

Živá půda 1. Kdo v půdě žije?

V půdě žije obrovské množství organismů, z nichž ale většina zůstává našemu zraku pro své nepatrné rozměry skryta. Abundance (početnost jedinců druhu nebo taxonomické skupiny), diverzita (druhovná rozmanitost společenstva) a biomasa 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. Velká část objemu či hmotnosti půdy připadá ve většině půd na minerální podíl, zatímco organické látky tvoří malou část pevné fáze. Živou část organické hmoty v půdě představují půdní organismy a podzemní orgány rostlin. Obvykle na ně připadá kolem tisíciny hmotnosti půdy, ale jejich význam je pro každou půdu obrovský a nezastupitelný – bez půdních organismů fungující půda existovat nemůže.

V r. 2019 vyšla v Nakladatelství Academia kniha *Živá půda: biologie, ekologie, využívání a degradace půdy* – blíže v rozhovoru na str. III kulové přílohy tohoto čísla. Z jednotlivých kapitol této obsáhlé publikace také vychází seriál, jehož první díl předkládáme zde a který věnujeme svému kolegovi, dlouholetému členu redakční rady *Živy* a autorovi stejnojmenného seriálu v *Živě* v r. 2000 prof. Josefu Ruskovi.

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 (20–30 %) 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 homo-

genní 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) nejbliž-

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 tzv. 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 cm i více.

Půdní organická hmota v širším významu zahrnuje kořeny a jiné podzemní orgány rostlin, živé půdní organismy a nejrozumnější organické látky přítomné v půdě a na jejím povrchu. V užším smyslu se do ní zahrnují pouze neživé organické látky včetně těch označovaných 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 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 % 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 např. 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.

1 Půda je integrální součástí (nejen) střeoevropské 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



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 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 a část je využita při syntéze nových – humusových – látek.

Bohatost a rozmanitost života v půdě

Půdní organismy souhrnně nazýváme edafon. Tradičně se dělil na fytoedafon (také mikroflóra – bakterie, archea, houby a řasy) a zooedafon (zahrnoval všechny živočichy a prvky žijící v půdě). Užívání těchto termínů je na ústupu (v anglicky psané literatuře se obvykle setkáváme 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 chvostoskoků a roztočů, někteří brouci, roupice, žížaly, podzemní savci aj.),
- periodická fauna: živočichové, kteří prodlávají 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, atmbiontní chvostoskoci, 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 nazývány termínem epigeon),
- hemiedafon (organismy obývajících 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 např. taxonomický přístup. Zde je však na místě upozornit na zásadní problém s definicí druhu především prokaryotických (bakterií a archeí) a částečně i eukaryotických organismů.

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 je kriticky závislá 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

2 Skrytá bohatost života v půdním prostředí se odhalí až při rozbořech a analýzách. Na snímku 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

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 90. let 20. století, kdy se objevily první práce dokládající existenci tisíců až deseti tisíců 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 % či

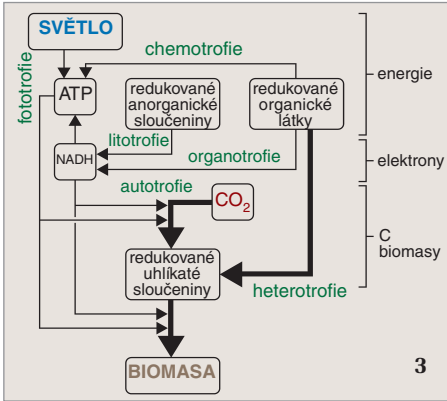
Tab. 1 Charakteristické znaky a vlastnosti hlavních skupin edafonu. Velikostní charakteristika jednotlivých skupin fauny může být podle různých autorů rozdílná, jde pouze o přibližné třídění. V rámci každé skupiny existují druhy, které se velikostně vymykají zařazení ostatních druhů. Podle: P. Lavelle 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), roupice	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	vysoká
rezistence vůči stresu	vysoká	vysoká	střední	nízká
intenzita metabolismu	vysoká	střední	nízká	nízká

Pozn. 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.

