLEY, Jr., D. A., 2018. *Fundamentals of soil ecology*. 3. vydání. London: Academic Press, 367 s.
- CONRAD, R., 1996. Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H_2 , CO, CH_4 , OCS, N_2O and NO). *Microbiological Reviews*, 60, s. 609–640.
- COSTA, O. Y. A., RAAIJMAKERS, J. M., KURAMAE, E. E., 2018. Microbial extracellular polymeric substances: ecological function and impact on soil aggregation. *Frontiers in Microbiology*, 9, Article 1636.
- COYNE, M., 1999. *Soil microbiology – an exploratory approach*. Albany: Delmar Publishers, 462 s.
- CRESSER, M., KILLHAM, K., EDWARDS, A., 1993. *Soil chemistry and its applications*. New York: Cambridge University Press, 192 s.
- DAVIDSON, E. A., 1991. Fluxes of nitrous oxide and nitric oxide from terrestrial ecosystems. In: ROGERS, J. E., WHITMAN, W. B. (eds.). *Microbial production and consumption of greenhouse gases: methane, nitrogen oxides and halomethanes*. Washington DC: American Society for Microbiology, s. 219–235.
- DELGADO-BAQUERIZO, M., OLIVERIO, A. M., BREWER, T. E., BENAVENT-GONZÁLEZ, A., ELDRIDGE, D. J., BARDGETT, R. D., MAESTRE, F. T., SINGH, B. K., DE VRIES, CARUSO, T., 2016. Eating from the same plate? Revisiting the role of labile carbon inputs in the soil food web. *Soil Biology and Biochemistry*, 102, s. 4–9.

- DELGADO-BAQUERIZO, M., OLIVERIO, A. M., BREWER, T. E., BENAVENT-GONZÁLEZ, A., ELDRIDGE, D. J., BARDGETT, R. D., MAESTRE, F. T., SINGH, B. K., FIERER, N., 2018. A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, 359, s. 320–325.
- DENLINGER, D. L., LEE, R. E., 2010. *Low temperature biology of insects*. Cambridge: Cambridge University Press, 404 s.
- DE RUITER, P. C., NEUTEL, A.-M., MOORE, J., 2005. The balance between productivity and food web structure in soil ecosystems. In: BARDGETT, R. D., USHER, M. B., HOPKINS, D. W. (eds.). *Biological diversity and function in soils*. Cambridge: Cambridge University Press, s. 139–153.
- DUNGER, W., 1983. *Tiere im Boden. Die Neue Brehm Bücherei 327*. 3. přepracované vydání. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 280 s.
- ELLIS, S., MELLOR, A., 1995. *Soils and environment*. London: Routledge, 364 s.
- FIERER, N., 2018. A global atlas of the dominant bacteria found in soil. *Science*, 359, s. 320–325.
- FRIDLINGSTEIN, P. a kol., 2020. Global carbon budget 2020. *Earth System Science Data*, 12, s. 3269–3340.
- GERMIDA, J. J., 1998. Transformations of sulfur. In: SYLVIA, D. M., FUHRMANN, J. J., HARTEL, P. G., ZUBERER, D. A. (eds.). *Principles and applications of soil microbiology*. Upper Saddle River: Prentice Hall, s. 346–368.
- GOBAT, J.-M., ARAGNO, M., MATTHEY, W., 2004. *The living soil: fundamentals of soil science and soil biology*. Enfield: Science Publishers, 602 s.
- HACKSTEIN, J. H. P., TJADEN, J., HUYNEN, M., 2006. Mitochondria, hydrogenosomes and mitosomes: Products of evolutionary tinkering! *Current Genetics*, 50, s. 225–245.
- HOESE, B., 1981. Morphologie und Funktion des Wasserleitungssystems der terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Zoomorphology*, 98, s. 135–167.
- HOESE, B., 1982. Morphologie und Evolution der Lungen bei den terrestrischen Isopoden (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea) *Zool. J. Anat.*, 107, s. 396–422.
- HORWATH, W., 2015. Carbon cycling: the dynamics and formation of organic matter. In: PAUL, E. A. (ed.). *Soil microbiology, ecology, and biochemistry*. 4. vydání. Amsterdam: Elsevier, s. 339–382.
- CHENU, C., COSENTINO, D., 2011. Microbial regulation of soil structural dynamics. In: RITZ, K., YOUNG, I. (eds.). *The architecture and biology of soils: Life in inner space*. Wallingford: CAB International, s. 37–70.
- CHROŇÁKOVÁ, A., SCHLOTTER-HAI, B., RADL, V., ENDEFELDER, D., QUINCE, C., ELHOTTOVÁ, D., SCHLOTTER, M., 2015. Response of archaeal and bacterial soil communities to changes associated with outdoor cattle overwintering. *PloS one*, 10(8).
- JANZEN, H. H., 2004. Carbon cycling in earth systems – a soil science perspective. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104, s. 399–417.
- KENNEDY, A. C., 1998. The rhizosphere and spermosphere. In: SYLVIA, D. M.,

- FUHRMANN, J. J., HARTEL, P. G., ZUBERER, D. A. (eds.). *Principles and applications of soil microbiology*. Upper Saddle River: Prentice Hall, s. 389–407.
- KILLOPS, S., KILLOPS, V., 2005. *Introduction to organic geochemistry*. 2. vydání. Oxford: Blackwell Publishing, 393 s.
- KLIMEŠOVÁ, J., MARTÍNKOVÁ, J., OTTAVIANI, G., CHARLES-DOMINIQUE, T., 2020. Half of the (big) picture is missing! *American Journal of Botany*, 107, s. 385–389.
- LAVELLE, P., SPAIN, A. V., 2001. *Soil ecology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 654 s.
- LAVELLE, P., BAROT, S., BLOUIN, M., DECAENS, T., JIMENEZ, J. J., JOUQUET, P., 2007. Earthworms as key actors in self-organised soil systems. In: CUDDINGTON, K., BEYERS, J. E., WILSON, W. G., HASTINGS, A. (eds.). *Ecosystem engineers: plants to protists*. Amsterdam: Elsevier, s. 77–106.
- LAVELLE, P., DECAENS, T., AUBERT, M., BAROT, S., BLOUIN, M., BUREAU, F., MARGERIE, P., MORA, P., ROSSI, J. P., 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, 42, s. S3–S15.
- LÓPEZ-MONDÉJAR, R., VOŘÍŠKOVÁ, J., VĚTROVSKÝ, T., BALDRIAN, P., 2015. The bacterial community inhabiting temperate deciduous forests is vertically stratified and undergoes seasonal dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 87, s. 43–50.
- LORENZ, K., LAL, R., 2018. *Carbon sequestration in agricultural ecosystems*. Cham: Springer, 392 s.
- LOVELAND, P., WEBB, J., 2003. Is there a critical level of organic matter in the agricultural soils of temperate regions: a review. *Soil and Tillage Research*, 70, s. 1–18.
- MADIGAN, M. T., MARTINKO, J. M., 2006. *Brock biology of microorganisms*. 11. vydání. Upper Saddle River, New Jersey: Pearson Prentice Hall, 992 s.
- MAIER, R. M., PEPPER, I. L., GERBA, Ch. P., 2000. *Environmental microbiology*. San Diego: Academic Press, 585 s.
- MARCHSNER, H., 1995. *Mineral nutrition of higher plants*. 2. vydání. London: Academic Press, 889 s.
- MOLNÁR, P. K., SCKRABULIS, J. P., ALTMAN, K. A., RAFFEL, T. R., 2020. Thermal performance curves and the metabolic theory of ecology – A practical guide to models and experiments for parasitologists, *Journal of Parasitology*, 103, s. 423–439.
- MULLEN, M. D., 1998. Transformations of other elements. In: SYLVIA, D. M., FUHRMANN, J. J., HARTEL, P. G., ZUBERER, D. A. (eds.). *Principles and applications of soil microbiology*. Upper Saddle River: Prentice Hall, s. 369–386.
- PAUL, E. A., CLARK, F. E., 1996. *Soil microbiology and biochemistry*. San Diego: Academic Press, 340 s.
- PÉREZ-VALERA, E., KYSELKOVÁ, M., AHMED, E., SLADECEK, F. X. J., GOBERNA, M., EL-HOTTOVÁ, D., 2019. Native soil microorganisms hinder the soil enrichment with antibiotic resistance genes following manure applications. *Scientific Reports*, 9 (1), s. 1–10.

