

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Emise skleníkových plynů ve vztahu
k mikrobiální aktivitě a obsahu živin
arktických půd**

Diplomová práce

Bc. Klára Hajšmanová

Vedoucí práce: RNDr. Jana Macková, PhD.

Specialista, konzultant: prof. Ing. Miloslav Šimek, CSc.

doc. Ing. Josef Elster, CSc.

České Budějovice 2016

Hajšmanová K. 2016: Emise skleníkových plynů ve vztahu k mikrobiální aktivitě a obsahu živin arktických půd. [Greenhouse gasses emissions linke to the microbial activity and nutrient content arctic soils. Mgr. Thesis, in Czech.] – 66 p. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Práce se zabývá emisemi skleníkových plynů metanu (CH₄) a oxidu dusného (N₂O) ve vztahu k mikrobiální aktivitě a obsahu živin z různých typů půd na Svalbardu. Vlivem oteplování se z půdy do ovzduší může uvolňovat velké množství uhlíku (C) a dusíku (N) ve formě skleníkových plynů, což může přispívat ke změnám klimatu na planetě. Měření emisí skleníkových plynů a odběry půdy byly provedeny na pěti odlišných typech lokalit v srpnu v letech 2014 a 2015. Sledované plochy se lišily obsahem živin a také celkovým pokryvem vegetace, ale nelišily se v emisích sledovaných skleníkových plynů.

Anotation:

The aim of this study was to understand the link between greenhouse gasses emissions (CH₄ and N₂O) microbial activity and nutrient content in soil from different types of soil in Svalbard. Warming can cause release of large amounts of carbon and nitrogen in form of greenhouse gasses from soil into the atmosphere. This might strengthen the greenhouse effect and thus global climate change. We measured release of greenhouse gases from soil. At the same time, soil sampling was conducted at five different localities in August in the years 2014 and 2015. Soils were found to have low nutrient content and unfavourable C/N ratio to support vegetation growth. Areas were not a significant source of emissions of greenhouse gasses from soil to the atmosphere.

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

V Českých Budějovicích dne 10. prosince 2016

.....

Bc. Klára Hajšmanová

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala především své školitelce RNDr. Janě Mackové, PhD., za rady a čas, který mi věnovala při vedení této diplomové práce. Velké poděkování patří i prof. Ing. Miloslavu Šimkovi, CSc., za cenné a užitečné rady. Děkuji také doc. Ing. Josefu Elsterovi, CSc., za pomoc při práci v terénu a za možnost zúčastnit se kurzu polární ekologie. Dále bych ráda poděkovala Lindě Jíšové za praktické rady, ochotu a pomoc při práci v laboratoři. V neposlední řadě mé poděkování patří mým kolegům za motivaci v průběhu práce. Můj velký dík taktéž patří mé rodině, která mě vždy podporovala během celého studia.

Obsah

1. Úvod	1
2. Literární přehled	2
2.1. Charakteristika arktické oblasti	2
2.2. Vývoj vegetace a půd polárních oblastí.....	4
2.3. Permafrost.....	5
2.4. Půdní organická hmota v Arktidě.....	7
2.5. Půdní mikroorganismy v polárních oblastech	7
2.6. Skleníkové plyny v Arktidě.....	8
2.6.1. Oxid uhličitý.....	9
2.6.2. Metan	9
2.6.3. Oxid dusný.....	11
2.7. Svalbard.....	13
2.7.1. Charakteristika klimatu Svalbardu	13
2.8. Cíle práce.....	15
2.9. Testované hypotézy.....	15
3. Materiál a metody	16
3.1. Charakteristika a popis studovaných lokalit.....	16
3.1.1. Předpolí ledovce	17
3.1.2. Půdní krusty	17
3.1.3. Suchá tundra	18
3.1.4. Kopečková tundra	18
3.1.5. Půdy pod ptačími bazary.....	18
3.2. Design experimentu	21
3.3. Odběry a zpracování vzorků.....	22
3.3.1. Odběry vzorků půdy	22
3.3.2. Zpracování vzorků půdy v laboratoři	22
3.3.2.1. Stanovení vlhkosti půdy	23
3.3.2.2. Stanovení aktivního a výměnného pH.....	23
3.3.2.3. Stanovení koncentrace nitrátového dusíku (N-NO ₃ ⁻).....	23
3.3.2.4. Stanovení koncentrace amonného dusíku (N-NH ₄ ⁺).....	23

3.3.2.5. Stanovení přijatelného fosforu z fosforečnanů (P-PO ₄ ⁻)	24
3.3.2.6. Analýzy C, N a C/N poměr	24
3.3.2.7. Stanovení biomasy mikroorganismů fumigačně extrakční metodou	24
3.3.2.8. Stanovení bazální respirace	25
3.3.2.9. Stanovení SIR (substrátem indukovaná respirace).....	25
3.3.2.10. Stanovení potenciální metanogenní aktivity	26
3.3.2.11. Stanovení potenciální metanotrofní aktivity	26
3.3.2.12. Stanovení DEA (denitrifikační enzymová aktivita)	26
3.3.3. Měření emisí plynů z půdy	27
3.3.4. Zpracování vzorků půdy v laboratoři.....	28
3.5. Statistické zpracování dat	28
4. Výsledky.....	29
4.1. Fyzikálně chemické vlastnosti půdy.....	29
4.2. Půdní mikrobiální aktivita	34
4.3. Toky skleníkových plynů CH ₄ a N ₂ O <i>in situ</i>	42
4.4. Srovnání měření v roce 2014 a 2015	45
5. Diskuze	46
5.1. Fyzikálně chemické vlastnosti půdy.....	46
5.2. Půdní mikrobiální aktivita	47
5.3. Toky CH ₄ a N ₂ O z vybraných ploch	48
6. Závěr	52
7. Literatura	53