Tab. 2 Přehled výživy a metabolismu organismů. Podle zdroje energie, elektronů a uhlíku se každý organismus dá 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 archaea
	anorganické (-lito-)	organický (-hetero-)	chemolithoheterotrof	některé bakterie a archaea
		CO ₂ (-auto-)	chemolithoautotrof	nitrifikační, vodíkové, sírné a železité bakterie, archaea



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

maximálně několik procent ze všech mikroorganismů přítomných v půdách i jinde v přírodě. O převážné většině půdních mikroorganismů nevíme tedy téměř nic, resp. 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 čtvrtém dílu seriálu. I když je v současnosti tento přístup podle některých odborníků překonaný, 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. Např. menší živočichové mohou pronikat do menších půdních pórů, které jsou nedostupné pro větší druhy. Dostatečně velcí a k tomu vybavení živočichové ovšem sami půdní póry, resp. chodbičky a kanálky, vytvářejí. Jsou označovány 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, štěrbinu a chodby (např. stonožky, některé larvy brouků), případně mikropóry zaplněné půdní vodou (akvatická půdní fauna).

zdroje a akceptory elektronů a zdroje uhlíku. Uhlík, hlavní stavební materiál buněk pro tvorbu biomasy, může pocházet z CO₂ (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, H₂, H₂O, H₂S, NH₃ apod.). Zástupci fauny všech velikostních skupin jsou heterotrofní. Herbivorní organismy se živí rostlinami, detritivorní opadem (odumřelými zbytky organického původu), karnivorní živočichy, fungivorní houbami, bakteriivorní (také bakterivorní) bakteriemi atd. Mnohé sice mohou preferovat určitou potravu, ale zároveň se živí 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

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 vyřazuje jejich třídění podle způsobu výživy. Všechny vyžadují pro svůj metabolismus energii,

Tab. 3 Hodnoty abundance (početnosti) a biomasy různých skupin edafonu v půdách mírného pásu. Uvedeny jsou hodnoty za průměrných podmínek (odpovídají tedy přibližně také celoročním průměrům) a za podmínek optimálních pro danou skupinu (bez extrémně nízkých či vysokých hodnot nacházených za mimořádných podmínek) a vztahy 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. Schlaghamerský

Skupina	Abundance [jedinci.m ⁻²]		Biomasa [g.m ⁻²]	
	průměrná	za příznivých podmínek	průměrná	za příznivých podmínek
prokaryota (bakterie a archaea)	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
roztoči	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	0,0005	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 stonožky	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

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 většinou bývají řazeny do mezofauny (viz v textu). Pomineme-li nejisté nebo nejednoznačné třídění jednotlivých skupin půdní fauny, z tab. 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	Podskupina	Biomasa [%]
mikroorganismy	bakterie, archea a houby	80
mikrofauna a mezofauna	hlístice, chvostokosci a roztoči	2
makrofauna	roupice a žížaly	14
další (např. zástupci megafauny)	–	4

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 kg půdy, která obsahuje 3 hmotnostní % organické hmoty (tedy 30 g), bude z toho připadat kolem 4 % hmotnosti na půdní organismy (tedy asi 1,2 g). Podíl mikroorganismů na živé hmotě bude 75 % (0,9 g), zatímco na živočichy připadne 20 % (0,24 g) a na kořeny 5 % (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 ekosystému má specifické parametry. V dané půdě žije v daném čase určité společenstvo edafonu, které je 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 nepřehledné 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, např. celoročním vzorko-

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

vání, 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 např. na bakteriální, houbové, rostlinné a živočišné. Mnohdy získaly své jméno podle onemocnění, které způsobují (např. známé 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 tělíska (většinou 20–300 nm, střední velikost kolem 100 nm). Jejich genom je ve srovnání s bakteriemi (typicky 1 000 až 5 000 kbp DNA; kbp – kilobase pair, tisíc párů bází) u většiny známých virů mnohem menší (5, nejvýše 500 kbp DNA). Veli-

kost, tvar a chemické složení virionů je různé, ale obvykle je typická souměrnost vycházející buď z tvaru tyčinky, nebo z dvacetistěnného 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 1 500 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.

O ekologii replikujících se nebuněčných entit není mnoho známo. Je jisté, že půdy obsahují mnoho virů v dormantním stavu, a to až 10^{11} VLPs (Virus-Like Particles) v gramu půdy. Analogicky v oceánech nacházíme nejméně 10^7 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 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 např. 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 % veškeré biomasy připadá na rostliny, asi 13 % 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 mnohem méně než např. u měkkýšů (0,2 Gt C) nebo ryb (0,7 Gt C).

