

ZMENY MIKROBIÁLNEJ AKTIVITY PÔDY V ZÁVISLOSTI OD MIKROKLIMATICKÝCH PODMIENOK V PRIEBEHU SEKUNDÁRNEJ SUKCESIE NA OPUSTENÝCH PASIENKOCH V OBLASTI POĽANY

Erika Gömöryová
Katarína Střelcová

Summary

The study deals with the changes of soil respiration and soil catalase activity in association with soil temperature, moisture and light input at the locality Príslopy in the UNESCO-MAB Biosphere Reserve Poľana, where pastures abandoned in mid-1950's have been colonized by a forest. At this locality, a transect was established, which crosses all successional stages from a relatively open grassland to a closed spruce stand. Soil and microclimatic characteristics were assessed on a regular 5 × 5 m network. Soil catalase activity clearly decreases with the advance of succession, causing decreased soil temperatures and light input due to increasing density of the tree layer. Basal respiration was the lowest in the middle of the transect, where soil is covered by a layer of raw needles almost without herbal vegetation. Respiration values do not exhibit any relationship with the microclimate, they seem to be related to the quality of plant residues to be decomposed and soil moisture.

Úvod

Z hľadiska dynamiky vegetácie možno sukcesiu definovať ako usmernenú zmenu rastlinných spoločenstiev spôsobenú postupnou zmenou prostredia, ktorá je vyvolaná vývojom samotného spoločenstva (MORAVEC 1969). Existuje viacero klasifikácií sukcesných procesov, ktoré sú založené na rôznych aspektoch zmien vegetácie. Azda najznámejšia je jedna z najstarších klasifikácií podľa CLEMENTSA (1916), rozlišujúca primárnu sukcesiu, ktorá začína na surovom substráte bez vyvinutej pôdy napr. po zosuvoch, sopečných výbuchoch, ale aj v dôsledku ľudskej činnosti v opustených kameňolomoch, povrchových baniach a pod., a sekundárnu sukcesiu, ktorá obnovuje biologické spoločenstvo narušené vonkajším vplyvom, ale prebieha už na vyvinutej pôde.

V podmienkach strednej Európy je klimaxovým rastlinným spoločenstvom horských oblastí les. Odlesnené plochy, ako sú lúky a pasienky, sú v týchto podmienkach závislé na nepretržitej ľudskej činnosti. Akonáhle sa tieto plochy prestanú poľnohospodársky využívať,

nastupuje sekundárna sukcesia spojená s kolonizáciou týchto plôch drevinami a s tým súvisiacou zmenou bylinnej vegetácie. Na mieste pôvodných relatívne homogénnych trávnych porastov sa v priebehu niekoľkých desaťročí utvára mozaika rôznych typov vegetácie v dôsledku variability vplyvov prostredia a demografických faktorov (GRIME 1979). Sukcesia na opustených lúkach a pasienkoch v CHKO-BR Poľana, postupne obsadzovaných lesom, je typickým príkladom takéhoto procesu (KRIŽOVÁ 1995, UJHÁZY 2003).

Dreviny ovplyvňujú samozrejme nielen rastlinné spoločenstvá, ale aj zoocenózy a mikrobiálne spoločenstvá pôdy. Okrem poskytovania substrátu (opad, rastlinné zvyšky, koreňové exudáty) a priamej interakcie s mikroorganizmami, stromy ovplyvňujú aj mikroklimatický režim: množstvo a priebeh dopadu svetla a zrážok na pôdu, výšku a dobu trvania snehovej pokrývky a pod. (STOYAN *et al.* 2000, WILKINSON & ANDERSON 2001). Pozdĺž sukcesného gradientu, pokiaľ vznikol jednosmernou kolonizáciou voľnej plochy z jedného priestorovo súvislého zdroja, sa hustota a štruktúra

stromovej vegetácie menia postupne. V dôsledku toho je predpoklad vzniku gradientu mikroklimatických podmienok. Tento gradient samozrejme nie je úplne homogénny. Mikrobiálne spoločenstvá pritom reagujú na podmienky prostredia veľmi citlivo, už na vzdialenosť niekoľkých centimetrov môžu byť enormné rozdiely v ich zložení a aktivite. Napriek tomu je možné očakávať určitý všeobecný trend v úrovni mikrobiálnej aktivity spôsobený všeobecnou zmenou svetelných, teplotných a vlhkostných pomerov. Cieľom nášho príspevku je overenie tejto hypotézy a identifikácia vzťahov medzi sukcesným štádiom a mikrobiálnou aktivitou pôdy.

