

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Vliv kořenových exudátů na dekompozici rozpuštěné organické hmoty
v rašeliništi**

Diplomová práce

Bc. Ondřej Žampach

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

České Budějovice 2017

Žampach O., 2017: Vliv kořenových exudátů na dekompozici rozpuštěné organické hmoty v rašeliništi [The effect of root exudates on decomposition of dissolved organic matter in a peatland ecosystem, Mgr. Thesis, in Czech] – 45 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

The aim of this thesis was to assess the effect of root exudates on the biodegradability of dissolved organic matter. The experiment was done in laboratory conditions, using the dissolved organic matter sampled in a spruce swamp forest located in Šumava National Park and an artificial mixture of root exudates prepared according to known composition of root exudates released by peatland plants. Main hypothesis was that the input of root exudates into the peatland pore water will affect decomposition of less-degradable dissolved organic matter, with the resulting effect dependent on the quantity and quality (C:N ratio) of the input.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval 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.

13. prosince 2017

.....
Bc. Ondřej Žampach

Poděkování

Rád bych poděkoval své školitelce Evě Kaštovské za čas, který věnovala mé práci, a ochotu udílet rady v průběhu mého psaní. Zároveň bych chtěl poděkovat všem ostatním, kteří se nějakým způsobem podíleli na získávání dat pro mou práci.

Obsah

| | | |
|-----|---|----|
| 1 | Úvod | 1 |
| 2 | Literární přehled | 2 |
| 2.1 | Rašeliniště..... | 2 |
| 2.2 | Vyšší rostliny na rašeliništích..... | 2 |
| 2.3 | Vylučování látek kořeny rostlin – rhizodepozice | 4 |
| 2.4 | Priming efekt | 7 |
| 2.5 | Role dostupnosti živin při vzniku a působení priming efektu | 9 |
| 2.6 | Role priming efektu kořenových exudátů v rašeliništích | 10 |
| 3 | Cíle práce a hypotézy | 12 |
| 4 | Metodika..... | 13 |
| 4.1 | Popis lokality | 13 |
| 4.2 | Odběr pórové vody a rašeliny..... | 13 |
| 4.3 | Příprava umělých kořenových exudátů | 13 |
| 4.4 | Příprava mikrobiálního inokula | 14 |
| 4.5 | Rozvržení experimentu..... | 14 |
| 4.6 | Odběry vzorků a analýzy | 15 |
| 4.7 | Výpočet rychlosti rozkladu vzorků | 16 |
| 4.8 | Výpočet priming efektu | 17 |
| 4.9 | Statistické vyhodnocení dat | 18 |
| 5 | Výsledky..... | 19 |
| 5.1 | Mineralizace samotných exudátů | 19 |
| 5.2 | Mineralizace pórové vody a variant s přidavkem exudátů | 20 |
| 5.3 | Změna v rychlosti mineralizace rozpuštěné org. hmoty – priming efekt, jeho dynamika a výsledný efekt | 21 |
| 5.4 | Zabudování ¹³ C z přidávaných exudátů do partikulovaného organického C | 23 |
| 5.5 | Změny v koncentracích amonného a nitratového N a rozpuštěného reaktivního P spojené s přidavkem exudátů a mineralizací OH | 24 |
| 6 | Diskuze | 29 |
| 6.1 | Směs umělých exudátů a jejich rozložitelnost..... | 29 |

| | | |
|-----|---|----|
| 6.2 | Výsledný vliv přídavku umělých exudátů na rozklad pórové vody | 29 |
| 6.3 | Dynamika PE v průběhu inkubace | 31 |
| 7 | Závěr..... | 34 |
| 8 | Seznam použité literatury | 35 |

1 Úvod

Rašelinné ekosystémy představují obrovskou zásobárnu terestrického organického uhlíku. Dochází v nich k dlouhodobé akumulaci částečně rozloženého rostlinného materiálu v partikulované i rozpuštěné formě především díky specifickému hydrologickému režimu, nízkému pH a přítomnosti rašeliníků produkujících obtížně rozložitelný opad. Na rašeliništích se ale vyskytuje také řada cévnatých rostlin, které mají oproti rašeliníku mimo jiné schopnost uvolňovat svými kořeny do půdy celou škálu organických i anorganických látek. Část těchto látek, tzv. kořenové exudáty, jsou směsí jednoduchých a velmi snadno rozložitelných sloučenin. Tyto látky stimulují růst a aktivitu půdních mikroorganismů v okolí kořenů rostlin a mohou tak spustit kaskádu dějů, jejímž výsledkem je zvýšená dekompozice jinak málo rozložitelné půdní organické hmoty. Tento jev je označován jako priming efekt. Probíhá při něm řada biologicko-chemických procesů, jejich mechanismy a vzájemná provázanost ještě nebyly zcela uspokojivě vysvětleny. Je známo, že množství a složení kořenových exudátů je druhově specifické, ale zároveň je modifikováno podmínkami okolního prostředí. Složení exudátů spolu s podmínkami prostředí zároveň ovlivňují reakci mikroorganismů na jejich vstup do půdy, s různými důsledky pro rozklad půdní organické hmoty. V souvislosti s klimatickými změnami již v současné době dochází ke změnám v rozšíření a složení rostlinných společenstev, v případě rašelinišť bylo pozorováno rozšíření cévnatých rostlin, především erikoidních keříků. Narůstající priming efekt pak může být jedním z faktorů, které významně ovlivní cyklus uhlíku na lokální i globální úrovni. V této práci jsme chtěli experimentálně ověřit vliv rostlinných exudátů s různým obsahem uhlíku a dusíku na rozklad pórové vody odebrané v rašeliništi.

2 Literární přehled

2.1 Rašeliníště

Rašelinné ekosystémy severského typu jsou v globálním měřítku obrovskou zásobárnou organické hmoty. Množství uloženého uhlíku je odhadováno na 455 až 547 Pg (10^{15} g), to je téměř jedna třetina celosvětového množství uhlíku v půdě (Gorham, 1991; Yu, 2012). K akumulaci uhlíku dochází proto, že primární produkce převyšuje rozklad a mineralizaci organické hmoty díky nízkým teplotám, krátkému vegetačnímu období, převažující anaerobii a samotnému charakteru rostlinného materiálu (Limpens a kol., 2008).

Klíčovým druhem, zásadně zodpovědným za akumulaci organické hmoty, je rašeliník (*Sphagnum* spp.) (Clymo a Hayward, 1982; Gorham, 1991; Wieder a kol., 2006). Rašeliník dokáže zadržet velké množství vody, až 26násobek své suché váhy. Vodu zadržuje především v odumřelých buňkách, hyalocytech, ale také v nebuněčných prostorech překryvu lístků (Bold, 1967). Rašeliník tak podporuje zadržení vody v systému a následnou anoxii, která limituje růst jiných rostlin a rozvoj aerobních mikroorganismů (Clymo a Hayward, 1982). Vysoká kationtová výměnná kapacita umožňuje rašeliníku okyselovat prostředí uvolňováním protonů (Dainty a Richter, 1993). Acidifikace omezuje růst konkurenčních rostlin a také snižuje mikrobiální aktivitu v půdě (Thomas a Pearce, 2004). Opad rašeliníku je složen hlavně z polyfenolických sloučenin podobných ligninu a specifických polysacharidů podobných pektinu (sphagnany) (Hájek a kol., 2011). Tyto látky významně inhibují mikrobiální rozklad opadu. Rozklad je inhibován také nízkými teplotami, anoxickými podmínkami a nedostatkem živin (Limpens a kol., 2008). Akumulace rašeliny vede k vytvoření prostředí se specifickým vodním režimem a biologicko-chemickými podmínkami vhodnými pro opětovný růst rašeliníku (van Breemen, 1995).

2.2 Vyšší rostliny na rašeliníštích

Systémy s dominujícím rašeliníkem jsou značně prostorově heterogenní. Je to způsobeno výskytem různých druhů rašeliníku, které se liší rychlostí růstu. Jejich pokryv vytváří vyvýšeniny (buly, *hummocks*), relativně ploché zóny (trávníčky, *lawns*), sníženiny (šlenky, *hollows*) a trvalé vodní plochy (jezírka). Proto mají rašeliníště mozaikovitý charakter s mikrostanovišti s rozdílnými fyzikálně-chemickými vlastnostmi jako jsou výška vodní hladiny, míra provzdušnění, redox potenciál, pH a dostupnost živin (Bridgham a kol., 1996).

Díky výskytu mikrostanovišť lze vedle rašeliníků a jiných mechů na rašelinistích nalézt i mnoho druhů cévnatých rostlin. Podobně jako u rašeliníků jsou hlavními faktory ovlivňujícími druhové složení a růst cévnatých rostlin v rašelinistích hladina spodní vody a dostupnost živin (Breeuwer a kol., 2005). Cévnaté rostliny rašelinist' s podobným způsobem využívání zdrojů a podobnou odezvou na abiotické faktory prostředí lze pro zjednodušení rozdělit do několika funkčních skupin (Diaz a Cabido, 2001; Wilson a Nilsson, 2009):

- 1) Keřiky (stálezelené a opadavé), mělce kořenící v aerobní vrstvě rašeliny a hostící erikoidní mykorhizu (Berendse a Jonasson, 1992; Gill a Jackson, 2000; Hobbie, 1996). Příkladem zástupců stálezelených keřiků v rašelinistích mohou být brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idaea* L.), vlochyně bahenní (*Vaccinium uliginosum*) nebo rojovník bahenní (*Rhododendron tomentosum*). Zástupci opadavých keřiků jsou např. bříza zakrslá (*Betula nana*), vrba *Salix glauca* a brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus* L.) (Chapin a kol., 1996; Taulavuori a kol., 2010).
- 2) Graminoidy, trávy a jim morfologicky podobné rostliny, které na rozdíl od keřiků snáší zamokření díky přítomnosti aerenchymatických pletiv a exodermis bránící radiálním ztrátám kyslíku z kořenů (Končalová, 1990). Oproti keřikům alokují více biomasy do kořenů a mohou kořenit hluboko (Aerts a kol., 1992a; Hobbie, 1996). Typickými zástupci jsou suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*), ostřice vodní (*Carex aquatilis*) (Chapin a kol., 1996) nebo hrotnosemenka bílá (*Rhynchospora alba*) (Kool a Heijmans, 2009).
- 3) Ostatní byliny – např. vrbovka úzkolistá (*Epilobium angustifolium*), ostružiník moruška (*Rubus chamaemorus*) (Chapin a kol., 1996).

Rašeliníky a cévnaté rostliny se od sebe liší svými životními a nutričními strategiemi, což jim umožňuje obývat stejné ekosystémy (Malmer a kol., 2003). Rašeliníky mají díky vysoké abundanci významný podíl na tvorbě biomasy na rašelinistích (Malmer, 1993). Rychlost růstu jednotlivých rostlin rašeliníku stejného druhu je synchronizována, roste tedy celý koberec (Clymo, 1973). Roční přírůstek se pohybuje v rozmezí 1–5 cm (Clymo a Reddaway, 1974). Cévnaté rostliny jsou obecně fotosynteticky účinnější než rašeliníky a v přímém srovnání mají primární produkci významně vyšší (Leppälä a kol., 2008; Laine a kol., 2012). To jim umožňuje dostatečně rychle růst a zabránit tak, aby je rašeliníky přerostly (Wallén, 1988). Cévnaté rostliny mohou díky vyššímu vzrůstu rašeliníky zastínit. Při silném zastínění (> 50 %) rašeliník zastavuje růst, naopak slabé zastínění slouží jako ochrana před vysoušením a stimuluje rašeliník ke zrychlení růstu. Rašeliník může být zastíněn i opadem

cévnatých rostlin, který omezuje jeho růst hlavně na podzim (Hájek a kol., 2011; Malmer a kol., 2003). Růst rašeliníků zcela ustává pouze v době, kdy je porost zamrzlý. Naopak u většiny cévnatých rostlin je růst omezen jen na několik měsíců vegetační sezóny.

Významnou odlišností mezi rašeliníkem a cévnatými rostlinami je způsob příjmu živin. U rašeliníků probíhá příjem živin celým povrchem těla. Můžou tak poutat látky rozpuštěné ve vodě okamžitě po vstupu do rašeliníště, což je výhodné zejména v případě vrchovišť, která jsou zásobována živinami ze srážek a suché depozice. Cévnaté rostliny přijímají živiny především pomocí kořenového systému. Většina přijatých živin tak pochází z dekompozice organické hmoty probíhající ve svrchní vrstvě rašeliny. Umístění kořenů hlouběji v rašelině také zvýhodňuje cévnaté rostliny v době poklesu vodní hladiny, ke kterému může opakovaně docházet v letním období. Rostliny jsou tak schopny přijímat vodu a živiny i tehdy, kdy rašeliníky již mohou nedostatkem vody trpět.

Cévnaté rostliny obsahují ve svých pletivech více dusíku a fosforu než rašeliníky a jejich biomasa proto tvoří významnou zásobárnu živin v rašeliníštích. Jejich opad má jiné chemické složení než opad rašeliníku (Moore a kol., 2007) a většinou je rozložitelnější (Lang a kol., 2009). Živé kořeny cévnatých rostlin mohou vytvářet symbiotické asociace s mykorrhizními houbami a ovlivňují své bezprostřední okolí uvolňováním organických a minerálních látek. Vytváří tak specifické prostředí nazvané rhizosféra. Proces vylučování látek kořeny je označován jako rhizodepozice (Shamoot a kol., 1968; Whipps a Lynch, 1985) a má velmi významné důsledky pro procesy v půdě. Přítomnost cévnatých rostlin proto přispívá k heterogenitě fyzikálně-chemických a biologických podmínek na rašeliníštích. Často je spojována s vyšší mikrobiální biomasou a její metabolickou aktivitou, která je zodpovědná za vyšší míru dekompozice organické hmoty a zvýšení dostupnosti živin (Bragazza a kol., 2013; Bragazza a kol., 2015).

2.3 Vylučování látek kořeny rostlin – rhizodepozice

Rhizodepozice představuje asi 4–11 % čisté primární produkce a zahrnuje asi třetinu uhlíku alokovaného v kořenech (Jones a kol., 2009). Rostliny mohou do půdy uvolňovat prakticky všechny látky obsažené v kořenových tkáních. Jsou to hlavně sacharidy, organické kyseliny, aminokyseliny, fenolické látky, mastné kyseliny, steroly, enzymy, vitaminy, hormony a nukleosidy (Rovira, 1969; Grayston a kol., 1997; Dakora a Phillips, 2001; Read a kol., 2003; Leinweber a kol., 2008). Rostliny tyto látky uvolňují různými mechanismy zahrnujícími pasivní difúzi, sekreci a aktivní vylučování nebo rozklad buněk.

