

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Biodegradabilita rozpuštěné půdní organické hmoty v rašelinných  
smrčínách**

Bakalářská práce

**Ondřej Žampach**

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

České Budějovice 2015

Žampach O., 2015: Biodegradabilita rozpuštěné půdní organické hmoty v rašelinných smrčínách [Biodegradability of dissolved organic matter in soils of spruce swamp forests, Bc. Thesis, in Czech] – 37 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

The aim of this thesis was to assess the biodegradability of dissolved organic matter in spruce swamp forest in habitats differing in dominant vegetation and water table. Sampling was conducted on three study sites located in Šumava National Park in the Czech Republic. Main hypothesis was that the presence of different dominants can modify the overall DOM quality and biodegradability.

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

24. dubna 2015

.....  
Ondřej Žampach

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval své školitelce Evě Kaštovské za objektivně-kritické vedení, čas věnovaný mé práci a ochotu udílet rady v průběhu mého psaní. Zároveň bych chtěl poděkovat Tomáši Pickovi za odborné vedení při práci s plynovým chromatografem.

## Obsah

|       |   |    |
|-------|---|----|
| 1     | Úvod .....  | 1  |
| 2     | Cíle práce .....  | 2  |
| 3     | Literární přehled .....   | 3  |
| 3.1   | Rozpuštěná organická hmota .....                                    | 3  |
| 3.2   | Zdroje DOM v půdě .....   | 3  |
| 3.3   | Složení DOM .....   | 4  |
| 3.4   | Způsoby extrakce (získávání) DOM z půdy .....                       | 5  |
| 3.5   | Biologická dostupnost DOM .....                                     | 6  |
| 3.6   | Biodegradabilita DOM .....  | 7  |
| 3.7   | Faktory ovlivňující obsah a biodegradabilitu DOM v půdě .....       | 7  |
| 3.7.1 | Vlastnosti samotné DOM .....  | 7  |
| 3.7.2 | Vlastnosti půdy .....   | 8  |
| 3.7.3 | Vnější faktory .....  | 10 |
| 3.7.4 | Metody měření biodegradability .....                                | 10 |
| 3.8   | Rašelinné ekosystémy jako významné zdroje DOM .....                 | 11 |
| 3.9   | Specifika rašelinných smrčín jako zdrojů DOC .....                  | 11 |
| 4     | Metodika .....  | 15 |
| 4.1   | Popis lokalit .....   | 15 |
| 4.2   | Odběr vzorků .....  | 15 |
| 4.3   | Zpracování vzorků .....   | 17 |
| 4.4   | Výpočty kumulativní respirace a biodegradability DOM .....          | 18 |
| 4.5   | Statistické vyhodnocení dat .....                                   | 19 |
| 5     | Výsledky .....  | 21 |
| 5.1   | Biodegradabilita DOM za aerobních versus anaerobních podmínek ..... | 21 |
| 5.2   | Biodegradabilita DOM v aerobních podmínkách .....                   | 21 |
| 5.3   | Biodegradabilita DOM v anaerobních podmínkách .....                 | 23 |
| 6     | Diskuze .....   | 25 |
| 6.1   | Biodegradabilita DOM v aerobních a anaerobních podmínkách .....     | 25 |
| 6.2   | Biodegradabilita DOM na sledovaných lokalitách .....                | 25 |
| 6.3   | Vliv typu vzorku na biodegradabilitu DOM .....                      | 26 |
| 6.4   | Vliv sezóny .....   | 27 |
| 7     | Závěr .....   | 28 |
| 8     | Seznam použité literatury .....                                     | 29 |

# 1 Úvod

Výzkum rašelinných ekosystémů bývá tradičně zaměřen na nezalesněná rašeliniště – vrchoviště a slatiniště, zatímco rašelinné smrčiny byly doposud často přehlíženy. Rašelinné smrčiny jsou výjimečnými ekosystémy, které jsou domovem mokřadních i lesních druhů a jejich jedinečnost spočívá ve velké prostorové heterogenitě a biologické diverzitě. V minulosti byly často odvodňovány pro lesnické účely a úspěšná obnova těchto mokřadů je závislá na porozumění jejich fungování v přirozeném stavu. Studií, zaměřených na problematiku rašelinných smrčin, není mnoho. Nejčastěji se zabývají strukturou a vlastnostmi rostlinného pokryvu, nicméně hlavní roli v procesech transformace organické hmoty hrají mikroorganismy.

Pro rašelinné smrčiny je typická přítomnost dvou hlavních rostlinných dominant, smrku a rašelíníku. I přes rozdílné životní strategie a nároky přirozeně vytvářejí rovnovážný systém doplněný dalšími ostrůvkovitě rozmístěnými rostlinami, suchopýrem a borůvkou. Smrk s rašelíníkem jsou zodpovědní za tvorbu a akumulaci rašeliny spojenou se schopností udržovat vysokou hladinu spodní vody. Suchopýr roste ve vlhčím prostředí než borůvka, která obývá sušší vyvýšená místa. Stále není přesně známo, jak se tato prostorová heterogenita vegetačního pokryvu (a s ní spojená různá kvalita opadu a kořenových exsudátů, dále složení mykorhizních hub a mikrobiálního společenstva v rhizosféře) odráží na funkční diverzitě půdních mikroorganismů a na celkovém průběhu půdních procesů, které dále ovlivňují kvalitu rozpuštěné organické hmoty v půdním roztoku.

Vstup rostlinného materiálu do půdy, především v podobě organických forem uhlíku, dusíku a fosforu, obsažených v rozpuštěné organické hmotě, a jeho přeměny mikroorganismy jsou jedněmi z hlavních procesů koloběhu látek v půdních ekosystémech.

V této práci jsem se zaměřil na porovnání rozložitelnosti rozpuštěné organické hmoty získané ze vzorků odebíraných pod různými rostlinnými dominantami na jaře, v létě a na podzim ve třech rašelinných smrčinách ležících v Národním parku Šumava. Práce byla součástí většího projektu GA ČR „Funkční diverzita půdních mikroorganismů rašelinné smrčiny a její vliv na DOM v půdě“.

## **2 Cíle práce**

1. Kritické zhodnocení literárních údajů o rozpuštěné organické hmotě v půdním roztoku, jejím složení, zdrojích a faktorech ovlivňujících její rozložitelnost.
2. Analýza biodegradability rozpuštěné organické hmoty ve vzorcích z rašelinných smrčín odebraných pod různými dominantami na třech lokalitách v průběhu vegetační sezóny.

### 3 Literární přehled

#### 3.1 Rozpuštěná organická hmota

Rozpuštěná organická hmota (*dissolved organic matter*; **DOM**) tvoří důležitou složku půdního roztoku, která je zásadní pro mnoho chemických a biologických procesů probíhajících v půdním prostředí. Společně s partikulovanou organickou hmotou (POM) tvoří celkovou organickou hmotu v terestriálních a vodních ekosystémech (Thurman, 1985; Zsolnay, 2003). Tyto dvě složky organické hmoty lze od sebe oddělit filtrací, kdy DOM je definována jako frakce organických látek v roztoku, která projde skrz filtr s póry o velikosti okolo 0,45  $\mu\text{m}$ , zatímco POM je na filtru zachycena. Podle této definice jsou koloidní materiály považovány za rozpuštěné látky, ale vykazují zjevně jiné vlastnosti než zcela rozložený materiál (Gustafsson a Gschwend, 1997), nicméně ve vodních systémech je ekologická dostupnost těchto složek, tedy DOM a koloidů, téměř srovnatelná (Zsolnay, 2003).

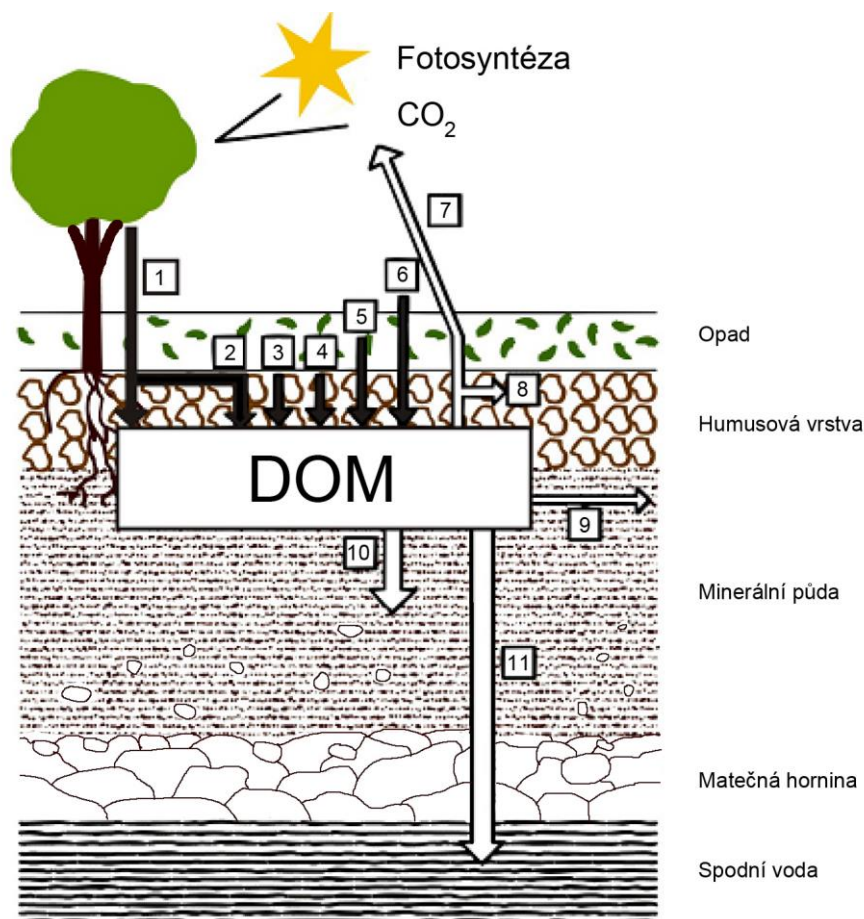
DOM bývá často kvantifikována na základě obsahu uhlíku, jenž představuje největší složku elementárního zastoupení v organické hmotě (asi 67 %), a bývá uváděna jako rozpuštěný organický uhlík (*dissolved organic carbon*; **DOC**) (Bolan a kol., 1996; Herbert a kol., 1993).

DOM je v ekosystémech všudypřítomná, představuje však pouze malý podíl (většinou méně než 1 %) z celkové organické hmoty v půdě (McGill a kol., 1986). Protože je ale DOM pohyblivou a aktivně kolující složkou organické hmoty v půdě, ovlivňuje celou řadu biogeochemických procesů a klíčových parametrů ve vodních i terestriálních ekosystémech. Jedná se především o dostupnost živin pro půdní mikroorganismy a rostliny, ztráty uhlíku a živin z ekosystémů, kvalitu vody a možnost jejího opětovného využití nebo transport a toxické působení organických polutantů a těžkých kovů (Zsolnay, 1996; Chantigny, 2003; Kalbitz a kol., 2000; McDowell, 2003; Stevenson, 1994; Zsolnay, 2003).

#### 3.2 Zdroje DOM v půdě

Zdrojem prakticky veškeré DOM v půdě jsou procesy spojené s fotosyntézou (Obr. 1). Patří sem různé zásobárny (*pools*) uhlíku zahrnující jednak nedávné produkty fotosyntézy, jako jsou opadající listy, kořenové exsudáty a odumírající drobné kořeny, tak i starší rozložené organické látky (Guggenberger a kol., 1994a; McDowell a kol., 1998). Rostlinný opad a humus jsou vůbec nejdůležitějšími zdroji DOM v půdě (Kalbitz a kol., 2000; Kalbitz

a kol., 2007; Müller a kol., 2009; Sanderman a kol., 2008). Stáří zdrojů DOM je značně variabilní, což je dáno jejich různou kvalitou, stupněm přeměny a stabilizace. To se odráží i na stáří samotné DOM, které se pohybuje v rozmezí dnů až stovek let (Schiff a kol., 1990; Jones a Kieland, 2002; Kalbitz a kol., 2003).



**Obr. 1.** Zdroje a zásobárny DOM v půdě. Zdroje: 1. podkorunové srážky; 2. kořenové exsudáty; 3. mikrobiální rozklad; 4. humifikace; 5. rozklad opadu a kořenů; 6. organická hnojiva; zásobárny: 7. mikrobiální rozklad; 8. mikrobiální asimilace; 9. vnitřní odtok; 10. zasakování; 11. odtok (upraveno podle Bolan a kol., 2004).

