

VLADIMÍR RYPÁČEK

ÚLOHA HUB V PROCESU HUMIFIKACE LIGNOCELULOS

Referat wygłoszony na zjeździe sekcji fizjologii roślin Polskiego i Czechosłowackiego Towarzystwa Botanicznego w Karpaczu 4—6 października 1965

Rozkladu a následné humifikaci podléhá v přírodě valná část veškeré organické hmoty. Význačný podíl zaujímají rostlinné zbytky, které jsou jedním ze základních zdrojů humusu. Jsou to z převážné části buněčné blány buď celulosní nebo různě silně lignifikované. Rozklad buněčných blan pak probíhá podle mohutnosti jejich lignifikace. Ze zkušenosti víme, že nejrychleji jsou rozkládány celulosní buněčné blány parenchymů, zatímco lignifikované tkáňe vodivých systémů nebo sklerenchymů jsou proti rozkladu mnohem odolnější.

Tato kritéria mohou být i jistým vodítkem při posuzování uvedených substancí jako možných zdrojů humusu a způsobu jejich přeměn v látky humusové povahy.

Rozklad celulosních, nelignifikovaných buněčných blan je proto tak rychlý, protože může být způsoben již běžnými celulosolytickými bakteriemi. Zdrěvnatělá, lignifikovaná celulosa je však proti jejich působení poměrně odolná. Již Olson, Peterson a Sherrard (1937) ukázali, že celulosa zdrěvnatělých buněčných blan může být bakteriemi dobře rozkládána jen tehdy, obsahuje-li méně než 1 % ligninu. Rychlý rozklad silně lignifikovaných buněčných blan mohou vyvolat především houby. Uvědomíme-li si, že zdrěvnatělá tkáň může obsahovat v blanách buněčných 25 i více % ligninu a že v rostlinných zbytcích a odpadu je mnohem více než 50 vahových % zdrěvnatělých tkání, pochopíme význam hub v procesu rozkladu rostlinné hmoty a její humifikace. Častuchin (1952) dokonce formuluje rozklad lignocelulos houbami jako základní proces, na jehož pozadí se uskutečňují ostatní přeměny.

Houby mají značný význam nejen při rozkladu a humifikaci zbytků dřeva a pařezů v lesích, ale hrají také důležitou úlohu při humifikaci rostlinných zbytků v zemědělských půdách. Zatímco v lesích jsou hlavními rozkladači lignocelulos *Basidiomycetes*, v zemědělských půdách jsou to četné druhy *Ascomycetes* a *Fungi imperfecti*. Tribe (1961) uvádí jich celou řadu druhů, např. z rodu *Chaetomium*, *Rhizoctonia*, *Stachybotris*, *Botryotrichium*, *Sporotrichium* a dalších. Jsou to vesměs houby, které mohou ve dřevu vyvolávat tzv. měkkou hnilobu („Soft-rot“, „Möderfäule“). Z Tribeho práce dále vyplývá, že jejich význam v procesu humifikace je daleko větší, než se dosud mělo zato.

Vycházejíce ze zjištění o mimořádném významu lignocelulos při biogeneze humusových látek, pochopíme zájem, jaký jejich přeměněm věnovali četní autoři. Základní význam v řešení těchto otázek mají práce, v nichž autoři sledovali proces rozkladu a humifikace lignocelulos za kontrolovatelných podmínek *in vitro* a v nichž používali definovaný substrát a definovaný mikroorganismus. Jako substrát bývá obvykle užívána sláma, odumřelé kořeny rostlin nebo dřevo. To se ukázalo jako zvlášť vhodné pro tato modelová studia. Je anatomicky poměrně jednotně stavěno, má prakticky všechny buňky stejně mohutně lignifikovány, jeho blány buněčné jsou plně diferencovány a je poměrně nejlépe chemicky definováno.

Jako rozkladačů bývá užívána buď přirozená populace půdní mikroflory nebo určitý druh mikroorganismu, obvykle houba. Tento poslední případ je pro mnohá analytická studia výhodnější.

Nositeli fyziologicky aktivních vlastností humusu jsou humusové kyseliny, rozpustné ve zředěných alkáliích. Z nich významnou funkci má kyselina huminová. Pro jistou chemickou příbuznost, jako je přítomnost benzénových jader, zbytku metoxylových radikálů apod., je považován lignin za hlavní zdroj, z něhož vzniká huminová kyselina. Lignin musí být ovšem nejdříve rozložen specifickými mikroorganismy na látky jednodušší; z nich se pak cestou biosynthesy postupně staví huminové kyseliny. Poněvadž je lignin v polysacharidické buněčné bláně bakteriemi obtížně atakovatelný, přísluší jeho uvolnění a rozklad specifickým houbám.