- PICCOLO, A., 2002. The supramolecular structure of humic substances: A novel understanding of humus chemistry and implications in soil science. *Advances in Agronomy*, 75, s. 57–134.
- PICCOLO, A., CONTE, P., 2000. Molecular size of humic substances. Supramolecular associations versus macromolecular polymers. *Advances in Environmental Research*, 3, s. 508–521.
- PIERZYNSKI, G. M., SIMS, J. T., VANCE, G. F., 2000. *Soils and environmental quality*. Boca Raton: CRC Press, 459 s.
- PONGE, J. F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 35, s. 935–945.
- ROSYPAL, S., a kol., 2003. *Nový přehled biologie*. Praha: Scientia, 797 s.
- RUSEK, J., 1985. Soil microstructures – contributions on specific soil organisms. *Quaestiones Entomologicae*, 21, s. 497–514.
- SAWERS, R. J. H., GUTJAHN, C., PASZKOWSKI, U., 2008. Cereal mycorrhiza: an ancient symbiosis in modern agriculture. *Trends in Plant Science*, 13, s. 93–97.
- SCHLESINGER, W. H., 2002. Inorganic carbon and the global C cycle. In: LAL, R. (Ed.). *Encyclopedia of soil science*. New York: Marcel Dekker, s. 706–708.
- SCHULTE, P. M., 2015. The effects of temperature on aerobic metabolism: towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment. *The Journal of Experimental Biology* 218, s. 1856–1866.
- STANDING, D., KILLHAM, K., 2007. The soil environment. In: VAN ELSAS, J. D., JANS-SON, J., TREVORS, J. T. (eds.). *Modern soil microbiology*. 2. vydání. Boca Raton: CRC Press, s. 1–22.
- SWIFT, M. J., HEAL, O. W., ANDERSON, J. M., 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 372 s.
- ŠIMEK, M., Elhottová, D., Pižl, V. *Živá půda*. Edice Strategie AV21. Praha: Středisko společných činností AV ČR, 2015, 80 s.
- ŠIMEK, M. a kol.: *Živá půda: biologie, ekologie, využívání a degradace půdy*. Praha: Academia, 2019, 789 s.
- ŠIMEK, M. a kol.: *Živá půda – praktický manuál*. Praha: Academia, 2021, 323 s.
- VAN ELSAS, J. D., TAM, L., FINLAY, R. G., KILLHAM, K., TREVORS, J. T., 2007. Microbial interactions in soil. In: VAN ELSAS, J. D., JANS-SON, J. K., TREVORS, J. T. (eds.). *Modern soil mikrobiology*. 2. vydání. Boca Raton: CRC Press, s. 177–210.
- WHITE, R. E., 1997. *Principles and practice of soil science*. Oxford: Blackwell Science, 348 s.
- WOLKOVICH, E. M., 2016. Reticulated channels in soil food webs. *Soil Biology and Biochemistry*, 102, s. 18–21.
- WURST, S., DE DEYN, G. B., ORWIN, K., 2012. Soil biodiversity and functions. In: WALL, D. H. et al. (eds.). *Soil ecology and ecosystem services*. Oxford: Oxford University Press, s. 28–44.

- ZETTEL, J., 1984. The significance of temperature and barometric pressure changes for the snow surface activity of *Isotoma hiemalis* (Collembola). *Experientia*, 40, s. 1369–1371.
- ZETTEL, J., ZETTELOVÁ, U., 1997. Někdo to rád chladné. Podivná bionomie chvostoskoka *Ceratophysella sigillata* aktivního v zimě. *Vesmír*, 76, s. 103.
- ŽIFČÁKOVÁ, L., VĚTROVSKÝ, T., HOWE, A., BALDRIAN, P., 2016. Microbial activity in forest soil reflects the changes in ecosystem properties between summer and winter. *Environmental Microbiology*, 18 (1), s. 288–301.

Poděkování

Text brožury nebo spíše knížky je založen na deseti článcích publikovaných v letech 2020–2021 v časopise *Živa*. Podílelo se na nich dvacet odborníků jak z Ústavu půdní biologie a biogeochemie Biologického centra AV ČR, tak z dalších výzkumných institucí, univerzit a Ústředního kontrolního a zkušebního ústavu zemědělského. Všem těmto kolegům patří velké poděkování za jejich nenahraditelné spoluautorství. Důležitým doprovodem textu jsou schémata (která pro tisk připravila grafička Lenka Novotná) a fotografie – jejich autorům děkujeme za možnost využít je pro naše účely. Rádi děkujeme pracovníkům redakce časopisu *Živa* pod vedením dr. Jany Šrotové, kteří pozorně procházeli naše texty článků a vysoce kvalifikovaně je redakčně upravovali a připravili k publikování; tím velmi účinně přispěli i k odstranění chybíček a nepřesností, jichž jsme se tu a tam dopustili. Brožura vychází pod záštitou programu Strategie AV21 Záchrana a obnova krajiny – dík za podporu patří koordinátorovi programu prof. Janu Frouzovi. Upřímné poděkování adresujeme v neposlední řadě redaktorce Nakladatelství Academia Mgr. Daně Packové, která původní texty z časopisu *Živa* transformovala do výsledného textu brožury. Samozřejmě se ovšem nezabýváme odpovědností za kvalitu a obsah všech částí brožury a laskavě čtenáře žádáme o prominutí případných chyb a nedokonalostí, kterých jsme se přes velké úsilí možná nedokázali vyvarovat.

Hlavní autor

Prof. Ing. Miloslav Šimek, CSc.

Absolvoval Vysokou školu zemědělskou v Brně, obor pěstění rostlin. Od roku 1984 pracuje v Ústavu půdní biologie a biogeochemie, který je nyní součástí Biologického centra Akademie věd ČR v Českých Budějovicích (BC). Téměř 30 let působil ve funkci vedoucího oddělení půdní mikrobiologie a chemie, v letech 2012–2017 byl ředitelem BC. Od vzniku Biologické (dnes Přírodovědecké) fakulty Jihočeské univerzity v roce 1991 působí zároveň jako vysokoškolský pedagog, od roku 2004 jako profesor půdní mikrobiologie. V rámci svého oboru se specializoval na mikrobiální transformace dusíkatých látek, na ekofyziologii půdních organismů a tvorbu plynů v půdách, i na emise tzv. skleníkových plynů z půd. Publikoval jako autor a spoluautor na 250 odborných a vědeckých prací včetně několika knih a mnoha kapitol v knihách. V poslední době se více věnuje zpřístupňování vědeckých poznatků o půdě veřejnosti a výchově zaměřené na potřebu ochrany půdy a na náležitou péči o půdu.

Příloha

Jak pečovat o půdu, aby byla živá a zdravá

Půda je podmínkou a garantem života. Bez půdy nemůže lidstvo na Zemi žít, bez kvalitní půdy nelze zajistit výrobu potřebného množství potravin pro rostoucí lidskou populaci, zdravá půda spoluvytváří zdravé prostředí pro život. Každý vlastník a uživatel půdy má velkou odpovědnost za to, jak s půdou nakládá. Celosvětově je velký podíl půd již značně poškozený lidskou činností, nadměrným využíváním a nedostatkem péče. Odpovědnost za zacházení s půdou mají samozřejmě i malopěstitelé, zahrádkáři, drobní sadaři, vinaři a další hospodáři. Mnoho zahrádkářů se o půdu vzorně stará, protože chápou, že je to i v jejich výsostném zájmu. Většinou dobře vědí, co půdě prospívá a co jí škodí. Určitě však prospěje, když si shrneme základní informace o půdě a připomeneme si – s využitím moderních poznatků – hlavní zásady správné péče o půdu, a to jak v „malém“ na zahrádce, tak s přesahem na podmínky na polích a v krajině. Při správné péči se vytvářejí podmínky pro rozvoj a činnost společenstev půdních organismů a pro žádoucí průběh biologických, chemických i fyzikálních procesů v půdě; půda je živá a poskytuje lidem požadované „služby“ včetně dobré úrody pěstovaných plodin.

Správnou péči zaručující dlouhodobě udržitelné hospodaření lze shrnout do sedmi základních principů. I když je každé zjednodušení na úkor přesnosti a úplnosti, dá se říci, že při jejich důsledném používání je péče o půdu zaručena.

