

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Vliv rostlin s různou ekonomickou strategií na půdní procesy

Bakalářská práce

Kateřina Škopová

Školitelka: doc. Mgr. Eva Kaštovská, Ph.D.

České Budějovice 2022

Škopová, K., 2022: Vliv rostlin s různou ekonomickou strategií na půdní procesy. [Influence of plants with different economic strategies on soil processes. Bc. Thesis, in Czech.] – 35 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: Bakalářská práce se zabývá interakcemi mezi rostlinami a půdou prostřednictvím rostlinného opadu a živých kořenů, porovnává vlivy rostlin s kompetitivní a konzervativní strategií nakládání se zdroji na půdu a fungování ekosystémů. Na literární rešerši navazuje návrh vědeckého projektu, jehož cílem je prohloubit znalosti o rhizosférických procesech kompetitivních a konzervativních druhů a ověřit platnost hypotéz, že kompetitivní druhy ovlivňují své okolí intenzivněji než konzervativní.

Annotation: This bachelor thesis addresses plant-soil interactions through plant litter and living roots, compares the effects of plants with a competitive and conservative resource management strategy on soil and ecosystem functioning. The literature review is followed by a proposal for a scientific project aimed at increasing knowledge of the rhizosphere processes of competitive and conservative species and testing the validity of the hypothesis that competitive species affect their environment more intensively than conservative species.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích, dne 13. dubna 2022

Škopová Kateřina

Poděkování:

Ráda bych poděkovala mé školitelce Evě Kaštovské za odborné vedení, rady, čas, který mi věnovala a hlavně za trpělivost, a že to se mnou nevzdala. Také bych chtěla poděkovat za podporu od mých prarodičů, mamince, která na mě dohlížela a mému kocourkovi s kočičkou, kteří leželi vždy po mém boku.

Obsah

1.	Úvod	1
2.	Literární rešerše	3
2.2	Půda.....	3
2.2.1	Význam a funkce půdy	3
2.2.2	Vznik půdy	3
2.2.3	Složení půdy, půdní organická hmota (POH).....	4
2.3	Rostliny a jejich interakce s půdou.....	5
2.3.1	Strategie rostlin – využití funkčních znaků pro popis vlivu rostlin na půdu.....	6
2.3.2	Vliv rostlin na půdu prostřednictvím opadu.....	8
2.3.3	Vliv rostlin na půdu prostřednictvím aktivity živých kořenů	10
2.3.4	Odlišnosti v rhizosféře kompetitivních a konzervativních rostlin	16
2.3.5	Srovnání vlivu kompetitivních a konzervativních rostlin na půdu – shrnutí	16
3.	Projekt: Porovnání intenzity a rozsahu procesů v rhizosféře kompetitivních a konzervativních druhů trav.....	19
3.1	Obecný metodický přístup	20
3.1.1	Odběr vzorků půdy, hnojení a charakterizace, příprava rhizoboxů	21
3.1.2	Výběr kompetitivních a konzervativních druhů trav, jejich pěstování v rhizoboxech	22
3.1.3	Analýzy rostlin a jejich rhizosfér.....	22
3.1.4	Statistické zpracování získaných dat	24
3.2	Časový harmonogram projektu.....	24
3.3	Rozpočet projektu	25
4.	Závěr.....	27
5.	Seznam použité literatury	29

1. Úvod

Vztahy mezi půdou a rostlinami zajišťují fungování suchozemských ekosystémů a významně ovlivňují jejich charakter: složení vegetace, produktivitu i zásobu organické hmoty v půdě. Rostlinný materiál vstupující do půdy ve formě opadu a organických látek uvolňovaných z živých kořenů je zásadním zdrojem uhlíku, energie a živin pro půdní organismy. Činností půdních organismů dochází k postupnému rozkladu organických látek, recyklaci živin v nich obsažených a jejich opětovnému zpřístupnění rostlinám, a k tvorbě stabilní půdní organické hmoty. Půda tak hraje klíčovou roli v růstu rostlin.

Podmínky prostředí: klima a vlastnosti půdy, určují charakter vegetace v daném ekosystému. Selektují rostlinné druhy s podobnými nároky na prostředí – s podobnými ekologickými nikami. Rostliny přizpůsobují podmínkám prostředí rychlost růstu, podle potřeby investují energii a zdroje do tvorby nadzemní nebo podzemní biomasy, do jisté míry mohou měnit obsah živin, zásobních a dalších látek v rostlinné biomase. Tyto a další vlastnosti rostliny, které ovlivňují růst, reprodukci a přežívání rostliny, se nazývají funkční znaky. Jejich soubor charakterizuje životní (ekonomickou) strategii rostliny. Ukazuje se, že strategie rostliny úzce souvisí s mnoha vlastnostmi půdy – s rychlostí přeměn živin, s jejich dostupností, a také s akumulací půdní organické hmoty.

Tradičně byl kladen důraz především na vliv složení rostlinného opadu, které souvisí s rychlostí dekompozice a mineralizace a s dostupností živin v půdě. Studie z posledních let prokázaly, že rostliny významně ovlivňují půdu také v průběhu vegetační sezóny, především prostřednictvím organických látek (rhizodepozice) vylučovaných z živých kořenů a příjmem živin z půdy. Rostliny těmito procesy utvářejí v okolí svých kořenů specifické prostředí, rhizosféru, osídlenou specifickými společenstvy organismů, jejíž fyzikálně-chemické vlastnosti se liší od okolní půdy. Velikost rhizodepozice a rychlost příjmu živin, stejně jako složení opadu, úzce souvisí s ekonomickou strategií rostliny. Ekonomická strategie rostlin tedy významně ovlivňuje vlastnosti půdy a procesy, které v ní probíhají během vegetační sezóny i v období vegetačního klidu.

Tato práce si klade za cíl shrnout a propojit publikované informace o vlivech rostlin na půdní společenstva, rozklad organické hmoty, přeměny živin a poutání uhlíku v půdách a o vztazích mezi půdními vlastnostmi a rozdílnými ekonomickými strategiemi rostlin a rostlinných společenstev. Na základě rešerše bude navržen projekt, který bude řešit otázku, jak se liší aktivita a prostorová distribuce extracelulárních enzymů, jež se podílejí na dekompozici organické hmoty a uvolňování živin v rhizosféře rostlin s různou ekonomickou

strategií. Výsledky projektu přispějí k detailnějšímu pochopení, jak vlastnosti rostliny ovlivňují půdní procesy a jaké jsou důsledky (zpětná vazba) pro rostliny samotné. Tyto znalosti jsou potřebné také k odhadům reakcí ekosystémů s různou vegetací na měnící se podmínky prostředí.

2. Literární rešerše

2.2 Půda

2.2.1 Význam a funkce půdy

Půda je samostatný přírodní útvar, který vzniká z povrchových zvětralin zemské kůry a organických zbytků za působení půdotvorných faktorů. Je stanovištěm pro růst rostlin, ale i životním prostředím půdních organismů. Půda je stále se vyvíjející živý systém, který nelze nikdy plně nahradit. Nese s sebou přežití a prosperitu všech suchozemských biologických společenstev, přirozených i umělých. Proto je cenným přírodním bohatstvím (Ministerstvo ŽP, 2020).

Půda plní mnoho funkcí a poskytuje řadu ekosystémových služeb. Lidé si půdy cenili hlavně kvůli její produkční funkci, zajišťující potravu, stavební i jiný materiál. Půda je také dlouhodobou zásobárnou obrovského množství uhlíku (C) a živin vázaných v půdní organické hmotě (POH), z níž se zároveň pomalu uvolňují a zajišťují růst rostlin. Především díky dostatečnému obsahu organické hmoty rostlinného původu je půda schopna zadržet velké množství vody, regulovat její odtok a ovlivňovat tak vodní režim krajiny. Se zadržením a pohybem vody v půdě souvisí i významná čistící schopnost půd nebo naopak negativní vliv na kvalitu vod v případě degradovaných, znečištěných půd. V neposlední řadě je půda životním prostředím mnoha druhů půdních organismů, zdrojem potenciálně využitelných genů a bioaktivních látek a zároveň i prostředím, které uchovává biologické a kulturní dědictví lidské společnosti (Kaštovská, 2020).

2.2.2 Vznik půdy

Vznik půd je komplexní a dlouhodobý proces. V podmínkách mírného klimatu vzniká centimetrová vrstva půdy i stovky let (Šimek et al., 2020). Základem je matečná hornina, která působením abiotických, a později především biotických faktorů, zvětrává. Vzniká půdotvorný substrát a také se při tom rozpouští látky, které se stávají zdrojem živin pro první organismy (Šantrůčková et al., 2018). Všechny pionýrské organismy mají několik společných vlastností. Jsou autotrofní, často schopné fixovat vzdušný dusík, mají krátký životní cyklus, malou velikost a jsou odolné vůči stresovým podmínkám. Tyto organismy (sinice a jiné autotrofní bakterie, řasy, lišejníky) urychlují zvětrávání substrátu a uvolňování živin z něj (dýcháním (uvolňováním vydýchaného CO₂ do půdního prostředí a vylučováním organických kyselin) (Šantrůčková et al., 2018) a do nového prostředí přináší organickou hmotu. Obohacují tak

substrát o limitující prvky – organický uhlík, a dále dusík a fosfor v dostupných formách (Šantrůčková et al., 2018; Šimek et al., 2020). To později umožňuje rozvoj vyšších rostlin a heterotrofních organismů, jejichž vývoj je závislý na přítomnosti organických zbytků v půdě. Právě interakce rostlin s půdními organismy jsou zásadním přirozeným biotickým činitelem, který se podílí na pedogenezi již vyvinutých půd (Šantrůčková et al., 2018).

2.2.3 Složení půdy, půdní organická hmota (POH)

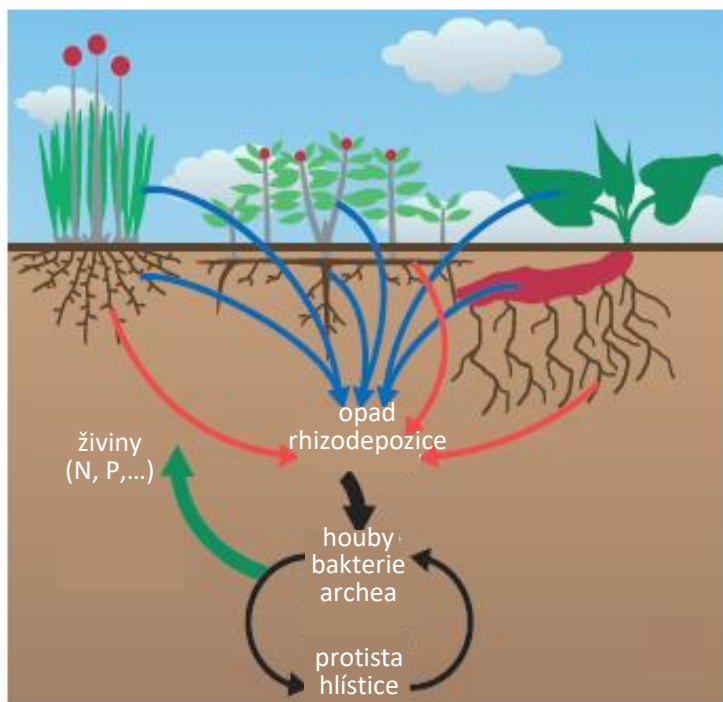
Půda je asi z 50 % objemu tvořena pevnými částicemi minerálního nebo organického původu. Půdní póry mezi částicemi jsou vyplněny půdním vzduchem a půdním roztokem. Minerální částice mají různou velikost, tvar a chemické složení, v závislosti na typu matečné horniny, klimatu a stupni zvětrávání. Půdní minerály lze dělit na primární, tvořící hrubší (např. balvany, štěrky, písek), ale i jemnější částice (prach), a sekundární jílové minerály (<2 µm) vzniklé chemickým zvětráváním, tvořící nejjemnější frakci půdy. Zastoupení a uspořádání hrubých a jemných částic (textura a struktura půdy) má vliv např. na pórovitost, provzdušnění, infiltraci, pohyb a retenci vody v půdě i schopnost zadržovat živiny. Tyto vlastnosti dále ovlivňují pronikání kořenů do půdy, její další oživení i schopnost poutat a stabilizovat uhlík (Šantrůčková et al., 2018).