Houby, které mohou rozkládat zdřevnatělé, lignifikované buněčné blány, můžeme zařadit z fyziologického hlediska zhruba do dvou hlavních skupin:

1) Houby, které mohou rozkládat všechny složky zdřevnatělé buněčné blány. Systémem hydroláz štěpí polysacharidy až na monosy. Systémem oxidačních exoenzymů, mezi nimiž význačné postavení zaujímá, lakkáza rozkládají lignin, který postupně mizí. Do této skupiny patří *Basidiomycetes*, které mohou ve dřevě vyvolávat tzv. bílou hnilobu. Jsou to tzv. houby lignivorní.

2) Houby, které charakteristicky rozkládají svými hydrolytickými exoenzymy pouze polysacharidickou složku buněčné blány. Celulosa a hemicelulosa postupně ubývá a hromadí se lignin. Tento zbylý „lignin“ není ovšem totožný s nativním, původním ligninem. Jeho poměrně značná část je rozpustná ve zředěných alkáliích a sráží se z nich kyselinami. Isolovány z dekomponovaného dřeva jeví shodné fyzikální a biologické vlastnosti s humusovými kyselinami, které byly izolovány z jiných zdrojů, jak dokázal Tichý (1962). Na tuto skutečnost ostatně poukazuje již Wehmer (1914, 1915). Ukazuje, že tento způsob rozkladu lignocelulos je charakteristický intenzivní humifikací a že vzniklé humusové látky jsou ve svých vlastnostech shodné nebo alespoň podobné humusovým látkám z rašelin. Do této skupiny hub patří *Basidiomycetes*, které ve dřevě způsobují tzv. hnědou hnilobu a dále již zmíněné *Ascomycetes* a *Fungi imperfecti*, obecné půdní houby, které ve dřevě mohou vyvolávat tzv. měkkou hnilobu. Jsou to houby celulosovorní.

Vraťme se k započatému tématu. Ligninová teorie vzniku humusových kyselin předpokládá proces ve dvou etapách:

- 1) Rozklad ligninu na monomérní aromatické produkty,
- 2) Následná biosyntéza na humusové kyseliny.

Celá řada autorů přesvědčivě dokázala přítomnost štěpných produktů ligninu při rozkladu zdřevnatělé buněčné blány lignivorními houbami. Analyticky byly zjištěny např.: Vanilin, kyselina vanilinová, kyselina p-hydroxyskořicová, kyselina ferulová, p-hydroxybenzaldehyd, kyselina p-hydroxybenzoová, kyselina syringová, orto chinony a j.

Některé z těchto látek však byly stanoveny také při rozkladu lignocelulos celulosovorními houbami, např. vanilin a kyselina vanilinová (Kürschner 1927), p-hydroxybenzaldehyd (Seifert 1962) aj. Tato skutečnost potvrzuje dříve uvedenou tezi, že při dekompozici lignocelulos celulosovorní houbou není nahromaděný „lignin“ totožný s ligninem nativním; dále je důkazem toho, že i celulosovorní houby jsou s to nám dosud ne zcela známým způsobem štěpit lignin.

Pokud se týká následné biosyntézy humusových látek, cituji formulaci, kterou uvádí Flaig (1962), jenž tyto otázky velmi precizně rozpracoval a je také známou autoritou v této oblasti: „Während der weiteren Umsetzungen der niedermolekularen Abbauprodukte des Lignins können unterschiedliche Produkte entstehen. Deren Bildung hängt davon ab, ob eine Spaltung der Methyläthergruppen stattgefunden hat oder nicht. So entstehen durch oxydierende Enzymsysteme der Mikroorganismen im Falle von Vanilinsäure hellgefärbte und im Falle von Protocatechusäure dunkelgefärbte Produkte; letztere zeigen bei gleichzeitigen Einbau von stickstoffhaltigen Verbindungen eine Ähnlichkeit mit den Huminsäuren. In beiden Fällen entstehen aus den Ligninabbauprodukten intermediär Chinone, von denen einige nachgewiesen werden konnten“.

Tento předpoklad byl mnohokrát četnými autory experimentálně ověřen. Jestliže se totiž houbě, která jako exoenzym produkuje polyfenoloxydázu (lakkázu), dá do substrátu některý ze štěpných produktů ligninu, polymerisují se v něm tmavé, s huminovými kyselinami obdobné látky. Dochází do jisté míry k podobné reakci, jakou známe z tzv. Bavendammova testu (Bavendamm 1928).