- **Střídání plodin:** Střídání plodin podle známých a osvědčených pravidel je účinnou ochranou proti vzniku tzv. únavy půdy, je opatřením omezujícím plevele, podporuje vznik a udržování drobtovité půdní struktury.
- **Využívání bobovitých rostlin:** Bobovité rostliny, tj. jeteloviny a luskoviny, přinášejí do půdy dusík, podporují tvorbu vhodné půdní struktury, některé vynášejí minerální živiny z větších hloubek půdy do povrchové vrstvy.
- **Organické hnojení:** Organická hnojiva, zejména chlévský hnůj, kvalitní kompost a jiné, vnášejí do půdy nejen potřebné živiny pro plodiny a půdní mikroorganismy, ale také organickou hmotu, biologicky účinné látky a v neposlední řadě mnoho mikroorganismů.
- **Vápnění kyselých půd:** Pravidelná aplikace vápenatých hmot – mletých vápenců, páleného vápna aj. – vyrovnává okyselování půdy, vnáší živiny, jako je vápník a hořčík, podporuje koagulaci koloidů a tvorbu půdních agregátů včetně zvyšování jejich odolnosti vůči rozpadu.
- **Udržovat vhodnou hladinu minerálních živin a nepřehnožovat dusíkem:** Živiny, jako je fosfor, draslík, vápník, hořčík, síra, a další tzv. mikroživiny jsou potřeba pro tvorbu biomasy plodin a jejich metabolismus, odebírají se ve sklizené úrodě a je nutné je do půdy pravidelně doplňovat, ať již z vnitřních zdrojů

půdy, nebo hnojením, nejlépe ovšem organickými hnojivy; zvláště obezřetně je třeba zacházet s dusíkatými hnojivy,

- **Citlivá mechanická kultivace a hospodaření s vodou:** Rytí, kypření, okopávání nebo na poli orba a další kultivační opatření silně ovlivňují půdní prostředí, většinou podporují a urychlují mineralizaci půdní organické hmoty – nejen proto je třeba je regulovat a aplikovat uváženě; s vodou se musí dobře hospodařit a maximum jí v půdě zadržet – i k tomu je nutné udržovat půdu v dobrém strukturním stavu.
- **Vyloučit nebo minimalizovat používání pesticidů a dalších znečišťujících chemických látek:** Znečištění půdy je velkým problémem, pesticidy jsou biocidy, tedy látky zabíjející nebo poškozující organismy; mnoho chemických látek se z půdy uvolňuje a následně znečišťuje vodu a vzduch, tyto látky se dostávají do biomasy plodin a potom kontaminují potravu a poškozují člověka.

1. princip: Střídání plodin

Střídání plodin je základem dlouhodobě udržitelného systému hospodaření na zahrádce i na poli. Zásadně se liší od monokultury, tedy opakovaného pěstování stejné plodiny (např. kukuřice, pšenice) nebo stejného typu plodin (např. obilniny) na jednom pozemku. Proč je třeba plodiny střídat? **Opakované pěstování plodin na tomtéž pozemku je totiž doprovázeno mnoha negativními dopady. Souhrnně se někdy označují jako „únava půdy“.** V některých případech, zejména na kvalitnějších půdách lze po jistou dobu snížení výnosů zabránit zvyšováním vstupů, hlavně zvyšováním dávek živin a často i dávek pesticidů určených k ochraně plodin před škodlivými činiteli. Většinou ovšem vede únava půdy k poklesu výnosů; „unavená“ půda je poškozená, a nemůže zajistit optimální podmínky pro plodiny.

Každá plodina má specifické nároky, zejména čerpá z půdy živiny v určitém množství a je náročná na dostatečné zásobování některými živinami, které jiné plodiny ve zvýšené míře nevyžadují. Jako příklad si můžeme uvést brukvovité rostliny a také cibuli, česnek a jim příbuzné rostliny, které pro tvorbu specifických látek (sirných glykosidů) potřebují přijímat více síry než jiné. Při opakovaném pěstování stejných plodin se pochopitelně zásoba těchto živin v půdě snižuje a reálně hrozí jejich nedostatek. **Vyčerpání jedné nebo několika živin je i při nadbytku ostatních živin příčinou poruch růstu rostlin (a snížení výnosu).** Střídání plodin naopak půdu jednostranně nevyčerpává.

Každá plodina uvolňuje do půdy specifické látky v určitém poměru. Některé tyto látky mají stimulační, jiné inhibiční efekt, přičemž na některé půdní organismy může tatáž látka působit stimulačně, na jiné inhibičně. Je zřejmé, že opakované pěstování stejné plodiny (doprovázené vylučováním stejných látek do půdy) vede k jednostranným změnám v půdním společenstvu.

Pokud se plodiny vhodně střídají, rozmanité organické látky uvolňované rostlinami za jejich života i ponechávané v půdě v posklizňových zbytcích podporují pestrost společenstev půdních organismů a zajišťují dobré fungování půdy. Potlačení rozvoje některých skupin mikroorganismů vlivem látek vylučovaných do půdy opakovaně pěstovanou plodinou může vést k rozvoji konkurenčních mikroorganismů včetně takových, které napadají rostliny a způsobují jejich choroby. **Právě šíření chorob je obvyklým doprovodným jevem monokulturního pěstování plodin** a v důsledku stávající praxe intenzivního zemědělství vede ke znečištění půdy a prostředí pesticidy, jež jsou „nasazeny“ na potlačení chorob plodin. **Podobně se v monokulturách mnohem více šíří i škůdci.** Na jejich zneškodnění se opět používá stále více pesticidů, které likvidují i mnoho jinak užitečných organismů.

Praktickým vyjádřením principu střídání plodin je **osevní postup**, to znamená sled plodin na pozemku. Ten vychází jak z dlouhodobých zkušeností, tak z vědeckých poznatků. Plodiny se liší, kromě rozdílných nároků na živiny jde i o rozdílné požadavky na vodu, na typ a hloubku zpracování půdy, na hnojení organickými hnojivy a tak dále. **Výzkum i praxe ukazují na jednoznačně pozitivní efekt střídání plodin oproti monokulturnímu pěstování a na vysokou míru setrvalosti agroekosystémů založených na správném střídání plodin.**

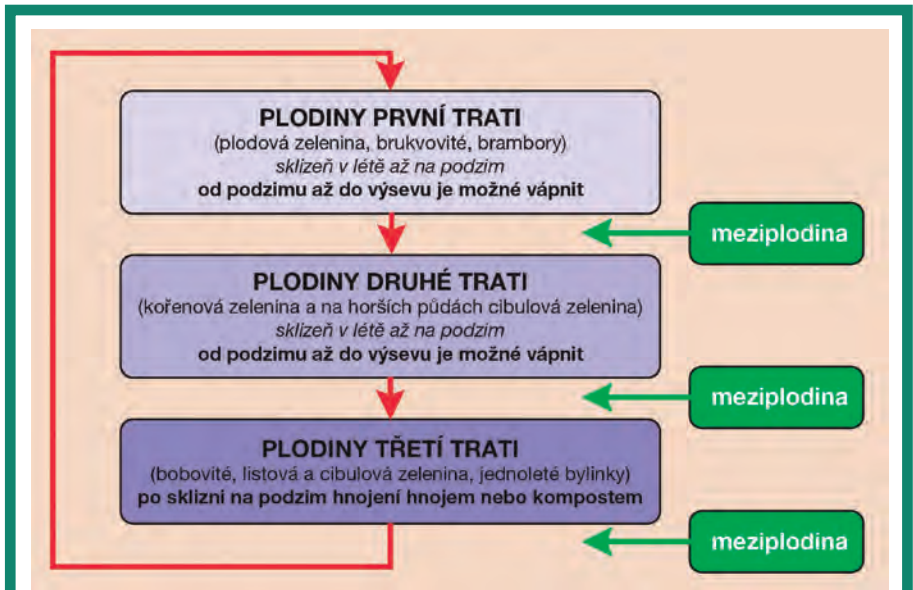
Jak na to?

Střídání plodin je velmi důležité na poli i na zahradě. Jednoduché pravidlo například říká, že střídáme plodiny širokolisté s úzkolístými, plodovou zeleninu (rajčata, okurky) s listovou (špenát, salát) nebo kořenovou (mrkev, petržel) atd. Mnoho příkladů je dostupných v zahrádkářské literatuře i na internetu (např. <https://abecedazahrady.dama.cz/clanek/stridani-plodin-na-zahonech>).

Na zahrádce se střídání plodin vhodně kombinuje s hnojením hnojem nebo jinými organickými hnojivy. Podle toho se rozeznávají plodiny první, druhé a třetí trati. **Plodiny první trati jsou nejnáročnější na živiny a také dobře reagují na další látky v organických hnojivech.** Hnojí se relativně vysokými dávkami hnoje až 20 kg/m² (někdy dokonce i více, což odpovídá dávce 200 t/ha, zatímco pro hnojení polních plodin se obvykle doporučuje dávka 10–15 tun hnoje na hektar, respektive 40–60 tun hnoje na hektar jednou za čtyři roky), který se zapraví do půdy na podzim před následným jarním výsevem či sázením plodin první trati. K těmto plodinám patří brukvovité košťáloviny (kedlubna, květák, brokolice, kapusta, zelí), dále plodová zelenina (okurka, rajče, lilek, paprika, patisony, baklažán, cuketa, tykev), ale i celer, brambory, krmná řepa, cukrovka aj. **Plodiny druhé trati jsou také náročné na živiny, dobře na ně působí humusové látky v půdě, ale přímé hnojení hnojem většinou nesnášejí.** Patří k nim tzv. kořenová zelenina (mrkev, petržel, pastinák, ředkvička, ředkev, tuřín, červená řepa, mangold, černý kořen) a na horších půdách cibulové plodiny: cibule, šalotka, pór, pažitka, česnek a jiné. **Plodiny třetí trati nesnášejí přímé**

hnojení statkovými hnojivy a vysoký obsah dusíku v půdě. V systému střídání plodin podle tratí se pěstují až na konec, po nich pak obvykle přicházejí opět plodiny první trati hnojené hnojem nebo kompostem. K plodinám třetí trati patří bobovité rostliny (bob, fazol, hrách, cizrna, sója), dále listová zelenina (špenát, salát, mangold, roseta) a na kvalitnějších půdách i cibulová zelenina.

