

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Vliv rostlinné dominanty na C:N:P
stechiometrii půdní organické hmoty
a mikrobiální biomasy v rašelinných
smrčínách**

Diplomová práce

Bc. Lucie Pavlíková

vedoucí práce: Mgr. Eva Kaštovská, Ph.D.

České Budějovice 2015

Pavlíková L., 2015: Vliv rostlinné dominanty na C:N:P stochiometrii půdní organické hmoty a mikrobiální biomasy v rašelinných smrčínách [The influence of a plant dominant on C:N:P stoichiometry of soil organic matter and microbial biomass in peat spruce forests. Mgr. Thesis, in Czech] – 48 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Cílem práce bylo charakterizovat elementární složení a C:N:P stochiometrii půdní organické hmoty a mikrobiální biomasy v rašelinných smrčínách NP Šumava a zjistit, zda jsou ovlivněny přítomností různých rostlinných dominant podrostu – rašeliníku, suchopýru a borůvky. Odběry byly provedeny na třech lokalitách na jaře, v létě a na podzim roku 2013. Práce byla součástí projektu financovaného GA ČR.

Annotation:

The aim of this report is to describe the elemental composition and C:N:P stoichiometry of soil organic matter and microbial biomass in spruce swamp forests in the National Park Šumava and to find out whether they are affected by a presence of different plant dominants in the understory - peat moss, cotton-grass and blueberry. Samplings were made at three locations in the spring, summer and autumn of 2013. The work was a part of the project funded by the GA CR.

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci 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 diplomové 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, 3.12. 2015

.....
Bc. Lucie Pavlíková

Poděkování

Ráda bych poděkovala zejména své školitelce Mgr. Evě Kaštovské, Ph.D. za čas, který mi věnovala, ochotu a cenné rady i zkušenosti. Dále děkuji doc. RNDr. Petrovi Šmilauerovi, Ph.D. za rady se statistickým zpracováním dat a RNDr. Ivaně Bufkové, Ph.D. z Národního parku Šumava za určení rašeliníků. Velký dík patří i dalším pracovníkům z katedry Biologie ekosystémů, na které jsem se mohla kdykoli obrátit. Za psychickou podporu a pomoc při statistickém zpracování výsledků patří poděkování mému příteli Ing. Martinu Čapkovi.

Obsah

1 Úvod.....	4
2 Literární přehled.....	6
2.1 Půdní organická hmota.....	6
2.2 Půdní mikrobiální biomasa.....	7
2.2.1 Půdní mikrobiální biomasa jako zásobárna snadno dostupného uhlíku a živin.....	7
2.3 Ekologická stechiometrie	9
2.4 C:N:P stechiometrie půdní organické hmoty	9
2.5 C:N:P stechiometrie mikrobiální biomasy	12
2.6 Rašelinné ekosystémy a jejich význam	13
2.7 Výskyt a charakter rašelinných smrčín.....	14
2.8 Významné rostlinné dominanty v podrostu rašelinných smrčín.....	15
3 Materiál a metody	18
3.1 Odběrové lokality.....	18
3.2 Odběr a úprava vzorků	19
3.3 Stanovení suché hmotnosti půdy.....	19
3.4 Stanovení C, N, P ve vzorcích půdy.....	19
3.5 Stanovení C, N a P v mikrobiální biomase.....	19
3.6 Statistické zpracování dat.....	21
4 Výsledky	22
4.1 Koncentrace C, N a P a jejich stechiometrické poměry v POH	22
4.2 Koncentrace C, N a P a jejich stechiometrické poměry v MB	26
5 Diskuse	32
5.1 Charakteristika elementárního složení POH a MB v rašelinných smrčínách.....	32
5.1.1 Elementární složení POH v rašelinných smrčínách.....	32
5.1.2 Elementární složení MB v rašelinných smrčínách	33
5.1.3 Srovnání C:N:P stechiometrie POH a MB v rašelinných smrčínách.....	34
5.1.4 Vliv rostlinné dominanty na elementární složení POH a MB v rašelinných smrčínách.....	35
5.1.5 Sezónní variabilita v množství a C:N:P stechiometrii POH a MB v rašelinných smrčínách	37
6 Závěr.....	38
7 Zdroje	39

1 Úvod

Rašelinné smrčiny leží na přechodu mezi horskými smrčinami, rašeliništi a slatinami – tvoří přechodový typ ekosystému s prvky rašeliniště i lesa. Vytvářejí se na místech dobře zásobovaných podzemní vodou a mocnost rašeliny zde může přesahovat i jeden metr. Tyto ekosystémy jsou jedinečné díky vysoké prostorové heterogenitě a s ní spojené biologické rozmanitosti. Díky rozmanité mikrotopografii nabízí rašelinné smrčiny množství ekologických nik s různým hydrologickým režimem, které osidluje mnoho rašelinných i boreálních lesních druhů citlivých k narušení. K rašeliníkům dominujícím mechovému patru se běžně přidávají cévnaté rostliny, nejčastěji suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*) a brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*). Tyto dominanty podrostu rašelinných smrčin se liší stavbou těla, požadavky na prostředí (především na přítomnost kyslíku v půdě / hladinu podzemní vody) a svým životním stylem - způsobem, jakým získávají živiny a investují zdroje. To ovlivňuje biochemické a prvkové složení jejich biomasy a následně množství, kvalitu a rozložitelnost organických látek vstupujících do půdy.

V porovnání s vrchovišti je výzkum rašelinných smrčin opomíjený, i když jsou to ekosystémy poměrně rozšířené. Stávající studie pocházejí především z boreálních oblastí a jsou zaměřeny téměř výhradně na strukturu a vývoj vegetace (Hörnberg et al. 1998; Økland et al. 2003; Økland et al. 2008). Díky nedávno publikovaným studiím jsou omezeně dostupné také informace o struktuře a fungování mikrobiálního společenstva rašelinných smrčin ve srovnání s ombrotrofními rašeliništi a slatiništi (Urbanová & Bárta 2014). V podstatě zcela chybí informace o elementárním složení půdní organické hmoty a množství a stechiometrii makroprvků v půdní mikrobiální biomase. Cílem této diplomové práce je tyto informace doplnit a dále zjistit, zda se vysoká prostorová heterogenita rašelinných smrčin daná mikrotopografií, spojenou s různou hladinou podzemní vody, různými aeračními podmínkami v půdě a výskytem odlišných rostlinných dominant v podrostu, odráží v C:N:P stechiometrii půdní organické hmoty a množství a stechiometrii půdní mikrobiální biomasy. Jelikož jsou rašelinné smrčiny jedněmi z nejrozšířenějších typů rašelinných ekosystému na Šumavě, ke studiu byly zvoleny tři reprezentativní lokality v NP Šumava - rašelinné smrčiny u obcí Kvilda, Filipova Huť, a u Tetřevské slati. Předkládaná práce je součástí grantového projektu, který se zabývá funkční diverzitou půdních mikroorganismů rašelinných smrčin a jejím vlivem na kvalitu rozpuštěné organické hmoty v půdě (GA ČR 13-17398S, hlavní řešitel Tomáš Pícek). Vyhodnocuje data ze tří odběrů provedených v roce 2013.

Cíl práce

Cílem práce je zjistit koncentraci uhlíku (C), dusíku (N) a fosforu (P) a jejich molární stechiometrické poměry v půdní organické hmotě (POH) a v půdní mikrobiální biomase (MB) v ekosystému rašelinných smrčín. Dalším cílem bylo zjistit, zda se tyto parametry liší mezi vzorky odebranými pod různými dominantami podrostu v rámci tohoto ekosystému a v půdním profilu (svrchní horizont 0-30 cm a spodní horizont 30-60 cm), kde jsou ovlivněny jednak různou kvalitou rostlinného opadu a současně rozdílnými oxickými podmínkami a hladinou podzemní vody.

Hypotézy

- 1) POH rašelinných smrčín bude chudá na živiny a její C:N a C:P poměry budou vysoké, podobně jako v jiných typech mokřadních systémů. MB bude obsahovat více živin než POH, bude tedy mít nižší C:N a C:P poměr, a její množství bude klesat s hloubkou (bude vyšší ve vrstvě 0-30 cm než 30-60 cm).
- 2) Plochy s různou rostlinnou dominantou v podrostu (borůvka, suchopýr, rašeliník) budou obsahovat POH a MB s odlišnou C:N:P stechiometrií. Rozdíly ve stechiometrii budou výraznější v POH, která je více ovlivněna vstupem rostlinného opadu různé kvality, než v MB, která si udržuje určitou homeostázu.
- 3) C:N:P stechiometrie MB bude částečně variabilní během sezóny v důsledku fyziologických změn a změn ve složení společenstva v závislosti na změnách teploty, vstupu rostlinné organické hmoty různé kvality (kořenové exsudáty / rostlinný opad) a nárocích rostlin na živiny.

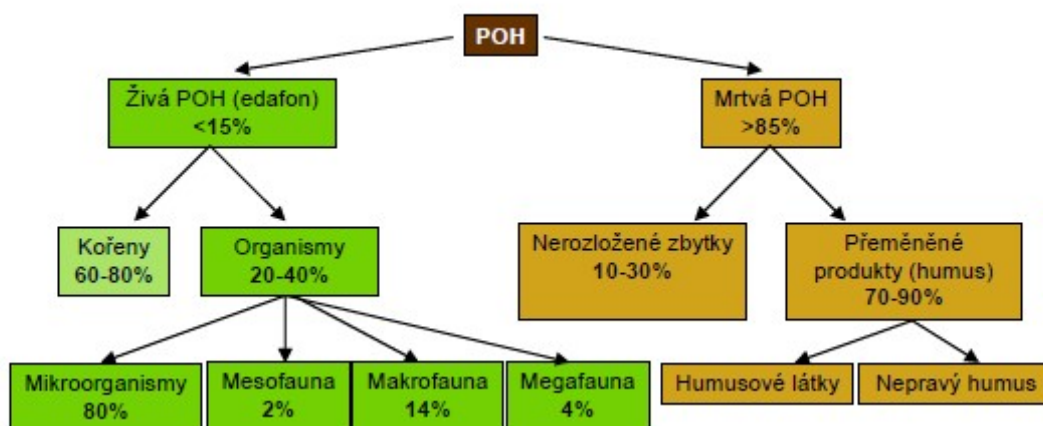
2 Literární přehled

2.1 Půdní organická hmota

Půdní organická hmota (POH) je největším zásobníkem uhlíku v terestrickém ekosystému - je v ní obsaženo téměř třikrát více C než v biosféře suchozemského ekosystému (Gleixner et al. 2001). POH přispívá k rozvoji a růstu kořenů rostlin i edafonu a ovlivňuje fyzikální vlastnosti půdy - snižuje objemovou hmotnost, zvyšuje pórovitost, pomáhá zadržovat vodu v půdě. Dále urychluje zvětrávání minerálů a tím uvolňuje některé živiny pro rostliny, pomáhá imobilizovat toxické látky, zvyšuje využitelnost hnojiv, chrání půdu před erozí a dává půdě barvu. Kromě uhlíku je v ní vázáno také velké množství N, P, S a dalších živin a její množství a kvalita určuje úrodnost půdy (Paul & Clark 1996).

Množství organické hmoty v půdě je ovlivněno mnoha faktory, z nichž největší význam mají teplota a srážky. Tyto faktory ovlivňují velikost vstupů organické hmoty do půdy a zároveň i rychlost její dekompozice a mineralizace. Vyšší teploty v kombinaci s dostatečnou vlhkostí vedou k větším vstupům organické hmoty do půdy, ale i k rychlejšímu rozkladu organických látek. Nedostatek vlhkosti omezuje jak vstup organické hmoty, tak její dekompozici a zamokření půd zpomaluje rozklad POH. Výsledkem je nižší obsah POH v teplých a vlhkých oblastech než v chladnějším podnebí na trvale zaplavených územích.

POH je směsí organických látek různého chemického složení a komplexnosti, nacházejících se v různém stupni rozkladu (Tan 2003). Většinu POH tvoří neživý organický materiál, skládající se z malé části z biochemicky nepozměněných zbytků rostlin, těl živočichů a mikroorganismů (Sylvia et al. 1999) a především z humusu. Humus obsahuje humusové látky o vysoké molekulové hmotnosti (fulvokyseliny, huminové kyseliny a humin) a tzv. nepravý humus - převážně polysacharidy (celulóza, hemicelulóza), ale i jednoduché cukry (glukóza), lignin, proteiny, tuky a vosky (Šantrůčková 2001). Představuje asi 50-55% uhlíku, 4,5% dusíku a 1% síry a díky komplexaci s anorganickými půdními složkami je velmi odolný vůči dekompozici (Paul & Clark 1996). Menší podíl POH představují žijící půdní organismy, z nichž naprostou většinu tvoří půdní mikroorganismy (Obr. 1).



Obrázek 1. Dělení půdní organické hmoty (upraveno podle Stevenson 1994).

2.2 Půdní mikrobiální biomasa

Půdní mikrobiální biomasa představuje méně než 5% POH a spolu s odumřelými rostlinnými zbytky a rozpuštěnou organickou hmotou tvoří její labilní frakci. Přes svůj malý podíl jsou mikroorganismy tou částí POH, která zajišťuje rozklad a přeměny organické hmoty vstupující do půdy, koloběh prvků v půdě, zpřístupňuje živiny pro rostliny a podílí se na tvorbě humusu. Účastní se dotváření půdní struktury, podílí se na tvorbě půdních agregátů, mění vzdušný a vodní režim půdy, pomáhají při degradaci cizorodých látek a chrání rostliny před patogeny.

Obsah mikrobiální biomasy v půdě je řízen obsahem POH (Xu et al. 2013 a další) a dále ovlivněn její kvalitou (Dalal 1998), teplotou a vlhkostí půdy (Wardle & Parkinson 1990), pH, půdní texturou a obhospodařováním ekosystému (Dalal 1998).

2.2.1 Půdní mikrobiální biomasa jako zásobárna snadno dostupného uhlíku a živin

Uhlík je ústředním prvkem veškeré biomasy a je obsažen ve všech organických sloučeninách. Dusík je složkou mnoha důležitých biomolekul: aminokyselin, bílkovin, nukleových kyselin, chlorofylu, chitinu, mukopeptidů a dalších látek (Šimek 2003; Úlehlová 1989). Fosfor je klíčovým prvkem pro biochemické reakce zahrnující genetický materiál (DNA, RNA), přenos energie (ATP, ADP, AMP) a podílí se na struktuře membrán (fosfolipidy, kyselina teichoová), tvorbě zásobních látek (polyfosfáty) a vyskytuje se ve formě ortofosfátů v cytoplazmě (Bünemann et al. 2011). Tyto hlavní biogenní prvky, C, N a P, nejčastěji limitují růst mikroorganismů v půdách. Zatímco v půdě obecně převládá limitace mikrobiálního růstu C/energií, v rhizosféře (5-25 % objemu půdy) dochází spíše

k limitaci dostupností živin. Dusík a fosfor jsou zároveň prvky, které nejčastěji limitují primární produkci.

V půdní mikrobiální biomase je v průměru vázáno asi 1 % půdního C, 2 % půdního N a dokonce 8 % půdního P (Jonasson et al. 1999; Chapin et al. 2002), s významnými rozdíly mezi jednotlivými typy biomů. Podíl mikrobiálního C se pohybuje v rozmezí od <1 % půdního organického C v temperátních jehličnatých lesích a mokřadech po >5 % půdního C v pouštích (Tab. 1). Pouště, boreální lesy, louky a tundra mají v mikrobiální biomase vázaný relativně velký podíl půdního N (Tab. 1). Mikrobiální biomasa mokřadních ekosystémů, spolu s křovinami a pastvinami váže zase velmi vysoký podíl půdního P, v průměru přesahující 10 % půdního P (Tab. 1). V případě N a zejména P tak půdní mikrobiální biomasa představuje významný zásobník těchto živin v ekosystému (Dalal 1998; Xu et al. 2013). Díky svému rychlému obratu, který se pohybuje v řádu několika dnů pro aktivní část společenstva (Rousk & Bååth 2011), mikroorganismy zpřístupňují organické látky pro jiné mikroorganismy a také dostupné formy dusíku a fosforu pro rostliny.

Tabulka1: Podíly půdního C, N a P vázané v půdní mikrobiální biomase v různých typech biomů (převzato z Xu et al. 2013).

