

Ekologie lesa

Živiny v lese



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ



MILAN CHYTRÝ (editor)

Vegetace České republiky

4 Lesní a křovinná vegetace

Vegetation of the Czech Republic

4. Forest and Scrub Vegetation



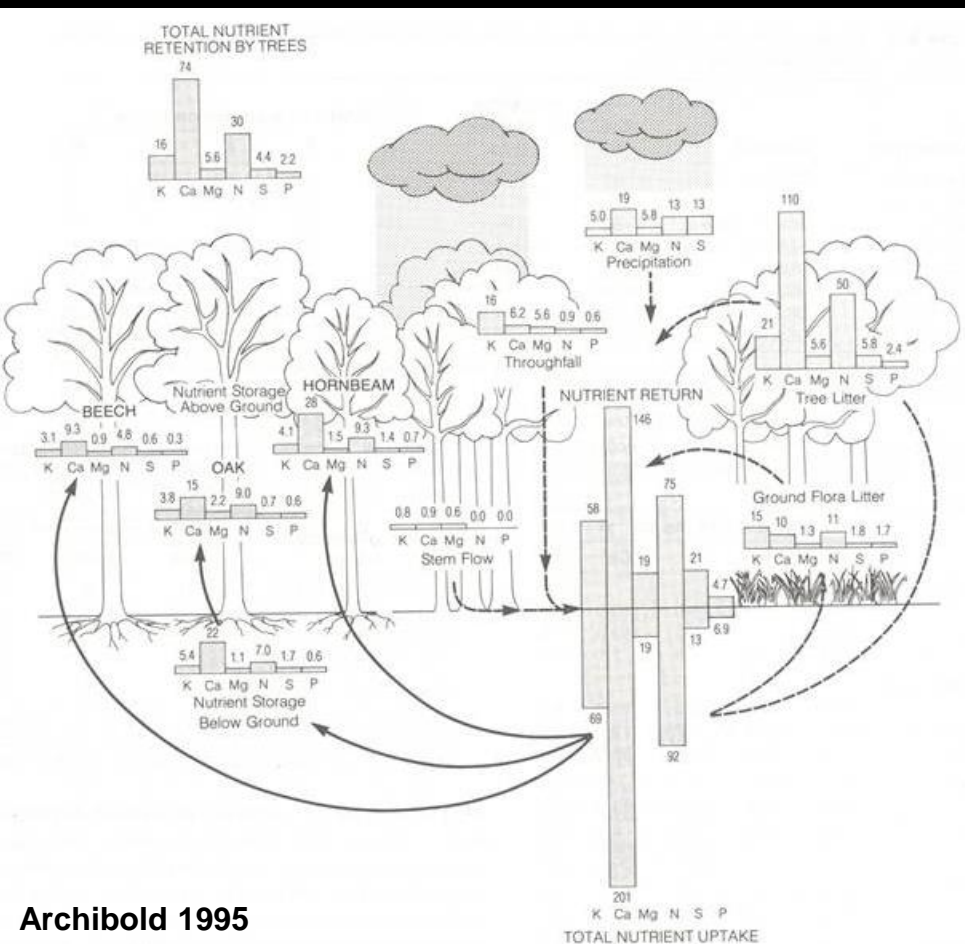
ACADEMIA

<http://www.sci.muni.cz/botany/chytry/publ.htm>

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Les je hmotný systém, skládá se tedy z chemických prvků a sloučenin různého druhu, v různém množství. Jejich vstupy, zásoby a výstupy z jednotlivých složek ekosystému popisuje na úrovni chemických prvků **koloběh živin** – jedna z užitečných abstrakcí ekosystémového pohledu na les.



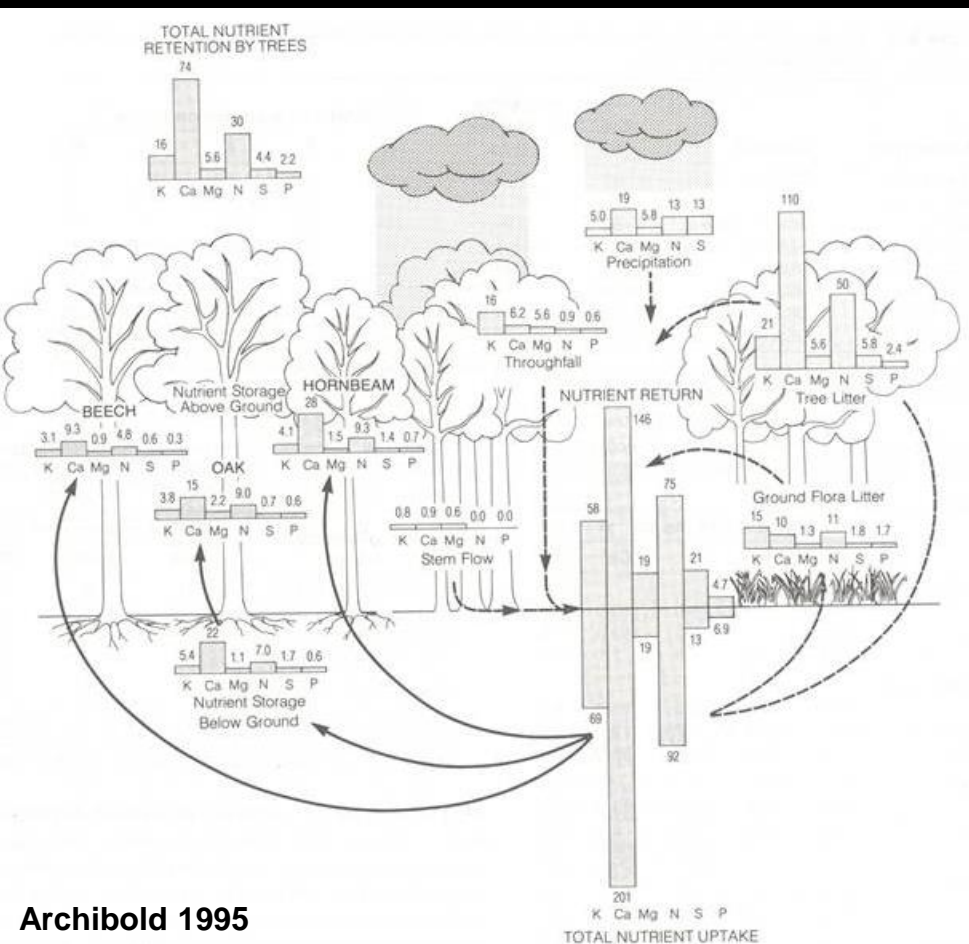
Archibold 1995

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Les je hmotný systém, skládá se tedy z chemických prvků a sloučenin různého druhu, v různém množství. Jejich vstupy, zásoby a výstupy z jednotlivých složek ekosystému popisuje na úrovni chemických prvků **koloběh živin** – jedna z užitečných abstrakcí ekosystémového pohledu na les.

Zásoba živin, jejich potřeba a schopnost je přijímat se liší mezi různými lesními druhy a různými lesními stanovišti. Výsledný poměr mezi potřebou a příjmem živin významně ovlivňuje relativní růst rostlin a tedy i jejich schopnost obstát v konkurenci.

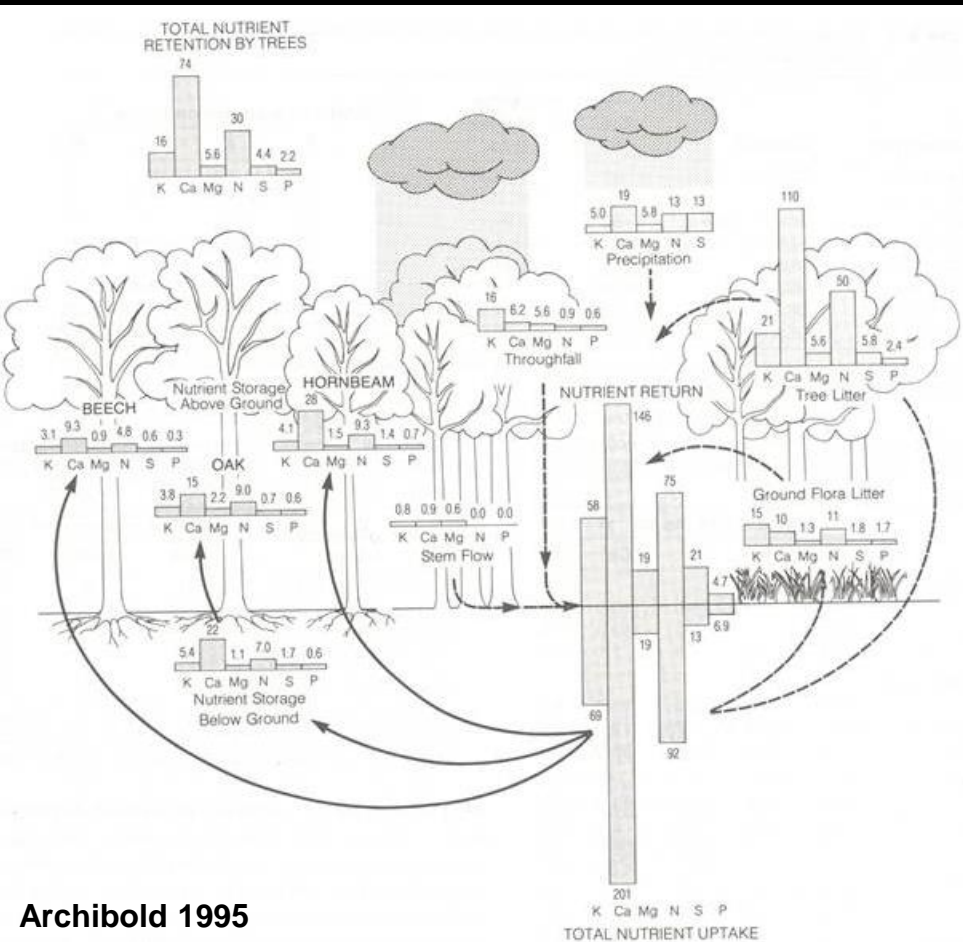


Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Les je hmotný systém, skládá se tedy z chemických prvků a sloučenin různého druhu, v různém množství. Jejich vstupy, zásoby a výstupy z jednotlivých složek ekosystému popisuje na úrovni chemických prvků **koloběh živin** – jedna z užitečných abstrakcí ekosystémového pohledu na les.

Zásoba živin, jejich potřeba a schopnost je přijímat se liší mezi různými lesními druhy a různými lesními stanovišti. Výsledný poměr mezi potřebou a příjmem živin významně ovlivňuje relativní růst rostlin a tedy i jejich schopnost obstát v konkurenci.



Archibold 1995

Vodík, kyslík a **uhlík** jsou základní biogenní prvky rostlinám dostupné především z vody a CO₂. Primárním zdrojem ostatních **makroelementů** (N, P, K, Ca, Mg, S) i **mikroelementů** (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo aj.) je matečná hornina, část je přinášena srážkami, dusík je ovšem fixován přímo z atmosféry (bakterie, sinice, aktinomycety, včetně symbiotických: *Frankia* - *Alnus*, *Rhizobium* - *Fabaceae*). Viz též tabulku dále.

