

Živá půda 10. Minerální živiny

V předchozím dílu (Živa 2021, 4: 174–181) jsme se zaměřili na hlavní biogenní prvek, uhlík. Půdu jím zásobují 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 je většina heterotrofní a odkázaná na příjem organických látek vytvořených autotrofy. Interakce mezi rostlinami a půdními organismy není ovšem jednosměrná, ale naopak oboustranně výhodná spolupráce. Rostliny hojně využívají služby poskytované půdními organismy (viz Živa 2021, 3), zejména pokud jde o příjem minerálních živin z půdy. Minerální živiny se uvolňují do půdního roztoku jednak rozkladem organických látek, jednak zvětváváním půdotvorných minerálů a hornin, přičemž oba tyto procesy jsou zabezpečovány půdními organismy. V tomto závěrečném dílu seriálu Živá půda 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 (Živa 2021, 2 a 3). 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 % potřeby N a P a více než 70 % u vápníku (Ca) a draslíku (K).

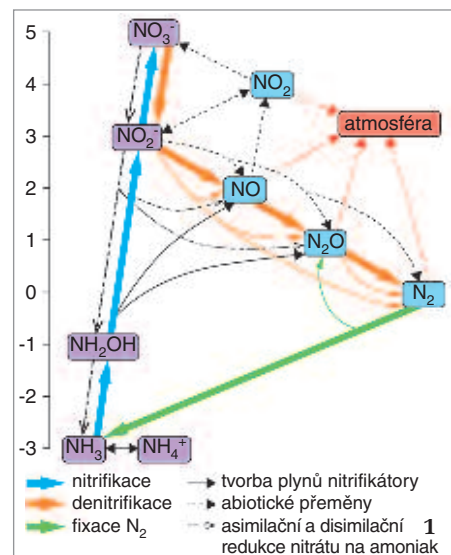
Živiny z biomasy se podle koncentrace rozdělují na makroživiny neboli makroprvky, jejichž obsah obvykle přesahuje

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), a 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.

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

Prvek Značka		Koncentrace			Relativní počet atomů
		[μmol/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



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.

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 amonických iontů (NH_4^+). Některé bakterie mají navíc schopnost asimilovat molekulární dusík (N_2). Dusík se přirozeně vyskytuje v 8 oxidačních stavech, 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.

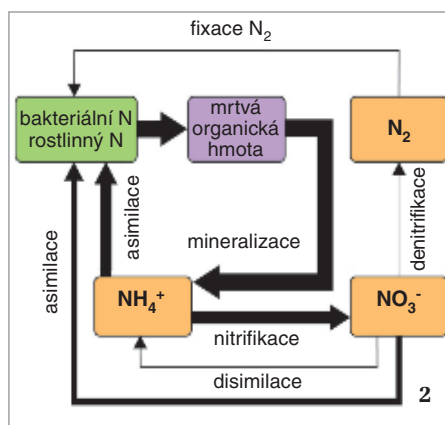
Globální cyklus dusíku zahrnuje jeho přenosy mezi litosférou, pedosférou, hydrosférou a atmosférou. Přes 98 % veškerého dusíku na Zemi je obsaženo v litosféře, avšak jeho naprostá většina se globálního cyklu N neúčastní. Hlavním aktivním zásobníkem je atmosféra, která je také původním zdrojem většiny 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.

V suchozemském ekosystému uvedený cyklus sestává z několika základních a řady dalších procesů (obr. 2). Plynň 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 plynň oxid dusný (N_2O) a molekulární dusík (N_2). V plynň 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 hmotnostních % sušiny. Velká většina (95–99 %) půdního dusíku je vázána v organických látkách (zejména ve vazbě $R-NH_2$). 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 NH_4^+ , NO_2^- a NO_3^- ; 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 NH_4^+-N/kg a podobná množství NO_3^-N , zatímco obsah NO_2^-N je mnohem nižší. Mineralizace dříve syntetizovaných organických látek je významným vnitřním zdrojem dusíku v suchozemském ekosystému. Celkové množství N vázaného v půdní organické hmotě bylo odhadnuto na $150\text{--}300 \times 10^9$ t, zatímco množství v biomase suchozemských rostlin jen na $11\text{--}14 \times 10^9$ t a v biomase živočichů na $0,2 \times 10^9$ t (Pierzynski a kol. 2000). Rychlost mineralizace je do značné míry omezoována faktory, které současně stabilizují organickou hmotu v půdě a umožňují hromadění humusu (sorpcce, prostorová nedostupnost substrátu, tvorba obtížně rozložitelných komplexů, vyčerpání lehce dostupného substrátu v průběhu rozkladu atd.). Proto jsou ročně uváděna do oběhu pouhá 1–4 % z celkového množství organického dusíku přítomného v půdě. Rychlost mineralizace tak činí desítky až stovky kg N/ha/rok, výjimečně až asi 400 kg 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 půdě 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 N_2 . Provádějí ji prokaryotické mikroorganismy vybavené enzymem nitrogenázou – diazotrofové. Míra biologické fixace N_2 je různá a závisí na mnoha okolnostech; nejvýkonnější fixační systémy (včetně porostů leguminóz, např. vojtěšky, viz dále) mohou fixovat až asi 600 kg N/ha/rok. Je to jediný významnější přirozený proces, kterým se pro organismy nedostupná forma (N_2) převádí na minerální formu dusíku metabolizovatelnou všemi rostlinami a mikroorganismy.