Major biomes	C _{mic} /C _{org} (%)	N _{mic} /N _{tot} (%)	P _{mic} /P _{tot} (%)
Boreal forest	1.76 ^{bc} (1.47–2.12)	4.18 ^{ab} (3.68–4.76)	
Temperate coniferous forest	0.99 ^f (0.89–1.11)	2.62 ^{cd} (2.29–3.00)	4.31 ^d (2.85–6.51)
Temperate broadleaf forest	1.16 ^{ef} (1.06–1.26)	2.42 ^d (2.08–2.81)	8.60 ^{bcd} (6.22–11.89)
Tropical/subtropical forest	1.79 ^{bc} (1.63–1.96)	3.08 ^{bcd} (2.72–3.49)	6.32 ^{cd} (4.99–8.00)
Mixed forest	1.29 ^{def} (1.22–1.36)	2.80 ^{cd} (2.61–3.02)	6.72 ^{cd} (5.61–8.04)
Grassland	2.09 ^b (1.95–2.23)	4.28 ^{ab} (3.93–4.65)	5.60 ^d (4.48–7.01)
Shrub	1.43 ^{cde} (1.11–1.84)	2.33 ^d (1.74–3.12)	14.74 ^{ab} (8.90–24.40)
Tundra	1.66 ^{bcd} (1.27–2.17)	3.61 ^{bc} (2.67–4.88)	4.45 ^d (3.16–6.26)
Desert	5.02 ^a (3.86–6.53)	5.72 ^a (4.03–8.11)	
Natural wetlands	1.20 ^{ef} (0.95–1.51)	2.58 ^{cd} (2.04–3.27)	23.62 ^a (16.54–33.73)
Cropland	1.67 ^{bcd} (1.61–1.73)	2.53 ^d (2.36–2.70)	1.60 ^e (1.33–1.93)
Pasture	1.46 ^{cde} (1.32–1.62)	2.62 ^{cd} (2.19–3.12)	11.95 ^{bc} (8.79–16.24)
Global average	1.2	2.6	8.0

2.3 Ekologická stechiometrie

Ekologická stechiometrie se zabývá vyvážením chemických látek v ekologických procesech a posuzuje biogeochemický systém vzhledem k fyziologickým omezením, která fungují na úrovni buněk i organismů (Sturner & Elser 2002). Především se však zaměřuje na poměrné složení hlavních prvků, zejména C, N a P, které jsou zahrnuty do ekologických interakcí v ekosystému (Elser et al. 1996). Ekologická stechiometrie vychází ze základního konceptu **homeostáze**, který předpokládá, že si organismy v jejich tělech zachovávají relativně konstantní poměr prvků navzdory změnám v chemickém složení vnějšího prostředí a jejich potravy (Kooijman 1995). Homeostáze je funkcí několika rozhodujících faktorů: organismů samotných, fází jejich života a hlavně rozsahu dostupnosti zdrojů (Sturner & Elser 2002). Význam dostupnosti zdrojů pro život organismů popsal již v roce 1840 Liebig v tzv. zákonu minima, tedy že organismus je limitován tím zdrojem, kterého je nedostatek. Liebigův zákon minima byl přijat jako univerzální princip v ekologické stechiometrii (Ågren 2008).

Stechiometrická omezení významně ovlivňují mikrobiální růst a cykly živin v systémech. Stechiometrické poměry C:N, C:P a N:P se proto často používají v mikrobiální ekologii a biogeochemii pro posuzování průběhu biogeochemických procesů či limitace ekosystémových procesů živinami. Vztahy mezi elementárním složením potravy a těla konzumenta se jako první systematicky zabýval oceánograf Alfred C. Redfield (1890-1983). Zjistil, že mořský plankton a jeho životní prostředí – mořská voda, obsahují C, N a P v charakteristickém molárním poměru 106:16:1. Usoudil, že poměry C, N a P jsou řízeny vzájemnou interakcí mezi mořskými organismy a prostředím a dokázal tak, že mořští producenti výrazně ovlivňují prvkové složení svého okolí a naopak. Redfieldův poměr se stal základním bodem ekologické stechiometrie (Cleveland & Liptzin 2007). Jeho výsledky a přístup podnítily hledání „redfieldova poměru prvků“ i v terestrických systémech, například v rostlinné biomase či ve vztahu půdní organická hmota – půdní mikroorganismy.

2.4 C:N:P stechiometrie půdní organické hmoty

Studie z terestrických ekosystémů ukazují, že průměrný atomový C:N:P poměr v půdách je 186:13:1 (Cleveland & Liptzin 2007), případně 287:17:1 po zahrnutí dalších dat z jiných typů ekosystémů a jiném způsobu výpočtu (vážený průměr) (Xu et al. 2013). Tento poměr je mnohem širší a variabilnější, než bylo popsáno pro mořské ekosystémy. Je to dáno velkou variabilitou v C:N:P stechiometrii samotných rostlin, jejichž odumřelá biomasa je hlavním zdrojem půdní organické hmoty. Rostliny s různými ekologickými nároky, životními formami a strategiemi mají odlišné koncentrace N a P v biomase. Rychleji rostoucí

kompetitivní rostliny mají v listech vyšší koncentrace N i P a zároveň nižší N:P poměry než pomalu rostoucí konzervativní rostliny (Yu et al. 2011). Rostliny dále resorbují živiny, aby snížily jejich ztráty opadem. Děje se tak efektivněji v živinami limitovaných než eutrofních ekosystémech, přičemž P má obecně vyšší resorpční účinnost než N (Richardson et al. 2008). To přispívá k rozrůznění ve stechiometrických C:N:P poměrech rostlinného opadu vstupujícího do půdy v různých typech ekosystémů.

C:N:P stechiometrie půdní organické hmoty dále závisí na míře dekompozice. Ta je ovlivňována nejen chemickým složením vstupující organické hmoty, ale také složením a fyziologií mikrobiálního společenstva, které reagují na zdrojovou stechiometrii (Richardson et al. 2008). Mikroorganismy potřebují díky rychlému obratu vyšší koncentrace N a P ve srovnání s rostlinnými tkáněmi, mají tedy nízké C:N a C:P poměry a zároveň nižší N:P poměr ve své biomase. Vzhledem k potřebám mikroorganismů je tedy rostlinný opad bohatý na C a jeho rozklad je limitován dostupností živin. Proto jsou ztráty C během dekompozice organické hmoty mnohem větší než ztráty N nebo P. To způsobuje, že se C:N, C:P a také N:P poměry rozkládajícího se organického materiálu snižují od nerozloženého opadu k dokonale přeměněné organické hmotě, jejíž C:N:P stechiometrie se přibližuje prvkové stechiometrii půdních mikroorganismů. To také vysvětluje vyšší C:N, C:P a N:P poměry půdní organické hmoty v organické než v minerální půdě s více přeměněnou POH. Původně velmi odlišné C:N:P poměry v rostlinném opadu tak postupně konvergují kvůli homeostatickému charakteru mikroorganismů (Richardson et al. 2008; Zechmeister-Boltenstern et al. 2015).

Výsledná C:N:P stechiometrie půdní organické hmoty tedy závisí na životní formě a strategii rostlin dominujících v ekosystému, efektivitě resorpce živin z opadu, biochemické kvalitě vstupující organické hmoty a procesech přeměny organické hmoty. Různá kombinace těchto faktorů způsobuje odlišnost C:N:P stechiometrie půdní organické hmoty mezi biomy (Tab. 2). Nejnížší C:N:P poměry POH mají obhospodařované půdy, následují louky a pastviny, tedy systémy převážně bohaté živinami, s bylinnou rychle rostoucí vegetací a vysokou mírou dekompozice POH. Naopak nejvyšší C:N:P poměry jsou nalézány v půdní organické hmotě mokřadních systémů, kde je rozklad opadu často limitován jeho nízkou kvalitou, nedostatkem živin a kyslíku a také u boreálních lesů, kde převažuje živinami chudý dřevní opad bohatý na těžko rozložitelné látky, jehož rozklad je dále limitován i nižší teplotou (Tab. 2). Vysoké C:P a N:P poměry v těchto systémech ukazují především na limitaci P, případně na kolimitaci N a P (Xu et al. 2013).

Tabulka 2: C:N:P stechiometrie půdní organické hmoty v hlavních biomech. Uvedené hodnoty jsou průměry s 95 % konfidenčním intervalem (převzato z Xu et al. 2013).

Biome	Soil elements			
	C:N	C:P	N:P	C:N:P
Boreal forest	31.4 ^a (28.5–34.6)	1030.3 ^{ab} (459.1–2312.1)	31.0 ^b (19.0–50.5)	1030:33:1
Temperate coniferous forest	19.9 ^c (18.5–21.4)	318.5 ^{cde} (214.6–472.6)	15.2 ^{de} (11.1–20.9)	318:16:1
Temperate broadleaf forest	18.7 ^c (17.9–19.6)	391.1 ^{cd} (306.5–499.2)	19.9 ^{bcd} (16.3–24.2)	391:21:1
Tropical/subtropical forest	15.8 ^d (14.1–17.7)	169.4 ^{ef} (134.2–213.7)	13.4 ^{de} (11.7–15.2)	169:11:1
Mixed forest	18.9 ^c (18.1–19.7)	253.8 ^{def} (214.5–300.2)	15.7 ^{cde} (14.1–17.5)	254:13:1
Grassland	13.3 ^e (12.8–13.9)	143.0 ^f (127.8–160.0)	10.7 ^e (9.6–12.0)	143:11:1
Shrub	19.4 ^c (16.1–23.4)	518.8 ^{bcd} (337.7–797.2)	25.3 ^{bc} (18.8–33.9)	519:27:1
Tundra	24.4 ^b (20.0–29.6)	545.1 ^{bc} (445.7–666.6)	30.5 ^b (25.4–36.6)	545:22:1
Desert	10.5 ^f (9.4–11.8)	6.6 ^h (5.8–7.6)	0.67 ^g (0.58–0.78)	
Natural wetlands	18.6 ^c (16.7–20.7)	1347.3 ^a (1063.5–1706.9)	62.8 ^a (49.2–80.3)	1347:72:1
Cropland	12.5 ^e (14.8–16.3)	63.9 ^g (53.9–75.8)	4.4 ^f (3.9–5.0)	64:5:1
Pasture	15.5 ^d (14.8–16.3)	169.3 ^{ef} (144.2–198.8)	11.9 ^{de} (10.8–13.0)	169:11:1
Global average	16.4	286.5	17.5	287:17:1

Tabulka 3: C:N:P stechiometrie půdní mikrobiální biomasy v hlavních biomech. Uvedené hodnoty jsou průměry s 95 % konfidenčním intervalem (převzato z Xu et al. 2013).

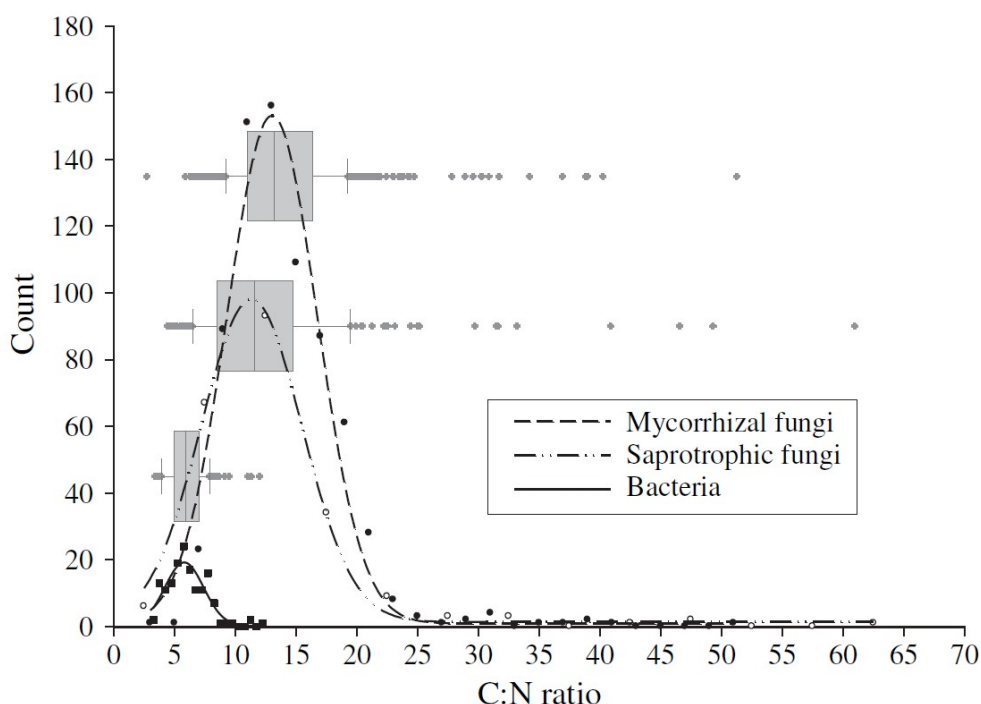
Biome	Soil microbial biomass			
	C:N	C:P	N:P	C:N:P
Boreal forest	8.3 ^{abc} (7.7–8.9)			
Temperate coniferous forest	6.3 ^d (5.7–7.0)	70.6 ^{bc} (56.1–88.9)	7.4 ^b (5.1–10.6)	71:11:1
Temperate broadleaf forest	8.3 ^{abc} (7.8–8.9)	46.4 ^{de} (37.2–57.7)	4.4 ^b (3.6–5.4)	46:6:1
Tropical/subtropical forest	9.0 ^{ab} (8.3–9.7)	56.3 ^{cd} (51.1–62.1)	6.9 ^b (6.0–7.9)	56:6:1
Mixed forest	7.8 ^{abcd} (7.4–8.1)	55.5 ^{cde} (50.8–60.6)	5.9 ^b (5.3–6.5)	55:7:1
Grassland	6.6 ^{cd} (6.2–6.9)	50.6 ^{cde} (44.3–57.8)	4.8 ^b (4.2–5.4)	51:8:1
Shrub	7.2 ^{bcd} (5.8–9.0)	42.6 ^{def} (37.6–48.2)	5.2 ^b (4.3–6.3)	43:6:1
Tundra	9.4 ^a (7.0–12.5)	100.2 ^{ab} (63.7–157.5)	6.5 ^b (4.9–8.5)	100:11:1
Desert	7.2 ^{bcd} (4.5–11.3)		4.4 ^b (3.6–5.2)	31:4:1
Natural wetlands	9.5 ^a (7.7–11.8)	130.7 ^a (62.1–275.0)	35.7 ^a (14.0–91.2)	131:14:1
Cropland	7.2 ^{bcd} (6.8–7.6)	37.6 ^{ef} (32.8–43.1)	4.6 ^b (3.9–5.4)	38:5:1
Pasture	7.0 ^{bcd} (6.2–7.9)	31.6 ^f (24.3–41.1)	4.1 ^b (3.5–4.7)	32:5:1
Global average	7.6	42.4	5.6	42:6:1

2.5 C:N:P stechiometrie mikrobiální biomasy

Průměrná C:N:P stechiometrie mikrobiální biomasy je 60:7:1 (Cleveland & Liptzin 2007), případně 42:6:1 (Xu et al. 2013). Nižší C:N, C:P a N:P poměry ve srovnání s půdní organickou hmotou jsou dány větší potřebou živin pro pokrytí potřeb růstu a energetického metabolismu buněk. Srovnání C:N, C:P a N:P poměrů mikrobiální biomasy v různých biomech ukazuje na ovlivnění mikroorganismů substrátem, který mají k dispozici. Nejvyšší stechiometrické poměry C:N, C:P a N:P v mikrobiální biomase nalézáme v mokřadních ekosystémech (Tab. 3), charakteristických nejvyššími C:N:P poměry v POH (Tab. 2). Vysoký C:P poměr v MB je typický také pro tundru a dále i pro temperátní jehličnaté lesy (Tab. 3).

Přesto je C:N:P stechiometrie mikrobiální biomasy méně variabilní než je tomu u půdní organické hmoty. To ukazuje, že mikroorganismy mají schopnost homeostáze, ale zároveň se mohou svému prostředí částečně přizpůsobit a poměry těchto prvků do určité úrovně měnit. K tomu dochází především díky změně ve složení společenstva, dále pak v závislosti na růstové fázi a hromadění zásobních látek. Poměry C:N a C:P v mikrobiální biomase se liší mezi konkrétními mikrobiálními skupinami, především mezi houbami a bakteriemi. Houby mají velmi vysoký C:P (300-1190) kvůli nižšímu podílu nukleových kyselin v biomase a nižšímu poměru povrchu k objemu, a tedy menšímu podílu fosfolipidů (Kirchman 2012). Zároveň mají houby v průměru také vyšší C:N poměr (5-15) než bakterie (3-6), i když u obou skupin může tento poměr kolísat (Strickland & Rousk 2010). U bakterií je dokumentován C:N poměr v rozsahu 3-12, u hub dokonce v rozsahu 3-60 (Obr. 2).

V rámci jednotlivých skupin mikroorganismů se v závislosti na růstové fázi liší více poměr C:P než C:N (Tab. 3). Je to dáno tím, že velká část buněčného dusíku (80%) je obsažena v proteinech, které se v buněčné hmotě při růstu příliš nemění na rozdíl od makromolekul bohatých na P - nukleových kyselin a fosfolipidů. S růstovou rychlostí se mění i velikost buněk a následně se může změnit poměr povrchu k objemu. To vede ke změně množství lipidů k celkovému buněčnému uhlíku. K variabilitě C:P poměru může přispět také akumulace polyfosfátů, které mohou tvořit velmi významnou složku buněčného P – až 20% P obsaženého v buňkách (Bünemann et al. 2011) v závislosti na okolních podmínkách prostředí (Kirchman 2012).



Obrázek 2: Rozložení C:N poměrů bakterií, saprotrfických a mykorhizních hub. Vyznačeny jsou mediány a rozsah naměřených hodnot (pro houby zejména terénní měření C:N poměrů ve sporokarpech, měření pro bakterie pochází hlavně z čistých kultur a vzorků vody), pocházejících z 18 studií (převzato ze Strickland & Rousk 2010).