Organická hmota nacházející se v půdě (POH) je směsí organických látek pocházejících především z pozůstatků těl rostlin (ale i živočichů) v různém stádiu rozkladu, buněk půdních mikroorganismů, produktů jejich metabolismu a následných reakcí v půdě (Lehmann & Kleber, 2015; Paul, 2016). Běžně tvoří asi 5 hmotnostních % půdy, ale její obsah se může pohybovat od méně než 1 % ve velmi chudých či mladých půdách po více než 90 % v organických (rašelinných) půdách. Součástí POH je kromě mrtvé složky (> 90 %) také složka živá, která běžně zaujímá méně než 4 % (Šimek et al., 2015). Tato malá součást POH je hnacím motorem všech rozkladných a mineralizačních procesů probíhajících v půdě. Součástí živé POH jsou kořeny rostlin, mikroorganismy, mesofauna, makrofauna a megafauna. Všechny organismy žijící v půdě, ať už trvale nebo jen dočasně, jsou označovány jako edafon (Šimek et al., 2015; Šantrůčková et al., 2018). Půdní živočichové a mikroorganismy hrají nepostradatelnou roli při vzniku a vývoji půdy, spoluvytváří ji a ovlivňují všechny důležité vlastnosti půdy v její plně vyvinuté podobě. Přispívají k tvorbě a udržení půdní drobtovité struktury (tvorba půdních agregátů), jsou zodpovědné za rozklad a přeměny odumřelé biomasy a cizorodých látek, recyklují živiny a zpřístupňují je rostlinám, a podílí se na tvorbě stabilní půdní organické hmoty (Šimek et al., 2020). Kořeny pak

„propojují“ nadzemní a podzemní prostředí suchozemského ekosystému a svou aktivitou významně ovlivňují své okolí. Právě těmto interakcím probíhajícím mezi rostlinami a půdou prostřednictvím kořenů bude věnována podstatná část této práce.

2.3 Rostliny a jejich interakce s půdou

Jedním ze základních vztahů mezi rostlinou a půdou je její mechanické ukotvení v pevném substrátu. Kořeny rostlin prorůstávají do půdy, běžně do několika desítek centimetrů, ale i do hloubky několika desítek metrů (Šimek et al., 2021), a zajišťují tak ukotvení a oporu nadzemních částí. Motorem fungování suchozemských systémů jsou pak aktivní interakce rostlin s půdou, jejichž základním principem je „výměna“ organických látek rostlinného původu za dostupné živiny (obr. 1). Rostlina pomocí svých nadzemních částí zajišťuje fotosyntetickou fixaci C, jehož velká část vstupuje do půdy a obohacuje ji o organické látky. Ty slouží jako zdroj energie, uhlíku a živin pro heterotrofní organismy, které jsou součástí půdního dekompozičního řetězce. Půdní organismy zajišťují postupný rozpad a rozklad organické hmoty vstupující do půdy. Jejich činností dochází k přeměnám, mineralizaci a uvolňování živin v takových formách, které jsou rozpustné ve vodě a znovu přístupné pro rostliny, a také k tvorbě stabilní půdní organické hmoty (obr. 1) (Soukup & Tylová, 2020; Šimek et al., 2021).



Obr. 1. Interakce mezi rostlinami a půdními organismy. Rostliny vytváří v procesech fotosyntézy a navazujícího metabolismu organické látky, z nichž staví svoji nadzemní a podzemní biomasu. Část této biomasy každoročně odumírá a vstupuje do půdy jako opad. Živé kořeny vylučují do půdy směs organických látek (rhizodepozice), jejíž důležitou součástí jsou jednoduché látky – exudáty. Všechny tyto organické látky slouží jako potrava půdním mikroorganismům a dalším organismům v půdním potravním řetězci. Organismy při zpracování těchto látek uvolňují do půdy živiny ve formách přijatelných rostlinami. Převzato ze Šimek et al. (2021). Upraveno.

Rostlinná organická hmota vstupující do půdy má dvě základní podoby. Je to **opad** – odumřelá rostlinná biomasa, a **rhizodepozice** – směs organických látek vylučovaných do půdy živými kořeny. V půdě byla tradičně větší pozornost věnována aktivitě saprotrfních bakterií a hub, jejichž hlavním zdrojem C je opad, a tedy také vlivu rostlin na půdu prostřednictvím množství a složení opadu. Nedávné studie využívající technik značení vegetace stabilními izotopy nebo fyziologické manipulace vegetace (zastínění, přerušení toku asimilátu do kořenů) však ukázaly, že až polovina půdní respirace pochází právě z čerstvých rostlinných asimilátů (tzv. autotrofní dýchání), které zahrnuje nejen dýchání živých kořenů, ale také mykorhizních hub a dalších mikroorganismů asociovaných s kořeny (Bardgett et al., 2014; Poirier et al., 2018; Kaštovská, 2020). Aktivita živých kořenů, především vylučování kořenových exudátů, je tedy stejně důležitým hnacím motorem biologických procesů v půdě jako pomalejší toky C spojené s rozkladem rostlinného opadu (heterotrofní dýchání) (Högberg & Read, 2006).

Oba zdroje rostlinné organické hmoty, opad a rhizodepozice, se výrazně liší svým složením a také periodou, kdy vstupují do půdy a působí na její vlastnosti. Z toho vyplývá i jejich rozdílný vliv na složení a aktivitu půdních organismů, které je využívají, na cykly živin i tvorbu organické hmoty (Rasse et al., 2005; Bardgett et al., 2014). V dalších kapitolách bude proto vliv rostlin na půdu prostřednictvím těchto dvou vstupů popsán odděleně.

2.3.1 Strategie rostlin – využití funkčních znaků pro popis a pochopení vlivu rostlin na půdu

Aktivita rostlin, zahrnující rychlost růstu, složení biomasy, alokaci do nadzemní a podzemní biomasy (Mason & de Bello, 2013), ale i složení rhizodepozice (Edwards et al., 2018) a rhizosférního společenstva (Chroňáková et al., 2019) jsou druhově specifické a dále ovlivněné vlastnostmi prostředí (Chroňáková et al., 2019; Cardenas et al., 2021). Tato skutečnost ztěžuje rozpoznání, pochopení a popis mechanismů, kterými rostliny ovlivňují fungování půdy. Jisté zobecnění a zjednodušení přináší sledování vlastností rostlin, tzv. funkčních znaků, kterých je méně než rostlinných druhů samotných (Mason & de Bello, 2013). Tento přístup (tzv. trait-based approach) se v mnoha studiích ukázal jako účinný nástroj pro predikci funkčního složení půdního mikrobiálního společenstva, rychlosti přeměn C a N v půdě a akumulace POH (de Deyn et al., 2008; Grigulis et al., 2012; de Vries & Bardgett, 2012).

Funkční znaky odrážejí adaptaci rostlin na dlouhodobé, ale i krátkodobější působení široké škály biotických a abiotických faktorů prostředí (Reich et al., 2003; Dunmei et al.,

2020). Rostliny se mohou lišit ve svých morfologických i fyziologických vlastnostech na velkých gradientech prostředí, ale zároveň i v rámci místního měřítka v určitém rostlinném společenstvu (Anderegg et al., 2018; Fyllas et al., 2020; Dunmei et al., 2020). Určitá variabilita je možná i v rámci jednoho druhu rostliny (Fyllas et al., 2020; Cardenas et al., 2021). Rostlinné funkční znaky, které mají vysokou vypovídací schopnost při predikci dostupnosti živin v půdě, dynamice přeměn C a N a obsahu POH v ekosystému, jsou spojeny především s fotosyntetickou aktivitou rostlin (specifická listová plocha, rychlost růstu rostlin, celková biomasa) a poměrem C:N rostlinných pletiv. Zatímco fotosyntetická aktivita rostlin souvisí s rychlostí růstu a tvorby biomasy, s potřebou čerpání živin z půdy a s tokem exudátů do půdy (Baptist et al., 2015; Kaštovská et al., 2017; Henneron et al., 2020a), C:N poměr v rostlinné biomase souvisí s její trvanlivostí, ovlivňuje intenzitu dýchání rostlin (Högberg & Read, 2006) a rozložitelnost rostlinného opadu (Berg & McClaugherty, 2008; Grigulis et al., 2012; Freschet et al., 2013).

Rostliny rostoucí na místech s podobnými podmínkami mají většinou podobné funkční znaky. Soubor těchto znaků pak definuje způsob, jakým rostlina využívá dostupné zdroje – udává (životní, ekonomickou, nutriční) **strategii** daného rostlinného druhu (Reich et al., 2003). Klasická rostlinná ekologie rozeznává tři strategie, tzv. CSR strategie, které lze od sebe rozlišit na základě morfologických znaků, nakládání s dostupnými zdroji, fenologie a reakce rostliny na stresové situace (Grime, 1977). Rostliny s jednotlivými strategiemi lze popsat následovně. C-stratégové (druhy s kompetitivní strategií) dominují v relativně nenarušeném, stabilním prostředí s vysokou dostupností živin, S-stratégové (druhy s konzervativní strategií) dobře snášejí stres vyvolaný prostředím s trvale omezeným přístupem ke zdrojům a R-stratégové (druhy s ruderní strategií) obývají silně narušená stanoviště, protože jsou schopni regenerace po událostech poškozujících biomasu (Grime, 1977).

Z hlediska pochopení vlivu rostlin na půdu a fungování ekosystému je tento pohled zjednodušen na dvě strategie a **rostliny** jsou děleny na **rychle rostoucí, kompetitivní a pomaleji rostoucí, konzervativní** (Reich et al., 2003; Grigulis et al., 2012; Henneron et al., 2020a). V živinami bohatších ekosystémech dominují kompetitivní druhy rostlin. Tyto rostliny se vyznačují vyšší fotosyntetickou kapacitou díky velké specifické listové ploše a intenzivním příjmem živin (N a P) díky velké specifické délce a povrchu kořenů. Rychle rostou, tvoří přednostně nadzemní biomasu, ale obsah sušiny listů a kořenů je poměrně nízký, což vede ke krátké životnosti a rychlému obratu biomasy (Grigulis et al., 2012; Guyonnet et al., 2017). Opakem jsou konzervativní, pomaleji rostoucí druhy rostlin, vyskytující se především v živinami chudších půdách. Tyto rostliny „šetří“ limitující zdroje. Vytváří

biomasy bohatou na strukturní látky, s nižším obsahem N a P, ale vyšší sušinou, a tedy i delší životností. Vytváří rozsáhlý systém podzemní biomasy umožňující získávat živiny z velkého objemu půdy. Jejich listy i kořeny mají menší specifickou plochu ve srovnání s kompetitivními druhy a jejich opad s vysokým C:N a C:P poměrem se pomaleji rozkládá (Grigulis et al., 2012; Freschet et al., 2013; Guyonnet et al., 2017).