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

| Prvek | Hlavní vstup do ekosystému | Hlavní zásobník uvnitř ekosystému | Hlavní výstup z ekosystému |
|---|--|--|--|
| C | jako CO ₂ fotosyntézou | biomasa primárních producentů anebo půdní humus | jako CO ₂ dýcháním do atmosféry |
| O | z atmosféry (O ₂ , CO ₂) a vody | vzduch, voda | fotosyntézou do atmosféry |
| N | mikrobiální fixace z atmosféry | půda (organický N, NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺) | denitrifikací do atmosféry jako N ₂ |
| K, P, Ca, Mg, S aj. minerální látky | zvětrávání hornin, srážky z atmosféry | rostliny, půda | sklizeň biomasy, odtok v rozpuštěné podobě |

upraveno podle http://www-ldf.mendelu.cz/projekty/ekologie_lesa

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Hlavními **limitujícími prvky** jsou v lese stejně jako v jiných ekosystémech **dusík, fosfor, draslík a vápník**. Avšak spotřeba živin lesem je v poměru k některým jiným ekosystémům nízká:

| plodina/prvek | spotřeba živin po 100 letech sklizně (kg/ha) | | |
|--------------------|--|------|------|
| | Ca | K | P |
| borovice | 502 | 225 | 52 |
| jiné jehličnany | 1082 | 578 | 101 |
| opadavé dřeviny | 2172 | 556 | 124 |
| zemědělské plodiny | 2422 | 7413 | 1063 |

Spurr & Barnes 1980

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

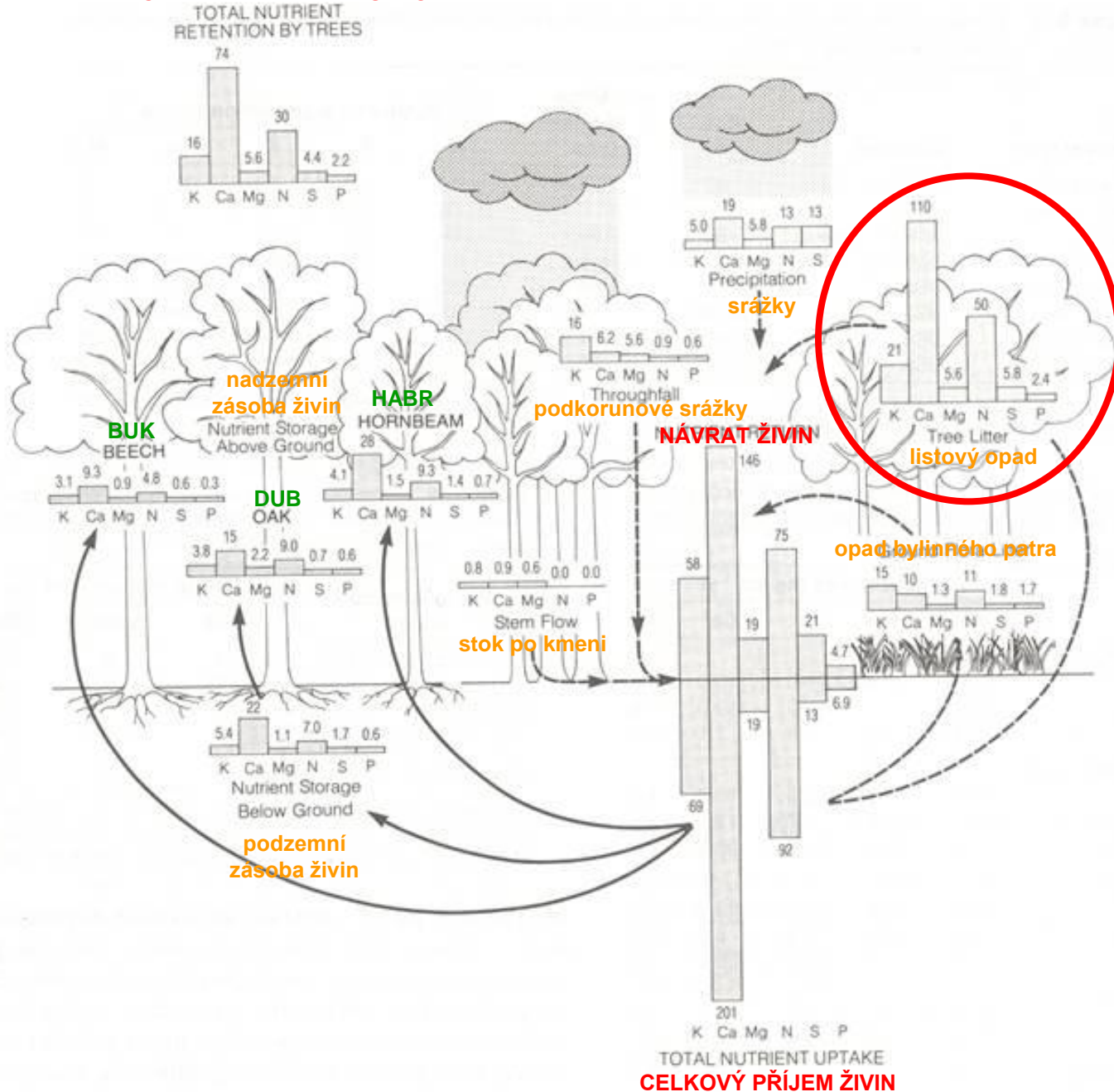
Hlavními **limitujícími prvky** jsou v lese stejně jako v jiných ekosystémech **dusík, fosfor, draslík a vápník**. Avšak spotřeba živin lesem je v poměru k některým jiným ekosystémům nízká:

| plodina/prvek | spotřeba živin po 100 letech sklizně (kg/ha) | | |
|--------------------|--|------|------|
| | Ca | K | P |
| borovice | 502 | 225 | 52 |
| jiné jehličnany | 1082 | 578 | 101 |
| opadavé dřeviny | 2172 | 556 | 124 |
| zemědělské plodiny | 2422 | 7413 | 1063 |

Spurr & Barnes 1980

- dřevo má nízký obsah živin a k jeho vytvoření je jich tedy potřeba relativně málo;
- listy, jemné kořeny a plody, jež mají naopak vysoký obsah živin, se ve formě opadu každoročně vracejí do oběhu (viz poměr zásoby živin v listovém opadu k celkové retenci živin stromy na obrázku na další straně).

CELKOVÁ RETENCE ŽIVIN STROMY



Koloběh hlavních živin ve středoevropském opadavém lese (kg/ha/rok).

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Obsah živin v biomase dřevin je proměnlivý – liší se jednak mezi druhy, jednak v rámci druhu s ohledem na úživnost stanoviště. Výraznější je přitom **mezidruhový rozdíl** (borovice na bohatém stanovišti má nižší obsah živin než javor na chudém).



Úživnost stanoviště bývá zjednodušeně charakterizována poměrem základních živin ve svrchní vrstvě půdy: nejproduktivnější smrkové porosty v Německu mají $C/N = 20$, $C/P = 112$ a $C/K = 92$. Za poněkud limitující je považován poměr $C/N > 25$, $C/P > 400$ a $C/K > 450$.

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Živiny odebrané stromem z půdy se dříve nebo později do systému zase vrátí. Hlavním prostředkem této recyklace je **opad**, v menší míře i **oplachování** a **vyluhování** rostlinných povrchů srážkovou vodou. Příjmovou položku bilance živin pak doplňuje **suchý** a **mokrý atmosférický spad** a samozřejmě živiny uvolněné z **minerálního substrátu**.

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Živiny odebrané stromem z půdy se dříve nebo později do systému zase vrátí. Hlavním prostředkem této recyklace je **opad**, v menší míře i **oplachování** a **vyluhování** rostlinných povrchů srážkovou vodou. Příjmovou položku bilance živin pak doplňuje **suchý** a **mokrý atmosférický spad** a samozřejmě živiny uvolněné z **minerálního substrátu**.

Ve zvláštních případech se může i oplachování listů stát významným zdrojem živin. Ukazuje to příklad systému **lípa - mšice**. Na lípě asi 14 m vysoké může sít až 1 milion mšic *Eucallipterus tiliae* (zdobnatka lipová). Z rostlinných šťáv čerpají cukry a dusíkaté látky. Dusíku je však málo; u některých rostlin činí poměr cukru k dusíku 1000 : 3. Aby kryly spotřebu N, musejí mšice nasát značné množství šťávy a s ní i mnohonásobně větší množství cukru než potřebují. Jeho většinu proto vyměšují v podobě medovice (směs glukózy, fruktózy a melezitózy), která ulpívá na listech nebo se dostává do půdy. Přísun cukru do půdy pod lípou může být až 1 kg na 1 m² za sezónu. Cukr je v půdě využit různými mikroorganismy, zejména volně žijícími fixátory dusíku (*Azotobacter*). Přídavek cukru do půdy podstatně zvyšuje rychlost fixace N i jeho množství. To vede k rychlejšímu rozrůstání kořenů jak živné rostliny, tak bylin rostoucích pod korunou lípy. V místech styku kořenů s půdou se mění pH, zvyšuje se fyziologická schopnost kořenů absorbovat fosfor, který bývá často nedostatečný. Celý okruh vazeb ukazuje, že za cenu části asimilátů získává lípa zvýšený přísun N i P. Stejně jsou zvýhodněny i byliny rostoucí pod lípou a jejich růst je rychlejší.



Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Opad

Opadem rozumíme pozůstatky rostlinných a živočišných těl nahromaděných na povrchu půdy nebo pohřbených pod jejím povrchem.

Listový opad stromů (vedle listů zahrnuje malé větvičky, kůru a plody) je pravidelným a nejdůležitějším nadzemním zdrojem živin - kromě jeho velké biomasy hraje roli i vyšší koncentrace živin v pletivech listů v porovnání se dřevem. Listový opad může významně měnit vlastnosti půdy, jednak přímo, jednak prostřednictvím společenstev dekompozitorů.

Přímý vliv

Obsah živin v listů významně ovlivňuje vlastnosti svrchních půdních horizontů. Protože se obsah živin v listů mění druh od druhu, jde o jeden ze způsobů, jak **dřeviny ovlivňují druhové složení bylinného patra.**

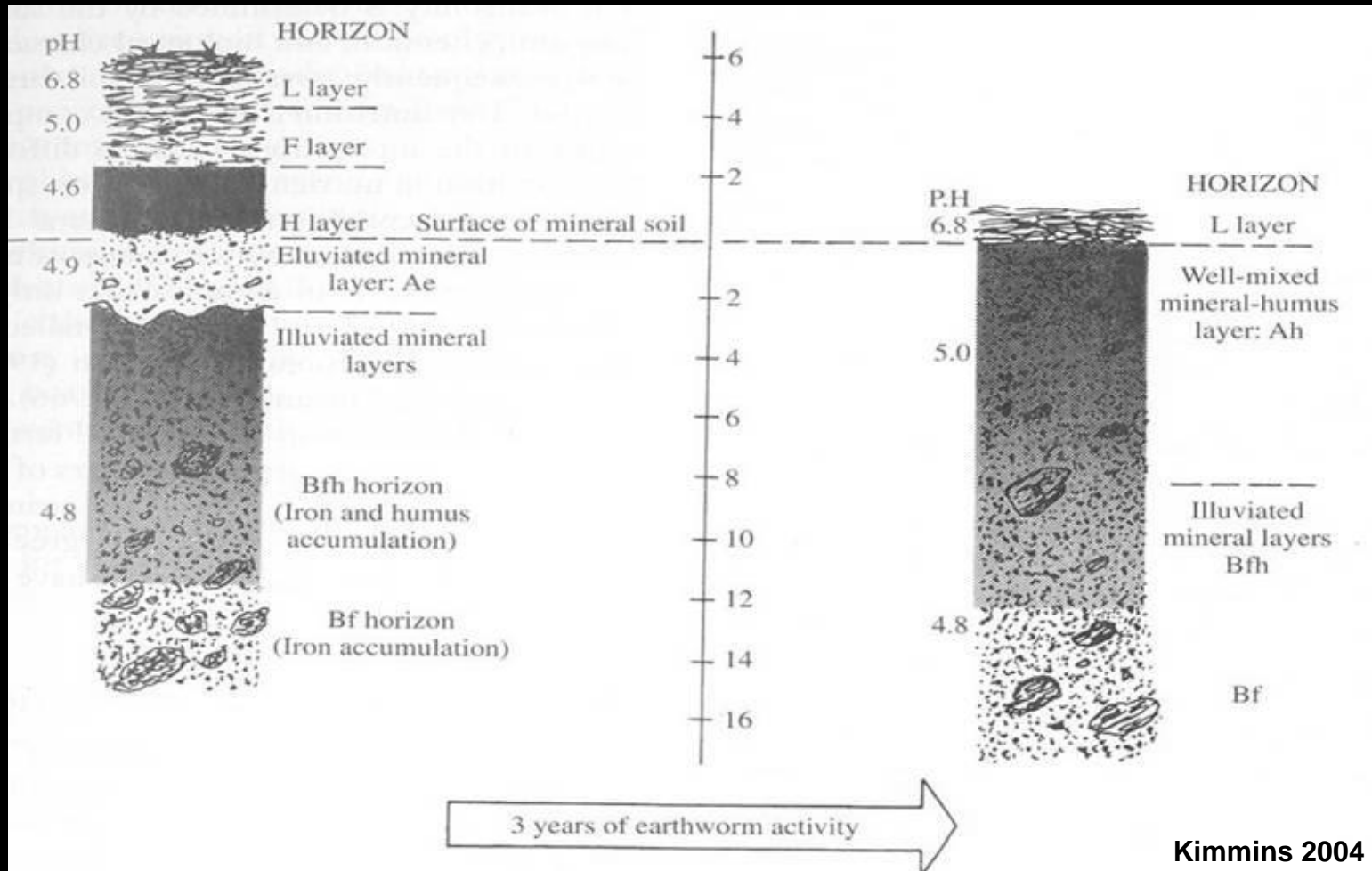
Na úhorech v Connecticutu rostly vedle sebe jalovec viržinský (JV) a jalovec obecný (JO). pH v kořenové zóně JV bylo snižené a při půdním povrchu zvýšené, protože JV přijímal a do jehlic ukládal zvýšené množství vápníku a další bazí. Naproti tomu JO pH svrchní vrstvy půdy snižoval opadem s nízkým obsahem bazí.