V podmínkách na zahradě se využívá i **možnosti pěstovat několik druhů zeleniny na stejném záhonu v průběhu jednoho vegetačního období**, zvláště na kvalitnějších půdách a v příhodných klimatických podmínkách. Osvědčený sled plodin může zahrnovat 1) krátkodobé jarní zeleniny (špenát, raný salát, ředkvičky), 2) plodové zeleniny (rajčata, okurky) a do konce vegetačního období 3) podzimní kultury z předpěstované sadby, například salát, čínské zelí apod. Samostatným fenoménem je



Obr. 1 Systém střídání plodin na zahradce podle rozdělení plodin do tří tratí.

Střídání plodin také umožňuje vápnění kyselějších půd a zapravení hnoje nebo jiného organického hnojiva k plodinám, které to vyžadují a dobře snášejí. Promyšlené střídání plodin dovoluje časté využití meziplodin (obecně jsou to plodiny pěstované v období mezi dvěma hlavními plodinami). Na zahradce se mohou využít jak meziplodiny letní či podzimní, které se později na podzim zapraví do půdy, tak meziplodiny ozimé, jež se nechají na stanovišti přes zimu a jejich biomasa se zapraví do půdy brzy na jaře, s dostatečným odstupem několika týdnů před setím nebo sázením další hlavní plodiny



Obr. 2 Zkušební zahrádkáři dobře znají způsoby maximálního využívání plochy ve skleníku nebo fóliovníku. Tři plodiny na obrázku (špenát, salát a kedlubny) se vysejí nebo vysadí již koncem února a v průběhu března a sklídí nejpozději v květnu. Na jejich místo přijde náročná plodová zelenina, např. rajčata, papriky nebo okurky, nejčastěji z předpěstované sadby. Po její sklizni se může skleník využít pro vypěstování vhodných podzimních odrůd salátu a pro další zeleninu. Pro dobrou úrodu všech plodin je ovšem třeba mít půdu v optimálním stavu, vyhnojenou organickým hnojivem a plodiny je třeba podle potřeby zavlažovat a pečovat o ně. (foto M. Šimek)

smíšené pěstování plodin v několika pěstebních patrech, například rajčat a pod nimi okurek, mezi řádky okurek jiná zelenina a podobně. Takové intenzivní pěstování ovšem vyžaduje, aby půda byla ve výborném stavu a také abychom měli dostatek vody k závlaze. Dáváme však pozor na to, aby plodiny nebyly příliš zastíněné.

Zemědělská velkovýroba

V našem zemědělství se často neuplatňují známé principy střídání plodin. **Současná struktura osevu plodin na orné půdě v ČR a praxe zemědělské velkovýroby naprosto neodpovídají základním zásadám střídání plodin a mají škodlivé dopady na půdu i prostředí.**

2. princip: Pěstování bobovitých plodin

Bobovité plodiny (tj. rostliny z čeledi bobovitých, dříve vikvovitých, nazývají se také leguminózy) patří do obrovské skupiny asi 22 000 druhů bylin, keřů i stromů rostoucích po celé Zemi. V našich podmínkách jde zejména o jeteloviny a luskoviny, ale patří sem i mnoho planých bylin, akát, štedřeneč a mnoho dalších rostlin. **Přínosy pěstování jetelovin a luskovin zahrnují tři hlavní účinky: přinášejí do půdy dusík; podporují tvorbu vhodné půdní struktury; některé vynášejí minerální živiny z větších hloubek půdy do povrchové vrstvy.**

Vnášení dusíku do půdy pomocí pěstování bobovitých rostlin je známo od antiky. Dusík (N) je jednou z nejdůležitějších živin jak pro rostliny, tak pro všechny ostatní organismy. Jeho primárním, původním zdrojem je atmosféra Země, která je v současnosti tvořena z více než 79 procent právě dusíkem. Tento molekulární dusík (N_2) je ale pro naprostou většinu organismů nedostupný. Dokážou jej ovšem využít specializované mikroorganismy, kterých není v půdách nijak málo. Tyto mikroorganismy jsou bakterie (včetně sinic, tedy cyanobakterií) nebo archea, jež mají unikátní enzymovou výbavu k tomu, aby ve svých buňkách rozštěpili vysoce stabilní molekulu N_2 a uvolněný dusík zabudovali nejprve do amoniakální formy a posléze do mnoha dusíkatých sloučenin, které následně využívají ve svém metabolismu. Téměř tedy nepotřebují přijímat dusíkaté ionty z půdního roztoku, na něž jsou odkázány jak ostatní mikroorganismy, tak rostliny. Proces redukce molekulárního dusíku na amoniak se nazývá fixace N_2 .

Kolik dusíku mohou fixátoři a jejich partneři ze vzduchu získat? Velikost biologické fixace N_2 je různá a závisí na mnoha okolnostech; nejvýkonnější fixační systémy (včetně porostů i u nás pěstovaných leguminóz, např. vojtěšky) mohou výjimečně fixovat až asi $600 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$, běžně asi 100–200 kilogramů N. Symbiotická a v menší míře i nesymbiotická fixace N_2 má tedy obrovský praktický význam a jeteloviny a luskoviny jsou nenahraditelným zdrojem dusíku bez většiny nepříznivých dopadů, které s sebou nese hnojení průmyslovými dusíkatými hnojivy. **Tyto plodiny nejen fixovaný dusík využijí ve svém metabolismu, ale zanechávají v půdě značné množství dusíku v organické formě a zejména jeteloviny jsou i významným zdrojem organického uhlíku v půdě.**

Jak na to?

Na zahrádce nejčastěji pěstujeme z širokého spektra bobovitých rostlin hrášek (hrách dřeňový, hrách cukrový) nebo fazolky pro sklizeň zelených lusků. Tyto plodiny nepotřebují hnojení dusíkem, opatří si jeho potřebné množství díky symbiotické fixaci vzdušného N_2 hlízkovými bakteriemi, a v půdě po nich určité množství dusíku zůstane. Stejně jako výše zmíněné jeteloviny jsou i tyto luskoviny nenahraditelným pomocníkem v péči o půdu.

Kromě toho je výborným zúrodňujícím opatřením pěstování bobovitých meziplodin. Po sklizni hlavní plodiny pěstované podle zásad střídání plodin se zaseje luskovina a ta do podzimu vytvoří dostatek biomasy, která se zapraví do půdy. K tomuto účelu je vhodný **hrách setý** (s bílým květem) **nebo hrách rolní** (peluška; s červenofialovým květem). Jejich osivo nabízejí prodejny pro zahrádkáře. **Jinou alternativou pro zelené hnojení je využití rychle rostoucích brukvovitých plodin, jako je například hořčice nebo řepka.** V tomto případě ale nedodáme do půdy symbioticky fixovaný dusík, jako je tomu u luskovin. I to je ovšem mnohem lepší, než kdybychom půdu ponechali holou napospas plevelům a žívlům (povrch půdy je třeba chránit, půda by neměla být delší dobu holá bez porostu).

Pro zelené hnojení můžeme využít řadu dalších rostlin, například pohanku, svaženku, slunečnici, špenát, ozimé žito, ozimou vikev a jejich směsi. Na zahradách to sice není obvyklé, ale je velmi vhodné alespoň občasné pěstování **hluboko kořenících plodin, jež fixují dusík** (komonice bílá, vojtěška setá, čižorka pestrá, vičenec vikolistý, jetele aj.). Ty můžeme zařadit na část půdy, která bude 1–2 roky odpočívat. Biomasu můžeme kompostovat či zkrmovat a nektar těchto jetelovin podpoří opylovače i snůšku medu. Hluboko kořenící jeteloviny jsou plodinami, které nejlépe obohatí půdu o živiny a organické látky a jsou také výbornými předplodinami při zakládání sadů.

Zemědělská velkovýroba

V našem současném zemědělství se pěstuje mnohem méně jetelovin a luskovin, než tomu bylo dříve, s mnoha nepříznivými důsledky: chybí meliorační schopnost jetelovin při tvorbě a uchování drobtovité půdní struktury, spodní vrstvy půdy se neobohacují organickou hmotou, v systému chybí dusík, který by mohly symbioticky fixovat atd.