Fixátoři N_2 patří mezi bakterie (včetně aktinobakterií a sinic) a archaea. Molekulární dusík fixují buď volně, nebo často v různých asociacích a symbiózách s jinými organismy. Mezi nejznámější a nejvýkonnější 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 *Azolla* (*Azolla*), mnohé sinice tvořící spolu s houby 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

2 Hlavní procesy přeměny 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)

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.

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

5 Hlízky na kořeni jetele plazivého mají velikost 1–2 mm a na kořenech jedné rostliny jich mohou být stovky.

6 Hlízky na kořeni hrachu jsou velikosti 2–4 mm.

7 Na kořenech lupiny mnoholisté (*Lupinus polyphyllus*) bývají desítky hlízek a jejich shluků o velikosti až 8 mm. Foto J. Tůma (obr. 5, 6 a 7)

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. Šímek (obr. 3, 4 a 8)

zdroje energie i živin a naopak poskytují rostlinám dusíkaté i jiné látky. Méně známe jsou asociace a symbiózy diazotrofů se živočichy. V půdě žije mnoho diazotrofů např. na povrchu těl půdních živočichů nebo v jejich trávicích traktách, 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.

● Přeměny dusíkatých látek v půdě

Jak jsme již uvedli výše, dusík, resp. dusíkaté látky podléhají mnoha přeměnám, jejichž převážnou většinu zajišťují půdní organismy, zejména půdní bakterie, archaea

Tab. 2 Asociativní a symbiotické systémy s diazotrofy – prokaryotickými mikroorganismy vybavenými enzymem nitrogenázou (bliže 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 (<i>Fabaceae</i>) – téměř 18 000 druhů (kořenové hlíзки)
	aktinomycety (vláknité bakterie rodu <i>Frankia</i>)	aktinorhizní rostliny – asi 230 druhů z 24 rodů z 8 čeledí (kořenové hlíзки)
	sinice	houby, tvoří spolu lišejníky – asi 2 000 druhů
	sinice <i>Anabaena azollae</i>	vodní kapradina azola (v listových dutinkách)
	sinice	některé řasy, játrovky, rostliny z řádu cykasotvarých (<i>Cycadales</i>), krytosemenné rostliny (v nadzemních částech rostlin)



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 ($\text{NH}_4^+ + 2 \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^- + 2 \text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}$). Nitrifikace je ve své typické podobě obligátně aerobní (spotřebovává molekulární kyslík, O_2) chemolitotrofní proces (viz Živa 2020, 1 a 2021, 1). Autotrofní nitrifikační bakterie se běžně vyskytují v půdě a připadá na ně většina této aktivity. Nitráty představují sloučeniny dusíku v neoxidovanějším 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).

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 většinou 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 plynných 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 odčerpáno z atmosféry biogeochemickou 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 ($NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$). 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 odčerpáno 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} t fosforu; z toho je přibližně 0,1 % (10^9 t) zapojeno do globálního cyklu tohoto prvku na Zemi. Primárním zdrojem P 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 vyzdvíženy, 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 – 1 000 μg 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 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 P ve formě fosfátů. Určitá část P v půdě se nachází ve formě organických

sloučenin, bývá to kolem 30–50 % celkového množství, avšak může být i méně než 5 % nebo více než 90 %. 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 μg P/g suché půdy. V biomase mikroorganismů je obsaženo 2–5 % (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 i cyklus 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 %). Dočasně vázaný P v biomase mikroorganismů zabírá ztrátám rozpuštěného 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, spojené fosforem rozpuštěným v půdním roztoku (obr. 9).