Spurr & Barnes 1980

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Dekompozitoři – introdukované žížaly změnily během tříletého experimentu humus typu mor (málo rozložený pokrývný humus) v mul (dobře rozložený humus bez viditelných částí pletiv). Trus žížal (desítky až stovky t/ha) je bohatší než půda na dusík (5×), vápník a hořčík (2×), fosfor (8×) nebo draslík (11×).



Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Se stárnutím porostu se zvyšuje podíl **dřevní hmoty** na opadu (kmeny, pařezy, mohutné větve). Dřevo se rozkládá mnohem déle než listí, řadu let až desetiletí, a živiny uvolňuje postupně. Rozklad může být ještě zpomalen dalšími faktory, např. odkorněním – přirozeným (požár), nebo člověkem provedeným.



Vlhká a živiny obsahující rozkládající se dřevní hmota je důležitá i pro uchycování semenáčků některých dřevin (zejména smrku)

Podle řady studií se zdá, že ještě významnější než nadzemní opad je **podzemní opad** z každoročně odumírajících částí kořenového systému. Může tvořit až 75% veškerého opadu (záleží ovšem na charakteru kořenového systému, který je druhově specifický).

Středoevropský les – faktory prostředí

Živiny

Mykoriza

V lesích má klíčový význam **ektotrofní mykoriza** (ektomykoriza, EM), dalším důležitým typem je **arbuskulární mykoriza**. V boreálních lesích s účastí erikoidních keříčků je zásadní **erikoidní mykoriza**.



***Leccinum aurantiacum* (křemenáč osikový)**

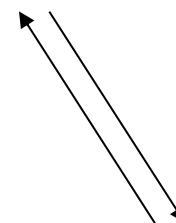


***Xerocomus badius* (hřib hnědý)**

Příklady plodnic ektomykorizních hub.

Vztah druhového složení stromového patra a půdních vlastností

podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)



dominantní
dřevina

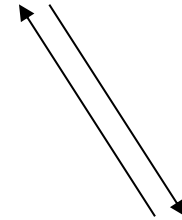


podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)

- v přírodě lze pozorovat koincidenci výskytu určitých půdních vlastností a určitých dřevin;

- ve střední Evropě např. borovice/smrk – kyselý podzol nebo javor/jasan – živný ranker, rendzina;

dominantní
dřevina



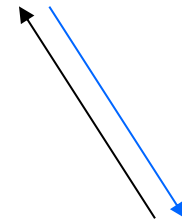
podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)

- v přírodě lze pozorovat koincidenci výskytu určitých půdních vlastností a určitých dřevin;

- ve střední Evropě např. borovice/smrk – kyselý podzol nebo javor/jasan – živný ranker, rendzina;

- na základě tohoto pozorování a studia sukcese (zmlazování dřevin) na různých půdách je zřejmé, že **půdní vlastnosti ovlivňují druhové složení stromového patra** (půdy oligotrofní → druhy nenáročné, půdy eutrofní → druhy náročné...).

dominantní
dřevina



podmínky prostředí
(klíma, půda, etc.)

- tento jednoduchý kauzální vztah komplikují **zpětné vazby**;
- půda je totiž složitý dynamický systém, vznikající **působením organismů na horniny za účasti vzduchu, vody a sluneční radiace** (Mičian in Horník et al. 1986);

dominantní
dřevina

Vztah lesní vegetace a půd

Podzol

Půdy výskytem vázané na **společenstva se silně kyselým opadem** (jehličnaté lesy, kosodřevina, vřesoviště), pod kterými dochází k procesu **podzolizace**. Při podzolizaci nastává **vlivem kyselých humusových látek z rozloženého opadu** (fulvokyselin) drastický rozklad půdních minerálů, z nichž se uvolňují oxidy železa a hliníku, jež se poté vyluhují (převaha srážek nad výparem) ze vrchních do spodních půdních vrstev, kde se srážejí. V nížinách se většinou vyskytují na chudých, kyselých substrátech (písky, štěrkopísky), ve vyšších polohách i na substrátech minerálně bohatších.



Vzhledem k výraznému vlivu kyselého opadu na proces podzolizace je vztah mezi vegetací a podzoly celkem přímočarý - k nejintenzivnější podzolizaci dochází v borových a smrkových lesích. Objevuje se ovšem i pod dubem a bukem, které mají také poměrně kyselý opad – ovšem ne vždy dostoupí tak daleko, abychom mohli mluvit o pravých podzolech. Důležitý je vliv matečné horniny – pokud je kyselá, minerálně chudá, pak podporuje růst nenáročných jehličnanů, jež okyselení dále prohlubují.

Podzol na rule



- A – hnědošedá písčitohlinitá skeletovitá zemina s náznaky drobtové struktury, drobná
- E – bělošedá hlinitopísčítá skeletovitá zemina s náznaky destičkovité struktury, lehce drobná
- Bsh – šedošedá písčitohlinitá skeletovitá zemina s náznaky polyedrické struktury, drobná, zvýšený obsah organických látek
- Bs – rezivá písčitohlinitá skeletovitá zemina s náznaky polyedrické struktury, drobná
- B/C – rezivohnědá hlinitopísčítá skeletovitá, snadno rypná zvětralina horniny
- C – silně navětralý skeletovitý rozpad horniny

Vztah lesní vegetace a půd

Podzol

Půdy výskytem vázané na **společenstva se silně kyselým opadem** (jehličnaté lesy, kosodřevina, vřesoviště), pod kterými dochází k procesu **podzolizace**. Při podzolizaci nastává **vlivem kyselých humusových látek z rozloženého opadu** (fulvokyselin) drastický rozklad půdních minerálů, z nichž se uvolňují oxidy železa a hliníku, jež se poté vyluhují (převaha srážek nad výparem) ze vrchních do spodních půdních vrstev, kde se srážejí. V nížinách se většinou vyskytují na chudých, kyselých substrátech (písky, štěrkopísky), ve vyšších polohách i na substrátech minerálně bohatších.



Vzhledem k výraznému vlivu kyselého opadu na proces podzolizace je vztah mezi vegetací a podzoly celkem přímočarý - k nejintenzivnější podzolizaci dochází v borových a smrkových lesích. Objevuje se ovšem i pod dubem a bukem, které mají také poměrně kyselý opad – ovšem ne vždy dostoupí tak daleko, abychom mohli mluvit o pravých podzolech. Důležitý je vliv matečné horniny – pokud je kyselá, minerálně chudá, pak podporuje růst nenáročných jehličnanů, jež okyselení dále prohlubují.



Vztah lesní vegetace a půd

Kambizem, hnědá lesní půda

Jedna za našich nejrozšířenější lesních půd, vznikající procesem vnitropůdního zvětrávání primárních půdních minerálů zvaného **brunifikace**, většinou na nevápnitých horninách bohatých křemíkem (krystalické horniny) a především na jejich svahovinách; při brunifikaci dochází ke vzniku sekundárního jílu a z krystalové mřížky půdních minerálů se uvolňují oxidy železa, jež dávají půdě typicky hnědavé zbarvení. Kambizemě jsou většinou nevápnité nebo odvápněné, hluboké až velmi hluboké půdy, jež vznikaly **v oblastech mírného, dostatečně vlhkého klimatu, převážně pod listnatými lesy**, nejčastěji z rankerů a pararendzin. Primární obsah bází určuje citlivost těchto půd k okyselení a podzolizaci; s rostoucími srážkami roste hloubka těchto půd a zvyšuje se jejich kyselost.



Vyskytují se na velkých rozlohách **pod květnatými smíšenými doubravami a bučinami**. Na chudších substrátech nebo **druhotným okyselením přecházejí do podzolů**, vegetace se pak mění směrem ke kyselým doubravám a kyselým bučinám. **Podzolizace může být podmíněna výsadbou jehličnatých dřevin.**

Hnědá půda (typická) na pískovci (křídovém)



- Ap – žlutošedá hlinitopísčítá, slabě skeletovitá zemina s jemnými náznaky drobtové struktury, drobtivá
- Bv – rezivožlutá hlinitopísčítá, slabě skeletovitá zemina s náznaky polyedrické struktury, drobtivá
- B/C – naředle žlutá, hrubě skeletovitá zemina elementární struktury, lehce drobtivá
- C – slabě navětrálá, kvádřovitě odlučná hornina

Vztah lesní vegetace a půd

Kambizem, hnědá lesní půda

Jedna za našich nejrozšířenější lesních půd, vznikající procesem vnitropůdního zvětrávání primárních půdních minerálů zvaného **brunifikace**, většinou na nevápnitých horninách bohatých křemíkem (krystalické horniny) a především na jejich svahovinách; při brunifikaci dochází ke vzniku sekundárního jílu a z krystalové mřížky půdních minerálů se uvolňují oxidy železa, jež dávají půdě typicky hnědavé zbarvení. Kambizemě jsou většinou nevápnité nebo odvápněné, hluboké až velmi hluboké půdy, jež vznikaly **v oblastech mírného, dostatečně vlhkého klimatu, převážně pod listnatými lesy**, nejčastěji z rankerů a pararendzin. Primární obsah bází určuje citlivost těchto půd k okyselení a podzolizaci; s rostoucími srážkami roste hloubka těchto půd a zvyšuje se jejich kyselost.