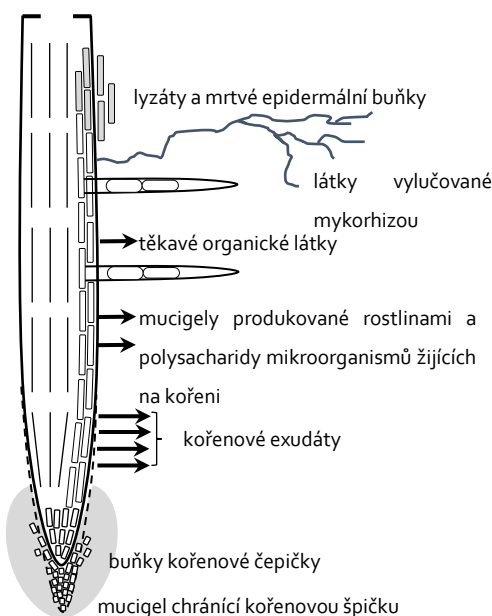
Mezi skupiny látek vylučovaných kořeny patří (Obr. 1):

- **Buňky kořenového systému** – jsou to buňky kořenové čepičky, které se uvolňují z vnější vrstvy epidermis během růstu. Tato vrstva je neustále obnovována a uvolněné buňky slouží hlavně ke snížení tření mezi kořenem a půdními částicemi. Dále sem patří odumřelé buňky kořenového systému, pocházející především z kortexu a kořenového vlášení (Bengough a McKenzie, 1997; Bengough a Kirby, 1999; Iijima a kol., 2004).
- **Nerozpustné polymerní látky slizového charakteru (mucigel)**, které vytváří ochrannou vrstvu kořenové čepičky – složené především z polysacharidů (Paull a kol., 1975), dále obsahují proteiny (Bacic a kol., 1987) a fosfolipidy (Read a kol., 2003). Mucigel plní různé funkce. Chrání rostlinu před toxickými kovy (Morel a kol., 1986; Mench a kol., 1987) a patogeny (Sobolev a kol., 2006), zvyšuje stabilitu půdních agregátů (Guckert a kol., 1975; Morel a kol., 1991; Czarnes a kol., 2000), zadržuje vodu (McCully a Boyer, 1997) a také snižuje tření mezi kořenem a půdou (Iijima a kol., 2004).
- **Exudáty.** Jedná se o jednoduché rozpustné látky, které jsou pasivně uvolňovány kořeny do půdy. Rostlina nemá přímou kontrolu nad jejich množstvím (Jones a kol., 2009; Timmers a kol., 2012). Jejich hlavními složkami jsou organické kyseliny (např. kyseliny citronová, jablečná a šťavelová), sacharidy (mono- a oligosacharidy, např. glukóza, sacharóza) a aminokyseliny (např. glycin, kys. glutamová) (Krafczyk a kol., 1984). Tyto látky jsou rostlinou uvolňovány pasivní difúzí po koncentračním gradientu (Burström, 1955; Bowen a Rovira, 1991), protože jejich koncentrace v cytoplazmě je obvykle asi 10x vyšší než v přilehlé půdě (Jones a kol., 2004; 2009). Koncentrační gradient, který ovlivňuje míru exudace, je soustavně udržován dvěma způsoby – činností rhizosférických mikroorganismů, které neustále odebírají exudáty z půdního roztoku (Kuzyakov a kol., 2003), nebo abiotickými procesy, např. sorpcí látek na půdní částice (van Hees a kol., 2002; 2003). Množství uhlíku uvolňovaného do půdy v podobě kořenových exudátů je odhadováno na 3–5 % celkového množství uhlíku fixovaného rostlinou při fotosyntéze (Pinton a kol., 2001). Při působení biotického nebo abiotického stresu (nedostatek živin, hypoxie, útok patogenů, sucho) však může míra exudace významně vzrůst následkem porušení integrity membrány nebo celkového buněčného metabolismu rostliny (Neumann a Römheld, 2001).
- **Vysokomolekulární látky**, jako jsou enzymy, fyto siderofory, hormony, antimikrobiální látky a další, nemohou pasivně difundovat do půdy kvůli omezené prostupnosti plasmatických membrán i buněčných stěn, mohou však být vylučovány do půdy aktivně

(Fry, 1988). Mají mnoho různých funkcí – slouží ke komunikaci, chrání rostlinu před stresem a patogeny, pomáhají získat limitující živiny atd. (Dakora a Phillips, 2002).

Vedle organických látek kořeny rostlin uvolňují do svého okolí také **plyny** – oxid uhličitý při respiraci, kyslík v případě rostlin s aerenchymem, **těkavé organické látky** a také **minerální látky** (dusičnany, amonné ionty, fosfáty, sulfáty, bazické kationty) (Dennis a kol., 2010).

Rhizodepozice nejsou z kořene uvolňovány rovnoměrně. Během růstu se na kořenech vytvářejí zóny, kde se vylučují skupiny látek s různým složením. Kolem rostoucího kořene se tak vytvářejí mikroprostředí s různými podmínkami pro rozvoj mikroorganismů a jejich aktivitu (Obr. 1).



Obr. 1. Skupiny látek uvolňovaných z různých částí kořene. V okolí rostoucí kořenové špičky dochází k sekreci mucigelu a uvolňování buněk kořenové čepičky. Těsně nad touto zónou se do půdy uvolňuje pasivní difúzí největší množství nízkomolekulárních exudátů. Výše je pak kořen částečně chráněn mucigely rostlinného i mikrobiálního původu a jsou z něj uvolňovány těkavé organické látky a lyzáty z buněk kořenových vlásků a kortexu. Další látky různého složení jsou do půdy vylučovány symbiotickými mykorhizními houbami. Upraveno podle Jones (2009).

Složení rhizodepozice je ovlivněno řadou faktorů, především druhem rostliny, její fenologií, reakcí na dostupnost vody a živin v půdě, složením a aktivitou rhizosférického mikrobiálního společenstva, a má svůj denní i sezónní průběh (Kuzyakov, 2002; Dennis a kol., 2010).

Organické látky uvolňované kořeny do půdy jsou zdrojem C a energie pro půdní mikroorganismy. Z hlediska jejich dalšího využití v mikrobiálním metabolismu lze tyto látky rozdělit na komplexní a nízkomolekulární. Nízkomolekulární látky, reprezentované především exudáty, slouží jako okamžitě dostupný substrát pro rhizosférické mikroorganismy. Zdržení těchto látek v půdním roztoku tak trvá pouze minuty až hodiny (Nguyen a Guckert,

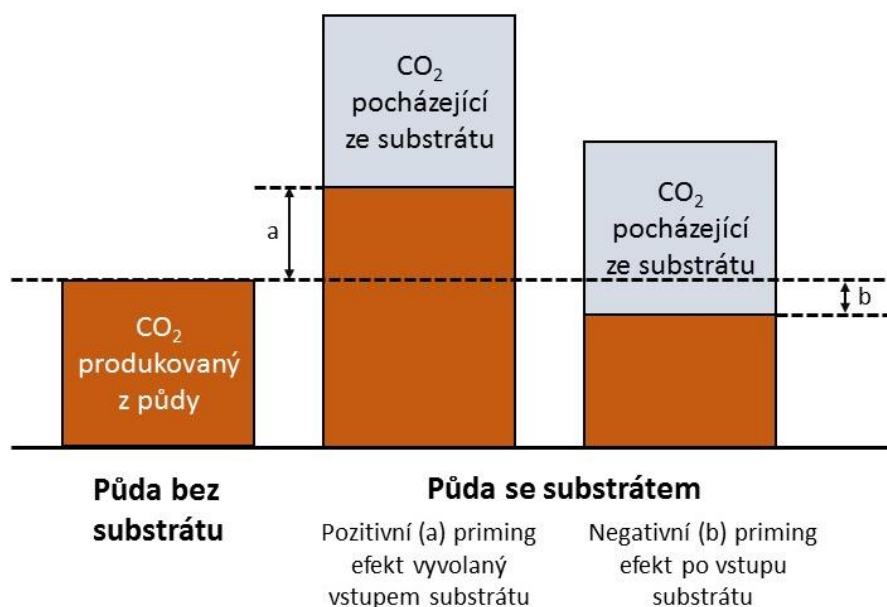
2001; van Hees a kol., 2005; Hill a kol., 2008). Komplexní sloučeniny je nutno nejprve rozložit extracelulárními enzymy na jednodušší látky, které již buňky dokážou přijmout. Proto setrvávají v půdě o něco déle, ale jejich mineralizace obvykle netrvá déle než několik dní (Mary a kol., 1992). Obecně je tedy obrat látek uvolňovaných kořeny velmi rychlý.

Díky snadné dostupnosti a rozložitelnosti jsou rhizodepozice, a především exudáty, důležitým a preferenčně využívaným zdrojem uhlíku pro mikrobiální metabolismus, přestože tvoří většinou jen jednotky procent rozpuštěného organického uhlíku v půdě (Pinton a kol., 2001). Exudáty jsou mikroorganismy přednostně využívány pro produkci extracelulárních enzymů (Schimel a Weintraub, 2003) a získání energie. Mezi 60–86 % látek uvolněných kořeny do půdy je rychle mineralizováno a uvolněno z půdy ve formě CO₂ (Hütsch a kol., 2002; Dilkes a kol., 2004). Odhaduje se, že rhizosférní respirace (respirace kořenů, mykorhiz a s kořeny asociovaných mikroorganismů metabolizujících látky vylučované kořeny) se na celkové půdní respiraci podílí 30–70 % (Subke a kol., 2006; Litton a Giardina, 2008; Bahn a kol., 2010; Metcalfe a kol., 2011). To významně převyšuje odhadovaný objem rhizosféry, tvořící pouze 5–25 % půdy (Finzi a kol., 2015).

Stimulace mikrobiální aktivity přísunem kořenových exudátů, spojená se zvýšenou produkcí enzymů, může ovlivnit i dekompozici hůře rozložitelné půdní organické hmoty. Tento jev je označován jako **priming efekt** (Bingemann a kol., 1953).

2.4 Priming efekt

Čerstvý organický materiál vstupující do půdy obvykle způsobí změnu v rychlosti mineralizace stabilizované půdní organické hmoty (priming efekt). Většinou dochází ke zvýšení mineralizace půdní organické hmoty, tedy k **pozitivnímu priming efektu**, může však docházet i k inhibici rozkladu původní organické hmoty neboli **negativnímu priming efektu** (Obr. 2) (Kuzyakov, 2002). V rhizosféře, která je v závislosti na fotosyntetické aktivitě rostlin téměř stále zásobována snadno rozložitelnými látkami vylučovanými z kořenů, je priming efekt běžným jevem. Např. Cheng a kol. (2003) pozorovali, že mineralizace organické hmoty v půdě s rostlinným pokryvem je až trojnásobná oproti půdě bez vegetace.



Obr. 2. Grafické znázornění priming efektu: a) urychlení dekompozice půdní org. hmoty po přidání substrátu – pozitivní priming efekt, b) zpomalení dekompozice – negativní priming efekt. Upraveno podle Kuzyakov a kol. (2000).

Existuje několik hypotéz vysvětlujících, proč a jak k priming efektu po vstupu čerstvého substrátu do půdy dochází. Mechanismus pozitivního priming efektu, kdy mikroorganismy začnou po vstupu nového substrátu rychleji rozkládat půdní organickou hmotu kvůli získávání živin, popisuje teorie označovaná jako „**mikrobiální získávání dusíku (*microbial nitrogen mining*)**“ (Craine a kol., 2007; Fontaine a kol., 2011). Předpokládá, že rhizosféra představuje díky vstupu snadno dostupných organických látek prostředí s přebytkem uhlíku a energie, ale nedostatkem živin potřebných pro růst mikroorganismů. Mikroorganismy proto využívají exudáty přednostně jako zdroj substrátu a energie pro syntézu extracelulárních enzymů, pomocí kterých rozkládají půdní organickou hmotu a zpřístupňují si tak živiny v ní vázané (Asmar a kol., 1994; Blagodatskaya a Kuzyakov, 2008; Brzostek a kol., 2012). Díky tomu pak mohou růst, obnovovat se a pokračovat v dekompozici organické hmoty. Možným mechanismem pozitivního priming efektu je i hypotéza „**kometabolismu**“. Ta předpokládá, že rozklad stabilní půdní organické hmoty je pouze vedlejší efekt růstu mikroorganismů a jejich zvýšené produkce enzymů, které byly stimulovány vstupem čerstvého substrátu (Kuzyakov a kol., 2000). Negativní priming je vysvětlován „**preferenčním využíváním substrátu**“ (Cheng, 1999). Tato teorie předpokládá, že mikroorganismy v zásadě žijí jen z dodaného substrátu a jednoduchých látek

v půdním roztoku, které jim poskytují vše, co potřebují (Cheng, 1996; Kuzyakov a kol., 2000). Nepotřebují tedy získávat další živiny rozkladem komplexních látek (Guenet a kol., 2010) a výsledkem je snížení dekompozice organické hmoty. Z uvedeného ale plyne, že negativní priming efekt je spíše přechodný jev, který může trvat jen do vyčerpání dodaného substrátu nebo dostupných živin. Déle může přetrvávat pouze v podmínkách, kde exudáty dlouhodobě poskytují mikroorganismům dostatek uhlíku a energie a v prostředí (hnojené, eutrofní půdy) či v látkách přímo vylučovaných kořeny je zároveň trvalý dostatek snadno dostupných živin.

2.5 Role dostupnosti živin při vzniku a působení priming efektu

Popisované mechanismy vzniku a působení priming efektu ukazují, že odezva mikroorganismů na přísun exudátů je obecně závislá na dostupnosti ostatních živin potřebných pro syntézu enzymů a růst. Primárně se jedná o dostupnost dusíku. Ten je nutný k syntéze enzymů, které mají velmi nízký poměr C:N, a tedy vysokou potřebu dusíku (Elser a kol., 2000; Sterner a Elser, 2002; Cleveland a Liptzin, 2007). Teprve po zvýšení jejich exkrece do půdy může dojít k významnějšímu urychlení rozkladu komplexní organické hmoty. Nutný minimální vstup dusíku do půdy zajišťují samy rostliny. Kořenové exudáty, kterých rostliny vylučují v dusíkem limitovaných podmínkách velké množství, běžně obsahují vedle organických kyselin a sacharidů také určitý podíl aminokyselin (Bowen, 1969; Rovira, 1969; Grayston a kol., 1997). Rostliny zároveň vylučují z kořenů minerální formy dusíku (Wardle a Greenfield, 1991). Toto množství je pravděpodobně dostačující ke stimulaci rozkladné aktivity, protože mnohé studie ukazují, že priming efekt kořenových exudátů je velmi silný právě v půdách s nízkou dostupností dusíku (Fontaine a kol., 2003; Kuzyakov a kol., 2000; Hamer a Marschner, 2005; Langley a kol., 2009; Kaiser a kol., 2010; Kuzyakov, 2010; Fontaine a kol., 2011). Vylučování malého množství dusíku kořeny i v dusíkem limitovaných podmínkách je pravděpodobně strategií rostliny pro uvolnění dalšího dusíku z půdní organické hmoty činností mikroorganismů. To experimentálně potvrdili Drake a kol. (2013), když zjistili, že v rhizosféře na živiny chudé lesní půdy není přísun uměle připravených exudátů obsahujících pouze uhlík dostatečný pro stimulaci enzymatické aktivity. Naopak současný přírůstek uhlíku a dusíku vedl k růstu mikrobiální biomasy, respirace, i zvýšení aktivity extracelulárních enzymů, které rozkládají vysokomolekulární uhlíkaté sloučeniny. Informace o C:N poměru látek vylučovaných kořeny rostlin jsou ale poměrně omezené (Hinsinger a kol., 2009). Jejich hodnota se zřejmě

pohybuje v širokém rozmezí C:N 8 až 100 (Drake a kol., 2013), spíše jsou však považovány za chudé na dusík (Deubel a kol., 2000; Paterson, 2003; Merbach a kol., 2003).

Limitace mikrobiální aktivity fosforem má pravděpodobně jiné důsledky pro dekompozici stabilní půdní organické hmoty po vstupu exudátů. Při nedostatku fosforu mikroorganismy mohou využít exudáty bez většího omezení pro produkci extracelulárních enzymů. Upřednostňují cílenou syntézu enzymů fosfatáz nebo vylučují specifické látky (např. organické kyseliny) umožňující mobilizaci fosforu hydrolýzou organických i anorganických zdrojů v půdě (Dakora a Phillips, 2002). Ke zvýšení dekompozice stabilní půdní organické hmoty tak pravděpodobně dochází jen v menší míře ve srovnání s N limitujícími podmínkami (Chen a kol., 2014; Dijkstra a kol., 2013).

2.6 Role priming efektu kořenových exudátů v rašeliništích

V případě rašelinišť, kde je organický materiál vstupující do půdy převážně těžko rozložitelný kvůli svému chemickému složení (Hájek a kol., 2011), ale také díky fyzikálně chemickým podmínkám limitujícím jeho dekompozici (nízké pH, anaerobní podmínky, limitace živinami), mohou snadno rozložitelné kořenové exudáty hrát velmi důležitou roli v dynamice koloběhu uhlíku (Frolking a kol., 2002). Důkazem toho je, že přítomnost cévnatých rostlin v rašeliništi je spojená s významným nárůstem toku CO₂ a CH₄ z půdy. Pro tvorbu metanu jsou exudáty zcela zásadním zdrojem uhlíku (Minoda a kol., 1996; Watanabe a kol., 1999) a dále mohou být zdrojem až 24 % celkové produkce oxidu uhličitého (Crow a Wieder, 2005). Předpokládá se, že mohou také urychlovat dekompozici rašeliny, tedy způsobovat pozitivní priming efekt (van Huissteden a kol., 2006; Lu a Conrad, 2005). Hamer a Marschner (2002) pozorovali zvýšenou mineralizaci rašeliny po přidavku uměle připravených kořenových exudátů. Basiliko a kol. (2012) na základě jejich pokusu s umělými exudáty potvrzují stimulaci dekompozice rašeliny, ale přiřkládají priming efektu pouze malý význam v celkové uhlíkové bilanci rašeliniště. S globální změnou klimatu ale roste pokryvnost cévnatých rostlin v rašeliništích a zároveň dochází ke změně struktury těchto rostlinných společenstev (Parmesan a Yohe, 2003; Elmendorf a kol., 2012). Vzhledem k růstu produkce kořenových exudátů pravděpodobně vzroste rhizosférní respirace, ale lze předpokládat i stimulaci rozkladu rašeliny.