Příjem minerálních živin je provázán 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 tzv. 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.

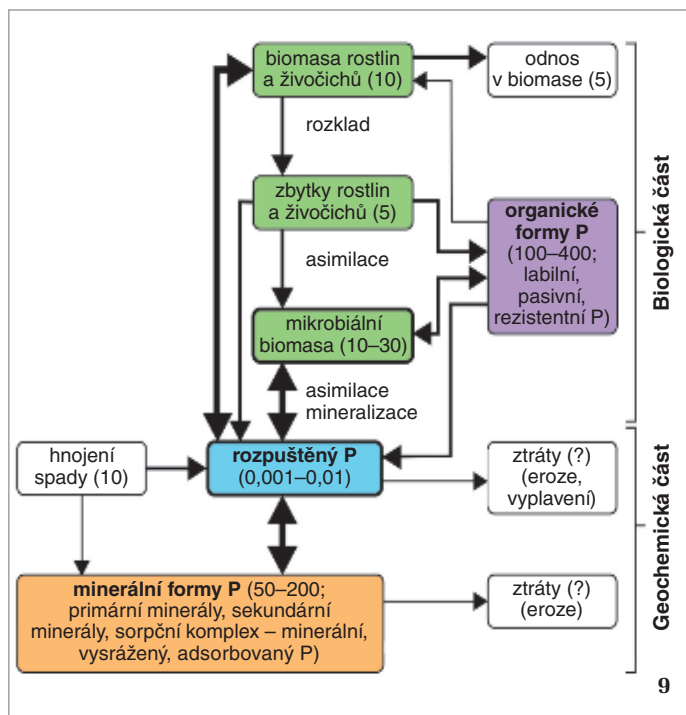
V zemské kůře se nachází přibližně 2,4 % draslíku. Jeho primárním zdrojem jsou vyvřelé horniny, kde tvoří především součást draselných živců (ortoklasů) a dalších asi 50 nerostů. Jeho cyklus v prostředí podobně jako u fosforu v globálním měřítku a ve střednědobém časovém horizontu probíhá spíše jako 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 pouhé 1–2 % celkového množství. Z toho je pouze asi 10 % rozpuštěno v půdním roztoku a 90 % 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



9 Cyklus fosforu v půdě a suchozemském ekosystému. Cyklus se dělí na biologickou a geochemickou část. Čísla v závorkách udávají průměrné množství P (kg/ha, vrstva půdy 0–10 cm) nebo přenosy P (u odnosu v biomase a u hnojení a spadů; kg/ha/rok).

Upraveno podle: B. Walbridge (1991), viz M. D. Mullen (1998), a E. A. Paul a F. E. Clark (1996)

10 Cyklus síry v půdě a suchozemském ekosystému. Cyklus je poměrně složitý a zahrnuje mnoho přeměn různých forem síry včetně organických sloučenin, sulfátů, sulfidů a prvkové síry.

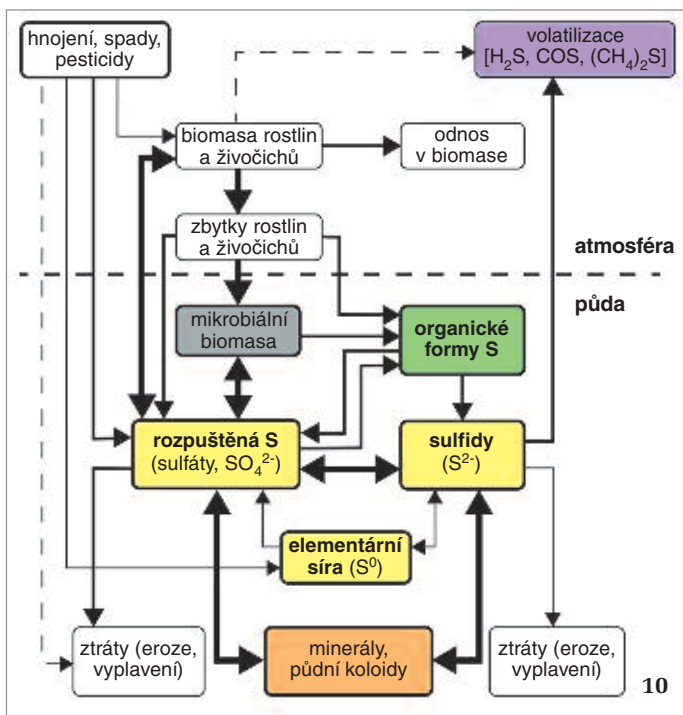
Upraveno podle: N. C. Brady (1990) a J. J. Germida (1998)