2.6 Rašelinné ekosystémy a jejich význam

Rašeliniště pokrývají jen asi 3% zemského povrchu, avšak zásoby uhlíku v nich vázané dosahují 34 – 46 % C přítomného v atmosféře ve formě CO_2 (Limpens et al. 2008). Vytváří se ve vlhkých a chladných oblastech, asi 80% z nich se nachází v temperátním chladném klimatu na severní polokouli. Jsou to mokřady s nejméně 30 cm hlubokou organickou půdní vrstvou, která však může dosáhnout hloubky až 20 m (Clymo et al. 1998; Turunen et al. 2002). Rašelina v mokřadech je pozůstatek rostlinných a živočišných složek, které se akumulují kvůli pomalé dekompozici dané nízkou teplotou, anaerobními podmínkami v půdě a samotným charakterem opadu (Rydin & Jeglum 2006). Vzhledem k těmto podmínkám jsou rašeliniště také významnými producenty CO_2 a metanu unikajících do atmosféry a rozpuštěného uhlíku odtékajícího do povrchových toků (Limpens et al. 2008) a hrají důležitou roli v místním i globálním cyklu uhlíku (Walbridge & Navaratnan 2006; Yu et al. 2012).

Existují různé typy rašelinišť lišící se hydrologií, trofickým stavem a typem vegetace. Rašeliniště, která jsou zásobována podzemními vodami, se označují jako minerotrofní rašeliniště, neboli slatiniště. Slatiniště se vyznačují také vyšším pH. Naopak živinami chudá

rašeliniště ovlivněná nízkou koncentrací rozpuštěných kationtů a aniontů (Vitt 2006), která získávají většinu své vody a živin ze srážek, se označují jako ombrotrofní rašeliniště, neboli vrchoviště (Limpens et al. 2008). Obecně, široké C:N:P poměry POH a mikrobiální biomasy (Tab. 2 a 3) a nejvyšší podíl P vázaný v mikrobiální biomase (Tab. 1) ve srovnání s ostatními typy ekosystémů ukazují na limitaci rašelinných ekosystémů živinami, zejména fosforem.

2.7 Výskyt a charakter rašelinných smrčín

Rašelinné smrčiny kombinují prvky minerotrofních rašelinných ekosystémů a horských lesů. Vyskytují se v submontánním až supramontánním stupni od 500 metrů n. m. výše. Vytvářejí se na místech velmi dobře zásobovaných vodou, často v okolí svahových pramenišť, rašelinišť, na obvodech horských vrchovišť nebo v terénních sníženinách s omezeným odtokem, na rašelinných nebo glejových půdách. Jsou jedním z nejhojněji zastoupených typů rašelinišť na Šumavě. Rašelinné smrčiny jsou zakrslé a rozvolněné, takže ztrácejí podobu souvislého lesa. Zakrslé smrky (*Picea abies*) v porostech často doplňuje bříza pýřitá (*Betula pubescens*) (Spitzer & Buřková 2008). V bylinném patře roste suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*), vlochyň bahenní (*Vaccinium uliginosum*), klikva bahenní (*Oxycoccus palustris*) a brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*). Rašelinné smrčiny mívají také husté, druhově bohaté mechové patro, které může mít pokryvnost až 70 %. Nejčastěji v něm najdeme rašelínky několika druhů (*Sphagnum* spp.), játrovku rohozec trojlaločný (*Bazzania trilobata*) a ploník obecný (*Polytrichum commune*) (Šantrůčková et al. 2010).

Rašelínky jsou zodpovědné za akumulaci rašeliny a vysokou schopnost půdy zadržovat vodu. Smrky mají mělký kořenový systém, který hostí ektomykorhizní houby (Chapin et al. 2000). Produkují relativně těžko rozložitelný opad s vysokým obsahem ligninu a dalších fenolických látek a mají vliv na tvorbu půdy v horní oxické a přechodné oxické/anoxické vrstvě. Plošky dominované dalšími cévnatými rostlinami, ať už graminoidními rostlinami či keříky, přispívají do půdy snadněji rozložitelným opadem a zvyšují tak heterogenitu systému. Mocnost rašeliny může v rašelinných smrčinách přesahovat i jeden metr na rozdíl od podmáčených smrčín, které vznikají na vlhkých půdách s kolísající hladinou podzemní vody. Jejich stromové patro je zapojenější a vrstvy rašeliny jsou slabší - obvykle jen několik desítek centimetrů (Spitzer & Buřková 2008).

Rašelinné smrčiny jsou jedinečné z důvodu vysoké prostorové heterogenity a biologické rozmanitosti. Jsou považovány za důležité útočiště pro mnoho boreálních lesních druhů citlivých k narušení (Hornberg et al. 1998) zejména proto, že poskytují velké

množství ekologických nik podél celého hydro-topografického gradientu (Økland et al. 2008). Přesto je výzkum rašelinných smrčín zatím opomíjený, protože to nejsou typické lesní ekosystémy studované z hlediska ochrannářského i hospodářského, ani klasická ombrotrofní rašeliniště, která jsou většinou předmětem ochrany přírody. Existují informace o prostorové a druhové rozmanitosti vegetace (Økland et al. 2008) a půdních mikrobiálních společenstev (Urbanová & Bárta 2014), a o kvalitě a rozložitelnosti rozpuštěné organické hmoty (Fellman et al. 2008), které ukazují, že rašelinné smrčiny leží na přechodu mezi ombrotrofními rašeliništi, slatinami a horskými smrčínami. Chybí ale informace o kvalitě POH v rašelinných smrčinách, dále o množství živin vázaných v této organické hmotě a v půdní mikrobiální biomase, což je jedním z cílů této práce.

2.8 Významné rostlinné dominanty v podrostu rašelinných smrčín

Hlavní rostlinné dominanty v podrostu šumavských rašelinných smrčín, kterými se zabývá tato práce, jsou rašeliník, suchopýr pochvatý a brusnice borůvka.

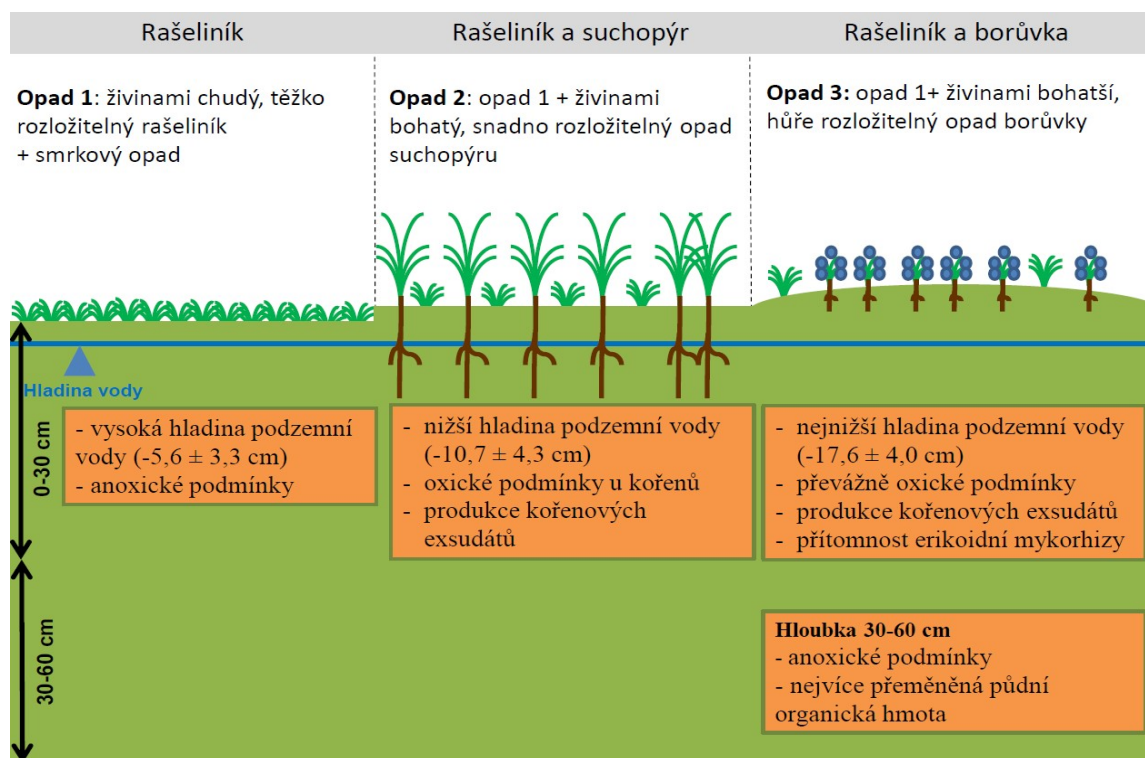
Rašeliníky dominují v mechovém patře rašelinných smrčín. Na studovaných stanovištích převažuje rašeliník křivolistý (*Sphagnum fallax*), rašeliník odchylný (*Sphagnum flexuosum*) a rašeliník Girgensohnův (*Sphagnum Girgensohnii*). Mezi další druhy rašeliníků, které jsou uváděny jako druhy rašelinných smrčín, patří rašeliník pobřežní (*S. riparium*), rašeliník statný (*S. russowii*), rašeliník ostrolistý (*S. capillifolium*), rašeliník úzkolistý (*S. angustifolium*) a rašeliník prostřední (*S. magellanicum*). Rašeliníky rostou na vrstvě humusu, vlastní rašelině nebo přímo ve vodě a jejich význačnou vlastností je jejich vazba na kyselé prostředí. Rašeliníky mají hlavní lodyžku, která nepřetržitě roste do výšky a naspoďu postupně odumírá. Po celé délce lodyžky vyrůstají svazečky větví - pevné větvíčky odstávají od lodyžky, ale chabé přiléhají k hlavnímu stonku a nahrazují kořínky. Umožňují tak vodě vztlínání podél rostlinky vzhůru. Byly naměřeny až dva metry dlouhé lodyžky, avšak s živým horním úsekem dlouhým jen několik decimetrů.

Rašeliníky jsou tvůrci životního prostředí rašeliniště. Hrají hlavní roli ve fixaci uhlíku a minerálních živin rašeliniště (Hájek & Adamec 2009). Jejich výhonky mají neobvykle vysokou schopnost vázat kationty z roztoku ve srovnání s jinými rostlinami (Clymo 1963), což umožňuje rašeliníku udržovat efektivní výměnu kationtů v rašeliništích (Hájek & Adamec 2009). Růst rašeliníků je většinou limitován dostupností dusíku, který získávají především s pomocí fixátorů dusíku, jimiž jsou vedle sinic tak s rašeliníkem asociované metanotrofní bakterie (Larmola et al. 2014), a velmi efektivně ho dále využívají (Walbridge & Navaratnan 2006).

Mrtvé lodyžky rašeliníků tvoří základ rašeliny. Pomalý rozklad v rašeliništích je obecně připisován kyselým, živinami chudým půdám a anoxickým podmínkám způsobeným vysokou hladinou vody (Hájek et al. 2011; Limpens et al. 2008). Buněčné stěny rašeliníku jsou navíc pokryté amorfními fenolickými polymery, strukturálně i funkčně podobnými ligninu, které pravděpodobně tvoří fyzikální bariéru proti rozkladu (Tsuneda et al. 2001).

Suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*) je jeden z nejhojnějších a také nejtypičtějších druhů žijících na rašeliništích. Vyskytuje se běžně po celém území Šumavy. Je to hustě trsnatá graminoidní rostlina, dobře přizpůsobena vlhkosti a k růstu v živinami chudém prostředí. Trsy suchopýru pochvatého jsou naspodu složeny z odumřelých pochev a většinou vyčnívají nad úroveň mechorostů - živé listy a stébla nejsou tedy nikdy ponořena. Suchopýr tvoří hluboký kořenový systém. Kořenová pletiva mají volné prostory - aerenchym, díky kterému je dýchání podzemních orgánů podpořeno přívodem vzduchu z nadzemních částí rostliny (Chapin et al. 1993). Kořeny jsou tak přizpůsobeny k životu v rašelině trvale prosycené vodou a nevytváří žádnou mykorhizní symbiózu. Suchopýr také uvolňuje z kořenů velké množství acetátu, který podporuje metanogenezi v rašeliništích (Saarnio et al. 2004).

Brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) je keříčkovitá rostlina tvořící kompaktní porosty, která preferuje kyselé, málo výživné, humózní a nepříliš suché půdy (Spitzer & Bufková 2008). Narozdíl od rašeliníku a suchopýru nemá v kořenech aerenchym, takže koření mělce na vyvýšených místech tak, aby její kořeny nebyly zaplavené vodou. Patří mezi rostliny s erikoidní mykorhizou, která je zásadní pro přežití v půdách s nízkým obsahem minerálních látek, s vysokým poměrem C:N i s nízkým pH. Všechny rostlinné části borůvky jsou navíc zdrojem fenolických látek (Bárta et al. 2010). Jedná se především o anthokyaniny, flavonoly a hydroxyskořicové kyseliny s rozmanitými biologickými účinky, včetně antioxidační, protizánětlivé a antimikrobiální aktivity (Kašparová 2009).



Obrázek 3: Schematický přehled popisující podmínky typické pro výskyt studovaných rostlinných dominant (rašelíníku, suchopýru a borůvky) a podmínky v anoxickém horizontu v hloubce 30-60 cm, které ovlivňují složení a přeměny půdní organické hmoty a množství a prvkové složení půdní mikrobiální biomasy. Uvedené hladiny podzemních vod jsou průměrná data z šesti měření z roku 2013.

Lze shrnout, že rostlinné dominanty rašelinných smrčů se liší svou životní formou (mech, graminoid, keřík), stavbou těla a požadavky na prostředí – zejména na dostupnost vody a aerační status půdy. Výskyt těchto dominant tedy sleduje změny v topografii a hydrologii terénu a indikuje rozdílné podmínky panující ve svrchní vrstvě půdy (Obr. 3). Zároveň se tyto rostliny liší způsobem, jakým získávají živiny či investují zdroje. To významně ovlivňuje složení jejich biomasy, kvalitu, množství a rozložitelnost opadu, i kořenovou exudaci (Laiho 2006; Stewart et al. 2011) (Obr. 3).

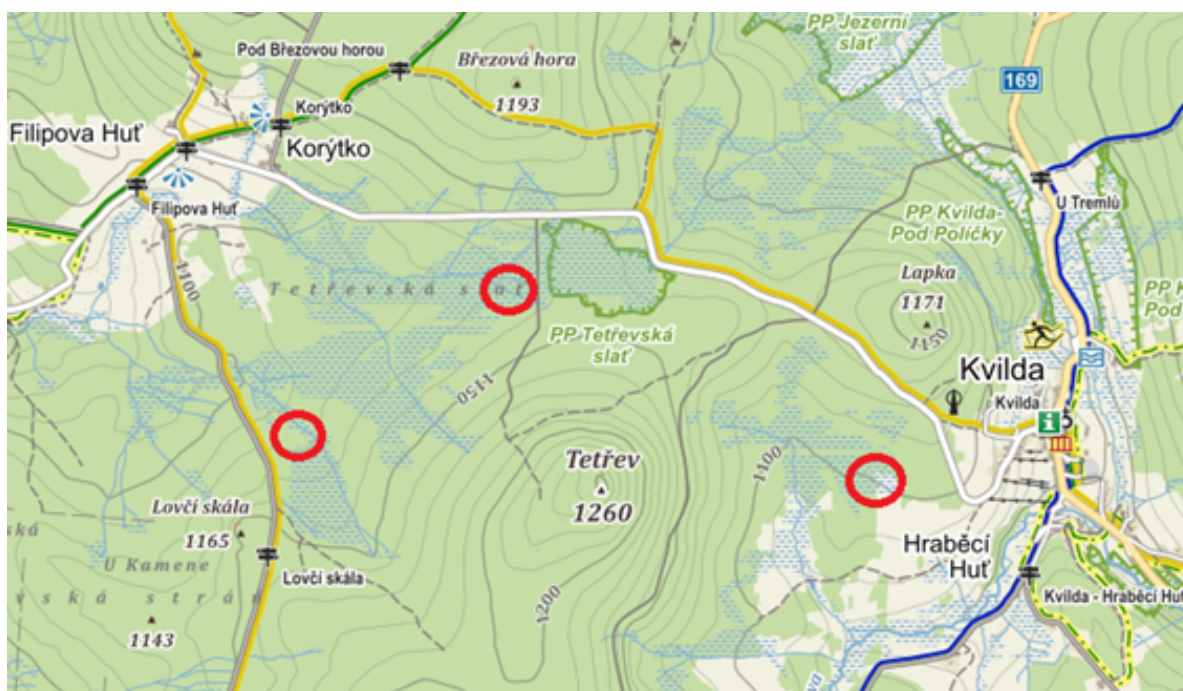
Autoři jako Wardle (2002), Saetre & Baath (2000) a Bardgett & van der Putten (2014) dokládají, že na lokální úrovni (centimetry až metry) lze variabilitu ve složení půdního mikrobiálního společenstva vysvětlit pomocí fyzikálních a chemických parametrů půdy jako je půdní vlhkost a dostupnost C a N v kombinaci s výskytem rostlinné dominanty, která determinuje množství a kvalitu organické hmoty vstupující do půdy. **Z důvodů rozdílných požadavků na prostředí a různého životního stylu rostlinných dominant rašelinných smrčů (Obr. 3) lze předpokládat určité rozdíly v kvalitě a prvkovém složení organické hmoty vstupující do půdy, které by se mohly projevit v množství a elementárním složení půdní organické hmoty, případně i mikrobiální biomasy ve svrchní vrstvě rašeliny.**

3 Materiál a metody

3.1 Odběrové lokality

Odběry byly prováděny na třech lokalitách v centrální části Národního parku Šumava. Jedná se o rašelinnou smrčinu poblíž obce Kvilda (souřadnice: 49°1'4.84" s. š., 13°33'54.01" v. d.), rašelinnou smrčinu poblíž osady Filipova Huť (souřadnice: 49°1'8.37" s. š., 13°31'42.56" v. d.) a rašelinnou smrčinu v lokalitě Tetřevská slat' (souřadnice: 49°1'28.04" s. š., 13°32'32.14" v. d.) (Obr. 4). Lokality leží v nadmořské výšce 1100 m. n. m. s ročním úhrnem srážek 1200 mm. Klima je chladné a vlhké s průměrnou roční teplotou 4° C.