Jakkoli je tato teorie logicky skloubena, musíme však s politováním konstatovat, že se huminové kyseliny nikdy netvoří, jestliže lignivorní houba, která produkuje lakkázu, rozkládá nativní lignin ve zdřevnatělé buněčné bláně. Lignin se sice při tomto oxydativním rozkladu štěpí na své základní složky, které lze analyticky stanovit, avšak k následné syntéze tmavých huminových kyselin nedochází.

Jsem toho názoru, že uspokojivé vysvětlení této nesrovnalosti nedává teorie, kterou formuluje Finkle (1965). Předpokládá, že hydroxystyrény mohou hrát důležitou úlohu při vzniku huminových kyselin. Tento předpoklad vychází ze zjištění, že hydroxystyrény vznikají mikrobiální dekarboxylací některých fenolických kyselin (např. kyseliny p-hydroxyskořicové) a dále z toho, že huminové kyseliny v mnoha ze svých vlastností připomínají oxydované polystyrény. Přechod p-hydroxyskořicové kyseliny a jejích derivátů na hydroxystyrény je umožněn enzy-

matickou dekarboxylací. Styrény a hydroxystyrény takto vzniklé mohou pak volně polymerisovat a oxidovat za přirozených podmínek. A oxydativní polymerisace vzniklých hydroxystyrénů může pak vést k takovým polymérům, které odpovídají huminové kyselině.

Finkle předpokládá, že hydroxystyrény mohou vznikat enzymatickou degradací i jiných rostlinných látek jako jsou hydroxykumariny a pravděpodobně i flavonoidy. Nicméně však hlavní zdroj kyseliny p-hydroxyskořicové vidí v ligninu a v oxidaci jeho štěpných složek (např. koniferylalkoholu) na aromatické karboxylové kyseliny.

Tím se ale dostáváme nazpět ke spornému místu našich úvah, zda lignin je zdrojem, z něhož bezprostředně mohou vznikat huminové kyseliny biologickou oxidací. Rád bych tuto problematiku ukázal na některých příkladech a doložil elektronmikroskopickými snímky a histochemickými reakcemi buněčných blan dřeva. EM snímky pořídil Dr. V. Nečesaný a mikrografie Dr. L. Jurášek, jimž současně děkuji za laskavost.

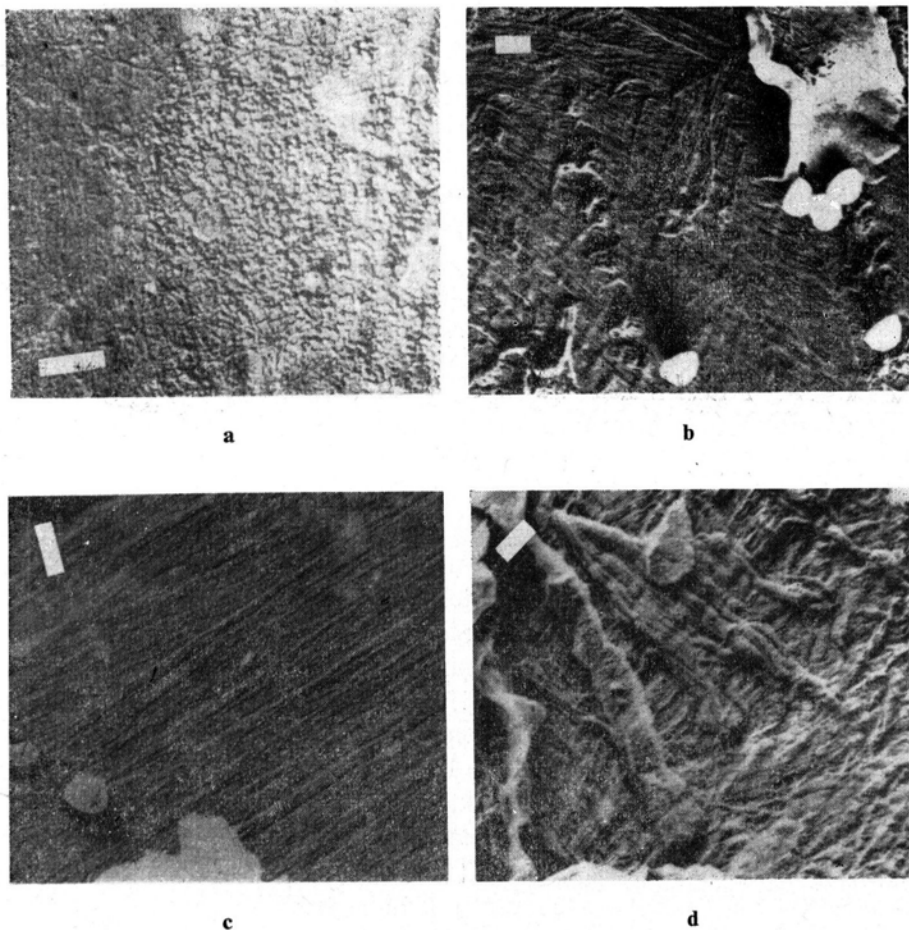
Ultrastruktura primární buněčné blány sekundárního xylému, v níž je uložena převážná část všeho ligninumu není viditelná; je překryta pektinovou vrstvou střední lamely. Celulosní mikrofibrily vyniknou až po maceraci např. Franklinovým činidlem za varu (rys. 1a).