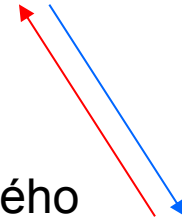
Vyskytují se na velkých rozlohách **pod květnatými smíšenými doubravami a bučinami**. Na chudších substrátech nebo **druhotným okyselením přecházejí do podzolů**, vegetace se pak mění směrem ke kyselým doubravám a kyselým bučinám. **Podzolizace může být podmíněna výsadbou jehličnatých dřevin.**



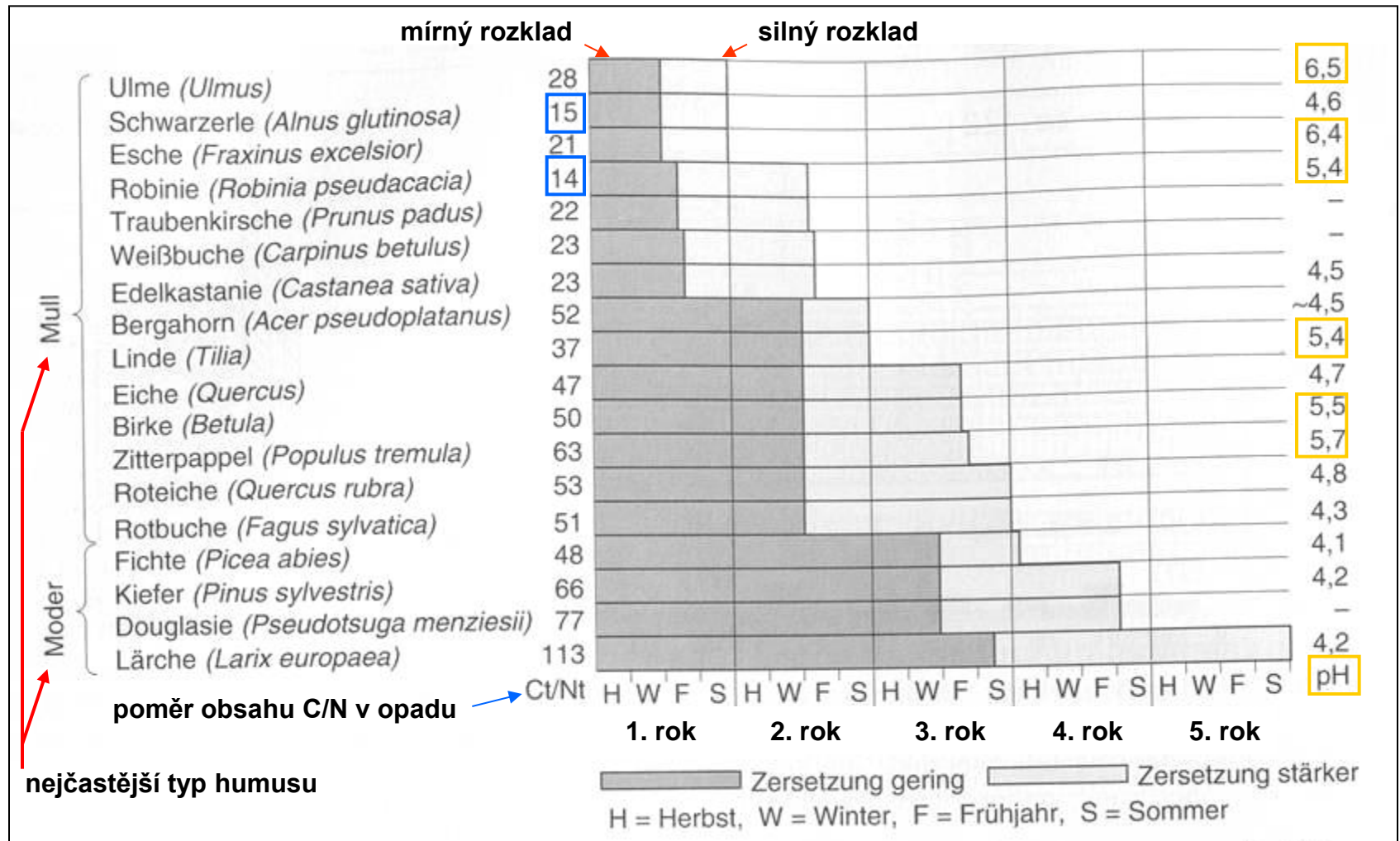
podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)

- les jako ekosystém je speciální v tom, že zásadní roli v jeho fungování hraje jeden nebo několik málo druhů (dřeviny stromového patra – **edifikátory**), jejichž vlastnosti (*species traits*) pak zásadně ovlivňují celý ekosystém.

dominantní
dřevina



Rychlost dekompozice opadu středoevropských druhů dřevin

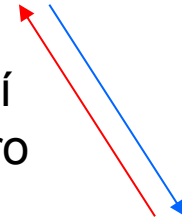


podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)

- protože půda a vegetace interagují, je obtížné posoudit relativní význam vlastností stanoviště a vlastností dominantních dřevin pro fungování ekosystému;

- moderní řešení: odfiltrování vlivu prostředí pomocí *common garden experimentu* (jednotné klima, jednotné výchozí půdní vlastnosti, stejné předchozí využití);

dominantní
dřevina



podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)

- protože půda a vegetace interagují, je obtížné posoudit relativní význam vlastností stanoviště a vlastností dominantních dřevin pro fungování ekosystému;

- moderní řešení: odfiltrování vlivu prostředí pomocí *common garden experimentu* (jednotné klima, jednotné výchozí půdní vlastnosti, stejné předchozí využití);

- superzahrádka v experimentálním lese Siemanice (J Polsko);

- 14 druhů stromů (11 střeoevropských + *Pinus nigra*, *Pseudotsuga menziesii*, *Quercus rubra*);

- 54 ploch 20 × 20 m ve dvou blocích, 10 druhů po třech plochách, 4 druhy po šesti plochách (tři v každém bloku);

- klima střeoevropské (150 m n. m., 8,2 °C, 591 mm);

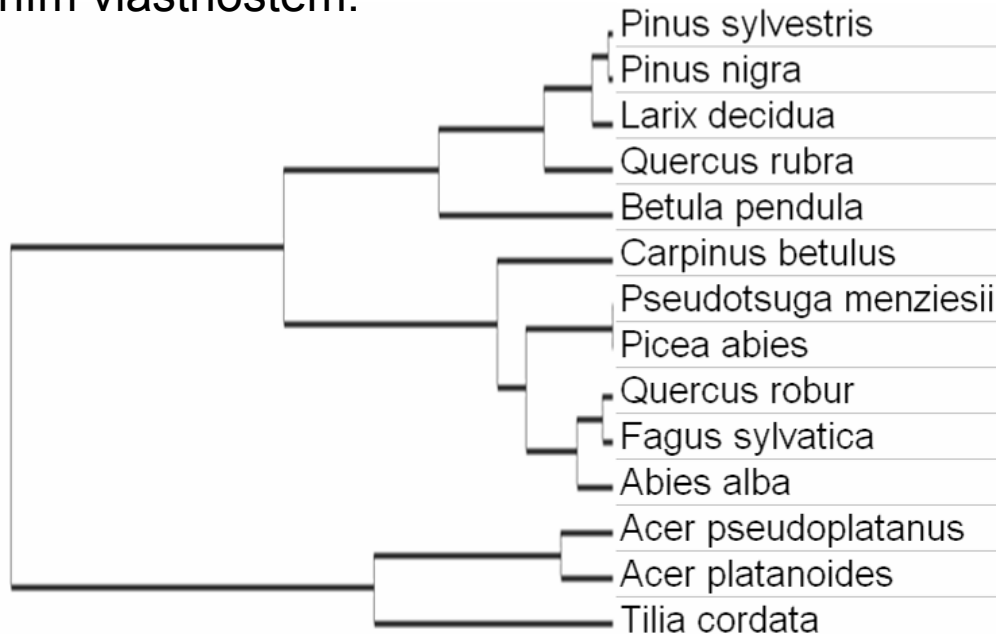
- půdy písčitojílovité na glaci-fluviálních sedimentech, dříve borový les.

dominantní
dřevina

Reich et al. 2005: Linking **litter calcium, earthworms and soil properties**: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* 8: 811-818.

Zásadními faktory, odlišujícími biochemické vlastnosti porovnávaných dřevin a jejich prostředí (první ordinační osa) jsou **koreláty obsahu vápníku v listovém opadu**: Ca, Mg, popeloviny, pH půdy, nasycenost půdního sorpčního komplexu, ale i rychlost rozkladu opadu (forest floor turnover), **mikrobiální biomasa** a **biomasa žížal**.

Druhým výrazným faktorem (druhá ordinační osa) jsou koreláty obsahu ligninu v listovém opadu (lignin, nerozpustné látky v opadu, výčetní plocha), jež však neměly vztah k půdním vlastnostem.



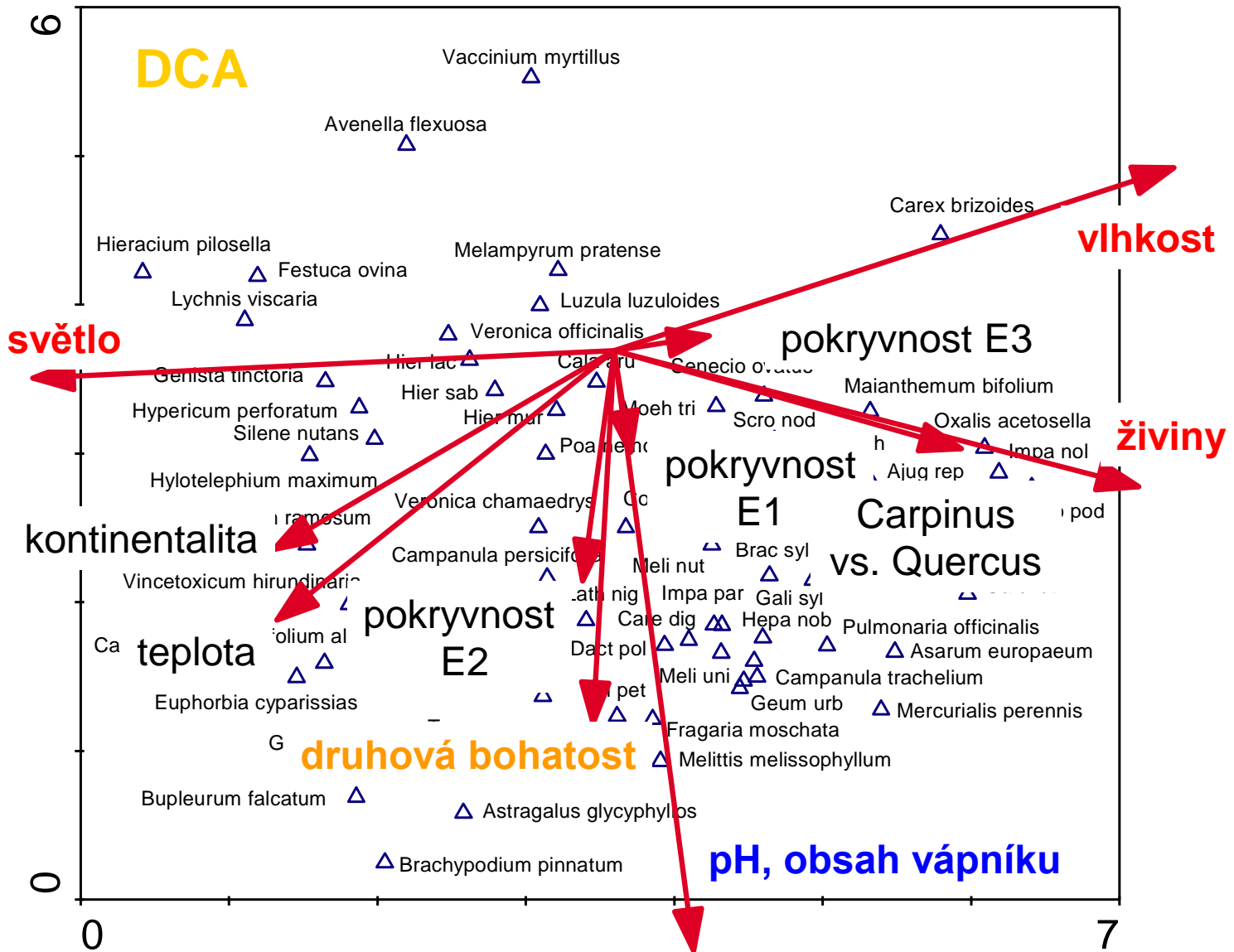
Reich et al. 2005, *Ecology Letters*
Hobbie et al. 2006, *Ecology*
Hobbie et al. 2007, *Ecosystems*

Reich et al. 2005: Linking **litter calcium, earthworms and soil properties**: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* 8: 811-818.

Zdá se tedy, že zásadní rozdíl mezi ušlechtilými listnáči a ostatními druhy stromů spočívá v hospodaření s vápníkem/bázemi.

I v lesích, podobně jako v suchých trávnicích nebo na rašeliništích, je tedy vápník ekologickým faktorem zásadního významu.