### 3.3 Složení DOM

DOM je heterogenní směsí látek, které lze dělit na základě jejich chemické kvality, rozložitelnosti nebo podle velikosti molekul (Leenheer, 1981). Marschner a Kalbitz (2003) dělí složky DOM do dvou skupin – **labilní DOM a rekalitrantní DOM**. Labilní DOM je složena především z jednoduchých sacharidů (např. glukóza a fruktóza), organických kyselin s nízkou molekulovou hmotností, aminosacharidů a proteinů s nízkou molekulovou hmotností (Guggenberger a kol., 1994b; Kaiser a kol., 2001; Qualls a Haines, 1992). Rekalitrantní DOM je složena z rozpustných polysacharidů (např. produkty vzniklé



rozpadem celulózy a hemicelulózy) a dalších rostlinných složek a produktů mikrobiálního rozkladu (Marschner a Kalbitz, 2003). DOM v půdním roztoku se skládá z karboxylových kyselin s nízkou molekulovou hmotností, aminokyselin, sacharidů a fulvokyselin. **Fulvokyseliny jsou nejhojnější frakcí DOM** (Strobel a kol., 1999, 2001; Thurman, 1985; van Hees a kol., 1996). Jsou složeny z látek, které mají relativně nízkou molekulovou hmotnost (500–2000 Da), alifatický nebo aromatický charakter, a které obsahují hydroxylovou funkční skupinu (karboxylové kyseliny a fenoly) (Senesi a Loffredo, 1999). Fulvokyseliny jsou základní složkou humusu a díky kyselému charakteru a schopnosti vázat výměnným způsobem kationty se snadno stabilizují (humifikace), ale i rozkládají (mineralizace) (Bolan a kol., 2011).

### 3.4 Způsoby extrakce (získávání) DOM z půdy

Vzorky DOM je možné získat **přímo v terénu** nebo pak **po odběru půdy v laboratorních podmínkách**. Pro získání půdního roztoku přímo **v terénu** lze využít gravitační nebo podtlakové lyzimetry. **Gravitační lyzimetry** sbírají volně stékající vodu. Umísťují se např. pod opad nebo pod jednotlivé půdní horizonty. Elektricky napájené **podtlakové (sukční) lyzimetry** využívají k nasávání vzorku půdního roztoku podtlak. Lze tak získat i DOM, která je obsažena v kapilární vodě a nelze ji získat z gravitační vody (Matula a kol., 2014). Takto odebrané vzorky DOM se budou odlišovat množstvím i složením.

K získání DOM **v laboratorních podmínkách** je třeba odebrat **půdní vzorky**, které lze dále zpracovávat buď **neporušené, nebo homogenizované**. K odběru půdních vzorků v terénu se používá půdní odběrák (korer), s jehož pomocí lze vyjmout kompaktní neporušený půdní monolit odpovídající vnitřním rozměrům odběráku. Po vyjmutí z odběráku je odstraněn povrchový rostlinný materiál a vzorek by měl být uchováván při teplotě 2–4 °C (Jones a Willett, 2006; Kiikkilä a kol., 2011). Pro získání půdního roztoku z neporušených půdních monolitů se používá metoda **centrifugace**, která je vhodná pro dostatečně vlhké půdy (Giesler a Lundström, 1993). K nedostatečně vlhkým půdním vzorkům lze přidat ultračistou vodu (Kiikkilä a kol., 2011). Centrifugace půdních monolitů by měla probíhat při nízké teplotě (4 °C), aby byl zpomalen rozklad dostupných sloučenin v DOM (Kiikkilä a kol., 2011).

Jiným způsobem extrakce DOM je **použití extrakčních roztoků přidaných k homogenizovanému vzorku půdy**. K homogenizaci půdních vzorků se běžně používá prosívání přes síta s otvory 2–6 mm (Kiikkilä a kol., 2005, 2011; Zsolnay, 2003). Vzorek se

dále zpracovává čerstvý či po vysušení. Jako extrakční činidlo lze použít vodu nebo 4 mM či 10 mM  $\text{CaCl}_2$  (Zsolnay, 2003), 2 M KCl a 0,5 M  $\text{K}_2\text{SO}_4$  (Jones a Willett, 2006).

Výběr extrakčního roztoku i způsob získávání DOM z půdy vždy ovlivní její množství a kvalitu. Proto je při interpretaci či srovnávání výsledků vždy třeba zohlednit, jak mohla vybraná metoda a způsob úpravy vzorku ovlivnit získaná data (Jones a Willett, 2006).

### 3.5 Biologická dostupnost DOM

Pojem biologická dostupnost DOM (*DOM bioavailability*) vyjadřuje **schopnost mikroorganismů interagovat s DOM**. Charakterizuje tedy přístupnost látek pro další metabolické pochody. Pro příjem látek vyžadují mikroorganismy vodní prostředí, a proto je DOM biologicky nejdostupnější frakcí půdní organické hmoty a hlavním zdrojem uhlíku (Metting, 1993; Marschner a Bredow, 2002; Michelsen a kol., 2004; Qualls, 2005). To potvrzuje i fakt, že korelace mikrobiální respirace s množstvím C extrahovatelným z půdy vodou je silnější než korelace s celkovým půdním C (Haney a kol., 2012). Analýzy chemického složení DOM naznačují, že většina DOM přítomné v půdě je produktem mikrobiálního metabolismu (Guggenberger a kol., 1994b).

**Biologická dostupnost DOM**, která je základním předpokladem pro biodegradaci, **může být omezená, pokud se DOM nachází v malých pórech nebo uvnitř půdních agregátů**, kde není fyzicky přístupná mikroorganismům (Steinweg, 2002; Marschner a Kalbitz, 2003). DOM nepřístupná pro mikroorganismy se nachází **v pórech menších než 0,2  $\mu\text{m}$**  (Zsolnay, 1997). Může být zpřístupněna pouze díky difuzi do větších vodou naplněných pórů. O množství a kvalitě DOM v nejmenších pórech však není mnoho známo, protože půdní roztok nelze z těchto pórů přímo extrahovat a analyzovat (Marschner a Kalbitz, 2003).

Biologická dostupnost DOM **uvnitř půdních agregátů** je omezena podobně jako v malých pórech, ale mechanické rozrušení těchto agregátů vede ke zpřístupnění DOM a podněcuje mikrobiální aktivitu (Elliott, 1986; Ladd a kol., 1993).

Snížení biologické dostupnosti rozpuštěné DOM **sorpcí na minerální povrchy** je jedním z nejdůležitějších stabilizačních procesů. Při sorpci dochází k interakci nabitých organických molekul a iontů s minerálními ionty na povrchích jílových minerálů nebo v hydratovaných oxidech železa. Půdy s vysokým zastoupením minerální složky se vyznačují nízkou koncentrací DOC, která je pravděpodobně udržována právě sorpcí DOM, nikoli její mineralizací. Naopak v půdách s malým zastoupením minerální složky, jako jsou například organické půdy, je stabilizace DOC sorpcí téměř zanedbatelná (Kaiser

a Guggenberger, 2000; Kalbitz a kol., 2000; Fiedler a Kalbitz, 2003). Sorpce je závislá na povaze sorbujících látek a není nezvratným procesem. Změnou složení půdního roztoku může dojít k resorpci, která vede k obnovení biologické dostupnosti DOC. Kaiser a Guggenberger (2000) zjistili, že hydrofilní frakce DOM je resorbována mnohem lépe než frakce hydrofobní, která je zároveň hůře biologicky rozložitelná.

Dalším faktorem negativně ovlivňujícím biologickou dostupnost DOM je **sucho**. Při vysychání půdy dochází ke snižování obsahu vody v půdě a tedy i snižování difuze a dostupnosti substrátů mikrobiálním přeměnám. Dochází k útlumu mikrobiální aktivity a odumírání mikroorganismů. Po opětovném ovlhčení půdy se mikrobiální aktivita rychle zvýší díky přechodnému zvýšení koncentrace DOM, danému přítomností snadno rozložitelných látek z těl odumřelých mikroorganismů (Lundquist a kol., 1999; Zsolnay a kol., 1999; Merckx a kol., 2001).

### **3.6 Biodegradabilita DOM**

Působením široké škály půdních organismů, mezi něž patří archea, bakterie, houby, protista a bezobratlí, dochází k biologickému rozkladu neboli biodegradaci DOM (Dilly a kol., 2004; Kalbitz a kol., 2000; Swift a kol., 1979). **Míra aktuálního využití DOM** a v ní obsažených organických sloučenin půdními mikroorganismy **je označována jako biodegradabilita DOM**.

Biodegradabilita zahrnuje dva hlavní procesy. Prvním je **mikrobiální rozklad** původních sloučenin tvořících DOM působením extracelulárních enzymů, **jejich příjem** a využití pro syntézu buněčného materiálu. Mikrobiální asimiláty představují důležitý zdroj DOM uvolněné v horizontu nadložního humusu (O horizont) a mikrobiální biomasa slouží díky svému rychlému obratu jako významná zásobárna DOM. Obrat biomasy a uvolnění DOM mohou být urychleny působením půdních živočichů – predací či požíváním půdní organické hmoty (Aira a kol., 2008; Kalbitz a kol., 2000; Osler a Sommerkorn, 2007; Siira-Pietikäinen a Haimi, 2009). Druhým procesem je **kompletní mineralizace DOM** pro získání energie. Tento proces představuje ztrátu DOM z půdy a může probíhat v návaznosti na syntetické procesy nebo zcela nezávisle (Marschner a Kalbitz, 2003).

### **3.7 Faktory ovlivňující obsah a biodegradabilitu DOM v půdě**

#### **3.7.1 Vlastnosti samotné DOM**

Důležitý vliv na biodegradabilitu DOM má její **chemické složení a velikost molekul** (Kalbitz a kol., 2000). Aromatické uhlovodíky jsou vysoce stabilní, zatímco sacharidy slouží

jako hlavní substrát pro mikroorganismy (Kalbitz a kol., 2003). Hydrofilní složky DOM podléhají mikrobiální degradaci snadněji než složky hydrofobní (Amon a kol., 2001; Kalbitz a kol., 2003; Qualls, 2005). Podle kinetiky biodegradace je půdní DOM dělena na labilní a rekalcitranční, čili stabilní frakci (Marschner a Kalbitz, 2003; Saadi a kol., 2006). Obecně biodegradabilita DOM klesá s postupující dekompozicí a humifikací původního materiálu, ze kterého je DOM odvozena.

Rozdíly v chemickém složení DOM mají za následek, že **se významně liší rozložitelnost DOM mezi různými typy ekosystémů** (lesními, lučními, mokřadními, agroekosystémy, atd.) a také v závislosti na způsobu hospodaření v nich. Poměrně vysoký obsah DOM, avšak s relativně nízkou rozložitelností, mají mokřadní ekosystémy (Jinbo a kol., 2006; Kalbitz a kol., 2003). Lesní půdy jsou charakteristické vyšším obsahem DOM než zemědělské půdy. Přeměnou lesů na ornou půdu či pastviny dochází k úbytku půdní organické hmoty, což je příčinou poklesu množství DOM (Chen a kol., 2009; Khomutova a kol., 2000; Ward a kol., 2007; Zhang a kol., 2007). Zároveň se však DOM v obdělávaných půdách vyznačuje vyšší rozložitelností v porovnání s lesními půdami (Ludwig a kol., 2000; Müller a kol., 2009). Negativní změny v množství DOM po proměně přirozených systémů v hospodářskou půdu se významně projevují zejména ve svrchních půdních horizontech do 20cm hloubky (Jinbo a kol., 2006; Xiao-Gang a kol., 2007). Rozložitelnost DOM se liší také **v rámci stejného typu ekosystému**, kde nejvíce informací pochází ze studií lesních ekosystémů (Kiiikkilä a kol., 2005, 2006, 2011, 2012). Vyšší rozložitelnost DOM byla zjištěna v listnatých než jehličnatých lesích a v rámci jehličnatých lesů byla například vyšší u DOM odvozené ze smrku ztepilého (*Picea abies*) než z borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Na lokální úrovni v rámci jednotlivých ekosystémů lze sledovat rozdíly v rozložitelnosti **DOM pocházejících z jednotlivých dominantních rostlinných druhů**. Takovou studií je práce Šantrůčkové a kol. (2006), porovnávající DOM z různých dominant horské smrčiny. Nejrychlejší rozklad DOM byl zjištěn u papratky horské (*Athyrium alpestre*) a dále v sestupném pořadí u třtiny chloupkaté (*Callamagrostis villosa*), brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*), metličky křivolaké (*Avenella flexuosa*) a jehlic smrku ztepilého (*Picea abies*). Autoři zjistili, že rozložitelnost DOM souvisí s poměrem C:N v DOM, koncentrací fosforu a fenolických látek.

