

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Přírodovědecká fakulta**

# **Význam velkých herbivorů pro produktivitu travních ekosystémů v prostředí arktické tundry**



Bakalářská práce

**Vypracovala: Daria Ashmarina**

**Vedoucí práce: RNDr. Petr Čapek Ph.D.**

**Konzultantka: prof. Ing. Hana Šantrůčková, Csc.**

České Budějovice

2017

Ashmarina D. (2017): Význam velkých herbivorů pro produktivitu travních ekosystémů v prostředí arktické tundry. [The importance of large herbivores for productivity of grassland ecosystems in the environment of the arctic tundra. Bc. Thesis, in Czech] 32 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### **Anotace**

Tato bakalářská práce popisuje principy a mechanismy vlivu velkých herbivorů na produktivitu travních ekosystému v prostředí arktické tundry. Tyto principy zahrnují interakce mezi klimatickými podmínkami, cyklem živin v půdě, složením travních společenstev a výpasem samotných megaherbivorů vedoucím k mineralizaci živin v přijaté potravě. Druhá část této práce navrhuje projekt reintrodukce třech druhů velkých býložravců do prostředí současné tundry v Jakutsku.

### **Annotation**

This bachelor thesis describes the principles and mechanisms of influence of large herbivores on productivity of grassland ecosystem in the environment of arctic tundra. These principles include interactions between climatic conditions, nutrient cycling in soil, composition of grass communities and grazing of megaherbivores themselves leading to nutrient mineralization. The second part of this work proposes the reintroduction project of the three species of large herbivores into the current environment of tundra in Yakutia.

## **Čestné prohlášení:**

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 19. dubna 2017

.....

Daria Ashmarina

## **Poděkování**

Ráda bych zde především velice poděkovala svým rodičům za jejich lásku a neustálou podporu během mého studia na vysoké škole. Dále velmi děkuji svému školiteli RNDr. Petru Čapkovi Ph.D. za odbornou pomoc, kamarádský přístup, věnovaný čas, a hlavně trpělivost při vedení mé práce. Zároveň chci mockrát poděkovat prof. Ing. Haně Šantrůčkové, CSc. za její rady a připomínky. Děkuji také všem svým přátelům, kteří mně při psaní práce podporovali.

# Obsah

1. Úvod .....	1
2. Tundrostep jako ekosystém .....	3
3. Teorie přeměny tundrostepi na tundru.....	4
3.1. Hypotéza antropogenního vyhubení (Pleistocene overkill hypothesis) .....	4
3.2. Klimatická hypotéza (Climatic hypothesis) .....	5
3.3. Propojení klimatické hypotézy a hypotézy antropogenního vyhubení.....	5
4. Cyklus živin.....	7
4.1. Cyklus uhlíku v půdě.....	7
4.1.1. Vstup C do biomasy .....	7
4.1.2. Dekompozice organické hmoty a mineralizace C .....	8
4.2. Cyklus dusíku v půdě .....	9
4.2.1. Výskyt a zdroje N .....	9
4.2.2. Fixace N.....	9
4.2.3 Asimilace N.....	9
4.2.4. Přeměny N v půdě .....	9
4.2.5. Dekompozice organické hmoty a mineralizace N.....	10
5. Výměna živin mezi organismy a půdou .....	12
6. Vliv přídatku živin na primární produkci rostlin.....	13
7. Vliv herbivorů na produktivitu ekosystému a obrat živin .....	15
7.1. Rychlost metabolismu – metabolická teorie.....	15
7.2. Asimilační efektivita N.....	16
7.3. Kritický C/N poměr .....	16
7.4. Interakce mezi herbivory a vegetací.....	17
7.5. Role velkých živočichů v globálním transportu živin.....	18
7.5.1. Převzal-li na sebe současný domácí dobytek roli distribuce živin od vyhynulé megafauny?.....	22
8. Závěr.....	23
9. Projekt.....	24
9.1. Cíle projektu .....	24
9.2. Hypotézy.....	24
9.3. Návrh projektu.....	24
9.3.1. Vybrané území.....	24
9.3.2. Technické vybavení a infrastruktura .....	25
9.3.3. Introdukce živočichů .....	25
9.4. Potenciální rozvoj projektu.....	25

9.5. Časový harmonogram.....	26
9.6. Přibližný finanční rozpočet projektu .....	26
10. Seznam literatury .....	28

# 1. Úvod

Během posledního milionu let se v severní Evropě a Americe postupně objevovaly a zase mizely obrovské ledovce (Zimov, 2007). Avšak v severovýchodní Sibiři vypadala z geologického hlediska situace mírněji. Nepřítomnost ledovce umožňovala, že v horách probíhalo zvětrávání, vítr pravidelně přinášel velké množství jílových a prachových částic, které postupně zakrývaly údolní oblasti v níž se tak mocnost půdního profilu postupně zvyšovala (Zimov, 2005; Čapek and Šantrůčková, 2016). Každou zimu půda promrzávala a praskala. Na jaře voda pronikala do vzniklých prasklin a vytvářela ledové čočky až masivní ledové klíny. Postupem času se kvůli akumulaci prachu pokryly roviny severovýchodní Sibíře masivním pláštěm promrzlého sedimentu – yedomy (Obr. 1) (Zimov, 2005).



**Obr. 1:** Yedoma sediment, tato sprašová půda postupně pohřbívá organický materiál (Čapek and Šantrůčková, 2016).

Nehledě na surové klimatické podmínky se v severovýchodní Sibiři život nezastavoval. Po jeho rozsáhlém teritoriu se pohybovalo obrovské množství herbivorů a predátorů. Takové množství velkých živočichů se mohlo uživit jen díky tomu, že místo současné tundry a tajgy existoval úplně jiný ekosystém – mamutí tundrostep. Typickým znakem současné tundry je to, že odumřelé rostliny se nerozkládají tak rychle jako v teplejších zeměpisných šířkách. Kvůli tomu jsou současné tundrové půdy velice chudé na živiny – protože ty jsou uzamčené v mrtvé rostlinné biomase. Jakmile malou výživnost tundrové půdy kompenzujeme použitím dusíkatých a fosforečných hnojiv, místo mechů a lišejníků se objeví vysoce výživné pastviny s rychle rostoucími travami (McKendrick, 1980).

V prehistorické tundrostepi konzumovali nesčetní býložravci rostlinstvo jako stravu a pak v podobě trusu vraceli organickou hmotu bohatou na živiny zpět do půdy. Díky tomu, podle jedné z teorií, roviny Eurasie doby ledové byly pokryty úrodnými loukami a pastvinami, poskytujícími stravu pro milionová stáda kopytníků a jiných býložravců. Ukazuje se, že tento ekosystém doby ledové fungoval díky těsným a seřízeným vazbám mezi megaherbivory, složením rostlinných společenstev, kvalitou půdy a globální výměnou živin (Zimov et al., 1995).

Před 10,000 lety, na začátku epochy Holocénu, tento jedinečný ekosystém zvaný mamutí tundrostep, kompletně zanikl (Zimov, 2005). Produktivní louky nahradily mechy a lesy, objevila se spousta jezer a rašelinišť (Zimov *et al.*, 2012). Jediný přeživší herbivor je jelen, který se živí mechy, lišejníky a větvičkami keřů (Zimov, 2005). Ostatní velcí herbivoři, kteří byli schopni přežít dokonce i nepříznivé podmínky doby ledové, zmizeli během holocenního oteplování (Zimov, 2005). Příčiny zániku mamutího ekosystému se neustále diskutují. Předpokládá se, že hlavní příčinou zániku megafauny jsou prudké klimatické změny, na které se zvířata nedokázala adaptovat. Avšak existuje také názor, že ekologickou dynamiku tundrostepi ovlivnil příchod pravěkých lovců. Svou činností snížili a na konec vyhubili populaci velkých herbivorů, které udržovali vysokou produktivitu tundrostepi (Zimov *et al.*, 1995).

V současné době existuje po celé zeměkouli několik projektů reintrodukce megafauny pleistocénu s cílem výzkumu a návratu původních ekosystémů. Cílem této bakalářské práce je popsat jakým způsobem velcí býložravci dokáží ovlivňovat produktivitu a koloběh živin travních ekosystémů. Nedílnou součástí bude analýza potenciálního vlivu návratu těchto zvířat do současné arktické tundry a definování praktického významu dané problematiky. Hodnocení významu megaherbivorů na pastvinné ekosystémy bude provedeno na modelu severovýchodní Sibíře během poslední doby ledové.

Řešení dané problematiky má význam zejména díky ekosystémovým službám, které může vysoce produktivní ekosystém, řízený velkými býložravci, poskytovat v krátkodobém i dlouhodobém horizontu.



## 2. Tundrostep jako ekosystém

Během posledního glaciálního maxima byla mamutí tundrostep nejrozšířenějším ekosystémem na Zemi, rozkládala se od Španělska po Kanadu a od arktických ostrovů po Čínu (Álvarez-Lao and García, 2011). Tundrostepi se nacházely v preglaciálních oblastech s chladným a suchým klimatem. Aridní klima pleistocénu bylo podmíněno tím, že velké množství vody bylo zkoncentrováno na severu v ledovcích. Bylinné patro, na rozdíl od současné tundry, tvořily ne mechy a lišejníky ale lipnicovité trávy. Charakteristickým rysem starověké mamutí tundrostepi byla hojnost velkých zvířat: mamutů o hmotnosti až 10 tun, srstnatých nosorožců, bizonů, pižmoňů, praturů, divokých koní, sobů, gigantických jelenů, vlků, jeskynních lvů a dalších (Zimov, 2005). Ve jedné ze svých studií S. Zimov předpokládá, že na jeden kilometr čtvereční připadalo přibližně 5 bizonů, 7.5 koně, 15 jelenů, 0.25 lvů a 0.05 vlků (Zimov *et al.*, 2012). Nehledě na extrémní chlad během zimního období a krátké vegetační období během léta se v tundrostepi rozvíjel hustý a vysoký travní porost. Slunečný a suchý podzim ho přeměňoval ve "stojící seno", kterým se pak živili mamuti a další býložravá zvířata během dlouhé zimy. Při takovém množství potravy se velká zvířata neobávala mrazů a proti přechlazení se bránila silnou vrstvou podkožního tuku a hustou chlupatou srstí.

Avšak na začátku holocénu vytěsnily mechové lesy a tundra mamutí tundrostep. Vzniklo hodně jezer a rašelinišť (Zimov, 2007). Předpokládá se, že během holocénu, v kontrastu s minulými interglaciály, se suché chladné klima změnilo na teplejší a vlhké, což způsobilo zánik pastvin a megafauny. (Schirmermeister, 2000; Sher *et al.*, 2005). Nicméně radiokarbonové datování indikuje, že mamutí tundrostepi vytrvaly až do středu holocénu (Conder, Forsyth and Parmentier, 2002). Bizon se zachoval na Aljašce a na Yukonu, pižmoni a koně v severní Sibiři během celého holocénu (Stephenson and Gerlach, 2001). Kromě toho radiokarbonová data ukázala, že se během holocenní změny klimatu na Aljašce zvýšila produktivita pastvin a tím i hustota populace herbivorů (Dale Guthrie, 2006). Tytéž data indikují, že až po příchodu člověka (12,370 let zpátky) se počet živočichů začal snižovat (Dale Guthrie, 2006).

Předpokládá se, že klima je hlavním faktorem, který ovlivňuje složení a distribuci vegetace. Avšak zvířata mají také velký vliv na složení rostlinných společenstev, strukturu a fungování ekosystémů jakými jsou step, savana a boreální lesy (O'Neill, 1976). Změna množství živočichů může ovlivnit strukturu a druhové složení vegetace, například přeměnit lučiny na křoviny nebo les (Owen-smith *et al.*, 2011).

### 3. Teorie přeměny tundrostepi na tundru

Důležité je uvedení a rozbor příčin, kvůli kterým zmizel ekosystém mamutí tundrostepi. Tato problematika velmi těsně souvisí s modelem vlivu velkých býložravců na své okolí. Tím tak určuje i míru smysluplnosti a efektivitě reintrodukce velkých býložravců. Existují dvě základní hypotézy, které vysvětlují proč zanikla megafauna doby ledové a došlo k přeměně tundrostepi na tundru.