Mnohem nápadněji však celulosové mikrofibrily vyniknou po působení lignivorní houby. Dojde k rozkladu primární buněčné blány do hloubky (rys. 1b) a k její delignifikaci. To dokazuje ten fakt, že stejný obraz dostaneme po chemickém odstranění ligninu metodou, jak ji popisuje Klauditz (1957). Při rozkladu lignivorní houby tedy lignin z blány buněčné mizí. Na EM snímcích nejsou patrné a také nevznikají žádné nové struktury, které by mohly připomínat huminové kyseliny.

Podobné poměry můžeme konstatovat i na vnitřním povrchu buněčné blány, tj. na terciární buněčné bláně (= vnitřní vrstva sekundární buněčné blány, S_3). Intaktní vnitřní povrch má charakteristickou ultrastrukturu (rys. 1c). Působením lignivorní houby se terciární buněčná blána postupně rozkládá a odkrývá se střední vrstva sekundární buněčné blány (S_2) s nápadnými celulosovými mikrofibrilami (rys. 1d). Ani v tomto případě není možno pozorovat vznik nějaké nové substance.

Snad ještě přesvědčivěji vyniknou tyto poměry z histochemických reakcí. Působením lignivorní houby se buněčná blána postupně delignifikuje. Floroglucinová reakce ztrácí na intenzitě až zcela mizí. Delignifikované buňky s celulosními blanami buněčnými se pak uvolňují (rys. 2). Posléze jsou rozkládány hydrolytickými enzymy houby a jejich hmota beze zbytku mizí.

Tyto poměry můžeme konstatovat při rozkladu kterýchkoliv lignifikovaných tkání i jinými druhy dřevokazných hub. Uvedené reakce je tedy možno považovat za zcela obecné.



Rys. 1. Změny v ultrastruktuře buněčné blány sekundárního xylému buku (*Fagus sylvatica*). a: Povrch primární buněčné blány po maceraci Franklinovým činidlem (H_2O_2 + ledová kyselina octová) za varu. b: Povrch primární buněčné blány po delignifikaci lignivorní houbou *Stereum purpureum*. Ztráta na váze 26%. c: Vnitřní povrch intaktní buněčné blány (vnitřní vrstva sekundární buněčné blány, S_3). d: Po působení lignivorní houbou *Stereum purpureum* S_3 mizí a odkryjí se celulosní mikrofibrily střední vrstvy sekundární buněčné blány (S_2). Ztráta na váze 30%. — Rozměr $1 \mu m$ je vyznačen. EM-foto (atomové repliky Pd — Au, 20°) Dr. V. Nečesaný.

Z toho, co jsme uvedli, je patrné, že při dekompozici lignifikované buněčné blány lignivorními houbami dochází k její postupné delignifikaci a nikoliv k tvorbě tmavých huminových kyselin.

A jak vypadá tento proces, je-li vyvolán celulosovorními houbami, které jako exoenzym nevyklučují lakkázu? Pro stručnost si budeme demonstrovat vzniklé změny pouze na mikrofotografiích. Mohou nastat v zásadě dva případy.

1) Celulosovorní *Basidiomycetes* na rozdíl od lignivorních postupně rozkládají buněčnou blánu zevnitř. Rozkládají však celulosní vrstvy sekundární buněčné blány hlouběji. Nakonec zůstává zachována pouze silně lignifikovaná primární buněčná blána. Ta postupně tmavne vznikajícími huminovými kyselinami, které jsou z ní extrahovatelné (rys. 3).

2) Celulosovorní *Ascomycetes* a *Fungi imperfecti* rozkládají buněčnou blánu jiným způsobem. Rozkladu podléhá pouze střední, t.j. nelignifikovaná vrstva sekundární buněčné blány (S_2). Během postupujícího rozkladu se v ní tvoří tmavé humusové látky. Na rys. 4 je znázorněn tento typ rozkladu houbou *Chaetomium globosum*. Shodné mikrofotografie z jiného materiálu uvádí ve své práci také Tribe (1961).