### 3.7.2 Vlastnosti půdy

Množství, složení a míra dekompozice DOM se mění s **hloubkou půdního profilu**. Obsah DOM bývá výrazně vyšší v opadové vrstvě než v dalších půdních horizontech (Traversa

a kol., 2008). Tento úbytek je obvykle vysvětlován významnou sorpční schopností půdy (Guggenberger a kol., 1998; Guggenberger a Kaiser, 2003; Moore, 1997) a také mineralizací DOM při průchodu půdním profilem, která je patrně významná i v hlubších půdních horizontech (Qualls a Haines, 1992; Guggenberger a kol., 1998). S rostoucí hloubkou také klesá molekulová hmotnost a množství aromatických sloučenin v DOM, zatímco zastoupení alifatických sloučenin se zvyšuje. Toto zjištění naznačuje, že aromatické sloučeniny obsažené v částečně rozložených látkách odvozených z ligninu mohou být postupně adsorbovány minerální složkou půdy (Traversa a kol., 2008). Zároveň klesá míra dekompozice DOM, což může souviset jak se změnou její kvality, tak s úbytkem mikroorganismů v půdním profilu. Sorpce, přeměny DOM a její mineralizace v půdě jsou nejpravděpodobnějším důvodem nízkého toku DOM z půd do podzemních vod, jak popisuje Michalzik a kol. (2001).

Dalšími faktory z této skupiny jsou **dostupnost živin** (ty ovlivňují mikrobiální aktivitu, jejich nedostatek může limitovat rozklad DOM), **pH, kyslíkový režim** – anaerobní rozklad organických látek je méně účinný než rozklad za aerobních podmínek, během kterých se uvolňuje vyšší podíl ve vodě rozpustných metabolických produktů (Kalbitz a kol., 2000). Vyšší aromaticita, větší složitost sloučenin obsažených v DOM v anaerobním prostředí a významně snížená schopnost půdy zadržet DOM jsou výsledkem spíše omezené adsorpce DOM v podloží než rozsáhlého uvolňování DOM z nadloží (Fiedler a Kalbitz, 2003).

Mezi vlastnosti půdy regulující biodegradabilitu DOM patří také **koncentrace kovů**. Ty mohou přímo interagovat s DOM a měnit její rozložitelnost. V kyselých lesních půdách tvoří hliník a železo relativně stabilní komplexy s DOM, které jsou transportované do půdního profilu během podzolizace (Blaser, 1994). Negativní vliv potenciální toxicity některých kovů (především hliníku) na biodegradabilitu DOM nebyl jednoznačně potvrzen (Marschner a Kalbitz, 2003). Toxicita hliníku a některých těžkých kovů (Cu, Pb, Hg) může být snížena navázáním na DOM za vzniku stabilních komplexů (Marschner, 1995; Oikari a kol., 1992).

**Složení mikrobiálního společenstva** může ovlivnit výslednou biodegradabilitu a tuto skutečnost je třeba zohlednit při používání inokula (mikroorganismů přidaných za účelem urychlení rozkladu přítomných látek) v inkubačních experimentech. Block a kol. (1992) doporučují používat inokulum získané ze stejné půdy jako DOM. Nicméně, Schmerwitz (2001) nezjistil vyšší biodegradabilitu při použití takového typu inokula. Jeho výsledky však ukazují, že vyhodnocení biodegradability DOM do jisté míry závisí na typu a původu použitého inokula.

### 3.7.3 Vnější faktory

Jedním z vnějších faktorů ovlivňujících rozložitelnost DOM je **teplota**, která působí změny v aktivitě extracelulárních enzymů i intracelulárních enzymů. Ovlivňuje tím jak rychlost rozkladu, tak částečně také to, jaké látky budou především rozkládány (teplotní optima různých enzymů se mohou lišit) (Zehnder a Colberg, 1986). **Dostupnost vody** určuje především dostupnost DOM pro mikrobiální rozklad, jak již bylo zmíněno výše. Tyto faktory působí *in situ*, ale při laboratorním stanovení biodegradability DOM je lze optimalizovat a kontrolovat. Se změnami teploty a délky dne v průběhu roku pak souvisí rozvoj vegetace v průběhu vegetační sezóny, její odumírání na konci vegetační sezóny a absence působení živé vegetace v zimních měsících. S tím souvisí významné změny v množství a kvalitě organické hmoty vstupující do půdy coby zdroj DOM, a také změna ve složení a fungování půdního mikrobiálního společenstva. Tato **sezonalita** se pak projevuje v chemickém složení DOM a její rozložitelnosti (Hongve, 1999; Kalbitz a Popp, 1999; Kaiser a kol., 2001; Yano a kol., 2000).

### 3.7.4 Metody měření biodegradability

Biodegradabilita je nejčastěji měřena v inkubačních experimentech **jako úbytek DOC** v roztoku nebo na základě **produkce CO<sub>2</sub>**. Zatímco úbytek DOC zahrnuje jak mineralizovaný C, tak i C imobilizovaný v mikrobiální biomase či přeměněný na nerozpustný produkt, produkce CO<sub>2</sub> je pouze měřítkem mineralizace C. Dále se tyto přístupy liší analytickou koncovkou, možností odebírat a měřit vzorky v čase a také citlivostí. McDowell a kol. (2006) provedli porovnání různých metod měření biodegradability. Testován byl vliv přítomnosti inokula, typu inokula včetně jeho použití v suspenzi nebo přisedlé formě, vliv délky inkubační doby či přídavku živin. Bylo zjištěno, že testované metody poskytují srovnatelné výsledky analýzy relativní biodegradability DOC vztažené k původnímu obsahu DOC. Autoři studie navrhují unifikovat dvě standardní metody pro analýzu dynamiky DOC v půdě. První metodou je analýza úbytku DOC během 7denního inkubačního experimentu při pokojové teplotě (20 °C) s přidanými živinami (NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>, K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>) a mikrobiálním inokulem. Sedmidenní perioda je podle nich dostatečná pro analýzu obsahu biologicky rozložitelného DOC v různých vzorcích. Přidáním živin je minimalizováno riziko omezení degradace DOC z důvodu jejich nedostatku. Přidáním inokula je dosaženo urychlení rozkladných procesů. Druhou metodou je analýza koncentrace CO<sub>2</sub> v plynném objemu (*headspace*) zkumavky během 42denní inkubace s přidanými živinami a inokulem při teplotě 20 °C. Pro měření koncentrace je dostačující malé množství CO<sub>2</sub> a je možné vzorek

odebírat opakovaně. Obě uvedené metody jsou navrženy pro stanovení potenciálu biologicky rozložitelného DOC s vyloučením nedostatku živin, avšak autoři uvádí i možnost použití těchto metod bez přidání živin a inokula.

Na základě inkubačních laboratorních studií bylo zjištěno, že biodegradabilita DOM v půdním roztoku se pohybuje v rozmezí 10–44 % v závislosti na její kvalitě (Jandl a Sletten, 1999; Kalbitz a kol., 2000; Qualls, 2005; Sachse a kol., 2001).

### 3.8 Rašelinné ekosystémy jako významné zdroje DOM

**Rašeliniště představují největší zásobárnu terestrického organického uhlíku a jsou klíčovými ekosystémy ovlivňujícími cyklus uhlíku na lokální i globální úrovni** (Gorham, 1991; Ye a kol., 2012). Celkem pokrývají asi  $4,16 \times 10^6$  km<sup>2</sup>, což představuje asi 3 % zemské pevniny a z 80 % se nacházejí na severní polokouli. Navzdory relativně malé ploše uchovávají rašelinné ekosystémy severní polokoule mezi 270–370 Pg uhlíku ve formě rašeliny (Turunen a kol., 2002). Toto množství odpovídá 34–46 % uhlíku drženého v atmosféře v podobě oxidu uhličitého (IPCC, 2007).

Rašelinné ekosystémy slouží jako dlouhodobé zásobárny C díky akumulaci částečně rozloženého rostlinného opadu, která je umožněna kombinací několika faktorů: hydrologického režimu, kdy zavodnění vytváří **anoxické prostředí** zpomalující mikrobiální rozklad, **nízkého pH** a přítomnosti vegetace produkující **obtížně rozložitelný opad** – rašelinu (Rydin a Jeglum, 2006). Pro tvorbu rašeliny je klíčová přítomnost rašeliníků rodu *Sphagnum*, jejichž opad je díky svému chemickému složení odolný vůči mikrobiálnímu rozkladu a je zdrojem většiny organických látek v půdě (Hájek a kol., 2011). Prostorovou heterogenitu rostlinného pokryvu vytváří druhy cévnatých rostlin, jejichž opad je snadněji rozložitelný, a které s dominantním rašeliníkem vytváří prostředí s rovnovážnou distribucí živin, umožňující plošnou akumulaci rašeliny (Limpens a kol., 2008).

Díky přítomnosti velkého množství půdního organického uhlíku, který není stabilizován sorpcí na minerální frakci, a vysoké vlhkosti, která společně s nízkým pH, anoxií a malým množstvím živin snižuje rozložitelnost opadu, je v rašelinných půdách **vysoká koncentrace DOC** (Fiedler a Kalbitz, 2003). Rozložitelnost DOM z rašelinišť je obvykle nižší v porovnání s jinými typy DOM (Kalbitz a kol., 2003; Fellman a kol., 2008).

### 3.9 Specifika rašelinných smrčín jako zdrojů DOC

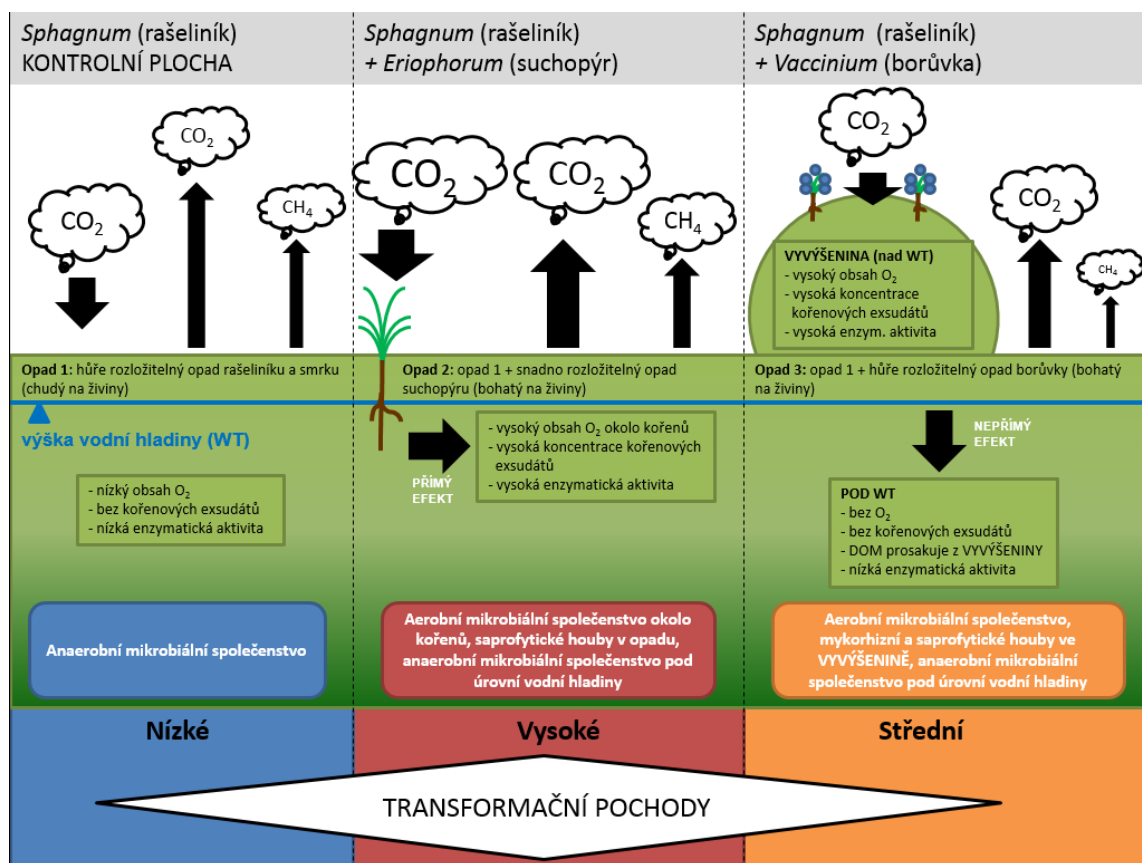
Rašelinné smrčiny významně ovlivňují biodiverzitu boreálních lesních porostů (Ohlson a kol., 1997; Hörnberg a kol., 1998; Økland a kol., 2001). Jsou to relativně stabilní ekosystémy kombinující vlastnosti rašelinišť a lesních ekosystémů a kromě biologické

diverzity jsou ceněny pro svou prostorovou heterogenitu, která vytváří řadu ekologických nik podél celého hydro-topografického gradientu (Økland a kol., 2008). Rašelinné smrčiny jsou syceny podzemní vodou stejně jako minerotrofní rašeliniště (slatinná rašeliniště), která mají díky přísunu živin, především fosforu (Fellman a kol., 2008), podzemní vodou vyšší mikrobiální diverzitu, vyšší pH a odlišné složení opadu než srážkami sycená rašeliniště ombrotrofní (vrchovištní rašeliniště) (Galand a kol., 2005; Kim a kol., 2008; Urbanová a kol., 2011; Gupta a kol., 2012; Lin a kol., 2012). Fellman a kol. (2008) také naměřili vyšší biodegradabilitu DOC z minerotrofního rašeliniště oproti vzorkům z rašeliniště ombrotrofního, které byly charakteristické vyšší aromaticitou a vyšším poměrem DOC:DON. Autoři tak potvrdili předpoklad, že oba tyto parametry jsou vhodnými prediktory biodegradability DOM. **Na základě těchto informací předpokládáme, že DOM tvořená v rašelinných smrčinách bude vykazovat vyšší rozložitelnost v porovnání s DOM z ombrotrofních rašelinišť.**