Dominantními rostlinnými druhy jsou smrk ztepilý (*Picea abies*) a na podmáčených místech rašelíník (*Sphagnum* spp.). Pokryvnost smrku se pohybuje v rozmezí 40–100 %, rašelíník vytváří souvislé porosty v mechovém patře. Na podmáčených místech s hladinou vody u povrchu se spolu s rašelíníkem dále vyskytují porosty suchopýru pochvatého (*Eriophorum vaginatum*). Naopak na vyvýšených místech s nižší hladinou podzemní vody najdeme plochy s brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*). Podrobnější charakteristika vegetace studovaných ploch je uvedena v Příloze 1.



Obrázek 4: Odběrové lokality v Národním parku Šumava: rašelinné smrčiny poblíž obce Kvilda, poblíž osady Filipova Huť a v lokalitě Tetřevská slat'.

3.2 Odběr a úprava vzorků

Vzorky zpracovávané v této práci byly odebírány v květnu (začátek vegetační sezony), červenci (vrchol vegetační sezony) a září (konec vegetační sezony) v roce 2013. Pomocí odběráku o vnitřních rozměrech 6x6 cm byla odebrána půda do hloubky 30 cm, vždy ve čtyřech pravých opakováních z porostů rašeliníku, suchopýru a borůvky. Dále byly pod borůvkou odebrány čtyři půdní sondy z hloubky 30-60 cm, reprezentující spodní anoxický horizont. Po odběru se vzorky zabalily do polyetylenové folie a sáčků a vložily se do chladicího boxu. Takto byly transportovány do laboratoře, kde se následující den ručně zhomogenizovaly a zbavily šišek a zdřevnatělých kořenů borůvky. Analýzy mikrobiální biomasy byly prováděny další den po homogenizaci.

3.3 Stanovení suché hmotnosti půdy

Suchá hmotnost půdy (s) je bezrozměrné číslo, které udává podíl suché půdy v 1 g čerstvého vzorku. Stanovila jsem ji vážkově jako podíl hmotností vzorku půdy vysušeného do konstantní hmotnosti při teplotě 105°C a čerstvého vzorku.

3.4 Stanovení C, N, P ve vzorcích půdy

Vzorky půd jsem vysušila při 60°C do konstantní hmotnosti a poté byly rozemlety na kulovém mlýnu. Celkový obsah C a N byl stanoven pomocí CN analyzátoru (Vario MICRO Cube, Elementar GmbH, Germany) ve vzorcích navážených do cínových kapslí. Celkový obsah P byl stanoven spektrofotometricky po hydrolýze vzorku kyselinou dusičnou a chloristou (Kopáček et al. 2001). Tyto analýzy byly prováděny pracovníky Katedry biologie ekosystémů JU.

3.5 Stanovení C, N a P v mikrobiální biomase

Ke stanovení obsahu C, N a P v mikrobiální biomase jsem použila fumigačně extrakční metodu. Principem fumigační metody je, že působením par chloroformu na půdní vzorek dojde k porušení buněčných stěn přítomných organismů a k vylití protoplazmy do půdního roztoku. Tím se zvýší obsah snadno přístupných živin ve vzorku, ty lze z půdy extrahovat a jejich množství v půdním extraktu stanovit. Dostupný C a N jsem z půdy extrahovala do 0.5 M síranu draselného v poměru 1:4 (Vance et al. 1987; Brookes et al. 1985), dostupný fosfor potom pomocí 0.5 M hydrogenuhličitanu vápenatého, upraveného na pH 8.5 v poměru 1:15 (Brookes et al. 1982). Všechny extrakty jsem následně zfiltrovala. Zatímco síranové

extrakty jsem zmrazila a stanovení obsahu C a N v nich bylo provedeno pracovníky Katedry biologie ekosystémů JU, extrakty pro stanovení obsahu P jsem zpracovávala ihned sama (viz dále).

Princip stanovení C a N v extraktu a výpočet C a N v mikrobiální biomase (C_{mic} a N_{mic}) je následující. Síranové půdní extrakty obsahující rozpuštěný C a N se okyselily na pH 2-3, čímž se zbavily anorganického uhlíku. Poté se koncentrace organického C a celkového N ve vzorcích měřila pomocí přístroje LiquiTOC (LiquiTOC II, Elementar, Germany). Principem měření C je spálení vzorku při teplotě 800°C (katalyzátor platina) a měření koncentrace vzniklého CO_2 pomocí infračerveného detektoru. Princip měření N je takový, že po spálení se uvolněný dusík působením ozonu převede na NO_2 v excitovaném stavu. Detektor poté měří emitované fotony o vlnové délce 700 – 1500 nm. Výsledkem jsou koncentrace organického C a rozpuštěného N v extraktu v $mg\ l^{-1}$.

Množství organického C (C_{org}) ve fumigovaném a nefumigovaném vzorku půdy jsem vypočítala následovně:

$$C_{org} = (C_{vz} - C_{bl}) * [(1 - \text{sušina}) * \text{navážka}] + V] / (\text{navážka} * \text{sušina}) \quad [\mu g\ C\ g^{-1}]$$

C_{vz} / C_{bl}	koncentrace organického C v extraktu / blanku ($mg\ l^{-1}$)
sušina	relativní suchá hmotnost půdy po vysušení při 105°C (v rozsahu 0-1)
V	objem extrakčního činidla přidáný ke vzorku půdy (ml)
navážka	navážka čerstvé půdy

Stejným postupem jsem vypočítala i množství rozpuštěného N ve fumigovaném a nefumigovaném vzorku půdy.

Z rozdílu koncentrací rozpustného organického C v extraktech z půdních vzorků před a po fumigaci jsem s použitím konverzního faktoru stanovila množství mikrobiálního C (C_{mic}) a biomasu jsem vyjádřila na gram suché půdy podle následujícího vztahu:

$$C_{mic} = (C_{org\ FUMIG} - C_{org\ NEFUMIG}) / 0,3 \quad [\mu g\ C\ g^{-1}]$$

$C_{org\ FUMIG} / C_{org\ NEFUMIG}$	množství C_{org} v gramu fumigované / nefumigované půdy ($\mu g\ C\ g^{-1}$)
0,3	konverzní faktor pro výpočet C_{mic} pro vysoce organické kyselé půdy (Vance et al. 1987)

Analogicky jsem vypočítala i N_{mic} z rozdílu koncentrací celkového N v extraktech z půdních vzorků před a po fumigaci s použitím konverzního faktoru 0,54 (Brookes et al. 1985).

Při stanovení P vázaného v mikrobiální biomase (P_{mic}) jsem kromě fumigovaného a nefumigovaného vzorku zpracovala ještě vzorek s přidavkem vnitřního standardu o známé koncentraci, potřebný pro korekci sorpce fosforečnanů na půdních částicích. K půdním výluhům okyseleným H_2SO_4 na $pH < 2$ jsem přidala směs molybdenanu amonného a vlnanu antimonilo-draselného, které v prostředí kyseliny askorbové vytvoří s fosforem fosfomolybdenanovou modř. Intenzitu zabarvení jsem po ustálení měřila spektrofotometricky při 886 nm (Brookes et al. 1982). Pomocí kalibrační přímky jsem absorbance vzorků přepočítala na koncentrace P ve výluzích a posléze vyjádřila na gram suché půdy.

Z rozdílu koncentrací P v extraktech půdních vzorků před a po fumigaci jsem s použitím konverzního faktoru stanovila množství mikrobiálního P (P_{mic}).

$$P_{mic} = (L \cdot (P_{FUMIG} - P_{NEFUMIG}) / (P_{VS} - P_{NEFUMIG})) / 0,4 \quad [\mu g \text{ P g}^{-1}]$$

L množství P přidaného ve vnitřním standardu ($\mu g \text{ P g}^{-1}$)

$P_{FUMIG} / P_{NEFUMIG} / P_{VS}$ množství P ve fumigovaném/ nefumigovaném vzorku / ve vzorku s vnitřním standardem ($\mu g \text{ P g}^{-1}$)

0,4 konverzní faktor (Brookes et al. 1982)

3.6 Statistické zpracování dat

Data jsem zlogaritmovala, aby se jejich rozdělení přiblížilo normálnímu. V rámci zobecněných lineárních modelů (GLM) jsem použila faktoriální ANOVU pro posouzení vlivu lokality, typu vzorku (tři rostlinné dominanty a anoxický horizont) a sezóny (jaro, léto, podzim). Lokalitu, typ vzorku a sezónu jsem zadala jako kategoriální prediktory, lokalitu pak jako faktor s náhodným efektem. Dále jsem hodnotila tyto interakce – lokalita*typ vzorku (abych zjistila, zda jsou podmínky, kde se vyskytují jednotlivé typy vzorků na všech lokalitách obdobné) a typ vzorku*sezóna (pro zjištění, zda probíhají sezónní změny ve všech typech vzorků podobně). Průkazné rozdíly jsem následně testovala Tukey HSD testem.

4 Výsledky

4.1 Koncentrace C, N a P a jejich stechiometrické poměry v POH

Půda rašelinných smrčín byla bohatá na organickou hmotu, obsahovala v průměru kolem 50 % organického C (Obr. 5a). Naopak koncentrace živin, N a P, v POH byly nízké: pro N v rozsahu 1,1 – 1,6% (Obr. 5b) a pro P mezi 0,05 – 0,09 % (Obr. 5c). Z toho plyne, že stechiometrické poměry C:N a C:P byly vysoké. Průměrný C:N poměr se pohyboval okolo 35, avšak zejména v POH pod suchopýrem stoupal až k 50 (Obr. 6a). Průměrný C:P poměr přesahoval hodnotu 1500 a ve spodním anoxickém horizontu dosahoval až 4000 (Obr. 6b). Průměrný N:P poměr v POH byl zhruba 50, ale ve spodním horizontu přesahoval 100 (Obr. 6c). Tyto charakteristiky POH, s výjimkou koncentrace N, byly obdobné na všech třech sledovaných lokalitách (Tab. 4). Lze tak říci, že jsou typické pro POH v rašelinných smrčínách na Šumavě.

Tabulka 4. Vliv lokality, typu vzorku, sezóny a vybraných interakcí těchto parametrů na koncentraci C, N a P a jejich stechiometrické poměry v půdní organické hmotě hodnocený pomocí GLM modelu. Uváděn je vždy počet stupňů volnosti (df), hodnota F statistiky a pravděpodobnost chyby 1. stupně P (n=12).

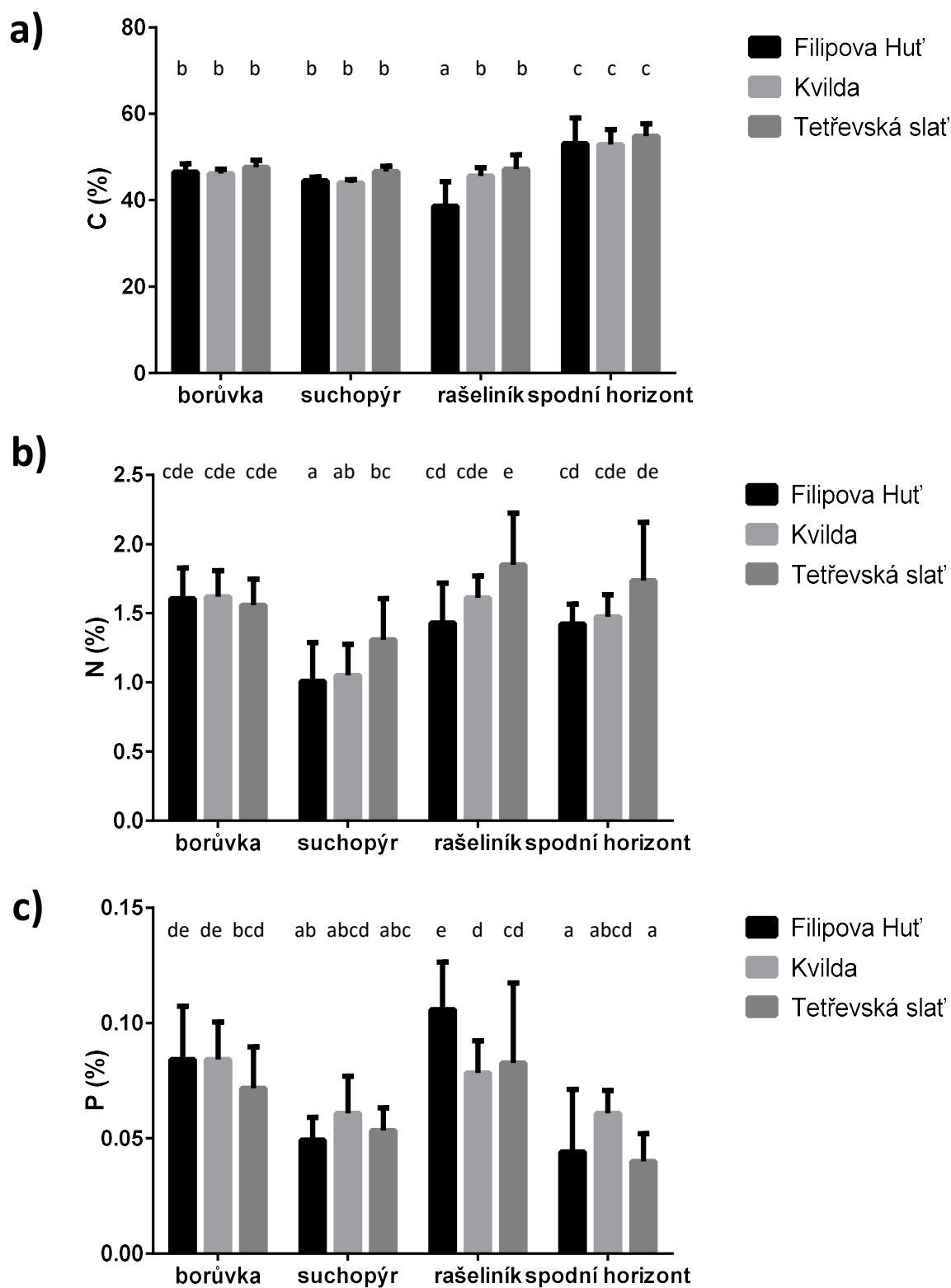
Parametr	Lokalita (L)			Typ vzorku (V)			Sezóna (S)			L*V			V*S		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
C	2	2,300	ns	3	9,090	*	2	0,700	ns	6	6,300	***			
N	2	5,426	*	3	17,11	**	2	2,042	ns	6	2,122	(*)	6	3,200	**
P	2	1,473	ns	3	9,616	*	2	4,638	*	6	3,891	**	6	2,695	*
C/N	2	2,824	ns	3	13,19	**	2	0,009	ns	6	6,042	***			
C/P	2	0,200	ns	3	15,32	***	2	1,510	ns	6	1,570	ns			
N/P	2	1,477	ns	3	6,965	*	2	2,294	ns	6	2,845	*			

(*) P < 0,1

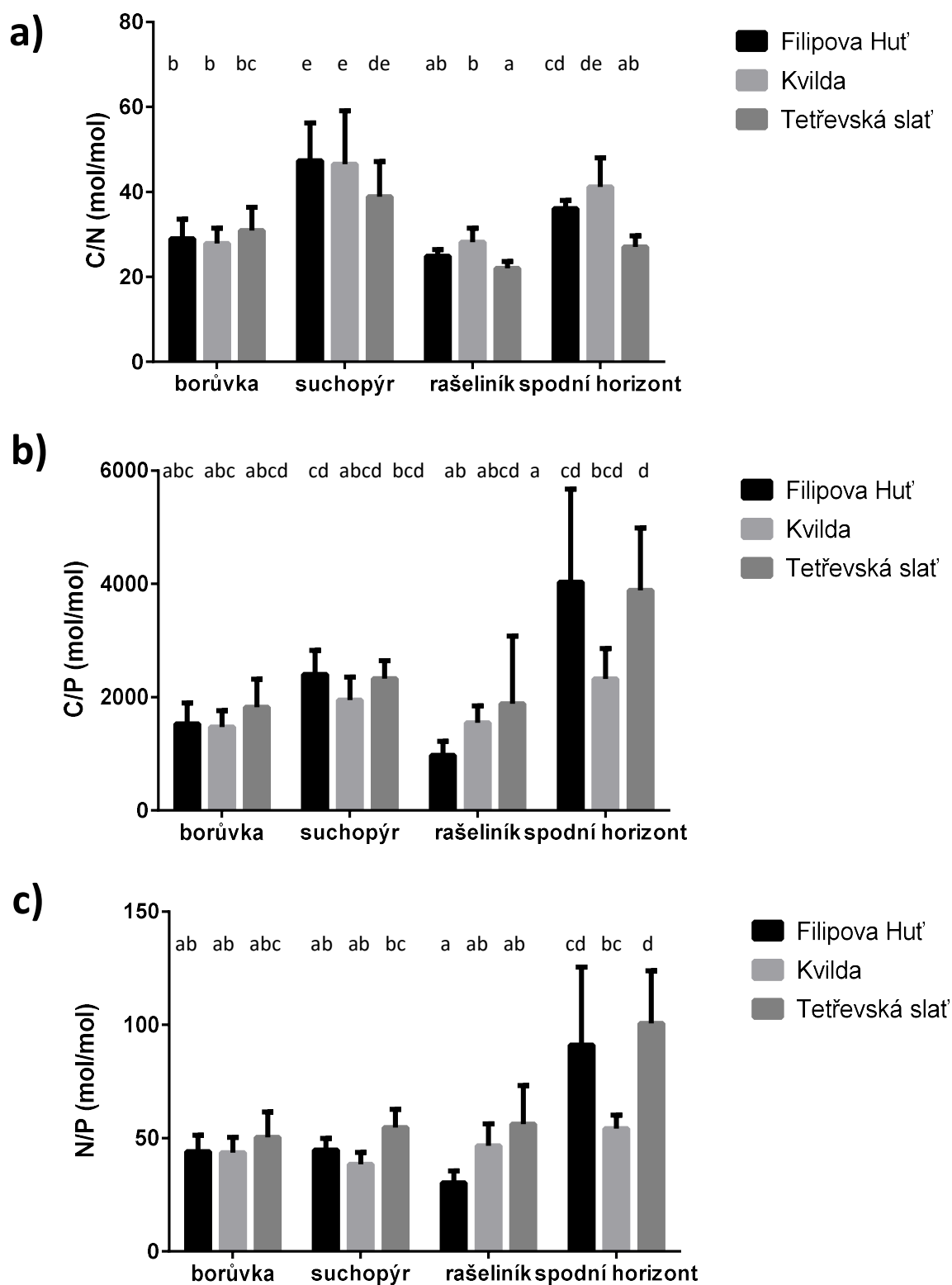
* P < 0,05

** P < 0,01

*** P < 0,001



Obrázek 5: Průměrná koncentrace C, N, P v půdní organické hmotě na třech lokalitách (průměr + směrodatná odchylka, n=12). Odlišnost písmen nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi typy vzorku na všech lokalitách (výsledky Tukey HSD testu interakce typ vzorku*lokalita) .