#### 3.1. Hypotéza antropogenního vyhubení (*Pleistocene overkill hypothesis*)

Hypotéza antropogenního vyhubení předpokládá, že zvýšený tlak ze strany pravěkých lovců způsobil zánik megafauny pleistocénu (Martin and Klein, 1989) a tím přeměnu tundrostepi na tundru. Během pleistocénu mohli po jistou dobu lidé koexistovat s faunou tundrostepi. Avšak 10,000-15,000 let před naším letopočtem se oblevil současný člověk, který se naučil zpracovávat kámen a vyrábět z něho zbraně pro lov. Modernizace loveckých technologií koreluje se zánikem megafauny a změnou vegetačního složení pastvin tundry (Zimov *et al.*, 1995). Avšak Wrangelův ostrov byl izolován od člověka a proto zde mamuti přežili do doby 3,700 let před naším letopočtem, což už je období holocénu (Vartanyan, Garutt and Sher, 1993). Kromě toho, data pylového spektra z tohoto ostrova indikují, že v období pozdního pleistocénu a středního holocénu byly charakter vegetace a produktivita pastvin stejné (Vartanyan, 2007). To znamená že zachování ekosystému tundrostepi v holocénu mohlo být možné za nepřítomnosti lovců (Zimov *et al.*, 1995).

S hypotézou antropogenního vyhubení souvisí tzv. hypotéza **klíčového druhu** (*Keystone-herbivore hypothesis*), která předpokládá, že velcí herbivoři ovlivňovali svou aktivitou okolní prostředí - určovali složení vegetace a ovlivňovali úrodnost půd a cyklus živin v ekosystému (Zimov *et al.*, 1995).

V důsledku činnosti člověka poklesla populace herbivorů. Kleslo množství zkonsumované rostlinné biomasy a tím se zpomalil její rozklad, což vedlo ke hromadění rostlinného opadu na povrchu půdy. Tento opad byl příčinou zvýšené tepelné izolace půdy, a tedy redukce její teploty během letní sezony. Sekvence těchto dějů iniciovala řadu dalších ekologických procesů. Změnila se kompetiční bilance mezi rostlinnými druhy. Travní společenstva nahradily mechy, tím se snížila produktivita a transpirace, v důsledku čehož se zvýšila vlhkost půdy a tím víc se snížila dostupnost živin. Tento dominový efekt mohl vést ke snížení kvality a kvantity rostlinné biomasy jako potravy a to následně způsobilo další snížení populace zvířat (Zimov *et al.*, 1995, 2012).

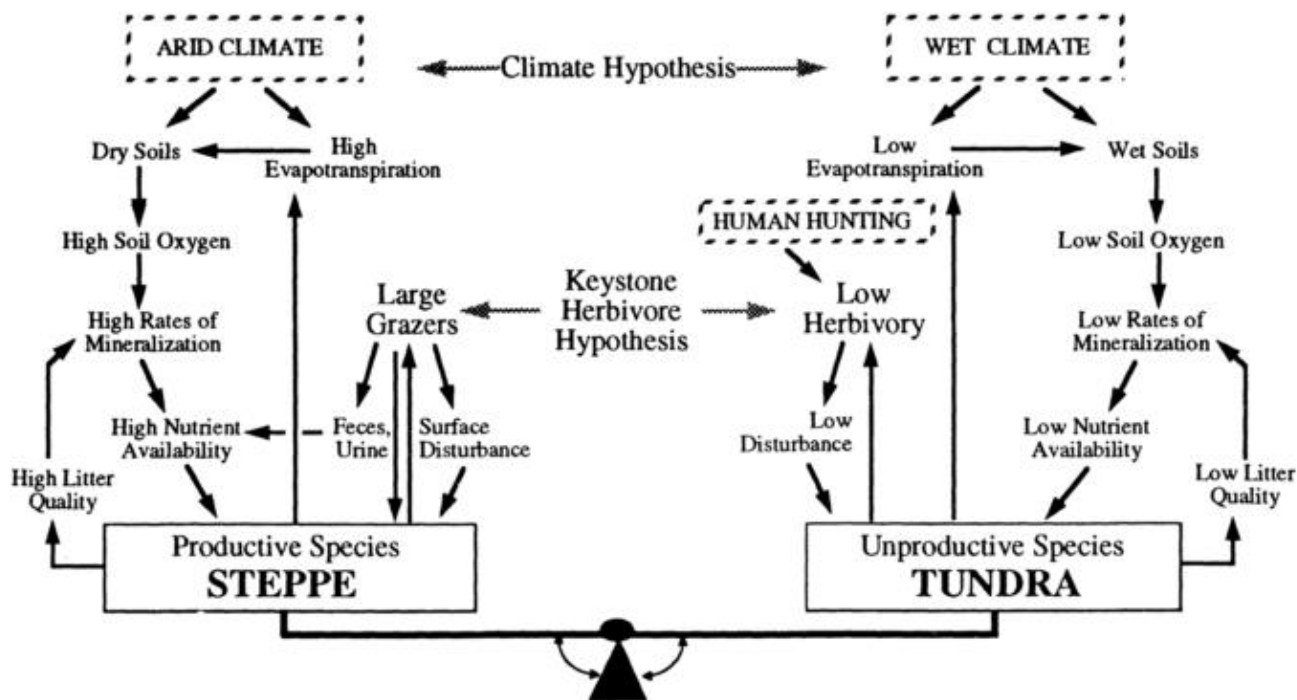
### 3.2. Klimatická hypotéza (*Climatic hypothesis*)

Tato hypotéza přeměny stepi v tundru a zániku megafauny předpokládá, že během pleistocénu převažovalo suché, kontinentální klima, způsobující nízké letní srážky a suché půdy (Velichko and Gerisimov, 1973; Hopkins, 1982). Dobře odvodňovaná půda podporovala produktivní stepní vegetaci, což umožňovalo existenci populace velkých herbivorů (Hopkins, 1982; Guthrie, 1990). Během holocénu se klima stalo vlhčí. Zvýšilo se množství srážek a povrch půdy postupně pokryly lišejníky a mechy. Snížil se počet a produktivita bylinné vegetace a zvýšila se hloubka sněhové pokrývky. Tyto faktory spolu způsobily vyhynutí stepní megafauny (Guthrie, 1990).

Ledovce Grónska ukazují historii kolísání klimatu během doby přechodu pleistocén – holocén. Po glaciálnímu maximu 14,650 let před současností prudce vzrostla průměrná teplota až na hodnoty úrovně holocénu a zdvojnásobily se srážky (nejstarší Dryas) (Zimov *et al.*, 2012). Během Mladšího Dryasu (11,600-12,800 let před současností) se klimatické parametry znovu vrátily na původní hodnoty, ale ke konci mladšího Dryasu se teploty opět zvýšily (Severinghaus, 1999). Podobná klimatické dynamika byla zaznamenána ve vysokých i nízkých zeměpisných šířkách severní polokoule (Severinghaus, 1999). Z toho vyplývá, že pokud klima jako jediné určuje dynamiku vegetace a tím i biomasu fauny, stepní vegetace by byla během nejstaršího Dryasu nahrazena tundrovou vegetací a step by byla obnovena během mladšího Dryasu, když se klima vrátilo do mrazivých podmínek (Zimov *et al.*, 2012). Ve skutečnosti data indukují opačnou situaci: během oteplení klimatu se počet zvířat zvyšoval (Zimov *et al.*, 2012). Když se klima oteplovalo doházelo k výraznému nárůstu hojnosti trav a ostřic, a zvyšovala se i početnost velkých býložravců (Zimov *et al.*, 2012).

### 3.3. Propojení klimatické hypotézy a hypotézy antropogenního vyhubení

Hypotéza klíčového druhu souvisí stejným způsobem s hypotézou antropogenního vyhubení a klimatickou hypotézou, protože může obě spojit za předpokladu silné interakce mezi výpasem zvířat a procesy v ekosystému. Stejně jako v případě klimatické hypotézy, hypotéza klíčového druhu předpokládá, že produktivní stepní vegetace je nezbytná pro podporu megaherbivorů. To rozšiřuje hypotézu antropogenního vyhubení, která předpokládá že pasoucí se velcí býložravci jsou potřební pro udržení produktivní stepní vegetace, která produkovala suché půdy díky vysoké míře evapotranspirace. Vše je ilustrováno v konceptuálním modelu (obr. 2), který ukazuje interakce mezi klimatem, zvířecí pastvou a procesy v ekosystému, ve kterých by zánik megafauny mohl způsobit přechod od stepi k tundře (Zimov *et al.*, 1995). Z toho vyplývá, že vyhynutí velkých herbivorů a přeměnu mamutí tundrostepi v tundru způsobil nejpravděpodobněji antropogenní faktor a klimatický faktor zároveň.



**Obr. 2:** Interakce mezi klimatem, vegetací a půdními procesy, které definují rozvoj buď tundry anebo vysokoproduktivní stepi (Schlesinger *et al.*, 1990; Zimov *et al.*, 1995).

Mamutí tundrostep byla velmi produktivním ekosystémem a nemá současné analogy. Někteří předpokládají, že byla naopak málo produktivní a že obsah uhlíku v půdách tohoto biomu byl velmi nízký (Cwynar and Ritchie, 1980; Adams *et al.*, 1990; Friedlingstein *et al.*, 1995). Avšak půdy mamutí tundrostepi se uchovaly v permafrostu Aljašky a Sibiře a jsou důkazem, že tyto půdy byly největším rezervoárem organického uhlíku minulosti a současnosti. Pokud v budoucnosti dojde k tání permafrostu, stane se obrovským zdrojem skleníkových plynů (Zimov, Schuur and Chapin III, 2006) a současný ekosystém pokrytý yedomou bude narušen erozí kvůli tání ledových klínů. Po roztání povrch propadne asi o 10-30 m, a na zbytcích yedomy se objeví lučiny (Zimov *et al.*, 2012). Existuje-li možnost reintrodukce velkých herbivorů a tím alespoň částečné obnovení ekosystémů podobných mamutím tundrostepím doby ledové (Zimov *et al.*, 1995), mohl by se tím způsobem zpomalit proces degradace permafrostu a zmírnit globální oteplování (Zimov, Zimov and Chapin, 2012). Nicméně aby bylo možné adekvátně posoudit budoucí možnosti, musí se nejprve prozkoumat trofická struktura tundrostepi a rychlost obratu živin v něm.

## 4. Cyklus živin

Popsání cyklu živin je nezbytné pro pochopení fungování ekosystému jako celku a toho, které základní procesy ho řídí. Pro popsání vlivu býložravců na produktivitu ekosystému je důležité nejdříve objasnit, jak obrat esenciálních živin (se zaměřením na uhlík a dusík) ovlivňuje mikroorganismy a vegetaci, jakým způsobem rostliny přijímají živiny, jak probíhají procesy dekompozice, mineralizace a co je primární produkce.

Koloběhy živin jsou vzájemně propojeny a nelze uvažovat o jednom cyklu odděleně od ostatních (Šantrůčková, 2014). Pro svůj život potřebují všechny heterotrofní organismy a rostliny energii, uhlík, dusík, fosfor a mnoho dalších živin. Živiny dostávají ze svého okolního prostředí, ale každá z živin má svůj koloběh a specifické cesty přeměny. V terestrických ekosystémech většina přeměn živin probíhá v půdě nebo na jejím povrchu. Rychlost přeměny všech prvků závisí na podmínkách okolního prostředí, především na teplotě, vlhkosti, provzdušnění, pH, vegetačním krytu, aktivitě půdních organismů apod. (Šantrůčková, 2014). Koloběhy prvků velkou měrou závisí na množství a kvalitě vstupu rostlinné biomasy do půdy a na rychlosti s jakou se tato biomasa přeměňuje, tzn. zabudovává do stabilních látek nebo naopak mineralizuje. V půdě existují tři hlavní procesy přeměny živin, které spolu úzce souvisí: dekompozice, mineralizace a imobilizace. Během dekompozice probíhá rozklad organické hmoty, v procesech mineralizace je organická hmota přeměňována na minerální látky a na CO<sub>2</sub>, v procesech imobilizace jsou naopak minerální a organické látky a CO<sub>2</sub> zabudované do biomasy organismů.