Další kapitoly z ekologie vápníku

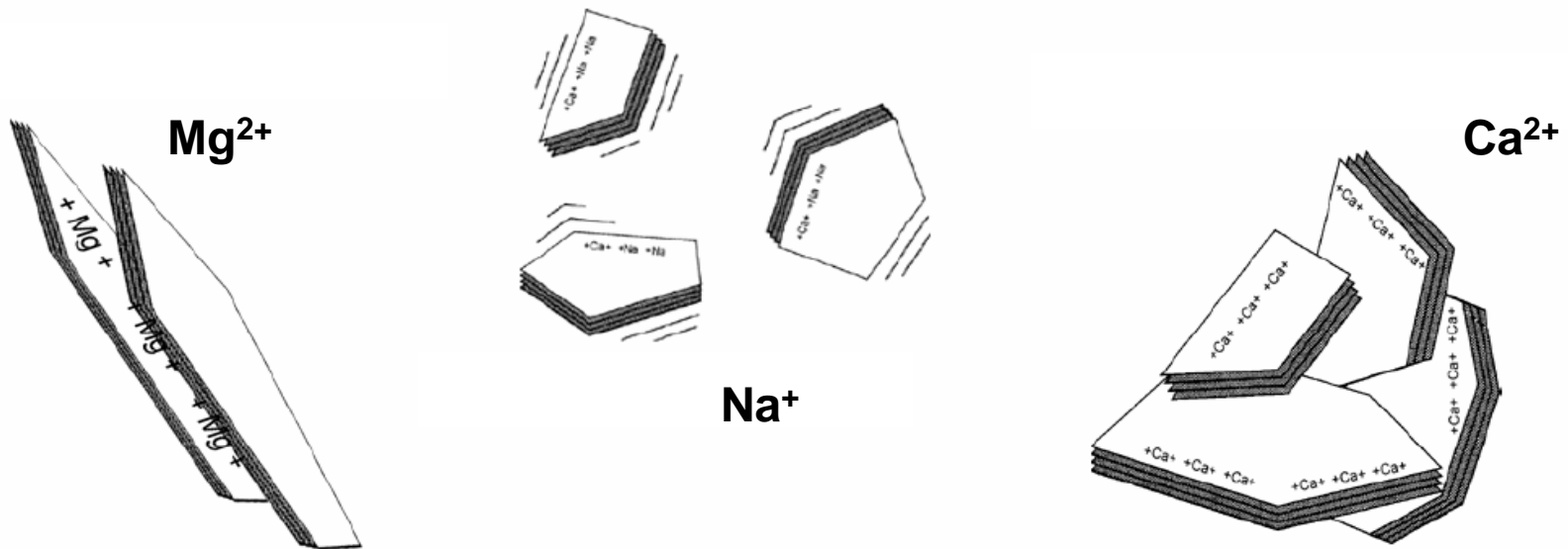


Vztah faktorů prostředí a druhové bohatosti v českých dubových a dubohabrových lesích

Další kapitoly z ekologie vápníku

Proč právě vápník?

- je ho v biosféře hodně (pátý nejběžnější prvek v zemské kůře);
- odvápněné půdy mají nízké pH (Ca^{2+} a Mg^{2+} nahrazeny H^+);
- v kyselém prostředí dochází k mobilizaci toxických iontů Fe^{3+} a Al^{3+} ;
- zhoršují se fyzikální vlastnosti půdy, neboť vápník přispívá k tvorbě půdních agregátů tím, že sráží půdní koloidy.



Další kapitoly z ekologie vápníku

Proč právě vápník?

- vápník má v půdním prostředí značnou dynamiku, a to na různých časových škálách:
 - malá škála: při zvýšení nebo okyselení srážek se vápník (spolu s hořčíkem) z půdy rychle vymývá;
 - velká škála: středoevropský kvartér sestává z dlouhých period vápničných a krátkých period nevápničných, což má zřejmě důsledky pro zastoupení bazofilních/kyselomilných druhů v dnešní středoevropské flóře (Ložek 1988; Pärtel 2002, Ewald 2003 – *species-pool* efekt).

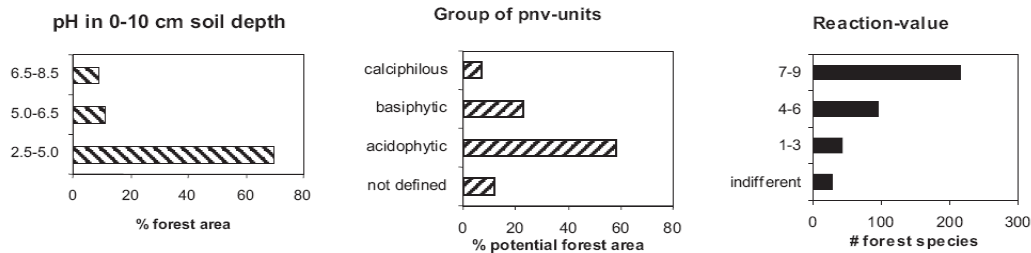


Fig. 5. Frequency of topsoil pH (after federal forest soil monitoring), areal extent of units of potential natural vegetation (after BOHN & NEUHÄUSL 2000) and richness of reaction indicator groups in forests (after ELLENBERG et al. 1991).

Ewald 2003
Folia Geobotanica



Ložek in Hejný & Slavík 1988

Další kapitoly z ekologie vápníku

Proč právě vápník?



Mean earthworm biomass of the three hardwood sites (g m^{-2}) (standard deviation between brackets) ($n = 4$)

| Species | Site 1 | | | Site 2 | | Site 3 | |
|---------------------|--------------|--------------|----------------|-----------------|----------------|-------------|--------------|
| | <i>Tilia</i> | <i>Fagus</i> | <i>Quercus</i> | <i>Fraxinus</i> | <i>Quercus</i> | <i>Acer</i> | <i>Fagus</i> |
| <i>L. rubellus</i> | 8.7 (3.1) | 0.1 (0.3) | 0.3 (0.4) | 10.1 (4.6) | 4.0 (4.3) | 33.4 (10.0) | 0.2 (0.3) |
| <i>L. castaneus</i> | 0.7 (0.8) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) |
| <i>D. pygmaea</i> | 0.2 (0.2) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) |
| <i>D. octaedra</i> | 0.5 (0.5) | 0.1 (0.1) | 0.1 (0.1) | 1.0 (0.9) | 0.2 (0.2) | 1.3 (0.5) | 0.0 (0.0) |
| <i>D. rubidus</i> | 0.3 (0.3) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.5 (0.3) | 0.0 (0.0) | 0.7 (0.5) | 0.0 (0.0) |
| <i>A. limicola</i> | 0.2 (0.3) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 0.0 (0.0) | 1.4 (1.8) | 0.0 (0.0) |
| Total | 10.6 (3.1) | 0.2 (0.8) | 0.4 (0.5) | 11.6 (4.7) | 4.2 (4.2) | 36.8 (11.7) | 0.2 (0.3) |

Neyrinck et al. 2000
Forest Ecology and Management



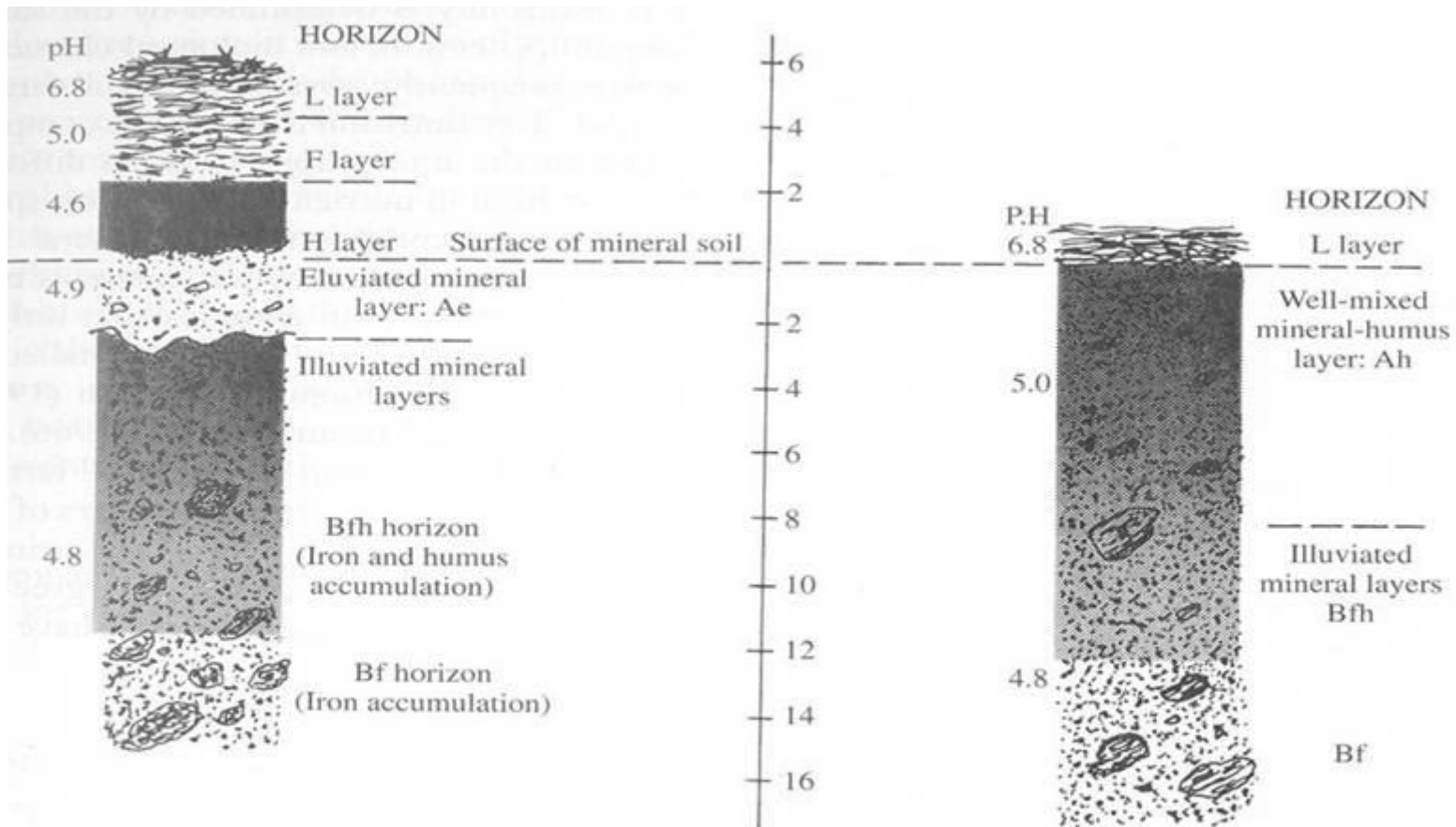
Table 6.16 Rates of litter breakdown by different agents during the first year of decomposition in forest-steppe communities (after Zlotin and Khodashova, 1980)

| Decomposition agent | Rate of litter loss (%) | | |
|-----------------------|-------------------------|-------|-----|
| | Oak | Aspen | Elm |
| abiotic decomposition | 6 | 6 | 5 |
| micro-organisms | 5 | 2 | 4 |
| microfauna | 10 | 9 | 22 |
| meso and macrofauna | 13 | 26 | 28 |
| total 1st-year loss | 34 | 43 | 59 |

Archibold 1995

Živiny

Dekompozitoři - introdukované žížaly změnily během tříletého experimentu humus typu mor v mul. Trus žížal (desítky až stovky t/ha) je bohatší než půda na dusík (5x), vápník a hořčík (2x), fosfor (8x) nebo draslík (11x).



podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)

Jisté tedy je, že stromy výrazně ovlivňují prostředí, ve kterém žijí.

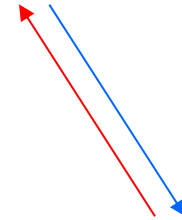
Co z toho plyne?

Evoluční pohled na věc navozuje lákavou představu, že fyzikálně-chemické vlastnosti listového opadu (a další *species traits* stromů) nemusí být jen pasivním důsledkem vlastností stanoviště, ale že stromy aktivně, „záměrně“ mění vlastnosti stanoviště ve svůj prospěch.