Seznam zkratek

AMAP	Arctic monitoring and assessment programme
AWS 1	meteostanice v zátocce Petunia
DEA.....	denitrifikační enzymová aktivita
DW	hmotnost půdy po vysušení
ECD.....	detektor elektronového záchytu
FID	plamenový ionizační detektor
GLM	zobecněný lineární model
ppb.....	počet částic na miliardu (10^9) všech částic
ppm.....	počet částic na milion (10^6) všech částic
SIR.....	substrátem indukovaná respirace
TCD.....	tepelně vodivostní detektor
WMO.....	světová meteorologická organizace

1. Úvod

Polární oblasti svými extrémními podmínkami výrazně znesnadňují trvalý život organismů na většině svého území, ale vlivem očekávaných globálních změn klimatu tomu tak v budoucnu nemusí být. Arktická oblast je vlivem klimatické změny nejrychleji se měnící částí naší planety a vývoj přírodních podmínek je indikátorem intenzity a rychlosti globálních změn probíhajících na Zemi (Collins et al. 2013). V důsledku celkového oteplování se mění druhová diverzita a produktivita arktické oblasti a areál rozšíření živočišných druhů. Chapin et al. (2000) tvrdí, že oteplování Arktidy přispívá k uvolnění obrovského množství C a N uloženého ve zdejší půdě, tím dochází ke změnám v koloběhu těchto prvků a k ovlivnění zdejšího klimatu. Oechel & Vourlitis (1994) a McGuire et al. (2012) toto tvrzení popírají a tvrdí dokonce pravý opak. Je proto pochopitelné, že ekologickému výzkumu arktické oblasti je v současnosti věnována značná pozornost.

Ústup ledovců nabízí jedinečné možnosti podrobnějšího poznání a srovnání procesů probíhajících na iniciálních stadiích půd ve srovnání se starými, dobře vyvinutými půdami. Výzkum polárních půd a vztahy mezi typem biotopu a půdními vlastnostmi či procesy, které řídí dostupnost živin, jsou zásadní pro porozumění funkcí půd v Arktidě. Proto pochopení biologických a mikrobiologických procesů půd polárních oblastí je důležité k řešení mnoha otázek například spojených s globálním oteplováním.

Ačkoliv bylo zejména v poslední době publikováno relativně mnoho studií o půdní mikrobiální aktivitě a emisích skleníkových plynů z tundry vysokých zeměpisných šířek na severní polokouli (např. Bartlett et al. 1992; Nakano et al. 2000; Zhu et al. 2012; Chen et al. 2014), z vnitrozemí Svalbardu relevantní informace chybí, neboť emise skleníkových plynů z půdy zde dosud intenzivně studovány nebyly. Předložená diplomová práce tedy představuje jednu z prvních výsledků studia biologických charakteristik půd centrálního Svalbardu a emisí skleníkových plynů z těchto půd.