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 je činností těchto organismů a jimi vylučovanými enzymy rozkládána, přeměňována a uklá-

4 Bilance uhlíku v rostlině. Rostliny vytvářejí ve fotosyntéze asimilací CO_2 velké množství organických látek. Částečně je spotřebovává dýcháním a uhlík se dostává do ovzduší ve formě CO_2 , částečně proudí do kořenů a jsou uvolňovány do půdy jako kořenové exsudáty. Zbytek, což bývá kolem 50 % z celkového organického C, připadá na biomasu rostliny (kořeny, stonky, listy, plody atd.). Bilanci uhlíku v rostlinách si můžeme snadno představit na příkladu pšenice. Uvažujeme-li o hektarovém výnosu 6,0 tun zrna a 3,5 tuny slámy, další 1,5 tun biomasy připadá na kořeny. Čistá primární produkce je tedy $6 + 3,5 + 1,5 = 11$ tun organických látek. ha^{-1} . Podobné množství se ještě za života rostlin prodýchalo (ca 5 t. ha^{-1}) a uvolnilo do půdy jako kořenové exsudáty a buňky z kořenů (dalších 5–6 t. ha^{-1}).

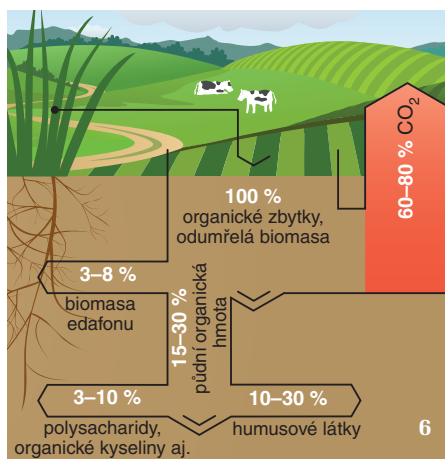
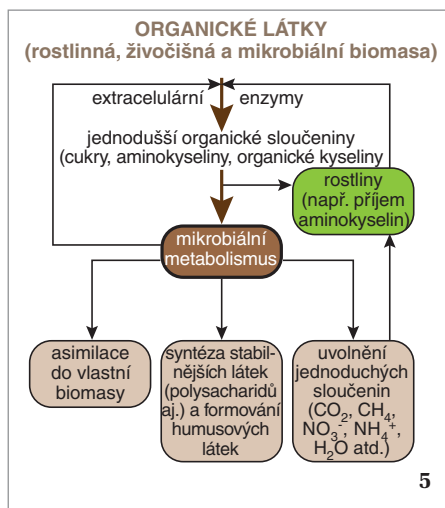
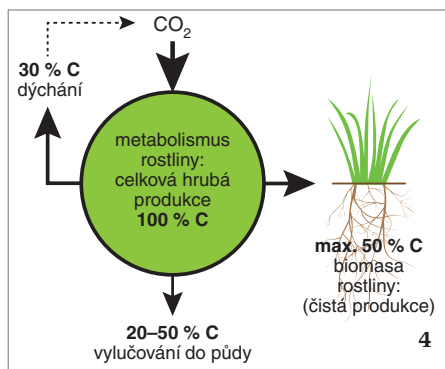
5 Rozklad organických látek v půdě. Biomasa je po odumření rozmělněována (a částečně trávena) půdními živočichy. Je také rozkládána mimobuněčnými (extracelulárními) enzymy, které jsou do půdního prostředí uvolňovány mikroorganismy, živočichy a rostlinami. Složité organické látky se tak rozloží na jednodušší 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 je postupně přeměňována na humusové látky.

6 Osud odumřelé biomasy v půdě. Často až 80 % uhlíku vstupujícího do půdy poslouží půdním organismům jako zdroj energie a vyloučí se dýcháním jako CO_2 . Malou část (na obr. 3–8 % C) zabudují půdní organismy do své biomasy. Zbytek, až 40 % C, se dočasně uloží ve formě polymerních makromolekul a mnoha jiných látek a dá vzniknout humusu.