2.3.2 Vliv rostlin na půdu prostřednictvím opadu

2.3.2.1 Obecné složení opadu, jeho dekompozice a přeměny v půdě

Opad je tvořen odumřelými zbytky nadzemních a podzemních částí rostlin, které se shromažďují na povrchu půdy, respektive vstupují do půdního profilu, kde se postupně rozkládají (Berg & McClaugherty, 2008). Většina opadu vzniká na konci vegetačního období, v souvislosti se snižující se teplotou (Yang et al., 2017). Rostliny se dostávají do stavu dormance a část jejich biomasy zestárne, což vede k postupnému odumírání buněk, pletiv, orgánů, a nakonec i celých částí rostlin (Procházka et al., 1998). Hlavními stavebními prvky rostlinného opadu jsou (stejně jako u živých rostlinných orgánů) strukturní sloučeniny bohaté na C (Berg & McClaugherty, 2008; Paul, 2016). Jedná se zejména o celulózu, hemicelulózu a lignin, které se dále spojují do lignocelulózových komplexů, dále v mnohem menší míře o proteiny, škrob a jednoduché cukry, tukové látky (především kutin a suberin), vosky a polyfenoly (Šimek et al., 2021). Opad obsahuje výrazně méně živin než živý rostlinný materiál. Důvodem je, že rostliny v průběhu odumírání tkání část živin v nich obsažených resorbují a ukládají v přeživších částech, protože jejich dostupnost řídí a často limituje rychlost růstu. Průměrná účinnost resorpce činí 50 % pro N a 52 % pro P a zvyšuje se v prostředích chudých živinami (Aerts, 1996; Kaštovská et al., 2018).

Opad vstupuje do půdy v pevné formě. Pro půdní organismy představuje komplexní zdroj bohatý na C a relativně chudý na živiny, který v půdě podléhá postupné dekompozici. Dekompozice je proces zahrnující fyzikální, chemické a biologické děje, které zajišťují rozklad opadu, částečnou mineralizaci a přeměnu organické hmoty na stabilnější formy (Berg & McClaugherty, 2008; Šantrůčková et al., 2018). Na dekompozici se podílí půdní živočichové, jako jsou roztoči, chvostoskoci, žížaly a další zástupci meso- a makrofauny, kteří fragmentují pevné části opadu a částečně ho přeměňují ve svém trávicím traktu, a půdní mikroorganismy – především houby, bakterie a archea, zajišťující enzymatické štěpení komplexních látek na jednodušší a jejich další přeměny (Berg & McClaugherty, 2008). Rostlinné zbytky se při rozkladu částečně mineralizují na oxid uhličitý a vyluhují se z nich

jednoduché organické sloučeniny (Berg & McClaugherty, 2008), které jsou dále z části zabudovány do těl organismů a jejich metabolitů. Ty jsou buď opakovaně vystaveny dekompozici a mineralizaci v dalších stupních potravních sítí nebo setrvávají v půdě delší dobu (Šantrůčková et al., 2018) díky procesům stabilizace uzavřením v půdních agregátech nebo vazbou na jílové částice (Lehmann & Kleber, 2015). Výsledkem těchto procesů je POH tvořená směsí organických látek v různém stupni rozkladu od zcela nerozložených rostlinných zbytků po přeměněné a stabilizované látky mikrobiálního či rostlinného původu (Lehmann & Kleber, 2015; Paul, 2016).

2.3.2.2 Faktory ovlivňující rychlost dekompozice a následné přeměny opadu v půdě

Rychlost dekompozice je ovlivňována fyzikálně-chemickými a biochemickými vlastnostmi prostředí, aktivitou edafonu a rozložitelností opadu samotného (Šantrůčková et al., 2018). Rozložitelnost opadu ovlivňují strukturní a chemické vlastnosti rostlin, především poměr snadno a hůře rozložitelných látek (především ligninu a fenolických látek) a obsah živin (Freschet et al., 2013). Tyto vlastnosti se přirozeně liší mezi rostlinnými orgány (Freschet et al., 2013), kdy se primárně rozlišuje především nadzemní a podzemní opad (Grigulis et al., 2012).

Nadzemní opad, složený z odumřelých fotosynteticky aktivních (listů, jehliček) a strukturních částí vyšších rostlin (stonky, větve, kůra, kmeny) je kolonizován některými rozkladači ještě ve spojení s rostlinou. Po odpadnutí se hromadí na povrchu půdy, vytváří opadovou vrstvu, tzv. detritosféru. Zde je postupně kolonizován a rozkládán půdními organismy. Navíc je vystaven přímému slunečnímu záření a působení srážek, což urychluje jeho rozpad, rozklad a vyplavování živin a rozpustných organických látek do půdy (Berg & McClaugherty, 2008; Angst et al., 2017a). Fragmenty opadu a exkrementy půdní fauny pak mohou být promíchávány s půdou činností makro- a megafauny, především žížal (Angst et al., 2017b). Vlivem těchto faktorů, a také v důsledku vyšší „kvality“ dané především nižším podílem strukturních a ochranných látek a sekundárních metabolitů a vyšším obsahem živin, se nadzemní opad se obecně rozkládá rychleji než podzemní opad (Rasse et al., 2005; Kaštovská et al., 2018; Angst et al., 2020).

Podzemní opad tvoří významnou část rostlinné produkce. V celkovém objemu opadu může tvořit až 20-70 % v závislosti na typu vegetace (Poirier et al., 2018). Obecně se skládá z odumřelých částí kořenů různé tloušťky, oddenků, rhizomů a jiných zásobních a rozmnožovacích orgánů s větším podílem strukturních látek a sekundárních metabolitů než opad nadzemní (Freschet et al., 2013). Jeho složení i rozmístění v půdním profilu závisí na

typu a struktury vegetace (jednoleté či vytrvalé rostliny, byliny či dřeviny) (Poirier et al., 2018). Na rozdíl od nadzemního opadu vstupuje přímo do půdy, kde má přímý kontakt s půdními částicemi i společenstvy mikroorganismů. Setrvává v půdě déle a významněji tak přispívá k tvorbě stabilní organické hmoty (Rasse et al., 2005).

Vlastnosti opadu se liší také mezi jednotlivými druhy rostlin a významně pak především mezi druhy stanovišť s odlišnými abiotickými a biotickými vlastnostmi půd, což se odráží v rozdílných vlastnostech opadu kompetitivních a konzervativních rostlin (Grigulis et al., 2012; Guyonnet et al., 2017). Obecně platí, že rychle rostoucí rostliny s kompetitivní strategií na úživných půdách vytváří více opadu, který obsahuje méně strukturních látek a vyšší koncentraci živin (nižší C/N a lignin/N poměr) v porovnání s konzervativními druhy rostlin (Grigulis et al., 2012; Freschet et al., 2013). Takový opad se rychleji rozkládá, přispívá k tvorbě „kvalitní“, fyzikálně-chemicky stabilizované organické hmoty. Celkové zásoby POH (včetně nerozloženého a částečně rozloženého opadu) jsou ale v ekosystémech s dominující kompetitivní vegetací obecně nižší než v živinami chudších ekosystémech, kde převažují konzervativní druhy rostlin (de Deyn et al., 2008; Freschet et al., 2013).

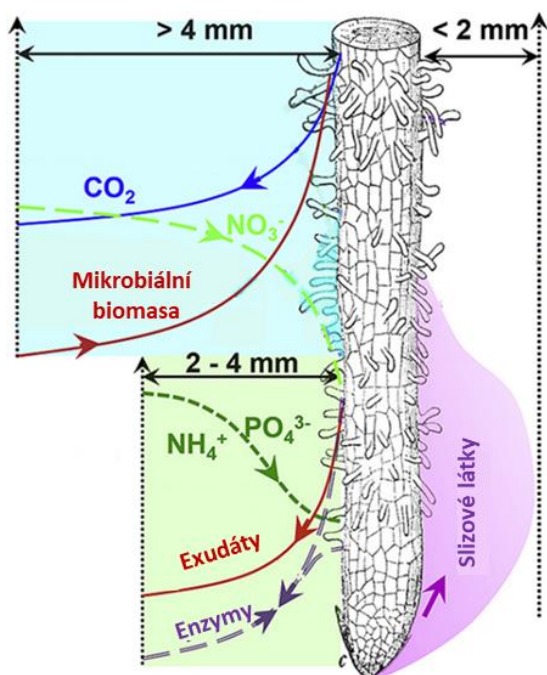
2.3.3 Vliv rostlin na půdu prostřednictvím aktivity živých kořenů

Kořeny propojují nadzemní a podzemní složku ekosystému. Mechanicky kotví rostliny v půdě. Využívají k tomu již přítomné půdní póry, což jim usnadňuje růst, mohou však póry i aktivně vytvářet (Šimek et al., 2021). Důležitou funkcí kořenů je příjem vody a živin z půdy. Kořeny dýchají, zajišťují rozmnožování a slouží jako místo pro ukládání zásob. Rostlina skrze kořeny také „komunikuje“ s půdními organismy pomocí chemických signálů (Šantrůčková et al., 2018) a zbavuje se momentálně nevyužitelných látek (Prescott et al. 2020). Aktivita kořenů výrazně mění podmínky ve svém okolí a vytváří tak specifické prostředí, **rhizosféru**, která se výrazně odlišuje od okolní půdy.

2.3.3.1 Rhizosféra

Jako rhizosféra je označován půdní prostor, který je silně ovlivněn funkcemi kořenů (Jones et al., 2004; Kuzyakov & Blagodatskaya, 2015). Jedná se o půdní prostor v bezprostředním okolí kořenů rostlin, dosahující běžně do vzdálenosti ~ 1-5 mm (obr. 2) (Kuzyakov & Razavi, 2019). Její hranice nejsou přesně vymezené, jelikož různé aktivity kořenů samotných a také jejich symbiontů (hlavně mykorrhizních hub) ovlivňují okolní půdu do různé vzdálenosti (Kuzyakov & Razavi, 2019).

Procesy probíhající mezi kořeny a půdou jsou obousměrné a zahrnují: příjem vody a živin kořeny, pasivní a aktivní uvolňování různých organických látek z kořenů, příjem těchto organických látek a živin půdními mikroorganismy, dýchání kořenů a mikroorganismů i fyzikálně-chemické procesy jako jsou sorpce, desorpce, srážení a rozpouštění (Kuzyakov & Razavi, 2019). Tyto procesy vytváří v okolí kořene gradienty (domény) (Soukup & Tylová, 2020) charakteristické různou kombinací podmínek prostředí (obr. 2) (Kuzyakov & Razavi, 2019).



Obr. 2. Obecný model rozsahu rhizosféry, zobrazující gradienty některých důležitých vlastností půdy. Exudáty a slizové látky jsou uvolňovány především v okolí kořenové špičky a ovlivňují půdu v úzkém okolí kořene, díky jejich rychlému využití mikroorganismy. To zároveň vede ke zvyšování mikrobiální biomasy a aktivity směrem k povrchu kořene. Gradient koncentrace CO_2 je tvořen především kořenovým a mikrobiálním dýcháním. Příjem kořeny snižuje koncentraci živin v blízkosti kořenů. Zóna vyčerpání je rozsáhlejší pro pohyblivější dusičnany než pro amonnou formu a fosforečnany, které se snadněji vážou na částice půdy. Upraveno podle Kuzyakov & Razavi (2019).

Kořeny dýchají, a proto směrem ke kořeni postupně roste koncentrace CO_2 , zatímco klesá koncentrace O_2 a redoxní potenciál a mění se pH v závislosti na pH půdy a formě přijímaných živin. Současně směrem ke kořeni klesá dostupnost živin (koncentrace dostupných forem N a P) a iontů díky jejich příjmu rostlinou, zatímco koncentrace exudátů (nízkomolekulárních organických sloučenin jako jsou cukry, organické kyseliny a aminokyseliny) a dalších látek vylučovaných rostlinou roste (Jones et al., 2004, 2009). Rhizosféra je tak oproti okolní půdě prostředím chudým na živiny, zato s vysokou koncentrací snadno dostupných, energeticky bohatých organických látek (obr. 2) (Kuzyakov, 2002; Kuzyakov & Razavi, 2019).