Rychlost exudace se významně liší mezi jednotlivými funkčními typy rostlin. Více exudátů produkují nemykorhizní rostliny než rostliny s mykorhizou, protože udržení mykorhizy je pro rostlinu poměrně náročné a může ji stát až pětinu fixovaného uhlíku

(Finlay, 2008). Potenciální priming efekt může být závislý i na složení exudátů. V rašeliništích, kde je mikrobiální aktivita významně limitována nedostatkem živin, může být C:N poměr vylučovaných látek jedním z hlavních faktorů ovlivňujících reakci mikroorganismů a vznik a průběh priming efektu. Edwards a kol. (2017, nepublikovaná data) naměřili v kořenových exudátech cévnatých rostlin typických pro různá mikrostanoviště rašelinišť (*Eriophorum vaginatum* a *Vaccinium myrtillus*) poměr C:N v rozsahu 8–50 v závislosti na druhu rostliny, denní době a na vegetační sezóně. Zároveň zjistili, že většinu exudátů tvoří organické kyseliny, což je pro živinami limitované prostředí charakteristické (Saarnio a kol., 2004). Odhadli, že exudáty cévnatých rostlin mohou tvořit asi 1–5 % uhlíku přítomného v půdním roztoku v rašelině. Těchto informací jsme využili při návržení experimentu, který je součástí této práce.

3 Cíle práce a hypotézy

Předpokládáme, že cévnaté rostliny, které se vyskytují v rašeliništi, významně ovlivňují rozklad půdní organické hmoty prostřednictvím látek uvolňovaných kořeny do rhizosféry. Domníváme se, že důležitou roli hraje elementární složení těchto látek, a proto jsme připravili umělé exsudáty s různým poměrem C:N, které jsme přidali do pórové vody odebrané v rašeliništi, abychom kvantifikovali jejich vliv na rozklad rozpuštěné organické hmoty.

Cílem této práce je kvantifikovat vliv jednorázového přídatku snadno dostupných látek (umělých kořenových exudátů), tvořících 2 % nebo 5 % rozpuštěného organického C přítomného v pórové vodě, o různém C:N poměru odpovídajícím reálným hodnotám (7, 25 a 50) na rozklad rozpuštěné organické hmoty v rašeliništi.

Testovali jsme následující hypotézy:

- 1) Příklad snadno dostupných látek stimuluje rozklad rozpuštěné organické hmoty v rašeliništní pórové vodě (vyvolá pozitivní priming).
- 2) Větší přídatek snadno dostupných látek vyvolá silnější pozitivní priming efekt kvůli větší stimulaci mikrobiálního růstu.
- 3) Příklad snadno dostupných látek s vyšším obsahem N (nízký C:N poměr) vyvolá slabší pozitivní priming efekt kvůli menší potřebě mikroorganismů získat živiny potřebné pro růst dekompozicí rozpuštěné organické hmoty z rašeliništní pórové vody.

4 Metodika

4.1 Popis lokality

Vzorky pórové vody a rašeliny pro přípravu mikrobiálního inokula byly odebírány v jedné lokalitě v centrální části Národního parku Šumava. Jedná se o rašelinnou smrčinu Tetřevská slat' (souřadnice: 49°1'28,04" s. š., 13°32'32,14" v. d.), která leží v nadmořské výšce 1100 m n. m. Její klima je chladné a vlhké, s průměrnou roční teplotou 4 °C a ročním úhrnem srážek 1200 mm. Dominantními rostlinnými druhy jsou smrk ztepilý (*Picea abies*) s pokryvností v rozmezí 40–100 % a rašeliník křivolistý (*Sphagnum fallax*), který zde vytváří velkoplošné souvislé porosty. Dále se na lokalitě vyskytují dva kodominantní druhy cévnatých rostlin, suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*), vyskytující se na podmáčených místech s hladinou vody těsně pod povrchem rašeliny (–5 cm) v pokryvnostech 15–50 %, a brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), která roste na místech s nižší hladinou podzemní vody (–20 cm a více) s pokryvností 45–75 %.

4.2 Odběr pórové vody a rašeliny

Odběr pórové vody, obsahující rozpuštěnou organickou hmotu, proběhl v říjnu roku 2015. Pórová voda byla odebrána v rašelinném jezírku. Dále byla pomocí půdní sondýrky odebrána svrchní vrstva rašeliny (do 20 cm) pod rašeliníkem a suchopýrem pro přípravu mikrobiálního inokula. V laboratoři byla pórová voda zfiltrována přes membránu Express Plus (Merck Millipore, Německo) s póry o velikosti 0,22 µm. V přefiltrované pórové vodě byla stanovena koncentrace rozpuštěného organického uhlíku a rozpuštěného dusíku pomocí přístroje LiquiToC II (Elementar, Německo). Dále bylo změřeno její pH pomocí skleněné elektrody. Vzorky rašeliny byly ručně zhomogenizovány, zbaveny kořenů a smíchány do jednoho směsného vzorku.

4.3 Příprava umělých kořenových exudátů

Vliv rostlin na rozklad pórové vody byl simulován přidavkem směsi jednoduchých látek představujících kořenové exudáty. Exudáty byly připraveny tak, aby obsahovaly 75 % uhlíku z organických kyselin, 20 % z cukru a 5 % z aminokyselin a aby jejich základní C:N poměr byl 50 (Drake a kol., 2013; Eiland a kol., 2001). Pro přípravu exudátů byly použity značené

chemikálie (obsahující ^{13}C izotop ve vysokém zastoupení) tak, aby bylo možné při sledování rozkladu vzorků oddělit CO_2 pocházející z pórové vody a přidané směsi látek.

Směs značených umělých exudátů byla připravena z následujících chemikálií:

- kyselina glutamová, 99 at% ^{13}C (CIL, Velká Británie) o koncentraci $10,2 \text{ mg l}^{-1}$
- glukóza, 99 at% ^{13}C (Isotec, Velká Británie) o koncentraci $15,3 \text{ mg l}^{-1}$,
- octan sodný, 99 at% ^{13}C (Sigma, Velká Británie) o koncentraci $104,4 \text{ mg l}^{-1}$.

Vliv různé dostupnosti živin na vznik, trvání a velikost potenciálního priming efektu kořenových exudátů byl studován pomocí přidavku exudátů s různým C:N poměrem. Za tímto účelem byl základní C:N poměr exudátů dále upraven přidáním dusičnanu amonného. Kromě původní směsi exudátů s C:N = 50 byly připraveny exudáty s poměry C:N = 25 a C:N = 7.

4.4 Příprava mikrobiálního inokula

Ve standardizovaných metodikách měření rozkladu rozpuštěné organické hmoty (McDowell a kol., 2006) je k inkubovaným vzorkům běžně přidáváno mikrobiální inokulum, které rozklad zajišťuje. Mikrobiální inokulum bylo připraveno ze směsi půdy odebrané pod rašeliníkem a suchopýřem. K 10 g směsného vzorku rašeliny bylo přidáno 100 ml destilované vody, vzorek byl třepán po dobu 60 minut a poté centrifugován při 1000 g po dobu 5 minut. Supernatant byl použit pro inokulaci vzorků (Block a kol., 1992).

4.5 Rozvržení experimentu

Do 120 ml reagenčních nádob s plynotěsnými gumovými víčky byly připraveny varianty vzorků samotné pórové vody, pórové vody s exudáty s různým poměrem C:N (vždy po 75 ml) a také samotné exudáty (20 ml vzorku). Jednotlivé varianty jsou uvedeny v tabulce (Tab. 1).

Tab. 1. Varianty připravených vzorků

| Kód | Popis vzorku | Přídavek exudátů* | Úprava pH** | Koncentrace C (mg l ⁻¹) |
|--------|------------------------------------|-------------------|-------------|--|
| P | pórová voda | | | 59 |
| PE2-7 | pórová voda + umělé exudáty C:N 7 | 2% | | 60 |
| PE2-25 | pórová voda + umělé exudáty C:N 25 | 2% | | 60 |
| PE2-50 | pórová voda + umělé exudáty C:N 50 | 2% | | 60 |
| PE5-7 | pórová voda + umělé exudáty C:N 7 | 5% | | 62 |
| PE5-25 | pórová voda + umělé exudáty C:N 25 | 5% | | 62 |
| PE5-50 | pórová voda + umělé exudáty C:N 50 | 5% | | 62 |
| E-7 | umělé exudáty – C:N 7 | | x | 10 |
| E-25 | umělé exudáty – C:N 25 | | x | 10 |
| E-50 | umělé exudáty – C:N 50 | | x | 10 |

(*) přídavek vyjádřen v procentech uhlíku obsaženého v původní pórové vodě (koncentrace uhlíku ve 2% přídavku exudátů byla 1,18 mg l⁻¹, v 5% přídavku 2,94 mg l⁻¹)

(**) pH upraveno na pH pórové vody (pH = 4)

Ke všem variantám bylo přidáno 0,5 ml mikrobiálního inokula. Všechny varianty byly připraveny ve čtyřech opakováních. U roztoků čistých exudátů bylo jejich pH upraveno přidáním kyseliny chlorovodíkové na hodnotu srovnatelnou s ostatními vzorky (pH = 4). Dále byla připravena dvě opakování slepého vzorku – 75 ml destilované vody s pH upraveným na hodnotu 4. K těmto slepým vzorkům bylo také přidáno 0,5 ml inokula. Po inokulaci byly všechny vzorky uzavřeny a vloženy do inkubátoru s teplotou 20 °C.

4.6 Odběry vzorků a analýzy

V naplánovaných časových intervalech (Tab. 2) byly ve vzorcích provedeny následující analýzy. Z plynného objemu každého vzorku byl pomocí injekční stříkačky odebrán vzorek a v něm byla stanovena koncentrace CO₂ na plynovém chromatografu HP 6890 (Agilent, USA). Podle naměřené koncentrace byl pak odebrán plynný vzorek určitého objemu do 12ml plynotěsné zkumavky předem propláchnuté dusíkem. Takto byl připraven vzorek s optimální koncentrací CO₂ pro analýzu izotopového složení vyprodukovaného CO₂ (asi 2300 ppm CO₂). Izotopové složení C-CO₂ bylo analyzováno pomocí přístroje Gasbench II (Finnigan, Německo) spojeného s izotopovým poměrovým hmotnostním spektrometrem IRMS Delta X Plus (Finnigan, Německo) a vyjádřeno v atomových % (at%) ¹³C. Po odběru plynných vzorků ke stanovení izotopového složení CO₂ byly nádoby vždy otevřeny, z každého bylo odebráno 13 ml na další analýzy. Po důkladném vyvětrání byly nádoby opět uzavřeny a dále

inkubovány do dalšího odběru. Odebrané vzorky byly přefiltrovány přes membránu Express Plus (Merck Millipore, Německo) s póry o velikosti 0,22 μm a byl v nich stanoven obsah rozpustného reaktivního fosforu (SRP – *soluble reactive phosphorus*) a iontů NO_3^- a NH_4^- na přístroji FIA Lachat QC8500 (Lachat Instruments, USA). Filtry z posledního odběru na konci inkubace byly omyty redestilovanou vodou, aby byly získány vzorky partikulované organické hmoty. Tyto vzorky byly lyofilizovány a později v nich bylo stanoveno izotopové složení uhlíku, tedy uhlíku v partikulované organické hmotě (POC) tvořené převážně mikrobiální biomasou.

Tab. 2. Časový plán měření

| den | Plynový chromatograf | IRMS | FIA |
|-----|----------------------|------|-----|
| 0 | | | X |
| 1 | X | X | |
| 2 | X | | |
| 3 | X | | |
| 4 | X | X | X |
| 11 | X | X | X |
| 18 | X | | |
| 25 | X | X | X |

4.7 Výpočet rychlosti rozkladu vzorků

Množství CO_2 vyprodukovaného při rozkladu rozpuštěného organického C (DOC) ve vzorku při každém odběru bylo vypočítáno následovně:

- 1) Objem CO_2 v plynném objemu nádoby

$$G = \frac{c_{\text{CO}_2} \cdot V_G}{1000} \quad [\mu\text{l CO}_2]$$

c_{CO_2} koncentrace CO_2 změřená na plynovém chromatografu (ppm)

V_G plynný objem zkumavky (ml)

- 2) Objem CO_2 rozpuštěného v roztoku

$$L = 0,942 \cdot p_{\text{CO}_2} \cdot V_L \quad [\mu\text{l CO}_2]$$

p_{CO_2} parciální tlak CO_2 vyprodukovaný na 1 ml roztoku (koncentrace CO_2 v ppm/ 10^3)

V_L objem půdního roztoku ve zkumavce (ml)

0,942 Bunsenův absorpční koeficient pro 20 °C

3) Celkový objem CO₂ vyprodukovaný na 1 ml roztoku

$$T_V = G + L \quad [\mu l \text{ CO}_2 \text{ ml}^{-1}]$$

4) Celková hmotnost uhlíku vyprodukovaného na 1 ml roztoku

$$Y = 0,536 \cdot (T_V - T_{blank}) \quad [\mu g \text{ CO}_2 \text{ ml}^{-1}]$$

T_{blank} objem CO₂ vyprodukovaný na 1 ml roztoku slepého vzorku ($\mu l \text{ CO}_2 \text{ ml}^{-1}$)

koeficient 0,536 je přepočtem z $\mu l \text{ CO}_2$ na $\mu g \text{ C-CO}_2$

5) Rychlost respirace

$$Y = \frac{T}{\text{délka inkubace}} \quad [\mu g \text{ C} - \text{CO}_2 \text{ ml}^{-1} \text{ den}^{-1}]$$

Celková hmotnost uhlíku vyprodukovaného na 1 ml vzorku a rychlost rozkladu vzorků byla vypočtena pro každý odběr. Z hmotností vyprodukovaného uhlíku na 1 ml vzorku po každém odběru byly sestaveny křivky kumulativní respirace.

4.8 Výpočet priming efektu

Uhlík v CO₂ uvolněném ze sledovaných vzorků může pocházet ze dvou zdrojů (s výjimkou směsi samotných exudátů a pórové vody): z rozpuštěných organických látek přítomných v pórové vodě (DOC) a z přidaných exudátů. Celkové množství uvolněného uhlíku (m_3) lze určit jako součet množství uhlíku pocházejícího z DOC (m_1) a z exudátů (m_2) (Obr. 3):

$$m_1 + m_2 = m_3$$

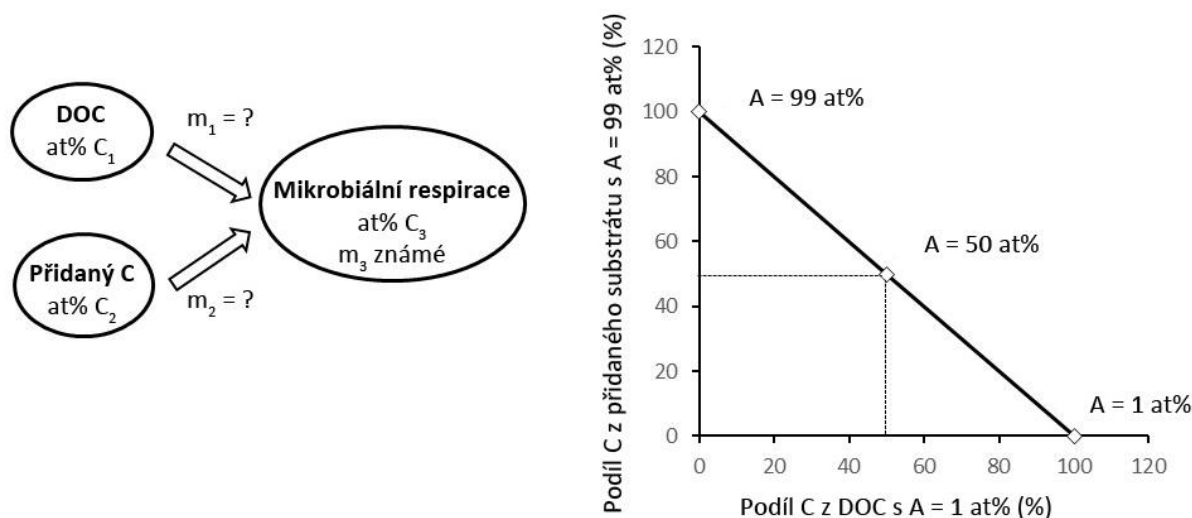
Pro výpočet množství (nebo podílu) respirovaného uhlíku pocházejícího z DOC (m_1) byla použita soustava směšovací rovnic:

$$m_1 \cdot \text{at}\% C_1 + m_2 \cdot \text{at}\% C_2 = m_3 \cdot \text{at}\% C_3$$

$$m_1 = m_3 - m_2$$

Označení *at%* vyjadřuje atomprocento neboli procentuální zastoupení minoritního stabilního izotopu uhlíku ¹³C v celkovém uhlíku obsaženém v pórové vodě (C_1), přidaných exudátech (C_2) a uvolněném CO₂ (C_3).

