

BIOLOGICKY PŘÍSTUPNÉ AMINOKYSELINY V PŮDĚ A VÝZNAM JEJICH STUDIA**VALERIE VRANOVÁ, PAVEL FORMÁNEK
a KLEMENT REJŠEK***Ústav geologie a pedologie, Lesnická a dřevařská fakulta,
Mendelova univerzita v Brně, Zemědělská 3, 613 00 Brno
formanek@mendelu.cz*

Došlo 18.2.11, přijato 31.3.11.

Klíčová slova: aminokyseliny, extrakce, neproteinogenní aminokyseliny, výživa rostlin, ekosystémy, půda, mineralizace

Obsah

1. Teoretický úvod k aminokyselinám v půdě
2. Biologicky přístupné aminokyseliny v půdě
 - 2.1. Extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy
 - 2.2. Ekologické aspekty
 - 2.3. D-Aminokyseliny v půdě
- 2.4. Další neproteinogenní aminokyseliny v půdě
3. Závěr

1. Teoretický úvod k aminokyselinám v půdě

Aminokyseliny jsou nedílnou součástí celkového dusíku v půdě (N_t). Celkový obsah půdních aminokyselin byl u různých půd stanoven v rozmezí od 28 do 90,5 % N_t (cit.¹). Celkový obsah aminokyselin v půdě je obvykle stanovován hydrolýzou půdního vzorku 6 N-HCl po dobu 12–24 hodin^{2–6}, který lze dále rozdělit do různých frakcí, a to do frakce extrahovatelné 1 N-HCl po dobu 3 h, 3 N-HCl po dobu 3 h a 6 N-HCl po dobu 4 h (cit.⁴). Dále jsou to aminokyseliny v humusových látkách (humínové kyseliny a fulvokyseliny) izolované z půdy, které jsou následně hydrolyzovány 6 N-HCl (cit.^{7–9}) nebo aminokyseliny, které jsou součástí tzv. rozpustného organického dusíku (DON) tvořícího 0,2–0,4 % N_t (cit.^{10,11}). DON (zahrnující bílkoviny, peptidy, aminokyseliny, puriny a pyrimidiny, močovinu, aminocukry, aromatické aminy, humínové kyseliny a fulvokyseliny, komplexy aminokyselin s huminovými kyselinami či fulvokyselinami, komplexy bílkovin s polyfenoly atd.) je považován za ukazatele dusíku snadno přístupného mikrobiální mineralizaci a může být z půdy extrahován různými extraktanty^{1,12–14} (viz část 2.1.). Velice důležitou frakcí DON jsou biologicky přístupné aminokyseliny, v zahraniční pedologické

a ekologické literatuře mnohdy označované jako tzv. „volné“ aminokyseliny¹⁵, které jsou přítomné v půdním roztoku a výměnně sorbované na povrchu půdních koloidů. Tato frakce představuje maximálně 1,0 % z celkového obsahu aminokyselin v půdě a <1–26 % DON (cit.¹). Biologicky přístupné aminokyseliny jsou přijatelné kořeny rostlin bez jejich předchozí mineralizace a jejich přístupnost v půdě různých terestrických ekosystémů začala být intenzivně studována poté, co bylo zjištěno, že intenzita čisté mineralizace dusíku v půdě alpských, arktických a boreálních ekosystémů není dostatečná pro pokrytí dusíkaté výživy rostlin^{16–18}. Příjem aminokyselin rostlinami (bez jejich předchozí mineralizace) modifikuje současné poznatky o koloběhu dusíku různých terestrických ekosystémů. Původně se předpokládalo, že dusík organické hmoty rostlinného či živočišného původu vstupující na povrch půdy nebo do půdy musí být nejprve mineralizován do formy NH_4^+ nebo NO_3^- před jeho vlastním příjmem kořeny rostlin. Příjem aminokyselin rostlinami bez jejich předchozí mineralizace umožňuje „zkrácení“ této cesty, a jeho význam představuje trend současného výzkumu