Rašelinné smrčiny vykazují oproti rašeliništím větší prostorovou heterogenitu danou přítomností smrku a výskytem cévnatých rostlin. **Smrk ztepilý** (*Picea abies*) je v rašelinných smrčinách dominantní dřevinou. Dokáže odolávat chladnému a vlhkému podnebí. Má mělký, obtížně rozložitelný kořenový systém s rozvinutou ektomykorhizou. Díky němu je schopen růst i v podmáčených půdách, kde mu ostatní dřeviny nemohou konkurovat. **Rašeliník Girgensohnův** (*Sphagnum Girgensohnii*) je dominantním rašeliníkem na námi zkoumaných plochách. Může obrústat velké souvislé plochy a někdy zasahuje i do sušších okrajů. Rašeliníky jsou díky stavbě těla, způsobu života a schopnosti růst v kyselém prostředí hlavním činitelem fixace uhlíku a tvorby rašeliny (Spitzer a Bufková, 2008). Produkují opad, který se rozkládá relativně pomalu z důvodu specifického chemického složení a panujících podmínek okolního prostředí (kyselé prostředí, nízká koncentrace kyslíku) (Hájek a kol., 2011). Cévnaté rostliny, které rostou v menších souvislých ploškách (velikost v řádu jednotek metrů čtverečních) vytvářejí mozaikovitou charakteristiku rostlinného pokryvu. Mozaikovité rozmístění těchto rostlinných dominant je způsobeno především mikrotopografií reliéfu a tím i různou výškou vodní hladiny na jednotlivých ploškách (Obr. 2). Na námi zkoumaných plochách se jedná se o porosty brusnice borůvky a suchopýru pochvatého. **Suchopýr pochvatý** (*Eriophorum vaginatum*) je hustě trsnatou travinou dobře přizpůsobenou vlhkosti, a proto pokrývá plochy s vysokou vodní hladinou. Trsy, tvořené ve spodní části odumřelými pochvami, vyčnívají nad úroveň mechorostů a udržují listy a stébla nad vodou. Kořenová pletiva obsahují volné prostory, do kterých je z nadzemních orgánů přiváděn vzduch. Tyto struktury slouží jako podpora



dýchání podzemních ústrojů a umožňují rostlině růst v rašelině trvale prosycené vodou. Listy a lodyhy mají stavbu, která odpovídá suchému prostředí a poskytuje tak ochranu proti přehřívání a vysoušení. **Brusnice borůvka** (*Vaccinium myrtillus*) se vyznačuje odlišným způsobem života. Je to keříkovitá rostlina preferující sušší kyselé podloží, ve kterém vytváří mělký kořenový systém rozprostírající se nad úrovní hladiny spodní vody, proto v rašelinných smrčínách roste ostrůvkovitě na vyvýšených místech. Rozložitelnost odumřelých kořenů je nízká kvůli přítomnosti ligninu a dalších fenolických sloučenin. Oproti suchopýru je u borůvky vyvinuta mykorhiza (erikoidní mykorhiza) umožňující přežití rostliny v půdě s nízkou dostupností živin. Velká část asimilovaného uhlíku transportovaného rostlinou do kořenů je spotřebována mykorhizou a patrně pouze malé množství je uvolněno do půdy (Chapin a kol., 1993; Spitzer a Bufková, 2008).



**Obr. 2.** Schéma popisující hlavní toky, procesy a mikrobiální společenstva pod různými dominantami v rašelinné smrčíně (upraveno podle J. Barty – nepublikovaná data).

**Mozaikovitý výskyt rostlinných dominant (rašeliníku, suchopýru a borůvky) v rašelinné smrčíně indikuje různou hladinu podzemní vody a tedy jiný oxický režim**

na jimi obývané plošce. Zároveň tyto rostliny samy přispívají k rozrůznění podmínek rozdílným složením opadu a kořenových exsudátů, které vstupují do půdy. V experimentální části této práce ověřuji následující hypotézy:

1. Rozložitelnost DOM bude vyšší za přítomnosti kyslíku než v anaerobních podmínkách.
2. Rozložitelnost DOM odebrané z plošek s různými dominantami a z anoxického horizontu se bude lišit.
3. Rozložitelnost DOM se bude významně měnit v průběhu vegetační sezóny ve spojení s rozvojem vegetace a s tím spojenými rozdíly v dostupnosti živin a množství a kvalitě organické hmoty vstupující do půdy.

## 4 Metodika

### 4.1 Popis lokalit

Vzorky byly odebírány na třech lokalitách v centrální části Národního parku Šumava. Jedná se o rašelinnou smrčinu poblíž obce Kvilda (souřadnice: 49°1'4.84" s. š., 13°33'54.01" v. d.), lokalitu Tetřevská slat' (Obr. 3) (souřadnice: 49°1'28,04" s. š., 13°32'32,14" v. d.) a rašelinnou smrčinu poblíž osady Filipova Hut' (souřadnice: 49°1'8.37" s. š., 13°31'42.56" v. d.). Lokality leží v nadmořské výšce 1100 m n. m., 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*) a rašeliník Girgensohnův (*Sphagnum girgensohnii*). Pokryvnost smrku se pohybuje v rozmezí 40–100 %, rašeliník vytváří maloplošné souvislé porosty. Dále se na lokalitách vyskytují dva kodominantní druhy, suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*) a brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*). Rašeliník a suchopýr převládají na podmáčených místech s hladinou vody u povrchu, smrk a borůvka naopak na vyvýšených místech s nižší hladinou podzemní vody.



**Obr. 3.** Rašelinná smrčina (lokalita Tetřevská slat').

### 4.2 Odběr vzorků

Vzorky byly odebírány třikrát v průběhu roku 2013, a to 20. května, 16. července a 17. září. Tyto odběry by měly reprezentovat situaci na počátku, vrcholu a konci vegetační sezóny

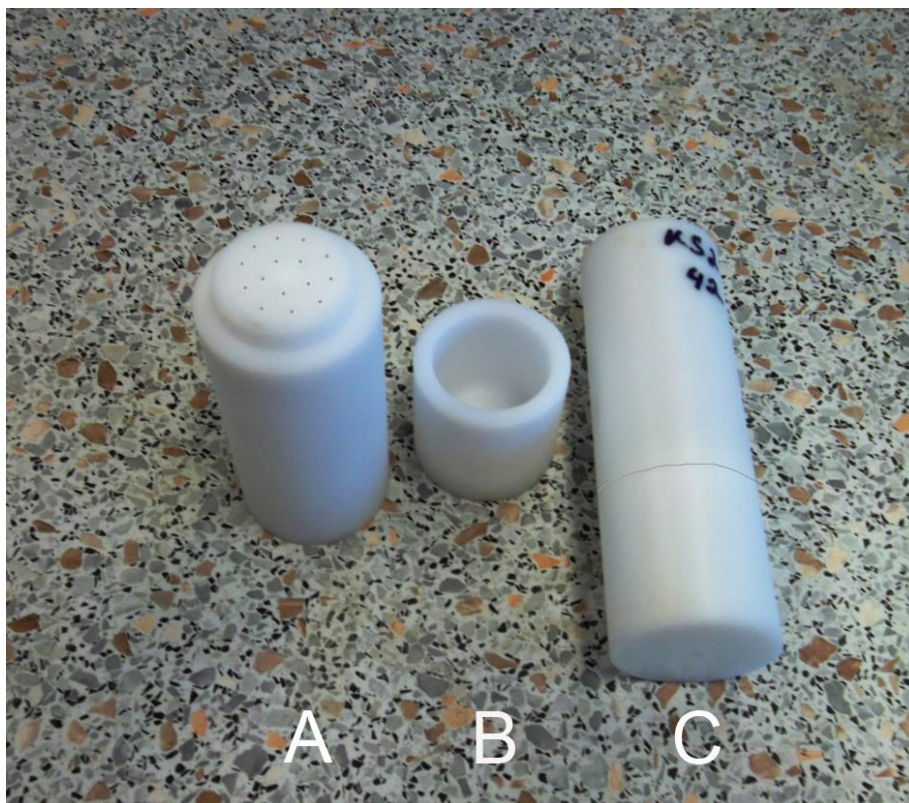
na sledovaných lokalitách. Na všech lokalitách byly vždy ve čtyřech opakováních odebrány půdní vzorky z hloubky 10–20 cm pod každou ze tří dominant (suchopýr, borůvka, rašeliník). Dále byl pouze pod borůvkou odebrán ve čtyřech opakováních anoxický půdní horizont z hloubky 35–45 cm.

K vyjmutí půdního vzorku byl použit půdní odběrák (korer) s vnitřním čtvercovým průřezem o rozměrech  $6 \times 6$  cm, kterým lze odebrat půdu až do hloubky cca 70 cm (Obr. 4).



**Obr. 4.** Půdní odběrák s půdním monolitem.

Z neporušených půdních vzorků byly ihned na místě nožem vyříznuty půdní monolity potřebných rozměrů a přeneseny do plastových válečků o objemu  $55 \text{ cm}^3$  (Obr. 5). Tyto plastové válečky mají dno opatřené otvory o průměru 0,5 mm. Pod dno s otvory byla nasazena sběrná nádobka o objemu 10 ml určená k zachycení unikajícího půdního roztoku. Válečky se sběrnými nádobkami byly zabaleny do plastové fólie a uloženy do chladicího boxu, ve kterém byly při teplotě  $4 \text{ }^\circ\text{C}$  uchovávány do druhého dne.



**Obr. 5.** Plastový váleček. A – dno válečku s otvory; B – sběrná nádobka; C – váleček s nasazenou sběrnou nádobkou.

### 4.3 Zpracování vzorků

Druhý den byly půdní vzorky zpracovány v laboratoři. Plastové válečky se sběrnými nádobkami byly centrifugovány při 4 °C a 4 500 rpm (otáčky za minutu) až do získání minimálně 15 ml půdního roztoku. Vzorky půdních roztoků byly dále centrifugovány v 50 ml centrifugačních zkumavkách při 14 000 rpm po dobu 30 min, aby byly odstraněny nerozpuštěné látky a usnadněna následná podtlaková filtrace vzorků přes membránu Express plus (Merck Millipore) s póry o velikosti 0,2  $\mu\text{m}$ . Poté byla v každém vzorku změřena koncentrace organického uhlíku pomocí přístroje LiquiToC II (Elementar, Německo) a na základě výsledků měření byly všechny vzorky naředěny na jednotnou koncentraci uhlíku 20 mg C l<sup>-1</sup>.

Potom byly vždy 3 ml každého vzorku napipetovány do dvou 12 ml plynotěsných skleněných zkumavek (Vacutainer) a obohaceny 60  $\mu\text{l}$  inokula. Inokulum bylo připraveno následovně: čtyři vzorky půdy pocházející zpod tří dominant a z anoxického horizontu z lokality Tetřevská slat' (vždy po 1 g čerstvé půdy) byly smíchány a rozředěny ve 40 ml destilované vody. Roztok byl po dobu jedné hodiny protřepáván a poté centrifugován při

500 rpm po dobu dvou minut. Zkumavky byly uzavřeny víčky s plynotěsnými septy. Z každé lokality tak byly získány dvě stejné sady po 16 vzorcích. První sada vzorků byla inkubována v aerobním prostředí. Plyný objem (*headspace*) těchto zkumavek tvořil vzduch a bylo tak možné následně analyzovat biodegradabilitu DOM za aerobních podmínek. Zkumavky z druhé sady byly po uzavření profoukány čistým dusíkem a sloužily k analýze biodegradability DOM za anaerobních podmínek. Nepřítomnost kyslíku v těchto vzorcích byla vždy ověřena na plynovém chromatografu. K oběma sadám vzorků byla připravena slepá měření (blanky) tak, že do tří zkumavek byly místo vzorků přidány 3 ml destilované vody obohacené 60  $\mu$ l inokula. Poté s nimi bylo nakládáno stejně jako s ostatními vzorky. Všechny vzorky byly inkubovány po dobu 40 dní při teplotě 20 °C. Tato metoda je stejná jako použili McDowell a kol. (2006), pouze nebyly přidány živiny. Jejich přidání do vzorků bylo otestováno a nebyl zjištěn zásadní vliv na dynamiku DOC.