Celkové množství uvolněného uhlíku m_3 jsme stanovili na plynovém chromatografu. Izotopové složení obou zdrojů uhlíku, DOC (*at%* C_1) a exudátů (*at%* C_2), a celkového CO₂ uvolněného ze vzorků po přidavku exudátů (*at%* C_3) jsme stanovili pomocí hmotnostní spektrometrie.



Obr. 3. Znáornění podílu dvou zdrojů C o různém izotopovém složení (DOC a přidaný substrát) na výsledné mikrobiální respiraci. Izotopové složení výsledné mikrobiální respirace leží mezi atomprocenty obou zdrojů. Vpravo uveden teoretický příklad, kdy podíl obou zdrojů na celkové respiraci je 50 %.

Priming efekt byl vypočítán z rozdílu v respiraci vzorku samotné pórové vody (m_p) a množství uhlíku pocházejícího z DOC ve vzorcích s přidavkem exudátů (m_l). Priming efekt byl vyjádřen jako relativní, tedy v procentech původní respirace kontrolní pórové vody:

$$PE_{relativní} = (m_l - m_p) \cdot 100 / m_p$$

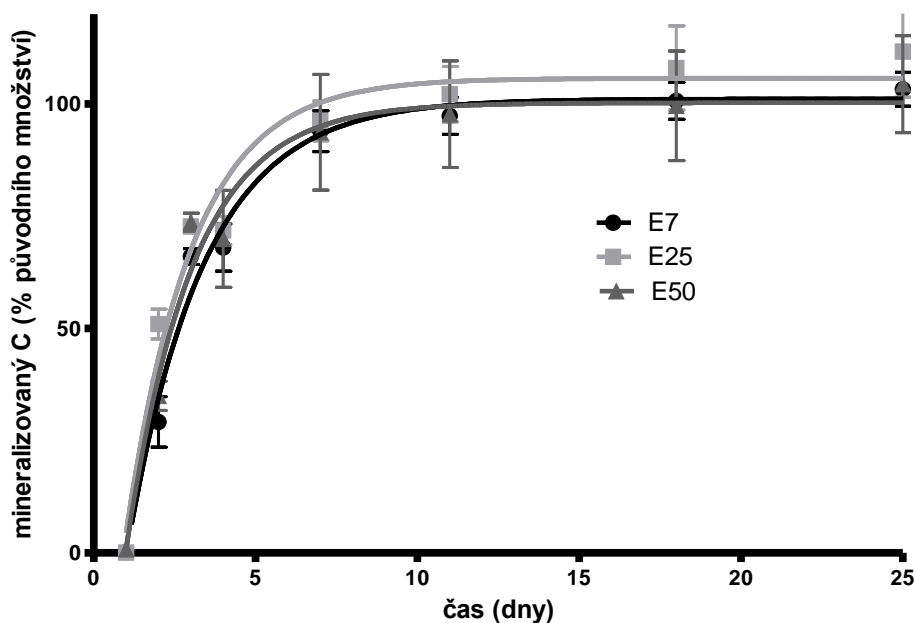
4.9 Statistické vyhodnocení dat

Pro zpracování hrubých dat a výpočty zjišťovaných charakteristik byl použit program MS Office Excel 2016 (Microsoft, USA). Pro potřeby statistického vyhodnocení dat byly všechny stanovené charakteristiky vždy vyjádřeny jako změny vůči kontrole. Statistické analýzy byly provedeny pomocí programu Statistica 13 (Dell, USA). Data pro statistické zhodnocení nabývala často záporných hodnot, proto nebyla logaritmicky transformována. Vliv množství přidavku umělých exudátů a jejich C:N poměru na mineralizaci, velikost priming efektu, koncentraci rozpuštěného reaktivního fosforu a na koncentraci minerálních forem dusíku byl hodnocen pomocí obecných lineárních modelů. Množství přidavku (kvantita substrátu) a C:N poměr (kvalita substrátu) byly zadány jako kategoriální proměnné a byl sledován jejich samostatný i kombinovaný vliv. Pokud byl zjištěn průkazný vliv některé proměnné nebo jejich interakce, data byla dále hodnocena pomocí Tukey HSD testu.

5 Výsledky

5.1 Mineralizace samotných exudátů

Sledovali jsme mineralizaci samotných exudátů, abychom zjistili, jak rychle je mikroorganismy dokážou využít a jestli jejich rozdílný C:N poměr ovlivní rychlost jejich mineralizace. Rychlost mineralizace exudátů jsme vyjádřili jako podíl mineralizovaného C v jednotlivých odběrových časech na celkové koncentraci C na počátku inkubace (10 mg C l⁻¹) a vyhodnotili jsme ji pomocí modelu jednofázového rozkladu proložením matematickou funkcí (Obr. 4). Zjistili jsme, že mineralizace exudátů začala probíhat s určitou prodlevou asi 24 hodin po začátku pokusu (lag fáze) a poté byla velmi rychlá a nezávislá na jejich C:N poměru. Na Obr. 4. lze vidět, že během 11 dní inkubace byl v podstatě zmineralizován veškerý uhlík obsažený v exudátech ve všech variantách C:N poměru. Dekompoziční konstanty K odhadnuté pomocí modelu (pokud byla zohledněna doba lag fáze a model byl fitován až od druhého dne po počátku pokusu) se pohybovaly od $0,42 \pm 0,03 \text{ den}^{-1}$ do $0,49 \pm 0,06 \text{ den}^{-1}$ což znamená, že za den se v průměru rozložilo více než 40 % přítomného C. Hodnota poločasu rozkladu, tedy doba, za kterou adaptované mikroorganismy rozložily polovinu substrátu, byla v rozmezí 1,42–1,61 dne (s maximálním rozmezím 1,13–1,89 dne udaným 95% konfidenčními intervaly).

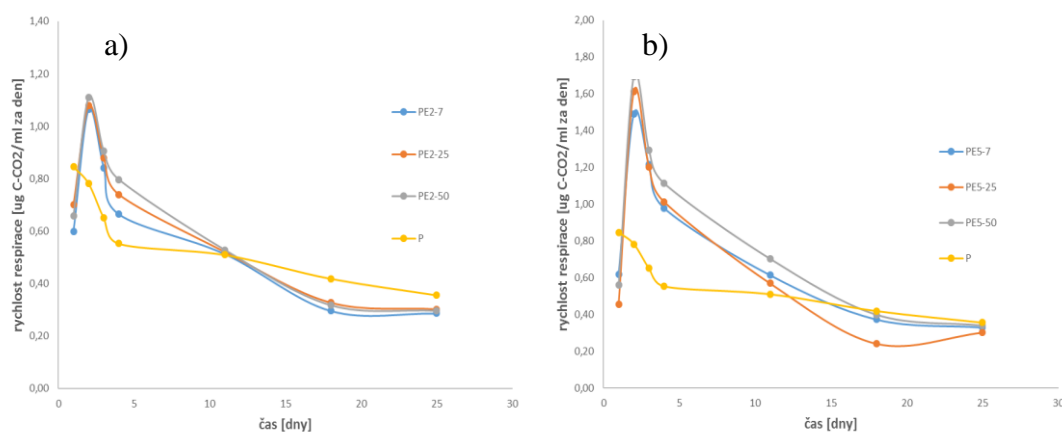


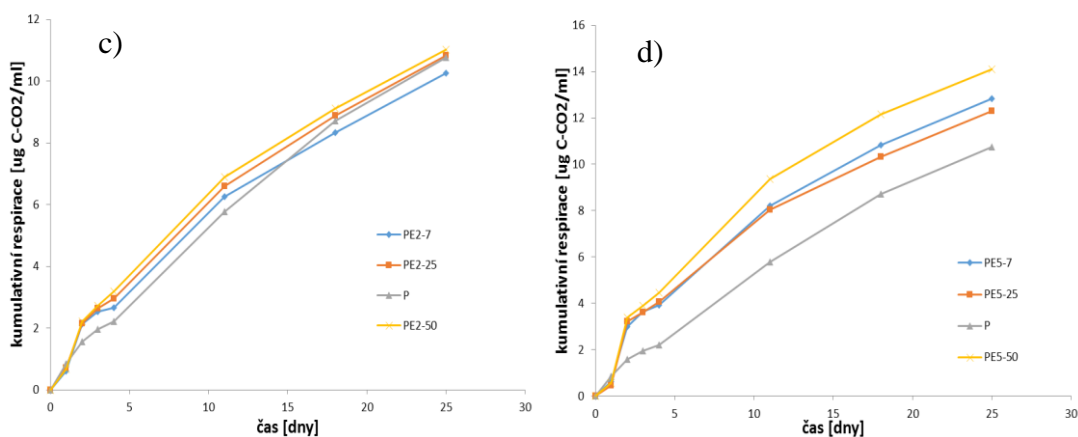
Obr. 4. Relativní mineralizace samotných exudátů, vyjádřená v procentech z původní koncentrace C. Znázorněny jsou průměrné hodnoty ($n = 4$, \pm SD).

5.2 Mineralizace pórové vody a variant s přidavkem exudátů

Během prvního dne byla rychlost mineralizace ve vzorcích s přidávanými exudáty nižší než respirace pórové vody samotné (Obr. 5a, b). Méně respirovaly varianty s vyšším, 5% přidavkem (Tukey HSD, $p < 0,05$), vliv poměru C:N nebyl zjištěn. Během dalších dní došlo ve všech vzorcích s přidavkem substrátů ke stimulaci respirace oproti kontrole, s větším efektem u 5% přidavku exudátů ve srovnání s 2% přidavkem (Tukey HSD, $p < 0,001$). Varianty s 5% přidavkem exudátů pak respirovaly více v porovnání s kontrolou do ca 13. dne a později (18. den) jejich rychlost respirace dokonce klesla pod úroveň kontroly (neprůkazný rozdíl) (Obr. 5b). U variant s 2% přidavkem byla oproti kontrole rychlost respirace vyšší jen v průběhu prvních ca 10 dní a potom klesla (opět bez průkazného rozdílu) pod úroveň kontroly (Obr. 5a). Kromě průkazného vlivu výše přidavku na rychlost mineralizace C byl během inkubace pozorován také vliv C:N poměru přidávaných exudátů, který se projevil vyšší rychlostí respirace u vzorků s C:N 50 hlavně v době, kdy docházelo k nejrychlejší mineralizaci C ve vzorcích, tedy přibližně mezi čtvrtým a jedenáctým dnem (Tukey HSD, $p < 0,05$). Tento trend byl u variant s 5% přidavkem viditelný po celou dobu inkubace, nebyl však pokaždé průkazný.

Rozdíly v rychlostech mineralizace C mezi různými přidávkami a jejich různými C:N poměry se projeví na průběhu kumulativní ztráty C ze vzorků (Obr. 5c, d). Výsledná kumulativní respirace se nelišila mezi vzorky s 2% přidávkou a kontrolou, ale v případě 5% přidávků se z těchto vzorků uvolnilo více C než z kontroly ($p < 0,01$), rozdíl mezi C:N však nebyl statisticky průkazný.





Obr. 5. Rychlost respirace variant s 2% přidavkem (a) a 5% přidavkem (b) a kumulativní respirace variant s 2% přidavkem (c) a 5% přidavkem (d).

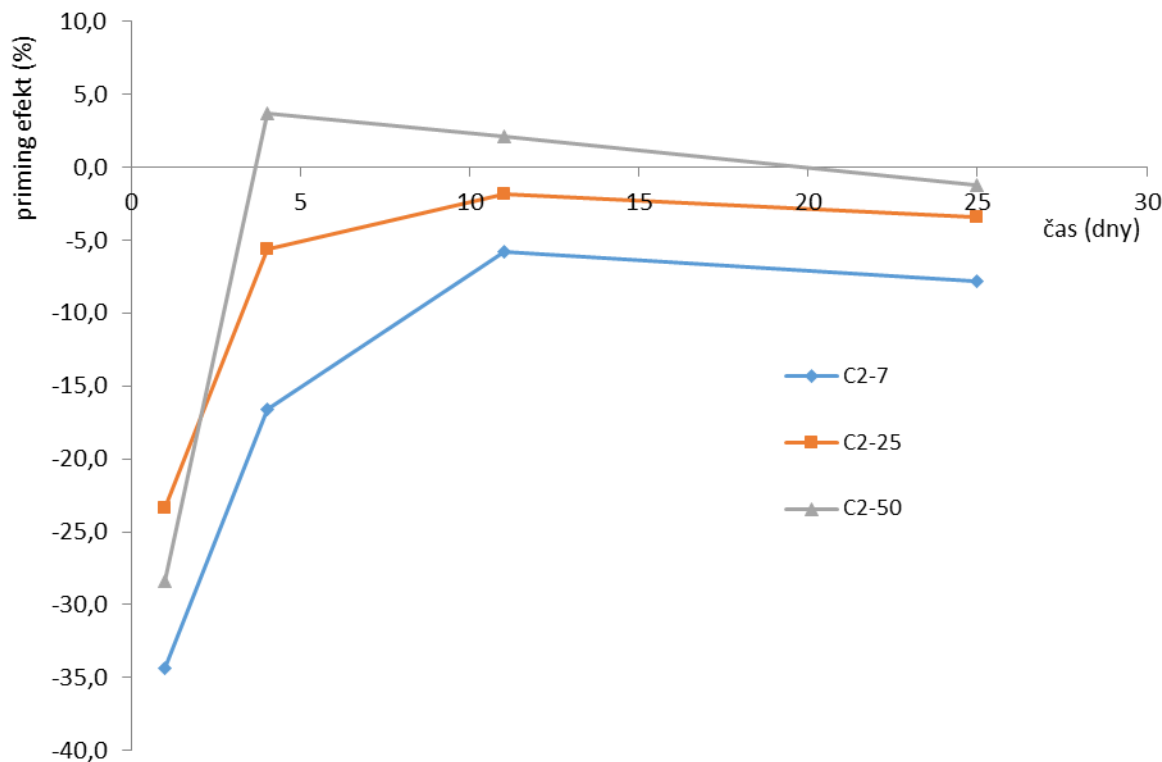
5.3 Změna v rychlosti mineralizace rozpuštěné org. hmoty – priming efekt, jeho dynamika a výsledný efekt

Priming efekt byl měřen 1., 4., 11. a 25. den po přidavku exudátů k pórové vodě. Na počátku přidavek exudátů průkazně inhiboval dekompozici původní rozpuštěné organické hmoty (OH) obsažené v pórové vodě v obou přidavkových variantách ($p < 0,01$) (Obr. 6, 7). Rychlost její mineralizace oproti kontrole poklesla v průměru o $34 \pm 14 \%$ bez statisticky průkazného rozdílu mezi výšemi přidavků a jejich C:N poměry (Tab. 3). Později, čtvrtý den, se projevil efekt výše přidavku exudátů. U vzorků s 5% přidavkem byla stále silně inhibována mineralizace původní OH (průměrný negativní priming efekt stále dosahoval $-37 \pm 16 \%$), zatímco 11. den měření byla již zjištěna stimulace mineralizace OH, tedy pozitivní priming efekt u všech těchto vzorků (Obr. 7). Zatímco u varianty s 5% přidavkem exudátů s C:N 50 došlo k nárůstu mineralizace původní OH oproti kontrole až o 41 %, u ostatních dvou variant s nižšími C:N poměry exudátů se pozitivní priming pohyboval v rozmezí 21–23 %. Mezi 11. a 25. dnem inkubace již rychlost mineralizace původní OH poklesla v souladu s nižšími celkovými rychlostmi mineralizace C ve vzorcích (viz předchozí kapitola), přesto byla v porovnání s kontrolou stále vyšší, a to o 20 % u přidavku exudátů s C:N 50 a zhruba o 5 % u ostatních dvou variant s exudáty s nižšími C:N poměry (Obr. 7).