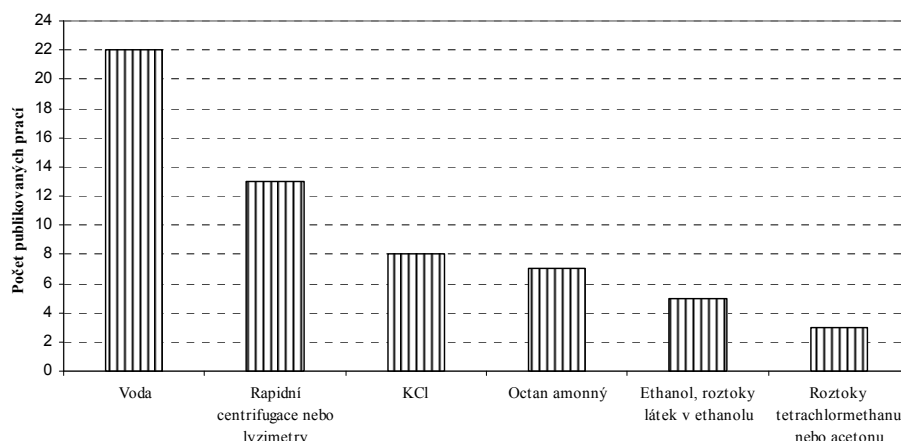
2. Biologicky přístupné aminokyseliny v půdě

Sumarizací dostupné literatury je možno rozlišit tři skupiny biologicky přístupných půdních aminokyselin a) aminokyseliny proteinogenní, b) D-enantiomery proteinogenních aminokyselin a c) neproteinogenní aminokyseliny^{19–21}, přičemž většina doposud publikovaných prací byla věnována proteinogenním aminokyselinám.

2.1. Extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy

První práce týkající se extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy byly publikovány již v šedesátých letech 20. století¹. Od té doby byly aminokyseliny z půdy extrahovány různými způsoby s použitím různých extraktantů (obr. 1), přičemž cílem je získání vhodné metodiky, kterou je možno extrahovat biologicky přístupné aminokyseliny z půdy s vysokou účinností a přitom zamezit hydrolýze peptidů a bílkovin včetně poškození mikrobiálních a kořenových buněk. Účinnost extrakce přitom závisí na konkrétní aminokyselině, vlastnostech půdy a poměru mezi půdou a extraktantem¹.

Nejčastěji jsou biologicky přístupné aminokyseliny z půdy extrahovány demineralizovanou vodou^{15,22}, která je přirozeným rozpouštědlem. V získaných extraktech je obvykle stanovována co nejširší škála aminokyselin z důvodu zjištění jejich významu pro přímou výživu rostlin. Nevýhodou extrakce vodou je obecně velice nízká účinnost extrakce bazických aminokyselin, a také neutrálních aminokyselin z kyselých půd. Z tohoto důvodu nejsou



Obr. 1. Nejčastěji používané způsoby extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy

koncentrace aminokyselin ve vodných extraktech půd nejvhodnějším ukazatelem jejich přístupnosti pro výživu rostlin a mikroorganismů. Ztráty aminokyselin během vlastní extrakce byly stanoveny přibližně ve výši kolem 6 % (cit.²³).

Druhým, ve světové literatuře nejčastěji uváděným způsobem extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy (a to zejména v ekologických studiích), je metoda rapidní centrifugace či lyzimetry^{24–26}. Účinnost rapidní centrifugace je obvykle rovna extrakci aminokyselin demineralizovanou vodou²⁵; v některých případech bylo extrahováno podstatně více aminokyselin (více než 10×), zřejmě z důvodu poškození mikrobiálních a kořenových buněk²⁷. Koncentrace biologicky přístupných aminokyselin v lyzimetrických vodách, které simulují přirozený průsak vody půdními póry, jsou obvykle nízké a nejsou objektivním ukazatelem přístupnosti aminokyselin pro výživu rostlin a mikroorganismů²⁴.