Rhizosféra se někdy dále člení na endorhizosféru (vnitřní prostředí kořene), rhizoplán (povrch kořene) a rhizosféru (půdu ovlivněnou činností kořene). Tyto domény jsou osídleny specifickými mikrobiálními společenstvy, jejichž složení se výrazně liší od okolní půdy (Soukup & Tylová, 2020). Základními obyvateli rhizosféry jsou rostlinní symbionti (endofyti)

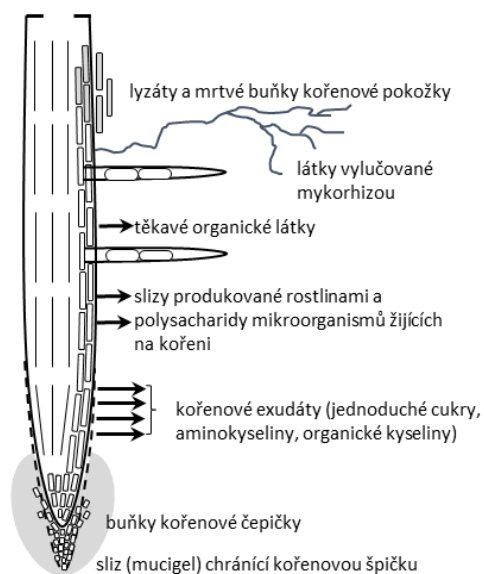
– především hlízkové bakterie a mykozhizní houby (Soukup & Tylová, 2020; Šimek et al., 2021). Pomocí externích hyf mykorhizních hub rostliny rozšiřují objem půdy, ze které mohou čerpat vodu a živiny, a tím také míru svého vlivu na okolní půdu prostřednictvím vylučování organických látek (Marschner & Dell, 1994). Rhizosféra rozšířená o okolí ovlivněné externími hyfy mykorhizních hub se nazývá mykorhizosféra a dosahuje do vzdálenosti centimetrů (až metrů) od povrchu kořene (Soukup & Tylová, 2020; Šimek et al., 2021). V rhizosféře jsou dále mikroorganismy schopné efektivně využívat látky vylučované z kořenů, často s významnými dekompozičními schopnostmi, jejichž aktivita pozitivně ovlivňuje růst rostlin a chrání je před různými typy stresu, tzv. prospěšné bakterie (plant-growth promoting bacteria). Rhizosféru osídluje i saprotrfní houby, rostlinní a bakteriální patogeni a půdní mikrofauna – bakteriální predátoři a spásací a mnoho dalších skupin organismů (Soukup & Tylová, 2020; Šimek et al., 2021).

Díky intenzivním procesům a hustému osídlení půdními organismy patří rhizosféra k nejdůležitějším mikrobiálním hotspotům v půdě (Kuzyakov & Blagodatskaya, 2015). Ačkoli rhizosféra v užším slova smyslu běžně zahrnuje jen asi čtvrtinu objemu půdy, její význam a dosah je mnohem větší. Látky vylučované živými kořeny totiž nestimulují pouze aktivitu organismů odpovědných za „autotrofní část“ půdního dýchání, tedy mykorhizní a jiné symbionty a další rhizosférní mikroorganismy přímo využívající čerstvě vylučované exudáty. Exudáty, přímo či po rychlé mikrobiální přeměně, živí i celou řadu klasických půdních heterotrofů v půdní dekompoziční síti, například saprotrfních hub nebo protist, které požírají půdní mikroorganismy (Högberg & Read, 2006; Soukup & Tylová, 2020). Dění v rhizosféře proto předurčuje procesy, dynamiku a průběh koloběhu C, živin a vody v terestrických ekosystémech v průběhu vegetační sezóny (Kuzyakov & Blagodatskaya, 2015).

2.3.3.2 Rhizodepozice: složení, množství, funkce a role při uvolňování dostupných živin

Rostlina v průběhu vegetačního období nepřetržitě uvolňuje svými živými kořeny do půdy širokou škálu organických sloučenin v procesu nazvaném rhizodepozice (obr. 3) (Hütsch et al., 2002; Jones et al., 2004). Spolu s rostlinným opadem jsou tyto látky, tzv. rhizodeponie, základním vstupem organické hmoty do půdy a prostředkem, kterým rostlina přímo komunikuje s půdními mikroorganismy v rhizosféře a stimuluje jejich aktivitu. Rhizodepozice se na rozdíl od pevného opadu skládá ze směsi kořenových exudátů (většinou primárních metabolitů), které mají nízkou molekulovou hmotnost a jsou rozpustné ve vodě, polymerního slizu chránícího především rostoucí kořenovou špičku a lyzátů, které vznikají při postupné obměně kořenových vlásků a kořenové pokožky epidermis. Dále jsou ve směsi enzymy,

vitamíny, hormony, signální látky i celé buňky, které byly odloučeny od okrajů kořenových čepiček (obr. 3) (Hütsch et al., 2002; Jones et al., 2004, 2009).



Obr. 3: Organické látky vylučované kořeny. Jako rhizodepozice se označuje směs různých typů organických sloučenin uvolňovaných živých kořenem během vegetační sezóny. Obsahuje jednoduché, nízkomolekulární látky (exudáty), ale i enzymy či hormony, a nakonec i složité polymerní látky z mrtvých buněk kořenové pokožky a slizové látky, které ochraňují rostoucí kořen. Kořenové exudáty jsou snadno rozložitelné a nejvíce se jich uvolňuje v oblasti kořenové špičky, komplexní látky se do půdy dostávají ze starších částí kořene. Upraveno podle Jones et al. (2004). Převzato z Kaštovská (2020).

Díky rhizodepozici jsou rostliny schopny regulovat půdní vlastnosti v blízkosti vlastních kořenů, např. pH (vylučováním organických kyselin nebo OH^- iontů), mobilizaci živin (úpravou pH, chelatací kovových iontů, vylučováním enzymů), tvorbu agregátů a retenci vody (především vylučováním slizových látek) (Jones et al., 2004), ale také selektovat specifické skupiny mikroorganismů a podporovat jejich aktivitu (Jones et al. 2009; Zhelnina et al. 2018).

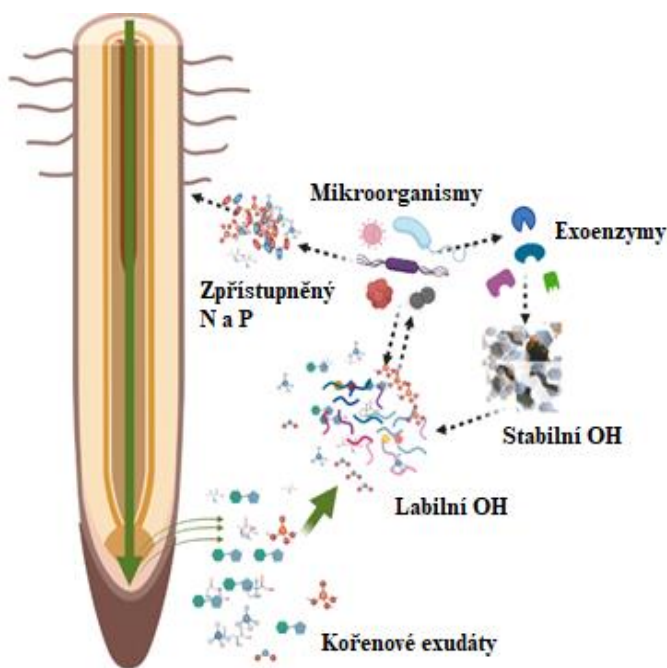
Kořeny široké škály druhů vyšších rostlin uvolňují do půdy v průměru 20 % C, který byl asimilován fotosyntézou (Baptist et al., 2015), rhizodepozice se může ale pohybovat v rozmezí 10-50 % fixovaného C v závislosti na druhu rostliny, jejím stáří a fenologii a podmínkách prostředí (Hinsinger et al., 2005). Obecně je celkový tok organických látek z kořenů do půdy závislý především na fotosyntetické kapacitě rostliny (dané rychlostí fotosyntézy a velikostí fotosynteticky aktivní biomasy) a rychlosti růstu a obrátu kořenů (Kuzyakov & Cheng, 2001). Proto je tok rhizodeponií obecně vyšší u rychleji rostoucích kompetitivních rostlin s větší biomasou v porovnání s konzervativními druhy (Kaštovská et al., 2015; Baptist et al., 2015; Henneron et al., 2020a; Cardenas et al., 2021).

2.3.3.3 Příjem živin rostlinami: symbióza a kompetice s půdními mikroorganismy

Další proces, kterým rostlina významně ovlivňuje podmínky v rhizosféře, je příjem vody a v ní rozpuštěných živin, zajišťovaných kořeny (obr. 4) (Kuzyakov & Razavi, 2019). O zdroj

C si autotrofní rostliny s heterotrofními půdními organismy nekonkurují. Naopak, rhizodepozice vstupující do půdy je základní potravou půdních dekompozitorů. V případě ostatních živin potřebných pro tvorbu biomasy však půdní mikroorganismy a kořeny využívají stejné zdroje – živiny obsažené v půdním roztoku, především minerální formy N a P a jednoduché aminokyseliny. Rhizosféra je tak prostředím, kde se odehrává kompetice o dostupné živiny mezi rostlinami a mikroorganismy (Kuzyakov & Xu, 2013).

Naprostá většina živin je v půdě vázána v komplexních organických látkách, jejichž hlavním zdrojem je rostlinný opad (viz kapitola 2.3.2) a látky vzniklé z něj mikrobiální přeměnou (přeměněná, často stabilizovaná POH). K uvolnění živin v dostupných formách je nutné štěpení těchto vysokomolekulárních látek pomocí extracelulárních enzymů mikrobiálního (ale i rostlinného) původu a jejich mineralizace v dalších mikrobiálních procesech. Produkce extracelulárních enzymů je ale energeticky náročná a rozklad komplexních látek v POH většinou dostatek energie neposkytuje. Tady hraje klíčovou roli rhizodepozice, a to především exudáty, které představují energeticky bohatý zdroj C pro půdní mikroorganismy (obr. 4) (Kuzyakov, 2010; Baptist et al., 2015).



Obr. 4. Princip stimulace rozkladu POH v rhizosféře (rhizosféřní priming efekt), vedoucí k uvolnění dostupných živin. Kořenová exudace, soustředěná kolem kořenové špičky, zvyšuje zásobu labilní, snadno dostupné organické hmoty (OH) v půdě. Exudáty (bohaté na C, ale chudé na živiny) stimulují růst mikroorganismů, které spotřebovávají živiny dostupné v půdním roztoku. Potom zvyšují produkci exoenzymů, které urychlují rozklad stabilní OH, uvolňování živin v organických formách a umožňují další růst. Kořenová špička stále odrůstá a nepohyblivým mikroorganismům dochází zdroj labilní OH a začnou strádat. Jejich odumírání, společně se silným předačnickým tlakem v rhizosféře má za následek uvolnění minerálních forem N a P dostupných rostlinám (Kuzyakov & Xu, 2013).

Jejich neustálý přísun do půdy stimuluje růst a aktivitu rhizosféřního mikrobiálního společenstva, včetně produkce extracelulárních rozkladných enzymů. Ty jsou jednak produkovány v souvislosti s růstem (konstitutivně), ale také v reakci na limitaci mikrobiálního

růstu nízkou dostupností živin v rhizosféře (Fontaine et al., 2003). V důsledku toho dochází k urychlení rozkladu komplexních organických látek v půdě (Fontaine et al., 2003). Tento jev, ke kterému dochází v blízkosti živých kořenů, se nazývá rhizosférický priming efekt (RPE) (Kuzyakov, 2002, 2010). Nejdůležitějšími faktory, ovlivňujícími sílu RPE, jsou dynamika růstu kořenů a intenzita fotosyntézy, na které je exudace přímo závislá (Kuzyakov, 2002). Při dekompozici POH jsou do půdy uvolňovány jednoduché organické látky, které mikroorganismy využívají nejen jako zdroj C, ale také živin potřebných k růstu. Při jejich metabolickém využití, obratu mikrobiální biomasy a při predaci bakterií způsobené především půdní mikrofaunou, pak dochází k uvolnění živin ve formách přijatelných rostlinami (obr. 4) (Kuzyakov & Xu, 2013).