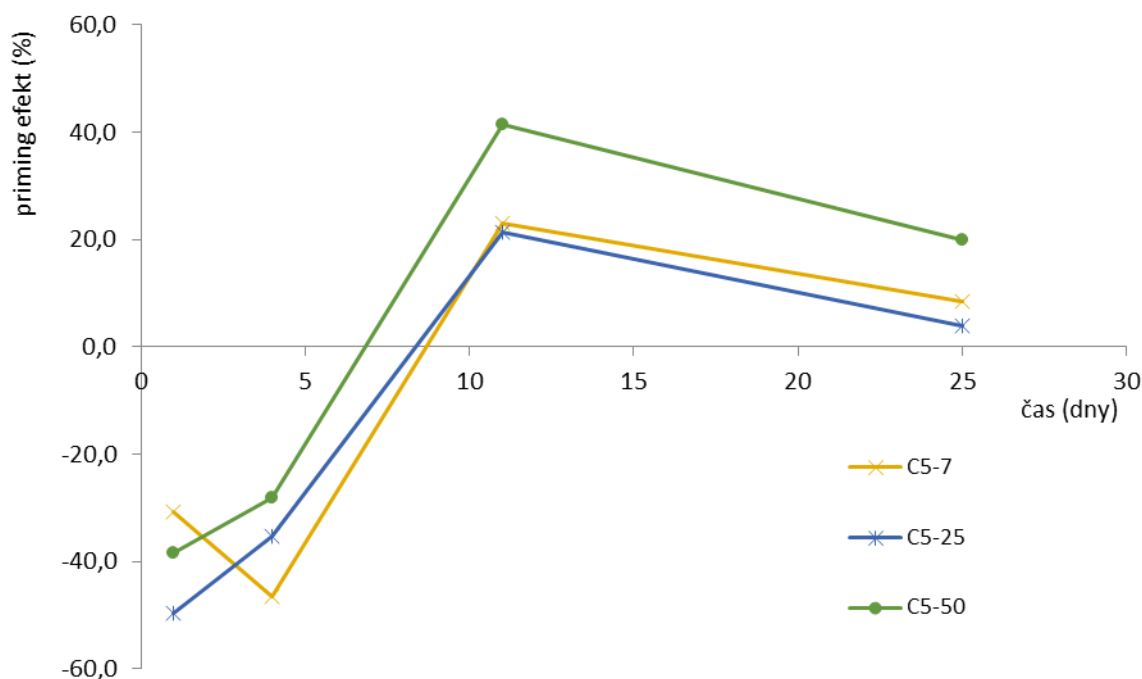
U vzorků s 2% přidavkem exudátů došlo sice po prvním dnu k zeslabení negativního priming efektu ve vzorcích (Obr. 6), ale přesto obě varianty, do kterých byly přidány exudáty s vyšším obsahem N (s C:N 7 a 25), vykazovaly záporný priming efekt po celou dobu inkubace (Obr. 6). Ten byl výraznější pro 2% přidavek exudátů s nízkým C:N

poměrem 7. Ke stimulaci mineralizace původní OH došlo pouze v případě 2% přídatku exudátů s vysokým C:N 50, a to pouze přechodně, mezi 4. a 20. dnem inkubace. Nejvyšší pozitivní priming efekt dosahoval pouze 5 %. Poté rychlost mineralizace původní OH opět poklesla a byla srovnatelná s kontrolou.

Výsledný (kumulativní) priming efekt se pohyboval v rozmezí $-7,9 \pm 6,8$ % až $19,9 \pm 4,0$ % za 25 dnů inkubace a byl závislý na výši přídatku i jeho C:N poměru. Zatímco 2% přídatku exudátů s poměrem C:N 7 a 25 ve výsledku slabě inhibovaly dekompozici původní OH ($-7,9 \pm 6,8$ % a $-3,5 \pm 2,4$ %), výsledný vliv 2% přídatku exudátů s C:N poměrem 50 byl zanedbatelný ($-1,2 \pm 3,5$ %). Celkový vliv 5% přídatku exudátů stimuloval dekompozici původní OH, ale kvůli velké variabilitě mezi vzorky nebyly celkové nárůsty mineralizace C z původní OH rozdílné od kontroly ve variantách s C:N 7 ($8,3 \pm 9,8$ %) a s C:N 25 ($3,9 \pm 5,6$ %). Exudáty s C:N poměrem 50 pak jednoznačně zvýšily mineralizaci původní OH oproti kontrole o $19,9 \pm 4,0$ % během 25 dnů. Ve všech případech rychlosti mineralizace původní OH, zvýšené přísunem čerstvého substrátu, ke konci inkubace klesaly a během několika dní by pravděpodobně již byly srovnatelné s kontrolou (Obr. 7).



Obr. 6. Změna mineralizace původní organické hmoty u variant s 2% přídatkem exudátů oproti původní pórové vodě.



Obr. 7. Změna mineralizace původní organické hmoty u variant s 5% přidavkem exudátů oproti původní pórové vodě.

5.4 Zabudování ^{13}C z přidanych exudátů do partikulovaného organického C

Hodnotu atomprocenta (A) partikulovaného organického uhlíku, který jsme získali filtrací inkubovaných roztoků včetně kontrolní pórové vody na konci inkubace (jako frakci zachycenou na filtru s póry o velikosti $0,2\ \mu\text{m}$), jsme využili k indikaci zabudování ^{13}C z přidanych exudátů do mikrobiální biomasy. Celkové množství C zachycené na filtrech stanoveno nebylo, není proto možné odhadnout velikost mikrobiální biomasy a její případný nárůst po přidavku exudátů, pouze míru zabudování. Přídavek ^{13}C značených exudátů způsobil, že zastoupení ^{13}C v partikulovaném uhlíku signifikantně vzrostlo oproti kontrole ($A = 1,075 \pm 0,00003\ \%$), a to významně více u 5% ($A = 1,248 \pm 0,024\ \%$) než 2% přidavku ($A = 1,145 \pm 0,009\ \%$). Vliv C:N poměru exudátů na jejich zabudování do partikulovaného C nebyl zjištěn (Tab. 3).

5.5 Změny v koncentracích amonného a nitrátového N a rozpuštěného reaktivního P spojené s přidavkem exudátů a mineralizací OH

Přídavek umělých exudátů o poměru C:N 7 a 25, u kterých byl C:N poměr upraven pomocí dusičnanu amonného (viz kapitola Metodika), způsobil nárůst koncentrací amonné a dusičnanové formy N oproti pórové vodě. Ihned od počátku proto koncentrace minerálního N vzrostly o téměř $60 \mu\text{g N l}^{-1}$ ve variantě PE2-7, o ca $12,5 \mu\text{g N l}^{-1}$ ve variantě PE2-25, o téměř $300 \mu\text{g N l}^{-1}$ ve variantě PE5-7 a o $50 \mu\text{g N l}^{-1}$ ve variantě PE5-25. Naopak ve variantách, kam jsme přidali exudáty s C:N poměrem 50, v nichž by N přítomen pouze ve formě aminokyseliny, byl hned na počátku zjištěn pokles koncentrace rozpuštěných minerálních forem N oproti kontrole přibližně o $40 \mu\text{g l}^{-1}$. Fosfor nebyl součástí přidávaných exudátů a jeho koncentrace byla na počátku ve všech variantách srovnatelná s pórovou vodou.

K dalším změnám v koncentracích minerálních živin docházelo v průběhu 25denní inkubace. Koncentrace živin se v průběhu inkubace významně měnily i v samotné pórové vodě a přídavek exudátů tuto dynamiku nadále významně ovlivnil (Tab. 3). Aby bylo možno změny v množství živin přítomných v roztoku dát do souvislosti s mineralizací exudátů a OH a s průběhem priming efektu, budeme dále popisovat změny v jejich dostupnosti ve stejných časových intervalech, jako byl sledován priming efekt a budeme je vždy srovnávat se změnami v samotné pórové vodě.

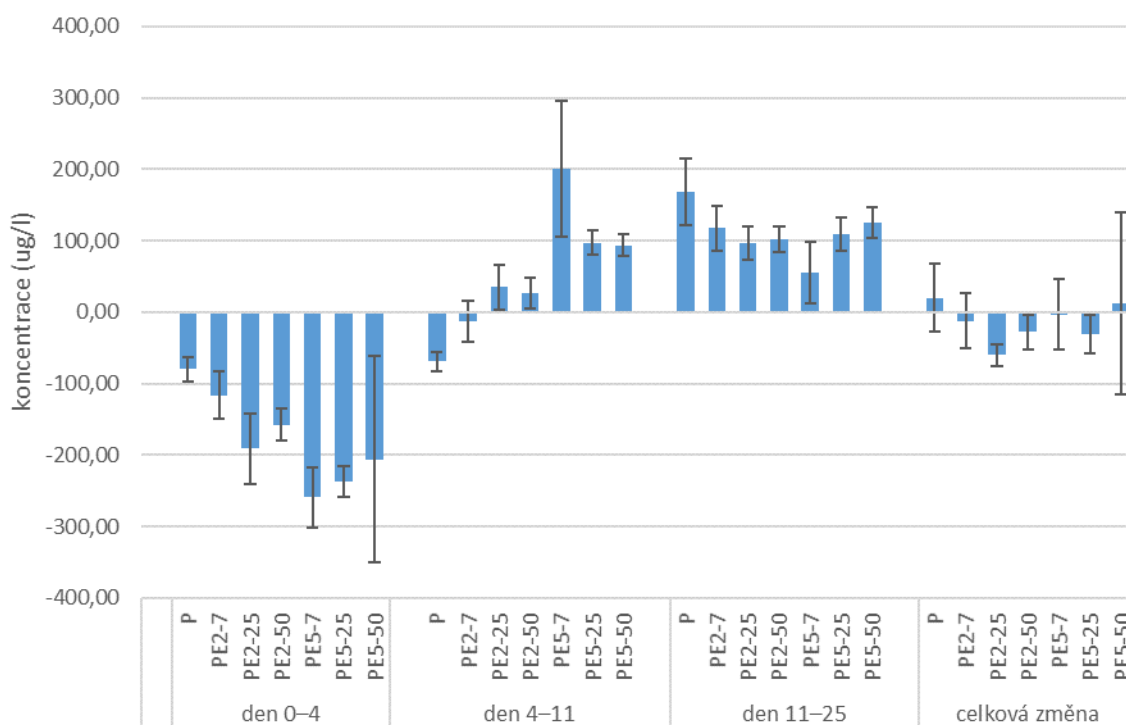
Během prvních čtyř dnů inkubace došlo v samotné pórové vodě i všech ostatních vzorcích s přidavky exudátů k významnému poklesu koncentrací amonného N a SRP v roztoku (Obr. 8, 10). Přídavek exudátů vždy způsobil výrazně větší pokles dostupnosti těchto živin (imobilizaci živin) oproti samotné pórové vodě s tím, že tato imobilizace byla výraznější při 5% než 2% přidavku exudátů (Tab. 3). Vliv C:N poměru přidávaných exudátů nebyl prokázán v žádné z variant.

V následujícím období mezi 4. a 11. dnem inkubace docházelo stále ještě k imobilizaci amonného N a SRP v samotné pórové vodě. Ve vzorcích s 2% přidavkem exudátů množství dostupného P také ještě klesalo – pomaleji než v předchozím období a srovnatelně rychle s kontrolou (s výjimkou PE2-25, kde pokles nebyl průkazný), zatímco dostupnost amonného N se již neměnila (mírné nárůsty patrné v Obr. 8 nejsou průkazně rozdílné od nuly). Naopak ve vzorcích s 5% přidavky exudátů již docházelo k významnému nárůstu koncentrací SRP (s výjimkou neprůkazného nárůstu ve variantě PE5-25) i amonného N v roztocích (Obr. 8, 10). Změny v koncentracích dusičnanů byly v tomto období variabilní

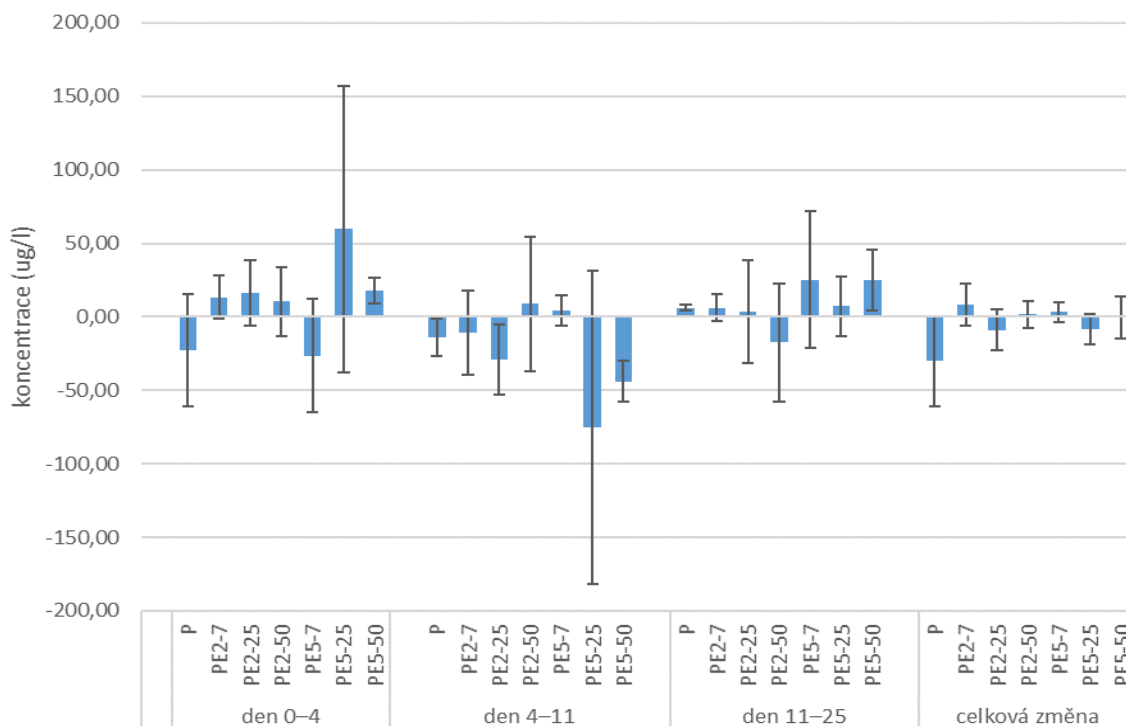
a často neprůkazné s výjimkou variant PE2-25 a PE5-50, kde došlo k významným poklesům v jejich dostupnosti (Obr. 9).

V posledním období inkubace, mezi 11. a 25. dnem docházelo podobně jako na počátku k výrazné imobilizaci SRP jak v samotné pórové vodě, tak i ve všech ostatních variantách, i když zde byl pokles koncentrací SRP oproti změnám v pórové vodě většinou mírnější – především u vzorků s 5% přídatky exudátů (Obr. 10). Naopak, koncentrace amonného N v roztoku výrazně narostla ve všech sledovaných vzorcích včetně samotné pórové vody, bez průkazných rozdílů mezi jednotlivými variantami (Obr. 8). Změny v dostupnosti dusičnanů byly opět velmi variabilní a ve výsledku neprůkazné s výjimkou varianty PE5-50, kde jejich dostupnost průkazně narostla (Obr. 9).