### 4.1. Cyklus uhlíku v půdě (obr. 3)

Největší zásobu uhlíku a energie představuje půdní organická hmota, kterou tvoří rostlinné zbytky a kořenové exsudáty. Půdní organismy využívají tuto hmotu jako potravu a částečně ji zmineralizují na CO<sub>2</sub> v procesech tvorby energie a částečně ji zabudují do vlastního těla nebo vyloučí ve formě exkrementu a ostatních produktů metabolismu (Šantrůčková, 2014).

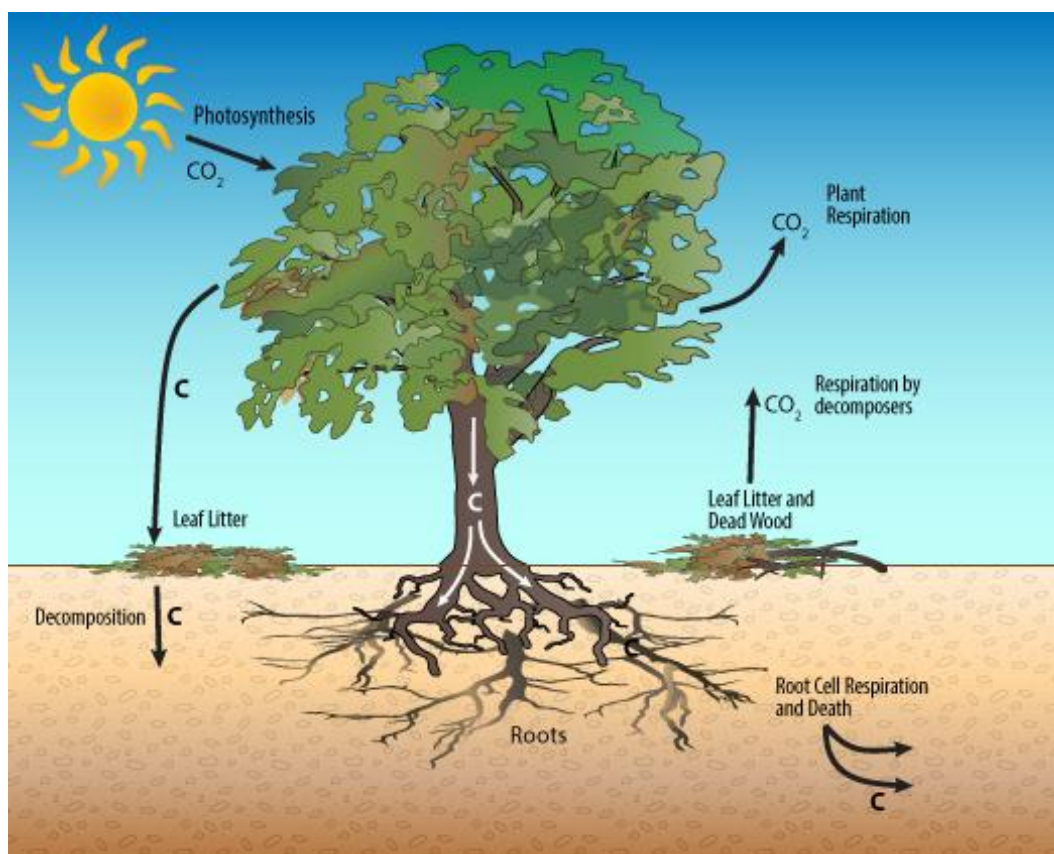
#### 4.1.1. Vstup C do biomasy

Atmosférický C ve formě CO<sub>2</sub> vstupuje do biomasy rostlin prostřednictvím fotosyntézy. Část vytvořených organických látek rostlina využije pro vlastní metabolismus a uvolní ho zpět do atmosféry ve formě CO<sub>2</sub>. Druhou část fixovaného uhlíku zabuduje do svých tkání. Ta část, která se váže do biomasy, se nazývá **čistá primární produkce (NPP)**. Tvoří ji jak nadzemní části rostlin, tak i kořeny. Rychlost tvorby čisté primární produkce závisí na klimatických podmínkách, kvalitě půd a dostupnosti živin.

#### 4.1.2. Dekompozice organické hmoty a mineralizace C

Po odumření rostlinných těl vzniká tzv. opad, který je následně vystaven procesům dekompozice. Rostlinný materiál vstupující do půdy je tvořen převážně celulózou, hemicelulózami a ligninem (Šantrůčková, 2014). Kromě toho obsahuje i mono- a disacharidy, bílkoviny a micelární látky. Na dekompozičních procesech se podílí půdní organismy. Nejdříve se rozkládají snadno rozložitelné látky jako cukry a aminokyseliny, které mohou být rozloženy už během několika dnů. Následně se rozkládají hůře rozložitelné látky jako celulóza a hemicelulóza. Nejpomaleji se rozkládají lignin a fenolické látky. K jejich rozkladu je potřeba několik let až po desetiletí.

Během dekompozice se rostlinné zbytky částečně mineralizují mikroorganismy na  $\text{CO}_2$  (za aerobních podmínek) nebo na  $\text{CH}_4$  (za anaerobních podmínek), částečně jsou zabudované do těl organismů a do metabolitů. Ty pak mohou projít rozkladem v dalších stupních potravního řetězce anebo se polymerizují a komplexují za vzniku stabilní organické hmoty. Zmineralizovaný  $\text{CO}_2$  pak zase využívají rostliny při fotosyntéze a tím se cyklus uzavírá.



**Obr. 3:** Zjednodušený model cyklu C v terestrickém ekosystému. Černé šipky ukazují tok C do a z biomasy. Bílé šipky znázorňují C, zabudovaný do tkání živé biomasy.

## 4.2. Cyklus dusíku v půdě (obr. 4)

Po vodíku, kyslíku a uhlíku je dusík čtvrtým nejvíce zastoupeným prvkem v živých organismech (Šantrůčková, 2014). Koloběh N je biogeochemický cyklus, který popisuje přeměnu N a jeho sloučenin v přírodě. Velkou roli v tomto koloběhu hrají organismy a zejména biologická fixace N. Koloběh N probíhá v několika fázích.

### 4.2.1. Výskyt a zdroje N

Největší zásobárnou N je atmosféra, která obsahuje 78 objemových procent molekulárního  $N_2$ . Sekundárními zdroji N do půdy jsou rostlinný opad, exsudáty, odumřelé mikroorganismy, živočišné a exkrementy živočichů (Šantrůčková, 2014). N se opět vyskytuje jednak ve formě anorganické, jednak vázaný v organických sloučeninách. Pouze kolem 20–30 % jeho množství se může snadno uvolnit mineralizací. V aktivním koloběhu N je několik důležitých minerálních forem: molekulární N, oxidy N, nitráty a amoniak ( $N_2$ ,  $N_2O$ ,  $NO_x$ ,  $NO_3^-$ ,  $NH_4^+$ ) (Šantrůčková, 2014). V organických sloučeninách biosféry je N přítomen ve všech typech sloučenin, přesto je nejvýznamněji zastoupen v bílkovinách a nukleových kyselinách, které ho obsahují bez výjimky, u sacharidů a lipidů ho nacházíme jen v některých zástupcích těchto skupin.

### 4.2.2. Fixace N

První fáze je biologická fixace atmosférického ( $N_2$ ) N, při které se rozbije trojná vazba pomocí enzymu nitrogenáza a N se zabuduje do amonných iontů. Tuto schopnost má poměrně omezená skupina mikroorganismů. Protože fixace N je energeticky náročný proces, žijí fixátoři  $N_2$  často v úzké symbióze s kořeny rostlin, v rhizosféře nebo v mikroprostředích bohatých na snadno rozložitelné organické látky (Šantrůčková, 2014).

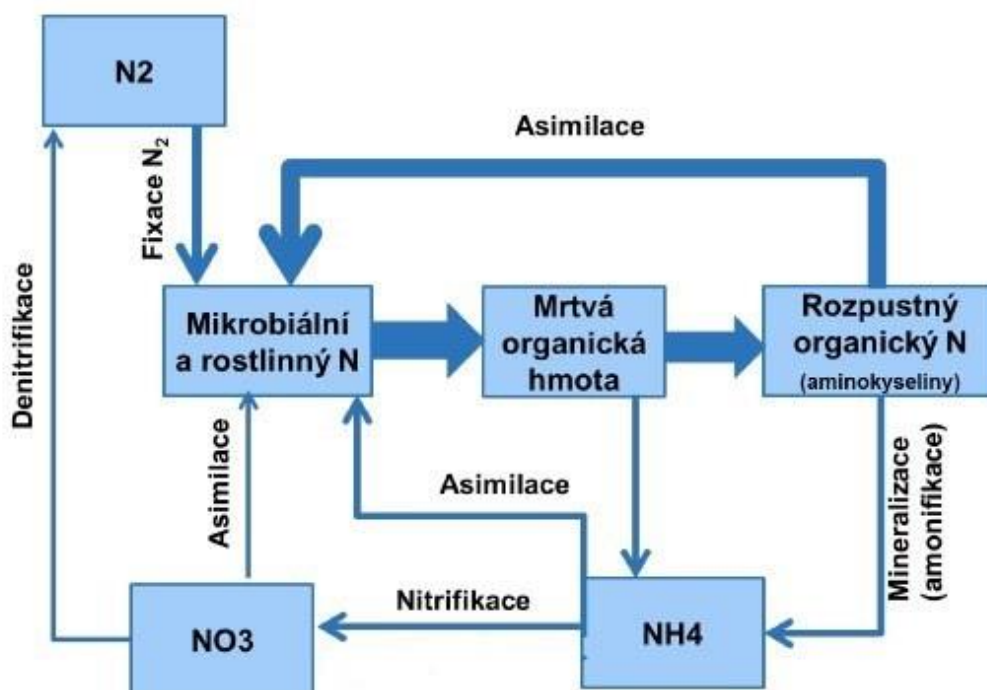
### 4.2.3 Asimilace N

Po fixaci následuje asimilace, kdy se dusík stává součástí těl organismů. N z atmosférické depozice není přímo přijímán rostlinami, ale je primárně asimilován mikroorganismy a poté uvolněn do půdního roztoku. Z půdního roztoku je pak přijímán rostlinami ve formě dusičnanů, případně amonných iontů. Dusičnany jsou redukovány na dusitany a posléze zabudovány do aminokyselin, nukleových kyselin, chlorofylu, a podobně. Po odumření mikroorganismů a rostlin se N stává součástí půdní organické hmoty.

### 4.2.4. Přeměny N v půdě

Po odumření organismů vzniká mrtvá organická hmota, která je pak přeměňována enzymatickou aktivitou na jednodušší organické látky (Šantrůčková, 2014). Některé z nich se dále štěpí v procesech **mineralizace** N (amonifikace) na  $NH_4^+$ , který může být přijímán kořeny rostlin,

mikroorganismy a využít pro tvorbu biomasy, nebo ho využijí nitrifikační bakterie v procesech energetického metabolismu a vyloučí dusík zpět do půdy ve formě  $\text{NO}_3$ . Skupina procesů, při kterých se amoniak přeměňuje na nitráty se nazývá **nitrifikace**. Nitráty taky mohou být asimilované kořeny rostlin a mikroorganismy. V tomto případě nitráty jsou pak v procesech **denitrifikace** přeměněné na oxidy dusíku anebo na  $\text{N}_2$  (Šantrůčková, 2014).



**Obr. 4:** Zjednodušený model cyklu N v ekosystému (Šantrůčková, 2014).

#### 4.2.5. Dekompozice organické hmoty a mineralizace N

Tradičně se předpokládá, že klíčovým procesem, který reguluje celý cyklus dusíku v půdě, je mineralizace organické hmoty na  $\text{NH}_4^+$  a na  $\text{NO}_3$ , které jsou jediným zdrojem pro rostliny. Avšak bylo prokázáno, že většina rostlin, za extrémních podmínek limitace dusíkem, dokáže přijímat i organické formy N (např. aminokyseliny) (Kuzyakov and Xu, 2013). V ekosystému s extrémní limitací N, nízkým vstupem opadu a pomalou dekompozicí je tvorba minerálních forem N zanedbatelná a rostliny s mikroorganismy soutěží o N v jednoduchých organických látkách (Šantrůčková, 2014).