O takto uvolněné dostupné živiny si rostliny stále konkurují s rhizosférickými mikroorganismy, což limituje produkci rostlin (Xu et al., 2011). Rostliny v této situaci zvyhodňuje vytváření symbiotických vztahů s některými mikroorganismy, především s mykorhizními houbami (Harrison, 1997). Mezi nejrozšířenější typy mykorhiz patří arbuskulární mykorrhiza (endomykorrhiza) a ektomykorrhiza (Marschner & Dell, 1994). Mykorhizní houby se vlastně stávají součástí funkčního kořenového systému rostliny. Mají zajištěn přístup ke kořenovým exudátům přímo v kořeni rostlin a nemusí tak o tento zdroj soutěžit s ostatními volně žijícími rhizosférickými mikroorganismy. Jejich výživa stojí rostlinu 4-30 % fixovaného C, podle typu mykorhizy a velikosti mycelia hub (Jones et al., 2004). Externí (mimokořenové) hyfy mykorhizních hub pak pomáhají rostlině v příjmu vody a živin (zejména fosforu z málo rozpustných zdrojů, dusíku v minerální i organické podobě a dalších iontů) (Marschner & Dell, 1994). Mechanismus zlepšeného příjmu živin spočívá zejména ve výrazném zvětšení aktivního povrchu celého systému (vytvoření mykorhizosféry), který obsáhne velký objem okolní půdy, z něhož může rostlina čerpat. Některé ektomykorhizní houby mají navíc schopnost rozkládat komplexní organické látky pomocí extracelulárních enzymů a zpřístupňovat živiny také z nich. Kromě toho mykorhizní asociace napomáhají mechanicky i pomocí vylučovaných látek ke spojování půdních částic do agregátů, čímž přispívají ke stabilizaci POH. Mykorhizní houby jsou schopny metabolizovat i v podmínkách nízké půdní vlhkosti a mohou tak pozitivně ovlivnit příjem vody a živin rostlinami v období stresu suchem. Mnohokrát byl také zaznamenán kladný vliv mykorhizy na redukci patogenů (Harrison, 1997; Marschner & Dell, 1994; Šimek et al., 2021).

2.3.4 Odlišnosti v rhizosféře kompetitivních a konzervativních rostlin

Charakter rhizosféry se liší v závislosti na strategii rostlin. Kompetitivní druhy mají oproti konzervativním druhům vysokou primární produkci s preferenční alokací do nadzemní biomasy (Henneron et al., 2020a). Jejich podzemní biomasa je často tvořena jemnějšími a hustě rozvětvenými kořeny, které jim umožňují rychlý a efektivní příjem živin, mají kratší životnost a rychlejší obrat (Henneron et al., 2020a). Díky těmto vlastnostem jsou kompetitivní rostliny spojeny s větším tokem kořenových exudátů i lyzátů do půdy než konzervativní rostliny (Baptist et al. 2015; Kaštovská et al. 2015; Henneron et al. 2020a). Díky tomu dochází také k rychlejší dekompozici komplexních látek v POH, tedy k intenzivnějšímu rhizosférnímu priming efektu (Henneron et al. 2020a; Kaštovská et al. 2022), který se objevuje dříve ve vegetačním období než u konzervativních druhů rostlin (Henneron et al., 2020a). Mobilní živiny jsou z blízkosti kořenů rychle vyčerpávány (Henneron et al. 2020b), což přispívá k zintenzivnění kompetice mezi rostlinou a mikroorganismy a další podpoře dekompozice POH (Kaštovská et al. 2022). V rhizosférním mikrobiálním společenstvu kompetitivních rostlin převažují rychleji rostoucí bakterie, oproti houbami dominované rhizosféře konzervativních druhů (Grigulis et al., 2012), s menším vstupem rhizodepozice a s nižším podílem energeticky bohatých exudátů (Kaštovská et al. 2015). Ekosystémy s kompetitivní vegetací jsou dynamičtější, charakteristické rychlejším obratem živin, celkově vyšší dostupností minerálních forem N a P v půdě (Grigulis et al., 2012; Henneron et al., 2020b) a výraznou sezónní redistribucí N mezi vegetací a mikroorganismy ve srovnání s ekosystémy s převahou konzervativních druhů (Kaštovská et al., 2015).

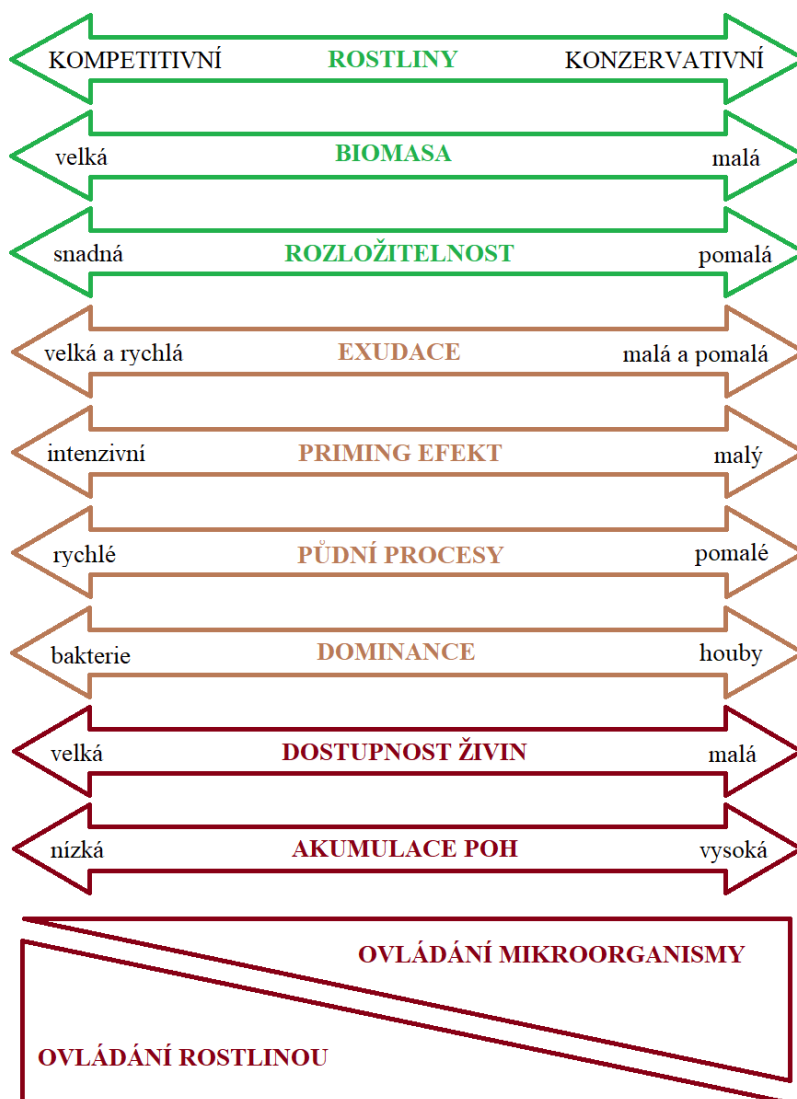
2.3.5 Srovnání vlivu kompetitivních a konzervativních rostlin na půdu – shrnutí

Rozdílný způsob nakládání rostlin se zdroji, směřující buď k rychlému růstu a produkci biomasy s rychlým obratem (kompetitivní strategie) nebo naopak k pomalé produkci trvalejší a odolnější biomasy (konzervativní strategie), se podobným způsobem odráží také v půdě, jejím oživení a rychlosti půdních procesů. Lze říci, že funkční znaky rostlin a jejich rhizosférních organismů jsou ve shodě, stejně jako dynamika v nadzemní a podzemní části ekosystému. Také působení rostliny s určitou strategií na půdu je podobné jak přímo, prostřednictvím aktivity živých kořenů, tak zprostředkovaně skrze kvalitu a množství opadu. Navíc je aktivita živých kořenů velmi důležitá pro rozklad opadu, který vstoupil do půdy na konci minulé vegetační sezóny. Interakce rostliny s půdou a strategie, kterými rostlina nakládá

s dostupnými zdroji, tak upevňují stávající podmínky panující v ekosystému (bez vnějších zásahů).

Vliv jednotlivých rostlin i vegetace s dominantním zastoupením druhů s určitou strategií na půdu, respektive na fungování celého systému, lze shrnout následovně (obr. 5). Společenstvo s převažujícími kompetitivní druhy rostlin rychle vytváří velké množství biomasy s krátkou životností, k jejíž stavbě je zapotřebí velké množství živin přijímaných z půdy (Grigulis et al., 2012). To je možné díky velmi významnému toku rhizodepozice, především kořenových exudátů do půdy. Ten přispívá k velkému oživení rhizosféry, k rychlému růstu mikroorganismů – ve větší míře rychleji rostoucích bakterií než hub. Činnost rhizosférických a na ně navázaných mikroorganismů stimuluje rozklad POH, z něhož významnou část tvoří dobře rozložitelný, živinami bohatý opad kompetitivních rostlin. Výsledkem je intenzivní dekompozice POH, rychlé uvolňování živin (Grigulis et al., 2012) a jejich efektivní příjem a imobilizace do rostlinné biomasy a velký „kompetiční tlak“ na jejich další uvolnění a mineralizaci. Kompetitivní rostliny s velkými požadavky na dostupnost živin tak prostřednictvím intenzivní exudace udržují velmi těsný vztah s půdním mikrobiálním společenstvem, na jehož intenzivní činnosti jsou závislé. V průběhu vegetační sezóny imobilizují ve své biomase velké množství živin z půdy, které ale ve velké míře navrací v podobě opadu zpět po jejím ukončení. Dochází zde tak k významné sezónní redistribuci živin mezi rostlinou a půdou. Celkově lze shrnout, že systém dominovaný kompetitivními druhy rostlin je velmi dynamický, řízený převážně aktivitou rostlin (obr. 5). Systém s rychlými procesy přeměn OH je náchylnější k větším ztrátám živin a akumuluje málo POH.

Naproti tomu stojí systémy chudší na živiny s převahou konzervativních rostlin s pomalejším růstem a tvorbou odolnějších a trvalejších pletiv a orgánů. Tyto druhy vytvářejí hůře rozložitelný, energeticky i živinově méně bohatý opad. Rhizosférické procesy jsou řízeny spíše pomalou činností mikroorganismů (obr. 5), které s omezeným zásobením exudáty pomalu rozkládají POH včetně opadu a recyklují živiny. V rhizosférických společenstvech převažují houby. Pomalý proces recyklace živin limituje primární produkci a omezuje přímou roli rostlin v dění v půdě (Kaštovská et al., 2015). Celý systém je méně dynamický, díky tomu méně ztrátový, v němž dochází k významnějšímu hromadění částečně rozložené POH.



Obr. 5: Přehled rozdílného působení rostlin (a rostlinných společenstev) s kompetitivní a konzervativní strategií na půdu a výsledné fungování ekosystému. Obrázek zobrazuje nejprve rozdílné vlastnosti rostlin, dále jejich vlivy v rhizosféře a širší půdě a nakonec výsledné dopady těchto dvou strategií na celý ekosystém.