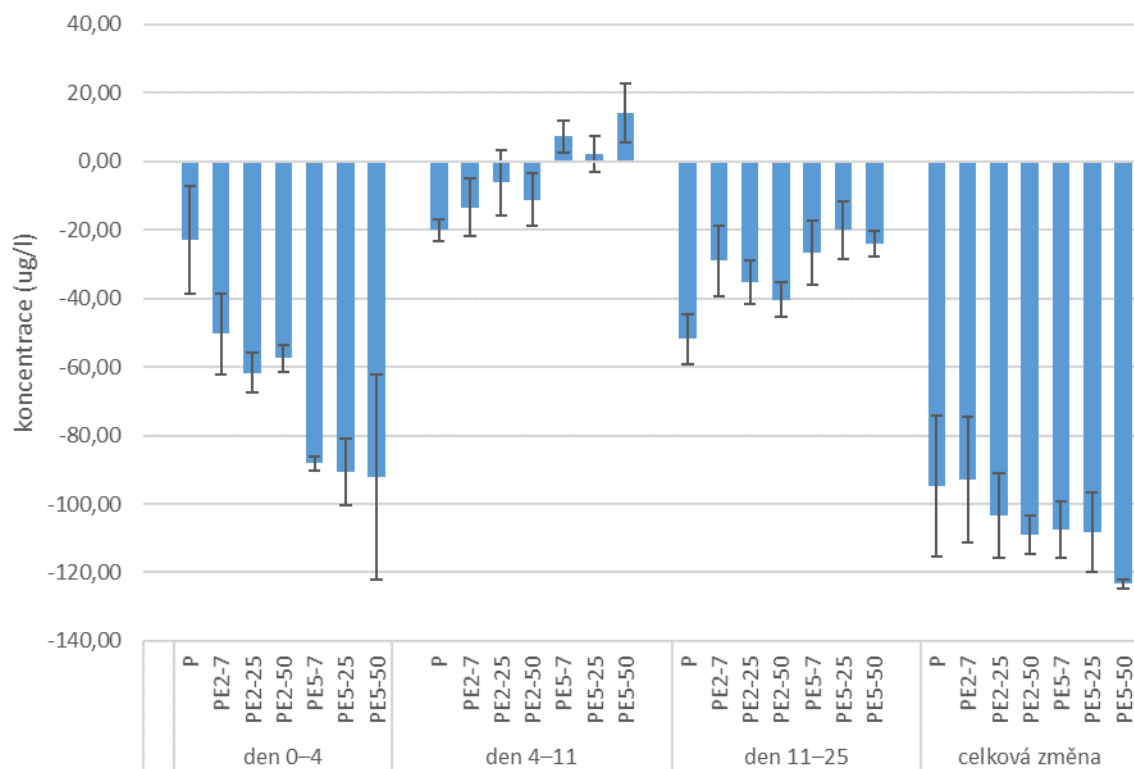
Pokud zhodnotíme výsledné změny v dostupnosti živin za 25 dní inkubace oproti počátečnímu stavu, pak ve všech vzorcích včetně pórové vody samotné došlo k výraznému úbytku SRP z roztoku (Obr. 10). Imobilizace SRP byla srovnatelná mezi kontrolou a variantami s 2% přídatkem exudátů a průkazně vyšší po 5% přídatku exudátů oproti kontrole. Dostupnost amonného ani dusičnanového N stanovovaná se oproti počátečním koncentracím v podstatě nezměnila i přes velmi výrazné změny v průběhu inkubace. Pouze u obou variant s přídatky exudátů s C:N 25 (tedy PE2-25 a PE5-25) došlo k mírnému, ale průkaznému poklesu dostupnosti minerálních forem N, tedy k jejich čisté imobilizaci (Obr. 8, 9).



Obr. 8. Změny v koncentraci NH_4^+ , mezi jednotlivými dny měření a celková změna mezi začátkem a koncem inkubace. Znáznorněny jsou průměrné hodnoty ($n = 4, \pm \text{SD}$).



Obr. 9. Změny v koncentraci NO_3^- , mezi jednotlivými dny měření a celková změna mezi začátkem a koncem inkubace. Znáznorněny jsou průměrné hodnoty ($n = 4, \pm \text{SD}$).



Obr. 10. Změny v koncentraci SRP, mezi jednotlivými dny měření a celková změna mezi začátkem a koncem inkubace. Znáznorněny jsou průměrné hodnoty ($n = 4, \pm SD$).

Tab. 3. Výsledky statistického zhodnocení. Hodnocen byl vliv výše přídatku, jeho C:N poměru a interakce těchto faktorů na měřené parametry vyjádřené jako změny oproti kontrole v daných odběrových časech (GLM model). Koncentrace NH_4^+ , NO_3^- a SRP představují vždy rozdíl jejich hodnot mezi udanými dny.

| Parametr | Čas | Přídavek | C:N | přídavek * C:N |
|-----------------------------|-----------|-----------------------|--------------------|----------------|
| koncentrace NH_4^+ | den 0–4 | F = 6,23; p < 0,05 | ns | ns |
| | den 4–11 | F = 29,79; p < 0,001 | ns | ns |
| | den 11–25 | ns | ns | ns |
| koncentrace NO_3^- | den 0–4 | ns | ns | ns |
| | den 4–11 | ns | ns | ns |
| | den 11–25 | ns | ns | ns |
| koncentrace SRP | den 0–4 | F = 26,11; p < 0,001 | ns | ns |
| | den 4–11 | F = 26,14; p < 0,001 | ns | ns |
| | den 11–25 | F = 10,04; p < 0,01 | ns | ns |
| rychlost respirace | den 1 | F = 5,54; p < 0,05 | ns | ns |
| | den2 | F = 87,30; p < 0,001 | ns | ns |
| | den 3 | F = 67,51; p < 0,001 | ns | ns |
| | den 4 | F = 66,00; p < 0,001 | F = 4,28; p < 0,05 | ns |
| | den 11 | F = 26,41; p < 0,001 | F = 4,27; p < 0,05 | ns |
| | den 18 | F = 5,58; p < 0,05 | ns | ns |
| | den 25 | ns | ns | ns |
| | den 25 | ns | ns | ns |
| kumul. respirace | den 1 | F = 5,54; p < 0,05 | ns | ns |
| | den2 | F = 87,30; p < 0,001 | ns | ns |
| | den 3 | F = 67,51; p < 0,001 | ns | ns |
| | den 4 | F = 66,00; p < 0,001 | F = 4,28; p < 0,05 | ns |
| | den 11 | F = 82,63; p < 0,001 | F = 7,15; p < 0,01 | ns |
| | den 18 | F = 55,99; p < 0,001 | F = 5,20; p < 0,05 | ns |
| | den 25 | F = 41,50; p < 0,001 | ns | ns |
| | den 25 | ns | ns | ns |
| priming efekt | den 1 | ns | ns | ns |
| | den 4 | F = 29,63; p < 0,001 | F = 3,99; p < 0,05 | ns |
| | den 11 | F = 79,96; p < 0,001 | F = 6,16; p < 0,01 | ns |
| | den 25 | F = 27,10; p < 0,001 | F = 4,49; p < 0,05 | ns |
| POC | den 25 | F = 193,20; p < 0,001 | ns | ns |

6 Diskuze

6.1 Směs umělých exudátů a jejich rozložitelnost

V umělých exudátech, které jsme použili, převažovala organická kyselina (tvořící 75 % přítomného C) oproti cukru a aminokyselině. Při jejich přípravě jsme vycházeli ze složení umělých exudátů, které ve svém experimentu použili Drake a kol. (2013). Tito autoři při vytváření jejich směsi vycházeli z rešerše publikovaných informací o složení exudátů. Složení exudátů s převahou organických kyselin zároveň odpovídá situaci, kdy jsou rostliny limitovány živinami (Grayston a kol., 1996; Dakora a Phillips, 2002; Wu a kol., 2012), což je i případ živinami chudých rašelinišť. V souladu s tím zjistili Edwards a kol. (2017, odesláno k recenzi), kteří zkoumali složení exudátů rašeliništních druhů rostlin (*Vaccinium*, *Eriophorum*), že uhlík z organických kyselin převažoval v exudátech uvolňovaných kořeny těchto rostlin v průběhu celé vegetační sezóny (odběry v květnu, červenci a září).

Směs námi použitých exudátů byla snadno dostupná a rychle mineralizovatelná, jak ukázala vysoká dekompoziční konstanta i krátký poločas rozkladu (doba, za kterou je zmineralizována polovina přítomného C), v průměru kratší než dva dny. Před započítáním rychlého rozkladu jsme pozorovali lag fázi, která trvala zhruba 1 den, po kterou se přítomné mikroorganismy adaptovaly na přítomnost a využití těchto snadno dostupných látek v roztoku.

Během našeho pokusu jsme exudáty přidávali k pórové vodě v množství odpovídajícím 2 % a 5 % DOC, což vycházelo z odhadů Edwardse a kol. (2017, odesláno k recenzi) o příspěvku kořenových exudátů cévnatých rostlin v přirozených podmínkách v rašelinné smrčtině. Nízký příspěvek exudátů k rozpuštěné organické hmotě v rašeliništích odpovídá také měřením dalších autorů, kteří zároveň ukazují i jejich snadnou dostupnost a rychlé využití mikroorganismy (Minoda a kol., 1996; Watanabe a kol., 1999; Crow a Wieder, 2005).

6.2 Výsledný vliv přidavku umělých exudátů na rozklad pórové vody

V samotné pórové vodě se během 25denní inkubace rozložilo necelých 20 % uhlíku. To dobře zapadá do rozmezí biodegradability DOC v půdních roztocích z různých typů půd, která se obvykle pohybuje v rozsahu 10–44 % v závislosti na její kvalitě (Jandl a Sletten, 1999; Kalbitz a kol., 2000; Qualls, 2005; Sachse a kol., 2001).

Přídavek umělých exudátů významně ovlivnil dekompozici a mineralizaci rozpuštěné organické hmoty přítomné v pórové vodě. Výsledný efekt ale nebyl jednotný, závisel na výši přídávku exudátů i na jejich C:N poměru. Větší změny obecně vyvolal vyšší, 5% přídavek exudátů k pórové vodě. To je v souladu se zjištěními dalších autorů, že velikost priming efektu roste s množstvím přidaného organického substrátu (Dumontet a kol., 1985; Kawaguchi a kol., 1986; Mary a kol., 1993; Asmar a kol., 1994).

Při nižším, 2% přídávku jsme ve výsledku pozorovali slabou inhibici dekompozice DOC v pórové vodě (v řádu několika procent oproti kontrole), způsobenou preferenčním využitím snadno dostupného uhlíku. Tato inhibice byla průkazná u variant s exudáty o C:N 7 a 25 a neprůkazná a zanedbatelná pro variantu s exudáty o C:N 50. Naše výsledky ukazují, že takto nízký vstup exudátů, dosahující pouze 2 % koncentrace DOC, ve výsledku nebyl dostatečný pro stimulaci mikrobiální produkce extracelulárních enzymů, která by následně zvýšila dekompozici a mineralizaci DOC z pórové vody. Při této výši přídávku exudátů se také významně neprojevil vliv jejich C:N poměru, i když je patrné, že exudáty s vyšším obsahem N vyvolaly silnější negativní priming efekt.

Vyšší přídavek exudátů, dosahující 5 % koncentrace DOC, obecně stimuloval dekompozici DOC v pórové vodě. U přídávku exudátů s nižšími C:N (PE5-7 a PE5-25) byly výsledné rozdíly oproti kontrole neprůkazné kvůli poměrně vysoké variabilitě v chování vzorků, zatímco přídavek exudátů o C:N 50 jednoznačně podpořil mineralizaci DOC z pórové vody. Došlo k jejímu navýšení o 20 % oproti kontrole. Vstup exudátů dosahující 5 % DOC už tedy dostatečně podpořil mikrobiální aktivitu spojenou se zvýšenou dekompozicí C v pórové vodě. Při této výši přídávku se také zřetelně projevil vliv C:N poměru přidaných látek. Exudáty s vyšším obsahem N dokázaly lépe pokrýt potřebu N pro růst přítomných mikroorganismů, zatímco exudáty s C:N 50 způsobily významně vyšší pozitivní priming. Je tedy jasné, že množství přítomného či vstupujícího N ve variantě PE5-50 bylo dostačené pro zvýšení produkce extracelulárních enzymů, ale nepokrylo požadavky N pro růst. Ten mikroorganismy následně získávaly prostřednictvím zvýšené dekompozice rozpuštěné organické hmoty v pórové vodě. Námi zjištěné rozdíly v reakci mikroorganismů na vstup exudátů s různými C:N poměry jsou v souladu s výsledky Drake a kol. (2013), kteří ukazují, že C:N poměr vstupujících látek může významně ovlivnit rozklad přítomné organické hmoty. Tyto rozdíly v reakci mikroorganismů (ve velikosti priming efektu) po vstupu látek s různým C:N poměrem spíše podporují teorii cílené dekompozice komplexní organické hmoty za účelem „mikrobiálního získávání dusíku“ (Craine a kol., 2007) při jeho nedostatečné dostupnosti než teorii „kometabolismu“ (Kuzyakov a kol., 2000), podle níž je

případná zvýšená dekompozice organické hmoty pouze vedlejším efektem zvýšené mikrobiální aktivity a necílené produkce enzymů.

Naše výsledky zároveň poukazují na celkem nevýrazný vliv přídatku exudátů ve výši 2–5 % přítomné rozpuštěné organické hmoty na dekompozici OH, s výjimkou vstupu dusíkem chudých exudátů o C:N 50 ve výši 5 % DOC. Tyto výsledky odpovídají odhadům Basiliko a kol. (2012), že kořenové exudáty cévnatých rostlin mohou způsobit pozitivní PE v rašeliništi, ale výsledný efekt v celkové C bilanci je zanedbatelný. Můžeme spekulovat, že při rozšíření pokryvnosti cévnatých rostlin na rašeliništích vlivem postupující klimatické změny by mohlo dojít ke zvýšenému vstupu exudátů do půdy (Yin a kol., 2013) a tedy k významnějšímu vlivu na rozklad organické hmoty. Zároveň však bude výsledný efekt významně záviset na jejich C:N poměru, kdy exudáty chudé na dusík patrně způsobí významnější změny v dekompozici OH. Podle Edwards a kol. (2017, odesláno k recenzi) ale rašeliništní rostliny produkovaly během jara a léta exudáty s poměrně vysokým obsahem N (s C:N nižším než 25), zatímco exudáty s vyšším C:N byly uvolňovány až na podzim. Výsledný efekt zvýšeného vstupu kořenových exudátů by tedy nemusel nutně vést ke zvýšené dekompozici organické hmoty, jak je v některých pracích navrhováno (Bragazza a kol., 2015; Jassej a kol., 2013; Walker a kol., 2016).

6.3 Dynamika PE v průběhu inkubace

Výše jsme diskutovali pouze výsledný efekt přídatku exudátů na mineralizaci DOC v pórové vodě pozorovaný po 25 denní inkubaci. Průběh PE, tedy změny v mineralizaci DOC v pórové vodě oproti kontrole po přidání exudátů, byl ale velmi dynamický a významně souvisel s aktivací mikrobiálního metabolismu a mikrobiálním růstem. Bez ohledu na výši přídatku i jeho C:N poměr způsobil přídatek exudátů na počátku výrazné zpomalení dekompozice DOC v pórové vodě oproti kontrole. Zároveň poklesla i celková respirace z těchto vzorků (která je součtem C-CO₂ uvolněného z DOC i exudátů) a lze tedy vyloučit, že ke zpomalení rozkladu rozpuštěné organické hmoty došlo proto, že by mikroorganismy využívaly pro svůj energetický metabolismus hlavně přidaný substrát. Podobně jako u variant se samotnými exudáty, nastala ve všech přídatkových variantách lag fáze před zahájením růstu, kdy se mikrobiální společenstvo nerozmnožuje, ale fyziologicky adaptuje na nové podmínky prostředí (Monod, 1949).