Materiál a metodika

Lokalita Príslopy predstavuje komplex cca. 100 ha trávnych porastov, ktorý vznikol začiatkom 19. storočia odlesnením. Zo začiatku boli tieto plochy využívané ako lúky, po kolektivizácii boli zmenené na pasienky (UJHÁZY 2003). Pozdĺž severnej hranice tejto plochy bol okolo r. 1890 vysadený pás smreka, ktorý slúžil ako zdroj semena pre kolonizáciu plochy po zmenšení intenzity resp. ukončenia obhospodarovania. Na tejto lokalite bol v r. 2003 vytýčený tranzekt s rozmermi 20×170 m v smere spádnice na pravidelnom svahu so severnou expozíciou. Tranzekt prechádza všetkými sukcesnými štádiami. V spodnej časti tranzektu prevládajú bylinné spoločenstvá s roztrúsenými jedincami smreka a borievky rôzneho veku, ktoré postupne prechádzajú do takmer zapojených porastov smreka až po pôvodnú rozpadávajúcu sa radovú výsadbu smreka v hornej časti. Na tranzekte bola vytýčená a stabilizovaná štvorcová sieť 10×10 m, v rámci ktorej boli zaznamenané pozície (x, y), hrúbky, výšky a korunové projekcie všetkých stromov. Sieť bola neskôr geodeticky zameraná a súradnice boli rektifikované.

Pôdne vzorky boli odoberané v hustejšej sieti 5×5 m z A-horizontu (ŠÁLY *et al.* 2000) z celkového počtu 152 bodov. V čerstvých vzorkách boli merané vlhkosť zemin (gravimetricky), bazálna a substrátovo-indukovaná respirácia (SIR: ISERMEYER in ALEF 1991) a ak-

tivita pôdnej katalázy (CHAZIJEV 1976).

Množstvo svetla prechádzajúceho korunovou vrstvou bolo odhadované na základe hemisférických fotografií, vyhodnotených programom Gap Light Analyser 2.0 (FRAZER *et al.* 1999). Hodnotili sme nasledovné parametre: otvorenosť zápoja (canopy openness, CO), meraná ako percento presvitajúcej oblohy na snímke, index listovej plochy (LAI , WELLES & NORMAN 1991), a množstvo priamej (R_{DIR}) a difúznej radiácie (R_{DIF}) prepustenej korunovou vrstvou. Pre aspoň približnú predstavu o rozdelení chodu denných teplôt na tranzekte sme merali teplotu pôdy v hĺbke 2 cm ortuťovými pôdnymi teplomermi na podsúbore 90 bodov 1.10.2004 v čase od 08:00 do 17:00 každú hodinu. Pre každý bod bola následne vypočítaná priemerná denná teplota (T_{PRI}) a teplotná amplitúda (T_{AMPL}). Pre hodnotenie vplyvu stromovej vegetácie bol použitý vplyvový potenciál (Influence Potential, KUULUVAINEN & PUKKALA 1989). Z radu existujúcich indexov sme vybrali index založený na kruhovej ploche stromov, váženej prevrátenou hodnotou vzdialenosti od bodu ku stromu:

$$IP = E_i BA_i r_i^{-1}$$

kde BA_i je kruhová plocha i . stromu v rámci 5 m okruhu okolo bodu a r_i je vzdialenosť medzi bodom a i . stromom.