Obrázek 6: Průměrné molární poměry C/N, C/P, N/P v půdní organické hmotě na třech lokalitách (průměr + směrodatná odchylka, n=12). Odlišnost písmen nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi dominantami na všech lokalitách (výsledky Tukey HSD testu interakce typ vzorku*lokalita).

Parametrem s nejsilnějším vlivem na elementární složení POH a její stechiometrii byl **typ vzorku** (Tab. 4), tedy to, zda vzorek pocházel zpod rašeliníku, borůvky, suchopýru nebo ze spodního anoxického horizontu. Tento faktor vysvětlil největší podíl variability ve vzorcích, jak ukazuje F statistika (Tab. 4). Většina sledovaných proměnných byla dále ovlivněna i **interakcí typu vzorku a lokality**, což především znamenalo, že vlastnosti POH byly ovlivněny dominantou pouze na jedné či dvou lokalitách a nikoli na všech třech sledovaných lokalitách. Sezonalita se v charakteristikách POH neprojevila, s výjimkou koncentrace P a N v POH v některých typech vzorků (Tab. 4), viz dále.

Nejvyšší procento **C** bylo naměřeno v půdě ze spodního anoxického horizontu oproti všem ostatním typům vzorků ze svrchní vrstvy půdy, v nichž byly koncentrace C srovnatelné (Obr. 5a). V rámci nich se pak lišila pouze POH z rašeliníku z Filipovy Huti, která obsahovala méně C v porovnání s ostatními vzorky ze svrchní vrstvy půdy (Obr. 5a), proto vyšla statisticky průkazná rovněž interakce lokality a typu vzorku (Tab. 4).

V případě koncentrace **N** byla nejchudší půda pocházející zpod suchopýru oproti ostatním typům vzorků (Obr. 5b). Tyto rozdíly v koncentraci N mezi půdou pod suchopýrem a ostatními typy vzorků byly průkazné pouze na jaře a na podzim, zatímco během léta koncentrace N v půdě pod suchopýrem vzrostla a přiblížila se tak ostatním typům vzorků (viz průkazná interakce typ vzorku*sezóna v Tab. 4, detailní data nejsou ukázána). Dále byl patrný také vliv lokality (Tab. 4), kdy vzorky půdy z Tetřevské slati (s výjimkou půdy pod borůvkou) obsahovaly více N ve srovnání s ostatními dvěma lokalitami. Průkazný byl tento rozdíl ale pouze oproti lokalitě Filipova Hutě (Obr. 5b).

Vzorky půdy odebrané ze spodního horizontu a pod suchopýrem pak byly chudší na **P** oproti ostatním typům vzorků (Obr. 5c). Tyto rozdíly byly patrné na všech lokalitách, průkazné byly ale jen na Filipově Huti a na Tetřevské slati (Obr. 5c). Koncentrace P v půdě byla jako jediná také odlišná během sezóny (Tab. 4), protože byla průkazně vyšší na jaře než v létě a na podzim, a to ve všech typech vzorků s největšími rozdíly v půdě pod rašeliníkem (detailní data nejsou ukázána).

Rozdíly v obsahu půdního C a živin v jednotlivých typech vzorků způsobily, že se vzorky lišily také svou C:N:P stechiometrií. Nejvyšší **C:N** poměr měla půda pod suchopýrem, následovala ta ze spodního horizontu a poté zpod borůvky a rašeliníku. Toto pořadí je zachováno na všech lokalitách (Obr. 6a). Nejvyšší **C:P** poměr měla půda ve spodním horizontu oproti ostatním vzorkům, s nejmenšími (nepřukaznými) rozdíly mezi typy vzorků na Kvildě a největšími na Filipově Huti, kde C:P poměr průkazně klesal

v pořadí spodní horizont > suchopýr > borůvka a rašeliník (Obr. 6b). Velmi podobná situace byla zjištěna i pro N:P poměr v půdě (Obr. 6c).

4.2 Koncentrace C, N a P a jejich stechiometrické poměry v MB

Množství živin vázaných v mikrobiální biomase rašelinných smrčů se velmi lišilo mezi svrchní (0-30 cm) a spodní vrstvou půdy (30-60 cm). Ve svrchní vrstvě půdy bylo v MB vázáno významně vyšší množství C a živin než ve spodní vrstvě (Obr. 8). To odpovídalo zhruba 1 % C, 2-3 % N a 16-34 % P celkově obsažených v horní vrstvě půdy, zatímco <1 % C a N a zhruba 3 % P z celkového množství těchto prvků ve spodní vrstvě půdy. Oproti POH s velmi nízkou koncentrací N a P, bylo relativní zastoupení živin v poměru k uhlíku v MB vyšší. Proto byly zjištěné stechiometrické poměry C:N a C:P, ale rovněž N:P významně nižší v MB než v POH. Pro svrchní vrstvu půdy byl C:N poměr v mikrobiální biomase nižší než 20 (Obr. 10a), C:P poměr zhruba 50 (Obr. 10b) a N:P poměr v rozmezí 4-5 (Obr. 10c). V MB ve spodní vrstvě půdy byly tyto poměry významně vyšší (Obr. 10).

Stejně jako u charakteristik POH byla mikrobiální biomasa nejvíce ovlivněna **typem vzorku** (Tab. 5), kdy množství C, N a P vázané v mikrobiální biomase bylo u všech lokalit nižší ve spodním horizontu oproti ostatním typům vzorků (Obr. 8). Mikrobiální C, N i P se navíc lišil mezi jednotlivými **lokalitami** (Tab. 5). Ve většině případů to znamenalo, že vzorky z lokality Tetřevská slat' (s výjimnou MB zpod rašeliníku) obsahovaly menší množství mikrobiálního C, N a P ve srovnání s ostatními dvěma lokalitami, i když tento rozdíl většinou nebyl následným testem vyhodnocen jako významný (Obr. 8). Oproti POH se zde navíc přidal velmi významný vliv **sezóny a interakce typu vzorku a sezóny** jak na mikrobiální biomasu, tak její C:N:P stechiometrii (Tab. 5). Lze vypořádat rozdílný sezónní trend pro množství C v mikrobiální biomase oproti množství N a P. Zatímco **C_{mic}** v průběhu roku u všech typů vzorků stoupal, (pouze u suchopýru k podzimu C_{mic} opět klesl, Obr. 9a), **N_{mic}** a **P_{mic}** rostly pouze do léta, kdy dosáhly maxima a na podzim opět poklesly (Obr. 9b, c). V případě N_{mic} byly tyto sezónní změny výraznější a v případě vzorků MB zpod suchopýru a ze spodního horizontu i průkazné (Obr. 9b). V případě P_{mic} byly sezónní změny průkazné pouze ve spodním horizontu, kdy byl obsah mikrobiálního P na podzim průkazně nižší než jaře a v létě (Obr. 9c). Interakce typu vzorku a lokality neměla na žádnou ze studovaných mikrobiálních charakteristik vliv a proto není v tabulce 5 vůbec uvedena.

C:N:P stechiometrie mikrobiální biomasy se nelišila mezi lokalitami a s výjimkou N:P poměru v MB ani mezi jednotlivými typy vzorku (Tab. 5), přestože mikrobiální biomasa

ze spodního horizontu měla v průměru nejvyšší C:N, C:P i N:P poměr (Obr. 11). Mikrobiální stechiometrie byla ovlivněna pouze **sezónou a interakcí typu vzorku a sezóny** (Tab. 5), i když i v tomto případě se v sezóně významně měnily pouze stechiometrické poměry mikrobiální biomasy ze spodního horizontu. Mikrobiální C:N poměr spodního horizontu výrazně stoupl na podzim oproti jaru a létu (Obr. 11a). Poměry C:P a N:P se zvyšovaly postupně od jara do podzimu, s průkazně odlišným rozdílem mezi jarem a létem (Obr. 11 b, c).

Tabulka 5: Vliv lokality, typu vzorku, sezóny a vybraných interakcí těchto parametrů na koncentraci C, N, a P a jejich stechiometrické poměry v půdní mikrobiální biomase hodnocený pomocí GLM modelu. Uváděn je vždy počet stupňů volnosti (df), hodnota F statistiky a pravděpodobnost chyby 1. stupně P (n=12).

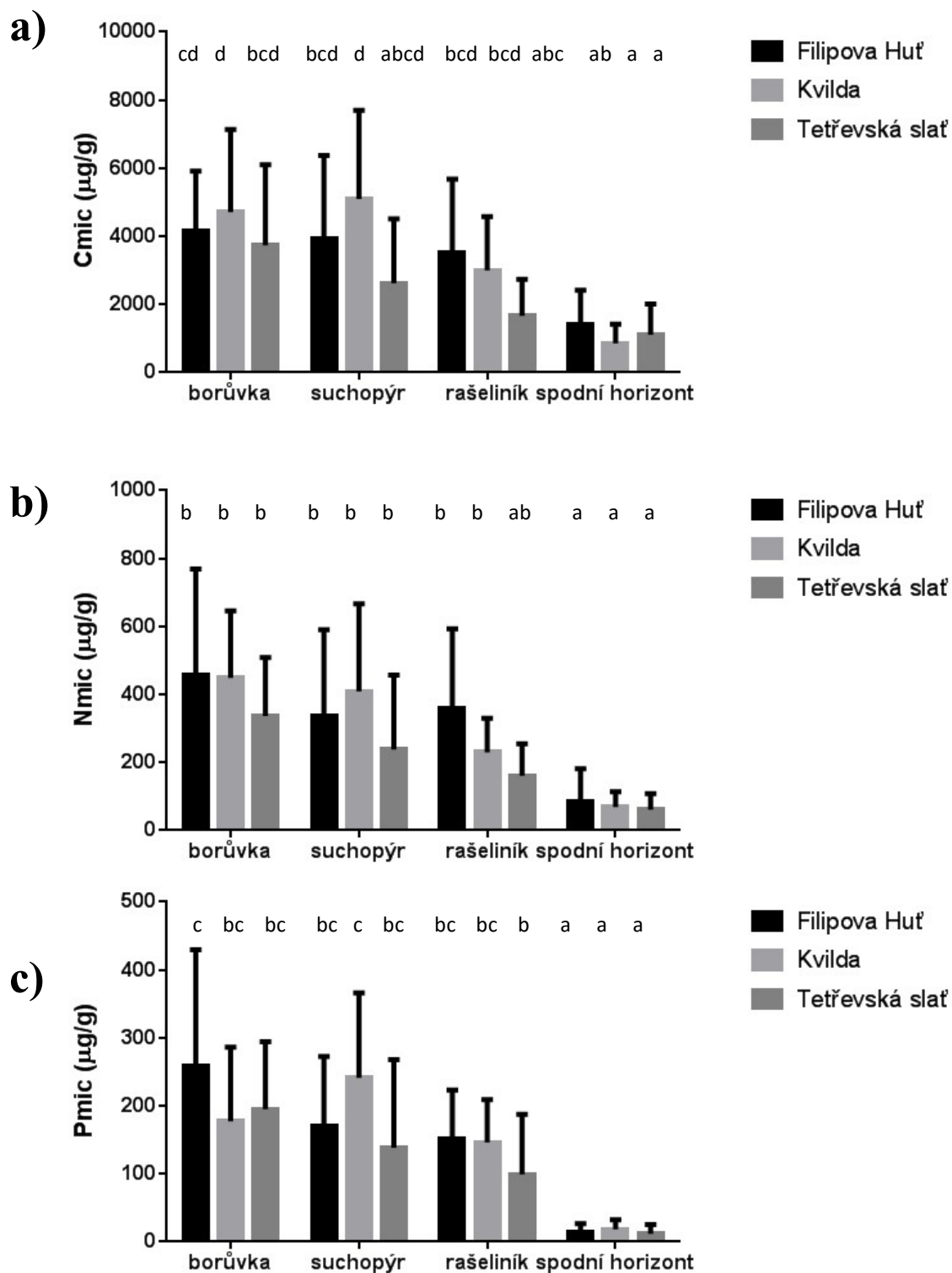
Parametr	Lokalita (L)			Typ vzorku (V)			Sezona (S)			V*S		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Cmic	2	5,464	**	3	29,49	***	2	17,44	***	6	1,910	(*)
Nmic	2	3,651	*	3	49,86	***	2	27,21	***	6	3,421	**
Pmic	2	6,338	**	3	142,0	***	2	3,484	*	6	3,213	**
C/N	2	0,297	ns	3	1,669	ns	2	8,179	***	6	2,821	*
C/P	2	0	ns	3	2,400	(*)	2	30,90	***	6	10,8	***
N/P	2	0,189	ns	3	5,63	**	2	17,34	***	6	4,36	***