Třetím způsobem extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy je použití 1–2 M-KCl (cit.²⁷). Nevýhodou této extrakce je poškození mikrobiálních a kořenových buněk (stejně jako je tomu v případě občas používaného 0,5 M-K₂SO₄), které nadhodnocuje množství aminokyselin přístupných pro výživu rostlin a mikroorganismů^{11,27}.

Čtvrtým nejčastěji používaným způsobem extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy je použití (obvykle 0,5 molárního) octanu amonného (pH 6,8). Tímto způsobem lze efektivně extrahovat aminokyseliny přítomné v půdním roztoku a výměnně sorbované na povrchu půdních koloidů, přičemž nedochází k hydrolýze bílkovin a peptidů^{15,20}. Účinnost extrakce půdních aminokyselin 0,5 M octanem amonným je srovnatelná s extrakcí superkritickým CO₂, která byla testována²⁸.

Pátým nejčastěji uváděným způsobem extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy, a to zejména ve starší světové vědecké literatuře, je extrakce ethanolem²⁹

(20–80 %) a různými roztoky (např. octanu sodného, kyseliny octové nebo hydroxidu sodného). Extrakční účinnost 20 % ethanolu je přibližně 2× vyšší v porovnání s vodnými extrakty²⁹; obecně je suma půdních aminokyselin přístupných rostlinnému a mikrobiálnímu příjmu extrakcí ethanolem nebo roztoky různých látek v ethanolu nadhodnocena poškozením mikrobiálních a kořenových buněk.

Šestáým nejčastěji používaným způsobem je extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy (a to opět uváděným zejména ve starší světové vědecké literatuře) s použitím roztoku tetrachlormethanu nebo acetonu^{3,29}. Nevýhodou tohoto způsobu extrakce je opět poškození buněk mikroorganismů a kořenů, které vede k nadhodnocení sumy aminokyselin, přístupných přímému příjmu kořeny rostlin a mikroorganismy.

Kromě výše uvedených způsobů extrakce byly ve výzkumu jedenkrát testovány další extraktanty a extrakční postupy. Ve starších pedologických pracích byly testovány extrakce biologicky přístupných aminokyselin roztoky 0,1 až 0,5 M-NaOH, Ba(OH)₂, Ba(NO₃)₂ nebo octanu sodného³⁰, a také acidifikovaného 1 M-NaCl (cit.³¹). Později byly testovány postupy, jako jsou elektroultrafiltrace nebo instalace iontoměničů přímo *in situ*³². Většina těchto extrakčních postupů nadhodnocuje hodnoty biologicky přístupných aminokyselin; iontoměniči mohou být naopak sorbovány pouze aminokyseliny přítomné v nízkých koncentracích ve vodě prosakující půdními póry. V posledních letech byly dále testovány extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy 10 mM roztokem CaCl₂, 50 mM roztokem Na₂HPO₄ nebo slabým roztokem organických kyselin (0,1 M jablečná a octová)¹¹, případně superkritickým CO₂ (cit.²⁸). Účinnost extrakce Na₂HPO₄ je srovnatelná s 0,5 M-K₂SO₄ a vyšší v porovnání s 10 mM-CaCl₂. Extrakce aminokyselin s použitím CaCl₂ byla účinnější ve srovnání s vodnými extrakty půd. Použití slabého roztoku organických kyselin simuluje přirozené uvolňování amino-

kyselin z kořenů rostlin v rámci tzv. vodorozpuštěných kořenových exsudátů³³ a jeho účinnost je vyšší než v případě vodných extraktů půd. Největším problémem při stanovení biologicky přístupných aminokyselin v půdě je také fyzikální poškození kořenů a houbových hyf (kromě chemické účinnosti extrakce a výběru vhodného extraktantu) během odběru a zpracování vzorků, zejména u lesních půd s dominancí ektomycorrhiz, a nebo lučních půd s vysokým podílem jemných kořínků a kořenových vlásků¹. Aktuálním trendem výzkumu v této oblasti je *i)* vývoj efektivního a šetrného způsobu extrakce biologicky přístupných aminokyselin z půdy při současném vyloučení poškození kořenů a houbových hyf, *ii)* vývoj nových neinvazivních metod, které umožňují přesnou determinaci koncentrací biologicky přístupných aminokyselin v půdách různých typů terestrických ekosystémů¹.