Korelácie medzi parametrami mikrobiálnej aktivity a charakteristikami prostredia (pôdna vlhkosť, teploty, svetelné parametre, IP) boli hodnotené pomocou Pearsonových korelačných koeficientov s následnou Bonferroniho korekciou štatistickej významnosti. Vzhľadom na možnú nelineárnu odozvu mikrobiálnej aktivity na ekologické premenné boli vzťahy medzi nimi hodnotené aj pomocou kvadratickej regresie.

Výsledky

Priestorové rozdelenie

Rozdelenie stromov po tranzekte vykazuje zreteľný trend hustoty a veľkosti stromov v smere osi y , ktorá smeruje od pôvodného okraja porastu do pôvodne voľnej plochy a teda vyjadruje smer kolonizácie (obr. 1). Ide však len o

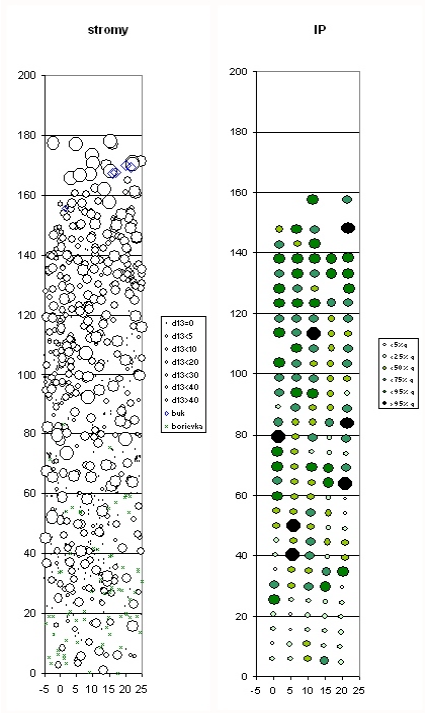
všeobecný trend, skutočný vplyv stromovej vegetácie na mikroklimu a najmä na pôdne vlastnosti je lokálne extrémne premenlivý. Jeho kvantifikácia pomocou vplyvového potenciálu (IP) pre body, v ktorých boli merané hodnoty mikrobiálnej aktivity, svetelné a teplotné pomery, ukazuje výrazné lokálne výkyvy v miestach, kde bol bod zhodou okolností umiestnený v hustejšej skupine stromov alebo v bezprostrednej blízkosti väčšieho stromu.

Svetelné pomery sú vcelku jednoznačne určené priestorovým rozmiestnením stromov (obr. 2). Napriek výkyvom, ktoré sú spôsobené náhodným umiestnením bodu priamo pod korunou stromu (najmä v spodnej časti, kde sú jedince smreka zavetvené až po pôdny povrch) vykazujú všetky parametre relatívne kontinuálnu tendenciu poklesu v prístupe svetla na pôdu smerom k hustejšej zapojenej časti tranzecktu a pomerne dobre vyrovnávajú lokálnu variabilitu.

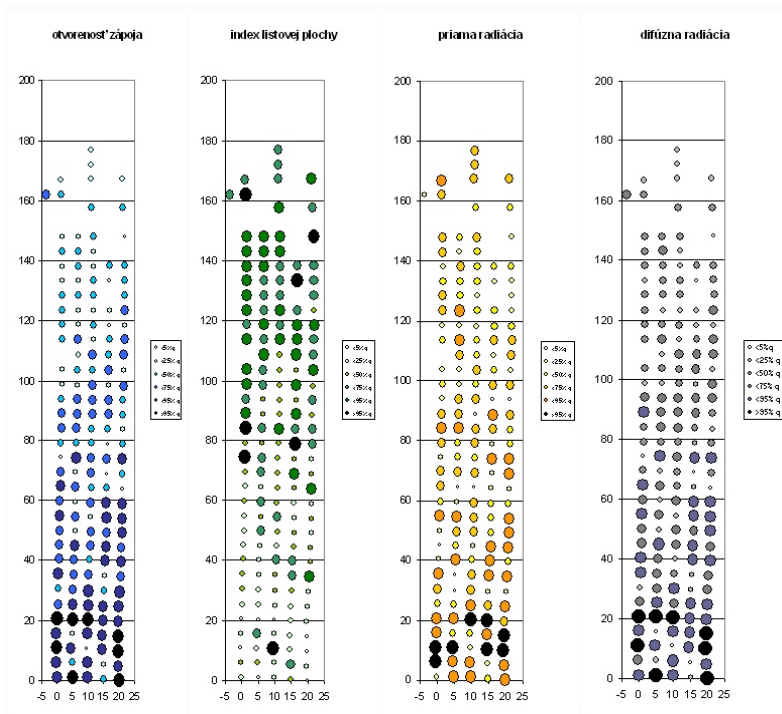
Teplotné pomery na ploche sú takisto pomerne jednoznačne determinované priestorovou