- na živiny náročné druhy zlepšují půdu, vytvářejí podmínky pro rychlý rozklad živin a jejich maximální dostupnost (suťové lesy...);
- ale co pro sebe dělají dřeviny s opadem horších vlastností?

dominantní
dřevina

podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)

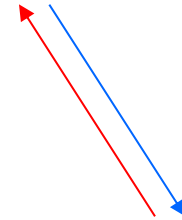


dominantní
dřevina

Co pro sebe dělají dřeviny s opadem horších
vlastností?

borovice lesní

podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)



dominantní
dřevina

Co pro sebe dělají dřeviny s opadem horších vlastností?

borovice lesní

- nepříznivý, málo úživný opad, který nevyhovuje konkurentům;
- kyselé výluhy z opadu podporují podzolizaci;
- hromadící se surový opad podporuje vznik požárů, kterým je borovice přizpůsobena – požárový subklimax.

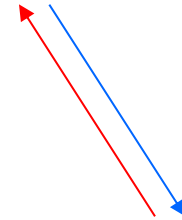
podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)

Co pro sebe dělají dřeviny s opadem horších
vlastností?

dub letní a zimní

- taniny a mykorrhiza – druhově specifické kódování živin?

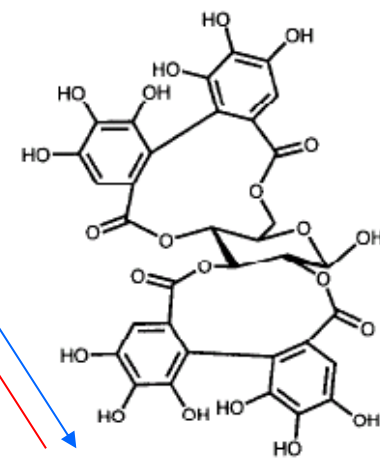
dominantní
dřevina



podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)

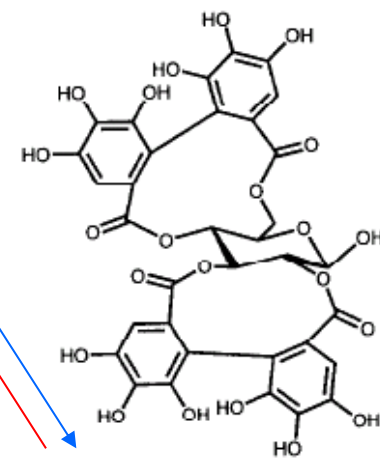
Taniny a mykorrhiza – druhově specifické kódování živin?

- taniny (třísloviny) – ve vodě rozpustné, strukturně velmi variabilní polyfenoly se schopností srážet proteiny;
- druhy s vysokým obsahem taninů různě po světě na kyselých, málo úživných půdách;
- dříve vysvětlováno jako ochrana před herbivorií;
- dnes zdůrazňován jejich vliv na koloběh živin: srážejí proteiny, inhibují aktivitu enzymů -> zpomalují dekompozici opadu;
- tak mohou snižovat ztrátu živin z neúrodných půd a měnit koloběh dusíku směrem k organickým formám na úkor forem minerálních.



dominantní
dřevina

podmínky prostředí
(klima, půda, etc.)



dominantní
dřevina

Taniny a mykorhiza – druhově specifické kódování živin?

- klíčem k živinám v organické formě potom mohou být druhově specifické mykorizy (dub – poddubák, bříza – kozák...);

- vše je však značně složité a nedostatečně prozkoumané (variabilní biochemie taninů, tajuplné fungování mykorhiz).

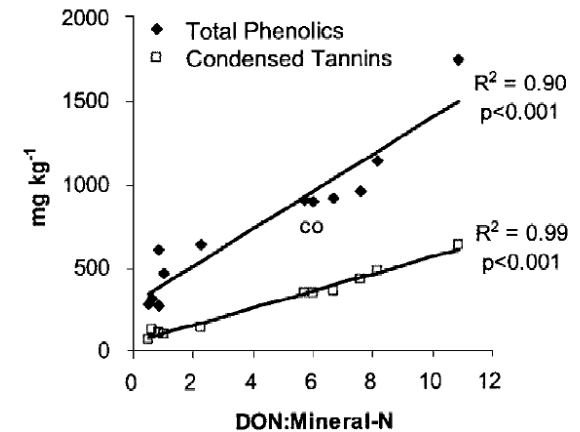
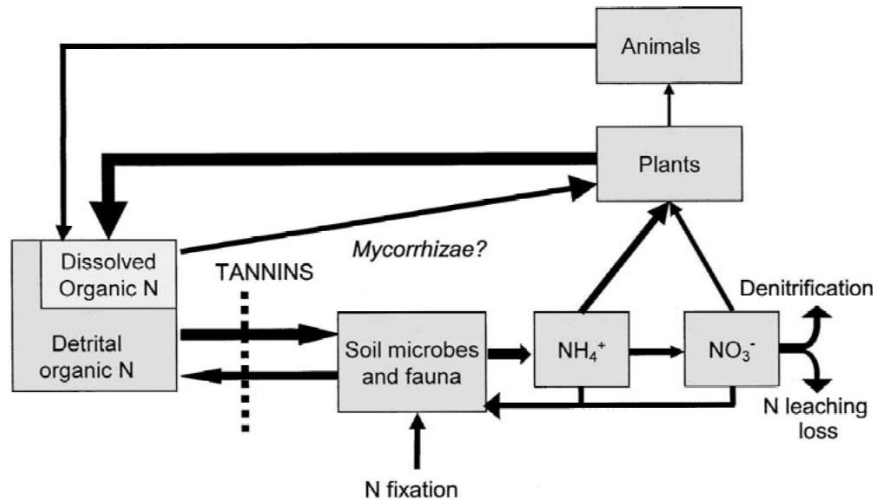


Figure 4. The relationship between *Pinus muricata* litter quality and the proportion of N released as dissolved organic matter (DON) versus mineral-N ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) during a three-week aerobic incubation. Condensed tannins are reported in catechin equivalence and total phenolics in tannic acid equivalence. Data from Northup et al. (1995b).



Co se stane, když inhibitory mineralizace přestanou působit?

Přírodní experiment s bekyní velkohlavou (*Lymantria dispar*) v Maďarsku





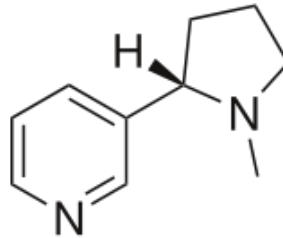
Role dusíku v lesních ekosystémech

- součást aminokyselin, jež skládají proteiny; ty jsou základem enzymů, cytoskeletu a dalších struktur nezbytných k životu

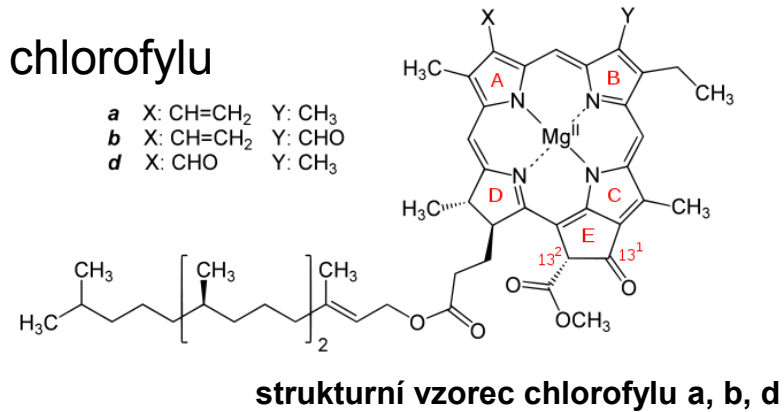
- součást fotosyntetických pigmentů, především chlorofylu

- součást nukleových kyselin

- součást alkaloidů, jež patří k nejvýznamnějším sekundárním metabolitům rostlinného původu



strukturní vzorec nikotinu

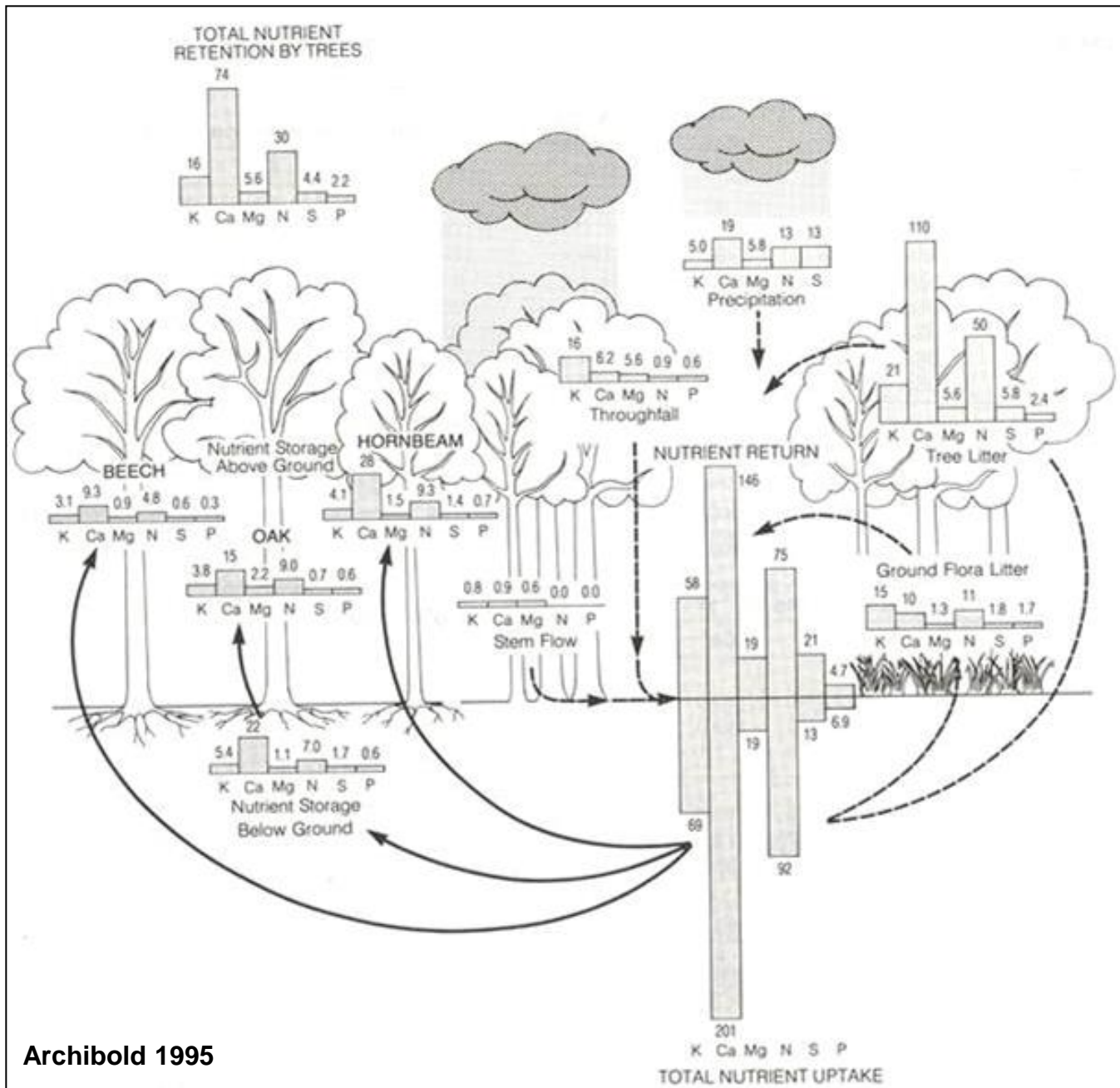


- spolu s fosforem nejčastěji limitující prvek v lesních ekosystémech

Table 1.7. Concentrations of macro-nutrients (% dw) in different tissues of a forest tree, *Quercus robur* (after Duvigneaud & Denaeayer de Smet 1970).