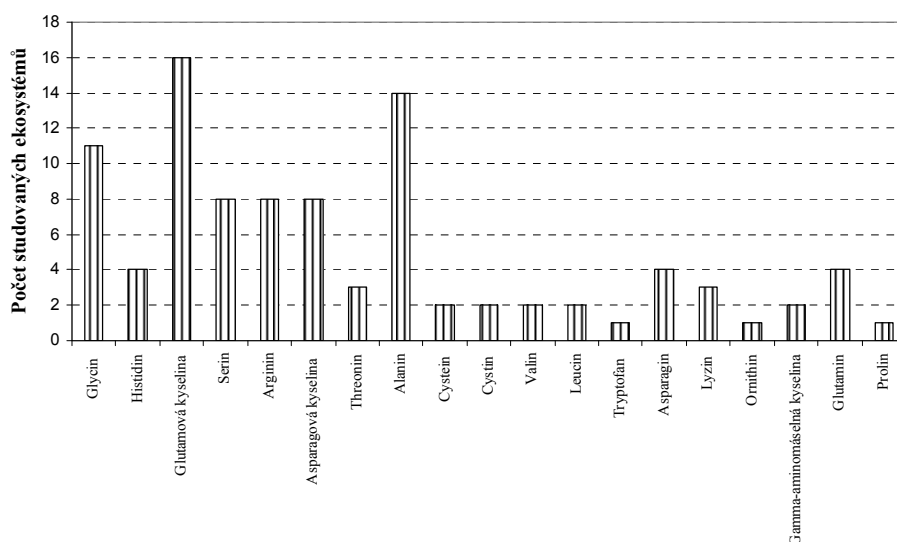
2. 2. Ekologické aspekty

Biologicky přístupné aminokyseliny se do půdy dostávají různými způsoby: *i)* vyplavováním z rostlinných pletiv a živočišných tkání, *ii)* rozkladem bílkovin a peptidů již přítomných v půdě, *iii)* kořenovou či mikrobiální exsudací, *iv)* z odumírajících buněk půdní mikrobiální biomasy, *v)* formou suché depozice nebo podkorunovými srážkami, *vi)* v exkrementech živočišného původu¹. Koncentrace biologicky přístupných aminokyselin v rhizosférní půdě (0–4 mm od kořene) jsou zpravidla vyšší v porovnání s nerhizosférní půdou. Aplikace snadno využitelných látek do půdy, vysychání a následné ovlhčení půd, roztátí původně zamrznutých půd, zaplavení půd nebo požáry obecně zvyšují koncentrace biologicky přístupných aminokyselin a mění kvalitativní složení sumy těchto látek. Naopak zvýšené koncentrace CO₂, O₃, nebo

CO₂ a O₃ v ovzduší neovlivňují koncentrace aminokyselin¹. Koncentrace biologicky přístupných aminokyselin jsou nejvyšší v organogenních terestrických horizontech, kolísají v průběhu vegetační sezóny a obvykle klesají (stejně jako bílkoviny) s hloubkou půdy³⁴. Půdní jednotka, fytocenologická asociace a způsob obhospodařování různých ekosystémů ovlivňují koncentrace a kvalitativní složení biologicky přístupných aminokyselin. V půdách více než 25 celosvětově studovaných ekosystémů byly v nejvyšších koncentracích zjištěny glutamová a asparagová kyselina, glycin, serin, arginin, alanin, histidin, threonin, cystein a cystin, valin, leucin, tryptofan, asparagin a glutamin, lyzin, ornitin, kyselina γ -aminomáselná a prolin (obr. 2).