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 povrchovým odtokem a odnášením i erozí půdních částic. Ztráty těmito cestami běžně dosahují 25–50 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 atd. Např. při sklizni 60 t/ha biomasy silážní kukuřice se odnáší 140–180 kg K. Půdy jsou tedy soustavně ochuzovány o draslík, který musí být v zemědělských půdách doplňován 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 vitamínů, 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 sirníků (sulfidů, S^{2-} a S^0) 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. kyselých důlní drenáží), a spalováním fosilních paliv (uvolňování oxidu siřičitého do atmosféry). Oba mechanismy způsobují acidifikaci (okyselení) 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 přenášejí 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 % a zbytek tvoří adsorbovaný SO_2 a pevné sloučeniny síry v částicích.

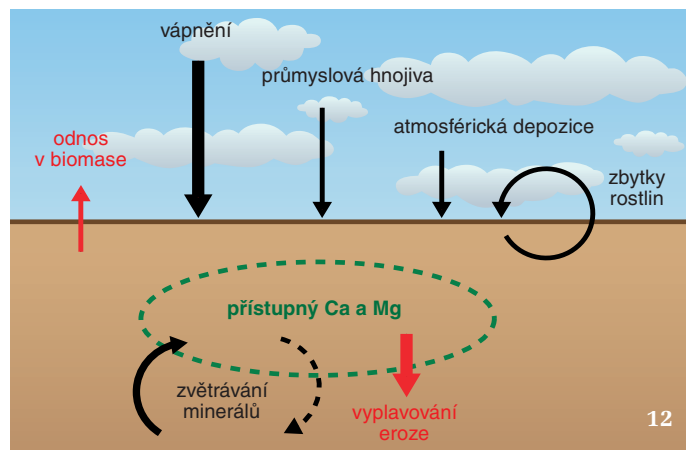
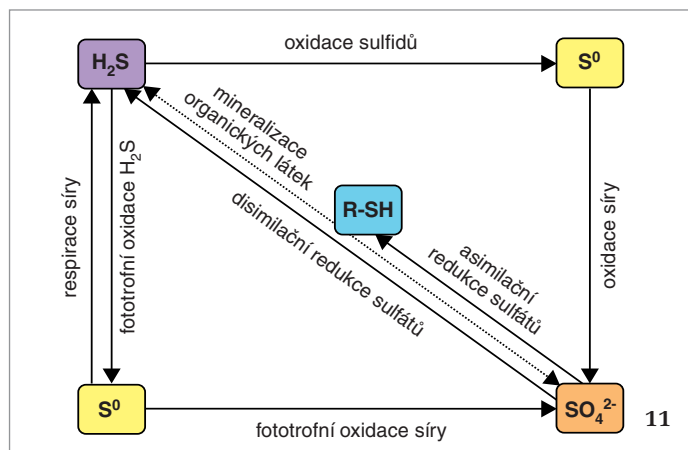
● Obsah a formy síry v půdě

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

● Síra v suchozemském ekosystému

Do cyklu síry v půdě jsou zapojeny všechny hlavní formy – sulfidy (S^{2-}), sulfáty (S^{6+}), elementární síra (S^0) a organické sloučeniny síry, jakož i další sloučeniny (např. sulfity, S^{4+} , thiosulfáty, S^{2+}). Většina síry se dostává do půdy v anorganické formě zvětráváním minerálů, z hnojiv a atmosférických depozic. Jejím vnitřním zdrojem je rozklad organických látek. Z půdy se uvolňuje vymýváním, povrchovým odtokem (rozpuštěná 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. Sulfátredukcí bakterie jsou chemoorganotrofní heterotrofové a potřebují organické látky jako zdroj uhlíku a energie. Mezi typické představitele této skupiny bakterií patří např. zástupci rodů *Desulfovibrio*, *Desulfuromonas* nebo *Desulfobacter*. Proces disimilační redukce sulfátů bývá pro prostředí nežádoucí. Vede ke ztrátám přijatelných sloučenin síry a vytváří se při něm toxický a vysoce korozivní sirovohlík 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 redukovaném 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 sirných sloučenin k produkci vodíkových kationtů a tím k okyselení prostředí. Oxidaci redukovaných sirných sloučenin provádí mnoho mikroorganismů. Při chemoautotrofní oxidaci síry se uplatňují bakterie rodu *Thiobacillus*, při fotoautotrofní oxidaci síry purpurové a zelené sírné 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 (systémů 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 ple-