3. Projekt: Porovnání intenzity a rozsahu procesů v rhizosféře kompetitivních a konzervativních druhů trav

Strategie nakládání se zdroji (s energií, organickými látkami, živinami) u rostlin výrazně ovlivňují fungování celých ekosystémů. V ekosystémech, kde převažují rychle rostoucí kompetitivní druhy rostlin s lépe rozložitelným opadem, probíhají půdní procesy – dekompozice organické hmoty, její přeměny a mineralizace, rychleji než v ekosystémech s převažující konzervativní vegetací. Proto půdy systémů s kompetitivními druhy obsahují více dostupných živin, ale akumulují méně organické hmoty. K rozdílům ve fungování ekosystémů významně přispívá také přímý vliv rostlin na dynamiku půdních procesů v průběhu vegetační sezóny. Rychleji rostoucí kompetitivní druhy rostlin vylučují do půdy více kořenových exudátů než konzervativní druhy. V důsledku toho je jejich rhizosféra více oživená, a to především rychle rostoucími bakteriálními společenstvy. Růst rhizosférních mikroorganismů je spojen s produkcí extracelulárních enzymů zajišťujících štěpení složitějších organických látek v půdě na jednodušší, které mohou být využity samotnými mikroorganismy a následně mineralizovány a přijaty rostlinou. Výsledkem intenzivnější kořenové exudace kompetitivních rostlin je rychlejší mineralizace živin a jejich efektivní příjem rostlinami. Navrhovaný experiment bude detailněji zaměřen právě na studium vzájemné vazby mezi kompetitivními a konzervativními rostlinami a jejich rhizosférními mikrobiálními společenstvy, prostřednictvím jejichž rozkladné aktivity rostliny získávají živiny potřebné pro svůj růst.

Cíle a hypotézy projektu

Cílem navrhovaného projektu je porovnat oživení rhizosféry, aktivitu a prostorovou distribuci vybraných extracelulárních enzymů důležitých v cyklech C, N a P v rhizosféře kompetitivních a konzervativních druhů trav, a zpětnou vazbu této aktivity na zisk dusíku z komplexní organické hmoty rostlinami. Na základě dosavadních znalostí o vlivu kompetitivních a konzervativních druhů rostlin na půdu, shrnutých v předchozí literární rešerši, jsem formulovala tyto hypotézy:

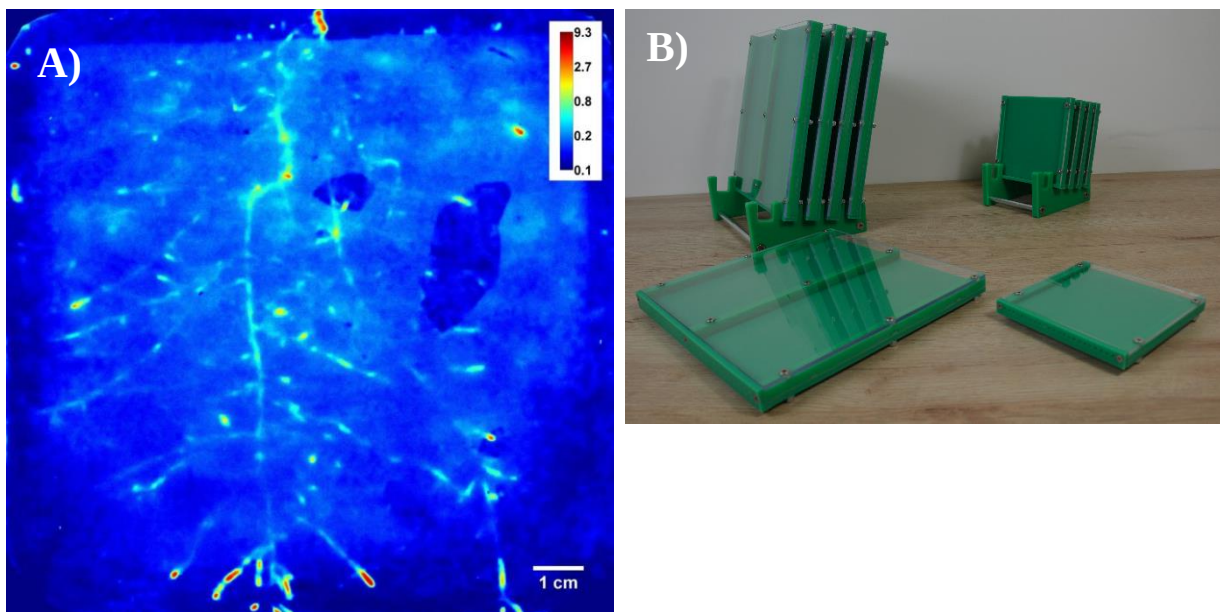
H1: Kompetitivní druhy rostlin budou ovlivňovat své okolí významněji než konzervativní druhy. Aktivita extracelulárních enzymů a obsah mikrobiální DNA bude vyšší, zatímco koncentrace mobilních živin (především dusičnanů) bude nižší v rhizosféře kompetitivních

druhů. Zároveň budou kořeny kompetitivních druhů ovlivňovat půdu a stimulovat enzymatickou aktivitu do větší vzdálenosti než kořeny konzervativních druhů. Rozklad opadu a zisk dusíku z něj bude vyšší v případě kompetitivních druhů.

H2: Hnojení půdy NPK podpoří růst rostlin. Obsah mikrobiální DNA v rhizosféře vzroste oproti nehnojené půdě, zatímco aktivita fosfatázy a leucin aminopeptidázy poklesne. Sníží se také příjem dusíku pocházejícího z opadu (komplexní organické hmoty). Hnojení vyvolá větší změny v rhizosféře kompetitivních než konzervativních druhů.

3.1 Obecný metodický přístup

Ke studiu dynamiky v rhizosféře rostlin využiji kombinace několika metod. Nedestruktivní metoda zymografie aplikovaná na povrch neporušeného půdního vzorku umožní stanovení aktivit vybraných enzymů včetně jejich prostorové distribuce a rozsahu ovlivnění půdního vzorku (rozsah rhizosféry) (obr. 6a). Zaměřím se na následující enzymy: β -glukosidázu (odštěpující glukózové jednotky při rozkladu složitějších látek, které pak mohou být přijaty mikroorganismy), fosfatázu (mikrobiálního i rostlinného původu, zodpovědnou za odštěpení P z organických zdrojů) a leucin-aminopeptidázu (odštěpující koncové aminokyseliny z peptidických řetězců, spojení s příjmem organických forem N). Získaná data o aktivitách a distribuci těchto enzymů v rhizosférách kompetitivních a konzervativních druhů budou doplněna daty o abundanci mikrobiálního společenstva (reprezentované obsahem mikrobiální DNA) a koncentracemi dostupných živin (minerálních forem N a P) v předem vytypovaných místech rhizosféry a okolní půdy. Zpětnou vazbu mezi aktivitou kořenů a výsledným ziskem N rostlinou bych chtěla charakterizovat následovně. Do půdy vmíchám rostlinný opad obsahující stabilní izotop ^{15}N , který budou mikroorganismy rozkládat a následně mineralizovat a tedy zpřístupňovat rostlině. V závěru experimentu stanovím množství přijatého ^{15}N v rostlinné biomase.



Obr. 6: Ilustrační obrázky. **A)** Stanovení aktivity leucin-aminopeptidázy v rhizosféře bazalky pravé pomocí přímé zymografie. V místech s přítomností aktivního enzymu se substrát rozštěpil a po umístění membrány pod UV světlo začal fluoreskovat. Následovně byl obrázek převeden do barevné škály, v níž se modře označila velmi nízká až nulová aktivita enzymu, zatímco červená představovala vysokou aktivitu. Z obrázku lze vyčíst, že enzym je aktivní skoro na celém povrchu kořenu a neaktivnější v oblasti rostoucích kořenových špiček. Enzym je aktivní i v blízké půdě kolem kořenů, ale okolní nezasažená půda zůstává bez aktivity, (foto J. Cardenas). **B)** Ukázka rhizoboxů a stojanu na ně, které budou zadány do výroby (podle Vienna Scientific Instruments).

3.1.1 Odběr vzorků půdy, hnojení a charakterizace, příprava rhizoboxů

Odběr půdy proběhne na již vytypované, pravidelně kosené, nehnojené luční lokalitě u obce Habří u Českých Budějovic. Dostatečné množství půdy (asi 50 kg) odebereme pomocí rýče z několika sond o hloubce 0-20 cm (z A-horizontu) na konci března. Půdu přesejeme přes síto o velikosti ok 4 mm a odstraníme viditelné zbytky kořenů. Smícháme v poměru 2:1 s křemičitým pískem a rozdělíme na dvě poloviny. Jedna bude ponechána bez zásahu a do druhé bude vmícháno hnojivo NPK (Lovofert 15:15:15 NPK, Lovochemie, a.s.) v množství odpovídajícímu 15 kg N ha^{-1} a 9 kg P ha^{-1} . V obou směsích bude stanovena vlhkost (vysušením do konstantní hmotnosti při 105°C), množství organické hmoty ztrátou žíháním (4 hodiny při 550°C), obsah celkového C a N spalováním umletého vzorku v NC elementárním analyzátoru (ThermoQuest, Německo) a fosforu spektrofotometricky po mineralizaci kyselinou dusičnou a chloristou a obsah živin (dusičnanů, amonných iontů a fosforečnanů) ve vodném výluhu pomocí průtokového spektrofotometru FIA (FIA Lachat, USA). Do hnojené i nehnojené půdy poté zamícháme umletý ^{15}N značený rostlinný opad (listy ječmene) ve známém množství a

naplníme vždy 6 a 6 rhizoboxů. Rhizoboxy mají velikost 40 x 30 x 5 cm a uprostřed jsou ještě rozděleny přepážkou na polovinu. Přední průhledná část je odnímatelná (obr. 6b).

3.1.2 Výběr kompetitivních a konzervativních druhů trav a jejich pěstování v rhizoboxech

Vybrali jsme čtyři druhy trav, typických pro travinné porosty v České republice. Jsou to kompetitivní druhy: medyněk vlnatý (*Holcus lanatus*) a bojínek luční (*Phleum pratense*) a konzervativnější druhy: kostřava červená (*Festuca rubra*) a sveřep vzpřímený (*Bromus erectus*). Všechny druhy lze podle databáze české flóry a vegetace – Pladias charakterizovat jako klonální, oddenkaté byliny, jímž chybí hlavní kořen. Preferují světlá místa a nachází se běžně na loukách a mezofilních pastvinách od nížin do horského stupně (<https://pladias.cz>). Druhy jsme vybrali na základě předchozích zkušeností s jejich chováním: rychlostí růstu (Cardenas et al., 2021) a snadnosti pěstování ze semen v laboratorních podmínkách. Kategorizaci druhů jsme přejali z práce Milese et al. (1988), kde je jejich strategie stanovena na základě specifické listové plochy. Semena již byla zakoupena a jsou k dispozici.

Do každé poloviny rhizoboxu budou na povrch půdy umístěno 10 semínek jednoho druhu. Každý druh bude takto vyset ve 3 opakováních na povrch hnojené a nehnojené půdy. Průhledná strana boxu bude zakryta alobalem, boxy budou umístěny do stojanu pod úhlem 60° (průhledná zakrytá strana dolů, kořeny rostlin pak rostou v blízkosti, až v kontaktu se spodní stranou boxu) a udržovány ve vlhku ve skleníku tak, aby semena vyklíčila. Po vzklíčení budou vyselektovány 2 rostliny a později jen jedna rostlina v každé polovině boxu. Boxy budou podle potřeby zalévány kohoutkovou vodou. Rostliny porostou po dobu minimálně dvou měsíců do vytvoření dostatečné kořenové biomasy. V několika květináčích dále vypěstujeme semínka stejných druhů v hnojené a nehnojené půdě bez přídatku. Izotopové složení N v jejich biomase bude sloužit jako kontrola k ostatním variantám pokusu.