Proces dekompozice organické hmoty v půdě závisí na počtu a aktivitě půdních organismů, především pak mikroorganismů. O tom, jestli bude v půdě během dekompozice docházet k mineralizaci N nebo naopak k jeho imobilizaci půdními mikroorganismy, rozhoduje obsah a dostupnost živin pro tyto mikroorganismy. Nejdůležitějším faktorem je poměr C/N rozkládající se organické hmoty. Obecně platí, že pokud je podíl uhlíku k dusíku v půdní organické hmotě roven



25 (to znamená, že na 25 g C připadá 1 g N), jsou procesy imobilizace a mineralizace dusíku v rovnováze (Šantrůčková, 2014). Pokud je tento poměr nižší, převládou procesy mineralizace a N se stává dostupným pro rostliny. Naopak když je poměr C/N vyšší než 25, je minerální dusík v půdě imobilizován půdními mikroorganismy. Protože půdní mikroorganismy dokáží přijímat minerální N z půdy efektivněji než rostliny (Kuzyakov and Xu, 2013), rostliny pak mohou trpět nedostatkem dusíku. Tento „mezní poměr“ lze vysvětlit vztahem mezi obsahem dusíku v substrátu a v mikrobiální biomase.

Mikrobiální buňka je bohatší na N než organický materiál, který rozkládá. Poměr C/N v jejich strukturách činí zhruba 15. Jako zdroj C a N využívají mikroorganismy odumřelou rostlinnou biomasu. Když tato biomasa má poměr C/N 25, na 100 g C budou v rostlinném materiálu připadat 4 g N. Při rozkladu rostlinné biomasy využijí mikroorganismy na stavbu vlastního těla 60 % z přijatého C, ostatních 40 % spotřebují v procesech energetického metabolismu a v dobře prokysličených půdách vyloučí C ve formě CO<sub>2</sub>. To znamená, že na tvorbu vlastní biomasy spotřebují půdní mikroorganismy 60 g C ze 100 g C přijatého. Pokud potřebují půdní mikroorganismy na 15 jednotek přijatého C 1 jednotku N, pak na 60 g C potřebují přesně 4 g N. Tím způsobem mikroorganismy pokryjí svou potřebu N na stavbu vlastní biomasy. V případě, že mikroorganismy rozkládají rostlinnou biomasu s nižším poměrem C/N, přebytečný N se vyloučí do půdy ve formě NH<sub>4</sub><sup>+</sup> - mineralizace převazuje nad imobilizací. Vyrovnaný příjem C a N bez nutnosti jeho příjmu z půdního roztoku je pak teoreticky možný, pokud mikroorganismy rozkládají rostlinný opad o C/N 15. Pokud mikroorganismy rozkládají materiál s poměrem C/N vyšším než 25, budou trpět nedostatkem dusíku a budou ho muset přijmout v minerálně podobě z půdy. Imobilizace tak převládá nad mineralizací (H. Šantrůčková, 2014).

Procesy rozkladu jsou dále velice závislé na kvalitě rostlinných zbytků. Například proteiny a aminokyseliny mají nízký poměr C/N a budou se snáz a rychleji rozkládat půdními organismy a půda bude minimálně limitovaná dusíkem. Naopak celulóza a lignin mají vysoký poměr C/N, a proto jsou těžce rozložitelné, mikroorganismy budou donuceny čerpat minerální dusík z půdního roztoku a rostliny budou trpět jejím nedostatkem.

## 5. Výměna živin mezi organismy a půdou

Proces výměny živin mezi biomasou (v našem případě mikroorganismy) a půdou dobře znázorňuje následující rovnice (Manzoni and Porporato, 2009) (vz. 1).

$$M_N = U_C \left[ \frac{A_N}{(C/N)_S} - \frac{1}{(C/N)_{cr}} \right] \quad (1)$$

V této rovnici představuje  $M_N$  čistou výměnu N mezi biomasou půdních mikroorganismů a minerálním N v půdě,  $U_C$  představuje rychlost spotřeby uhlíku (viz podkapitolu 7.1.),  $A_N$  je asimilační efektivita (část dusíku, kterou je organismus schopen asimilovat (viz podkapitolu 7.2.)).  $C/N$  s indexem  $S$  označuje poměr C a N v substrátu, tedy rozkládajícím se rostlinném opadu, a  $C/N$  s indexem  $cr$  označuje kritický poměr C a N půdních mikroorganismů, které substrát rozkládají. První část rovnice reprezentuje rychlost spotřeby N mikroorganismy a druhá část určuje jejich poptávku N založenou na stechiometrii biomasy a efektivitě spotřeby C. Pomoci dané rovnice a známého  $C/N$  poměru substrátu a kritického  $C/N$  poměru půdních mikroorganismů můžeme vyjádřit tok dusíku. Když je spotřeba větší než poptávka, dusík se uvolňuje do půdy ( $M_N > 0$ ). Naopak když je poptávka větší než spotřeba, bude probíhat imobilizace dusíku z půdního roztoku rychlostí  $M_N$  ( $M_N < 0$ ). Výměnné procesy N mezi rozkladači organické hmoty a půdou má nesmírný význam pro produktivitu ekosystému. Pokud se během rozkladu bude do půdy uvolňovat minerální N, bude dostupnější pro příjem rostlinami a ty pak budou lépe růst. V dalších kapitolách bude kvantifikován význam všech členů rovnice a jejich porovnání mezi mikroorganismy a herbivory.

Místo, kde neaktivněji probíhá výměna živin mezi půdou, mikroorganismy a rostlinou je rhizosféra. Mezi mikroorganismy a rostlinou existuje silná kompetice o příjem limitujících živin z půdy. Avšak existují mechanismy, které si rostliny osvojily, aby v dlouhodobém horizontu byly schopné získat N imobilizovaný půdními mikroorganismy.

Během růstu kořene, uvolňují jeho různé části tzv. rhizodepozity. Rhizodepozity jsou bohaté na snadno dostupný C. Díky němu začínají mikroorganismy růst. Příjem a zpracování těchto rhizodepozitů je velmi rychlý a probíhá v průběhu několika dnů. Vzhledem ke krátké době životního cyklu mikroorganismů v řádu dnů až několika týdnů, je přebytek snadno dostupného C vyčerpán během několika dnů přes mikrobiální příjem, využití a rozklad. To způsobí, že mikroorganismy, které dříve rostli na přebytku substrátu začínají hladovět. Absence nového vstupu C vede k odumírání mikrobiální biomasy a uvolnění dusíku imobilizovaného mikrobiální biomasou do půdy. Tento proces vede k dostupnosti N pro rostliny přes obrat mikrobiální komunity (Kuzyakov and Xu, 2013).

## 6. Vliv přídavku živin na primární produkci rostlin

Dostupnost živin v půdě obvykle limituje produkci rostlin v prostředí arktické tundry. Příčinou může být jednak pomalé zvětrávání minerálů a jednak pomalá dekompozice organické hmoty.

Četné studie a experimenty prokázaly, že produktivita arktických rostlinných společenstev se zvyšuje po přídavku minerálních forem živin (Shaver and Chapin, 1995; Chapin and Shaver, 1996; Jonasson *et al.*, 1996; Grellmann, 2002). Hnojení půdy dusíkem a fosforem může zvýšit rychlost růstu rostlin a zvýšit jejich vegetativní a generativní reprodukci (McKendrick, 1980). Přidání hnojiv také ovlivňuje chemické složení rostlin. Rostliny, které rostou v půdě s přídavkem živin mají tendenci mít vyšší koncentraci živin ve svých tkáních (tab. 1) (McKendrick, 1980). Přídavek močoviny například může vyvolat zvýšení obsahu proteinů v rostlinách (Coblentz *et al.*, 2017).

Hnojení jednotlivými živinami způsobuje změnu v dostupnosti živin přidané do půdy (tab. 2). Optimální přidání živin zvyšuje primární produktivitu a stimuluje změnu druhového složení rostlinných společenstev z pomalu rostoucích na rychle rostoucí a produktivnější druhy (Mack *et al.*, 2004). Při hnojení dusíkem se významně zvyšuje nadzemní čistá primární produkce a při aditivním přidání fosforu se primární produkce zvyšuje téměř dvakrát oproti kontrole (Gough and Hobbie, 2003). Vyšší obsah dusíku v listech pozitivně ovlivňuje rychlost fotosyntézy (Arndal *et al.*, 2009). Díky tomu je pak rostlina schopna asimilovat více CO<sub>2</sub> z atmosféry a tím zvýšit svou produkci.

**Tab. 1:** Průměrný obsah živin (v % sušiny) v tkáních travní (Graminoids) a keřové (Shrubs) vegetace tundry po přidání hnojiva v různých koncentracích (McKendrick, 1980).

Fertilizer	Application rate (g m <sup>-2</sup> )	Graminoids			Shrubs		
		N	P	Ca	N	P	Ca
N	0	1.62 <sup>a</sup>	0.13	0.29	1.40 <sup>a</sup>	0.17 <sup>a</sup>	0.69
	11	2.22 <sup>b</sup>	0.18	0.28	1.98 <sup>b</sup>	0.16 <sup>b</sup>	0.67
	22	2.69 <sup>c</sup>	0.15	0.29	2.36 <sup>c</sup>	0.13 <sup>c</sup>	0.62
P	0	2.02	0.06 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>	1.91	0.05 <sup>a</sup>	0.60
	11	2.22	0.15 <sup>b</sup>	0.30 <sup>b</sup>	0.95	0.17 <sup>b</sup>	0.66
	22	2.30	0.26 <sup>c</sup>	0.32 <sup>b</sup>	1.88	0.25 <sup>c</sup>	0.72
Ca	0	2.27	0.26 <sup>a</sup>	0.23 <sup>a</sup>	1.87	0.20 <sup>a</sup>	0.39 <sup>a</sup>
	82	2.18	0.11 <sup>b</sup>	0.31 <sup>b</sup>	1.96	0.15 <sup>b</sup>	0.75 <sup>b</sup>
	165	2.08	0.09 <sup>c</sup>	0.32 <sup>b</sup>	1.91	0.12 <sup>c</sup>	0.85 <sup>b</sup>

**Tab. 2:** Průměrná dostupnost živin na dvou různých výzkumných plochách 1m<sup>2</sup> po 1r hnojení různými živinami o různých koncentracích (McKendrick, 1980).

Fertilizer	Application rate (g m <sup>-2</sup> )	pH	Available nutrients (g m <sup>-2</sup> )			
			N	P	K	Ca
River Bluff						
N	0	5.64	0.3 <sup>a</sup>	8	31	
	17	5.61	1.0 <sup>b</sup>	9	31	
P	0	5.67	0.6	4 <sup>a</sup>	31	
	17	5.59	0.7	12 <sup>b</sup>	31	
K	0	5.64	0.6	8	12 <sup>a</sup>	
	17	5.61	0.7	8	49 <sup>b</sup>	
Upland Tundra						
N	0	4.88	11 <sup>a</sup>	2		106
	11	4.84	13 <sup>a</sup>	3		107
	22	4.91	17 <sup>b</sup>	3		125
P	0	4.89	15	1 <sup>a</sup>		10 <sup>5</sup>
	11	4.89	14	3 <sup>b</sup>		121
	22	4.85	12	5 <sup>c</sup>		111
Ca	0	4.74 <sup>a</sup>	12	3		76 <sup>a</sup>
	82	4.89 <sup>b</sup>	14	3		115 <sup>b</sup>
	165	5.00 <sup>c</sup>	15	3		145 <sup>c</sup>

## 7. Vliv herbivorů na produktivitu ekosystému a obrat živin

V dané kapitole, na základě výše uvedených procesů v ekosystému, bude posuzován specifický význam velkých býložravců pro produktivitu ekosystému a transport živin.