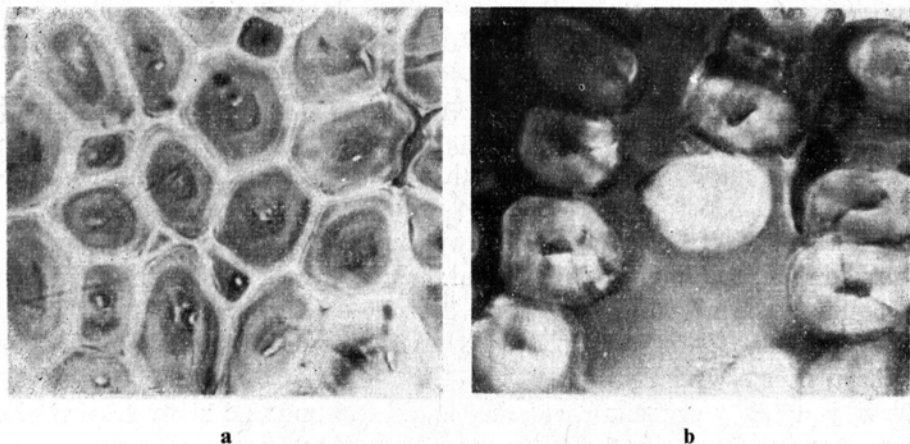
Jaké závěry plynou z těchto pozorování?

1) Především nepodporují názor, že se tmavé huminové kyseliny tvoří z nativního ligninu zdřevnatělé buněčné blány působením lignivorní houby, t.j. houby, která jako exoenzym produkuje polyfenoloxydázy. V průběhu tohoto rozkladu zvětšuje se sice frakce fulvokyselin, ale nikoliv frakce huminových kyselin.

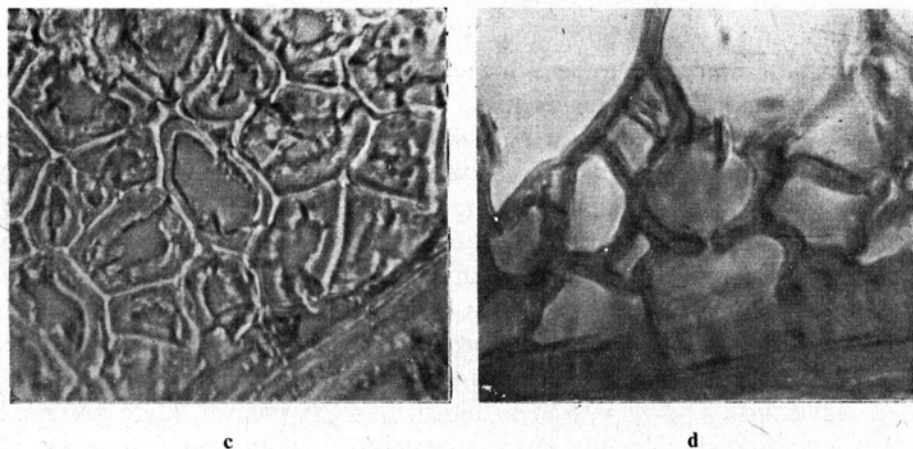
Zůstává dosud sporná otázka úlohy samotné lakkázy již při rozkladu ligninu. Tak např. Leonowicz a Trojanowski (1965) ve své pozoruhodné práci o rozkladu Björkmanova ligninu houbou *Pholiota mutabilis* ukazují na význam peroxydázy v tomto procesu. Stejně sporná je úloha lakkázy při tvorbě huminových kyselin. Dosud nepublikované výsledky prací, které na našem ústavu konal Scháněl, nepotvrzují úlohu lakkázy při biosyntéze huminových kyselin z nativních lignocelulos.

Skutečnost je taková, že nativní lignin je lignivorními houbami postupně spotřebováván a slouží jim jako zdroj výživy a energie. Tímto zdrojem mohou být již štěpné produkty ligninu, jak dokazují např. ve své práci Flaig a Haider (1961). Mohou jím být i huminové kyseliny, jak ukázali na pokusech s lignivorními houbami (*Trametes versicolor*, *T. unicolor*, *Ganoderma lucidum*, *Collybia velutipes* aj.) Burges a Latter (1960) a Latter a Burges (1960). Scháněl a Tesařová na našem ústavu rovněž dokázali, že huminová kyselina stačí lignivorním houbám jako zdroj výživy. Přírůstky mycelia jsou normální. Kultivační roztok úbytkem a depolymerisací huminových kyselin zesvětluje.