variabilitou zakmenenia na tranzeckte (obr. 3). Podľa očakávania sú priemerné teploty pôdy väčšie v spodnej časti tranzecktu, aj keď prechod k nižším hodnotám je plynulý a pomerne vysoké hodnoty boli pozorované aj pri hornom okraji, kde sa vysadený pás smreka začína rozpadáť. Kolísanie teplôt je najvyššie v spodnej štvrtine tranzecktu. Porovnanie so schémou rozmiestnenia stromov (obr. 1) zreteľne ukazuje, že extrémne veľké teplotné amplitúdy sú viazané na najviac otvorené miesta s absenciou väčších jedincov smreka. Vlhkosť pôdy síce nevykazuje priestorový trend, ale evidentne súvisí s hustotou porastu, najnižšie hodnoty vykazujú miesta so zapojenými cca 40-ročnými skupinami smrekov.

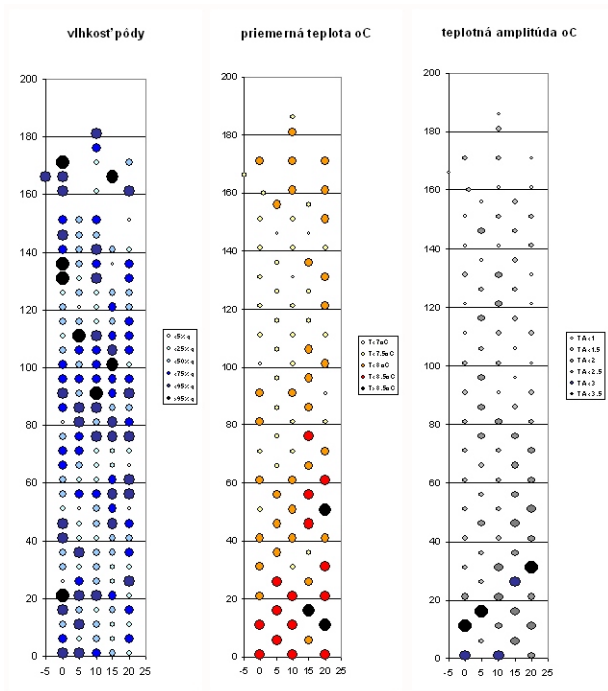
Charakteristiky mikrobiálnej aktivity nevykazujú výrazný priestorový trend. Napriek tomu nie sú náhodne plošne rozdelená, ako u aktivity katalázy tak aj pri oboch typoch pôdnej respirácie je zreteľná priestorová súvislosť, susedné body vykazujú spravidla podobné hodnoty mikrobiálnej aktivity.