### 7.1. Rychlost metabolismu – metabolická teorie

Obrat živin v biosféře, organismech, populacích, potravních sítích a ekosystémech, které tvoří biosféru, je řízen biologickým metabolismem. Jednotlivé organismy přijímají živiny z prostředí, transformují je a udržují ve svém těle, a nakonec uvolní zpět do okolního prostředí (Schramski *et al.*, 2015).

Každý organismus má své specifické vlastnosti a rysy metabolismu. Většina těchto specifík může být vysvětlena pomocí metabolické teorie (viz. 2), která předpokládá, že rychlost metabolismu  $P_{ind}$  a tudíž i rychlost spotřeby substrátu jednotlivců jsou závislé na tělesné hmotnosti a na exponenciální funkci teploty (Schramski *et al.*, 2015).

$$P_{ind} = P_0 M_{ind}^{\beta} e^{-E/kT} \quad (2)$$

V rovnici 2 představuje  $P_0$  normalizační konstantu,  $E$  je aktivační energie,  $k$  je Boltzmanova konstanta,  $T$  je teplota v kelvinech,  $\beta$  vyjadřuje, jak rychle roste příjem uhlíku organizmem v závislosti na jeho tělesné hmotnosti (v průměru tato hodnota činí zhruba 3/4). Rychlost metabolismu má přímé spojení s rychlostí procesů rozkladu organického materiálu. Metabolická teorie může pomoci porovnat rychlosti metabolismu půdních mikroorganismů a megaherbivorů v podmínkách současné tundry.

Mikroorganismus a megaherbivor mají v podstatě stejný model metabolismu, protože jsou oba heterotrofové – k výrobě vlastních organických látek využívají jen organické látky získané v potravě. Avšak rychlost jejich metabolismu se bude významně lišit. Prvním faktorem, který významně snižuje rychlost metabolismu mikroorganismů je jejich tělesná hmotnost. Navíc mikroorganismy nemají schopnost regulovat a udržovat vlastní optimální teplotu. To znamená, že jejich životní aktivita a následně i schopnost rozkladu bude omezena chladným klimatem tundry. Oproti tomu, býložravci jsou endotermové – jsou schopni udržovat stálou teplotu svého těla. Díky tomu se bude za jakýchkoliv teplotních podmínek okolního prostředí v jejich střevech udržovat stálá teplota kolem 37 °C. Tím způsobem mohou herbivoři celoročně zajišťovat rozklad značného množství rostlinné biomasy. Vzhledem k velké tělesné hmotnosti mají megaherbivoři mnohem vyšší rychlost spotřeby uhlíku. Tímto způsobem tyto živočichové zefektivňují rozklad organické hmoty v nepříznivých klimatických podmínkách, při kterých je činnost půdních mikroorganismů omezená.

## 7.2. Asimilační efektivita N

Další faktor, kterým se liší metabolismus mikroorganismů a savčích herbivorů je asimilační efektivita dusíku. To je obsah dusíku (mg/g), který je organismus schopen z konzumované potravy zmetabolizovat - převést na minerální podobu či na biomasu vlastního těla (Manseau and Gauthier, 2013). Mikroorganizmy jsou jednobuněčné organismy, proto nemají vyvinuté vylučovací ústrojí, jak to mají savčí přežvýkavci. Kvůli své jednobuněčné struktuře jsou mikroorganizmy schopni metabolizovat všechny přijaté dusík a potenciálně ho vyloučit ve formě  $\text{NH}_4^+$  (v případě, že C/N poměr substrátu je 25 a méně) (Kuzyakov and Xu, 2013). Oproti tomu herbivoři mají složitý systém trávicí soustavy. Kvůli tomu nejsou schopni zmetabolizovat všechny organický N z potravy. Část přijatého N prochází střevem bez užitku v podobě trusu. Přebytný asimilovaný N z potravy se vyloučí ve formě močoviny rychlostí  $M_N$  (viz. 1).

N vyloučený močovinou se hned stává snadno dostupným pro příjem rostlinami. Co se týče trusu, ten může obsahovat velké množství nestráveného N. Vyloučený trus pak může mít nižší C/N poměr než zkonsumovaná potrava. Pokud se tento poměr sníží až pod hodnoty 25, pak během následného rozkladu trusu půdními mikroorganizmy se přebytný N opět uvolní do půdy ve formě amonných iontů rychlostí  $M_N$  (viz. 1).

Kvůli nižší asimilační efektivitě, mohou megaherbivoři vracet větší množství živin zpět do půdy, odkud pak mohou být snadno využity rostlinami. Předpokládá se, že to je právě ten klíčový mechanismus, pomocí kterého jsou býložraví živočichové schopni pozitivně ovlivňovat produktivitu ekosystému. Živočišné exkrementy stimulují růst rostlin, mikrobiální aktivitu a mineralizaci živin (Barthelemy, Stark and Olofsson, 2015). Jedna dlouhodobá studie ukázala, že výpas sobů a jejich trus značně ovlivňuje arktickou vegetaci (Wal *et al.*, 2004). Dochází ke zvýšení mikrobiální biomasy a dostupnosti živin a to následně vede k převaze a vyšší produktivitě travní vegetace (Wal *et al.*, 2004). Nicméně se předpokládá, že role trusu se může lišit mezi ekosystémy s kontrastní produktivitou (viz podkapitulu 7.4.). V živinami chudých habitatech může nízká koncentrace těchto živin v krmivě vést ke snížení koncentrace živin v trusu (Barthelemy, Stark and Olofsson, 2015).

## 7.3. Kritický C/N poměr

Kritický C/N poměr vyjadřuje optimální množství C a N, které je potřebné pro údržbu života organismu. Každý organismus má svou vlastní poptávku na množství uhlíku a dusíku. Tato poptávka závisí na druhu organismu, jeho ústrojí, habitatu, fyziologii, reprodukčním cyklu apod. (Klaassen and Nolet, 2008). Například přibližný kritický C/N poměr půdních mikroorganismu

(může se nevýznamně lišit v závislosti na druhu) činí 15 (viz podkapitulu 4.2.5.). Kritický C/N poměr pro savce lze spočítat pomocí odvozené rovnice (vz. 3), (Wilkinson and Ruxton, 2013).

$$C/N = 46 \cdot 9M^{-0.091} \quad (3)$$

Kde **M** je tělesná hmotnost jedince (kg). Z rovnice 3 je patrné, že se kritický C/N poměr bude měnit v závislosti na velikosti zvířete. Například pro jelena (100 kg) tento poměr bude činit 31 a pro bizona (600 kg) 26.

Zajímavou otázkou je proč savcí herbivoři mají vyšší kritický C/N poměr než půdní mikroorganismy. Mikroorganismy jsou malé, primitivní, rychle se rozmnožující organismy, které nemají tepelnou regulaci. Proto potřebují hodně dusíku pro rozmnožování a na stavbu nových bílkovin tvořených převážně aminokyselinami. Oproti tomu megaherbivoři jsou na mnohem vyšší evoluční pozici. Tím, že jsou endotermové, potřebují vyrábět hodně energie na to, aby udrželi stálou tělesnou teplotu (Klaassen and Nolet, 2008). Dále je prokázáno, že vyšší spotřeba energie u živočichů vzniká při vysokém predačním tlaku (Leroux, Hawlena and Schmitz, 2012). Tuto energii mohou megaherbivoři získat štěpením uhlíkatých látek např. glukózy. Proto velcí herbivoři nemají tak vysoké nároky na N jako mikroorganismy, ovšem s výjimkou periody rozmnožování, laktace a růstu.

Tento fakt má opět zásadní význam při jejich vlivu na rozklad organické hmoty. Vyšší kritický C/N poměr býložravců ukazuje to, že potřebují méně N. To znamená, že podle rovnice 1 herbivoři s vyšším kritickým poměrem C/N, než půdní mikroorganismy mohou zmineralizovat a s močí vyloučit větší část zkonsumovaného N. Tím pádem se opět zvýší dostupnost dusíku pro rostliny a následně i jejich produkce.

## 7.4. Interakce mezi herbivory a vegetací

V nepříznivých podmínkách tundry (nebo bývalé doby ledové) je aktivita půdních organismů, které rozkládají rostlinný opad a řídí procesy mineralizace a imobilizace, velmi omezena. Jejich roli v tomto případě mohou nahrazovat velcí herbivoři a tím udržovat rychlý cyklus živin mezi rostlinami a půdou a zvyšovat tak produktivitu ekosystému i přes nepříznivé klimatické podmínky.

Podle studie Pastor et al. (2006), jsou ekosystémy obecně charakterizovány dvěma rozdílnými druhy interakcí mezi herbivory a ekosystémem, takzvané „živiny uvolňující“ (nutrient accelerating mode) a „živiny zadržující“ (nutrient decelerating mode) interakce. Teoretické a empirické důkazy naznačují, že rozdíl mezi těmito režimy závisí na obsahu N v krmivě (Pastor, Cohen and Hobbs, 2006).

Když je obsah N v rostlinách vysoký ( $> 1,5\%$ ), savčí býložravci, aby odstranili přebytečný N z jejich organismu, ho vylučují s močovinou. Tato močovina je pak snadno dostupná pro rostliny a podporuje vyšší mikrobiální aktivitu v půdě, to následně zvyšuje produkci rostlinné biomasy s vyššími koncentracemi N a tímto způsobem i biomasu býložravců (McNaughton, Banyikwa and McNaughton, 1997; Pastor, Cohen and Hobbs, 2006). Tyto mechanismy zpětné vazby podporují scénář „živiny uvolňující“ interakce. Podle tohoto scénáře, produkce vysoce kvalitních a na živiny bohatých rostlinných krmiv zvyšuje nosnou kapacitu ekosystému a biomasu herbivorů (McNaughton, Banyikwa and McNaughton, 1997; Pastor, Cohen and Hobbs, 2006).

Scénář „živiny zadržující“ interakce je upřednostňován, když je v rostlinách nízký ( $< 1,5\%$ ) obsah N. Kvůli omezenému přístupu k N, se ho savčí býložravci snaží zachovat co nejvíc je to možné. To znamená, že zpět do půdy a rostlin se vrací velmi malé množství tohoto N. Živočichové vylučují nestrávené zbytkové látky nejdříve ve formě trusu, který se mineralizuje delší dobu, než moč (Pastor, Cohen and Hobbs, 2006). Když klesá množství kvalitního krmiva, býložravci musí vybírat a dávat přednost rostlinným druhům s nejvyššími koncentracemi N. To následně vede ke zvýšení konkurenční výhody pro neupřednostňované druhy, charakterizované nízkým obsahem N, nižší stravitelností a pomalejší rychlostí rozkladu. Preferenční krmení na rostlinách s vyšší koncentrací N má tendenci snižovat kvalitu opadu, což následně omezuje dostupnost N v půdě. Postupem času tyto mechanismy zpětné vazby snižují dostupnost N, což vede ke snížení produkce krmiv, snížení koncentrací N, a snížení biomasy herbivorů (Pastor, Cohen and Hobbs, 2006).

Tím způsobem se jeví těsná vazba mezi aktivitou herbivorů, dostupností živin a složením vegetačních společenstev.

## 7.5. Role velkých živočichů v globálním transportu živin

V minulosti panoval unikátní svět gigantů plný kytovců v oceánech a velkých savců na pevnině. Avšak většina ekosystémů ztratila svoje velká zvířata během konce pleistocénu-začátku holocénu. Tyto ztráty činily asi 150 savčích druhů megafauny (definováno  $\geq 44$  kg masu těla) (Barnosky, 2004). Před zánikem terestrické a oceánské megafauny existoval zcela propojený systém recyklace živin, v němž se živiny transportovaly z hlubin oceánů dovnitř kontinentů. Vyhynutí velkých živočichů v terestrických ekosystémech tak bylo doprovázeno snížením transportu živin z pobřežních částí hlouběji dovnitř kontinentu. Tím se pravděpodobně ještě více ochudila oblast severovýchodní Sibíře o velké množství dostupných živin a snížila se primární produkce rostlin. Tato podkapitola vysvětluje princip recyklace a transportu živin velkými živočichy v době před jejich vyhynutím. To je nezbytné pro úplné pochopení vlivu herbivorů na primární produkci rostlin.