Jak vlastní biologicky přístupné aminokyseliny, tak jejich celkový dusík jsou v různých ekosystémech hodnoceny ve vazbě na kvantitativně vymezené koncentrace a kvalitativně vymezené míry zpřístupňování minerálních forem dusíku. Cílem takového výzkumu je zjištění podílu a významu aminokyselin v přímé výživě rostlin a následné využívání poznatků pro experimentální činnost např. stanovení rychlosti příjmu různých forem dusíku a jejich preference rostlinami (tab. I), kdy např. horské a vysokohorské ekosystémy se vyznačují NH₄⁺-N jako dominantní formou biologicky přístupného dusíku³⁰. Koncentrace biologicky přístupných aminokyselin byly vyšší v půdách alpských luk v porovnání s travnatou stepí; obecně zde platí, že koncentrace dusíku biologicky přístupných aminokyselin se v půdách různých ekosystémů pohybují v rozmezí od 0 do 299 $\mu\text{g g}^{-1}$ sušiny půdy¹.

Determinace koncentrací a zpřístupňování biologicky přístupných aminokyselin v půdě je významná z ekologického hlediska. I když rostliny obecně (získáno



Obr. 2. Dominantní biologicky přístupné aminokyseliny v půdách 25 různých a celosvětově studovaných ekosystémů

Tabulka I

Preference rostlin k příjmu forem biologicky přístupného dusíku

Rostlinný druh	Příjem forem dusíku / růst rostlin
<i>Solanum lycopersicum</i> cv. Huying932	21 % aplikovaného glycinu přijato bez předchozí mineralizace, preferovaná forma dusíku je NO_3^-
<i>Zea mays</i>	preferován příjem minerálních forem dusíku, malý význam příjmu aminokyselin v celku bez jejich předchozí mineralizace
<i>Agrostis capillaris</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> a <i>Rumex acetosella</i>	ekvivalentní příjem minerálních forem dusíku a glycinu bez předchozí mineralizace
<i>Nardus stricta</i> a <i>Deschampsia flexuosa</i>	ekvivalentní příjem minerálních forem dusíku a glycinu, serinu nebo fenylalaninu bez předchozí mineralizace
<i>Eucalyptus grandis</i> a <i>E. maculata</i> (nemykorhizní sazenice)	roste pouze na minerálních formách dusíku nebo glutaminu
<i>Eucalyptus grandis</i> a <i>E. maculata</i> (mykorhizní sazenice)	roste dobře na organickém zdroji dusíku
Odstříhnuté kořínky	významně vyšší příjem NH_4^+ v porovnání s glycinem nebo NO_3^-

evaluaci nejnovějších celosvětových poznatků pro řadu rostlinných druhů) nejčastěji preferují NH_4^+ jako formu biologicky přijatelného dusíku, aminokyseliny jsou rostlinami preferovány více v porovnání s NO_3^- . Význam aminokyselin ve výživě rostlin je intenzivně studován, a to jak ve vztahu ke globálním klimatickým změnám, tak i k atmosférické depozici dusíku, které mohou významně ovlivnit intenzitu mineralizace dusíku a přístupnost jeho forem, což může zpětně ovlivnit výskyt rostlinných druhů.

2.3. D-Aminokyseliny v půdě

D-Aminokyseliny jsou v přírodě méně běžnou formou aminokyselin (v porovnání s L-aminokyselinami), jejich výskyt je doložen v bakteriálních buněčných stěnách, v přírodních antibiotikách, rostlinné biomase, hmyzu, žížalách a dalších organických strukturách³⁵. Například podíl D-aminokyselin v rostlinné biomase se v průměru pohybuje okolo 1,5 % celkových aminokyselin. Výskyt půdních D-aminokyselin může mít vazbu na abiotickou a biotickou racemizaci L-aminokyselin, i když význam těchto procesů (zejména enzymaticky katalyzované racemizace) v půdě není doposud znám. Je známo, že kyselá (případně alkalická) hydrolyza půdy také vede k racemizaci aminokyselin. Koncentrace aminokyselin v hydrolyzátech půd jsou z méně než 20 % celkových půdních aminokyselin ve formě D-enantiomerů. D-Aminokyseliny a jim odpovídající L-enantiomery jsou půdními biochemiky a biologы používány pro stanovení významu bakterií při syntéze vysokomolekulárních organických látek nebo při stanovování stáří půdního dusíku apod.³⁶