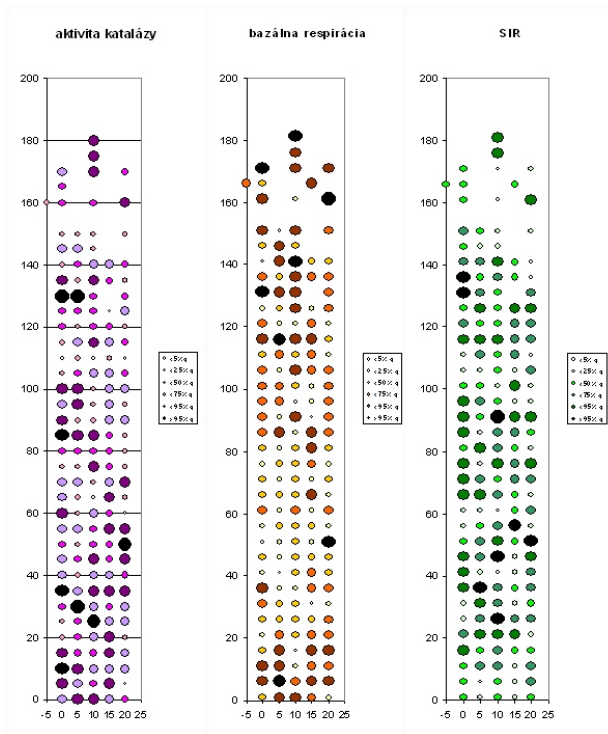
Obr. 1 Rozmiestnenie stromov na tranzekte a vplyvový potenciál stromov na body. Veľkosť a intenzita zafarbenia bodu zodpovedá kvantilom rozdelenia početnosti (5%, 25%, 50%, 75%, 95%, 100%). Koordináty bodov udané v metroch.



Obr. 2 Rozdelenie hodnôt parametrov svetelných pomerov na tranzekte.



Obr. 3 Rozdelenie hodnôt teploty a vlhkosti pôdy na tranzekte.



Obr. 4 Rozdelenie hodnôt parametrov mikrobiálnej aktivity pôdy na tranzekte.

Korelácie

Os *y* tranzektu bola orientovaná po spádnici, teda v smere gradientu kolonizácie. Pozícia na tejto osi je preto pochopiteľne tesne korelovaná s hustotou porastu smreka, ktorá je vyjadrená potenciálom vplyvu *IP*, a teda aj so všetkými parametrami charakterizujúcimi množstvo svetla, ktoré preniká na pôdu (tab. 1). Teplotný režim takisto koreluje s pozíciou na osi *y*, v spodnej časti tranzektu (včasné sukcesné štádiá) sú vyššie priemerné teploty, ale aj rozsiahlejšia teplotná amplitúda ako v zapojenej hornej časti.

Pôdna vlhkosť takisto narastá v miestach s nižšou hustotou porastu.

Bazálna respirácia a SIR prekvapujúco nevykazujú významnú vzájomnú koreláciu, aj keď obidva typy respiračnej aktivity sú pozitívne korelované s aktivitou katalázy. Kataláza systematicky koreluje so všetkými charakteristikami, ktoré súvisia so štádiom sukcesie. V spodnej časti tranzektu s viac osvetleným pôdnym povrchom a vyššími teplotami pôdy sme zaznamenali vyššiu aktivitu katalázy než v tmavších a chladnejších štádiách zapojeného porastu.

Tab. 1 Korelácie medzi charakteristikami mikrobiálnej aktivity pôdy a mikroklimatickými charakteristikami

Premenná	Pozícia	Aktivita katalázy	Bazálna respirácia	SIR
Pozícia	1.000			
Aktivita katalázy	-0.169*	1.000		
Bazálna respirácia	0.172*	0.351***	1.000	
SIR	0.000 <i>ns</i>	0.377***	0.116 <i>ns</i>	1.000
Vlhkosť pôdy	0.180*	0.103 <i>ns</i>	0.180*	0.377***
CO	-0.618***	0.143 ^a	0.038 <i>ns</i>	0.065 <i>ns</i>
LAI	0.701***	-0.109 <i>ns</i>	0.034 <i>ns</i>	-0.061 <i>ns</i>
R_{DIR}	-0.433***	0.279***	0.170*	0.030 <i>ns</i>
R_{DIF}	-0.579***	0.147 ^a	0.032 <i>ns</i>	0.079 <i>ns</i>
T_{PRI}	-0.495***	0.359***	0.114 <i>ns</i>	0.178 <i>ns</i>
T_{AMPL}	-0.690***	0.290**	0.005 <i>ns</i>	-0.002 <i>ns</i>
IP	0.480***	-0.281***	-0.074 <i>ns</i>	-0.164*