2. Literární přehled

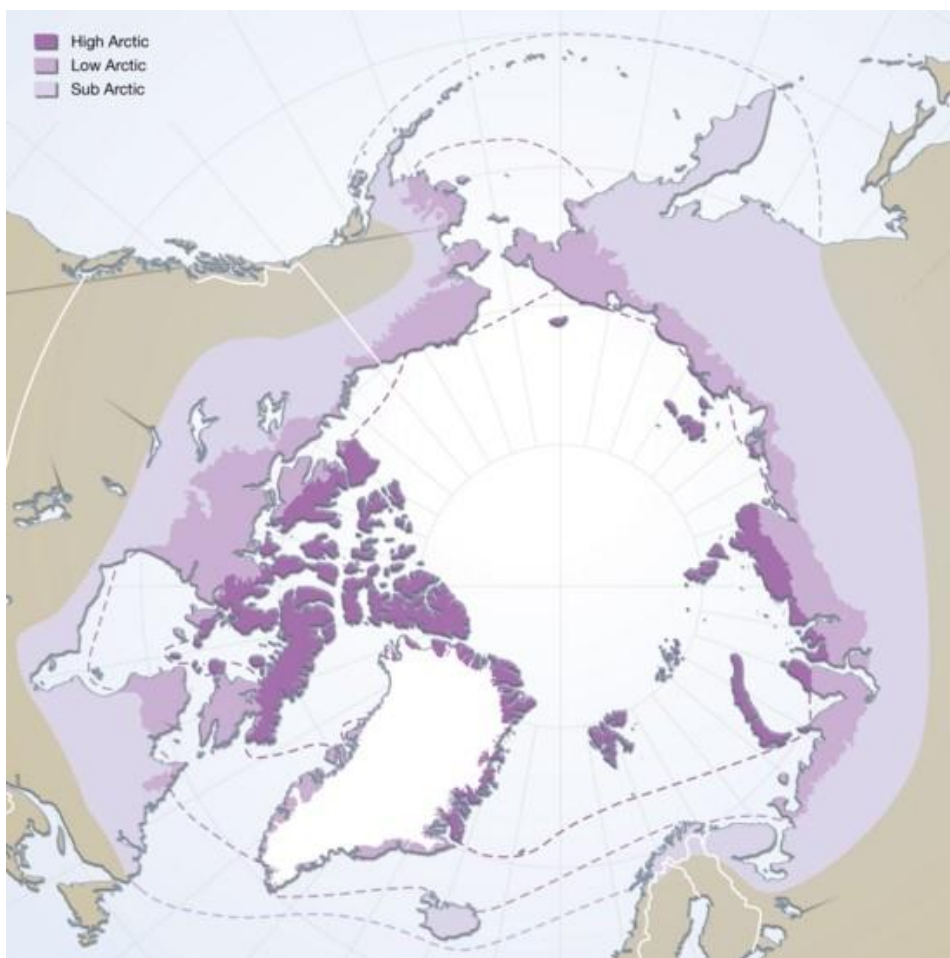
V poslední dekádě 20. století rostla průměrná roční teplota v arktické oblasti skoro dvakrát rychleji než ve zbytku světa a podle oficiálně vydaných predikcí a klimatických modelů lze očekávat, že teplota a množství srážek v Arktidě se bude oproti současnosti nadále zvyšovat (Lemke et al. 2007). V příštích 100 letech se teplota vzduchu může zvýšit o 2 – 8 °C (Collins et al. 2013). Zvýšení teploty již způsobilo ústup ledovců, zkrácení doby sněhového pokryvu vedoucí k větší absorpci sluneční energie a regionální změny klimatu, které ovlivňují mnoho fyzikálních, biologických a chemických procesů (Walther et al. 2002; Treydte et al. 2006; AMAP 2009). Následkem těchto klimatických změn se očekává posun vegetační zonace a areálů rozšíření jednotlivých druhů rostlin a živočichů. Znalost sezónní variability mikroklimatických parametrů a dalších klimatických charakteristik se tedy stává základem pro studium parametrů terestrického ekosystému polárních oblastí (Láska et al. 2012). Všechny tyto změny mohou ovlivňovat i diverzitu mikrobiálního společenstva, které má vliv na cykly C a N. Současně ovlivňuje bilanci skleníkových plynů, zejména oxidu uhličitého (CO₂), metanu (CH₄) a oxidu dusného (N₂O), jejichž hromadění v atmosféře vede k urychlení globálních změn klimatu (Tarnocai et al. 2009; Paré & Bedard-Haughn 2013). Hope & Schaefer (2016) ve své studii odhadli ekonomický dopad těchto změn na 43 miliard dolarů, což ještě více potvrzuje důležitost tohoto výzkumu.

2.1. Charakteristika arktické oblasti

Polární oblasti jsou části planety kolem severního a jižního pólu a tvoří 14 % zemského povrchu (Rampelotto 2014). Arktida je severní polární oblast ohraničená přibližně izotermou 10 °C nejteplejšího měsíce v roce. Zahrnuje Severní ledový oceán (Arktický oceán), část severního pobřeží Evropy, Asie a Severní Ameriky a další oblasti jako jsou Aljaška, Grónsko a Svalbard o celkové rozloze 26,5 mil km² (Callaghan et al. 2005). Mezi charakteristické rysy arktické oblasti patří výrazná sezónnost (střídání arktické zimy bez slunečního záření a arktického léta s nepřetržitým slunečním svitem). Dále přítomnost permafrostu - trvale zmrzlé půdy, která zabraňuje vsakování vody do půdního profilu, a tvorba špatně vyvinuté aktivní vrstvy půdy v průběhu arktického léta, která se ve většině případů vyznačuje nedostatkem minerálních živin (Brown et al. 1997). Rozsáhlé plochy také zabírají ledovce. Rozloha arktického zalednění činí 4,2 mil km² (Stroeve et al. 2008).

Pevniny na severu mají charakter mrazových pouští, jižněji mají tundrový nebo močálový charakter (Drew & Tedrow 1962). Specifické klimatické podmínky a geografická poloha mohou významně ovlivnit teplotní a fyzikální vlastnosti aktivní vrstvy permafrostových půd a přítomnost vody v kapalném stavu, jež determinují výskyt rostlin a vývoj společenstev půdních organismů.

Oblast Arktidy může být rozdělena na dvě části, na nízkou a vysokou Arktidu, v závislosti na různých environmentálních a biologických vlastnostech. Nízká Arktida zahrnuje Aljašku, skandinávskou oblast, část kanadské Arktidy a severní část Ruska. Vysoká Arktida zahrnuje severní část kanadské Arktidy, Grónsko, Svalbard a některé ostrovy ruské vysoké Arktidy (Obr. 1; CAVM team 2005). V oblasti vysoké Arktidy je struktura vegetační pokrývky a biodiverzita půdních organismů podmíněna především lokálním klimatem a fyzikálně-chemickými i biologickými vlastnostmi půdního substrátu (Nadelhoffer et al. 1992).



Obrázek 1: Vymezení Arktidy (převzato z CAVM team 2005).