S ohledem na výsledky těchto prací možno předchozí formulaci upravit tak, že s postupujícím rozkladem nativního ligninu zdřevnatělé buněčné blány, který byl způsoben lignivorními houbami, se huminové kyseliny nehromadí, neakumu-



Rys. 2. Histochemické a anatomické změny při rozkladu tracheid smrku (*Picea excelsa*) lignivorní houbou *Phellinus pini*. Intensity floroglucinové reakce (floroglucinol + HCl) ubývá s postupující delignifikací. Delignifikované buněčné blány jsou nezbarveny. a: Úbytek na váze 16%. b: Úbytek na váze 40%. — Mikrofoto Dr L. Jurášek.



Rys. 3. Rozklad tracheid smrku (*Picea excelsa*) celulosovorní houbou *Serpula lacrymans*. Rozklad buněčných blan postupuje z nitra buňky. a: Úbytek na váze 31%. b: Úbytek na váze 63%. Zbývá primární buněčná blána, která je temně zbarvena. — Mikrofoto Dr L. Jurášek.

lují. Uvedené výsledky zatím nepopírají názor, že se nemohou tvořit. Tvoří-li se však, jsou lignivorními houbami spotřebovány a využity jako zdroj výživy a energie.

2) Huminové kyseliny se naopak tvoří a hromadí působením celulosovorních hub na zdřevnatělou buněčnou blánu, t.j. působením těch hub, u nichž nebyla zjištěna produkce polyfenoloxydáz do substrátu.

Vyšší celulosovorní houby prakticky úplně rozloží celou sekundární buněčnou blánu. Anatomicky neporušena zůstává primární buněčná blána. Tam je soustředěna většina ligninu. Proto se také obsah surového ligninu — stanoveno kyselou hydrolysou podle Klassona a přepočteno na původní objem — prakticky nemění během rozkladu. Tento „lignin“, jak už bylo uvedeno, je však zásadně pozměněn proti původnímu, nativnímu ligninu. Nakonec je primární buněčná blána tmavě zbarvena huminovými kyselinami, které se z ní dají extrahovat. Lze tedy považovat za prokázáno, že pro vyšší celulosovorní houby je nativní lignin zdrojem pro biosyntézu huminových kyselin.

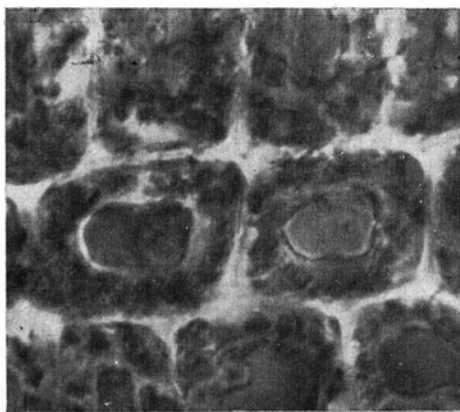
Uvedli jsme, že v průběhu rozkladu zdřevnatělé buněčné blány štěpí také celulosovorní houby nativní lignin na jeho stavební složky. Enzymová soustava, kterou se to děje, není dosud zcela známa. Rösch (1961, 1963) zjistil v myceliu vyšších celulosovorních hub enzym obdobný s lakkázou („laccaseartiges Enzym“), který je v něm uložen jako endoenzym. Je otázka, zda tento enzym nebo tato enzymová soustava nemůže fungovat při oxidyvativním štěpaní ligninu, event. při biosyntéze huminové kyseliny po autolytickém uvolnění ze starých hyf.

Nižší celulosovorní houby (*Ascomycetes* a *Fungi imperfecti*) mohou však syntetizovat humusové kyseliny výhradně jen z celulosy a hemicelulos. Rovněž působením půdní mikroflory v přirozených půdních podmínkách se tvoří hnědé humusové látky („braune Zersetzungsprodukte“, Babel 1965) nejen z lignifikovaných, nýbrž i z čistě celulosních, parenchymatických rostlinných tkání. To ostatně dovedou i vyšší celulosovorní houby, jsou-li zbaveny zdrojů ligninu. Je možno kdykoliv reprodukovat Wehmerův pokus (Wehmer 1925, 1927). Celulosa nebo papír vystaveny působení celulosovorních hub dávají vznik huminovým kyselinám. Značné množství humusových látek vzniká v přírodě z rašeliníku (*Sphagnum*), který nemá lignifikované buněčné blány. Rozklad celulosy celulosovorními houbami nelze tedy považovat pouze za proces hydrolytický; nelze přehlédnout tu část procesu, při němž jsou syntetisovány nové látky.