Štatistická významnosť: *** $P > 0.999$, ** $P > 0.99$, * $P > 0.95$, ^a $P > 0.90$, *ns* $P < 0.90$

Pôdna respirácia nevykazuje lineárny vzťah so sukcesným štádiom. Vzhľadom na možnosť nemonotónnej odozvy respirácie na stanovištné podmienky sme testovali vzťahy medzi respiráciou a ekologickými premennými kvadratickou regresiou (účelom tohoto postupu nebolo nájsť presný model pre predikciu, ale len preukázať, či neexistuje nemonotónny vzťah). Bazálna respirácia vykazovala významnú závislosť na pozícii na tranzekte (koordináte *y*):

$$RESP = 7.937 - 0.0797 y + 0.00056 y^2$$

($R^2 = 0.1738$; minimálna bazálna respirácia je na pozícii 71 m, t.j. pod stredom tranzektu).

Diskusia

Väčšina prác venovaných zmenám aktivity mikrobiálnej zložky pôdy v závislosti na sukcesii rastlinných spoločenstiev je venovaná problematike primárnej sukcesie. V tomto prípade je počiatočným štádiom substrát bez vegetácie, niekedy dokonca v úzkom zmysle slova sterilný, t.j. aj bez mikrobiálnych spoločenstiev (sopečný popol, lávové prúdy). Sukcesia tu prebieha cez druho- a chudobné štádiá lišajníkov a machov k bohatším spoločenstvám bylín a drevín. V našom prípade je vývoj vegetácie opačný. Sekundárna sukcesia

na pasienkoch Poľany začína na trávnych spoločenstvách s vysokou druhovou diverzitou a v prechodnom štádiu, ktoré zachytáva horná polovica nášho tranzektu, smrek vytvára hustý porast prakticky bez pôdnej vegetácie. Dopad postupu sukcesie na mikrobiálne spoločenstvo a jeho aktivitu môže v značnej miere závisieť od typu sukcesie a sukcesných trajektórií aj v prípade rovnakého klimaxového štádia (AIKIO *et al.* 2000).

Súvislosť aktivity katalázy s postupom sukcesie, ktorú sme pozorovali na PrísloPOCH, nemusí byť nutne viazaná na zmenu druhového zloženia spoločenstva pôvodných baktérií a húb. Ide o syntetický parameter, vyjadrujúci celkovú aktivitu konkrétneho enzýmu v pôde. Nemusí sa nutne jednať výlučne o enzým v živých bunkách pôdných mikroorganizmov. Enzýmy si určitú dobu udržiavajú aktivitu aj po uvoľnení z odumretých buniek v pôdnom roztoku, ale najmä po naviazaní na anorganické častice v pôde (LADD 1978). Spodná časť tranzektu je husto pokrytá bylinnou vegetáciou a vrchná vrstva pôdy je intenzívne prekorenená, pričom práve bunky koreňov produkujú veľké množstvo katalázy (ALEF 1991). Priestorový trend tohoto parametra je teda možné čiastočne pripísať aj zmene hustoty pôdnej vegetácie, ktorá ovšem tiež súvisí s postupujúcou sukcesiou. Výraznejšie než s pozíciou na

tranzekte však aktivita katalázy koreluje s priamou radiáciou a s teplotou pôdy. Zdá sa teda, že vplyv kolonizácie na aktivitu pôdnej katalázy sa uplatňuje skôr priamo cez úpravu mikroklimatického režimu než nepriamo cez pôdnu vegetáciu.

Bazálna respirácia nevykazuje významnú súvislosť zo žiadnou z mikroklimatických charakteristík. Priestorovo klesá smerom k stredu tranzektu a následne opäť narastá. Môže to súvisieť s trendom druhovej diverzity bylinnej vegetácie, ktorá je v strede tranzektu najnižšia, a teda s kvalitou rastlinných zvyškov, ktoré mikroorganizmy rozkladajú (ZAK *et al.* 2003). Substrátovo indukovaná respirácia však vykazuje významnú koreláciu s pôdnou vlhkosťou, ktorá je determinovaná hustotou drevinovej vrstvy. Závislosť od sukcesného štádia teda bola pozorovaná aj v tomto prípade, aj keď iného typu než pri aktivite katalázy.