tiv 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 uhličitánových 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 např. sádrovec, anhydrit, apatit nebo fluorit. Hořčík se vyskytuje ve více než 105 nerostech, primárně v pevné vazbě křemičitanové a druhotně hlavně ve vazbách uhličitánových, síranových a chloridových. Hlavními Mg-minerály jsou dolomit, brucit, magnetit, serpentinit, olivín aj. Podobně jako vápník se i hořčík uvolněný zvětváváním 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 uhličitánů v zemské kůře je biogenní, vznikají jako extracelulární depozity bakterií (včetně sinic) a hub ve sladké i slané vodě a tvoří se i v půdě. Při zvětvávání hornin a minerálů přechází vápník do roztoků, z nichž se v závislosti na pH a obsahu CO_2 zpětně vylučuje ve formě karbonátů (uhličitánů). Vápník se 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 uhličitany (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 % v sušině; nejčastěji se pohybuje v rozmezí 0,2 až 6 %. Vápník i hořčík jsou nejen důležité živiny, ale mají také velký význam v půdním prostředí. Zlepšují fyzikální i chemické vlastnosti půd (sražením půdních koloidů vytvářejí příznivou strukturu, zvyšují pH a zamezují pohybu

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

12 Cyklus vápníku a hořčíku zahrnuje především zvětvávání 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

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

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 vápníku. 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 kyslejších 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 kyslejších 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 železitě bakterie, např. *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 např. 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 např. 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 redistribu-

ce 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 ($\text{Mn}^{2+} \rightarrow \text{Mn}^{4+}$) a v redukci oxidované formy ($\text{Mn}^{4+} \rightarrow \text{Mn}^{2+}$). Obou typů se účastní mikroorganismy. Mikrobiální oxidace Mn^{2+} je poměrně běžný proces a odhaduje se, že až 10 % 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 zaplavení a vysoušení půdy) vznikají manganové konkrece a hlízy. V anaerobním prostředí nebo v semiaerobních zónách v sedimentech apod. dochází k redukci 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). Např. všechny bakterie redukující Fe^{3+} dokážou zároveň redukovat Mn^{4+} .

Závěrečné shrnutí

Desetidílný seriál Živá půda v Živě tímto končí. Vznikl s přáním a cílem zpřístupnit soudobé informace o půdě, její struktuře, organizaci a fungování, se zvláštním zřetelem na živou složku, tedy půdní organismy.

Podnětem bylo vydání obsáhlé publikace Živá půda: biologie, ekologie, využívání a degradace půdy (Šimek a kol., Academia 2019). Aktuálně v letošním roce vyšla ve stručnější formě kniha Živá půda: praktický manuál (Šimek a kol., Academia 2021). O půdě toho dnes víme opravdu hodně, na téma každého dílu seriálu by bylo možné napsat nejméně jednu, ale spíše více knih. Autoři jednotlivých dílů seriálu proto neměli lehký úkol vybrat z dané problematiky to nejpodstatnější a ještě téma zjednodušit. Navíc se s novými poznatky objevují překvapivé skutečnosti a řada oblastí půdní biologie a ekologie přehodnocuje donedávna uznávané modely. Např. dlouhá desetiletí se formulovaly a zpřesňovaly různé „humusové teorie“ a vytvořila se kategorizace humusových látek na známé fulvokyseliny, humusové kyseliny a humin. Toto paradigma, pro půdu jedno ze základních, je překonáno a nahrazováno zcela jinými modely struktury a složení půdní organické hmoty. Podstatně se mění pohled na interakce rostlin a půdních organismů i na interakce různých skupin mikroorganismů a živočichů v půdě. Starší představa o dominanci fyzikálně-chemických procesů při zvětrávání hornin a minerálů je narušena mnoha doklady o zásadním vlivu půdních mikroorganismů na zvětrávací procesy. Celá biologie, půdní nevyjímaje, zažívá v poslední době použití nástrojů molekulární biologie revoluci v taxonomii organismů. A tak bychom mohli pokračovat. Snažili jsme se zohlednit i tyto změny a nabídnout aktuální pohled na život v půdě. Musíme však připustit, že tento pohled je neúplný a nabízí pouze vodítko k případnému hlubšímu studiu půdy a života v ní.

Příspěvek vznikl s podporou programu Strategie AV21 Záchrana a obnova krajiny.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