(*) P < 0,1

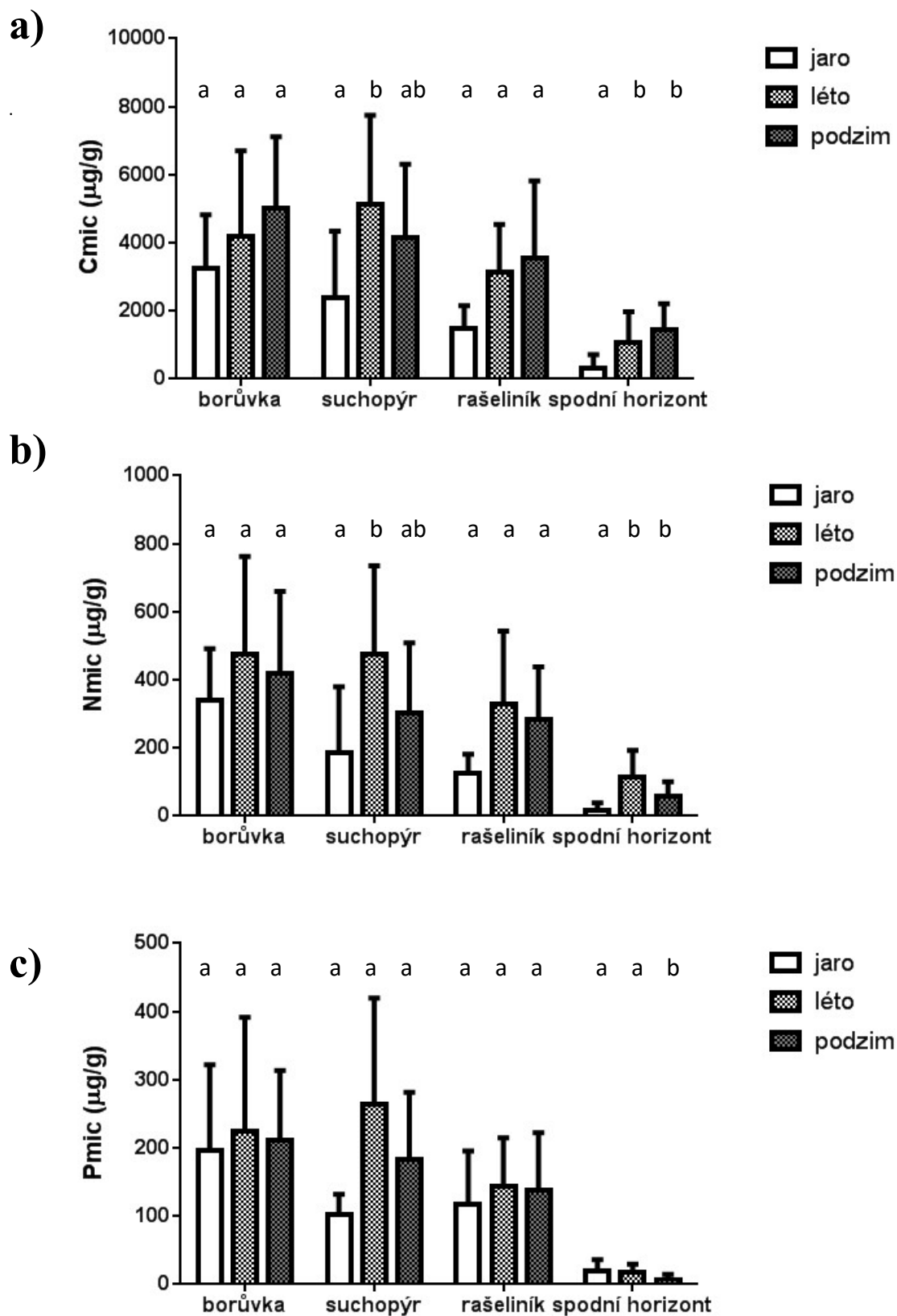
* P < 0,05

** P < 0,01

*** P < 0,001

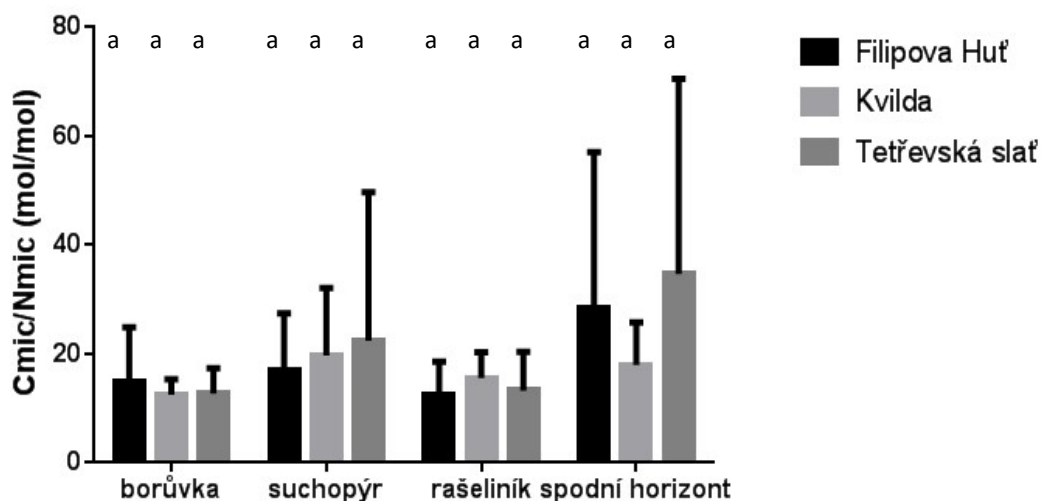


Obrázek 8: Průměrná koncentrace C, N, P v mikrobiální biomase na třech lokalitách (průměr + směrodatná odchylka, n=12). Odlišnost písmen nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi dominantami v závislosti na lokalitě (výsledek Tukey HSD testu interakce typ vzorku*lokalita).

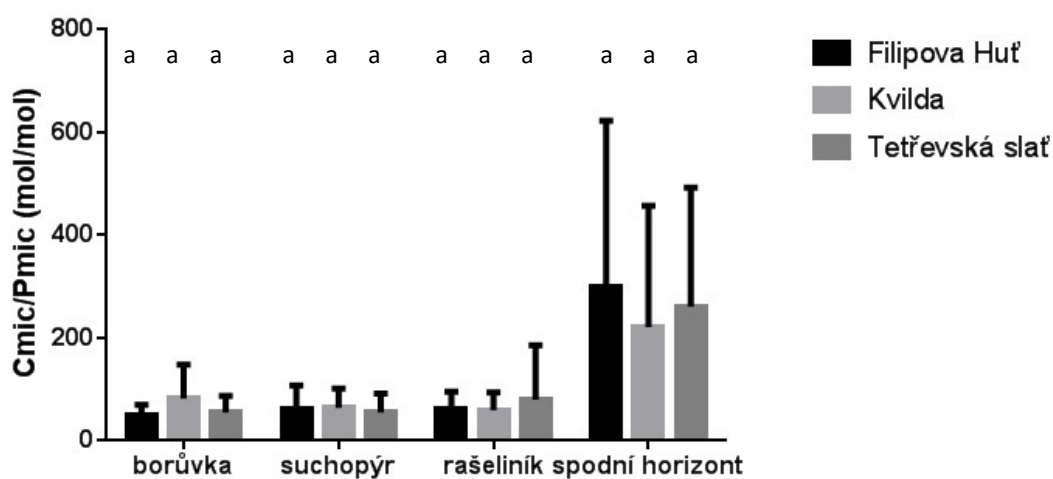


Obrázek 9: Sezónní změny v průměrné koncentraci C, N, P v mikrobiální biomase (průměr + směrodatná odchylka, $n=12$). Odlišnost písmen nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi dominantami v závislosti na lokalitě (výsledky Tukey HSD testu interakce typ vzorku*sezóna).

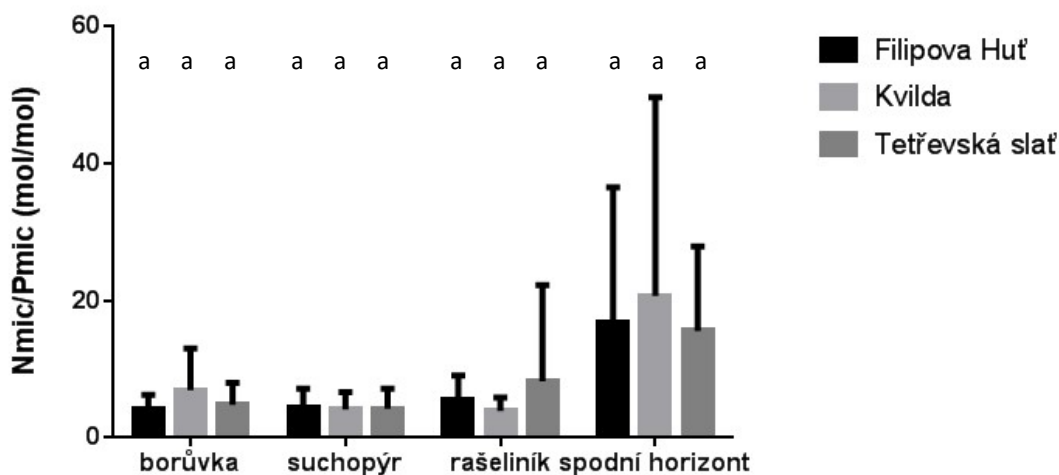
a)



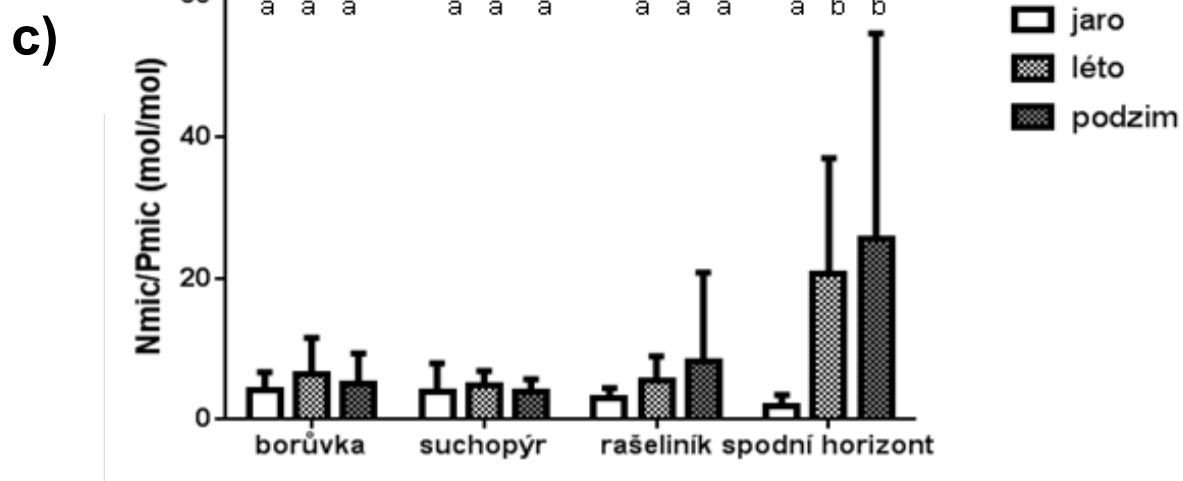
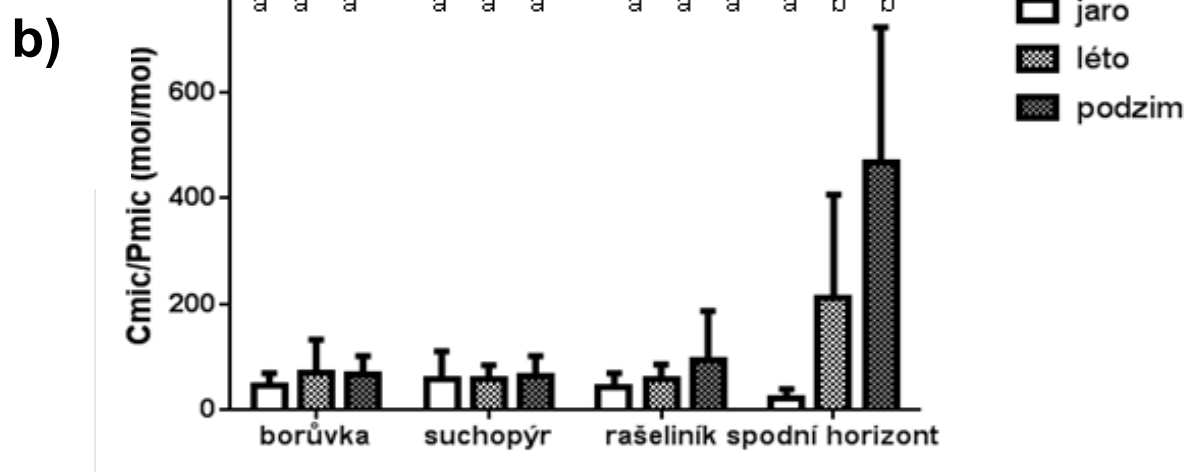
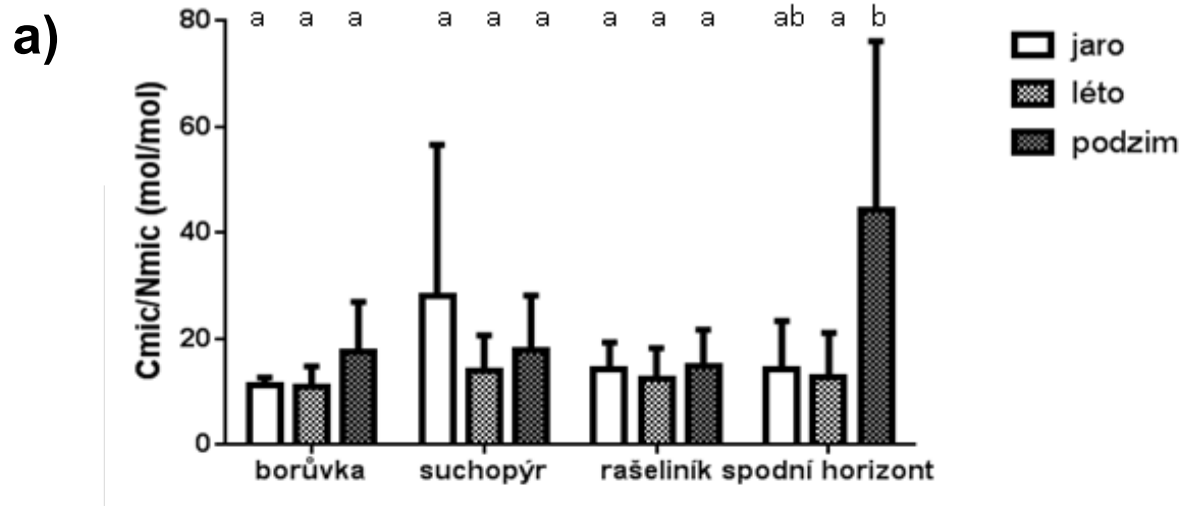
b)



c)



Obrázek 10: Průměrné poměry C/N, C/P, N/P v mikrobiální biomase na třech lokalitách (průměr + směrodatná odchylka, n=12). Odlišnost písmen nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi dominantami v závislosti na lokalitě (výsledky Tukey HSD testu interakce typ vzorku*lokalita).



Obrázek 11: Sezónní změny v molárních poměrech C/N, C/P a N/P v mikrobiální biomase (průměr + směrodatná odchylka, n=12). Odlišnost písmen nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi dominantami v závislosti na lokalitě (výsledky Tukey HSD testu interakce typ vzorku*sezóna).

5 Diskuse

5.1 Charakteristika elementárního složení POH a MB v rašelinných smrčínách

Jedním z hlavních cílů této práce bylo zjistit koncentrace C, N a P a jejich stechiometrické poměry v půdní organické hmotě a mikrobiální biomase rašelinných smrčín a porovnat je s daty z dalších typů ekosystémů. Tyto parametry jsem sledovala na třech lokalitách rašelinných smrčín na Šumavě v průběhu roku 2013. Charakteristiky POH se mezi jednotlivými lokalitami až na výjimky nelišily, v případě mikrobiální biomasy lokalita ovlivnila množství mikrobiálního C, N a P, ale na jejich stechiometrické poměry vliv neměla. Lze tedy říci, že zjištěné charakteristiky POH a MB jsou typické pro rašelinné smrčiny Šumavy.

5.1.1 Elementární složení POH v rašelinných smrčínách

V půdách rašelinných smrčín Šumavy jsem zjistila průměrný C:N:P poměr 1764:45:1 ve vrstvě do hloubky 30 cm, v hlubší vrstvě rašeliny z 30-60 cm byl pak tento poměr ještě vyšší, a to 3414:82:1 (Obr. 12). Ve srovnání s globálním atomovým C:N:P poměrem v půdě 186:13:1 (Cleveland a Liptzin 2007), případně 287:17:1 (Xu et al. 2013), je C:N:P poměr v půdách rašelinných smrčín velmi vysoký. Blíží se však C:N:P poměrům v mokřadních systémech, které jsou v porovnání s ostatními typy biomů vyšší. Například Xu et al. (2013) uvádí průměrný C:N:P poměr v půdě mokřadů 1347:72:1. Wang et al. (2014, 2015) porovnávali C:N:P stechiometrii půdy do 50 cm hloubky mezi různými typy rašelinišť východní Kanady. Pro vrchoviště zjistili průměrný C:N:P poměr 2304:54:1, pro slatiniště pak 1984:58:1 a pro rašelinné smrčiny 2384:80:1. I když rozdílná hloubka odběru neumožňuje přímé srovnání, C:N:P stechiometrie půdy sledovaných rašelinišť v Kanadě je velmi blízká našim hodnotám.

Vysoké C:N:P poměry v rašelinných smrčínách, stejně jako v ostatních typech mokřadů, ukazují na výraznou limitaci primární produkce i dekompozice POH živinami. V případě rašelinných smrčín je zdrojem P atmosférická depozice a především podzemní voda, která je sytí. Hlavním zdrojem N je opět atmosférická depozice, ale velký význam může mít i fixace N₂ (Aerts et al. 1992; Gunnarasson & Rydin 2000). C:N poměr 33-35:1 může indikovat mírnou limitaci mikrobiálních procesů dostupností N. Vysoký C:P poměr, přesahující hodnotu 1000, a rovněž vysoký N:P poměr v půdě rašelinných smrčín však

především ukazují na výraznou limitaci mikrobiálních procesů v ekosystému dostupností fosforu. Výraznější limitaci P než N ve studovaných rašelinných smrčínách lze doložit i poměrně vysokým N:P poměrem živé nadzemní rostlinné biomasy z Tetřevské slati, přesahující hodnotu 19 (data nejsou v této práci uváděna). Podle publikovaných údajů N:P poměr v rostlinné biomase přesahující hodnotu 16 indikuje převažující limitaci primární produkce P (Koerselman & Meuleman 1996). Převládající P limitaci mikrobiálních procesů v různých typech rašeliníšť potvrzuje ve své práci také Hill et al. (2014) na základě aktivity exoenzymů rozkládajících POH.

Výsledky dále ukazují, že kvalita a elementární složení půdní organické hmoty se výrazně mění s hloubkou. Ve svrchním horizontu do hloubky 30 cm rašelina obsahovala v průměru 45% C a byla bohatší na živiny, zatímco ve spodním horizontu (30-60 cm) měla okolo 54% C a nižší koncentraci živin. Zatímco C:N poměr se s hloubkou výrazně nezměnil (naměřili jsme C:N poměr 33:1 pro svrchní vrstvu rašeliny bez ohledu na rostlinnou dominantu a pro spodní horizont pak 35:1), stechiometrické poměry C:P a N:P byly ve svrchní vrstvě rašeliny výrazně nižší než ve spodní. Nárůst C:P a N:P poměrů v POH s hloubkou je v souladu s jinými publikovanými pracemi, zatímco C:N poměr s hloubkou většinou klesá (Wang et al. 2014, 2015). Výrazný nárůst C:P a N:P poměrů s hloubkou v rašeliníštích ukazuje, že P se z půdy ztrácí rychleji než C a N. Důvodem může být to, že P jako více limitující živina je z půdy efektivněji odčerpáván kořeny rostlin a mykorhizou a vstřebáván rašeliníkem (Rydin & Clymo 1989). Je známo, že rostliny obecně efektivněji přijímají a resorbují P než N, což představuje hlavní mechanismus pro zadržení P v chudých půdách (Richardson et al. 2008).