To je skutečnost. Ovšem vysvětlení biochemických přeměn, které předpokládá přestavbu glucidických látek na látky aromatické, na huminové kyseliny event. jejich prekursory, je dosud nejasné. Existuje celá řada hypotéz, které jsou různě hluboko experimentálně doloženy. Z nich uvedu alespoň tyto:

Především je to Markussonova oxycelulosová teorie (Markusson 1926, 1927) která předpokládá, že biosyntéza huminových kyselin (a nakonec hnědého uhlí) vede přes uronové kyseliny (oxycelulosy). V poslední době je podpořena pracemi, které v celulosovorních houbách dokázaly příslušné oxydázy jako glukoso-oxydázu, xyloso-oxydázu, galaktoso-oxydázu a jiné nezbytné enzymy.

Pojetí, které publikovali Birkinshaw a Findlay (1940), je hlouběji rozpracováno. Zjistili, že při rozkladu lignocelulos sekundárního xylému celulosovorní houbou *Lentinus lepideus* vznikají aromatické sloučeniny, odvozené od kyseliny skořicové a anýzové. V dalších pokusech pak zjistili, že tyto látky se mohou tvořit působením téže houby i z glukosy, xylosy a jiných jednoduchých cukrů. Na základě podrobných analys produktů metabolismu užité houby předpokládají celou řadu přeměn od jednoduchých cukrů až po aromatické sloučeniny obdobné huminovým kyselinám. Vedou přes sedoheptulosu, kyselinu šikimovou až ke kyselině p-hydroxy-, resp. p-metoxyskořicové a jejím esterům. Poněvadž toto schéma může indikovat



Rys. 4. Rozklad tracheidy smrku (*Picea excelsa*) houbou *Chaetomium globosum*. Rozkladu podléhá toliko celulosní střední vrstva sekundární buněčné blány (S_2), která se mění v tmavohnědou hmotu. — Mikrofoto Dr L. Jurásek.

pravděpodobný vznik prekursorů ligninu, využil je a ve svých pracech rozvedl Nord a jeho spolupracovníci při studiu biogenesy ligninu. Na huminové kyseliny a jejich biosyntézu z glucidických zdrojů se v dalších úvahách zapomnělo přesto, že se předpokládá jistá genetická souvislost a podobnost prekursorů obou látek. To proto, poněvadž se hlavní pozornost soustředila na lignin, jako téměř na jediný zdroj, z něhož humusové látky vznikají.

Mám-li shrnout výsledky těchto úvah, pak je lze formulovat do následujících bodů:

1) Nativní lignin uložený v lignocelulosní buněčné bláně se může stát zdrojem pro biosyntézu tmavých huminových kyselin jen tehdy, dochází-li k rozkladu celulosovorními houbami, které polyfenoloxydázy jako exoenzym nevylučují.

2) Při rozkladu nativního ligninu, uloženého v buněčné bláně, se uvolňují jeho monomerní štěpné aromatické produkty bez ohledu na to, zda byl rozklad způsoben houbou lignivorní nebo celulosovorní.

3) K biosyntéze tmavých huminových kyselin však nedochází jestliže zdřevna-

tělou buněčnou blánu rozkládají lignivorní houby, které jako exoenzym vylučují polyfenoloxydázu. To lze vysvětlit v zásadě dvojím způsobem:

a) buď jsou štěpné produkty ligninu nebo vznikající huminové kyseliny, event. meziprodukty jejich biosyntézy lignivorními houbami ihned spotřebovány jako zdroj výživy a energie,

b) nebo je následná biosyntéza huminových kyselin zabrzděna. Předpokládaný inhibiční charakter mají však pouze houby lignivorní; u celulosovorních hub k tomuto zjevu nedochází.

4) Jako zdroj pro biosyntézu huminových kyselin slouží celulosovorním houbám nejen lignin, nýbrž i polysacharidy buněčné blány.

Jsem si vědom toho, že jsem se v časově omezeném referátu mohl zmínit jen o hlavních problémech humifikace lignocelulos a že jsem opominul některé dílčí otázky, které mohou být stejně významné. Jsem si rovněž vědom toho, že molekula huminové kyseliny, jak se vyskytuje v přirozených půdách, je mnohem komplikovanější, než jaká resultuje z lignocelulos při modelových pokusech. Bylo by proto vhodnější mluvit spíše o prekursorech vlastních huminových kyselin. Nicméně však pokládám tuto otázku za zásadní. Ostatně i z přihlášených referátů na tento sjezd je patrné, že i další kolegové považují tuto otázku za klíčovou.