2.2. Vývoj vegetace a půd polárních oblastí

Celá rozlehlá oblast Arktidy je považována za jeden biot – tundru. V porovnání s ekosystémy nižších zeměpisných šířek má vegetace arktické tundry malou druhovou diverzitu (jsou zde asi jen 3 % známých druhů na Zemi). Krajiny ve vysoké zeměpisné šířce jsou tvořeny především polárními pouštěmi a polopouštěmi s minimálně vyvinutými půdami a minimálním vegetačním krytem. Nenachází se zde žádné vzrostlé stromy ani souvislé porosty keřovitých společenstev a zakrslých dřevin. Subarktické oblasti mohou na druhé straně dosahovat stoprocentního vegetačního krytu se značným oživením půdního profilu. Vegetace na různých místech se mění díky různým klimatickým a geologickým podmínkám. Hlavními omezujícími faktory vegetace jsou krátká vegetační sezóna, nízké teploty, silný vítr, nízká dostupnost živin a herbivorie (Schimel & Clein 1996; Hobbie et al. 2002; Loya et al. 2004; Mack et al. 2004; Girardin & Mudelsee 2008). Výrazně negativně se projevuje nedostatek přijatelných živin, zejména P a N. Právě P a N jsou mnoha autory uváděny jako nejvíce limitující prvky v Arktidě (Tedrow 1977; Nadelhoffer et al. 1992; Shaver et al. 1992; Kielland 1994; Gough et al. 2000).

Nízké teploty i srážky, krátké vegetační období a malá početnost až absence půdní mikro-, mezo- i makrofauny je pro vývoj půd ve vysoké Arktidě velice limitující. Zvětrávání matečné horniny je pomalé a způsobuje zcela nedostatečné zásobení polárních půd minerálními živinami. Také dlouhé období vegetačního klidu s nízkými teplotami zpomaluje procesy tvorby půd. V důsledku krátké teplé periody, kdy může narůst jen omezené množství biomasy, se zde hromadí málo odumřelé organické hmoty. Finální stadia vývoje půd jsou většinou omezena na mírné svahy a plochá místa, která jsou ale spíše výjimkou.

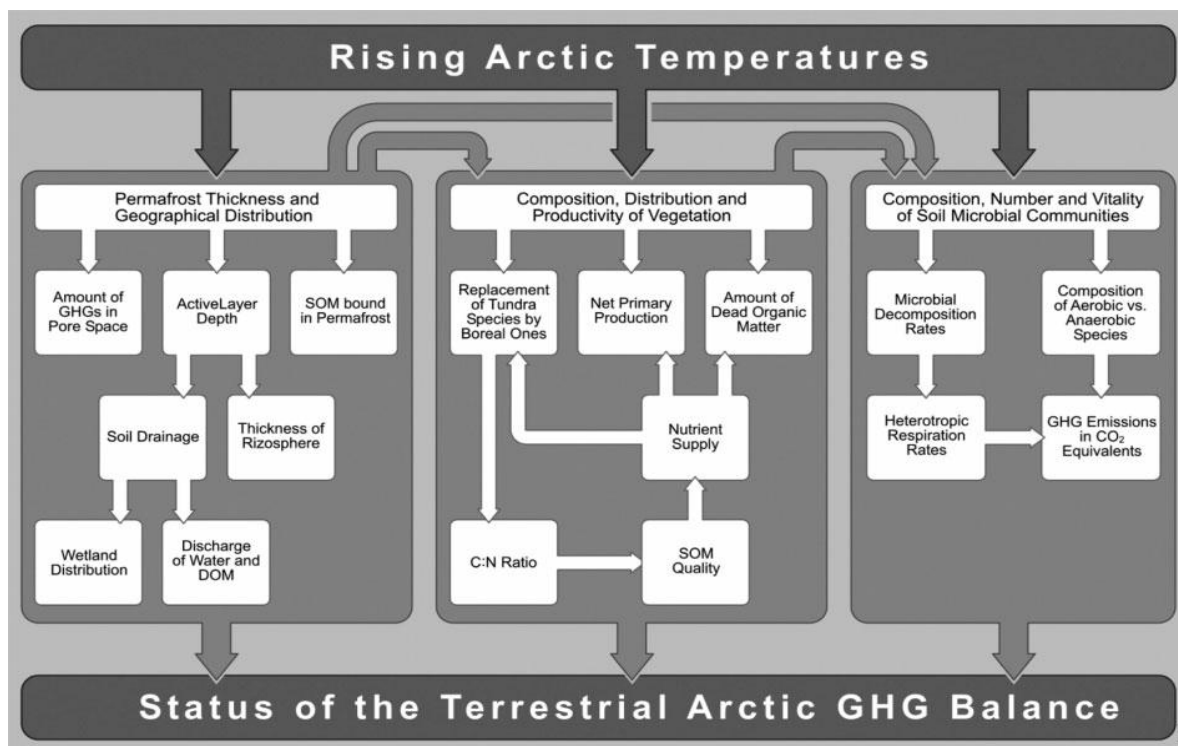
Půdy vysoké Arktidy mají pouze tenkou organickou vrstvu. Začínají rozmrazat na začátku června a tání dosáhne svého maxima na začátku září (Westermann et al. 2010). Půdy jsou ovlivněny zejména regionálními rozdíly v klimatu a složením matečné horniny. Typické jsou polární pouště, mořské terasy, mokřady a rozsáhlá bahňatá území. Tavná voda ze sněžníků a ledovců rychle odtéká do údolí a dochází k dezertifikaci prostředí vyšších poloh a vzniká suchá tundra. Na druhé straně na dně údolí dochází k akumulaci vody a vytváření různých typů mokřadů. Nemožnost vsakování a odtoku tavné vody způsobuje zamokření půd a vznik tzv. hydromorfních půd. Omezený přístup vzduchu do profilu těchto půd vede k redukčním procesům a k rašelinění. Půdy zde také často bývají narušeny tzv. kryogenními procesy, které vlivem působení teploty pod bodem mrazu promíchávají substrát a dochází ke