Výrazný nárůst rychlosti respirace po 24 hodinách inkubace oproti kontrole naznačuje, že přidáním exudátů došlo k aktivaci mikroorganismů, která se nejprve projevuje

krátkodobým zvýšením respirace a posléze rychlým obratem aktivní části biomasy či nárůstem biomasy v závislosti na množství přidaného substrátu (Blagodatskaya a Kuzyakov, 2008). Fakt, že jsme ve všech variantách v této době pozorovali úbytek minerálních živin z roztoku, indikuje jejich imobilizaci do nově vznikající mikrobiální biomasy. Biologická imobilizace minerálních forem dusíku je známa jako velmi rychlý proces (Tahovská a kol., 2013). Imobilizace živin byla vyšší ve variantách s vyšším přídatkem exudátů, kde tedy došlo k většímu nárůstu biomasy. Výraznější byl vždy pokles koncentrace amonné formy dusíku oproti dusičnanové, protože mikroorganismy snadněji přijímají tuto formu N (Kuzyakov a Xu, 2013) a také v souladu s faktem, že amonné formy dusíku mohou mít vyšší vliv na velikost priming efektu (Kowalenko a Cameron, 1978; Steele a kol., 1980; Stout, 1995). Zvýšená respirace v přídatkových vzorcích byla v této době především výsledkem rozkládání přidaného substrátu (viz negativní priming efekt téměř ve všech variantách č. den po přídatku). Pouze u varianty s 2% přídatkem exudátů o C:N 50 došlo již v této době k mírné stimulaci rozkladu DOC v pórové vodě, patrně kvůli získání dostatku N potřebného pro narůstající mikrobiální biomasu.

V období mezi 4. a 11. dnem inkubace došlo velmi pravděpodobně k vyčerpání exudátů z pórové vody, jak ukazují vzorky se samotnými exudáty. Zatímco ve variantách, kam bylo přidáno méně exudátů se stále ještě imobilizoval minerální fosfor, dusík zůstal v biomase a v závislosti na C:N přidaných exudátů se projevoval buď slabý negativní (pro C:N 7 a 25) nebo slabý pozitivní priming (u C:N 50), u variant s vyšším přídatkem se do roztoku začal uvolňovat amonný N ve významných množstvích. Ten mohl částečně pocházet z obratu nově narostlé biomasy, ale také mohl být uvolněn během dekompozice a mineralizace DOC z pórové vodě, protože všechny varianty PE5 vykazovaly v této době významný pozitivní priming.

V posledním období inkubace, mezi 11. a 25. dnem patrně dochází k odumírání mikrobiální biomasy vlivem vyčerpání snadno dostupného substrátu, případně k dalšímu rozvoji nového společenstva na mrtvé biomase (Lynch a Whipps, 1990). V této době je již nízká rychlost respirace ve vzorcích a zároveň klesá i priming efekt ve vzorcích s 5% přídatky. Přesto v této fázi znovu dochází k významné imobilizaci fosforu, ale v roztoku naopak přibývá amonný N, který ve variantách s 5% přídatkem ještě může pocházet z obou zdrojů, tedy z biomasy i mineralizace rozpuštěné organické hmoty. Ve variantách s nižším přídatkem ale žádný priming efekt již není patrný, proto tento N patrně pochází z odumírající biomasy.

Naše výsledky ukazují, že priming efekt vyvolaný vstupem exudátů do pórové vody je velmi dynamický jev a jeho stanovení v jednom časovém okamžiku nedokáže dobře vystihnout změny, které jsme pozorovali, ani výsledný efekt. Zároveň se změnami v dekompozici a mineralizaci rozpuštěné organické hmoty se významně mění i koncentrace minerálních forem živin v pórové vodě. V našem případě i po velmi významných změnách v dostupnosti minerálního dusíku byly jeho celkové změny oproti počátku minimální. Naopak, vstup exudátů a rozvoj mikrobiálního společenstva vedl k významné čisté imobilizaci fosforu. Dynamika dostupnosti fosforu v souvislosti s priming efektem je studována velmi zřídka a takový jev zatím nebyl sledován a popsán.

Výsledky by bylo zajímavé ověřit dalším inkubačním experimentem a studii doplnit daty popisujícími vývoj mikrobiální biomasy a daty sledujícími podrobnější bilanci prvků.

7 Závěr

Výsledky experimentální studie ukazují, že cévnaté rostliny mohou prostřednictvím kořenových exudátů ovlivnit rozklad organické hmoty v rašeliništi. Zjistili jsme, že priming efekt vyvolaný vstupem exudátů do pórové vody je velmi dynamický jev, úzce související s aktivitou mikroorganismů a výrazně ovlivňující dostupnost živin v systému (viz hypotéza 3). Velikost a doba trvání priming efektu je závislá na množství uvolněných exudátů, kdy s vyšším vstupem snadno dostupných exudátů narůstá vliv na dekompozici rozpuštěné organické hmoty (viz hypotéza 1), a také na jejich C:N poměru, kdy s rostoucím C:N poměrem exudátů vliv na dekompozici rozpuštěné organické hmoty opět roste (viz hypotéza 2).

Přídavek umělých exudátů ve výši 2 % uhlíku obsaženého v rašeliništní pórové vodě se ukázal jako příliš nízký na to, aby významně ovlivnil rozklad organické hmoty. Pokud byl v substrátu relativně vysoký obsah dusíku (C:N menší nebo rovno 25), pak jeho přídavek rozklad organické hmoty dokonce mírně inhiboval. Jiná situace nastala, pokud byl vstup substrátu vyšší, dosahující 5 % přítomného organického uhlíku. Ten již dokázal stimulovat nejen obrát a růst mikroorganismů, ale také aktivitu extracelulárních enzymů, která se projevila zvýšenou mírou mineralizace hůře rozložitelné rozpuštěné organické hmoty v pórové vodě. Větší pozitivní priming efekt byl vyvolán přídavkem s vysokým poměrem C:N 50, tedy s výrazným přebytkem snadno dostupného uhlíku v poměru k obsahu dusíku potřebného pro růst. Vyvolání pozitivního priming efektu ukazuje, že limitující dusík byl získáván spíše cílenou dekompozicí rozpuštěné organické hmoty, jehož míra se zvyšovala se s rostoucím relativním nedostatkem N v substrátu (s výrazným efektem až při C:N 50). Při srovnání se známými C:N poměry exudace rašeliništních rostlin jsou však exudáty s takto nízkým obsahem dusíku uvolňovány až na konci sezóny, zatímco během jara a léta jsou dusíkem významně bohatší.

Naše data v souhrnu ukazují, že kořenové exudáty uvolňované cévnatými rostlinami na rašeliništi mohou ovlivnit rozklad přítomné hůře rozložitelné organické hmoty, stimulovat ho i inhibovat, a přispívat tak k variabilitě a dynamice prostředí. Výsledný efekt však nemusí být podstatný v celkové uhlíkové bilanci rašeliniště. Významnější pro rostliny i půdní mikroorganismy by mohly být změny v dostupnosti živin spojené s aktivací mikroorganismů, a to jak rychlé změny v dostupnosti dusíku v roztoku, tak spojení vstupu exudátů s významnou imobilizací fosforu v partikulované organické hmotě.

8 Seznam použité literatury

- Aerts R., Bakker C., De Caluwe H. 1992a.** Root turnover as determinant of the cycling of C, N, and P in a dry heathland ecosystem. *Biogeochemistry* 15: 175–190.
- Asmar F., Eiland F., Nielsen N.E. 1994.** Effect of extracellular-enzyme activities on solubilization rate of soil organic nitrogen. *Biology and Fertility of Soils* 17: 32–38.
- Bacic A., Moody S.F., McComb J.A., Hinch J.M., Clarke A.E. 1987.** Extracellular polysaccharides from shaken liquid cultures of *Zea mays*. *Functional Plant Biology* 14: 633–641.
- Bahn M., Janssens I.A., Reichstein M., Smith P., Trumbore S.E. 2010.** Soil respiration across scales: towards an integration of patterns and processes. *New Phytologist* 186: 292–296.
- Basiliko N., Stewart H., Roulet N.T., Moore T.R. 2012.** Do root exudates enhance peat decomposition? *Geomicrobiology Journal* 29: 374–378.
- Bengough A.G., Kirby J. 1999.** Tribology of the root cap in maize (*Zea mays*) and peas (*Pisum sativum*). *New Phytologist* 142: 421–425.
- Bengough A.G., McKenzie B.M. 1997.** Sloughing of root cap cells decreases the frictional resistance to maize (*Zea mays* L.) root growth. *Journal of Experimental Botany* 48: 885–893.
- Berendse F., Jonasson S. 1992.** Nutrient use and nutrient cycling in northern ecosystems. In: Arctic ecosystems in a changing climate. An ecophysiological perspective (Chapin F.S. III., Jefferies R.L., Reynolds J.F., Shaver G.R., Svoboda J. eds.), Academic Press, San Diego, 337–356.
- Bingemann C.W., Varner J.E., Martin W.P. 1953.** The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. *Proceedings Soil Science Society of America* 17: 34–38.
- Blagodatskaya E., Kuzyakov Y. 2008.** Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. *Biology and Fertility of Soils* 45: 115–131.
- Block J.C., Mathieu L., Servais P., Fontvieille D., Werner P. 1992.** Indigenous bacterial inocula for measuring the biodegradable dissolved organic carbon (BDOC) in waters. *Water Research* 26: 481–486.
- Bold H.C. 1967.** *Morphology of Plants*. (second ed.), Harper and Row, New York, 225–229.
- Bowen G.D. 1969.** Nutrient status effects on loss of amides and amino acids from pine roots, *Plant and Soil* 30: 139–142.

- Bowen G.D., Rovira A.D. 1991.** The rhizosphere, the hidden half of the hidden half. In: Plant Roots – The Hidden Half (Waisel Y., Kafkafi U. eds.), CRC Press, USA, 641–649.
- Bragazza L., Parisod J., Buttler A., Bardgett R.D. 2013.** Biogeochemical plant-soil microbe feedback in response to climate warming in peatlands. *Nature Climate Change* 3: 273–277.
- Bragazza L., Bardgett R.D., Mitchell E.A.D., Buttler A. 2015.** Linking soil microbial communities to vascular plant abundance along a climate gradient. *New Phytologist* 205:1175–1182.
- van Breemen N. 1995.** How Sphagnum bogs down other plants. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 270–275.
- Breeuwer-Spierings A., Robroek B., Limpens J., Heijmans M.M.P.D., Schouten M.G.C., Berendse F. 2009.** Decreased summer water table affects peatland vegetation. *Basic and Applied Ecology* 10: 330–339.
- Bridgham S.D., Pastor J., Janssens J.A., Chapin C., Malterer T.J. 1996.** Multiple limiting gradients in peatlands: A call for a new paradigm. *Wetlands* 16: 45–65.
- Brzostek E.R., Greco A., Drake J.E.; Finzi A.C. 2013.** Root carbon inputs to the rhizosphere stimulate extracellular enzyme activity and increase nitrogen availability in temperate forest soils. *Biogeochemistry* 115: 65–76.
- Burström H. 1955.** Activity of plant growth regulators. *Annals of Applied Biology* 42: 158–161.
- Clark F.E. 1949.** Soil microorganisms and plant roots. *Advances in Agronomy* 1: 241–288.
- Cleveland C.C., Liptzin D. 2007.** C:N:P stoichiometry in soil: Is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry* 85: 235–252.
- Clymo R. 1973.** The growth of Sphagnum: Some effects of environment. *Journal of Ecology* 61: 849–869.
- Clymo R.S., Hayward P.M. 1982.** The Ecology of *Sphagnum*. In: *Bryophyte Ecology* (Smith A.J.E., ed.), Springer, Dordrecht, 229–289.
- Clymo R., Reddaway E. 1974.** Growth rate of *Sphagnum rubellum* Wils. on pennine blanket bog. *Journal of Ecology* 62: 191–196.
- Craine J.M., Morrow C., Fierer N. 2007.** Microbial nitrogen limitation increases decomposition. *Ecology*. 88: 2105–2113.
- Crow S.E., Wieder R.K. 2005.** Sources of CO₂ emission from a northern peatland: Root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology* 86: 1825–1834.

- Czarnes S., Hallett P.D., Bengough A.G., Young I.M. 2000.** Root- and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport. *European Journal of Soil Science* 51: 435–443.
- Dainty J., Richter C. 1993.** Ion behavior in *Sphagnum* cell walls. *Advances in Bryology* 5:107–128.
- Dakora F.D., Phillips D.A. 2002.** Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil* 245: 35–47.
- Dennis P.G., Miller A.J., Hirsch P.R. 2010.** Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? *FEMS Microbiology Ecology* 72: 313–327.
- Deubel A., Gransee A., Merbach W. 2000.** Transformation of organic rhizodepositions by rhizosphere bacteria and its influence on the availability of tertiary calcium phosphate. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 163: 387–392.
- Diaz S., Cabido M. 2001.** Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646–655.
- Dijkstra F.A., Carrillo Y., Pendall E., Morgan J.A. 2013.** Rhizosphere priming: a nutrient perspective. *Frontiers in Microbiology* 4: 216.
- Drake J.E., Darby B.A., Giasson M.A., Kramer M.A., Phillips R.P., Finzi A.C. 2013.** Stoichiometry constrains microbial response to root exudation—insights from a model and a field experiment in a temperate forest. *Biogeosciences* 10: 821–838.
- Eiland F., Klamer M., Lind A.M., Leth M., Bååth E. 2001.** Influence of initial C/N ratio on chemical and microbial composition during long term composting of straw. *Microbial Ecology* 41:272–280.
- Elmendorf S.C., Henry G. H. R., Hollister R.D., Björk R.G., Bjorkman A.D., Callaghan T.V., Collier L.S., Cooper E.J., Cornelissen J.H.C., Day T.A., Fosaa A.M., Gould W.A., Grétarsdóttir J., Harte J., Hermanutz L., Hik D.S., Hofgaard A., Jarrad F., Jónsdóttir I.S., Keuper F., Klanderud K., Klein J.A., Koh S., Kudo G., Lang S.I., Loewen V., May J.L., Mercado J., Michelsen A., Molau U., Myers-Smith I.H., Oberbauer S.F., Pieper S., Post E., Rixen C., Robinson C.H., Schmidt N.M., Shaver G.R., Stenström A., Tolvanen A., Totland Ø., Troxler T., Wahren C.-H., Webber P.J., Welke, J.M., Wookey P.A. 2012.** Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters* 15: 164–175.

- Elser J.J., Sterner R.W., Gorokhova E., Fagan W.F., Markow T.A., Cotner J.B., Harrison J.F., Hobbie S.E., Odell G.M., Weider L.J. 2000.** Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters* 3: 540–550.
- Espinosa-Urgel M., Ramos J.L. 2001.** Expression of a *Pseudomonas putida* aminotransferase involved in lysine catabolism is induced in the rhizosphere. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 5219–5224.
- Fenner N., Ostle N., Freeman C., Sleep D., Reynolds B. 2004.** Peatland carbon efflux partitioning reveals that Sphagnum photosynthate contributes to the DOC pool. *Plant and Soil* 259: 345–54.
- Fenner N., Ostle N.J., McNamara N., Sparks T., Harmens H., Reynolds B., Freeman Ch. 2007.** Elevated CO₂ effects on peatland plant community carbon dynamics and DOC production. *Ecosystems* 10: 635–647.
- Finlay R.D. 2008.** Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany* 59: 1115–1126.
- Finzi A.C., Abramoff R.Z., Spiller K.S., Brzostek E.R., Darby B.A., Kramer M.A., Phillips R.P. 2015.** Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. *Global Change Biology* 21: 2082–2094.
- Fitter A. 1991.** Costs and benefits of mycorrhizas: Implications for functioning under natural conditions. *Experientia* 47: 350–355.
- Fontaine S., Henault C., Aamor A., Bdioui N., Bloor J.M.G., Maire V., Mary B., Revaillet S., Maron P.A. 2011.** Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 86–96.
- 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.
- Frolking S., Roulet N.T., Moore T.R., Lafleur P.M., Bubier J.L., Crill P.M. 2002.** Modeling seasonal to annual carbon balance of Mer Bleue Bog, Ontario, Canada. *Global Biogeochemical Cycles* 16: 1–21.
- Fry S.C. 1988.** The Growing plant cell wall. In: *Chemical and Metabolic Analysis (Longman, ed.), London & Wiley, New York.*
- Gill R., Jackson R. 2000.** Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 147: 13–31.
- Gorham E. 1991.** Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* 1: 182–195.