3. princip: Organické hnojení

Výživu plodin je vhodné a možné zajistit pouze využíváním organických hnojiv bez nutnosti aplikace průmyslových (minerálních) hnojiv. Platí to pro pole i pro zahradu. Jak už jsme zmínili, součástí promyšleného hospodaření je vhodné střídání plodin (1. princip), jehož součástí je hnojení plodin první trati hnojem, kompostem nebo jiným kvalitním organickým hnojivem. Na zahradce se obvykle používá hnůj, často od domácích zvířat (králíci, drůbež) a také vlastní kompost. Kompostování veškerého kuchyňského a zahradního odpadu a zbytků biomasy by mělo být pro každého zahrádkáře pravidlem.

V čem je nezastupitelný význam organických hnojiv? **Organická hnojiva, zejména chlévský hnůj a kvalitní kompost, přinášejí do půdy vedle živin organickou**

hmotu, biologicky účinné látky a v neposlední řadě mnoho mikroorganismů. To se pomocí průmyslových hnojiv nedá zajistit.

Proč půda potřebuje organickou hmotu? Organická hmota...

- je zdrojem energie pro životní aktivity půdních mikroorganismů i živočichů;
- působí pozitivně na slepování částecek půdy do agregátů a hrudek – podporuje vznik a zachování půdní struktury;
- zadržuje a následně uvolňuje vodu pro rostliny i mikroorganismy;
- je důležitou složkou humuso-jílového sorpčního komplexu půdy, který má klíčovou roli v zásobování rostlin i mikroorganismů živinami.

Jak na to?

Půdě velmi prospěje, když se občas pohnojí kvalitním organickým hnojivem.

Dobře se uplatní i drůbeží hnůj z malochovů. Naložený ve vodě poskytne po několika dnech „kvašený“ výborné hnojivo na přihnojení plodin (pozor ale na zdravotní rizika, nemůžeme takto hnojit listovou zeleninu, bylinky a jiné plodiny sklizené brzy po aplikaci hnojiva). Ostatně žádná hnojiva nejsou zcela bez rizika: průmyslová hnojiva jsou koncentrované chemikálie, organická hnojiva včetně kompostů obsahují kromě živin i obrovské množství všech možných mikroorganismů a zdravotní rizika při manipulaci s nimi nelze zcela vyloučit – ale to platí i pro „obyčejnou“ půdu, vodu v nádržích a podobně. Mikroorganismy jsou prakticky všudypřítomné.

Na zahrádce se hnojí vyššími dávkami organických hnojiv než na poli; hnojené druhy zeleniny snášejí dávky i 20 kilogramů hnoje/m², ovšem již dávka kolem 5 kg/m² je přínosem. Hnojí se na podzim k plodinám první trati (viz 1. princip), po rozvezení hnoje na záhon se hnůj co nejdříve zaryje. Jakost hnoje závisí na jeho původu, obecně nevhodnější je hnůj hovězí; hnůj koňský se rychleji rozkládá, naproti tomu hnůj vepřový je vodnatý a rozkládá se pomalu. Nehnojí se čerstvou chlévskou mrvou, ale hnojem vyzrálým nejméně několik měsíců. **Na zahrádky je výborný i hnůj kompostovaný se zahradním odpadem a biomasou s přídávkem půdy. Vznikne kompost vysoké kvality.**

Zemědělská velkovýroba

Nedostatečné hnojení našich půd organickými hnojivy, kdy se do půd dlouhodobě dodává méně než polovina potřeby organické hmoty, prohlubuje degradaci půd.

Dopady pro půdu, krajinu a společnost jsou zejména tyto:

- snížení schopnosti půdy vsakovat, zadržovat a postupně uvolňovat vodu;
- snížení filtrační a čistící schopnosti půdy;
- snížení stability půdních agregátů, zhoršení půdní struktury a tím mimo jiné i odolnosti půdy vůči erozi;
- snížení podpory společenstev půdních organismů a biologických procesů, a tím narušení půdních procesů;



Obr. 3,4 Výborným organickým hnojivem je kvalitní kompost. Kompostovat se dá velká část kuchyňského odpadu a téměř vše, co se sklídí (a nepoužije jinak), plevele (s výjimkou vytrvalých plevelů, jako je pýr, a plevelných rostlin se semeny), posečená tráva, listí některých stromů (lípa, olše, jasan aj., vyhneme se dubu nebo ořešáku) včetně ovocných stromů a keřů (nenapadených chorobami) atd. Nejvhodnější jsou směsi těchto materiálů, jež je dále vhodné „zaočkovat“ trochou půdy nebo hnoje (prokládaného mezi vrstvami nebo promíchaného s bioodpadem). Tím se kompostování urychlí a zlepší se kvalita výsledného kompostu. Pokud kompostujeme mnoho biomasy chudé na živiny (sláma, suché stonky zahradních rostlin apod.) a nemáme vhodný „urychlovač“ (hnůj apod.), přidáváme malé množství průmyslového dusíkatého hnojiva na podporu rozkladných procesů. Po několika týdnech až měsících je již většina původní biomasy částečně přeměněna a rozložena, a to i zásluhou žížal (foto M. Šimek)

- snížení kapacity poutání živin (včetně vyšší mobility nitrátů a jiných iontů) vedoucí k jejich vyplavování;
- snížení kapacity poutání polutantů a schopnosti je rozkládat;
- a tím snížení úrodnosti, produktivity, kvality a zdraví půdy, narušení jejich funkcí a snížení ekosystémových služeb, které od půdy vyžadujeme a které nutně potřebujeme.



4. princip: Vápnění kyselých půd

Vápněním rozumíme aplikaci vápenatých hmot – mletých vápenců, páleného vápna atd. – do půdy. Proč se půdy vápní? Vápnění především vyrovnává okyselování půdy. **Půdy mají přirozenou tendenci se okyselovat a tato tendence je ještě zesílena v zemědělských půdách:** odnášení biomasy ve sklizni produktů vynáší z půdy bazické kationty (vápník, hořčík, draslík aj.), plodiny uvolňují do půdy kyseliny, používání některých hnojiv (síran amonný, superfosfát) půdu okyseluje atd. Okyselování naopak zmírňuje pravidelná aplikace kvalitního hnoje. Reakce (pH) je jednou z nejdůležitějších vlastností půdy, která ovlivňuje mnoho půdních procesů. Pro naprostou většinu plodin a půdních organismů je optimální mírně kyselá až mírně zásaditá reakce (pH 6,8–7,2), respektive tzv. výměnné pH kolem hodnoty 6–6,5.

Vápnění má mnoho pozitivních účinků. Kromě dodávání bazických kationtů, které vyrovnávají okyselování, vnáší do půdy živinu vápník (Ca), a pokud se použije dolomitický vápenec, také hořčík (Mg). Obě tyto živiny potřebují plodiny ve značném množství. Bazické kationty Ca^{2+} a Mg^{2+} mají pozitivní vliv na půdní sorpční komplex (viz 5. princip), který v podstatě řídí uvolňování přijatelných živin do půdního roztoku, a tím výživu plodin i půdních mikroorganismů. Zvýšení pH vápněním na hodnotu

blízkou neutrální zvyšuje rozpustnost fosforu i přijatelnost draslíku a zlepšuje tak výživu těmito živinami. Zároveň se zvýšením pH zhoršuje dostupnost pro mangan, zinek a hliník, což účinně snižuje jejich toxické působení v půdě. Dvojmocné kationty Ca^{2+} a Mg^{2+} významně přispívají ke koagulaci koloidů, a tím ke stabilizaci půdních agregátů a tvorbě vhodné půdní struktury.

Jak na to?

Pravidelným **vápněním a organickými hnojivy** pomáháme udržovat půdní reakci kolem neutrální (pH 7). Také se stabilizuje půdní sorpční komplex, který zajišťuje plynulé zásobování plodin živinami: plodiny odčerpávají živiny z půdního roztoku, jakmile se koncentrace iontů (P, K, Ca, Mg atd.) sníží, jsou doplněny uvolněním ze sorpčního komplexu. Kromě toho působí vápník a hořčík příznivě na stabilizaci půdních agregátů a tím napomáhají k tvorbě vhodné půdní struktury.

K vápnění na zahrádce nebo v sadu je nejlepší jemně mletý vápenec (CaCO_3) nebo dolomitický vápenec ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$). Protože jde vlastně o rozemletou horninu, vápenec se rozpouští pomalu a vápník i hořčík se uvolňují pozvolna. Vápenec je možné rozhodit po povrchu travního porostu nebo v sadu na podzim, ale aplikovat se dá téměř kdykoli. Na obdělávaných plochách je dobré jej na podzim zahrábnout nebo zarýt do půdy. Vedle vápenců je vhodné i pálené vápno (CaO), případně lze použít i hašené vápno ($\text{Ca}(\text{OH})_2$). Dávka i druh vápenatých hmot pro vápnění půdy se řídí několika faktory. Na těžších půdách se dává přednost pálenému vápnu, na lehčích mletému vápenci; velkou chybu ale neuděláme, když toto pravidlo nedodržíme. Pálené vápno obsahuje přibližně dvakrát více vápníku než mletý vápenec a působí v půdě rychleji, můžeme jej tedy s výhodou použít pro rychlou nápravu na více kyselé půdě.