Sledované parametre je potrebné brať ako hrubé charakteristiky mikrobiálneho spoločenstva pôdy. Okrem vplyvov prostredia odrážajú meniace sa taxonomické zloženie a komplexné interakcie s chemizmom pôdy a pôdnym makroedafónom. Všetky tieto faktory však súvisia s fytocenózami a zoocenózami na povrchu pôdy. Sukcesia spoločenstiev tak vyvoláva zmeny parametrov mikrobiálnej aktivity pôdy aj napriek ich komplexnosti.

PodĎakovanie

Táto práca bola vypracovaná v rámci riešenia grantovej úlohy VEGA 1/0126/03. Autorky ďakujú D. Gömörymu, R. Hrivnákovi, H. Parobkovej a K. Ujházymu za pomoc pri získavaní údajov.

Literatúra

- AIKIO, S., VÄRE, H., STRÖMMER, R., 2000: Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest. *Soil Biol. Biochem.*, 32, p. 1091–1100.
- ALEF, K., 1991: *Methodenhandbuch Bodenmikrobiologie. Aktivitäten, Biomasse, Differenzierung.* Ecomed, Landsberg. 284 pp.
- CLEMENTS, F.E., 1916: *Plant Succession: an Analysis of the Development of Vegetation.* Carnegie Institute, Washington, 242 pp.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D., LERTZMAN, K.P., 1999: *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users manual and program documentation.* Simon Fraser University, Burnaby, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook. 36 pp.

- GRIME, J.P., 1979: Plant Strategies and Vegetation Processes. J. Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto. 222 pp.
- CHAZIJEV, F.CH., 1976: Fermentativnaja aktivnost' počv. Metodičeskoe Posob'e, Moskva. 262 pp.
- KRIŽOVÁ, E., 1995: Sekundárna sukcesia na opustených lúkach a pasienkoch Hrochotskej doliny. In E. Križová and K. Ujházy (eds.), Sekundárna sukcesia. Lesoprojekt, Zvolen, p. 95–103.
- KUULUVAINEN, T., PUKKALA, T., 1989: Effect of Scots pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings. *Silva Fenn.* 23, p. 159–167.
- LADD, J.N., 1978: Origin and range of enzymes in soil. In R G Burns (ed.), *Soil Enzymes*. Academic Press, London, New York, San Francisco, p. 51–93.
- MORAVEC, J., 1969: Succession of plant communities and soil development. *Folia Geobot. Phytotax.*, 4, p. 133–164.
- STOYAN, H., DE-POLLI, H., BÖHM, S., ROBERTSON, G.P., PAUL, E.A., 2000: Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale. *Plant Soil*, 222, p. 203–214.
- ŠÁLY, R., BEDRNA, Z., BUBLINEC, E., CURLÍK, J., FULAJTÁR, E., GREGOR, J., HANES, J., JURÁNI, B., KUKLA, J., RAČKO, J., SOBOCKÁ, J., ŠURINA, B., 2000: Morfogenetický klasifikačný system pôd Slovenska VÚPOP, Bratislava. 76 pp.
- UJHÁZY, K., 2003: Sekundárna sukcesia na opustených lúkach a pasienkoch Poľany. Technická univerzita vo Zvolene, Zvolen, 104 pp.
- WELLES, J.M., NORMAN, J.M., 1991: Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agron. J.*, 83, p. 818-825.
- WILKINSON, S.C., ANDERSON, J.M., 2001: Spatial patterns of soil microbial communities in a Norway spruce (*Picea abies*) plantation. *Microbial Ecol.*, 42, p. 248–255.
- ZAK, D.R., HOLMES, W.E., WHITE, D.C., PEACOCK, A.D., TILMAN, D., 2003: Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? *Ecology*, 84, p. 2042–2050.