Mnohé odborné studie demonstrují, že živočichové dokážou pozitivně ovlivňovat transport významného množství živin z oblastí s vysokou koncentrací do oblastí s nižší koncentrací (Doughty *et al.*, 2015). Proto snížení populace mořské a terestrické fauny může ohrožovat tento proces přenosu. Tyto ztráty fauny pravděpodobně měly závažné důsledky pro globální koloběh živin obecně.

Tradiční postulát biogeochemie tvrdí že "horninově odvozené" živiny pocházejí ze zvětrávání primární horniny. Tyto živiny se pak ztrácejí z terestrických ekosystémů do hydrosféry – v důsledku zvětrávání a vyplavování, nebo do atmosféry s prachem – v důsledku požáru nebo vypařování. Živiny se pomalu přenášejí do oceánů, kde jsou pohřbené na dně moře. Nakonec, jsou mořské sedimenty transformovány do metamorfovaných hornin, které pak znovu podléhají procesům zvětrávání (Doughty *et al.*, 2015).

Celková kapacita přenosu živin z míst živinově bohatých do živinově chudých a mezi oceánem a souší se snížila o 6 % z hodnot před snížením populace fauny. Například vertikální transport fosforu (P) z oceánského dna na povrch mořskými savci byl redukován o 77%, a transport P z moře na pevninu mořskými ptáky a migrujícími rybami byl snížen dokonce o 96% (Doughty *et al.*, 2015).

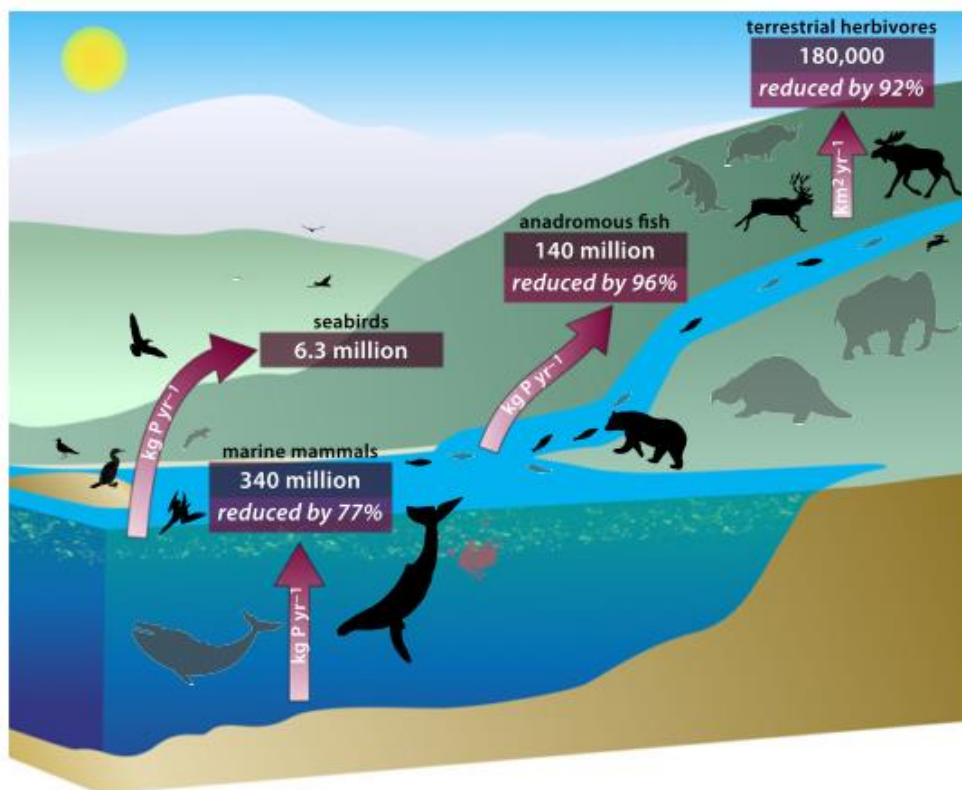
**První skupina**, která má velký význam v laterální distribuci živin v oceánech jsou **mořští savci** – převážně kytovci. Svou aktivitou zabraňují živinám klesnout pod takzvanou fotickou zónu. Tato schopnost udržovat živiny ve fotické zóně je velmi důležitá. Protože jakmile živiny spadnou pod tuto zónu a do mořských sedimentů, stávají se na dlouhou dobu nevratně ztracené pro mořskou biotu a další přenos na souš. Fotická zóna oceánu má tak velký význam kvůli tomu, že v ní přebývají vodní řasy a sinice, které uskutečňují většinu primární produkce oceánu. Tyto organismy mají mnohem rychlejší obrat než suchozemské rostliny díky jednobuněčné struktuře svého těla. Proto také tyto organismy dokáží zabudovat živiny do svého těla mnohem rychleji než suchozemské rostliny. Díky tomu kytovci, živící se řasami a sinicemi, přijímají a metabolizují živiny z potravy rychleji a tím zpětně ovlivňují produktivitu ekosystému stejným způsobem jako terestriční herbivoři, ale mnohem efektivněji. Velryby a jejich kořist mohou také pomoci udržet limitující živiny (N, P, a Fe) v povrchové vrstvě a pomalu je uvolňovat do vody (Nicol *et al.*, 2010).

V jedné ze svých studií C. Doughty uvádí hodnoty toku živin zprostředkovaného zvířaty, se zaměřením na limitující fosfor, který je ukazatelem dalších limitujících prvků jako např. N a Fe (Doughty *et al.*, 2015). Byly spočítané hodnoty vertikální distribuce pro devět mořských savců a následně zjištěno, že do rozšíření rybářského průmyslu transportovali kytovci asi 340 milionů kg P za rok z hloubky do svrchních vrstev oceánu. V současné době transportují velcí mořští savci

jen asi 75 milionů kg P za rok, což ukazuje snížení o 23 % z původní kapacity (před snížením populace v důsledku intenzivního lovu a znečištění oceánu).

**Druhou skupinou** jsou **mořští ptáci**, kteří působí jako spojení mezi živinami v oceánu a živinami na souši. Mořští ptáci dopravují živiny z moře do svých hnízdišť na souši. Studie dokumentovaly zvýšení koncentrace P v půdě na ostrovech, na kterých jsou mořští ptáci ve srovnání s ostrovy, na kterých mořští ptáci nejsou (Mulder *et al.*, 2011). C. Doughty předpokládá, že mořští ptáci mohou zvyšovat obsah P v příbřežních oblastech na 6 milionů kg/rok prostřednictvím depozice guána (Doughty *et al.*, 2015). Guáno je obvykle uloženo na strmých útesech nebo příbřežních ostrovech a je nepřístupné pro většinu suchozemských zvířat. Nicméně, v průběhu času, se tyto živiny mohou stát přístupné pro suchozemské živočichy, když mořská hladina klesne během ledových dob nebo v důsledku eroze. Tento tok živin se v průběhu času snižoval současně s dramatickým poklesem populace ptáků (27 % z mořských ptáků jsou klasifikovány jako ohrožené, nebo vyhynulé např., alka velká, *Pinguinus impennis*), často v důsledku, například, invazí dravců, které zničili kolonie mořských ptáků, nebo činností člověka (Doughty *et al.*, 2015).

Možná, mnohem důležitější roli v distribuci živin mezi oceánem a souší hraji **anadromní ryby**, které přenáší asi o řád více živin z oceánů do terestrických ekosystémů než mořští ptáci. Anadromní ryby se jeví obzvláště důležitými vektory živin, protože migrují mnohem dále do vnitrozemí, než mořští ptáci (Doughty *et al.*, 2015). Nicméně, oni také trpí drastickými ztrátami populace, a odhaduje se, že současný tok živin je asi o 4 % menší než v minulosti, před tím, než působil nadměrný rybolov a antropogenní modifikace přirozeného prostředí, jako je přehrazení řek. Takovým způsobem interakce mořských savců, ptáků a anadromních ryb umožňuje transport živin z hloubky oceánu a poskytuje suchozemským ekosystémům vyšší obsah živin (Obr. 2).



**Obr. 5:** Propojený globální systém transportu živin způsobený mořskou a terestrickou faunou. Červené šípky znázorňují předpokládanou kapacitu přenosu živin. Šedí živočichové reprezentují zaniklé nebo redukované druhy (Doughty *et al.*, 2015).

Mořští savci přenášeli živiny vertikálně z hloubky do povrchových vrstev oceánu a zvyšovali tím produktivitu svrchních vrstev oceánu a současně i dostupnost kvalitní potravy pro mořské ptáky a anadromní ryby. To potenciálně zvyšovalo tok živin z oceánu do kontinentů. Konečně, v delším časovém měřítku pobřežní ptačí ostrovy, které jsou „hotspotem živin“ mohou být vystavené suchozemským živočichům a živiny se mohou šířit směrem ke kontinentu (Doughty *et al.*, 2015). Například, většina ptačích ostrovů je na kontinentálních šelfech, které se pak spojují s kontinentem během meziledových dob, čímž exponují nutriční hotspoty pro suchozemská zvířata. Každý krok je potenciálně nelineární pozitivní zpětná vazba zvýšení produktivity. Příkladem takové nelineární zpětné vazby je posun v produktivitě rostlin na ostrovech, kde byly odstraněny lišky a vrátili se mořští ptáci. Tím se zvýšila i četnost členovců na ptačích ostrovech s většími koncentracemi živin než na ostrovech bez ptáků (Polis and Hurd, 1996; Croll, 2005).

Živiny přenesené na souš jsou pak dostupné pro rostliny, kterými se živí suchozemští megaherbivoři. Živočichové přijímají z potravy P a N, a pak vylučují tyto živiny převážně ve formě moči a trusu. Tím způsobem, během svého života býložravec exportuje živiny z míst, kde se krmí do míst kde obvykle kálí a močí, čímž potenciálně vytváří heterogenitu půdní úrodnosti přes své domovské pastviny. Zatím, živiny, které byly kdysi vylučované jedním jedincem jsou

zabudované do okolní vegetace, která následně může být spotřebována jiným jedincem a živiny se pak vylučují někde jinde. V dlouhodobém časovém měřítku mohou živiny cestovat krok za krokem od jedné pastviny k druhé i přes miliony hektarů a nakonec i přes kontinentální vzdálenosti (Daufresne, 2013).

### 7.5.1. Převzal-li na sebe současný domácí dobytek roli distribuce živin od vyhynulé megafauny?

Ačkoli v současnosti je biomasa domácího dobytka mnohem větší, než celková biomasa zaniklé terestrické fauny (Barnosky, 2008), jsou dva základní důvody proč je nepravděpodobně, že domácí zvířata distribuují živiny stejným způsobem jak to dělala zaniklá fauna.

Za prvé, většina domácích zvířat v průmyslovém světě je oplocená, a ohrady omezují volný výpas a pohyb zvířat, což následně zamezuje šíření živin v ekosystému (Doughty *et al.*, 2015). Za druhé, většina pastvin má jen jeden druh zvířat, jako například hovězí dobytek. Jeden druh s největší pravděpodobností bude mít konzistentní chování. To znamená, že téměř všichni jedinci se budou stravovat na jednom určitém místě a vyprazdňovat v jiném. Tím způsobem se živiny budou vždycky soustředit na jednom stejném místě, namísto toho, aby se rozšiřovaly přes gradienty. Naproti tomu rozmanité druhy mají odlišné vzory chování při vypasení a migraci a tedy i s větší pravděpodobností budou rozptylovat živiny přes gradienty (Doughty *et al.*, 2015).

Obnovení diverzity a počtu divokých zvířat a zavedení extenzivních pastev by mohlo zlepšit situaci s recyklací a distribucí živin. Rekultivace populace kytovců by mohla zvýšit produktivitu pomocí transportu živin do oligotrofních prostorů, což by obohatilo oceánický povrch železem a dusíkem (Doughty *et al.*, 2015).