Při agrochemickém rozboru půdy se stanovuje tzv. potřeba vápnění, ale pro praktické použití na zahrádce postačují orientační hodnoty (ar je 100 m^2):

- kyselá půda (pH pod 5): 20 kg páleného vápna / ar těžší půdy, respektive 20 kg mletého vápence / ar lehčí půdy;
- slabě kyselá půda s pH do 6,5: 10 kg páleného vápna / ar těžší půdy, respektive 10 kg mletého vápence / ar lehčí půdy.

Zemědělská velkovýroba

Spotřeba vápenatých hmot je u nás nízká a vápnění naprosto nedostatečné. V posledních letech je roční spotřeba vápenatých hmot v ČR jen kolem 450 tis. tun, což představuje pouze 40 procent doporučeného vápnění. **Důsledkem je neustálý pokles pH většiny našich půd.** Protože je půdní reakce významná pro průběh mnoha půdních procesů včetně uvolňování živin, a tím i pro výživu plodin, měla by být péče o udržování pH půdy v optimálním rozmezí základem správného hospodaření. Realita v ČR je bohužel jiná.

5. princip: Udržovat vhodnou hladinu minerálních živin a nepřehnojovat dusíkem

Pro dobrý růst a vývoj plodin je třeba, aby měly v půdě dostatečnou zásobu přístupných živin. Přístupné živiny tvoří jen velmi malou část celkové zásoby daného prvku v půdě, většinou jen několik procent. **Rostliny i mikroorganismy čerpají živiny z půdního roztoku. Doplnování odebraných živin do půdního roztoku zajišťuje humuso-jílový sorpční komplex – ovšem pouze je-li v dobrém stavu** (viz 3. princip – organická hnojiva a 4. princip – význam vápnění).

Primárním zdrojem živin v půdě je matečná hornina, z níž se ionty živin uvolňují zvětráváním. Druhým zdrojem je půdní organická hmota, jejímž rozkladem se uvolňují (recyklují) živiny dříve přijaté do biomasy. Dalším významným zdrojem živin jsou organická hnojiva. Pokud se usiluje o co nejvyšší výnosy, je možné doplnit živiny i průmyslovými hnojivy. S těmi je třeba zacházet jako s koncentrovanými chemickými látkami a v každém případě je používat s rozmyslem. Hodně našich půd má ovšem poměrně vysokou zásobu fosforu a draslíku, a přidávání těchto živin ve formě průmyslových hnojiv je zbytečné (zvláště pokud se pravidelně hnojí organickými hnojivy). To platí i pro zahrádky. Budeme-li nicméně hnojit průmyslovými hnojivy, je třeba počítat i s tím, že mnoho živin z těchto hnojiv se v půdě nevyužije, ztrácí se a znečišťují vodu i vzduch (zejména dusík, viz níže). Některé půdy mohou trpět nedostatkem přístupné síry.

Dusík přijímají rostliny pouze rozpuštěný v půdním roztoku ve formě jednoduchých iontů: dusičnanových (NO_3^-) a amonných (NH_4^+), případně v daleko menším množství i ve formě dusitanových iontů (NO_2^-) a jako nejjednodušší organické dusíkaté látky, například aminokyseliny. **Dusík má velký význam pro plodiny i mikroorganismy a zároveň ho obvykle není v půdě nadbytek.** Jeho nejvhodnějším zdrojem jsou organická hnojiva a biologická fixace dusíku (viz 2. princip – bobovité plodiny); používají se ovšem i průmyslová dusíkatá hnojiva, a to zejména ve velkovýrobním průmyslovém zemědělství.

Jak na to?

Při důsledném hospodaření, pravidelném hnojení organickými hnojivy, střídání plodin a maximálním využívání meziplodin včetně bobovitých rostlin jsou uspokojeny požadavky plodin na zahrádce a není třeba je více hnojit. To platí jak pro živiny fosfor, draslík, vápník a hořčík, tak pro dusík. Kvalitní organická hnojiva mají řadu pozitivních efektů na půdu a mimo jiné obsahují živiny pro rostliny, které se z nich pomalu uvolňují. To je velká výhoda oproti minerálním hnojivům, která jsou koncentrovaná a jejich přídavek do půdy silně naruší rovnováhu v půdě – velká část živin z těchto hnojiv se neúčinně ztrácí proplavením do podzemní vody nebo vytěžením do vzduchu.

Zkušenosti ukazují, že zahradní půdy bývají spíše přehnojené fosforem a draslíkem, než že by v nich bylo těchto živin málo. Je to stejně špatné, plodiny nesnášejí ani nadbytek, ani nedostatek minerálních živin, a to se nutně projevuje i na výnosech. **Pomoci může rozbor půdy, kterým se stanoví obsah přístupných živin v půdě, pH půdy a někdy i další charakteristiky, například obsah organických látek.** Rozbory provádí řada komerčních laboratoří, které najdeme na internetu (na dotaz *rozbor půdy*).

Výrobci hnojiv dodávají na trh mnoho různých hnojiv určených specificky pro zahrádkáře, pěstitele květin apod. Tato hnojiva bývají doporučována pro určité skupiny plodin (zeleninu, květiny, trávničky apod.). Vedle hlavních živin proto obvykle obsahují i mikroživiny, které jsou potřebné pro dané plodiny. Jejich použití je jistě odzkoušené a může mít smysl. Je ale také třeba posoudit ekonomickou stránku – **speciální hnojiva jsou obvykle v přepočtu na množství dodaných živin velmi drahá.** Musíme tedy dobře zvážit, zda je rozumné investovat do speciálního hnojiva, které slibuje zajištění optimální skladby živin pro danou plodinu. Mikroživiny i hlavní živiny můžeme levněji a v lepší (pomalu dostupné) formě zajistit plodinám aplikací kvalitních organických hnojiv, zejména hnojem nebo dobrým kompostem.

Zemědělská velkovýroba

V intenzivním zemědělství se dusík ve velkém množství přidává do půd jako hnojivo. V České republice se každoročně aplikuje přes 100 kilogramů N v průmyslových hnojivech na hektar obhospodařované zemědělské půdy, z čehož se ale podle odborných odhadů nejméně 40 procent jako živina nevyužije a znečišťuje vodu i vzduch. Plošné hnojení průmyslovými hnojivy vede ke ztrátám zejména fosforu, který se poté (spolu s fosforem z komunálního znečištění a dalších zdrojů) hromadí ve vodních nádržích a nadbytek živin ve vodách způsobuje intenzivní růst řas a sinic. Takzvaný vodní květ silně zhoršuje kvalitu vody, která se stává nepitnou a nevhodnou ke koupání – jak to bohužel dobře známe z našich rybníků a přehrad.

6. princip: Citlivá mechanická kultivace a hospodaření s vodou

Každý správný hospodář ví, že na podzim se má pole zorat (pluhem) nebo záhon zryt (rýčem). Je ale skutečně nutné půdu na zahrádce často rýt? Hned úvodem si řekněme, že není! Mechanická kultivace půdy zahrnuje řadu operací, zemědělci znají vedle orby smykování, vláčení, válení, kypření aj., zahrádkáři mají rýče, vidle, motyky, hrábě a jiné nářadí, kterým půdu kypří, ryjí, obracejí, přemísťují a rovnají. To vše patří k péči o půdu, ale zde více než jinde platí: pracujme s rozmyslem.

Každý mechanický zásah do půdy narušuje půdní prostředí. Někdy je nutný, a pak se musíme s tímto zásahem do půdních poměrů smířit (např. organická

hnojiva, zejména chlévský hnůj je třeba zapravit do půdy zaoráním nebo zarytím), jindy je zbytečný. Je třeba mít neustále na paměti, že půda není „zemina“, ale že zdravá půda je živá, žijí v ní myriády půdních mikroorganismů a půdních živočichů a pro ně jsou naše i dobře míněné kultivační zásahy většinou negativní, ne-li smrtící. **Rytí a hloubkové kypření také významně narušuje kontinuitu půdních pórů, která se ustavuje jen pomalu a zničit ji lze v okamžiku.** Některé zásahy mají výrazný vliv na biologickou aktivitu a na rozkladné a mineralizační procesy. Pokud záhon chceme zryt, učiníme tak na podzim do příchodu mrazů. Ryjeme nahrubo, hroudy nerozsbíjíme a povrch půdy nerovnáme. Půda pak přes zimu zachytí maximum srážek a její struktura se obnovuje účinkem mrazu a rozmrzání. Na podzim zrytou půdu již znovu na jaře neryjeme! Pokud je hodně hrudovitá, pokopeme ji mělce motýčkou, jinak pouze urovnáme hráběmi.