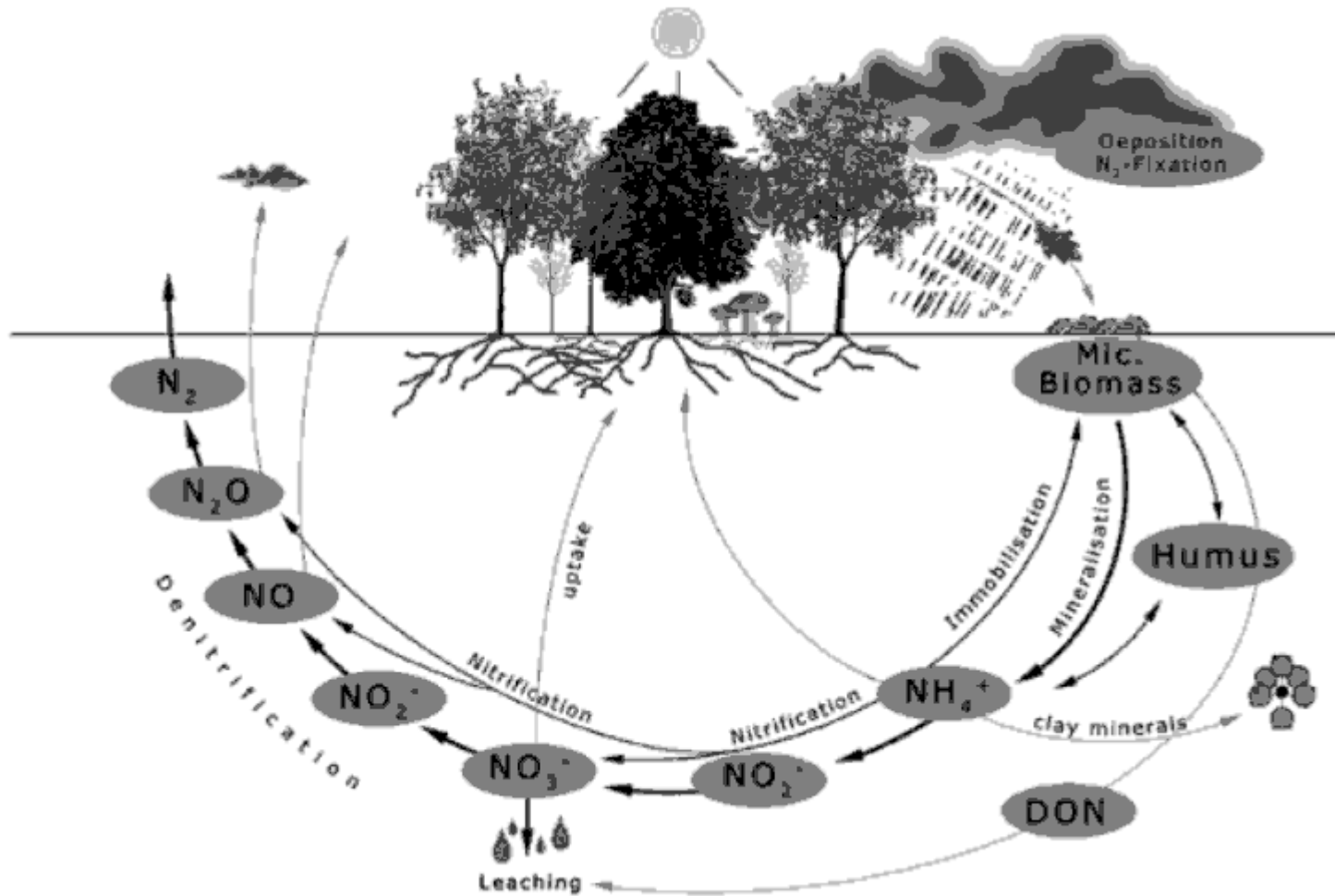
| | N | P | K | Ca | Mg | | | | |
|-------------------------|-----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|----------|
| Leaf | 2.4 | 0.15 | 1.0 | 1.0 | 0.14 | | | | |
| Fraction of total | 0.19 | 0.12 | 0.16 | 0.04 | 0.03 | | | | |
| Twig + bud (1 yr) | 1.3 | 0.097 | 0.36 | 1.4 | 0.15 | | | | |
| Twig + bud (3 yr) | 1.0 | 0.078 | 0.26 | 1.5 | 0.18 | | | | |
| Branch (10–15 cm) Heart | 0.13 | 0.003 | 0.17 | 0.07 | 0.015 | | | | |
| Sapwood | 0.16 | 0.019 | 0.17 | 0.09 | 0.028 | | | | |
| Bark | 0.57 | 0.030 | 0.20 | 2.9 | 0.37 | | | | |
| Root (1–3 cm) Wood | 0.45 | 0.024 | 0.21 | 0.10 | 0.032 | | | | |
| Bark | 0.52 | 0.027 | 0.39 | 2.3 | 0.070 | | | | |
| | 15 | : | 1 | : | 9 | : | 14 | : | 2 |

Swift et al. 1979: Decomposition in terrestrial ecosystems



Archibold 1995

Koloběh dusíku v lesních ekosystémech



Ambus & Zechmeister-Boltenstern in Bothe et al. 2007: Biology of the nitrogen cycle

Koloběh dusíku v lesních ekosystémech

Fixace: přeměna plynného dusíku (N_2) na amoniakální dusík (NH_4^+) prostřednictvím volně žijících mikroorganismů (bakterie *Azotobacter*, *Clostridium*, sinice) nebo symbiotických mikroorganismů (bakterie *Rhizobium* a *Frankia*, sinice).

Nitrifikace: přeměna amoniakálního dusíku (NH_4^+) na dusitany (NO_2^-) a dusičnany (NO_3^-). Podílí se na ní malý počet půdních mikroorganismů. Z reakce získávají energii (jsou chemoautotrofní), uhlík získávají z CO_2 .

Asimilace: příjem dusíku rostlinami a půdními organismy, ať už ve formě amoniakální (NH_4^+), nitrátové (zejména NO_3^-), případně organické (DON – dissolved organic nitrogen).

Imobilizace: pojem užívaný pro zneprístupnění dusíku v biomase půdních mikroorganismů (tedy důsledek asimilace dusíku mikroorganismy).

Amonifikace: přeměna dusíkatých organických látek (např. polypeptidů skládajících bílkoviny v tělech rostlin a živočichů) na amonné ionty (NH_4^+). Na amonifikaci se podílejí různé půdní organismy, zejména bakterie a houby. Získávají uhlík a energii, uvolňují amoniakální dusík.

Mineralizace: pojem užívaný pro dekompoziční děje, zahrnující amonifikaci a nitrifikaci.

Humifikace: transformace organické hmoty (včetně dusíku) v humus, tj. komplex vysokomolekulárních organických látek (humáty, huminové kyseliny, fulvokyseliny) a minerálních částic půdy, chemicky značně stabilní, s velkou sorpční schopností.

Vyplavování: únik rozpuštěných forem dusíku (především NO_3^-) z ekosystému prostřednictvím podpovrchového a povrchového odtoku vody. Za běžných okolností v lesích málo významný (většina volného NO_3^- je rychle imobilizována), avšak může skokově narůstat při disturbancích (požáry, těžba) nebo teplotních výkyvech.

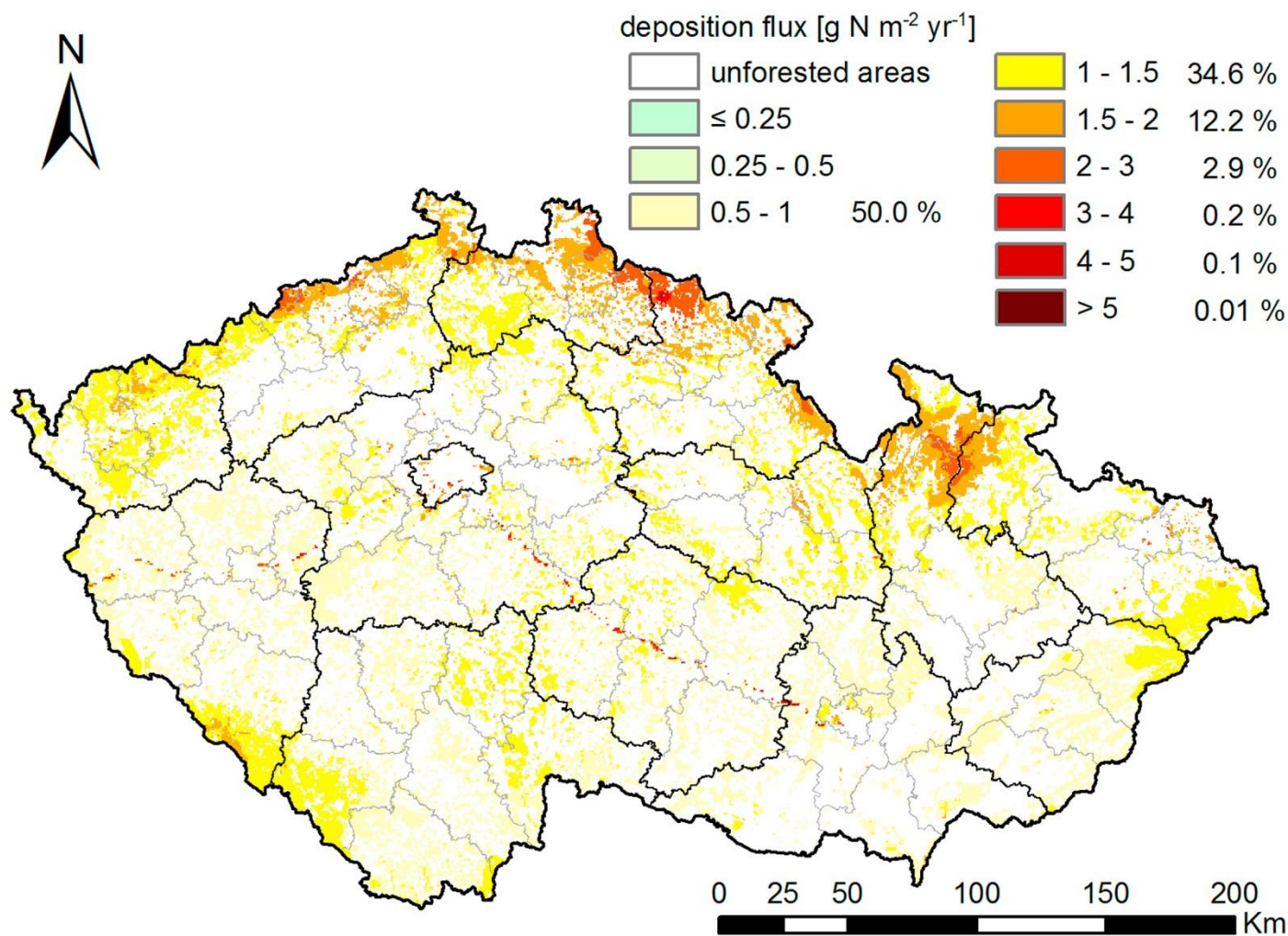
Denitrifikace: přeměna rozpuštěných oxidovaných forem dusíku (NO_3^- , NO_2^-) na plynné formy (NO_2 , NO , N_2), které unikají z ekosystému (*volatilization*). Podílí se na ní řada druhů mikroorganismů, probíhá především za nedostatku kyslíku v půdě (např. při zaplavení).