## 8. Závěr

Ekosystém mamutí tundrostepi v období pleistocénu byl unikátním a nemá současné analogy. Nejpravděpodobněji se proces přeměny tundrostepi v tundru řídil jak antropogenním vyhubením zvířat, tak i klimatickými změnami. Avšak je jednoznačně jasné, že velcí herbivoři hrají klíčovou roli v udržení pastvinných ekosystémů. V nepříznivých klimatických podmínkách megaherbivoři dokážou nahradit činnost půdních mikroorganismů a zefektivnit proces rozkladu a mineralizace rostlinného opadu. To pozitivně ovlivňuje složení vegetačních společenstev a zvyšuje produktivitu ekosystému. Kromě toho velcí býložravci zaujímají významnou pozici v globálním transportu živin. Během svého výpasu přenášejí tyto živiny přes gradienty, což vede k heterogenitě v úrodnosti půd a k vegetační rozmanitosti. Současný intenzivní výpas domácích zvířat nenahrazuje funkci kdysi vyhynulé megafauny, ale naopak zamezuje globálnímu transportu živin, a dokonce může vest i k degradaci půd. Obnovení divokých pastevních ekosystémů je globálně důležité, protože pastviny byly nejsilněji ovlivněny antropogenní činností po celém světě, více než jakýkoli jiný typ ekosystému, a to přeměnou na zemědělskou krajinu anebo vyhloubením původních živočichů. Vzhledem k nepříznivým podmínkám pro agrární průmysl je ruský daleký sever snad jedinou velkou oblastí, kde by mohl být uskutečněn pokus rekonstrukce ekosystému tundrostepi. Tato oblast by se mohla stát novým domovem pro vytlačované a ohrožené druhy zvířat.

## 9. Projekt

### 9.1. Cíle projektu

1. Výstavba 50 ha parku a introdukce prvních třech druhů velkých býložravců (jakutských koní, losů a bizonů) s dlouhodobou perspektivou rozvoje, tzn. rozšíření teritoria, zvýšení počtu herbivorů a introdukce dalších druhů živočichů. Vzhledem k počáteční stadii projektu bude mít režim pastvy polodivoký charakter a bude případně regulován.
2. Výzkumná a osvětová činnost v oblasti vlivu velkých herbivorů na okolní prostředí (taky v perspektivě).

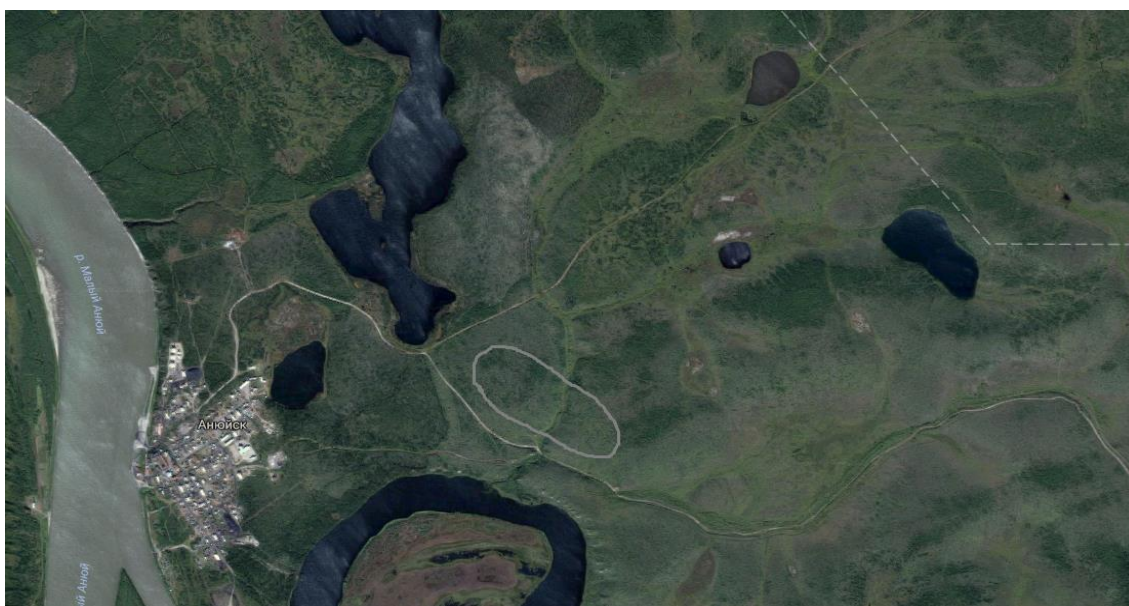
### 9.2. Hypotézy

1. Ekosystém tundrostepi za přítomnosti velkých býložravců je schopen existenci i v současných klimatických podmínkách.
2. Velcí herbivoři mají pozitivní vliv na produktivitu a složení vegetačních společenstev ekosystému.

### 9.3. Návrh projektu

#### 9.3.1. Vybrané území

Projekt introdukce velkých herbivorů bude uskutečněn na ploše o rozloze 50 ha, která se nachází přibližně 1 km východně od vesnice Aňujsk Čukotského okresu severovýchodní Sibíři v Rusku (obr. 6). Pozemek bude pronajat od státu.



**Obr. 6:** Mapa zájmového území s šedě vyznačenou plochou pro uskutečnění projektu.

### 9.3.2. Technické vybavení a infrastruktura

Před vlastní introdukcí živočichů je nutné zabezpečit veškerou infrastrukturu potřebnou pro zajištění provozu projektu. Na začátku bude postavena ohrada o délce 3 km sloužící jako oplocenka. Ohrada bude vyrobena z pletiva s elektrickým ohradníkem o výšce 170 cm. V případě nutnosti budou provedeny zemní úpravy. Současně budou do zájmového území zavedené rozvody nezbytné pro provoz parku, bude zavedena elektřina a vykopána studna. Pak bude postaven domek pro 2 hlídače parku. V domě budou dvě ložnice, obývací pokoj, kuchyňka a sociální zařízení. Topit se bude dřívím. Pro likvidaci odpadních vod z toalety, koupelny a kuchyní bude instalována čistírna odpadních vod. K domu bude přistaven malý sklad na zásoby dříví a krmiva pro živočichy. Dále bude zakoupeno jedno auto pro hospodářské potřeby.

### 9.3.3. Introdukce živočichů

Po zajištění veškeré potřebné infrastruktury budou zakoupeny a dovezeny zvířata. Vzhledem k tomu, že projekt je v počáteční stadii, budou introdukované jenom tři druhy velkých býložravců – bizoni, jakutští koně, a losi. Plánovaný počet zavezených zvířat činí: 3 bizony, 6 koní a 7 losů (za předpokladu, že v tundrostepi doby ledové na jeden kilometr čtvereční přibližně připadalo 5 bizonů, 8 koní a 15 jelenů, ale za současných podmínek by tundra neunesla větší hustotu populace herbivorů). Bizoni budou zakoupeny u národní rezervace Bělověž v Bělorusku, jakutští koně v koňských závodech hrdiny Popova v Jakutsku a losi v Sumarokovské přírodní rezervaci v Kostromě. Živočichové budou z důvodu optimální adaptace zavezeni postupně během tří měsíců. Nejdříve budou do parku vypouštěni losi, pak koně a naposledy bizoni. Živočichové do parku budou transportováni prostřednictvím vrtulníku.

## 9.4. Potenciální rozvoj projektu

Daný projekt má značný výzkumný a osvětový potenciál. Po úspěšné adaptaci prvních introdukovaných živočichů je v budoucnosti možné postupně rozšiřovat teritorium parku a introdukovat další druhy býložravců, např. jeleni, sobi, pižmoně apod. V dlouhodobé perspektivě, pokud se stabilizuje počet býložravců a teritorium parku se bude moci rozšířit až na pár tisíc hektarů, lze přidat vlky a kočkovité šelmy pro regulaci populace býložravců. Ty by sloužily jako náhrada pravěkého jeskynního lva, který obýval teritoria východní Sibíře v epoše pleistocénu. S největší pravděpodobností by se v parku mohl velice dobře adaptovat ussurijský tygr. Zajímavou se dále jeví perspektiva aklimatizace afrických lvů. Podobně jako tygr ani lev není čistě tropický druh živočicha, je dobře přizpůsobený a schopný žít ve všech klimatických pásmech. Například v Novosibirské zoo se od roku 1968 lvi chovají v otevřených výbězích celoročně, i když teplota může kolísat od +39 do -49 °C. Přitom dospělí jedinci i mláďata se cítí v těchto podmínkách dobře.

Na teritoriu parku pak bude možné postavit výzkumnou stanici a provádět výzkumy v oblasti vlivu introdukovaných živočichů na okolní ekosystém.

## 9.5. Časový harmonogram

Časový plán uskutečnění projektu je umyšlen na jeden rok. Celý projekt bude realizován v letech 2018/2019.

<b>Aktivita Měsíc/rok</b>	<b>Výstavba oplocení</b>	<b>Příprava infrastruktury (elektřina a studna)</b>	<b>Stavba domku pro hlídače a skladu</b>	<b>Zakoupení zvířat (domluva o formalitách)</b>	<b>Zakoupení auta</b>	<b>Introdukce losů</b>	<b>Introdukce koní</b>	<b>Introdukce bizonů</b>
<b>6/2018</b>								
<b>7/2018</b>								
<b>8/2018</b>								
<b>9/2018</b>								
<b>10/2018</b>								
<b>11/2018</b>								
<b>12/2018</b>								
<b>1/2019</b>								
<b>2/2019</b>								
<b>3/2019</b>								
<b>4/2019</b>								
<b>5/2019</b>								

## 9.6. Přibližný finanční rozpočet projektu

Celkové náklady na projekt činní 4.207.000 Kč. Věcné náklady zahrnují zakoupení materiálů pro výstavbu oplocení, domku se skladem, studny a čistírny odpadních vod. Zároveň jsou v této položce uvedeny náklady na zakoupení zvířat, auta a vybavení do domku. Náklady na zakoupení živočichů předpokládají, že jeden los stojí 30 tis. Kč, jeden kůň 15 tis. Kč a jeden bizon 90 tis. Kč. Celkem bude zakoupeno 7 losů, 6 koní a 3 bizoni. K vybavení do domku patří: dvě postele, stůl, tři židle, dvě skříně, kuchyňská linka se sporákem a umyvadlem, sprchový kout a záchodová mísa. V položce služby je započítané zavedení elektřiny a transport zvířat, za předpokladu, že převoz jednoho zvířete stojí 50.000 Kč (celkem 16 zvířat). Pro výstavbu oplocení, domku se skladem, studny a čistírny odpadních vod bude najat tým čtyř pracovníků. Jejich plat se skládá z osmi měsíců



práce se mzdou 20 tis. Kč měsíčně pro každého. Položka povinné zákonné odvody zahrnuje odvody do penzijního fondu Ruska (22 %), fondu sociálního pojištění (2.9 %) a fondu zdravotního pojištění (5.1 %).