Koncentrace CO<sub>2</sub> (a kontrola nepřítomnosti O<sub>2</sub>) v plyném objemu zkumavek byla měřena po 2, 7, 21 a 40 dnech inkubace pomocí plynového chromatografu HP 6890 (Agilent, USA). K analýze bylo vždy použito 0,2 ml vzorku odebíraných pomocí 1 ml injekční stříkačky po důkladném promíchání vzorku. Při měření anaerobních variant byla injekční stříkačka vždy před odebráním vzorku propláchnuta čistým dusíkem.

#### 4.4 Výpočty kumulativní respirace a biodegradability DOM

Množství CO<sub>2</sub>, vyprodukovaného při rozkladu DOM ve vzorku v každém odběru bylo vypočítáno následovně:

- 1) Objem CO<sub>2</sub> v plyném objemu nádoby

$$G = \frac{c_{CO_2} \cdot V_G}{1000} \quad [\mu l CO_2]$$

$c_{CO_2}$  koncentrace CO<sub>2</sub> změřená na plynovém chromatografu (ppm)

$V_G$  plyný objem zkumavky (ml)

- 2) Objem CO<sub>2</sub> rozpuštěného v roztoku

$$L = 0,942 \cdot p_{CO_2} \cdot V_L \quad [\mu l CO_2]$$

$p_{CO_2}$  parciální tlak CO<sub>2</sub> vyprodukovaný na 1 ml roztoku (koncentrace CO<sub>2</sub> v ppm/10<sup>6</sup>)

$V_L$  objem půdního roztoku ve zkumavce ( $\mu\text{l}$ )

0,942 Bunsenův absorpční koeficient pro 20 °C

3) Celkový objem  $\text{CO}_2$  vyprodukovaný na 1 ml roztoku

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

4) Celková hmotnost uhlíku vyprodukovaného na 1 ml roztoku

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

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

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

Kumulativní respirace byla stanovena jako celková hmotnost uhlíku vyprodukovaného na 1 ml roztoku na konci inkubace (po 40 dnech).

Biodegradabilita DOM byla vyjádřena **relativně** (%) jako podíl množství C- $\text{CO}_2$  uvolněného z 1 ml z DOM za 40 dní inkubace ve 20 °C z původně přítomných 20  $\mu\text{g C ml}^{-1}$ .

#### 4.5 Statistické vyhodnocení dat

Hodnocena byla relativní biodegradabilita DOM, tedy procentuální podíl uhlíku mineralizovaného na C- $\text{CO}_2$  z původně přítomných 20  $\mu\text{g C ml}^{-1}$  za 40 dní inkubace ve 20 °C v aerobních a anaerobních podmínkách. Data byla nejprve zlogaritmována pro přiblížení k normálnímu rozdělení, toho však i přesto dosaženo nebylo. Pro statistické vyhodnocení naměřených dat byl použit program Statistica 12 (Stasoft, Inc.). Biodegradabilita DOC v aerobních a anaerobních podmínkách byla srovnávána použitím T-testu a dále byla aerobní a anaerobní varianta pokusu hodnocena samostatně. Vliv lokality (L; Tetřevská slat', Kvilda, Filipova Hut'), sezóny (S; jaro, léto, podzim) a typu vzorku (D; odběr pod třemi různými rostlinnými dominantami z hloubky 10–20 cm a dále z anoxického horizontu z hloubky 35–45 cm) byl hodnocen pomocí obecných lineárních modelů. Tyto parametry (L, S, D) byly zadány jako kategoriální proměnné, lokalita navíc jako proměnná s náhodným efektem. Dále byl hodnocen vliv interakce mezi sezónou a dominantou (předpoklad možného různého chování dominant v průběhu sezóny) a interakce mezi plochou a dominantou (předpoklad rozdílů mezi jednotlivými plochami, zejména v množství živin a možný vliv na rozvoj rostlinných dominant v průběhu sezóny). Pokud byl zjištěn

průkazný vliv některé proměnné na rozložitelnost DOM, data byla dále hodnocena pomocí Tukey HSD testu.



## 5 Výsledky

### 5.1 Biodegradabilita DOM za aerobních versus anaerobních podmínek

Biodegradabilita DOM byla jednoznačně vyšší za aerobních než za anaerobních podmínek (T-test, df 286, t value 5,91,  $p < 0,001$ ). Dále hodnotím tyto varianty v samostatných kapitolách.

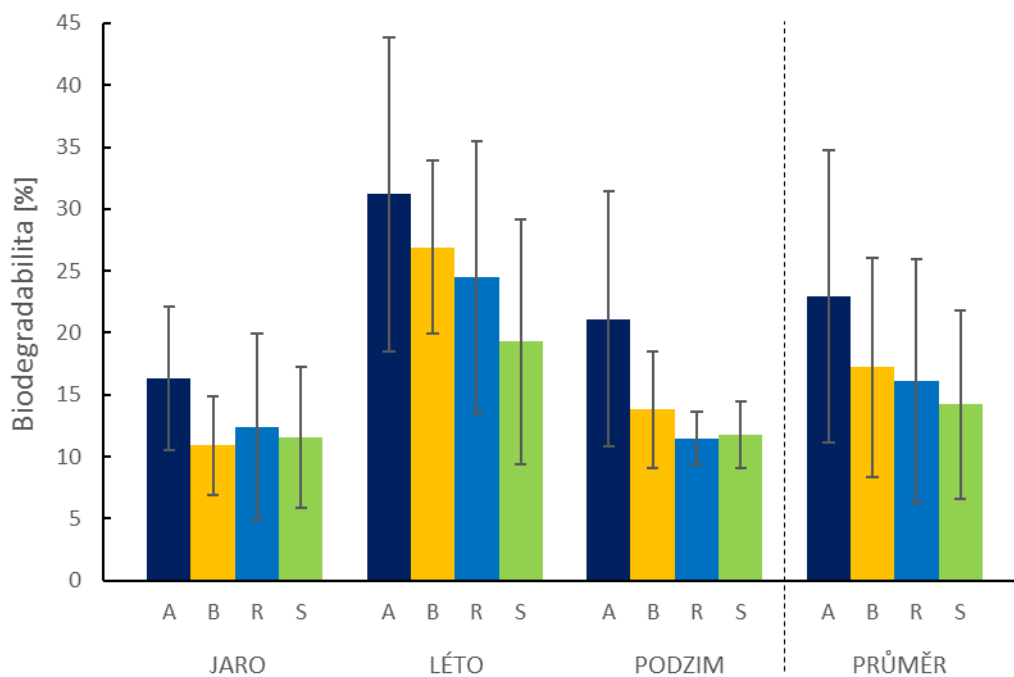
### 5.2 Biodegradabilita DOM v aerobních podmínkách

Vzorky odebrané na jednotlivých odběrových plochách se od sebe nelišily rozložitelností DOM (Tab. 1), i když vzorky z Filipovy Huti (F) vykazovaly mírně nižší průměrné hodnoty biodegradability DOM v porovnání se vzorky z Tetřevské slati (T) a Kvildy (K) (Obr. 7). Dále proto zobrazují biodegradabilitu DOM v jednotlivých typech vzorků zprůměrovanou přes všechny tři odběrové plochy. Nejvyšší rozložitelnost DOM vykazovaly vzorky odebrané z anoxického horizontu a ta dále klesala v pořadí vzorků odebraných pod borůvkou, rašeliníkem a suchopýrem (Obr. 6). Ani tyto rozdíly však nebyly statisticky průkazné (Tab. 1). Jediným faktorem s průkazným vlivem byla **sezóna** (Tab. 1), kdy rozložitelnost DOM byla vyšší v létě než na jaře a na podzim (Tukey HSD,  $p < 0,001$ ) (Obr. 6).

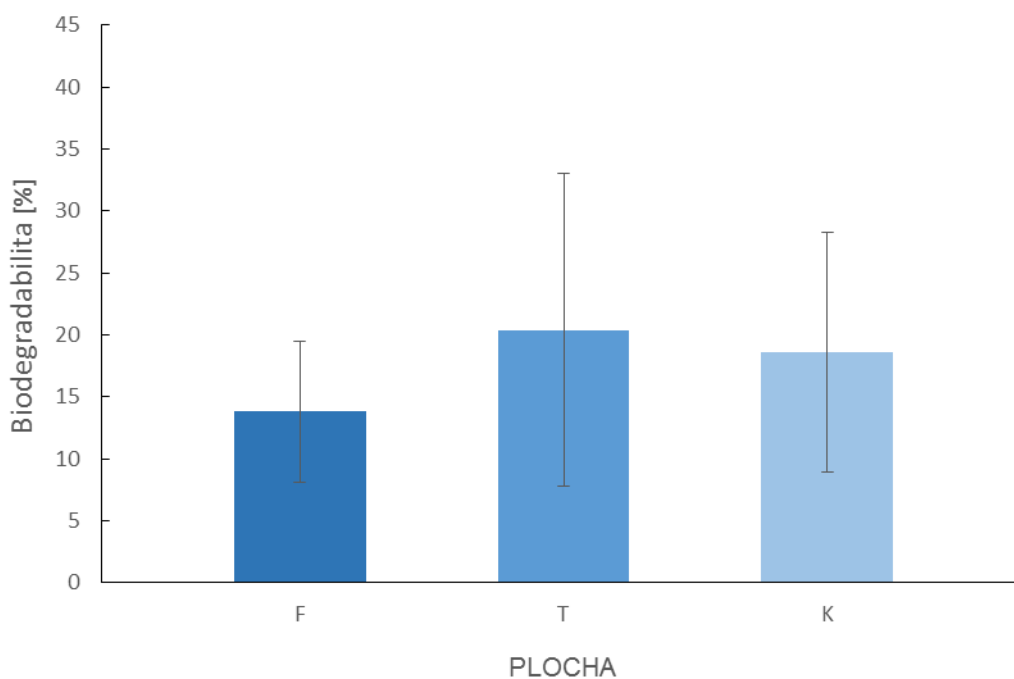
Dále byl jako průkazný zjištěn vliv interakce **plochy a dominanty** (Tab. 1). Zatímco na Kvildě se od sebe jednotlivé typy vzorků nelišily, na Tetřevské slati byla zjištěna vyšší rozložitelnost DOM z anoxického horizontu oproti ostatním typům vzorků (Tukey HSD,  $p < 0,01$ ) podobně jako na Filipově Huti, kde byla rozložitelnost DOM z anoxického horizontu vyšší v porovnání se vzorky odebranými pod rašeliníkem a suchopýrem (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ).

Tab. 1. Statistické zhodnocení parametrů s předpokládaným vlivem na biodegradabilitu DOM.

| Biodegradabilita DOM |                 | Dominanta (D) | Plocha (P) | Sezóna (S) | S*D  | P*D      |
|----------------------|-----------------|---------------|------------|------------|------|----------|
| Za aerob. podmínek   | Stupně volnosti | 3             | 2          | 2          | 6    | 6        |
|                      | F               | 2,7           | 2,22       | 43,43      | 1,04 | 3,79     |
|                      | p               | ns            | ns         | $< 0,001$  | ns   | $< 0,01$ |
| Za anaerob. podmínek | Stupně volnosti | 3             | 2          | 2          | 6    | 6        |
|                      | F               | 1,97          | 0,48       | 16,81      | 1,15 | 2,35     |
|                      | p               | ns            | ns         | $< 0,001$  | ns   | $< 0,05$ |



Obr. 6. Biodegradabilita DOM všech typů vzorků v aerobních podmínkách. Znázorněny jsou průměrné hodnoty všech ploch pro jednotlivé sezóny ( $n = 12, \pm SD$ ) a průměr všech sezón ( $n = 36, \pm SD$ ). A – anoxický horizont, B – borůvka, R – rašelíník, S – suchopýr.