3.1.3 Analýzy rostlin a jejich rhizosfér

Ke stanovení rozložení a intenzity aktivity enzymů – fosfatázy, leucin-aminopeptidázy a β -glukosidázy v rhizosféře bude použita nedestruktivní metoda půdní zymografie (Spohn & Kuzyakov, 2013; Razavi et al., 2016). Postup je následující. Polyamidové membránové filtry (15 x 20 cm) budou ponořeny na 10 minut do roztoků pufrů s příslušnými fluorescenčními substráty (4-methylumbelliferyl MUF: MUF-G pro β -glukosidázy, MUF-P pro fosfatázu; 7-amido-4-methylcoumarin hydrochloride AMC; AMC-L pro leucin-aminopeptidázu) o

koncentraci 12 mM (Spohn & Kuzyakov, 2013; Razavi et al., 2016). Podobně bude připravena „kalibrační řada membrán“, kdy se 2cm proužky membrány umístí do kádinek s roztoky příslušného substrátu o různých koncentracích (0, 5, 10, 20, 30 a 40 mM). Poté budou všechny membrány na alobalu vysušeny v sušičce po dobu 10 minut při 30 °C. Po otevření rhizoboxů a ovlhčení povrchu půdy destilovanou vodou z rozprašovače se takto připravené membrány přiloží a přitisknou přímo na půdu s kořeny. Inkubace bude probíhat při 20 °C po předem otestované době (proběhne v červnu-červenci, min. 40 minut). Poté se membrána odebere, vysuší při 30 °C 4 minuty, v tmavé místnosti umístí pod UV světlo a pořídí se její digitální fotografie, spolu s „kalibrační řadou“. Ty budou následně zpracovány ve volně dostupném programu imageJ (Spohn & Kuzyakov, 2013; Razavi et al., 2016) (úprava rozlišení, zvýšení kontrastu, změna barvy zymografu, porovnání s „kalibrační škálou“, proměření, zjištění průměrné šířky rhizosféry). Během jednoho dne proběhne vždy stanovení aktivity jednoho enzymu ve všech rhizoboxech.

Po výběru míst intenzivní/zanedbatelné rhizosféry enzymatické aktivity bude vytypováno 5 míst v každé polovině rhizoboxu, kde budou odebrány vzorky půdy (vždy asi 1,5 g) z rhizosféry a okolní půdy (bez zjevné enzymové aktivity). Z toho 0,25 g půdy bude použito k extrakci mikrobiální DNA pomocí kitu PowerSoil Isolation Kit (MO BIO laboratories, USA) podle protokolu navrhovaného výrobcem s použitím zkumavek a kuličkového mlýnu PowerBeat 693TC5. Extrahovaná DNA bude kvantifikována pomocí QuantiFluor® dsDNA Dye ve fluorometru (Promega, USA) opět podle protokolu výrobce. Dále 1 g půdy bude extrahován v 10 ml destilované vody (třepán po dobu 1 hodiny). V extraktu zfiltrovaném přes skleněný filtr GF/F bude stanovena koncentrace N ve formě dusičnanů a amonných iontů a dále koncentrace fosforečnanů pomocí průtokového spektrometru (FIA Lachat QC8500, Lachat Instruments, USA).

Po ukončení experimentu budou rhizoboxy (a květináče) rozebrány, rostliny opatrně vyndány, rozděleny na nadzemní a podzemní části, krátce promyty pod vodou, vysušeny při 60 °C dva dny a zváženy. Biomasa rostlin bude rozemleta a bude v ní stanoven obsah N a jeho izotopové složení na IR-MS (IRMS Delta X Plus, Finnigen, Germany). Porovnáním s izotopovým složením kontrolních rostlin a přepočtem přes ocelkový obsah N v biomase jednotlivých rostlin vypočítáme množství přijatého ¹⁵N.

3.1.4 Statistické zpracování získaných dat

Z naměřených dat o biomase rostlin, obsahu N v biomase, celkovém příjmu ^{15}N , koncentraci mikrobiální DNA a živin v rhizosféře i v okolní půdě, průměrné aktivitě enzymů v rhizosféře a rozsahu rhizosféry spočítáme průměry a směrodatné odchylky ($n=3$) pro jednotlivé druhy rostlin pěstovaných v daných živinových podmínkách (hnojeno x nehnojeno). Rozdíly mezi druhy a vliv různých živinových podmínek na sledované charakteristiky vyhodnotíme analýzou variance (dvoucestná ANOVA s interakcemi). Dále budeme zkoumat vzájemné vztahy (korelace) mezi vlastnosti rostlin, aktivitou v půdě a příjmem ^{15}N . Předpokládáme, že hlavní vysvětlující proměnou v regresních vztazích bude především biomasa rostlin, která charakterizuje růstovou rychlost a měla by být vyšší pro kompetitivní druhy v porovnání s konzervativními. Také předpokládáme, že vzájemné vztahy mezi charakteristikou rostlin a půdy se budou lišit v hnojené a nehnojené půdě.

3.2 Časový harmonogram projektu

Tabulka 1: Časový harmonogram aktivit projektu

aktivita	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
příprava projektu												
odběry vzorků												
experiment												
vyhodnocení dat												
sepsání publikace												

Časový plán projektu je nastaven na 1 kalendářní rok (Tab. 1). Od ledna do března bude probíhat příprava projektu (zadání rhizoboxů do výroby, nákup chemikálií, mletí ^{15}N značeného opadu, zaškolení a trénink práce v programu imageJ – digitální zpracování zymografických dat). V březnu proběhne výjezd do terénu s cílem odběru půdy, přípravy směsí s pískem, hnojení, zapravení opadu a charakterizace těchto substrátů. Květen až září je časový úsek pro výkon experimentu, na jehož úplném počátku budou semena rostlin vyseta do příslušných rhizoboxů (a kontrolních květináčů). V jeho průběhu budou testovány doby inkubace membrán se substráty na kořenech a při dosažení dostatečné biomasy rostlin (červenec-srpen) budou provedeny inkubace membrán, digitalizace získaných dat a předběžné zpracování. Poté proběhnou odběry půdy z vytipovaných míst rhizosféry a okolní půdy a ty budou analyzovány. Po ukončení odběrů půd bude stanovena biomasa rostlin (kořenů a

nadzemních částí, obsahu a izotopového složení N). Data budou průběžně vyhodnocována v období od srpna do října. Následně bude sepsána odborná publikace.

3.3 Rozpočet projektu

Při sestavování rozpočtu projektu jsem počítala s tím, že využiji laboratorní prostory a přístrojové a jiné vybavení (např. váhy, skleník, kulový mlýn, FIA, elementární analyzátor, UV iluminátor s digitálním fotoaparátem, izotopový hmotností spektrometr, třepačky atd. potřebné k realizaci projektu) Přírodovědecké fakulty Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích, které budou připsány režijní náklady. Celkové finanční náklady na realizaci projektu činí 807 tis. Kč (Tab. 2).

Tabulka 2: Finanční náklady na realizaci projektu

věcné náklady		tis. Kč
drobný hmotný majetek		0
materiál		97
režijní náklady		161
cestovní náklady		1
služby		60
celkem		319
mzdové náklady	úvazek	
vedoucí	50 %	210
technik	40 %	154
povinné zákonné odvody		124
celkem		488
náklady celkem		807

Nejvýznamnější položkou jsou služby zahrnující výrobu 12 rhizoboxů od firmy Plexi Kubík. Další významnou položkou je potřebný materiál, zejména nákup chemikálií (fluorescenční substráty, kity na extrakci mikrobiální DNA a chemikálie potřebné k dalším stanovením), jejichž cena byla vyčíslena na základě předpokládaného počtu vzorků a cen

analýz na katedře Biologie ekosystémů, a spotřební laboratorní materiál (špičky, rukavice, cínové kapsle apod.). Cestovní náklady pokrývají jeden-dva výjezdy do terénu a dopravu rhizoboxů. Po celou dobu realizace projektu bude vyplácena mzda dvěma pracovníkům – vedoucímu s 50 % úvazkem a technikovi s 40 % úvazkem. Vedoucí bude zodpovídat za zavedení a otestování metodiky měření enzymů, organizaci a časový harmonogram, zajistí vyhodnocení dat a publikaci výsledků. Spolu s technikem se provede odběr v terénu, založení experimentu a stanovení a odběry v jeho průběhu. Technik se bude účastnit terénního a laboratorních odběrů, bude obstarávat rostliny v rhizoboxech, zajistí finální měření vzorků na přístrojích a základní vyhodnocení dat. Výše jejich mezd byla nastavena podle platného mzdového předpisu Přírodovědecké fakulty JU. Zákonné odvody odpovídají 34 % mzdových prostředků. Režijní náklady tvoří 20 % celkových nákladů za projekt.

4. Závěr

Cílem této práce shrnout publikované poznatky o obecných vlivech rostlin na půdní procesy, ke kterým patří vstup OH do půdy a příjem vody a živin, s důrazem na interakce živých kořenů a mikroorganismů v rhizosféře. Tyto obecné kapitoly jsem doplnila srovnáním vlivů a rostlin s různými strategiemi nakládání se zdroji. Použila jsem přístup běžný při propojování funkcí rostlin s vlastnostmi půdy, který rostliny dělí na kompetitivní a konzervativní především na základě souboru jejich vlastností (funkčních znaků) charakterizujících rychlost růstu, tvorbu biomasy a potřebu živin. Právě tyto jednoduše měřitelné vlastnosti rostlin dobře predikují podobu vzájemných vztahů mezi rostlinami a půdou i na úrovni celého rostlinného společenstva pak i fungování celých ekosystémů.

V závěru rešerše jsem shrnula, jak fungují systémy dominované kompetitivní (rychle rostoucí) a konzervativní (pomalu rostoucí) vegetací. Kompetitivní, rychle rostoucí rostliny tvoří velké množství snadno rozložitelného opadu, který je pohonem rychlého obratu živin a pouze omezené akumulace OH v půdě. V průběhu vegetační sezóny je rychlý růst takových rostlin spojen s velkým vstupem rhizodepozice, zejména kořenových exudátů, do půdy, podporou rychlého růstu a obratu rhizosférického společenstva a intenzivní stimulací dekompozice a mineralizace komplexnějších organických látek v POH. Systémy s vegetací s dominantními kompetitivními znaky jsou dynamické, bohatší na dostupné živiny, charakteristické vysokou primární produkcí, ale omezeným hromaděním POH. Konzervativní rostliny, spojené s pomalejší tvorbou hůře rozložitelné biomasy, jsou také spojené pomalejšími rhizosférickými procesy. Výsledkem je tak vlastně udržování živinami chudých podmínek, vedoucích k limitaci primární produkce. Lze tedy říci, že rostliny s určitou strategií ovlivňují půdní prostředí obdobně jak prostřednictvím vstupu opadu, tak aktivity živých kořenů ve vegetační sezóně. Tyto oboustranné interakce mezi rostlinami a půdou určují a „konzervují“ charakter a chování daného systému.

Navrhla jsem projekt detailnějšího studia intenzity a rozložení rhizosférických procesů u kompetitivních a konzervativních rostlin. Získané výsledky povedou k hlubšímu pochopení fungování procesů v rhizosféře rostlin s odlišnými funkčními znaky. Jde o propojení kořenové exudace s mikrobiálním oživením, exoenzymatickou dekompozicí organických látek v půdě, zpětnou vazbou pro rostlin v podobě zisku N z komplexní OH a změny v tomto propojení v reakci na změnu živinových podmínek (eutrofizaci prostředí). Navržený květináčový experiment je omezen pouze na sledování 4 druhů rostlin. Po vyhodnocení výsledků,

vhodnosti a výpovědní hodnotě použitých metodik by se tento projekt mohl stát předlohou a návodem pro další možné experimenty s podobnou tematikou.