Informací o výskytu biologicky přístupných D-aminokyselin v půdě je velice málo a celkově existují pouze 2 vědecké práce týkající se výskytu těchto látek v různých ekosystémech. Kunnas a Jauhiainen¹⁹ zjistili výskyt biologicky přístupných D-enantiomerů alaninu, serinu, fenylalaninu, asparagové a glutamové kyseliny

v rašeliništích, přičemž poměr D/L enantiomerů identických aminokyselin se zvyšoval s hloubkou půdy, pravděpodobně z důvodu postupného přechodu z aerobních do anaerobních podmínek a zvyšujícího se stáří organické hmoty. Brückner a Wasthauser³⁶ stanovili 2–17 % z celkového množství jednotlivých biologicky přístupných aminokyselin v půdách ovocných sadů ve formě D-enantiomerů.

Mineralizace (respirace) D-aminokyselin uměle přidávaných do půdy se ukázala být nižší v porovnání s korespondujícími L-enantiomery. I když mechanismus tohoto jevu není znám, existují různé hypotézy k jeho vysvětlení. Původně půdní biologové a biochemici předpokládali, že pouze bakteriální část půdního mikrobiálního společenstva je schopna využívat D-aminokyseliny, nicméně tato hypotéza nebyla prokázána řadou autorů³⁵. Dalšími faktory, které mohou být příčinou pomalejší mineralizace D-aminokyselin, jsou např. nutnost racemizace D-aminokyselin před jejich následným vstupem do katabolismu buněk, rozdíly v nějakém dalším metabolickém kroku, rozdílný podíl přijatých L- vs. D-aminokyselin vstupujících do katabolismu a anabolismu buněk, stereospecifita příjmu a transportu, nebo rozdílná sorpce aminokyselinových enantiomerů na povrchu půdních koloidů³⁵. Celkově bylo testováno pouze několik aminokyselin, zahrnujících alanin, kyselinu glutamovou, glutamin, tryptofan, histidin, methionin a leucin. Poměr mineralizace L/D enantiomerů identických aminokyselin se pohybuje v rozmezí 1–8,7 (cit.^{1,35}). Podobně, jako je tomu v případě proteinogenních biologicky přístupných aminokyselin, také biologicky přístupné D-aminokyseliny v půdě mohou být přímo přijímány kořeny rostlin bez jejich předchozí mineralizace. Rostliny nicméně nedisponují enzymatickým systémem, který by jim umožnil přijaté D-aminokyseliny metabolizovat, a ty se pro ně stávají toxickými. Mechanismus této toxicity není doposud znám a výzkum v této oblasti se opírá o transgenní rostliny a studium metabolismu D-

aminokyselin, přičemž důraz je kladen na význam půdních D-aminokyselin v regulaci výskytu rostlinných druhů přirozených ekosystémů i agroekosystémů³⁵.