vzniku polygonů (Tedrow 1977). Zmrzlá půdní voda má větší objem a tím vytváří tlak působící na horniny ve svém okolí, které se přeskupují a dochází ke vzniku typických strukturních půd.

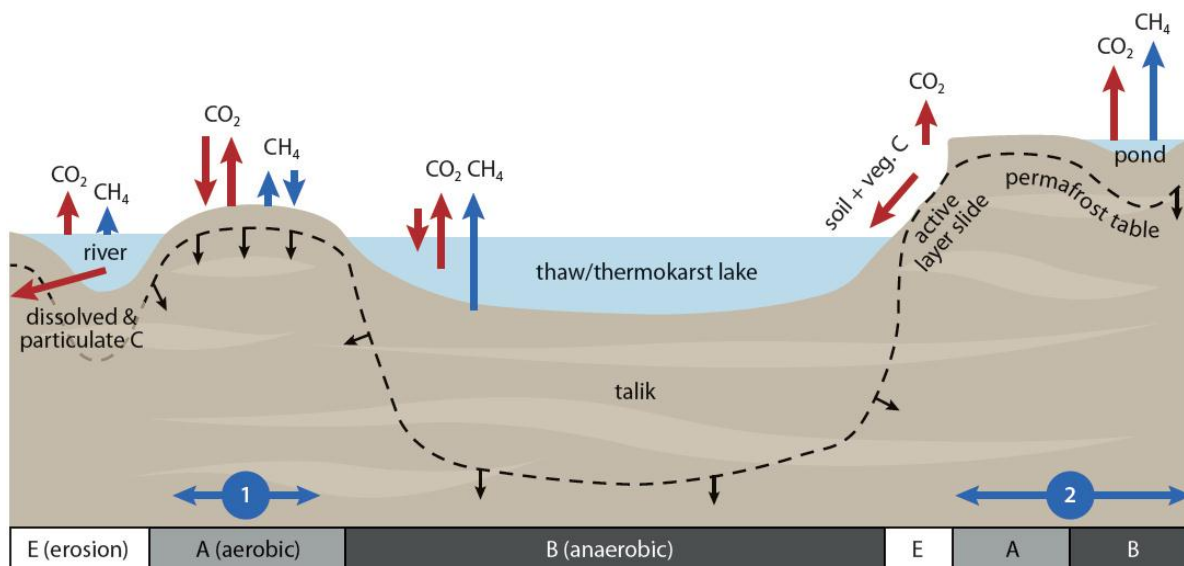
2.3. Permafrost

Permafrost je charakteristickým fenoménem vysokých zeměpisných šířek a je definován jako zemský povrch mající teplotu pod 0 °C nepřetržitě alespoň po dobu dvou let (Schoor et al. 2008). Podle odhadů, je permafrost základem přibližně pro 25 % zemského povrchu půdy (Goering 2003). Tloušťka permafrostu se průměrně pohybuje kolem 25 m, ale vlivem změn klimatu se může zmenšovat (Zimov et al. 2006). Na povrchu permafrostu se v létě vyskytuje aktivní vrstva, která je silná většinou pouze několik decimetrů a odehrává se v ní většina geomorfologických, hydrologických a biologických procesů (Steven et al. 2006; Shiklomanov & Nelson 2007). S oteplováním se doba výskytu aktivní vrstvy neustále prodlužuje a mikroorganismy jsou aktivní po delší dobu. Permafrost brání výměně organických látek mezi zmrzlými hlubšími vrstvami a aktivní vrstvou na povrchu.

Zvýšení teploty v polárních oblastech zřejmě povede ke zvýšení dostupnosti zdrojů půdní organické hmoty dekompozitorům (Obr. 2; Davidson & Janssens 2006; Uhlířová et al. 2007). Zásoby C v permafrostu jsou odhadovány na c. 800 Pg (Hugelius et al. 2014). Zvýšením dostupnosti C a N dochází ke zvýšení účinnosti biologických procesů a následně i k většímu uvolňování skleníkových plynů, které přispívají k dalšímu oteplování Arktidy i zbytku světa (Obr. 3; AMAP 2009; Sommerkorn & Hassol 2009; Jahn et al. 2010).



Obrázek 2: Schéma dopadu zvýšení teploty v Arktidě na procesy v permafrostových půdách, vegetaci a na půdní mikrobiální společenstva, které určují rychlost uvolňování skleníkových plynů v Arktidě (převzato z Jahn et al. 2010).