<b>Věcné náklady</b>	<b>Požadováno (v Kč)</b>
Materiály pro stavbu oplocení	400.000
Materiály pro stavbu domku a skladu	600.000
Materiály pro stavbu studny	60.000
Materiály pro stavbu čistírny odpadních vod	80.000
Zvířata	570.000
Auto	400.000
Vybavení do domku	100.000
<b>Služby</b>	
Transport zvířat	800.000
Zavedení elektřiny	15.000
<b>Mzdové náklady</b>	
Mzdy stavitelům	640.000
<b>Povinni zákonné odvody</b>	<b>204.000</b>
<b>Ostatní náklady</b>	
Pronájem pozemku na jeden rok	350.000
<b>Celkové náklady projektu</b>	<b>4.207.000</b>

## 10. Seznam literatury

- Adams, J. M., Faure, H., Faure-Denard, L., McGlade, J. M. and Woodward, F. I. (1990) 'Increases in terrestrial carbon storage from the Last Glacial Maximum to the present', *Nature*, 348(6303), pp. 711–714. doi: 10.1038/348711a0.
- Álvarez-Lao, D. J. and García, N. (2011) 'Geographical distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula', *Quaternary International*. Elsevier Ltd and INQUA, 233(2), pp. 159–170. doi: 10.1016/j.quaint.2010.04.017.
- Arndal, M. F., Illeris, L., Michelsen, a., Albert, K., Tamstorf, M. and Hansen, B. U. (2009) 'Seasonal Variation in Gross Ecosystem Production, Plant Biomass, and Carbon and Nitrogen Pools in Five High Arctic Vegetation Types', *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 41(2), pp. 164–173. doi: 10.1657/1938-4246-41.2.164.
- Barnosky, A. D. (2004) 'Assessing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents', *Science*, 306(5693), pp. 70–75. doi: 10.1126/science.1101476.
- Barnosky, A. D. (2008) 'Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), pp. 11543–11548. doi: 10.1073/pnas.0801918105.
- Barthelemy, H., Stark, S. and Olofsson, J. (2015) 'Strong responses of subarctic plant communities to long-term reindeer feces manipulation', *Ecosystems*, 18(5), pp. 740–751. doi: 10.1007/s10021-015-9856-y.
- Čapek, P. and Šantrůčková, H. (2016) 'Proč se vědci obávají odtávání permafrostu', *Živa*, 2, pp. 56–60.
- Chapin, F. and Shaver, G. (1996) 'Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change', *Ecology*, (77), pp. 822–40.
- Coblentz, W. K., Akins, M. S., Cavadini, J. S. and Jokela, W. E. (2017) 'Net effects of nitrogen fertilization on the nutritive value and digestibility of oat forages', *Journal of Dairy Science*, 100(3), pp. 1739–1750. doi: 10.3168/jds.2016-12027.
- Conder, J. A., Forsyth, D. W. and Parmentier, E. M. (2002) 'Asthenospheric flow and asymmetry of the East Pacific Rise, MELT area', *J. Geophys. Res.*, 107(B12), p. 2344. doi: 10.1029/2001jb000807.
- Croll, D. A. (2005) 'Introduced Predators Transform Subarctic Islands from Grassland to Tundra',

- Science*, 307(5717), pp. 1959–1961. doi: 10.1126/science.1108485.
- Cwynar, L. C. and Ritchie, J. C. (1980) ‘Arctic Steppe-Tundra: A Yukon Perspective’, *Science*, 208(4450), pp. 1375–1377. doi: 10.1126/science.208.4450.1375.
- Dale Guthrie, R. (2006) ‘New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions’, *Nature*. Nature Publishing Group, 441(7090), pp. 207–209. doi: 10.1038/nature04604.
- Daufresne, T. (2013) ‘Palaeoecology: Megafauna as a nutrient pump’, *Nature Geoscience*. Nature Publishing Group, 6(9), pp. 679–680. doi: 10.1038/ngeo1932.
- Doughty, C. E., Roman, J., Faurby, S., Wolf, A., Haque, A., Bakker, E. S., Malhi, Y., Dunning, J. B. and Svenning, J.-C. (2015) ‘Global nutrient transport in a world of giants’, *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 113(4), pp. 1–6. doi: 10.1073/pnas.1502549112.
- Friedlingstein, P., Prentice, K. C., Fung, I. Y., John, J. G. and Brasseur, G. P. (1995) ‘Carbon-biosphere-climate interactions in the last glacial maximum climate’, *Journal of Geophysical Research*, 100(D4), pp. 7203–7221. doi: 10.1029/94JD02948.
- Gough, L. and Hobbie, S. E. (2003) ‘Responses of moist non-acidic arctic tundra to altered environment: productivity, biomass, and species richness’, *Oikos*, 103(1), pp. 204–216. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12363.x.
- Grellmann, D. (2002) ‘Plant responses to fertilization and exclusion of grazers on an arctic tundra heath’, *Oikos*, pp. 190–204.
- Guthrie, R. (1990) *Frozen fauna of the mammoth steppe: the story of Blue Babe*. Chicago: University of Chicago Press.
- Hopkins, D. (1982) ‘Aspects of the paleogeography of Beringia during the late Pleistocene’, *Paleoecology of Beringia*, pp. 3–28.
- Jonasson, S., Michelsen, A., Schmidt, I. and Nielsen, E. (1996) ‘Microbial biomass C, N and P in two arctic soils and responses to addition of NPK fertilizer and sugar: implications for plant nutrient uptake’, *Oecologia*, (98), pp. 190–204.
- Klaassen, M. and Nolet, B. A. (2008) ‘Stoichiometry of endothermy: Shifting the quest from nitrogen to carbon’, *Ecology Letters*, 11(8), pp. 785–792. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01180.x.
- Kuzyakov, Y. and Xu, X. (2013) ‘Competition between roots and microorganisms for nitrogen:

- Mechanisms and ecological relevance', *New Phytologist*, 198(3), pp. 656–669. doi: 10.1111/nph.12235.
- Leroux, S. J., Hawlena, D. and Schmitz, O. J. (2012) 'Predation risk, stoichiometric plasticity and ecosystem elemental cycling.', *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 279(1745), pp. 4183–91. doi: 10.1098/rspb.2012.1315.
- Mack, M. C., Schuur, E. A., Bret-Harte, M. S., Shaver, G. R. and Chapin III, F. S. (2004) 'Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization', *Nature*, 431(September), pp. 440–443. doi: 10.1038/nature02887.
- Manseau, M. and Gauthier, G. (2013) 'Interactions Between Greater Snow Geese and Their Rearing Habitat Author ( s ): Micheline Manseau and Gilles Gauthier Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1940850> . INTERACTIONS BETWEEN GREATER SNOW GEESE A', 74(7), pp. 2045–2055.
- Manzoni, S. and Porporato, A. (2009) 'Soil carbon and nitrogen mineralization: Theory and models across scales', *Soil Biology and Biochemistry*, 41(7), pp. 1355–1379. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.02.031.
- Martin, P. and Klein, R. (1989) 'Quaternary extinctions: a prehistoric revolution'.
- McKendrick, J. D. (1980) 'Some effects of mammalian herbivores and fertilization on tundra soils and vegetation', *Arctic and Alpine Research*, 12(4), pp. 565–578.
- McNaughton, S., Banyikwa, F. and McNaughton, M. (1997) 'Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers', *Science*.
- Mulder, C. P. H., Jones, H. P., Kameda, K., Palmborg, C., Schmidt, S., Ellis, J. C., Orrock, J. L., Wait, A., Wardle, D. A., Yang, L., Young, H., Croll, D. A. and Vidal, E. (2011) 'Impacts of Seabirds on Plant and Soil Properties', in *Seabird Islands*. Oxford University Press, pp. 135–176. doi: 10.1093/acprof:osobl/9780199735693.003.0005.
- Nicol, S., Bowie, A., Jarman, S., Lannuzel, D., Meiners, K. M. and Van Der Merwe, P. (2010) 'Southern Ocean iron fertilization by baleen whales and Antarctic krill', *Fish and Fisheries*, 11(2), pp. 203–209. doi: 10.1111/j.1467-2979.2010.00356.x.
- O'Neill, R. V (1976) 'Ecosystem Persistence and Heterotrophic Regulation', *Ecology*, 57(6), pp. 1244–1253. doi: 10.2307/1935048.
- Owen-smith, A. N., Paleobiology, S., Summer, N. and Owen-smith, N. (2011) 'Paleontological

- Society Pleistocene Extinctions: The Pivotal Role of Megaherbivores Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores', 13(3), pp. 351–362.
- Pastor, J., Cohen, Y. and Hobbs, N. (2006) 'The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles', *Cambridge University Press*, pp. 298–324.
- Polis, G. A. and Hurd, S. D. (1996) 'Linking Marine and Terrestrial Food Webs: Allochthonous Input from the Ocean Supports High Secondary Productivity on Small Islands and Coastal Land Communities', *The American Naturalist*, 147(3), pp. 396–423. doi: 10.1086/285858.
- Šantrůčková, H. (2014) *Základy ekologie půdy*. Edited by J. univerzita v Č. Budějovicích. České Budějovice.
- Schirmer, L. et al. (2000) 'palaeoenvironmental and Palaeoclimatic Records from Permafrost Deposits in the Arctic Region of Northern Siberia', *GeoLines*, 11(April 2016), pp. 97–118.
- Schlesinger, W. H., Reynolds, J. F., Cunningham, G. L., Huenneke, L. F., Jarrell, W. M., Virginia, R. A. and Whitford, W. G. (1990) 'Biological Feedbacks in Global Desertification', *Science*, 247(4946), pp. 1043–1048. doi: 10.1126/science.247.4946.1043.
- Schramski, J. R., Dell, A. I., Grady, J. M., Silby, R. M., Brown, J. H., Sibly, R. M. and Brown, J. H. (2015) 'Metabolic theory predicts whole-ecosystem properties', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(8), p. 201423502. doi: 10.1073/pnas.1423502112.
- Severinghaus, J. P. (1999) 'Abrupt Climate Change at the End of the Last Glacial Period Inferred from Trapped Air in Polar Ice', *Science*, 286(5441), pp. 930–934. doi: 10.1126/science.286.5441.930.
- Shaver, G. and Chapin, F. (1995) 'Long-term responses to factorial, NPK fertilizer treatment by Alaskan wet and moist tundra sedge species', *Ecography*, (18), pp. 259–75.
- Sher, A. V., Kuzmina, S. A., Kuznetsova, T. V. and Sulerzhitsky, L. D. (2005) 'New insights into the Weichselian environment and climate of the East Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals', *Quaternary Science Reviews*, 24(5–6), pp. 533–569. doi: 10.1016/j.quascirev.2004.09.007.
- Stephenson, R. and Gerlach, S. (2001) 'Wood bison in late Holocene Alaska and adjacent Canada: Paleontological, archaeological and historical records', *Bar International*.
- Vartanyan, S. (2007) 'Wrangel Island in the end of Quaternary period: geology and paleogeography', *Ivan Limbakh Publishing, Saint Petersburg, Russia*.

- Vartanyan, S. L., Garutt, V. E. and Sher, A. V. (1993) 'Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic', *Nature*, 362(6418), pp. 337–340. doi: 10.1038/362337a0.
- Velichko, A. and Gerisimov, I. (1973) *The natural process in the Pleistocen*, Nauka. Moscow.
- Wal, R. Van der, Bardgett, R., Harrison, K. and Stien, A. (2004) 'Vertebrate herbivores and ecosystem control: cascading effects of faeces on tundra ecosystems', *Ecography*, (27), pp. 242–252.
- Wilkinson, D. M. and Ruxton, G. D. (2013) 'High C/N ratio (not low-energy content) of vegetation may have driven gigantism in sauropod dinosaurs and perhaps omnivory and/or endothermy in their juveniles', *Functional Ecology*, 27(1), pp. 131–135. doi: 10.1111/1365-2435.12033.
- Zimov, A. S. A., Chuprynin, V. I., Oreshko, A. P., Iii, F. S. C., Reynolds, J. F., Chapin, C. and Url, S. (1995) 'Steppe-Tundra Transition : A Herbivore-Driven Biome Shift at the End of the Pleistocene The structure of natural allowing according of individual groups distribution have been used to deduce relationships of past vegetation', *The American Naturalist*, 146(5), pp. 765–794. Available at: <http://www.jstor.org/stable/2462990>.
- Zimov, S. (2007) 'Мамонтовые степи и будущий климат', *Наука в России*, (5), pp. 105–112.
- Zimov, S. A. (2005) 'Pleistocene Park : Return of the Mammoth ' s Ecosystem', *Science*, 8(5723), pp. 796–798.
- Zimov, S. A., Schuur, E. A. G. and Chapin III, F. S. (2006) 'CLIMATE CHANGE: Permafrost and the Global Carbon Budget', *Science*, 312(5780), pp. 1612–1613. doi: 10.1126/science.1128908.
- Zimov, S. A., Zimov, N. S. and Chapin, F. S. (2012) 'The Past and Future of the Mammoth Steppe Ecosystem', in *Paleontology in Ecology and Conservation*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 193–225. doi: 10.1007/978-3-642-25038-5\_10.
- Zimov, S. A., Zimov, N. S., Tikhonov, A. N. and Chapin, I. S. (2012) 'Mammoth steppe: A high-productivity phenomenon', *Quaternary Science Reviews*. Elsevier Ltd, 57, pp. 26–45. doi: 10.1016/j.quascirev.2012.10.005.