2.4. Další neproteinogenní aminokyseliny v půdě

Neproteinogenní aminokyseliny a aminy (α - a γ -aminomáselná kyselina, ornithin, β -alanin, citrulin, ethanolamin, methionin sulfoxid, methylamin, kyselina diaminopimelová, α,γ -diaminomáselná kyselina, hydroxyprolin, kyselina cysteová, methionin sulfon, taurin, fosfoethanolamin, ethanolamin, α -amino adipová kyselina, cystathionin, sarkosin, norvalin a norleucin) se vyskytují v hydrolyzátech půd a humusových látek, a nebo jako biologicky přístupné aminokyseliny extrahovatelné některým ze způsobů popsaných v části 2.1. (cit.²¹). Tyto neproteinogenní aminokyseliny byly stanoveny v půdách různých ekosystémů (vřesoviště, lesy, orná půda, louky a pastviny atd.), přičemž největší pozornost byla věnována γ -aminomáselné kyselině a ornithinu. Vysoké koncentrace γ -aminomáselné kyseliny byly zjištěny v zaplavených půdách nebo půdách pod porosty borovice. Relativně vysoké koncentrace ornithinu byly zjištěny ve výluzích některých lesních půd¹. Koncentrace neproteinogenních aminokyselin v humusových látkách se liší podle typu těchto látek. Obecně, nejširší spektrum neproteinogenních aminokyselin a současně i jejich největší podíl v rámci sumy všech aminokyselin se nachází ve fulvokyselinách. I přes tyto poznatky je celkově možno říci, že skupině neproteinogenních aminokyselin v půdě byla doposud věnována pouze malá pozornost, přičemž daná skupina látek může být významná z hlediska přímé výživy rostlin v některých typech terestrických ekosystémů.

Závěr

Výzkum biologicky přístupných aminokyselin v půdě stále více nabývá na významu v řadě oblastí a vědních oborů (zemědělství a lesnictví, pedologie, ekologie) z důvodu jejich důležité úlohy v přímé výživě rostlin, regulaci výskytu rostlinných druhů (a to zejména ve vztahu k atmosférické depozici dusíku a klimatickým změnám), a z důvodu zpřesňování poznatků o koloběhu dusíku v terestrických ekosystémech. Zejména výskyt biologicky přístupných D-aminokyselin, které jsou toxické pro rostliny, byl doposud málo prostudován a představuje nový trend celosvětového výzkumu v oblasti věd o půdě a ekologii. Stanovení významu biologicky přístupných aminokyselin v půdě není pouze otázkou nejnovějších analytických metod, ale zejména způsobů vzorkování půd a extrakce. Snahou celosvětového výzkumu je především vývoj efektivního a současně šetrného způsobu extrakce biologicky přístupných půdních aminokyselin, který vyhovuje požadavkům ekologických studií.

Tato práce vznikla za podpory Výzkumného záměru LDF MENDELU č. MSM6215648902 Les a dřevo - podpora funkčně integrovaného lesního hospodářství a využívání dřeva jako obnovitelné suroviny a projektu IGA LDF MENDELU č. 47 Rozšíření současných poznatků o biologicky přístupných aminokyselinách v půdě a jejich utilizaci půdními mikroorganismy či kořeny rostlin.

Použité zkratky

N _t	total nitrogen – celkový dusík
DON	dissolved organic nitrogen – rozpustný organický dusík
M	molární
mM	milimolární

LITERATURA

1. Rejsek K., Formanek P., Vranova V.: *The Soil Amino Acids: Quality, Distribution and Site Ecology*. Nova Science Publishers Inc., New York 2010.
2. Stevenson J. F.: Soil Sci. Soc. Am. J. 20, 201 (1956).
3. Sowden F. J., Ivarson K. S.: Can. J. Soil Sci. 46, 109 (1966).
4. Yonebayashi K., Hattori T.: Soil Sci. Plant Nutr. 26, 469 (1980).
5. Gonzales-Prieto S. J., Carballas T.: Soil Biol. Biochem. 23, 887 (1991).
6. Friedel J. K., Scheller E.: Soil Biol. Biochem. 34, 315 (2002).
7. Bremner J. M.: Agric. Sci. 39, 183 (1949).
8. Huntjens J. L. M.: Soil Biol. Biochem. 4, 339 (1972).
9. Bracewell J. M., Robertson G. W.: J. Anal. Appl. Pyrolysis 6, 19 (1984).
10. Jones D. L., Kielland K.: Soil Biol. Biochem. 34, 209 (2002).
11. Paul J. P., Williams B. L.: Soil Biol. Biochem. 37, 801 (2005).
12. Qualls R. G., Haines B. L.: Soil Sci. Soc. Am. J. 55, 1112 (1991).
13. Rejsek K., Formanek P., Pavelka M.: Amino Acids 35, 411 (2008).
14. Vranova V., Formanek P., Rejsek K., Kisa L.: Euroasian Soil. Sci. 42, 318 (2009).
15. Formanek P., Klejdus B., Vranova V.: Amino Acids 28, 427 (2005).
16. Rehder H., Schafer A.: v knize: *Nitrogen in the Environment*. (D. R. Nielsen, J. G. MacDonald, ed.), sv. II, s. 157. Academic Press, New York 1978.
17. Fisk M. C., Schmidt S. K.: Soil Sci. Soc. Am. J. 59, 1036 (1995).
18. Kaye J. P., Hart S. C.: Trends Ecol. Evol. 12, 139 (1997).
19. Kunnas A. V., Jauhiainen T. P.: J. Chromatogr., A 628, 269 (1993).
20. Formánek P., Rejšek K., Vranová V., Marek M. V.: Amino Acids 34, 301 (2008).
21. Vranova V., Rejsek K., Skene K., Formanek P.: Plant