Obrázek 3: Ztráty C z arktických půd s permafrostem. Spodní pruh ukazuje různé způsoby přenosu C v půdě. Oblast 1 představuje oblast s aktivní vrstvou zvyšující tloušťku a oblast 2 představuje permafrost, kde je tání řízeno rozdíly v obsahu půdního ledu (převzato z van Huissteden & Dolman 2013).

2.4. Půdní organická hmota v Arktidě

Přestože je část arktických půd jen slabě vyvinuta, v globálním měřítku jsou ekosystémy tundry v Arktidě velkými rezervoáry půdní organické hmoty (Hobbie et al. 2000, 2002; Mikan et al. 2002; Robinson 2002) a mají potenciální vliv na globální oteplování a rovnováhu C a N (Chapin et al. 2000). Odhadované zásoby půdního organického C v tundře jsou c. 1672 Pg (Tarnocai et al. 2009) a na severu ve vysokých zeměpisných šířkách $> 45^\circ$ dokonce až c. 1850 Pg (AMAP 2009). Odumřelé rostliny, živočichové, mikrobiální materiál a jejich dekompoziční produkty jsou základními stavebními prvky organické hmoty v arktických ekosystémech (Sollins et al. 1996; Baldock 2007). Množství půdní organické hmoty je ale ve vysoké Arktidě výrazně nižší než v nízké Arktidě.

Mikrobiální dekompozice je obzvláště citlivá na změnu podmínek. V chladných arktických půdách vede k mineralizaci a transformaci půdní organické hmoty, při které mohou vznikat skleníkové plyny (Kirschbaum 1995). Hlavní parametry ovlivňující mineralizaci půdní organické hmoty jsou environmentální a funkční charakteristiky půdy jako vlhkost, teplota, pH, dostupnost živin a aktivita dekompozitorů (Hobbie et al. 2000; Jahn et al. 2010).

Půdní organická hmota také obsahuje velké množství organického N (Post et al. 1985), který se může z půdy uvolnit ve formě N_2O . Zvýšení teploty atmosféry a zemského povrchu podporuje dekompozici půdní organické hmoty a zvyšuje rychlost mikrobiální respirace (Jahn et al. 2010). Velké množství dříve zmrzlé půdní organické hmoty se stává dostupné pro dekompozitory (půdní mikroorganismy a živočichy) a vyprodukované skleníkové plyny CO_2 , CH_4 a N_2O jsou následně uvolněny do ovzduší.

2.5. Půdní mikroorganismy v polárních oblastech

Půdní mikroorganismy potřebují ke svému životu nejen vhodné podmínky prostředí, ale i dostatek živin. Čím příznivější tyto podmínky jsou, tím jejich životní procesy probíhají intenzivněji. O biologii a fyziologii mikroorganismů v chladném prostředí polárních oblastí je známo jen málo. Je ale jisté, že půdní mikroorganismy mají v polárních oblastech, stejně jako jinde, nezastupitelnou roli v procesech vzniku a vývoje půd, v dekompozici

a mineralizaci organického materiálu, ve vývoji primární sukcese i v koloběžích prvků v přírodě (Jenkinson & Ladd 1981). Mikroorganismy, které osídlily polární oblasti, jsou důležité kvůli neobvyklým fyziologickým a biochemickým vlastnostem.

Navzdory převládajícím nepříznivým podmínkám a klimatickým extrémům žije v arktické tundře mnoho mikroorganismů, které jsou schopny poměrně rychlého přizpůsobování měnícím se podmínkám. Rychlé přizpůsobení je umožněno především jejich vysokou adaptabilitou, genetickou variabilitou a rychlým životním cyklem (Torstensson et al. 2015). Diverzita polárních oblastí se odráží v rozšíření mikroorganismů adaptovaných na chlad, jejichž zástupci spadají do skupin bakterií, archeí i eukaryot. Arktické mikroorganismy jsou odolné k vymrzání a některé z nich metabolizují při velmi nízkých teplotách (Elster & Benson 2004). Nízké teploty a mráz ovlivňují mikrobiální buňky mnoha způsoby. Snižují biochemické reakce, mění propustnost membrán, strukturu proteinů a schopnost reprodukce (Rivkina et al. 2000). Porozumění funkcím a životním strategiím mikroorganismů schopných přežít extrémně nízké teploty je důležité pro pochopení biologických procesů v těchto pro život nehostinných oblastech a navíc má velký význam nejen z hlediska vývoje půd, ale i kvůli celkovému přínosu vědeckého poznání. Vztahy mezi strukturou mikrobiálního společenstva a produkcí a spotřebou skleníkových plynů mohou pomoci odhadnout procesy přispívající k emisím skleníkových plynů z půdy (Elberling et al. 2008; Singh et al. 2010; Blagodatsky & Smith 2012)

2.6. Skleníkové plyny v Arktidě

Skleníkové plyny způsobují svou přítomností a svými vlastnostmi omezení úniku tepelné energie z atmosféry do vesmíru a vyvolávají tzv. skleníkový efekt. Zvýšený nárůst skleníkových plynů v atmosféře znamená menší ztrátu tepla vně zemské atmosféry a zvýšení teploty na povrchu Země (Webb 1992).

Globální zpětné vazby, které se již projevují i vinou změny klimatu v Arktidě, nasvědčují tomu, že nic kromě razantního omezení koncentrací skleníkových plynů nemusí být dostatečné k zastavení změn klimatického systému (Sommerkorn & Hassol 2009).