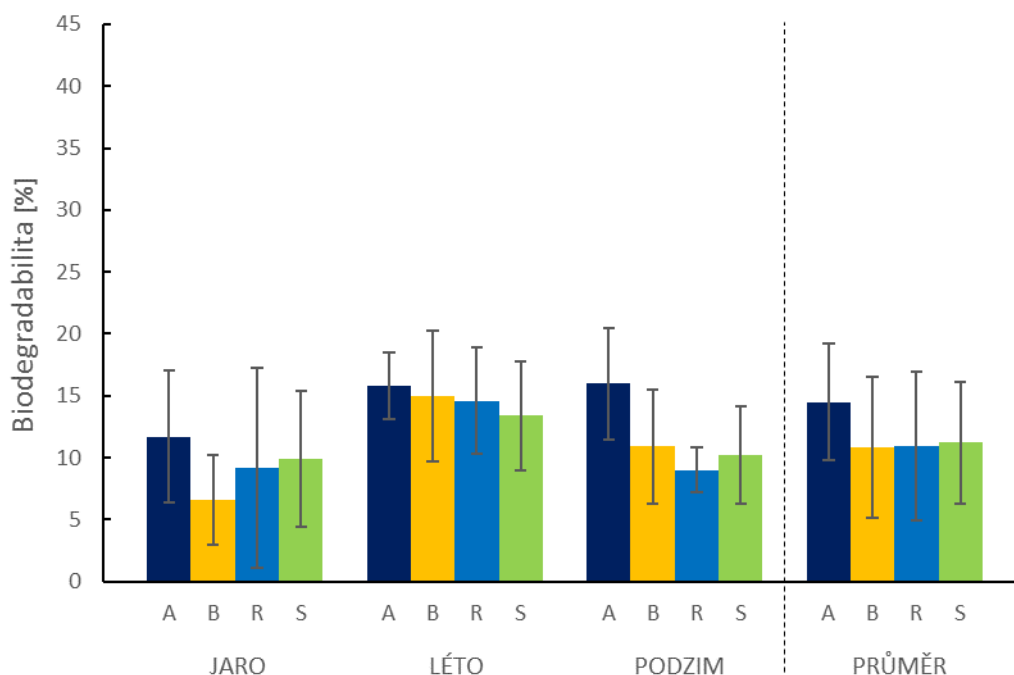


Obr. 7. Porovnání biodegradability DOM v aerobních podmínkách mezi jednotlivými plochami. Znázorněny jsou průměry ( $n = 48, \pm SD$ ). F – Filipova Huť, T – Tetřevská slat', K – Kvilda.

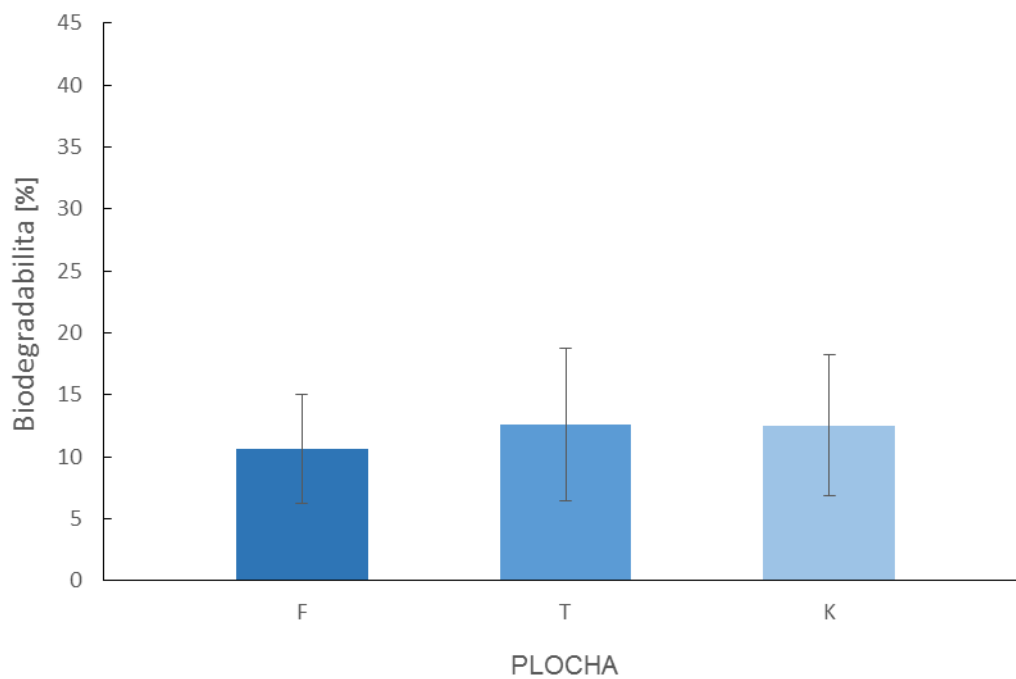
### 5.3 Biodegradabilita DOM v anaerobních podmínkách

Podobně jako v aerobních podmínkách se průměrná rozložitelnost DOM v anaerobii nelišila mezi jednotlivými odběrovými plochami (Tab. 1), i když i zde byly hodnoty nejnižší ve vzorcích z Filipovy Huti (Obr. 9). V porovnání jednotlivých typů vzorků byl opět největší podíl DOM mineralizován ve vzorcích z hlubšího anoxického horizontu oproti ostatním typům vzorků (Obr. 8). Rozdíly mezi jednotlivými typy vzorků opět nebyly statisticky průkazné (Tab. 1) a byly menší než v aerobních podmínkách. Stejně jako u aerobní varianty byl zjištěn průkazný vliv **sezóny** (Tab. 1), kdy nejvyšší rozložitelnost DOM v anaerobii byla naměřena v létě, nižší na podzim a nejnižší na jaře (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ) (Obr. 8).

Interakce **plochy a dominanty** byla vyhodnocena také jako průkazná ( $p < 0,05$ ) (Tab. 1). Na Filipově Huti byla zjištěna vyšší rozložitelnost DOM ve vzorcích z anoxického horizontu než ve vzorcích odebraných pod rašeliníkem (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ) a na Tetřevské slati byla rozložitelnost DOM z anoxického horizontu vyšší v porovnání se vzorky odebranými pod borůvkou (Tukey HSD,  $p < 0,05$ ). Na Kvildě nebyl zjištěn žádný rozdíl mezi jednotlivými typy vzorků.



Obr. 8. Biodegradabilita DOM všech typů vzorků v anaerobních podmínkách. Znázorněny jsou průměrné hodnoty všech ploch pro jednotlivé sezóny ( $n = 12, \pm SD$ ) a průměr všech sezón ( $n = 36, \pm SD$ ). A – anoxický horizont, B – borůvka, R – rašeliník, S – suchopýr.



Obr. 9. Porovnání biodegradability DOM v anaerobních podmínkách mezi jednotlivými plochami. Znáznorněny jsou průměry ( $n = 48, \pm SD$ ). F – Filipova Huť, T – Tetřevská slat', K – Kvilda.

## 6 Diskuze

### 6.1 Biodegradabilita DOM v aerobních a anaerobních podmínkách

Průměrná biodegradabilita DOC v aerobních podmínkách byla  $17,6 \% \pm 10,1$  (průměr  $\pm$  SD) a v anaerobních podmínkách  $11,9 \% \pm 5,6$  (průměr  $\pm$  SD). Biodegradabilita se obvykle měří v aerobních podmínkách a pohybuje se v rozmezí 10–44 % (Jandl a Sletten, 1999; Kalbitz a kol., 2000; Qualls, 2005; Sachse a kol., 2001). Ve shodě s těmito hodnotami se pohybovala biodegradabilita aerobních vzorků, se kterými jsem pracoval (8–46 %). Biodegradabilita anaerobních vzorků byla zjištěna v rozmezí 5–19 %. V aerobních podmínkách byla biodegradabilita DOC ve všech vzorcích vždy vyšší oproti podmínkám anaerobním. Nižší biodegradabilita v anaerobních podmínkách může být způsobena omezenou biologickou aktivitou a tedy sníženým metabolickým potenciálem aerobních mikroorganismů čelícím anoxickému prostředí. Navíc metabolismus anaerobních mikroorganismů se vyznačuje nižším energetickým výnosem na jednotku substrátu než aerobní respirace (Zehnder a Stumm, 1988; Fenchel a Finlay, 1995). Také biologická dostupnost substrátů pro řadu enzymatických procesů, zvláště těch, jež jsou katalyzovány oxygenázami (extracelulárními oxidoredukčními enzymy zprostředkovávajícími přenos atomů kyslíku z molekuly  $O_2$  na organický substrát), je v anoxických podmínkách omezená (Zehnder a Colberg, 1986). Tusseau-Vuillemin a kol. (2003) uvádějí, že dalším faktorem snižujícím biodegradabilitu v anaerobních podmínkách je zpomalený obrat bakteriální biomasy.

### 6.2 Biodegradabilita DOM na sledovaných lokalitách

Vliv odběrové plochy na rozložitelnost DOM nebyl vyhodnocen jako statisticky průkazný, ale biodegradabilita vzorků odebraných na Filipově Huti byla nižší oproti dvěma zbývajícím lokalitám. Tento trend platil pro aerobní i anaerobní variantu pokusu a mohl být způsoben rozdíly v kvalitě rozpuštěného organického uhlíku. Neměl jsem však dostupné informace pro ověření tohoto předpokladu. Dalším možným vysvětlujícím faktorem je množství živin (dusíku, fosforu), jejichž nedostatek má za následek omezení mikrobiální aktivity spojené s dekompozicí DOM (Bolan a kol., 2011). Šantrůčková a kol. (2006) uvádí, že rychlost dekompozice je více limitována dostupností živin než nízkou rozložitelností obsažených sloučenin. U vzorků DOM odebraných na mnou sledovaných lokalitách bylo provedeno měření obsahu živin. Z naměřených nepublikovaných dat, která jsem měl k dispozici, vyplývá, že poměr DOC:N (kdy N reprezentuje celkový N obsažený v DOM) nebyl v rámci sledovaných lokalit rozdílný. Byl však patrný vyšší poměr  $DOC:N_{\min}$  ( $N_{\min}$  – minerální

dusík) a DOC:SRP (SRP – rozpustný reaktivní fosfor) u vzorků odebraných na Filipově Huti oproti ostatním lokalitám. To indikuje, že na této lokalitě je biodegradabilita DOM více limitována dostupností živin oproti vzorkům pocházejícím z Tetřevské slati a Kvildy.

### 6.3 Vliv typu vzorku na biodegradabilitu DOM

Rozdíl v rozložitelnosti DOM mezi jednotlivými dominantami rovněž nebyl oproti mé představě statisticky průkazný. Ve vzorcích DOM pocházejících z anoxického horizontu (30–60 cm) však byla biodegradabilita DOM vždy vyšší než ve vzorcích odebraných ze svrchní vrstvy rašeliny (0–30 cm) bez ohledu na to, pod kterou rostlinnou dominantou byly odebrány. Ve větší odběrové hloubce může být DOM méně dostupná biologickému rozkladu, což může být dáno například nižší mikrobiální biomasou, a míra dekompozice je zde nižší (Ludwig a kol., 2000; Müller a kol., 2009). Častá zvýšená koncentrace DOC v anoxickém horizontu je způsobena nízkou oxidací nebo omezenou mikrobiální aktivitou a lehce rozložitelné organické látky (např. především acetát a jiné organické kyseliny) se mohou hromadit v půdním roztoku (Küsel a Drake, 1999). Vzorky z anoxického horizontu měly (dle nepublikovaných výsledků měření) oproti ostatním typům vzorků také nejnižší poměr  $\text{DOC:N}_{\min}$  a zároveň nejvyšší poměr  $\text{N}_{\min}:\text{N}$  (poměr minerálního dusíku k celkovému dusíku v DOM), což opět značí vyšší dostupnost živin pro mikrobiální rozklad DOM. Na celkový poměr  $\text{DOC:N}$  neměl typ vzorku vliv. Měřeno bylo také pH, které bylo vyšší u vzorků odebraných v anoxickém horizontu a pod rašeliníkem než u vzorků odebraných pod borůvkou a suchopýrem. Na Kvildě bylo průměrné pH všech vzorků  $\text{pH} = 4,05 \pm 0,18$  (průměr  $\pm$  SD). U ostatních lokalit bylo takhle nízké pH zjištěno u vzorků odebraných pod suchopýrem a borůvkou, vzorky odebrané z anoxického horizontu a pod rašeliníkem měly pH o 3–5 desetin vyšší, tedy mezi hodnotami 4,33 až 4,45. Podle Marschnera a Kalbitze (2003) je pH jedním z faktorů, které ovlivňují biodegradabilitu DOM. S klesajícím pH klesá rozpustnost DOM a dochází ke kondenzaci molekul (Guggenberger, 1994). Se zvyšujícím se pH naopak narůstá mikrobiální aktivita, jejímž důsledkem je zvýšená dekompozice DOM.

Dále jsem zjistil průkazný interakce plochy a typu vzorku na biodegradabilitu DOM. Zatímco v rašelinné smrčíně na Kvildě byla rozložitelnost DOM z jednotlivých typů vzorků srovnatelná, na Tetřevské slati a Filipově Huti se významně lišila biodegradabilita DOM pocházející ze svrchní a hlubší vrstvy půdního profilu (viz výše). Možným vysvětlujícím faktorem je opět vliv pH, protože na posledních dvou plochách se hodnoty pH v DOM jednotlivých typů vzorků lišilo, zatímco u vzorků z rašelinné smrčiny Kvilda bylo u všech typů vzorků podobné.