Kromě klasického systému zpracování půdy spojeného s orbou existuje také mnoho dalších způsobů obdělávání půdy, které lze zahrnout do **minimalizačních metod zpracování půdy**. Minimalizační a takzvané půdoochranné technologie jsou šetrnější k půdním živočichům. Půdním živočichům vyhovuje menší intenzita narušování půdního prostředí; zástupci větších živočichů včetně žížal mohou proto i úplně chybět v orané a často mechanicky zpracovávané půdě; mikroorganismům svědčí zvýšená vlhkost půdy a menší kolísání teploty v půdách s minimálním zpracováním. K degradaci fyzikálních vlastností půd dochází často i lajdáctvím a necitlivým používáním některých opatření, například kultivačí příliš vlhké půdy. Také intenzivní kultivace suché půdy není prospěšná, ve velkovýrobě tak dochází k větrné erozi půdy a odnosu jemných půdních částic z pole.

Jak na to?

Půdoochranné technologie lze dobře aplikovat i na zahrádce. Rytí, kypření a okopávání není třeba přehánět, často je možné a vhodné je účelně omezit, například kypřit jen povrchovou vrstvu půdy místo častého překopávání. Zahrádkáři mají ovšem tu výhodu, že většinou mohou půdě zajistit dostatečný až luxusní přísun organické hmoty v kompostech a jiných organických materiálech (všechna odpadní biomasa patří do půdy nebo kompostu, nikoli na ohniště či do „popelnice“). Tím lze kompenzovat větší rozklad půdní organické hmoty stimulovaný častým kypřením a jinou kultivací. **Z toho plyne zásada, že pokud půdu častěji kypříme (což bývá na zahrádkách pravidlem), tak je zároveň nutné pravidelně do půdy dodávat dostatek kvalitních organických hnojiv** (viz 3. princip). Prospěšné je povrchové kypření například po prudším dešti, kdy po oschnutí povrchu zabrání tvorbě nepropustného škraloupu. Pokud je půda jinak v dobré kondici, mělké kypření jí neublíží, a celkový efekt je tedy pozitivní. Kyprá svrchní vrstva půdy také brání nadměrnému výparu z půdy tím, že se v povrchové vrstvě naruší kontinuita půdních pórů vedoucích ze spodních vrstev k povrchu půdy, kypření tak šetří půdní vláhu a navíc potlačuje plevele.



Obr. 5, 6 Potřeba mechanické kultivace a závlahy se sníží mulčováním. To má mnoho prospěšných účinků, například mulčování s využitím posečené travní hmoty šetří vláhu v půdě, nerostou zde plevele, omezí se potřeba mechanické kultivace. K mulčování se nesmí používat části rostlin napadené chorobami. Travní hmotu k mulčování necháme nejprve mírně zavadnout, jinak by spodní vrstva mulče „plesnivěla“. Vrstva mulčovaného materiálu by neměla být silnější než asi 10 centimetrů. Kromě zeleninových záhonů je vhodné mulčovat i půdu pod bobulovinami, okrasnými keři a většími květinami a pod ovocnými stromy (foto P. Šimek)

Pletiva rostlin obsahují 80–90 procent vody; tuto vodu musí rostliny přijmout a navíc ještě mnoho vody na zajištění fyziologických funkcí. Jak rostlinám zabezpečit její dostatek? **Hlavním zdrojem vody jsou srážky, a to jak na poli, tak na zahrádce.** Půdu je třeba udržovat ve stavu, kdy je schopná pojmout co nejvíce srážkové vody (a tuto vodu dlouho udržet pro potřeby organismů). Není dobře, když se po dešti tvoří na půdě kaluže vody – to je znamení, že půda není v pořádku. Povrch půdy je třeba udržovat neslitý, kyprý, ale na druhou stranu není vhodné půdu kypřit často a hluboko (jak už jsme uvedli, podporuje se tím rozklad organické hmoty). Maximum vody ze srážek je vhodné na zahradě zachytit pro pozdější využití. Jímání vody z okapů do sudů a nádrží by se mělo stát pravidlem. Dešťová voda je navíc měkká a teplá a na závlivku mnohem vhodnější než voda ze studny či vrtu (která je studená a tvrdší – obsahuje více solí).



Kromě obvyklého zalévání postřikem (hadicí, kropením konví) je vhodné využít i zálivku podmokem. Vodu přivádíme z nádrže například mezi hrůbky brambor nebo mezi řádky větší zeleniny hadicí položenou na povrch půdy; hadici pak ve vhodných intervalech přemísťujeme. Nadzemní části rostlin zůstanou suché a to může pomoci tlumit rozvoj některých houbových chorob. Také se méně vody bez užitku vypaří do vzduchu. Obecně zaléváme nejlépe brzy ráno, nikdy ne v době vysokých teplot – studená sprcha rozehřátým rostlinám nesvědčí. Je také správné zalévat najednou více a méně často než naopak. Nestačí totiž jen zvlhčit povrch půdy, ale je třeba, aby se voda dostala hlouběji do půdy, kde jsou jemné kořínky rostlin (a také se tím podporuje jejich další růst do spodních vrstev půdy, nehromadí se tolik při povrchu). Orientační vhodné množství vody pro jednorázovou důkladnou zálivku je nejméně 15, lépe 20–25 litrů vody na metr čtvereční záhonu.

Některé plodiny jsou na množství vláh v půdě zvláště náročné, a pokud nezajistíme dostatek vody, nevytvoří požadovanou úrodu. Mezi ně patří rané brambory, košťáloviny, salát, okurky, špenát a celer (podle staré moudrosti má celer stát nohou ve vodě). Podle možností zavlažujeme za delšího sucha i ovocné stromy a keře, a to dávkou alespoň 30–45 litrů vody na metr čtvereční, aby voda prosákla až ke kořenům.

Zemědělská velkovýroba

Řada našich půd trpí ztuhnutím a rozpadem půdní struktury. Nejvýznamnější příčiny ztuhnutí jsou mechanické. Jedná se především o přejezdy těžkých strojů po poli a také o jejich četnost. Častým případem poškození zemědělských půd je ztuhnutí podorničí. Pro ztuhnuté půdy je charakteristická snížená celková pórovitost a s ní i provzdušněnost, nižší relativní podíl makropórů, a naopak vyšší podíl pórů jemných (kapilárních). Dochází k rozpadu agregátů a ke strukturním změnám až na úrovni jílových minerálů. Ztuhnuté půdy se vyznačují obtížnější zpracovatelností, komplikovanější předseťovou přípravou a zakládáním porostů i větším opotřebením mechanizace. **Zhoršený fyzikální stav půdy má za následek deformaci růstu a omezenou funkci kořenů, horší využití živin, nevyrovnanost porostů a ve výsledku i nižší výnosy pěstovaných plodin.** Celková retenční kapacita našich půd pro srážkovou vodu je nejméně o třetinu snížena v důsledku degradace: půdy mají poškozenou strukturu, nedostatek větších pórů a organické hmoty, **voda se do nich špatně vsakuje a půdy zadržují mnohem méně vody, než by mohly.**

7. princip: Vyloučit nebo minimalizovat používání pesticidů a dalších znečišťujících chemických látek

Intenzivní průmyslové zemědělství používá velké množství pesticidů, například herbicidy na hubení plevelů, fungicidy na houbové choroby, baktericidy na bakteriální choroby, insekticidy na hubení hmyzích škůdců atd. Řada látek, které se záměrně či nechtěně dostávají do půd, omezuje život půdních organismů, nebo je dokonce usmrcuje. Obecně je můžeme označit za **látky s bioinhibičním účinkem** a dělí se na **biocidní** (smrtící) a **biostatické** (zastavující růst). Tyto látky se dostávají do půd **přímo jako pesticidy** (herbicidy, insekticidy, fungicidy, baktericidy aj. prostředky na ochranu rostlin i hospodářských zvířat) **nebo rezidua (zbytky, rozkladné produkty) veterinárních léčiv a přípravků** (zejména antibiotika a antiparazitika) v trusu hospodářských zvířat na pastvě i ve statkových hnojivech. Dalšími potenciálními zdroji jsou některé **organické odpady** a materiály (např. čistírenské kaly, digestáty z bioplynových stanic), závlahová voda a podobně. Do půdy se takto dostávají i humánní léčiva a také široká škála látek z kosmetických, dezinfekčních a konzervačních přípravků.