Upraveno podle: N. C. Brady (1990)

dána 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 rozmělní a zatahují z povrchu do spodních vrstev půdy, mikroorganismy ji osídlují a postupně z ní uvolňují živiny pro rostliny. Hůře rozložitelné složky půdní organické hmoty tvoří spolu s minerální částí půdy různé 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 koře-



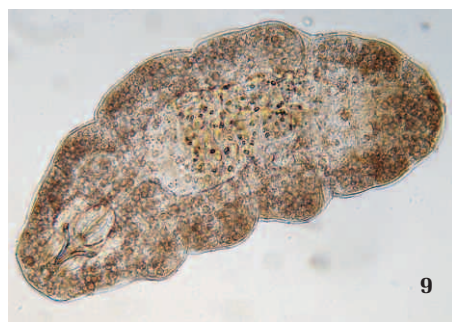
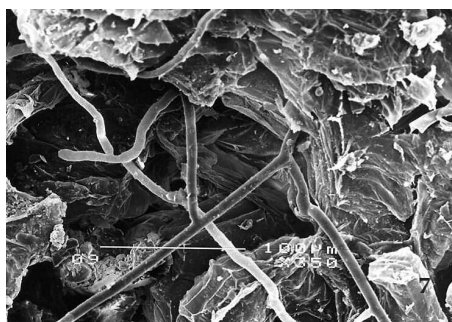
nových výměšků za života rostliny bývá zpravidla málo známý. Odhaduje se nicméně, že se takto do půdy dostává průměrně asi 20–50 % uhlíku ze všech organických látek vytvořených rostlinami ve fotosyntéze – z toho plyne, že z rostlin nebo jejich prostřednictvím do půdy proudí obrovské množství organických 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 např. 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 živočichích, které podléhají rozkladu mnohem hůře než látky jednoduché. Patří k nim

např. složité cukry (polysacharidy), jako je celulóza, hemicelulózy nebo chitin.

Rozklad organických látek v půdě je převážně biologický proces, na němž se podílí 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 půdní živočišné významně přispívají k rozkladu hlavně na počátku, a to mechanickým rozmělněováním odumřelých tkání a pletiv, i svými trávicími pochody. Hlavními a neúčinnějšími 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 sezóně kolem 25–50 kg CO_2 . 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 např. dusík (ve formě amonia 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 tvorí 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 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 bude podrobněji pojednáno v některém z dalších dílů) a mají krátký poločas rozkladu (polovina těchto látek je rozložena během několika měsíců až maximálně roků). Zahrnuje mimo jiné biomasu mikroorganismů i živočichů, čerstvě odumřelé organismy, čerstvý opad, jednodušší organické látky, polysacharidy; z humusových látek podle tradičního třídění i fulvokyseliny. Představuje přibližně 10–20 % organické hmoty v půdě. Poskytuje většinu energie a živin mikrobiálnímu společenství i živiny rostlinám. Tuto frakci lze snadno navýšit přidávkou organických hnojiv, ale snadno též redukovat např. intenzivním zpracováním půdy.

- Pomalá frakce je na přechodu mezi aktivní a pasivní frakcí. Zahrnuje např. rostlinný materiál s vysokým obsahem ligninu a jiných jen obtížně rozložitelných látek; poločas rozkladu jsou roky až desítky let.

- 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 jsou stovky až tisíce let. Jde o 60–90 % 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 dílech seriálu 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.

7 Aktinobakterie oplétají a spojují svými vlákny půdní částice a pronikají i do pletiv rostlin. Tloušťka vláken pouze několik mikrometrů. Snímek ze skenovacího elektronového mikroskopu. Foto V. Křišťůfek

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

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

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 (obr. 9 a 10)

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

12 Až 4 cm dlouhá severoamerická mnohonozka rodu *Cherokia* upoutává pozornost, ale výrazným zbarvením těla i odrazuje případné predátory. Mnohonozky rozměňují opad a napomáhají jeho rozkladu.

13 Chrobák révový (*Lethrus apterus*), o velikosti těla až 25 mm, hloubí v půdě rozsáhlé systémy chodeb, ve kterých pečuje o své potomstvo. Snímky V. Pižla, pokud není uvedeno jinak

Kolektiv spoluautorů: Dana Elhottová, Jiří Schlaghamerský, Karel Tajovský a Ivan Hadrián Tuf

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živy. K dalšímu čtení také Živa 2015, 2: 69–72; 2016, 2: 56–60; 2018, 2: 58–62; 2019, 5: 212–215 a 220–223; a seriál prof. J. Ruska v Živě 2000, 1–6.