5.1.2 Elementární složení MB v rašelinných smrčínách

Mikrobiální biomasa ve svrchní vrstvě rašelinných smrčín vázala v průměru 0,8 % C, 2,4 % N a 25,8 % P nacházejících se v půdě. Tato data jsou velmi dobře srovnatelná s průměrnými globálními hodnotami uváděnými pro mokřadní ekosystémy - 1,2% C, 2,6% N a 23,6% P (Xu et al. 2013). Mikrobiální biomasa rašelinných smrčín a mokřadů obecně tedy váže velmi významný podíl P přítomného v půdě, což ukazuje na rychlý oběh a labilitu půdního zásobníku P. Ve spodním horizontu bylo v MB vázáno těchto prvků výrazně méně - 0,23 % C, 0,57 % N a 3,3 % P v půdě (Obr. 12).

Průměrný C:N:P poměr v MB byl 62:5:1 ve svrchním horizontu. Tato hodnota je velmi dobře srovnatelná s globálním atomovým C:N:P poměrem v půdní mikrobiální biomase 60:7:1 podle Clevelanda a Liptzina (2007) a také s poměrem C:N:P v MB

ombrotrofních rašeliníšť 80:7:1 (Wang et al. 2014). Xu et al. (2013) uvedl průměrný C:N:P poměr v půdní mikrobiální biomase pro mokřady 131:14:1. To je hodnota výrazně vyšší než mnou naměřená a spíše se blíží k C:N:P poměru v MB 255:18:1, který jsem našla ve spodním horizontu rašelinných smrčín. Tato mikrobiální biomasa má významně vyšší C:N poměr v porovnání s MB z horní vrstvy (průměrná hodnota je 14:1) a obsahuje výrazně méně fosforu relativně k C i N. Fosfor je součástí molekul typických pro vysokou aktivitu mikroorganismů – nukleových kyselin, ATP, fosfolipidů, a dále zásobních látek. To by ukazovalo, že mikroby přítomné ve spodním horizontu rašeliny jsou převážně neaktivní (Blagodatskaya & Kuzyakov 2013), neboť dormantní buňky mají ve srovnání s aktivními buňkami C:P poměr vyšší (Sturner & Elser 2002; Lennon & Jones 2011). Z tohoto horizontu bylo rovněž vyextrahováno velmi malé množství DNA (data nejsou v práci uvedena). Další možností je, že fumigačně extrakční metoda, kterou se běžně stanovuje obsah živin v MB, či zvolené korekční faktory pro přepočet biomasy nejsou vhodné pro materiál s vysokým obsahem mrtvé organické hmoty a nízkou mikrobiální biomasou.

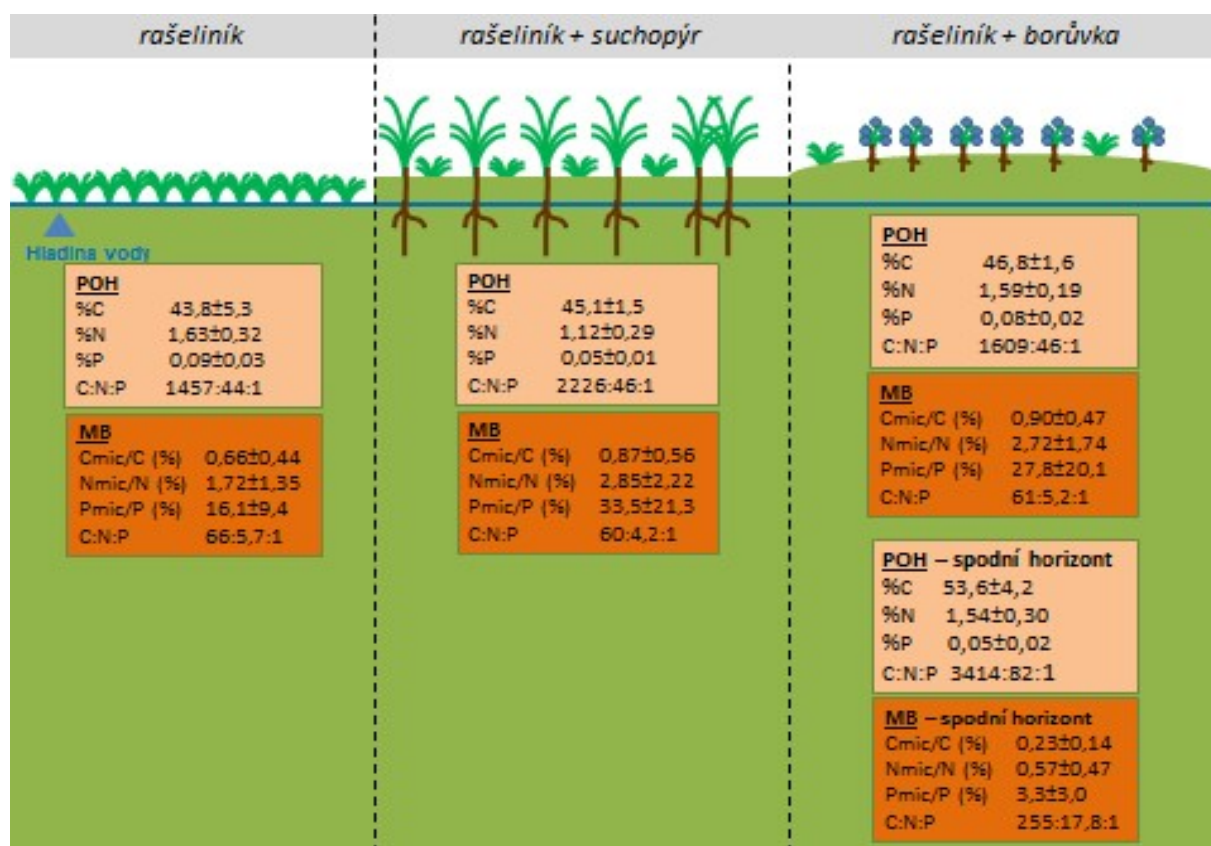
5.1.3 Srovnání C:N:P stechiometrie POH a MB v rašelinných smrčínách

Předpokládala jsem, že v rašelinných smrčínách podobně jako v jiných ekosystémech, bude MB bohatší na živiny než POH a tedy její C:N:P poměr bude oproti POH užší. Tato hypotéza se potvrdila – průměrný C:N:P poměr pro MB 62:5:1 byl výrazně nižší v porovnání s 1764:45:1 pro POH (pro svrchní horizont), ve spodním horizontu byla situace obdobná (Obr. 12). Výrazně užší C:N:P stechiometrie MB a vysoká koncentrace N a P v jejich tělech souvisí s jejich intenzivním metabolismem a rychlým obratem. Rozdíl ve stechiometrii zdroje - POH a konzumenta - mikroorganismů pak řídí dekompozici organické hmoty (Zechmeister-Boltenstern et al. 2015), ovlivňuje mikrobiální aktivitu, efektivitu metabolismu a strukturu mikrobiálního společenství, tudíž i míru dekompozice POH (Aneja et al. 2006). Již bylo uvedeno, že poměr C:P půdní organické hmoty přesahující 1500:1 a C:N blízký se 40:1 ukazují na pravděpodobnou převažující limitaci P či kolimitaci rozkladu oběma živinami a nízkou účinnost mikrobiálního metabolismu při jejich rozkladu. Během dekompozice organické hmoty jsou proto ztráty C mnohem větší než ztráty N nebo P, což způsobuje, že C:N a C:P poměry rozkládajícího se materiálu klesají (Richardson et al. 2008). Zároveň ztráty N musí být během dekompozice odumřelé organické hmoty a formace POH mnohem vyšší než ztráty P, jak ukazuje klesající N:P poměr směrem od POH k MB. To souvisí s vyšší mobilitou minerálních forem N než P a také s možností jeho ztrát ze systému denitrifikací. Mikrobiální biochemické procesy jsou tedy jednou z příčin

postupného snižování N:P poměru v půdě, což přispívá k zadržení úměrně více P než N v půdách, dále spouští sjednocení C:N:P poměrů kvůli homeostatickému charakteru mikroorganismů a pomáhají snižovat stechiometrické omezení pro rostliny (Richardson et al. 2008).

5.1.4 Vliv rostlinné dominanty na elementární složení POH a MB v rašelinných smrčínách

Zásadní otázka této práce byla, zda se nadzemní heterogenita ve vegetačním pokryvu, typická pro rašelinné smrčiny, promítá pod zem. To znamená, zda rozdíly v životní formě a strategii rostlinných dominant dokážou ovlivnit C:N:P stechiometrii POH a množství a C:N:P stechiometrii mikroorganismů, které tuto organickou hmotu transformují. Zjistila jsem, že ano. Statistické hodnocení dat ukázalo, že faktor „typ vzorku“ vždy vysvětlil největší podíl variability ve vzorcích. Faktor typ vzorku zahrnoval také vliv hloubky odběru (tedy srovnání svrchní a spodní vrstvy půdy), který byl diskutován výše, ale průkazné rozdíly jsem našla mezi vzorky ve svrchním horizontu. Ty lze připsat vlivu přítomnosti různých rostlinných dominant, spojených s různou vodní hladinou a dostupností kyslíku (viz Obr. 3).



Obrázek 12: Průměrná koncentrace C, N, P a C:N:P stechiometrie POH a MB v rašelinných smrčínách ve svrchní vrstvě půdy 0-30 cm pod různými dominantami a ve spodním horizontu v hloubce 30-60 cm.

Jak je patrné z Obr. 12, nejvýznamněji ovlivnila stechiometrii POH ve svrchním horizontu přítomnost suchopýru. Půda pod suchopýrem byla ochuzena o P i N, což přispělo k jejím vyšším C:N a C:P poměrům oproti půdám pod rašeliníkem a borůvkou, zatímco N:P poměr zůstal zachován. Data o elementárním složení rostlinné biomasy, která máme k dispozici z lokality na Tetřevské slati (nejsou zde prezentována), ukazují, že suchopýr měl živinami nejbohatší živou biomasu a zároveň je efektivně resorboval z odumírajících rostlinných pletiv. Výsledkem byla produkce živinami poměrně chudého opadu. Suchopýr nemá žádný známý typ symbiózy, kterou by si vypomáhal při příjmu živin. Zatímco rašeliník hostí fixátory N_2 a má vysokou sorpční kapacitu pro kationty a borůvka má erikoidní mykorhizu, která jí usnadňuje příjem P i N (Richardson et al. 2008), suchopýr pravděpodobně přežívá právě díky efektivnímu příjmu a hospodaření s živinami. Tyto mechanismy, především významná resorpce živin, jsou obecně typické pro rostliny na živinami chudých půdách (Aerts 1996, Richardson et al. 2005, Silla & Escudero 2006, Li et al. 2012, Lu et al. 2012). Významná resorpce živin, produkce živinami chudého opadu a jejich efektivní příjem z půdy by tak mohly vysvětlit vznik POH ochuzené o živiny v plochách, kde dominoval suchopýr. POH vznikající na plochách dominovaných pouze rašeliníkem nebo plochách s přítomností borůvky měla podobné elementární složení i C:N:P stechiometrii.

Rozdíl v koncentraci živin a C:N:P stechiometrii POH v plochách pod suchopýrem a ostatními dvěma rostlinnými dominantami ale nebyl patrný ve stechiometrii MB. Mikrobiální biomasa tedy neodrážela rozdílnou stechiometrii POH, která je jejím základním zdrojem substrátu a živin. Vysvětlením může být homeostáze mikroorganismů, tedy nutnost udržet určité poměry uhlíku a živin vhodné pro fungování metabolismu. Dalším vysvětlením může být to, že celý systém je nasycený vodou a částečně horizontálně průtočný. Rozpuštěná organická hmota a živiny v roztoku tak pomalu protékají celým systémem a jsou tedy dostupné mikroorganismům i na plochách s živinami chudší POH. To může rozdíly v dostupnosti živin z POH v plochách s různou vegetací snižovat. Dále je možné, že se jednotlivé rostlinné dominanty liší složením exsudátů, které vstupují do půdy ze živých kořenů v případě vyšších rostlin nebo ze stélky rašeliníku. Exsudáty mohou sloužit jako zdroj uhlíku a částečně i živin pro půdní mikroorganismy. U suchopýru, který má živinami bohatá pletiva, lze předpokládat také uvolňování živinami bohatších kořenových exsudátů oproti borůvce a látkám produkovaným rašeliníkem.

Rozdíl v MB mezi jednotlivými rostlinnými dominantami byl patrný v podílech půdního C, N a P, které byly v mikrobiální biomase vázány. V MB pod rašeliníkem bylo

vázáno méně C, N a P přítomného v půdě než v mikrobiální biomase pod oběma vyššími rostlinami (Obr. 12). Předpokládám, že by to mohlo souviset s nižší rozložitelností organické hmoty pocházející pouze z rašeliníku a také s převažující anaerobií v plochách dominovaných rašeliníkem, které mají průměrnou hladinu vody nejbližší k povrchu půdy.

5.1.5 Sezónní variabilita v množství a C:N:P stechiometrii POH a MB v rašelinných smrčínách

Poslední pracovní hypotéza se týkala sezónní variability v C:N:P stechiometrii POH a MB v důsledku fyziologických změn a změn ve složení společenstva v závislosti na změnách teploty, vstupu rostlinné organické hmoty různé kvality a nárocích rostlin na živiny.

Podle předpokladu měla sezóna velmi slabý vliv na C:N:P stechiometrii POH. Prokazatelně ovlivnila pouze množství N v půdě pod suchopýrem, kdy koncentrace N v létě vzrostla oproti jarnímu odběru a poté na podzim opět poklesla. Tento dusík se mohl do půdy dostat z rozkládajícího se nadzemního opadu ležícího na povrchu půdy nebo zvýšenou kořenovou exsudací, související se zvýšenou fotosyntetickou aktivitou suchopýru v letním období. Dále došlo ještě k úbytku P z půdy pod rašeliníkem během vegetační sezóny, z nejvyšších hodnot na jaře po minimum na podzim. Předpokládáme, že P se mohl během sezóny vázat do aktivně rostoucí rašeliníkové biomasy.

U MB měla sezóna podle statistického hodnocení výsledků výraznější vliv než u POH. Byl zde patrný nárůst mikrobiální biomasy během letního období oproti jaru, na její C:N:P stechiometrii to ale nemělo téměř vliv. Mírný nárůst MB v letním období může souviset se zvýšením teploty a zvýšením aktivity rostlin. Průkazný vliv sezóny byl však nalezen pouze u MB pocházející ze spodního horizontu, kde by tyto faktory neměly mít významný vliv, zatímco ve svrchním horizontu nebyly rozdíly v MB mezi jarem, létem a podzimem průkazné.

6 Závěr

Cílem práce bylo charakterizovat koncentraci živin a C:N:P stechiometrii půdní organické hmoty a mikrobiální biomasy v rašelinných smrčínách. Zjistila jsem, že POH v rašelinných smrčínách Šumavy je živinami chudá a její C:N:P stechiometrie je srovnatelná s dostupnými daty z Kanadských rašeliníšť a dalších typů mokřadních systémů. Vysoké C:P a N:P poměry ukazují na výraznou limitaci mikrobiálních procesů fosforem, vyšší C:N poměr pak indikuje možnou kolimitaci P a N. Mikrobiální biomasa tvoří méně než jedno procento organického uhlíku obsaženého v půdách rašelinných smrčín, ale váže v sobě významné množství půdního P, v průměru více než 20% P obsaženého ve svrchní vrstvě rašeliny do 30 cm hloubky. Její C:N:P stechiometrie je dobře srovnatelná s globálním atomovým průměrem uváděným pro mikrobiální biomasu.

Podle předpokladů (hypotéza 1) byla MB v rašelinných smrčínách bohatší na živiny ve srovnání s POH a její průměrný C:N:P poměr 62:5:1 byl výrazně nižší v porovnání s průměrným C:N:P poměrem POH 1764:45:1. Nezjistila jsem rozdíl v C:N:P stechiometrii POH ani MB mezi sledovanými lokalitami. Lze tedy shrnout, že zjištěné charakteristiky POH a MB jsou typické pro rašelinné smrčiny Šumavy.

Dále jsem zjistila, že s hloubkou půdy se významně mění charakteristiky POH i MB (hypotéza 2). Zatímco ve svrchním půdním horizontu do hloubky 30 cm je POH i MB živinami bohatší, hlubší vrstva půdy (30-60 cm) obsahuje organickou hmotu s vyšší koncentrací C, ale výrazně nižší koncentrací P. Mikrobiální biomasa s hloubkou klesá a její vysoké C:P a N:P poměry ukazují, že ve spodním horizontu je neaktivní. Elementární složení POH a její stechiometrie ve svrchním horizontu jsou pak významně ovlivněny rostlinnou dominantou dané odběrové plochy (hypotéza 2). Přítomnost suchopýru jako dominanty v podrostu má za následek tvorbu půdní organické hmoty ochuzené o živiny oproti plochám dominovaným pouze rašeliníkem nebo s přítomností borůvky. To je patrně způsobeno vysokou resorpcí P a N, tvorbou živinami chudého opadu a efektivním příjmem živin z půdy, který pomáhá suchopýru bez symbiontů přežívat v živinami limitovaných podmínkách.