- Grayston S.J., Vaughan D., Jones D. 1997.** Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: The importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology* 5: 29–56.
- Guckert A., Valla M., Jacquin F. 1975.** Adsorption of humic acids and soil polysaccharides on montmorillonite. *Soil Science* 7: 89–95.
- Guenet B., Neill C., Bardoux G., Abbadie L. 2010.** Is there a linear relationship between priming effect intensity and the amount of organic matter input? *Applied Soil Ecology* 46: 436–442.
- Hájek T. Ballance S., Limpens J., Zijlstra M., Verhoeven J.T.A. 2011.** Cell-wall polysaccharides play an important role in decay resistance of *Sphagnum* and actively depressed decomposition in vitro. *Biogeochemistry* 103: 45–57.
- Hamer U., Marschner B. 2005.** Priming effects in different soil types induced by fructose, alanine, oxalic acid and catechol additions. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 445–454.
- van Hees P.A.W., Jones D.L., Finlay R., Godbold D.L., Lundström U.S. 2005.** The carbon we do not see - The impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: A review. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 1–13.
- van Hees P.A.W., Jones D.L., Godbold D.L. 2003.** Biodegradation of low molecular weight organic acids in a limed forest soil. *Water, Air and Soil Pollution: Focus* 3: 121–144.
- van Hees P.A.W., Lundström U.S., Mörth C.M. 2002.** Dissolution of microcline and labradorite in a forest O horizon extract: the effect of naturally occurring organic acids. *Chemical Geology* 189: 199–211.
- Heijmans M.M.P.D., Klees H., de Visser W., Berendse F. 2002.** Response of a Sphagnum bog plant community to elevated CO₂ and N supply. *Plant Ecology* 162: 123–134.
- Hill P., Farrar J., Jones D. 2008.** Decoupling of microbial glucose uptake and mineralization in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 616–624.
- Hinsinger P., Bengough A.G., Vetterlein D., Young I.M. 2009.** Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil* 321: 117–152.
- Hobbie S.E. 1996.** Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66: 503–522.
- Huajun Y., Juan X., Yufei L., Zhi Ch., Xinying Ch., Chunzhang Z., Qing L. 2013.** Warming effects on root morphological and physiological traits: The potential consequences on soil C dynamics as altered root exudation. *Agricultural and Forest Meteorology*. 180: 287–296.

- van Huissteden J., van den Bos R., Alvarez I.M. 2006.** Modelling the effect of water-table management on CO₂ and CH₄ fluxes from peat soils. *Netherlands Journal of Geosciences - Geologie En Mijnbouw* 85: 3–18.
- Hütsch B.W., Augustin J., Merbach W. 2002.** Plant rhizodeposition — an important source for carbon turnover in soils. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 165: 397–407.
- Chen R., Senbayram M., Blagodatsky S., Myachina O., Dittert K., Lin X., Blagodatskaya E., Kuzyakov Y. 2014.** Soil C and N availability determine the priming effect: microbial N mining and stoichiometric decomposition theories. *Global Change Biology* 20: 2356–2367.
- Iijima M., Higuchi T., Barlow P.W. 2004.** Contribution of root cap mucilage and presence of an intact root cap in maize (*Zea mays*) to the reduction of soil mechanical impedance. *Annals of Botany* 94: 473–477.
- Jaeger C.H., Lindow S.E., Miller S., Clark E., Firestone M.K. 1999.** Mapping of sugar and amino acid availability in soil around roots with bacterial sensors of sucrose and Tryptophan. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 2685–2690.
- Jandl R., Sletten R.S. 1999.** Mineralisation of forest soil carbon: Interactions with metals. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 162: 623–629.
- Jassey V.E.J., Chiapusio G., Binet P., Buttler A., Laggoun-Defarge F., Delarue F., Bernard N., Mitchell E.A.D., Toussaint M.-L., Francez A.-J., Gilbert D. 2013.** Above- and belowground linkages in Sphagnum peatland: climate warming affects plant-microbial interactions. *Global Change Biology* 19: 811–823.
- Jones D.L., Hodge A., Kuzyakov Y. 2004.** Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist Journal* 163: 459–480.
- 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.
- Kaiser C., Koranda M., Kitzler B., Fuchslueger L., Schneckner J., Schweiger P., Rasche F., Zechmeister-Boltenstern S., Sessitsch A., Richter A. 2010.** Belowground carbon allocation by trees drives seasonal patterns of extracellular enzyme activities by altering microbial community composition in a beech forest soil. *New Phytologist Journal* 187: 843–858.
- Kalbitz K., Solinger S., Park J.-H., Michalzik B., Matzner E. 2000.** Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: A review. *Soil Science* 165: 277–304.

- Končalová H. 1990.** Anatomical adaptations to waterlogging in roots of wetland graminoids: limitations and drawbacks. *Aquatic Botany* 38: 127–134.
- Kool A., Heijmans M.M.P.D. 2009. Dwarf shrubs are stronger competitors than graminoid species at high nutrient supply in peat bogs. *Plant Ecology* 204: 125–134.
- Kowalenko C.G., Cameron D.R. 1978.** Nitrogen transformations in soil-plant systems in three years of field experiments using tracer and non-tracer methods on an ammonium-fixing soils. *Canadian Journal of Soil Science* 58: 195–208.
- Krafczyk I., Trollenier G., Beringer H. 1984.** Soluble root exudates of maize: influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. *Soil Biology and Biochemistry* 16: 315–322.
- Kuhry P., Vitt D. 1996.** Fossil carbon/nitrogen ratios as a measure of peat decomposition. *Ecology* 77: 271–75.
- Kuzyakov Y. 2010.** Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 1363–1371.
- Kuzyakov Y., Friedel J.K., Stahr K. 2000.** Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 1485–1498.
- Kuzyakov Y., Xu X. 2013.** Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist* 198: 656–669.
- Laine A.M., Bubier J., Riutta T., Nilsson M.B., Moore T.R., Vasander H., Tuittila E.S. 2012.** Abundance and composition of plant biomass as potential controls for mire net ecosystem CO₂ exchange. *Botany* 90: 63–74.
- Lang S.I., Cornelissen J.H.C., Klahn T., Van Logtestijn R.S.P., Broekman R., Schweikert W., Aerts, R. (2009).** An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *Journal of Ecology*: 97: 886–900.
- Langley J.A., McKinley D.C., Wolf A.A., Hungate B.A., Drake B.G., Megonigal J.P. 2009.** Priming depletes soil carbon and releases nitrogen in a scrub-oak ecosystem exposed to elevated CO₂. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 54–60.
- Leinweber P., Eckhard, K.-U., Fischer H., Kuzyakov Y. 2008.** A new rapid micro-method for the molecular-chemical characterization of rhizodeposits by field-ionization mass spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 22: 1230–1234.
- Leppälä M., Kukko-Oja K., Laine J., Tuittila E.-S. 2008.** Seasonal dynamics of CO₂ exchange during primary succession of boreal mires as controlled by phenology of plants. *Ecoscience* 15: 460–471.

- 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: 1475–1491.
- Litton C.M., Giardina C.P. 2008.** Below-ground carbon flux and partitioning: global patterns and response to temperature. *Functional Ecology* 22: 941–954.
- Lu Y., Conrad R. 2005.** In situ stable isotope probing of methanogenic Archaea in the rice rhizosphere. *Science* 309: 1088–1090.
- Lynch J.M., Whipps J.M. 1990.** Substrate flow in the rhizosphere. *Plant and Soil* 129: 1–10.
- Macura J. 1971.** Some biological and ecological aspects of the rhizosphere effect. *Folia Microbiologica* 16: 328–336.
- Malmer N. 1993.** Mineral nutrients in vegetation and surface layers of Sphagnum-dominated peat-forming systems. *Advances in Bryology* 5: 223–248.
- Malmer N., Albinsson C., Svensson B.M., Wallén B. 2003.** Interferences between *Sphagnum* and vascular plants: effects on plant community structure and peat formation. *Oikos* 100: 469–482.
- Mary B., Mariotti A., Morel J.L. 1992.** Use of ¹³C variations at natural abundance for studying the biodegradation of root mucilage, roots and glucose in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 24: 1065–1072.
- McCully M.E., Boyer J. 1997.** The expansion of maize root-cap mucilage during hydration. 3. Changes in water potential and water content. *Physiologia Plantarum* 99: 169–177.
- McDowell W.H., Zsolnay A., Aitkenhead-Peterson J.A., Gregorich E.G., Jones D.L., Jödemann D., Kalbitz K., Marschner B., Schwesig D. 2006.** A comparison of methods to determine the biodegradable dissolved organic carbon from different terrestrial sources. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 1933–1942.
- Mench M., Morel J., Guckert A. 1987.** Metal binding properties of high molecular weight soluble exudates from maize (*Zea mays* L.) roots. *Biology and Fertility of Soils* 3: 165–169.
- Metcalf D.B., Fisher R.A., Wardle D.A. 2011.** Plant communities as drivers of soil respiration: pathways, mechanisms, and significance for global change. *Biogeosciences* 8: 2047–2061.
- Minoda T., Kimura M., Wada E. 1996.** Photosynthates as dominant source of CH₄ and CO₂ in soil water and CH₄ emitted to the atmosphere from paddy fields. *Journal of Geophysical Research* 101: 21091–21097.

- Monod J. 1949.** The growth of bacterial cultures. *Annual Review of Microbiology* 3:371–394.
- Moore T.R., Bubier J.L., Bledzki L. 2007.** Litter decomposition in temperate peatland ecosystems: The effect of substrate and site. *Ecosystems* 10: 949–963.
- Morel J.L., Habib L., Plantureux S., Guckert A. 1991.** Influence of maize root mucilage on soil aggregate stability. *Plant and Soil* 136: 111–119.
- Morel J.L., Mench M., Guckert A. 1986.** Measurement of Pb^{2+} , Cu^{2+} and Cd^{2+} binding with mucilage exudates from maize (*Zea mays* L.) roots. *Biology and Fertility of Soils* 2: 29–34.
- Neumann G., Romheld V. 2001.** The release of root exudates as affected by the plant's physiological status. In: *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface* (Pinto R., Varanini Z., Nannipieri P.), Marcel Dekker, New York, 41–93.
- Nguyen C. 2003.** Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie* 23: 375–396.
- Nigel B., Dilkes D., Jones L., Farrar J. 2004.** Temporal dynamics of carbon partitioning and rhizodeposition in wheat. *Plant Physiology* 134: 706–715.
- Parmesan C., Yohe G. 2003.** *A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems.* *Nature* 421: 37–42.
- Paull R.E., Johnson C.M., Jones R.L. 1975.** Studies on the secretion of maize root cap slime: I. Some properties of the secreted polymer. *Plant Physiology* 56: 300–306.
- Paterson E. 2003.** Importance of rhizodeposition in the coupling of plant and microbial productivity. *European Journal of Soil Science* 54: 741–750.
- Pinton R., Varanini Z., Nannipieri P. 2001.** The rhizosphere as a site of biochemical interactions among soil components, plants and microorganisms. In: *The rhizosphere. biochemistry and organic substances at the soil-plant interface.* (Pinton R., Varanini Z., Nannipieri P., eds.) Marcel Dekker, New York, 1–17.
- Qualls R.G. 2005.** Biodegradability of fractions of dissolved organic carbon leached from decomposing leaf litter. *Environmental Science and Technology* 39: 1616–1622.
- Read D.B., Bengough A.G., Gregory P.J., Crawford J.W., Robinson D., Scrimgeour C.M., Young I.M., Zhang K., Zhang X. 2003.** Plant roots release phospholipid surfactants that modify the physical and chemical properties of soil. *New Phytologist* 157: 315–326.
- Rovira A.D. 1965.** Interactions between plant roots and soil microorganisms. *Annual Review of Microbiology* 19: 241–266.
- Rovira A.D. 1969.** Plant root exudates. *Botanical Review* 35: 35–57.

- Saarnio S., Wittenmayer L., Merbach W. 2004.** Rhizospheric exudation of *Eriophorum vaginatum* L. – Potential link to methanogenesis. *Plant and Soil* 267: 343–355.
- Sachse A., Babenzien D., Ginzl G., Gelbrecht J., Steinberg C.E.W. 2001.** Characterization of dissolved organic carbon (DOC) in a dystrophic lake and an adjacent fen. *Biogeochemistry* 54: 279–296.
- Shamoot S., McDonald L., Bartholomew W.V. 1968.** Rhizo-deposition of organic debris in soil. *Soil Science Society of America Journal* 32: 817–820.
- Schimel J.P., Weintraub M.N. 2003.** The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry* 35:1–15.
- Sobolev V.S., Potter T.L., Horn B.W. 2006.** Prenylated stilbenes from peanut root mucilage. *Phytochemical Analysis* 17: 312–322.
- Steele K.W., Saunders W.M.H., Wilson A.T. 1980.** Transformation of ammonium and nitrate fertilizers in two soils of low and high nitrification activity. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 23: 305–312.
- Sturner R.W., Elser J.J. 2002.** Biological chemistry: building cells from elements. In: *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 44–79.
- Stout W.L. 1995.** Evaluating the “added nitrogen interaction”; effect in forage grasses *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 26: 2829–2841.
- Subke, J.-A., Inglima I., Cotrufo M. F. 2006.** Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: A metaanalytical review. *Global Change Biology* 12: 921–943.
- Tahovská K., Kaňa J., Bárta J., Oulehle F., Richter A., Šantrůčková H. 2013.** Microbial N immobilization is of great importance in acidified mountain spruce forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 59: 58–71.
- Taulavuori E., Tahkokorpi M., Laine K., Taulavuori K. 2010.** Drought tolerance of juvenile and mature leaves of a deciduous dwarf shrub *Vaccinium myrtillus* L. in a boreal environment. *Protoplasma* 241:19–27.
- Thomas P.A., Pearce D.M.E. 2004.** Role of cation exchange in preventing the decay of anoxic deep bog peat. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 23–32.
- Timmers R.A., Strik D.P., Arampatzoglou C., Buisman C.J., Hamelers H.V. 2012.** Rhizosphere anode model explains high oxygen levels during operation of a *Glyceria maxima* PMFC. *Bioresource Technology* 108: 60–67.

- Vilchez S., Molina L., Ramos C., Ramos J.L. 2000.** Proline catabolism by *Pseudomonas putida*: Cloning, characterization, and expression of the put genes in the presence of root exudates. *Journal of Bacteriology* 182: 91–99.
- Walker T.N., Garnett M.H., Ward S.E., Oakley S., Bardgett R.D., Ostle N.J. 2016.** Vascular plants promote ancient peatland carbon loss with climate warming. *Global Change Biology* 22: 1880–1889.
- Wallén B., Falkengren-Grerup U., Malmer N. 1988.** Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of *Sphagnum* at different water levels on a South Swedish peat bog. *Ecography* 11: 70–76.
- Wardle D.A., Greenfield L.G. 1991.** Release of mineral nitrogen from plant root nodules. *Soil Biology and Biochemistry* 9: 827–832.
- Watanabe A., Takeda T., Kimura M. 1999.** Evaluation of origins of CH₄ carbon emitted from rice paddies. *Journal of Geophysical Research* 104: 23623–23629.
- Whipps J.M. 2001.** Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany* 52: 487–511.
- Whipps J.M., Lynch J.M. 1985.** Energy losses by the plant in rhizodeposition. *Proceedings of the Phytochemical Society of Europe* 26: 59–71.
- Wieder R.K., Vitt D.H., Benscoter B.W. 2006.** Peatlands and the boreal forest. In: *Boreal Peatland Ecosystems. Ecological Studies, Analysis and Synthesis* (Wieder R.K., Vitt D.H., eds.), Springer, Berlin, Heidelberg, 188.
- Wilson S.D., Nilsson C. 2009.** Arctic alpine vegetation change over 20 years. *Global Change Biology* 15: 1676–1684.
- Wu F.Y., Chung A.K., Tam N.F., Wong M.H. 2012.** Root exudates of wetland plants influenced by nutrient status and types of plant cultivation. *International Journal of Phytoremediation* 14: 543–553.
- Yazaki T., Yabe K. 2012.** Effects of snow-load and shading by vascular plants on the vertical growth of hummocks formed by "*Sphagnum papillosum*" in a mire of northern Japan. *Plant Ecology* 213: 1055–1067.