Laboratoř fyziologie a anatomie rostlin Universita J. E. Purkyně, Kottlářská 2, Brno, Československo

LITERATURA

- Babel U., 1965: Die Ansprache von Pflanzenresten im mikroskopischen Präparat von Humusbildungen. Z. f. Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde 109: 17—26.
- Bavendamm W., 1928: Über das Vorkommen und den Nachweis von Oxydasen bei holzzerstörenden Pilzen. Z. Pflanzenkrankheiten 38: 257—276.
- Birkinshaw J. H. and W. P. K. Findlay, 1940: Biochemistry of the wood-rotting fungi. I. Metabolic products of *Lentinus lepideus* Fr. Biochem. J. 34: 82—88.
- Burges N. A. and P. M. Latter, 1960: Microbiological problems associated with the decomposition of humic acid. In D. Parkinson and J. S. Waid, The ecology of soil fungi, Liverpool, p. 239—245.
- Častuchin V. J., 1952: Raspad rastitelych ostatkov i rol gribov v processe počvoobrazovanija. Agrobiologija No 4: 12—28.
- Finkle B. J., 1965: Soil humic acid as a hydroxypolystyrene. A biochemic hypothesis. Nature 207: 604—605.
- Flaig W., 1962: Über den Einfluss von Verbindungen aus gerottetem Stroh auf den pflanzlichen Stoffwechsel. Studies about Humus, Prague, p. 67—73.
- Flaig W. und K. Haider, 1961: Die Verwertung phenolischer Verbindungen durch Weissfäulepilze. Arch. Mikrobiol. 40: 212—223.
- Klauditz W., 1957: Zur biologisch-mechanischen Wirkung der Cellulose und Hemicellulose im Festigungsgewebe der Laubhölzer. Holzforschung 11: 110—116.

- Kürschner K., 1927: Über die humifizierende Einwirkung von *Merulius lacrymans* auf Hölzern. Ein Beitrag zur Kenntnis der Huminkörper. Z. angew. Chemie 40: 224—232.
- Latter P. and A. Burges, 1960: Experimental decomposition of humic acids by fungi. Transact. 7th Internat. Congress of Soil Sci. Madison, Wisc., USA, Vol. 2, p. 643—647.
- Leonowicz A. and J. Trojanowski, 1965: Exoenzymes in fungi degrading lignin. I. *Pholiota mutabilis*. Acta Microbiol. Polonica 14: 55—61.
- Olson F. R., W. H. Peterson and E. C. Sherrard, 1937: The effect of lignin on fermentation of cellulosic materials. J. Ind. Eng. Chem. 29: 1026—1029.
- Marcusson J., 1926: Lignin- und Oxycellulose theorie. Z. angew. Chemie 39: 898—900.
- Marcusson J., 1927: Lignin- und Oxycellulose theorie. II. und III. Mitt. Z. angew. Chemie 40: 48—50, 1233—1234.
- Rösch E., 1961: Untersuchungen über den Ligninabbau und über die Oxydasen von Braun- und Weissfäulepilzen. Arch. Mikrobiol. 38: 73—106.
- Rösch E., 1963: Untersuchungen über die intracellularen Oxydasen der Braunfäulepilze. In H. Lyr and W. Gillwald, Holzzerstörung durch Pilze, Berlin, p. 151—154.
- Seifert K., 1962: Die chemische Veränderung der Holzzellwand-Komponenten unter dem Einfluss pflanzlicher und tierischer Schädlinge. 2. Mitt. Abbau von *Pinus silvestris* L. durch *Coniophora cerebella* Pers. Holzforschung 16: 103—113.
- Tichý V., 1962: Biologičeskoe dejství lignocellulóz nachodjajščichsja v raznoj stepeni razloženiya i gumiifikacii. Studies about Humus, Prague, p. 305—313.
- Tribe H. T., 1961: Microbiology of cellulose decomposition in soil. Soil. Sci., 92: 61—77.
- Wehmer C., 1914: Die chemische Wirkung des Hausschwams auf die Holzsubstanz. Ber. deutsch. Bot. Ges. 32: 601—608.
- Wehmer C., 1915: Zum Abbau der Holzsubstanz durch Pilze. Ber. deutsch. Chem. Ges. 48: 130—134.
- Wehmer E., 1925: Versuche über Umwandlung von Lignin, Cellulose und Holzsubstanz in Huminstoffe durch Pilze. Brennstoffchemie 6: 101—106.
- Wehmer E., 1927: Lignin und Huminstoffe bei der pilzlichen Holzersetzung. Ber. deutsch. Bot. Ges. 45: 536—539.