Poslední hypotéza této práce (hypotéza 3) se týkala variability C:N:P stechiometrie POH a MB během vegetační sezóny. Sezóna měla podle předpokladu výraznější vliv na MB než na POH, ale ovlivnila pouze její velikost, kdy v létě byla MB vyšší oproti jarnímu a podzimnímu odběru, ale na její stechiometrii to vliv nemělo.

7 Zdroje

Aerts R. (1996): Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84, 597–608.

Aerts R., Wallén B., Malmer N. (1992): Growth-limiting nutrients in Sphagnum-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *Journal of Ecology* 80, 131- 140.

Ågren G. I. (2008): Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39, 153-170.

Aneja M. K., Sharma S., Fleischmann F., Stich S., Heller W., Bahnweg G., Munch J. C., Schloter M. (2006): Microbial colonization of beech and spruce litter: influence of decomposition site and plant litter species on the diversity of microbial community. *Microbial Ecology* 52, 127–135.

Bardgett R. D. & van der Putten W. H. (2014): Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* 515(7528), 505-511.

Bárta J., Melichová T., Vaněk D., Pícek T., Šantrůčková H. (2010): Effect of pH and dissolved organic matter on the abundance of nirK and nirS denitrifiers in spruce forest soil. *Biogeochemistry* 101(1-3), 123-132.

Blagodatskaya E. & Kuzyakov Y. (2013): Active microorganisms in soil: critical review of estimation criteria and approaches. *Soil Biology and Biochemistry* 67, 192-211.

Brookes P. C., Landman A., Pruden G., Jenkinson D. S. (1985): Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil biology and biochemistry* 17(6), 837-842.

Brookes P. C., Powlson D. S., Jenkinson D. S. (1982): Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil biology and biochemistry* 14(4), 319-329.

Bünemann E. K., Prusisz B., Ehlers K. (2011): Characterization of phosphorus forms in soil microorganisms. *Phosphorus in Action*. Springer Berlin Heidelberg, 37-57.

Cleveland C. C., Liptzin D. (2007): C:N:P stoichiometry in soil: is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry* 85(3), 235-252.

- Clymo R. S. (1963): Ion exchange in Sphagnum and its relation to bog ecology. *Annals of Botany* 27(2), 309-324.
- Clymo R. S., Turunen J., Tolonen K. (1998): Carbon accumulation in peatland. *Oikos* 81, 368-388.
- Dalal R. C. (1998): Soil microbial biomass—what do the numbers really mean? *Animal Production Science* 38 (7), 649-665.
- Elser J. J., Dobberfuhl D. R., MacKay N. A., Schampel J. H. (1996): Organism size, life history, and N:P stoichiometry. *Bioscience* 46, 674-684.
- Fellman J. B., D'Amore D. V., Hood E., Boone R. D. (2008): Fluorescence characteristics and biodegradability of dissolved organic matter in forest and wetland soils from coastal temperate watersheds in southeast Alaska. *Biogeochemistry* 88(2), 169-184.
- Gleixner G., Czimczik C. I., Kramer C., Lühker B., Schmidt M. W. I. (2001): Plant compounds and their turnover and stability as soil organic matter. In *Global biogeochemical cycles in the climate system*. Academic Press, 201-215.
- Gunnarsson U., Rydin H. (2000): Nitrogen fertilization reduces Sphagnum production in bog communities. *New Phytologist* 147, 527-537.
- Hájek T. & Adamec L. (2009): Mineral nutrient economy in competing species of Sphagnum mosses. *Ecological research* 24(2), 291-302.
- Hájek T., Ballance S., Limpens J., Zijlstra M., Verhoeven J. T. (2011): Cell-wall polysaccharides play an important role in decay resistance of Sphagnum and actively depressed decomposition in vitro. *Biogeochemistry* 103(1-3), 45-57.
- Hill B. H., Elonen C. M., Jicha T. M., Kolka R. K., Lehto L. L., Sebestyen S. D., Seifert-Monson L. R. (2014): Ecoenzymatic stoichiometry and microbial processing of organic matter in northern bogs and fens reveals a common P-limitation between peatland types. *Biogeochemistry* 120(1-3), 203-224.
- Hörnberg G., Zackrisson O., Segerström U., Svensson B. W., Ohlson M., Bradshaw R. H. (1998): Boreal swamp forests. *BioScience*, 795-802.
- Chapin F. S., Matson P. A., Mooney H. A. (2002): *Principles of terrestrial ecosystem ecology* Springer-Verlag. New York, USA, 436.

Chapin F. S., Moilanen L., Kielland K. (1993): Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature* 361, 150-15.

Chapin F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., Vitousek P. M., Reynolds H. L., Hooper D. U., Lavorel S., Sala O. E., Hobbie S. E., Mack M.C., Díaz S. (2000): Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405(6783), 234-242.

Jonasson S., Michelsen A., Schmidt I. K. (1999): Coupling of nutrient cycling and carbon dynamics in the Arctic, integration of soil microbial and plant processes. *Applied Soil Ecology* 11(2), 135-146.

Kašparová P. M. (2009): Borůvka černá (*Vaccinium myrtillus* L.). *Praktické lékařství* 5(3), 143-145.

Kirchman D. L. (2012): *Processes in microbial ecology*. Oxford University Press, 312.

Koerselman W. & Meuleman A. F. M. (1996): The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33, 1441-1450.

Kooijman S. A. L. M. (1995): The stoichiometry of animal energetics. *Journal of Theoretical Biology* 177, 139-149.

Kopáček J., Borovec J., Hejzlar J., Porcal P. (2001): Spectrophotometric determination of iron, aluminium, and phosphorus in soil and sediment extracts after their nitric and perchloric acid digestion. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 32 (9-10), 1431–1443.

Laiho R. (2006): Decomposition in peatlands: reconciling seemingly contrasting results on the impacts of lowered water levels. *Soil Biology and Biochemistry* 38(8), 2011-2024.

Larmola T., Leppänen S. M., Tuittila E. S., Aarva M., Merilä P., Fritze H., Tirola M. (2014): Methanotrophy induces nitrogen fixation during peatland development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(2), 734-739.

Lennon J. T. & Jones S. E. (2011): Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy. *Nature Reviews Microbiology* 9(2), 119-130.

- Li L. J., Zeng D. H., Mao R., Yu Z. Y. (2012): Nitrogen and phosphorus resorption of *Artemisia scoparia*, *Chenopodium acuminatum*, *Cannabis sativa*, and *Phragmites communis* under nitrogen and phosphorus additions in a semiarid grassland, China. *Plant, Soil and Environment* 58, 446–451.
- Limpens J., Berendse F., Blodau C. Canadell J. G., Freeman C., Holden J., Roulet N., Rydin H., Schaepman-Strub G. (2008): Peatlands and the carbon cycle: from local processes to global implications—a synthesis. *Biogeosciences* 5(5), 1475-1491.
- Lu X. T., Freschet G. T., Flynn D. F. B., Han X. G. (2012): Plasticity in leaf and stem nutrient resorption proficiency potentially reinforces plant–soil feedbacks and microscale heterogeneity in a semi-arid grassland. *Journal of Ecology* 100, 144–150.
- Økland R. H., Rydgren K., Økland T. (2003): Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology* 84(7), 1909-1919.
- Økland R. H., Rydgren K., Økland T. (2008): Species richness in boreal swamp forests of SE Norway: the role of surface microtopography. *Journal of Vegetation Science* 19(1), 67-74.
- Paul E. A., Clark F. E. (1996): Dynamics of residue decomposition and soil organic matter turnover. *Soil microbiology and biochemistry* 2, 158-179.
- Richardson S. J., Allen R. B., Doherty J. E. (2008): Shifts in leaf N:P ratio during resorption reflect soil P in temperate rainforest. *Functional Ecology* 22, 738–745.
- Richardson S. J., Peltzer D. A., Allen R. B., McGlone M. S. (2005): Resorption proficiency along a chronosequence: responses among communities and within species. *Ecology* 86, 20–25.
- Rousk J. & Bååth E. (2011): Growth of saprotrophic fungi and bacteria in soil. *FEMS Microbiology Ecology* 78(1), 17-30.
- Rydin H. & Clymo R. S. (1989): Transport of carbon and phosphorus compounds about *Sphagnum*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 237(1286), 63-84.
- Rydin H. & Jeglum J. (2006): *The Biology of Peatlands*. Oxford University Press, New York, USA, 343.

- Saarnio S., Wittenmayer L., Merbach W. (2004): Rhizospheric exudation of *Eriophorum vaginatum* L. - potential link to methanogenesis. *Plant and Soil* 267(1-2), 343-355.
- Saetre P. & Bååth E. (2000): Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce–birch stand. *Soil Biology and Biochemistry* 32(7), 909-917.
- Silla F. & Escudero A. (2006): Coupling N cycling and N productivity in relation to seasonal stress in *Quercus pyrenaica* Willd. saplings. *Plant and Soil* 282, 301–311.
- Spitzer K. & Bufková I. (2008): Šumavská rašeliniště. 1. vydání, Správa Národního parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, Vimperk, 203.
- Sterner R.W. & Elser J. (2002): Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, New Jersey, USA, 464.
- Stevenson F. J. (1994): Humus chemistry: genesis, composition, reactions. John Wiley & Sons, 496.
- Stewart C. E., Neff J. C., Amatangelo K. L., Vitousek P. M. (2011): Vegetation effects on soil organic matter chemistry of aggregate fractions in a Hawaiian forest. *Ecosystems* 14(3), 382-397.
- Strickland M. S. & Rousk J. (2010): Considering fungal: bacterial dominance in soils—methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry* 42(9), 1385-1395.
- Sylvia D. M., Fuhrmann J. J., Hartel P. G., Zuberer D. A. (1999): Habitat and organisms. Principles and applications of soil microbiology. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 72-92.
- Šantrůčková H. (2001): Ekologie půdy. Biologická fakulta JU v Českých Budějovicích, Ústav půdní biologie AV ČR, České Budějovice, 14-27.
- Šantrůčková H., Vrba J., Křenová Z., Svoboda M., Benčoková A., Edwards M., Fuchs R., Hais M., Hruška J., Kopáček J., Matějka K., Rusek J. (2010): Co vyprávějí šumavské smrčiny. 1. vydání, Správa Národního parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, Vimperk, 153.
- Šimek M. (2003): Základy nauky o půdě: Biologické procesy a cykly prvků. Jihočeská univerzita, Biologická fakulta, 151.

- Tan K. H. (2003): Chemical composition of humic matter. *Humic Matter in Soil and the Environment. Principles and Controversies*. Marcel and Dekker, New York, 386.
- Tsuneda A., Thormann M. N., Currah R. S. (2001): Modes of cell-wall degradation of *Sphagnum fuscum* by *Acremonium cf. curvulum* and *Oidiodendron maius*. *Canadian Journal of Botany* 79(1), 93-100.
- Turunen J., Tomppo E., Tolonen K., Reinikainen A. (2002): Estimating carbon accumulation rates of undrained mires in Finland – application to boreal and subarctic regions, *Holocene* 12, 69–80.
- Úlehlová B. (1989): Koloběh dusíku v travních ekosystémech. *Academia, Praha*, 26-42.
- Urbanová Z. & Bárta J. (2014): Microbial community composition and in silico predicted metabolic potential reflect biogeochemical gradients between distinct peatland types. *FEMS microbiology ecology* 90(3), 633-646.
- Vance E. D., Brookes P. C., Jenkinson D. S. (1987): An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil biology and Biochemistry* 19(6), 703-707.
- Vitt D. H. (2006): Functional characteristics and indicators of boreal peatlands. *Boreal peatland ecosystems*. Springer Heidelberg, Germany, 9-24.
- Walbridge M. R. & Navaratnam J. A. (2006): Phosphorous in boreal peatlands. In *Boreal Peatland Ecosystems*, Springer Berlin Heidelberg, 231-258.
- Wang M., Moore T. R., Talbot J., Richard P. J. (2014): The cascade of C: N: P stoichiometry in an ombrotrophic peatland: from plants to peat. *Environmental Research Letters* 9(2).
- Wang M., Moore T. R., Talbot J., Riley J. L. (2015): The stoichiometry of carbon and nutrients in peat formation. *Global Biogeochemical Cycles* 29(2), 113-121.
- Wardle D. A. (2002): *Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press, 34.
- Wardle D. A. & Parkinson D. (1990): Comparison of physiological techniques for estimating the response of the soil microbial biomass to soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* 22(6), 817-823.

Xu X., Thornton P. E., Post W. M. (2013): A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 22(6), 737-749.

Yu J., Wang Y., Li Y., Dong H., Zhou D., Han G., Wu H., Wang G., Mao P., Gao Y. (2012): Soil organic carbon storage changes in coastal wetlands of the modern Yellow River Delta from 2000 to 2009. *Biogeosciences* 9(6), 2325–2331.

Yu Q., Elser J. J., He N., Wu H., Chen Q., Zhang G., Han X. (2011): Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia* 166, 1–10.

Zechmeister-Boltenstern S., Keiblinger K. M., Mooshammer M., Peñuelas J., Richter A., Sardans J., Wanek W. (2015): The application of ecological stoichiometry to plant–microbial–soil organic matter transformations. *Ecological Monographs* 85, 133–155.

Příloha 1: Charakteristika vegetace studovaných ploch rašelinných srmčín v NP Šumava (převzato od RNDr. Ivany Buřkové, Ph.D.).

Číslo plochy	F1	F2	F3	F4	F5	F6	T1	T2	T3	T4	T5	T6	K1	K2	K3	K4	K5	K6
kód vegetace	RS	RS	ES	ES	VS	VS	RS	RS	ES	ES	VS	VS	RS	RS	ES	ES	VS	VS
plocha (m ²)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sklon	2 ⁰	2 ⁰	2 ⁰	1 ⁰	0	2 ⁰	2 ⁰	0	1 ⁰	2 ⁰	0	0	1 ⁰	1 ⁰	2 ⁰	2 ⁰	2 ⁰	2 ⁰
expozice	Z	Z	S	S		SSV	Z		Z	JZ			JJZ	JJZ	J	J	JJZ	JJZ
datum	23.8.2013						25.9.2013						10.9.2013					
počet druhů	5	8	7	11	10	10	4	3	5	4	13	9	5	5	6	6	8	10
E3	20	5	0	0	25	15	15	35	0	10	80	60	40	20	0	0	35	60
<i>Picea abies</i>	20	5			25	15	15	35		10	80	60	40	20			35	60
E2	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0
<i>Picea abies</i>		20										20						
E1:	5	15	40	60	60	65	5	0,3	45	50	80	70	1	3	40	35	55	70
<i>Eriophorum vaginatum</i>		8	30	45	2	3			25	50					40	30		
<i>Oxycoccus palustris</i>			15	6					25						2	7		
<i>Vaccinium uliginosum</i>				8												0,1		
<i>Vaccinium myrtillus</i>		0,1			45	45		0,3		0,5	75	60					55	70
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>				1	15	20			0,5		10	15			0,1		0,5	2
<i>Calamagrostis villosa</i>	5	8												2				
<i>Melampyrum pratense</i>			0	0,1	0,1	0,1			2						0,1	1		
<i>Carex canescens</i>							5											
<i>Trientalis europaea</i>																		
<i>Agrostis canina</i>																		
<i>Carex rostrata</i>													1					
<i>Carex nigra</i>																		
<i>Agrostis stolonifera</i>														1				
E0:	95	99	100	99	98	97	97	96	98	99	70	60	100	100	99	99	97	99
<i>Sphagnum fallax</i>	5	72	99	7		80	97	96	98	99			90	100	75	90		
<i>Sphagnum flexuosum</i>	97	25	3	95	40								1					3
<i>Sphagnum girgensohnii</i>					45	15					1						94	81
<i>Sphagnum angustifolium</i>					10	2						1					3	
<i>Polytrichum commune</i>	5	4	1	0,1	2		1						15	0,5	30	15		
<i>Pleurosium schreberi</i>											10	25						0,1

Číslo plochy	F1	F2	F3	F4	F5	F6	T1	T2	T3	T4	T5	T6	K1	K2	K3	K4	K5	K6
kód vegetace	RS	RS	ES	ES	VS	VS	RS	RS	ES	ES	VS	VS	RS	RS	ES	ES	VS	VS
<i>Sphagnum magellanicum</i>		0,1		0								2					0,5	
<i>Sphagnum russowii</i>				0,1		0,1											1	16
<i>Straminergon stramineum</i>				0,1	0,1	0,1											0,1	0,1
<i>Gymnocolea inflata</i>																		
<i>Dicranum scoparium</i>											5	5						
<i>Dicranum polysetum</i>											55	30						1
<i>Aulacomnium palustre</i>											0,1							
<i>Sphagnum riparium</i>																		
<i>Anastrepta orcadensis</i>											0,1							
<i>Lophozolea heterophylla</i>											0,1							
<i>Plagiothecium laetum</i>											2							
<i>Lepidozia reptans</i>											0							1
<i>Pohlia nutans</i>											0							

RS = rašeliníkový typ s dominantním *Sphagnum* v E0 a málo vyvinutým chudým E1

ES = suchopýrový typ s dominantním *Eriophorum vaginatum* v E1

VS = keříčkový typ s dominantní *Vaccinium myrtillus* v E1