2.6.1. Oxid uhličitý

Koncentrace CO₂ v přízemní vrstvě atmosféry činí v současnosti 397,7 ppm (WMO 2015) a v půdě je dokonce 10× až 100× vyšší, protože kořeny a půdní organismy intenzivně dýchají.

CO₂ je do atmosféry uvolňován přírodními procesy, např. respirací mikroorganismů, rostlin a živočichů, rozkladem organických látek, sopečnými erupcemi, požáry, aj. K půdní aerobní respiraci dochází pouze v oxické půdní zóně a její rychlost se zvyšuje s teplotou, dále je ovlivněná vlhkostí a dalšími faktory prostředí (Mikan et al. 2002; Robinson 2002; Illeris et al. 2004; Jahn et al. 2010). V aerobním i anaerobním prostředí dochází k oxidaci CH₄ metanotrofními mikroorganismy za vzniku CO₂.

Arktická tundra je zdrojem i spotřebitelem atmosférického CO₂ kvůli velké variabilitě přeměn v čase a prostoru (Oechel et al. 1993, 1994; Sitch et al. 2007). Zdrojem je respirace kořenů a mikroorganismů zatímco vegetace naopak přijímá CO₂ z atmosféry. Přestože fotosyntetické zabudování CO₂ v Arktidě je limitováno krátkou vegetační sezónou tak převyšuje jeho uvolňování (Blodau 2002; Rennermalm et al. 2005; Jahn et al. 2010).

Koncentrace CO₂ v zemské atmosféře zřejmě zůstane nad původní přirozenou úroveň po několik staletí, i kdyby se podařilo ihned zastavit další emise CO₂. Převládá názor, že pokud by byly emise dostatečně omezeny, mohla by se snížit rychlost globálního oteplování planety (Liski et al. 1999; Lemke et al. 2007).

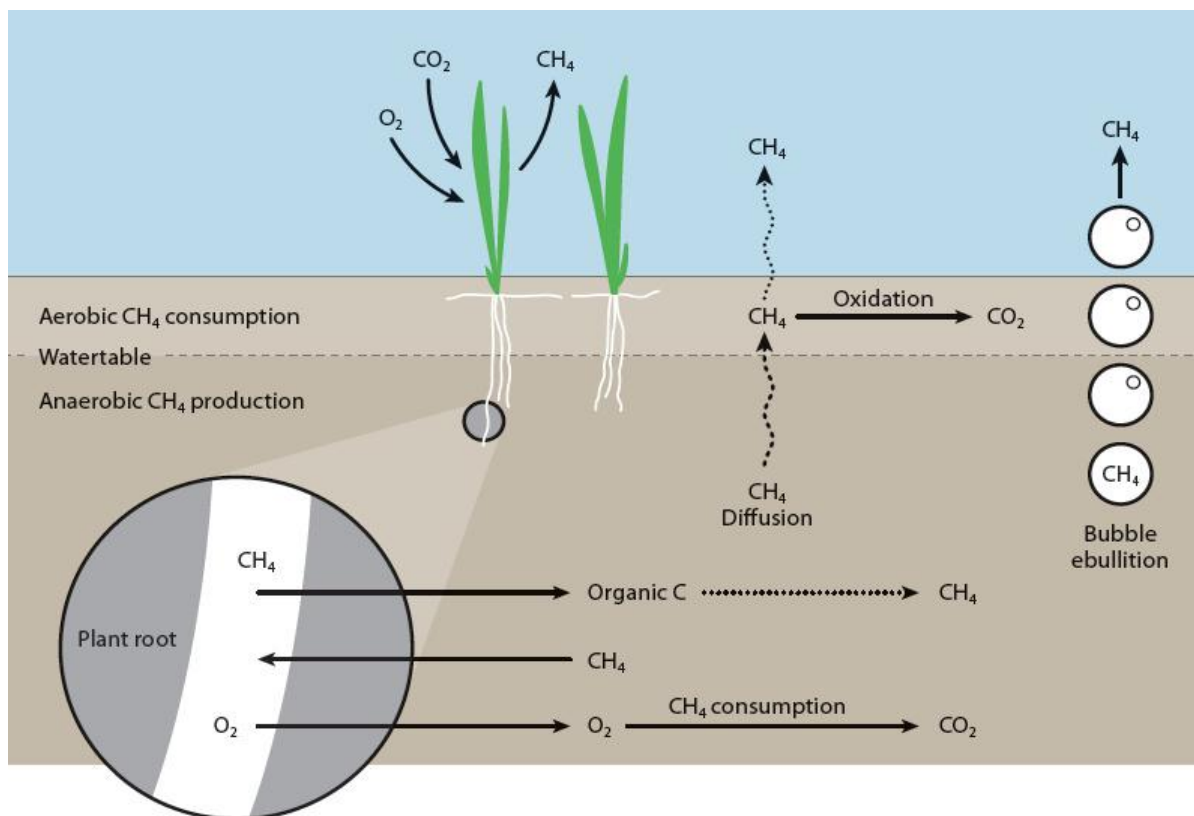
2.6.2. Metan

CH₄ je přibližně 25× účinnější skleníkový plyn než CO₂. Koncentrace CH₄ v přízemní vrstvě atmosféry činí v současnosti 1833 ppb a vinou neustále se zvyšujícího množství rozkladu v anaerobním prostředí nadále roste (Forster et al. 2007; MacDonald et al. 1998; Christensen et al. 2004; WMO 2015).