Látky s bioinhibičním účinkem působí přímo na rostliny a společenstvo půdních organismů (edafon), obecně na kvalitu půdy a nakonec i na lidské zdraví. Účinek pesticidů na půdní organismy je různý podle typu pesticidu a skupiny půdních organismů. Smrtící pro většinu půdních organismů jsou fumiganty, jimiž se někdy „sterilizuje“ půda ve sklenících apod. Obecně jsou k pesticidům citlivější půdní živočichové než půdní mikroorganismy. Látky s bioinhibičním účinkem v půdách působí negativně

přímo na různé skupiny mikroorganismů, ale navíc jejich dlouhodobá přítomnost vede ke zvýšené odolnosti (rezistenci) mikroorganismů vůči jejich účinku. Často je tato rezistence nespecifická, tj. mikroorganismus získává schopnost odolávat široké škále látek s bioinhibičním účinkem včetně rezistence k antibiotikům. **Zvýšená bakteriální rezistence k antibiotickým léčivům a její šíření mezi bakteriemi představují problém daleko přesahující půdní ekosystém a patří k velmi závažným jevům současné společnosti.**

Jak na to?

Ochrana plodin je důležitou a nezbytnou součástí jejich pěstování. Na zahrádce nebo ve skleníku ji prakticky bez výjimky můžeme zajistit bez používání pesticidů. Je to sice pracnější, vyžaduje to i více znalostí, ale přece si nebudeme dobrovolně otravovat půdu (a na ní vyrostlou zeleninu či ovoce) jedy. Nenechme se mýlit informacemi od výrobců pesticidů: žádný pesticid není bezpečný, jedná se o chemické látky určené k zabíjení. Kromě cílového organismu obvykle poškozují a zabíjí i mnoho jiných a navíc zbytky pesticidů mohou přetrvávat v půdě a prostředí hodně dlouho a otravovat vodu i plodiny (a v důsledku člověka). **Pesticidy na zahrádku nepatří.** Existuje mnoho doporučených a vyzkoušených metod ochrany zeleniny i ovocných stromů a keřů proti škodlivým činitelům bez použití pesticidů. Protože jde o poměrně rozsáhlou oblast, na kterou zde nemáme dostatek místa, doporučujeme čtenářům využívat příslušnou literaturu dostupnou v knihovnách i prodejnách.

Zemědělská velkovýroba

Intenzivní průmyslové zemědělství spotřebovává u nás ročně kolem 11 milionů kilogramů (nebo litrů) přípravků na ochranu rostlin. **Při výměře obhospodařované půdy 3,5 milionu hektarů tak průměrně připadá na každý hektar 3,1 kilogramu chemikálií na rok.** Vzhledem k tomu, že některé plodiny se neošetřují těmito přípravky vůbec nebo málo, nejsou výjimkou ani plodiny, na které se použije i přes 10 kilogramů přípravků/rok a hektar. Jednou z takových plodin je řepka, která se běžně pesticidy ošetřuje mnohokrát, 10krát i více za vegetaci. **Pesticidy se z půdy dostávají do ovzduší a vody a znečišťují je.** Mnoho pesticidů se používá i při pěstování zeleniny a v sadech, výjimkou zde není ani 15 i více aplikací pesticidní látky za rok. Vypěstované ovoce je pak zdánlivě bez vady, ale kolik obsahuje zbytků pesticidů, většinou nikdo neví a ani se to běžně nekontroluje (respektive kontroly u nás postihnou stovky až maximálně několik tisíc produktů či výrobků za rok, což představuje nepatrný vzorek všech produktů a potravinářských výrobků). Dodejme ještě, že v porovnání s ostatními zeměmi Evropské unie je u nás spotřeba pesticidů na hektar půdy nižší než ve většině zemí. Je ovšem otázkou, zda nás má uklidnit fakt, že jinde jsou na tom ještě hůře než my v ČR. Kromě znečištění zemědělských produktů a potravin je u nás velmi vážné i znečištění pitné vody pesticidy.



Obr. 7 Je v našem zájmu i v zájmu dalších generací, aby půda, která nám byla svěřena do užívání, byla živá a zdravá, aby měla vhodnou drobtovitou strukturu, dočasně zadržovala vodu a uvolňovala ji pro potřeby půdních organismů i rostlin, aby zásobovala organismy živinami a tím plnila řadu funkcí a poskytovala vše, co od ní požadujeme (foto M. Šimek)

Nová strategie Akademie věd České republiky

motto: „Špičkový výzkum ve veřejném zájmu“

Program Záchrana a obnova krajiny

Celá krajina a jednotlivé její komponenty, půda, voda, atmosféra, biodiverzity, ekosystémy, jsou pod narůstajícím antropogenním tlakem, který významným způsobem ovlivňuje jejich fungování. Přitom krajina nám kromě zemědělské a lesní produkce poskytuje celou řadu dalších ekosystémových služeb, na nichž je závislý blahobyt naší společnosti. Constanza a kol (1997) spočítali, že ekonomická hodnota ekosystémových služeb významně převyšuje HDP všech zemí světa.

Na ekonomickém fóru v Davosu byl prezentován The Global Risks Report 2019, který identifikuje hlavní hrozby stojící před naší společností, z nichž osm je označeno jako hrozby vážné a pravděpodobné, z těchto osmi je šest takových, které úzce souvisí se ztrátou schopnosti krajiny poskytovat ekosystémové služby. Tento úbytek ekosystémových služeb poskytovaných jednotlivými ekosystémy a celou krajinou je ještě více patrný s postupující klimatickou změnou. Bohužel spíše než ochrana a obnova funkcí krajiny, které by přinášely ekonomické, dlouhodobé a komplexní řešení, se neustále sahá po technických end of pipe řešeních, jež přinášejí částečné řešení dílčích problémů, ale zpravidla vytváří další. Jedním z důvodů tohoto stavu je i nedostatečné pochopení přírodních procesů umožňujících krajinu správně užívat a chránit cenné přírodní procesy, které jsou základem ekosystémových služeb, a případně obnovovat poškozené a degradované ekosystémy.

Předmětem programu *Záchrana a obnova krajiny* je identifikovat možné budoucí hrozby pro fungování naší krajiny, které by se mohly projevit v zhoršení kvality poskytovaných ekosystémových služeb. Následně se zabýváme rozvojem udržitelných způsobů užívání krajiny a konečně pak rozvojem metod použitelných pro obnovu poškozené krajiny. Tento soubor témat přináší ucelený komplexní soubor řešení nejpálčivějších problémů naší současné krajiny a může přispět k dlouhodobému zajišťování ekosystémových služeb nezbytných pro fungování lidské společnosti.

Hlavním cílem programu *Obnova a záchrana krajiny* je zodpovězení následujících otázek:

- Co se děje s naší krajinou?
- Jak správně užívat naši krajinu?
- Jak obnovit poškozenou krajinu?

Roky řešení

2020–2024

Koordinátor

prof. Mgr. Ing. Jan Frouz, CSc.

Koordinační pracoviště

Biologické centrum AV ČR, v. v. i.

Partnerská pracoviště

- Biologické centrum AV ČR, v. v. i.
- Botanický ústav AV ČR, v. v. i.
- Etnologický ústav AV ČR, v. v. i.
- Mikrobiologický ústav AV ČR, v. v. i.
- Sociologický ústav AV ČR, v. v. i.
- Ústav biologie obratlovců AV ČR, v. v. i.
- Ústav chemických procesů AV ČR, v. v. i.
- Ústav pro výzkum globální změny AV ČR, v. v. i.

Brožura *Živá zdravá půda* je rozdělena do deseti kapitol, které vycházejí z deseti odborných článků publikovaných v letech 2020 a 2021 v časopise *Živa*. Tento soubor představuje poměrně komplexní úvod do problematiky půdní biologie a ekologie půdy na současné úrovni poznání a pro čtenáře se může stát základním informačním zdrojem o půdě a o životě v půdě. Textu by měli porozumět všichni čtenáři se středoškolským vzděláním a se zájmem o půdu a přírodu. Ovšem tato publikace může být přínosná i tím, že je doplněna o řadu fotografií a názorných schémat, které přibližují danou problematiku.

Název brožury plně vystihuje záměr autorů: ukázat, že půda je nejen *živá* (ve smyslu, že v ní žije nepřeberně organismů a že právě díky nim se neživý původní substrát může stát skutečnou půdou), ale že také pouze živá půda je „zdravá“, plní své funkce a poskytuje své ekosystémové služby – pro blaho člověka.



STRATEGIE AV21



Edice Strategie AV21 | Záchrana a obnova krajiny

Miloslav Šimek a kolektiv | **Živá zdravá půda**

Vydalo Středisko společných činností AV ČR, v. v. i., pro Kancelář Akademie věd ČR, Národní 3, 117 20 Praha 1. Grafická úprava Robin Brichta. Fotografie na obálce V. Pižl a www.krasyjiznichcech.cz.

Odpovědná redaktorka Dana Packová. Technická redaktorka Jolana Petrlíková. Obrazová redaktorka Lucie Veselá.

Vydání 1., 2023. Ediční číslo 13048. Sazba a tisk **SERIFA**®, s. r. o., Jinonická 80, 158 00 Praha 5.

<http://av21.avcr.cz>

ISBN 978-80-200-3512-7



9 788020 035127