## 6.4 Vliv sezóny

Sezóna byla parametrem s největším a průkazným vlivem na rozložitelnost DOM. Nejvyšší biodegradabilita DOM byla zjištěna ve vzorcích odebraných v létě oproti vzorkům z jara a podzimu. Vlastnosti a kvalita DOM v rašelinných smrčínách se mění v průběhu roku podle sezónních parametrů, jako jsou teplota, vodní režim a rozvinutá vegetace. Ty ovlivňují složení organických látek a intenzitu vstupu těchto sloučenin do půdy. S tím může dále souviset i změna ve složení mikrobiálních společenstev a tedy procesů přeměn DOM. Koncentrace DOC v půdním roztoku a rozložitelnost je obvykle nejvyšší v létě (Hongve, 1999; Kalbitz a Popp, 1999; Kaiser a kol., 2001; Yano a kol., 2000) z důvodu zvýšeného uvolňování kořenových exsudátů (vysoce labilní sacharidy, aminokyseliny a organické kyseliny) a mikrobiálních metabolitů do půdy (Paul a Clark, 1996). Také střídání přísušků a vlhkých cyklů během léta může přispívat ke zvýšení koncentrace DOM a její rozložitelnosti, protože dochází k rozrušování půdních agregátů, lýze mikrobiálních buněk a stimulaci mikrobiální aktivity, jejíž nárůst vede ke zvýšení biodegradability a mineralizaci DOM (Zsolnay a Görlitz, 1994; Borcken a kol., 1999; Lundquist a kol., 1999). Avšak Marschner a Bredow (2002) pozorovali, že za určitých okolností může dojít i k vyčerpání DOM v letní sezóně, pokud míra rozkladu a mineralizace DOM převýší její vstup do půdy. Autoři zjistili, že se zvýšenou teplotou klesala koncentrace DOM, ale zároveň se zvyšovala její biodegradabilita. Možným vysvětlením bylo vyčerpání substrátu a živin mikroorganismy s následným odumřímáním části mikrobiální populace, rozložením buněk a uvolněním snadno rozložitelných látek do půdního roztoku. Lze předpokládat, že zvýšená biodegradabilita DOM v létě, tedy ve vrcholu vegetační sezóny, je způsobená kombinací výše jmenovaných faktorů. Později, až budou dostupná data o kvalitě DOM a sezónní změně ve složení mikrobiálních společenstev z jednotlivých odběrů, bude možné usuzovat, který z výše jmenovaných faktorů má na rozložitelnost DOM větší vliv.

## 7 Závěr

Tato práce se zabývá rozpuštěnou organickou hmotou a její mikrobiální rozložitelností v rašelinném ekosystému. Studium dostupné literatury jsem získal informace pro sepsání literární rešerše na téma „Biodegradabilita DOM v rašelinných smrčínách“. Dále jsem na základě 40denního inkubačního experimentu statisticky zhodnotil vliv rostlinné dominanty, sezóny a odběrové plochy na biodegradabilitu DOM. Průměrná biodegradabilita DOM se pohybovala okolo 15 % a byla dle předpokladu vyšší v aerobních než v anaerobních podmínkách, protože anaerobní rozklad nedosahuje účinnosti aerobní respirace. Rozložitelnost DOM byla srovnatelná na všech třech odběrových plochách. Nebyla potvrzena hypotéza, že výskyt různých rostlinných dominant může průkazně ovlivnit rozložitelnost DOM, pocházející ze svrchní vrstvy půdy (0–30 cm) pod nimi. Pouze vzorky DOM z hlubšího anoxického horizontu (30–60 cm) vykazovaly mírně vyšší rozložitelnost oproti ostatním typům vzorků ze svrchní vrstvy rašeliny. Sezóna byla vyhodnocena jako nejvýznamnější faktor ovlivňující biodegradabilitu DOM. Ta byla dle předpokladu nejvyšší v létě, což pravděpodobně souvisí s vrcholem vegetace a s tím spojeným významným vstupem kořenových exsudátů do půdy, změnou ve složení a aktivitě mikrobiálního společenstva a vlivem těchto procesů na dostupnost živin v půdě.



## 8 Seznam použité literatury

**Aira M., Sampedro L., Monroy F., Dominguez J. 2008.** Detritivorous earthworms directly modify the structure, thus altering the functioning of a microdecomposer food web. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2511–2516.

**Amon R.M.W., Fitznar H.P., Benner R. 2001.** Linkages among the bioreactivity, chemical composition and diagenetic state of marine dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography* 46: 287–297.

**Blaser P. 1994.** The role of natural organic matter in the dynamics of metals in forests soils. In: *Humic Substances in the Global Environment and Implications on Human Health* (Senesi N., Miano T.M. eds.), Amsterdam, Elsevier, 943–960.

**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.

**Bolan N.S., Adriano D.C., Kunhikrishnan A., James T., McDowell R., Senesi N. 2011.** Dissolved organic matter: Biogeochemistry, dynamics and environmental significance in soils. In: *Advances in Agronomy* (Sparks D.L. ed.), Burlington, Academic press, Elsevier, 1–75.

**Bolan N.S., Adriano D.C., de-la-Luz M. 2004.** Dynamics and environmental significance of dissolved organic matter in soil. *Super Soil 2004: 3rd Australian New Zealand Soils Conference*. University of Sydney, Australia. Published on CD-ROM.

**Bolan N.S., Baskaran S., Thiagarajan S. 1996.** An evaluation of the methods of measurement of dissolved organic carbon in soils, manures, sludges, and stream water. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 27: 2723–2737.

**Borken W., Xu Y.J., Brumme R., Lamersdorf N. 1999.** A climate change scenario for carbon dioxide and dissolved organic carbon fluxes from a temperate forest soil: Drought and rewetting effects. *Soil Science Society of America Journal* 63: 1848–1855.

**Dilly O., Bloem J., Vos A., Munch J.C. 2004.** Bacterial diversity in agricultural soils during litter decomposition. *Applied and Environmental Microbiology* 70: 468–474.

**Elliott E.T. 1986.** Aggregate structure and carbon, nitrogen and phosphorus in native and cultivated soils. *Soil Science Society of America Journal* 50: 627–633.

**Fellman J.B., D'Amore D.V., Hood E., Boone R.D. 2008.** Fluorescence characteristics and biodegradability of dissolved organic matter in forest and wetland soils from coastal temperate watersheds in southeast Alaska. *Biogeochemistry* 88: 169–184.

- Fenchel T., Finlay B.J. 1995.** Ecology and evolution in anoxic worlds. In: Ecology and Evolution (Oxford Series), Oxford, Oxford University Press, 276 p.
- Fiedler S., Kalbitz K. 2003.** Concentrations and properties of dissolved organic matter in forest soils as affected by the redox regime. *Soil Science* 168: 793–801.
- Freeman C., Ostle N., Kang H. 2001.** An enzymic ‘latch’ on a global carbon store. *Nature* 409:149.
- Galand P.E., Fritze H., Conrad R., Yrjälä K. 2005.** Pathways for methanogenesis and diversity of methanogenic *Archaea* in three boreal peatland ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology* 71: 2195–2198.
- Giesler R., Lundström U. 1993.** Soil solution chemistry: Effects of bulking soil samples. *Soil Science Society of America Journal* 57: 1283–1288.
- Gorham E. 1991.** Northern peatlands: Role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* 1:182–195.
- Guggenberger G. 1994.** Acidification effects on dissolved organic matter mobility in spruce forest ecosystems. *Environment International* 20: 31–41.
- Guggenberger G., Christensen B.T., Zech W. 1994a.** Land-use effects on the composition of organic matter in particle-size separates of soil: I. Lignin and carbohydrate signature. *European Journal of Soil Science* 45: 449–458.
- Guggenberger G., Zech W., Schulten H.R. 1994b.** Formation and mobilization pathways of dissolved organic matter – evidence from chemical structural studies of organic matter fractions in acid forest floor solutions. *Organic Geochemistry* 21: 51–66.
- Guggenberger G., Kaiser K. 2003.** Dissolved organic matter in soil: Challenging the paradigm of sorptive preservation. *Geoderma* 113: 293–310.
- Guggenberger G., Kaiser K., Zech W. 1998.** Mobilization and immobilization of dissolved organic matter in forest soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 161: 401–408.
- Gupta V., Smemo K.A., Yavitt J.B., Basiliko N. 2012.** Active methanotrophs in two contrasting North American peatland ecosystems revealed using DNA-SIP. *Microbial Ecology* 63: 438–445.
- Gustafsson Ö., Gschwend P.M. 1997.** Aquatic colloids: Concepts, definitions and current challenges. *Limnology and Oceanography* 42: 519–528.
- Haney R.L., Franzluebbers A.J., Virginia L.J., Johnson M.-V., Haney E.B., White M.J., Harmel R.D. 2012.** Soil organic C:N vs. water-extractable organic C:N. *Open Journal of Soil Science* 2: 269–274.

- 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.
- van Hees, P.A.W., Andersson A.M.T., Lundström U.S. 1996.** Separation and organic low molecular weight aluminum complex in soil solution by liquid chromatography. *Chemosphere* 33: 1951–1966.
- Herbert B.E., Bertsch P.M., Novak J.M. 1993.** Pyrene sorption by water-soluble organic carbon. *Environmental Science and Technology* 27: 398–403.
- Hongve D. 1999.** Production of dissolved organic carbon in forested catchments. *Journal of Hydrology* 224: 91–99.
- Hörnberg G., Zackrisson O., Segerström U., Svensson B.W., Ohlson M., Bradshaw R.H.W. 1998.** Boreal swamp forests. *BioScience* 48: 795–802.
- Chen H.Q., Hou R.X., Gong Y.S., Li H.W., Fan M.S., Kuzyakov Y. 2009.** Effects of 11 years of conservation tillage on soil organic matter fractions in wheat monoculture in Loess Plateau of China. *Soil and Tillage Research* 106: 85–94.
- Chantigny M.H. 2003.** Dissolved and water-extractable organic matter in soils: A review on the influence of land use and management practices. *Geoderma* 113: 357–380.
- Chapin F.S. III, Moilanen L., Kielland K. 1993.** Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature* 361: 150–152.
- IPCC. 2007.** The physical science basis – contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, United Kingdom and New York, Cambridge University Press, 996 p.
- Jandl R., Sletten R.S. 1999.** Mineralisation of forest soil carbon: Interactions with metals. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 162: 623–629.
- Jinbo Z., Changchun S., Wenyan Y. 2006.** Land use effects on the distribution of labile organic carbon fractions through soil profiles. *Soil Science Society of America Journal* 70: 660–667.
- Jones D.L., Kielland K. 2002.** Soil amino acid turnover dominates the nitrogen flux in permafrost-dominated taiga forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 209–219.
- Jones D.L., Willett V.B. 2006.** Experimental evaluation of methods to quantify dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic carbon (DOC) in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 991–999.
- Kaiser K., Guggenberger G. 2000.** The role of DOM sorption to mineral surfaces in the preservation of organic matter in soils. *Organic Geochemistry* 31: 711–725.

- Kaiser K., Guggenberger G., Haumaier L., Zech W. 2001.** Seasonal variations in the chemical composition of dissolved organic matter in organic forest floor layer leachates of old-growth Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in northeastern Bavaria, Germany. *Biogeochemistry* 55: 103–143.
- Kalbitz K., Meyer A., Yang R., Gerstberger P. 2007.** Response of dissolved organic matter in the forest floor to long-term manipulation of litter and throughfall inputs. *Biogeochemistry* 86: 301–318.
- Kalbitz K., Popp P. 1999.** Seasonal impacts on  $\beta$ -hexachlorocyclohexane concentration in soil solution. *Environmental Pollution* 106: 139–141.
- Kalbitz K., Schmerwitz J., Schwesig D., Matzner E. 2003.** Biodegradation of soil-derived dissolved organic matter as related to its properties. *Geoderma* 113: 273–291.
- 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.
- Khomutova T.E., Shirshova L.T., Tinz S., Rolland W., Richter J. 2000.** Mobilization of DOC from sandy loamy soils under different land use (Lower Saxony, Germany). *Plant and Soil* 319: 13–19.
- Kiikkilä O., Kitunen V., Smolander A. 2005.** Degradability of dissolved soil organic carbon and nitrogen in relation to tree species. *FEMS Microbiology Ecology* 53: 33–40.
- Kiikkilä O., Kitunen V., Smolander A. 2006.** Dissolved soil organic matter from surface organic horizons under birch and conifers: Degradation in relation to chemical characteristics. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 737–746.
- Kiikkilä O., Kitunen V., Smolander A. 2011.** Properties of dissolved organic matter derived from silver birch and Norway spruce stands: Degradability combined with chemical characteristics. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 421–430.
- Kiikkilä O., Kitunen V., Smolander A. 2012.** Chemical and biological characterization of dissolved organic matter derived from Norway spruce litter divided into fractions according to molecular size. *European Journal of Soil Biology* 50: 109–111.
- Kim S.Y., Lee S. H., Freeman C., Fenner N., Kang H. 2008.** Comparative analysis of soil microbial communities and their response to the short-term drought in bog, fen and riparian wetlands. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 2875–2880.
- Körner C. 2003.** Slow in, rapid out – carbon flux studies and Kyoto targets. *Science* 300: 1242–1243.
- Küsel K., Drake H.L. 1999.** Microbial turnover of low molecular weight organic acids during leaf litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 107–118.