- Soil, v tisku (DOI 10.1007/s11104-010-0673-y). (2011).
22. Werdin-Pfisterer N. R., Kielland K., Boone R. D.: *Soil Biol. Biochem.* 41, 1210 (2009).
 23. Formánek P., Klejdus B., Vranová V.: *Amino Acids* 32, 489 (2007).
 24. Raab T. K., Lipson D. A., Monson R. K.: *Oecologia* 108, 488 (1996).
 25. Henry H. A. L., Jefferies R. L.: *Plant, Cell Environ.* 25, 665 (2002).
 26. Jämtgård S., Näsholm T., Huss-Danell K.: *Plant Soil* 302, 221 (2008).
 27. Jones D. L., Owen A. G., Farrar J. F.: *Soil Biol. Biochem.* 34, 1893 (2002).
 28. Lojková L., Klejdus B., Formánek P., Kubán V.: *J. Agric. Food Chem.* 54, 6130 (2006).
 29. Ivarson K. C., Sowden F. J.: *Can. J. Soil Sci.* 49, 121 (1969).
 30. Paul E. A., Schmidt E. L.: *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 24, 195 (1960).
 31. Paul E. A., Tu C. M.: *Plant Soil* 22, 207 (1965).
 32. Schmidt S., Stewart G. R.: *Plant, Cell Environ.* 20, 1231 (1997).
 33. Aulakh M. S., Wassmann R., Bueno C., Kreuzwieser J., Rennenberg H.: *Plant Biol.* 3, 139 (2001).
 34. Kemmitt S. J., Wright D., Murphy D. V., Jones D. L.: *Biol. Fertil. Soils* 44, 933 (2008).
 35. Vranová V., Zahradnicková H., Janous D., Matharu A. S., Rejšek K., Formánek P.: *Soil Biol. Biochem.*, odesláno do redakce.
 36. Brückner H., Wasthauser T.: *Amino Acids* 24, 43 (2003).

V. Vranová, P. Formánek, and K. Rejšek
(Department of Geology and Soil Science, Faculty of Forestry and Wood Technology, Mendel University, Brno):
Bioavailable Amino Acids in Soil and Significance of Their Study

Bioavailable amino acids (AA), including protein L- and D-AA and other non-protein AA make up to 1 % of total soil AA. They have been intensively studied for last two decades. Bioavailable AA may be directly taken up by plant roots without previous mineralization. This is especially relevant in alpine, arctic and boreal areas, where the availability of mineral nitrogen is low and, thus, AA are important in plant nutrition. Bioavailable AA are extracted from soil using a wide range of extractants and procedures, demineralized water being the most frequently used extraction agent. Only two works are related to bioavailable D-AA in soil and a small number of works deals with other bioavailable non-protein soil AA. D-AA are generally less mineralized by soil microorganisms compared with their L isomers. After uptake by roots they are toxic for plants. Their occurrence may be significant for plant growth in different ecosystems.