Koloběh dusíku v lesních ekosystémech

- je relativně uzavřený – vstupy a výstupy N z lesních ekosystémů jsou malé v poměru k zásobě a množství N, které je každoročně recyklováno prostřednictvím opadu.
- hlavním zásobníkem N v ekosystému je půda: obvykle 9–15 tun/ha
- v lesní vegetaci je obvykle uloženo 0.6–1.4 tun N/ha (obvykle 2–20 %); nejvyšší koncentrace N jsou v listech a dalších mladých pletivech
- půdní mikroorganismy vážou asi 30–300 kg N/ha; tento N je snadno mineralizovatelný při nepříznivých podmínkách, což může vést k jeho ztrátě (vyplavování, denitrifikace)
- anorganický N se v půdě vyskytuje přechodně a v malém množství (asi 10–40 kg/ha), částečně vázaný na jílové půdní minerály (zejména NH_4^+) a humus

Koloběh dusíku v lesních ekosystémech

- roční atmosférický vstup N do našich lesních ekosystémů se obvykle pohybuje nad 10 kg/ha, ale může přesahovat i 50 kg/ha



Koloběh dusíku v lesních ekosystémech

- roční atmosférický vstup N do našich lesních ekosystémů se obvykle pohybuje nad 10 kg/ha, ale může přesahovat i 50 kg/ha
- roční mineralizace N ve vzrostlém porostu se pohybuje kolem 100–500 kg/ha
- roční nesymbiotická fixace N má většinou okrajový význam, symbiotická může např. v porostech olší dosahovat 100 kg/ha

Koncentrace dusíku v listech dřevin – mezidruhové srovnání

| | Species | Actual N concentration ² | | | |
|---------------------------|-----------|-------------------------------------|-------------|--------|--------|
| | | Mean (%) | Range (%) | SD (%) | CV (%) |
| <i>Fraxinus americana</i> | White ash | 1.96 | 1.32 – 2.73 | 0.35 | 17.87 |
| <i>Quercus macrocarpa</i> | Bur oak | 2.30 | 1.50 – 2.94 | 0.40 | 17.40 |
| <i>Quercus rubra</i> | Red oak | 2.02 | 1.35 – 2.82 | 0.43 | 21.24 |
| <i>Tilia americana</i> | Basswood | 2.09 | 1.20 – 2.96 | 0.41 | 19.73 |

¹ Mean of 40 leaves.

² Determined by a micro-Kjeldahl technique.

St-Jacques & Bellefleur 1991

Dusík jako limitující prvek

- většina studií ukazuje zvýšenou produktivitu lesních ekosystémů při „rozumném“ hnojení (desítky kg/ha/rok)
- „přehnojení“ (stovky kg/ha/rok) může mít naopak škodlivé účinky, ale co je „přehnojení“ závisí na vegetačním typu

TABLE 3. Total aboveground annual net primary production (in units of Mg·ha⁻¹·yr⁻¹) in the chronic-N-addition plots at Harvard Forest. Data are 5-yr averages for the years 1989 through 1993.

| | Pine stand treatments | | | | Hardwood stand treatments | | | |
|-----------------|-----------------------|-------|-----|--------|---------------------------|-------|-----|--------|
| | Control | Low N | N+S | High N | Control | Low N | N+S | High N |
| Woody increment | 3.3 | 3.3 | 2.4 | 2.0 | 4.5 | 4.8 | 5.1 | 6.5 |
| Litterfall | 3.2 | 3.7 | 3.8 | 4.1 | 2.9 | 2.9 | 3.0 | 3.3 |
| Total | 6.5 | 7.0 | 6.2 | 6.1 | 7.4 | 7.7 | 8.1 | 9.8 |

Magill et al. 1997

Přehnojení dusíkem snižuje produktivitu borového porostu (*Pinus resinosa*), ale zvyšuje produktivitu smíšeného listnatého porostu (*Quercus velutina*, *Q. rubra*, *Betula lenta*, *Acer rubrum*, *Fagus grandifolia*).

Diverzita společenstva mykorrhizních hub v borovém lese byla nižší v porostu přihnojovaném hnojeném dusíkem než v kontrolním porostu.

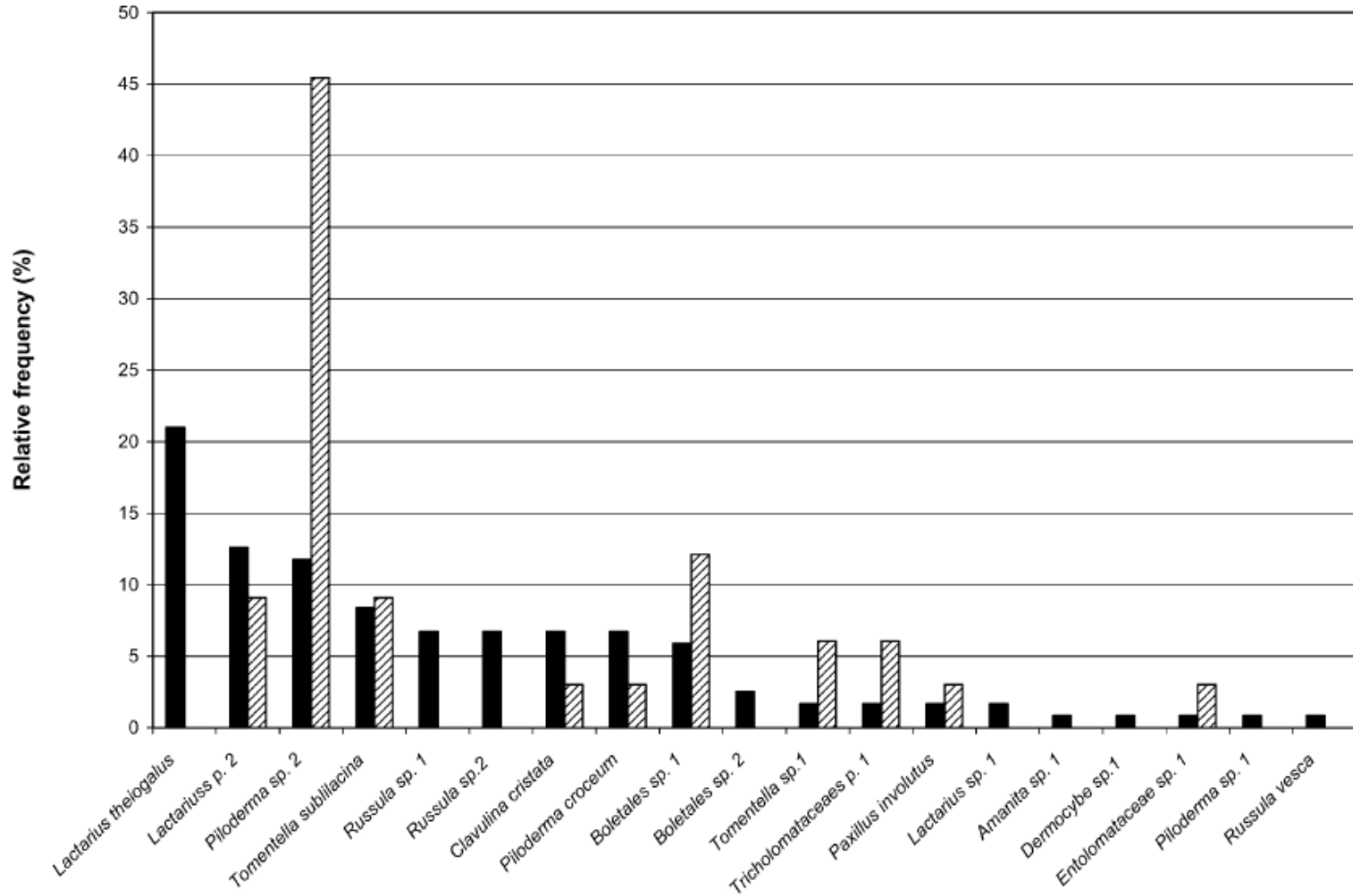


Fig. 1. Ectomycorrhizal fungal community structure in the pine stand. Solid bars are relative frequencies of EMF species in the control plot; hatched bars are relative frequencies of EMF species in the low N plot.

změna
(oscilace, sekulární vývoj)

prostor a čas

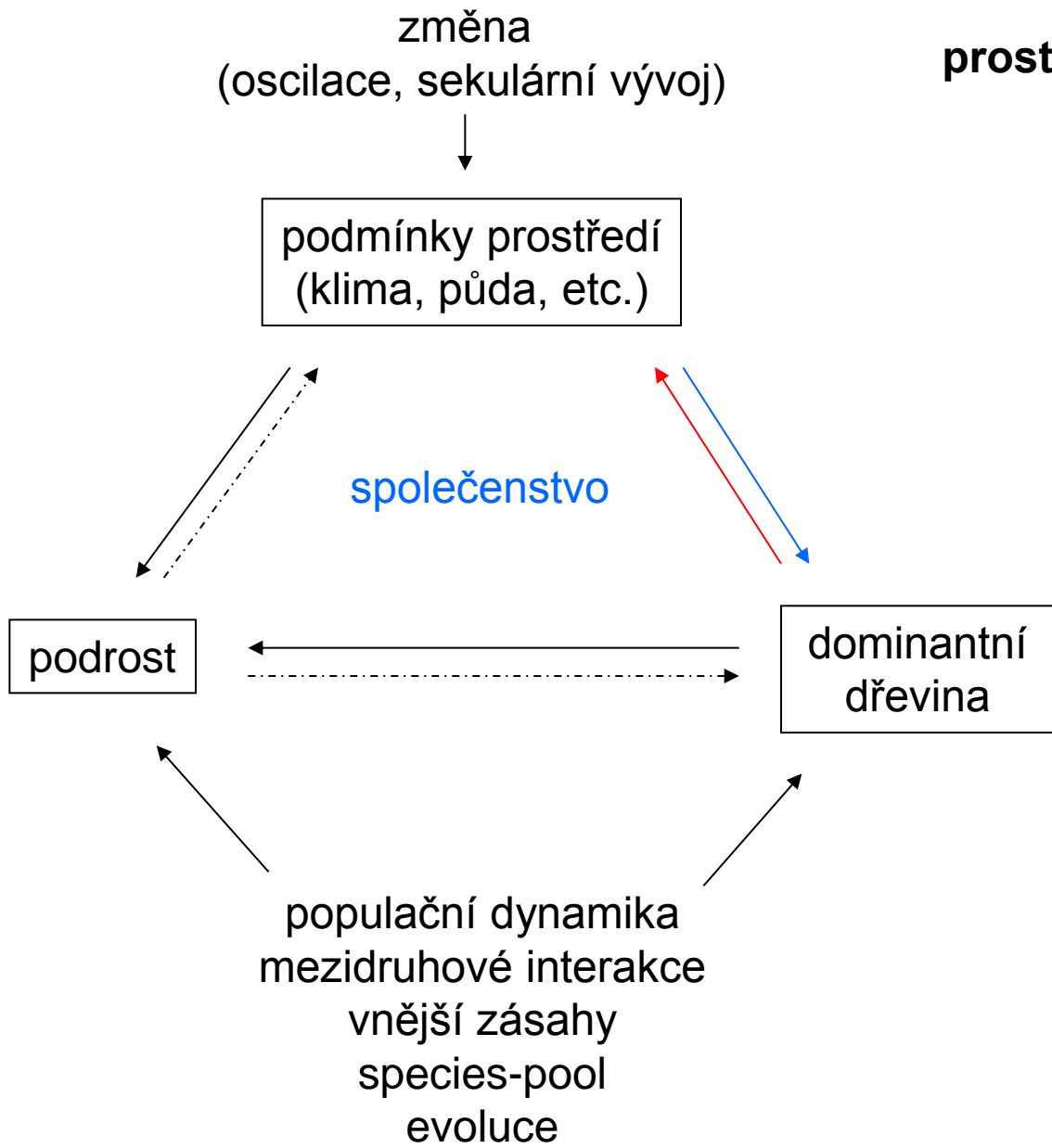
podmínky prostředí
(klíma, půda, etc.)

společenstvo

podrost

dominantní
dřevina

populační dynamika
mezidruhové interakce
vnější zásahy
species-pool
evoluce



Literatura

Archibold O. W. 1995: Ecology of World Vegetation. Chapman & Hall.

Ellenberg H. 1996: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Ed. 5. Ulmer, Stuttgart.

Horník S. 1986: Fyzická geografie II. SPN, Praha.

Jalas J. & Suominen J. 1999: Atlas Florae Europaeae. <http://www.fmnh.helsinki.fi>

Kimmins J. P. 2004: Forest ecology, a foundation for sustainable forest management and environmental ethics in forestry. 3rd ed. Prentice Hall, Upper Sadle River.

Slavík B. 1990: Fytokartografické syntézy ČR. 2. BÚ ČSAV, Průhonice.

Spurr S. H. & Barnes B. V. 1980: Forest ecology. John Wiley and Sons, New York.

Tomášek M. 2003: Půdy České republiky. ČGS, Praha.

Vokoun J. (ed.) 2002: Příručka pro průzkum lesních půd. Taxonomický klasifikační systém půd ČR (Jan Němeček a kol.) v lesnické praxi. ÚHÚL, Brandýs nad Labem.