- Ladd J.N., Forster R.C., Skjemstad J.O. 1993.** Soil structure: carbon and nitrogen metabolism. *Geoderma* 56: 401–434.
- Leenheer J.A. 1981.** Comprehensive approach to preparative isolation and fractionation of dissolved organic carbon from natural waters and wastewaters. *Environmental Science and Technology* 15: 578–587.
- 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.
- Lin X., Green S., Tfaily M.M., Prakash O., Konstantinidis K.T., Corbett J.E., Chanton J.P., Cooper W.T., Kostka J.E. 2012.** Microbial community structure and activity linked to contrasting biogeochemical gradients in bog and fen environments of the Glacial Lake Agassiz Peatland. *Applied and Environmental Microbiology* 78: 7023–7031.
- Ludwig B., Heil B., Flessa H., Beese F. 2000.** Dissolved organic carbon in seepage water – production and transformation during soil passage. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica* 28: 77–82.
- Lundquist E.J., Jackson L.E., Scow K.M. 1999.** Wet–dry cycles affect dissolved organic carbon in two California agricultural soils. *Soil Biology and Biochemistry* 31:1031–1038.
- Marschner H. 1995.** Mineral nutrition of higher plants. London, Academic press, 889 p.
- Marschner B., Bredow A. 2002.** Temperature effects on release and ecologically relevant properties of dissolved organic carbon in sterilized and biologically active soils. *Soil Biology and Biochemistry* 34:459–466.
- Marschner B., Kalbitz K. 2003.** Controls of bioavailability and biodegradability of dissolved organic matter in soils. *Geoderma* 113: 211–235.
- Matula M., Miháliková M., Mráz A., von Unold G., Chala A.T., Hrkalová M., Doležal F. 2014.** Zkušenosti z instalace a provozu malého inteligentního lyzimetru SFM UMS. *Hydrologie malého povodí 2014. ÚH AV ČR, Praha. 2: 309–316.*
- McDowell W.H. 2003.** Dissolved organic matter in soils – future directions and unanswered questions. *Geoderma* 113: 179–186.
- McDowell W.H., Currie W.S., Aber J.D., Yano Y. 1998.** Effects of Chronic Nitrogen Amendments on Production of Dissolved Organic Carbon and Nitrogen in Forest Soils. *Water, Air and Soil Pollution* 105: 175–182.
- 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.

**McGill W.B., Cannon K.R., Robertson J.A., Cook F. 1986.** Dynamics of soil microbial biomass and water soluble organic C Breton L after 50 years of cropping to two rotations. *Canadian Journal of Soil Science* 66: 1–99.

**Merekx R., Braus K., Smolders E. 2001.** Decomposition of dissolved organic carbon after soil drying and rewetting as an indicator of metal toxicity in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 235–240.

**Metting F.B. 1993.** Structure and physiological ecology of soil microbial communities. In: *Soil Microbial Ecology – Application in Agricultural and Environmental Management* (Metting F.B. ed.), New York, Marcel Dekker, 3–24.

**Michalzik B., Kalbitz K., Park J.-H., Solinger S., Matzner E. 2001.** Fluxes and concentration of dissolved organic matter – a synthesis for temperate forests. *Biogeochemistry* 52: 173–205.

**Michelsen A., Andersson M., Jensen M., Kjoller A., Gashew M. 2004.** Carbon stocks, soil respiration and microbial biomass in fire-prone tropical grassland, woodland and forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1707–1717.

**Moore T.R. 1997.** Dissolved organic carbon: sources, sinks and fluxes and role in the soil carbon cycle. In: *Advances in Soil Science* (Lal R., Kimble J.M., Folett R.F., Stewart B.A. eds.), Boca Raton, CRC Press, 281–292.

**Müller M., Alewell C., Hagedorn F. 2009.** Effective retention of litter-derived dissolved organic carbon in organic layers. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 1066–1074.

**Ohlson M., Söderström L., Hörnberg G., Zackrisson O., Hermansson J. 1997.** Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological Conservation* 81: 221–231.

**Oikari A., Kukkonen J., Virtanen V. 1992.** Acute toxicity of chemicals to *Daphnia magna* in humic waters. *Science of the Total Environment* 117: 367–377.

**Osler G.H.R., Sommerkorn M. 2007.** Toward a complete soil C and N cycle: incorporating the soil fauna. *Ecology* 88: 1611–1621.

**Økland R.H., Økland T., Rydgren K. 2001.** Vegetation-environment relationships of boreal spruce swamp forests in Østmarka Nature Reserve, SE Norway. *Sommerfeltia* 29: 1–190.

**Økland R.H., Rydgren K., Økland T. 2003.** Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology* 84: 1909–1919.

- Økland R.H., Rydgren K., Økland T. 2008.** Species richness in boreal swamp forests of SE Norway: The role of surface microtopography. *Journal of Vegetation Science* 19: 67–74.
- Paul E.A., Clark F.E. 1996.** Soil microbiology and biochemistry. Academic press, San Diego, 532 p.
- Qualls R.G. 2005.** Biodegradability of fractions of dissolved organic carbon leached from decomposing leaf litter. *Environmental Science and Technology* 39: 1616–1622.
- Qualls R.G., Haines B.L. 1992.** Biodegradability of dissolved organic matter in forest throughfall, soil solution and stream water. *Soil Science Society of America Journal* 56: 578–586.
- Rydin H., Jeglum J. 2006.** The biology of peatlands (Biology of Habitats). New York, Oxford University Press, 360 p.
- Saadi I., Borisover M., Armon R., Laor Y. 2006.** Monitoring of effluent DOM biodegradation using fluorescence, UV and DOC measurements. *Chemosphere* 63: 530–539.
- Sachse A., Babenzien D., Ginzler 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.
- Sanderman J., Baldock J.A., Amundson R. 2008.** Dissolved organic carbon chemistry and dynamics in contrasting forest and grassland soils. *Biogeochemistry* 89:181–198.
- Senesi N., Loffredo E. 1999.** The chemistry of soil organic matter. In: *Soil Physical Chemistry* (Sparks D.L. ed.), Boca Raton, CRC press, 239–370.
- Schiff S.L., Aravena R., Trumbore S.E., Dillon P.J. 1990.** Dissolved organic carbon cycling in forested watersheds: A carbon isotope approach. *Water Resources Research* 26: 2949–2957.
- Schmerwitz J. 2001.** Beziehungen zwischen den spektroskopischen Eigenschaften der gelösten organischen Substanz (DOM) und ihrer mikrobiellen Stabilität. Diploma thesis, University of Bayreuth, 1–95.
- Siira-Pietikäinen A., Haimi J. 2009.** Changes in soil fauna 10 years after forest harvestings: Comparison between clear felling and green-tree retention methods. *Forest Ecology and Management* 258: 332–338.
- Spitzer K., Bufková I. 2008.** Šumavská rašeliniště. Vimperk/České Budějovice, Správa NP a CHKO Šumava, 203 p.
- Steinweg B. 2002.** Untersuchungen zur in-situ-Verfügbarkeit von wasserlöslichem Humus (DOM) in Oberböden und Grundwasserleitern: Gewinnung, Charakterisierung und

Abschätzung seiner Funktionen als mikrobielles Substrat und Träger des Schadstoffes Pyren. München, Hieronymus Verlag, 109 p.

**Stevenson F.J. 1994.** Humus chemistry: Genesis, composition, reactions. New York, John Wiley & Sons, 496p.

**Strobel B.W., Bernhoft I., Borggaard O.K. 1999.** Low-molecular-weight aliphatic carboxylic acids in soil solutions under different vegetations determined by capillary zone electrophoresis. *Plant and Soil* 212: 115–121.

**Strobel B.W., Hansen H.C.B., Borggaard O.K., Andersen M.K., Raulund-Rasmussen K. 2001.** Composition and reactivity of DOC in forest floor soil solutions in relation to tree species and soil type. *Biogeochemistry* 56: 1–26.

**Swift M. Heal O.W., Anderson J.M. 1979.** Decomposition in terrestrial ecosystems. In: *Studies in Ecology* (Anderson D.J., Greig-Smith P., Pitelka F.A. eds.), Oxford, Blackwell Scientific Publications, 372 p.

**Šantrůčková H., Křišťůfková M., Vaněk D. 2006.** Decomposition rate and nutrient release from plant litter of Norway spruce forest in the Bohemian Forest. *Biologia* 61: 499–508.

**Thurman E.M. 1985.** Organic geochemistry of natural waters. Dordrecht, The Netherlands, Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk publishers, 497 p.

**Traversa A., D'Orazio V., Senesi N. 2008.** Properties of dissolved organic matter in forest soils: Influence of different plant covering. *Forest Ecology and Management* 256: 2018–2028.

**Turunen J., Tomppo E., Tolonen K., Reinikainen A. 2002.** Estimating carbon accumulation rates of undrained mires in Finland: Application to boreal and subarctic regions. *The Holocene* 12: 69–80.

**Tusseu-Vuillemin M.-H., Dispan J., Mouchel J.-M., Servais P. 2003.** Biodegradable fraction of organic carbon estimated under oxic and anoxic conditions. *Water Research* 37: 2242–2247.

**Urbanová Z., Pícek T., Bárta J. 2011.** Effect of peat re-wetting on carbon and nutrient fluxes, greenhouse gas production and diversity of methanogenic archeal community. *Ecological Engineering* 37: 1017–1026.

**Ward S.E., Bardgett R.D., McNamara N.P., Adamson J.K., Ostle N.J. 2007.** Long-term consequences of grazing and burning on northern peatland carbon dynamics. *Ecosystems* 10: 1069–1083.

**Wilson D., Tuittial E.S., Alm J., Laine J., Farrell E.P., Byrne K.A. 2007.** Carbon dioxide dynamics of a restored maritime peatland. *Ecoscience* 14: 71–80.



- Xiao-Gang L., Li F., Zed R., Zhan Z., Singh B. 2007.** Soil physical properties and their relations to organic carbon pools as affected by land use in an alpine pastureland. *Geoderma* 139: 98–105.
- Yano Y., McDowell W.H., Aber J.D. 2000.** Biodegradable dissolved organic carbon in forest soil solution and effects of chronic nitrogen deposition. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 1743–1751.
- Ye R.Z., Jin Q.S., Bohannon B., Keller J.K., McAllister S.A., Bridgham S.D. 2012.** pH controls over anaerobic carbon mineralization, the efficiency of methane production, and methanogenic pathways in peatlands across an ombrotrophic–minerotrophic gradient. *Soil Biology and Biochemistry* 54: 36–47.
- Zehnder A.J.B., Colberg P.J. 1986.** Anaerobic biotransformation of organic carbon compounds. In: *Microbial communities in soil* (Jensen V, Kjoller A, Sorensen L.H., eds.), London/New York, Elsevier, 275–291.
- Zehnder A.J.B., Stumm W. 1988.** Geochemistry and biogeochemistry of anaerobic habitats. In: *Biology of anaerobic microorganisms* (Zehnder A.J.B. ed.), New York, John Wiley & Sons, 1–38.
- Zhang J.B., Song C.C., Wang S.M. 2007.** Dynamics of soil organic carbon and its fractions after abandonment of cultivated wetlands in northeast China. *Soil and Tillage Research* 96: 350–360.
- Zsolnay A. 1996.** Dissolved humus in soil waters. In: *Humic substances in terrestrial ecosystems* (Piccolo A. ed.), Amsterdam, Elsevier, 171–223.
- Zsolnay A. 1997.** The complexity of the flux of natural substrates in soils: A freeze-thaw can increase the formation of ischemic and anaerobic microsites. *Microbial Communities* (Insam H., Rangger A. eds.), Heidelberg, Springer, 236–242.
- Zsolnay A. 2003.** Dissolved organic matter: Artefacts, definitions and functions. *Geoderma* 113: 187–209.
- Zsolnay A., Baigar A., Jimenez M., Steinweg B., Saccomandi F. 1999.** Differentiating with fluorescence spectroscopy the sources of dissolved organic matter in soils subjected to drying. *Chemosphere* 38: 45–50.
- Zsolnay A., Görlitz H. 1994.** Water extractable organic matter in arable soils: effects of drought and long-term fertilization. *Soil Biology and Biochemistry* 26: 1257–1261.