5. Seznam použité literatury

- Aerts, R. (1996). Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84: 597–608. <https://doi.org/10.2307/2261481>
- Anderegg, L.D.L., Berner, L.T., Badgley, G., Sethi, M.L., Law, B.E. & HilleRisLambers, J. (2018). Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 21: 734–744. <https://doi.org/10.1111/ele.12945>
- Angst, G., Angst, Š., Frouz, J., Peterse, F. & Nierop, K.G.J. (2020). Preferential degradation of leaf- vs. root-derived organic carbon in earthworm-affected soil. *Geoderma*, 372: 114391. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114391>
- Angst, Š., Cajthaml, T., Angst, G., Šimáčková, H., Brus, J. & Frouz, J. (2017a). Retention of dead standing plant biomass (marcescence) increases subsequent litter decomposition in the soil organic layer. *Plant and Soil*, 418: 571–579. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3318-6>
- Angst, Š., Mueller, C.W., Cajthaml, T., Angst, G., Lhotáková, Z., Bartuška, M., Špaldoňová, A. & Frouz, J. (2017b). Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter. *Geoderma*, 289: 29–35. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.11.017>
- Baptist, F., Aranjuelo, I., Legay, N., Lopez-Sangil, L., Molero, G., Rovira, P. & Nogués, S. (2015). Rhizodeposition of organic carbon by plants with contrasting traits for resource acquisition: Responses to different fertility regimes. *Plant and Soil*, 394: 391–406. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2531-4>
- Bardgett, R.D., Mommer, L. & De Vries, F.T. (2014). Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 29: 692–699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>
- Berg, B. & McClaugherty, C.H. (2008). *Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Second edition. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg. 338 p.
- Cardenas, J., Santa, F. & Kaštovská, E. (2021). The exudation of surplus products links plant functional traits and plant-microbial stoichiometry. *Land* 2021, 10: 840. <https://doi.org/10.3390/land10080840>

- De Deyn, G.B., Cornelissen, J.H.C. & Bardgett, R.D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11: 516-531. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01164.x>
- De Vries, F.T. & Bardgett, R.D. (2012). Plant-microbial linkages and ecosystem nitrogen retention: Lessons for sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and Environment*, 10: 425-432. <https://doi.org/10.1890/110162>
- Dunmei, L., Shufang, Y., Pengpeng, D., Hongjuan, W., Fang, W., Shenhua, Q., Guangrong, Y., Liang, Z., Yongchuan, Y. & Fanin, N. (2020). A plant economics spectrum of litter decomposition among coexisting fern species in a sub-tropical forest. *Annals of Botany*, 125: 145–155. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz166>
- Edwards, K.R., Kaštovská, E., Borovec, J., Šantrůčková, H. & Pícek, T. (2018). Species effects and seasonal trends on plant efflux quantity and quality in a spruce swamp forest. *Plant and Soil*, 426: 179-196. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3610-0>
- Fontaine, S., Mariotti, A. & Abbadie, L. (2003). The priming effect of organic matter: A question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 837-843. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00123-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00123-8)
- Freschet, G.T., Cornwell, W.K., Wardle, D.A., Elumeeva, T.G., Liu, W., Jackson, B.G., Onipchenko, V.G., Soudzilovskaia, N.A., Tao, J. & Cornelissen, J.H.C. (2013). Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, 101: 943-952. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12092>
- Fyllas, N.M., Michelaki, C., Galanidis, A., Evangelou, E., Zaragoza-Castells, J., Dimitrakopoulos, P.G., Tsadilas, C., Arianoutsou, M. & Lloyd, J. (2020). Functional trait variation among and within species and plant functional types in mountainous mediterranean forests. *Frontiers in Plant Science*, 11: 212. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00212>
- Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R.D., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M. & Clément, J.-C. (2012). Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101: 47-57. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12014>

- Grime, J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, Number 982. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Guyonnet, J.P., Vautrin, F., Meiffren, G., Labois, C., Cantarel, A.A.M., Michalet, S., Comte, G. & Haichar, F. el Z. (2017). The effects of plant nutritional strategy on soil microbial denitrification activity through rhizosphere primary metabolites. *FEMS Microbiology Ecology*, 93, fix022. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix022>
- Harrison, M.J. (1997). The Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. In: Stacey, G., Keen, N.T. (eds) *Plant-Microbe Interactions*. Springer, Boston, MA. Chapter 1. 1-34. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6019-7_1
- Henneron, L., Cros, C., Picon-Cochard, C., Rahimian, V. & Fontaine, S. (2020a). Plant economic strategies of grassland species control soil carbon dynamics through rhizodeposition. *Journal of Ecology*, 108: 528-545. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13276>
- Henneron, L., Kardol, P., Wardle, D.A., Cros, C. & Fontaine S. (2020b). Rhizosphere control of soil nitrogen cycling: A key component of plant economic strategies. *New Phytologist*, 228: 1269-1282. <https://doi.org/10.1111/nph.16760>
- Hinsinger, P., Gobran, G.R., Gregory, P.J. & Wenzel, W.W. (2005). Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from root-mediated physical and chemical processes. *New Phytologist*, 168: 293-303. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01512.x>
- Högberg, P. & Read, D.J. (2006). Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 548-554. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.004>
- Hütsch, B.W., Augustin, J. & Merbach, W. (2002). Plant rhizodeposition – An important source for carbon turnover in soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165: 397-407. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<397::AID-JPLN397>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<397::AID-JPLN397>3.0.CO;2-C)
- Chroňáková, A., Bárta, J., Kaštovská, E., Urbanová, Z. & Pícek, T. (2019). Spatial heterogeneity of belowground microbial communities linked to peatland microhabitats with different plant dominants. *FEMS Microbiology Ecology*, 95, fiz130. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz130>
- Jones, D.L., Hodge, A. & Kuzyakov, Y. (2004). Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist*, 163: 459-480. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01130.x>

- Jones, D.L., Nguyen, C. & Finlay, R.D. (2009). Carbon flow in the rhizosphere: Carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil*, 321: 5-33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- Kaštovská, E., Cardenas-Hernandez, J. & Kuzyakov, Y. (2022). Priming effects in the rhizosphere and root detritusphere of two wet-grassland graminoids. *Plant and Soil*, 472: 105-126. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05191-6>
- Kaštovská, E., Edwards, K. & Šantrůčková, H. (2017). Rhizodeposition flux of competitive versus conservative graminoid: Contribution of exudates and root lysates as affected by N loading. *Plant and Soil*, 412: 331-344. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3066-z>
- Kaštovská, E., Edwards, K., Pícek, T. & Šantrůčková, H. (2015). A larger investment into exudation by competitive versus conservative plants is connected to more coupled plant-microbe N cycling. *Biogeochemistry*, 122: 47-59. <https://doi.org/10.1007/s10533-014-0028-5>
- Kaštovská, E., Straková, P., Edwards, K., Urbanová, Z., Bárta, J., Mastný, J., Šantrůčková, H. & Pícek, T. (2018). Cotton-grass and blueberry have opposite effect on peat characteristics and nutrient transformation in peatland. *Ecosystems*, 21: 443-458. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0159-3>
- Kaštovská, E. (2020). Rhizosféra – prostor propojující nadzemní a podzemní část ekosystému. *Fórum ochrany přírody*, 3: 33-36.
- Kuzyakov, Y. & Blagodatskaya, E. (2015). Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review. *Soil Biology and Biochemistry*, 83: 184-199. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025>
- Kuzyakov, Y. & Cheng, W. (2001). Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 1915-1925. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00117-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00117-1)
- Kuzyakov, Y. & Razavi, B.S. (2019). Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity. *Soil Biology and Biochemistry*, 135: 343-360. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.011>
- Kuzyakov, Y. & Xu, X.L. (2013). Competition between roots and microorganisms for nitrogen: Mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist*, 198: 656-669. <https://doi.org/10.1111/nph.12235>

- Kuzyakov, Y. (2002). Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165: 382-396. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-%23](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-%23)
- Kuzyakov, Y. (2010). Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 42: 1363-1371. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.003>
- Lehmann, J. & Kleber, M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528: 60–68. <https://doi.org/10.1038/nature16069>
- Marschner, H. & Dell, B. (1994). Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 159: 89-102. <https://doi.org/10.1007/BF000000098>
- Mason, N.W.H. & de Bello, F. (2013). Functional diversity: A tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24: 777-780. <https://doi.org/10.1111/jvs.12097>
- Miles, J., Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R. & Davy, A.J. (1998). *Comparative Plant Ecology. A Functional Approach to Common British Species*. Springer, Berlin, Germany. 742 p.
- Ministerstvo životního prostředí. Definice půdy [online]. [citováno 23.09.2021]. Dostupné z: [https://www.mzp.cz/C1257458002F0DC7/cz/definice_pudy/\\$FILE/OOHPP-Definice_pudy-20080820.pdf](https://www.mzp.cz/C1257458002F0DC7/cz/definice_pudy/$FILE/OOHPP-Definice_pudy-20080820.pdf)
- Paul, E.A. (2016). The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 98: 109-126. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.04.001>
- Poirier, V., Roumet, C. & Munson, A.D. (2018). The root of the matter: Linking root traits and soil organic matter stabilization processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 120: 246-259. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.016>
- Prescott, C.E., Grayston, S.J., Helmisaari, H.-S., Kaštovská, E., Körner, C., Lambers, H., Meier, I.C., Millard, P. & Ostonen, I. (2020). Surplus carbon drives allocation and plant-soil interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 35: 1110-1118. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.08.007>
- Procházka, S., Macháčková, I., Krekule, J., Šebánek, J. a kolektiv (1998). *Fyziologie rostlin*. První vydání. Academia Praha. 484 p.

- Rasse, D.P., Rumpel, C. & Dignac, M.-F. (2005). Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilization. *Plant and Soil*, 269: 341-356. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0907-y>
- Razavi, B.S., Zarebanadkouki, M., Blagodatskaya, E. & Kuzyakov, Y. (2016). Rhizosphere shape of lentil and maize: Spatial distribution of enzyme activities. *Soil Biology and Biochemistry*, 96: 229-237. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.02.020>
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003). The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, Number S3. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Soukup, A. & Tylová, E. (2020). Skrytý život rostlin – kořeny v interakci s rhizosférou. *Živa*, 2: 65-67. Academia, SSČ AV ČR, v. v. i.
- Spohn, M. & Kuzyakov, Y. (2013). Distribution of microbial- and root-derived phosphatase activities in the rhizosphere depending on P availability and C allocation – Coupling soil zymography with ^{14}C imaging. *Soil Biology and Biochemistry*, 67: 106-113. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.015>
- Šantrůčková, H., Kaštovská, E., Bárta, J., Miko, L. & Tajovský, K. (2018). *Ekologie půdy*. České Budějovice: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, 2018. Episteme. 259 p.
- Šimek, M., Bartuška, M., Devetter, M., Elhottová, D., Frouz, J., Hauerová, R., Křišťůfek, V., Lukešová, A., Pícek, T., Tajovský, K. & Urbanová, Z. (2020). Bez půdy to nepůjde. Průvodce (nejen) výstavou velkoformátových informačních panelů. 2. vydání. Biologické centrum Akademie věd České republiky, v. v. i., Ústav půdní biologie, České Budějovice, 77 p.
- Šimek, M., Elhottová, D., Chroňáková, A., Kaštovská, E. & Klimešová, J. (2021). Živá půda 8. Interakce půdních organismů a rostlin. *Živa*, 3: 125-131.
- Šimek, M., Elhottová, D., Pižl, V. (2015). *Rozmanitost života a zdraví ekosystémů*. Edice Strategie AV21. Středisko společných činností AV ČR, Praha. 57 p.
- Xu, X., Ouyang, H., Richter, A., Wanek, W., Cao, G. & Kuzyakov, Y. (2011). Spatio-temporal variations determine plant-microbe competition for inorganic nitrogen in an alpine meadow. *Journal of Ecology*, 99: 563-571. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01789.x>

- Yang, Z., Shen, M., Jia, S., Guo, L., Yang, W., Wang, C., Chen, X. & Chen, J. (2017). Asymmetric responses of the end of growing season to daily maximum and minimum temperatures on the Tibetan plateau. *Journal of Geophysical research: Atmospheres*, 122: 13 278-13 287. <https://doi.org/10.1002/2017JD027318>
- Zhalnina, K., Louie, K.B., Hao, Z., Mansoori, N., da Rocha, U.N., Shi, S., Cho, H., Karaoz, U., Loqué, D., Bowen, B.P., Firestone, M.K., Northen, T.R. & Brodie, E.L. (2018). Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nature Microbiology*, 3: 470-480. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0129-3>