CH₄ vzniká při procesu metanogeneze v anaerobním prostředí a je konečným produktem metabolismu metanogenních archaeí (Jahn et al. 2010). V anaerobních podmínkách je organický materiál rozložen anaerobní respirací za vzniku CO₂. Pokud jsou spotřebovány alternativní anorganické elektronové akceptory (zejména dusičnany, železité ionty a sírany) dochází k metanogenezi nebo k fermentaci a rozkladu na jednodušší látky (kyseliny a alkoholy; Chaban et al. 2006).

Přirozené pozemské zdroje CH_4 v Arktidě jsou především mokřady, jezera a řeky, ale i požáry a geotermální zdroje, jako jsou sopečné emise a přírodní vývěry (Anderson et al. 2010). Emise CH_4 jsou ovlivněny i kryopedologickými a kryoturbačními procesy v půdě, tj. mrznutím, rozpínáním a táním (Priemé & Christensen 2001). Půdní teplota, rychlost větru nad povrchem, hloubka roztátí půdy, přítomnost substrátu pro metanogenní mikroorganismy, redox potenciál půdy a přítomnost alternativních akceptorů elektronů jsou klíčové determinanty emisí CH_4 (Rivkina et al. 2000; Tsuyuzaki et al. 2001; van Huissteden et al. 2005).

Významnou cestou uvolňování CH_4 je vznik bublin obsahujících CH_4 . Cévnaté rostliny ovlivňují difuzí plynů tok CH_4 přes aerenchymatické pletivo, čímž se CH_4 nedostane do oxické půdní zóny a nemůže být oxidován (Obr. 4; Topp & Pattey 1997; Ström et al. 2003; Whalen 2005). Tento transport odpovídá až za 90 % emisí z arktických ekosystémů (Topp & Pattey 1997; Blodau 2002).



Obrázek 4: Způsoby, jak mohou cévnaté rostliny ovlivnit emise CH_4 z půdy (převzato z Joabsson & Christensen 2001).

V permafrostu je ve formě hydrátů CH_4 uloženo více C než ve všech potvrzených zásobách uhlí, ropy a zemního plynu na světě dohromady. Většina hydrátů CH_4 je uložena v nánosech na pevninských šelfech, které jsou izolovány v podmořském permafrostu. Jelikož jsou ale hydráty chráněny jen permafrostem, který nedokáže spolehlivě izolovat spodní vrstvy, dochází k jejich destabilizaci a uvolňování CH_4 do oceánu. Zatím ale stále není známo, jaký má toto uvolňování podíl na současném narůstání koncentrace CH_4 v atmosféře (Sommerkorn & Hassol 2009).

Arktická tundra a půdy nasáklé vodou mohou být dočasně v anaerobním stavu a být jedny z největších zdrojů uvolňování CH_4 do atmosféry (tvoří asi 20 % ročních přirozených emisí CH_4 ; Sebacher et al. 1986; Fung et al. 1991; Cao et al. 1996; Huttunen et al. 2003; Corradi et al. 2005; Parmentier et al. 2011). Některé studie naznačují, že arktická tundra je podstatným zdrojem CH_4 do atmosféry nejen během léta, ale že i podzimní a zimní procesy mají silný vliv na roční emise CH_4 (Panikov & Dedysh 2000; Mastepanov et al. 2008, 2013; McGuire et al. 2012). V případě mocné zimní sněhové pokrývky, kdy na začátku zimy ještě nedošlo k promrznutí půdy, totiž také dochází k silným emisím CH_4 , které mohou hrát významnou roli.

2.6.3. Oxid dusný

N_2O je asi 300x účinnější skleníkový plyn než CO_2 a jeho koncentrace v přízemní vrstvě atmosféry činí v současnosti 327,1 ppb (WMO 2015). N_2O vzniká několika mikrobiálními procesy přeměn N, z nichž dominují dva procesy – nitrifikace a denitrifikace. Nitrifikace je mikrobiálně zprostředkovaný proces přispívající k emisím N_2O z arktických půd v aerobním prostředí (Harrison et al. 2011; Paré & Bedard-Haughn 2013). Při nitrifikaci nitrifikační bakterie a některá archaea oxidují amonné ionty (NH_4^+) na nitrátové (NO_3^-) a přitom vzniká N_2O jako vedlejší produkt při nedostatku O_2 (Nugroho et al. 2009). Právě koncentrace O_2 je považována za nejdůležitější faktor ovlivňující nitrifikaci. S klesající koncentrací O_2 je nitrifikace potlačena (Zhu et al. 2013).

Denitrifikace je hlavní biologický zdroj emisí N_2O do atmosféry a probíhá na rozdíl od nitrifikace v anaerobním prostředí (Tiedje et al. 1984; Harrison et al. 2011). Jedná se o redukční proces, kdy oxidované formy dusíku (NO_3^- a NO_2^-) jsou za přítomnosti organických látek redukovány denitrifikačními mikroorganismy na N_2O a N_2 , které unikají

do atmosféry (Baldock et al. 2012). Tím je ekosystém ochuzován o N a roste koncentrace N_2O v atmosféře (Šimek 2003).

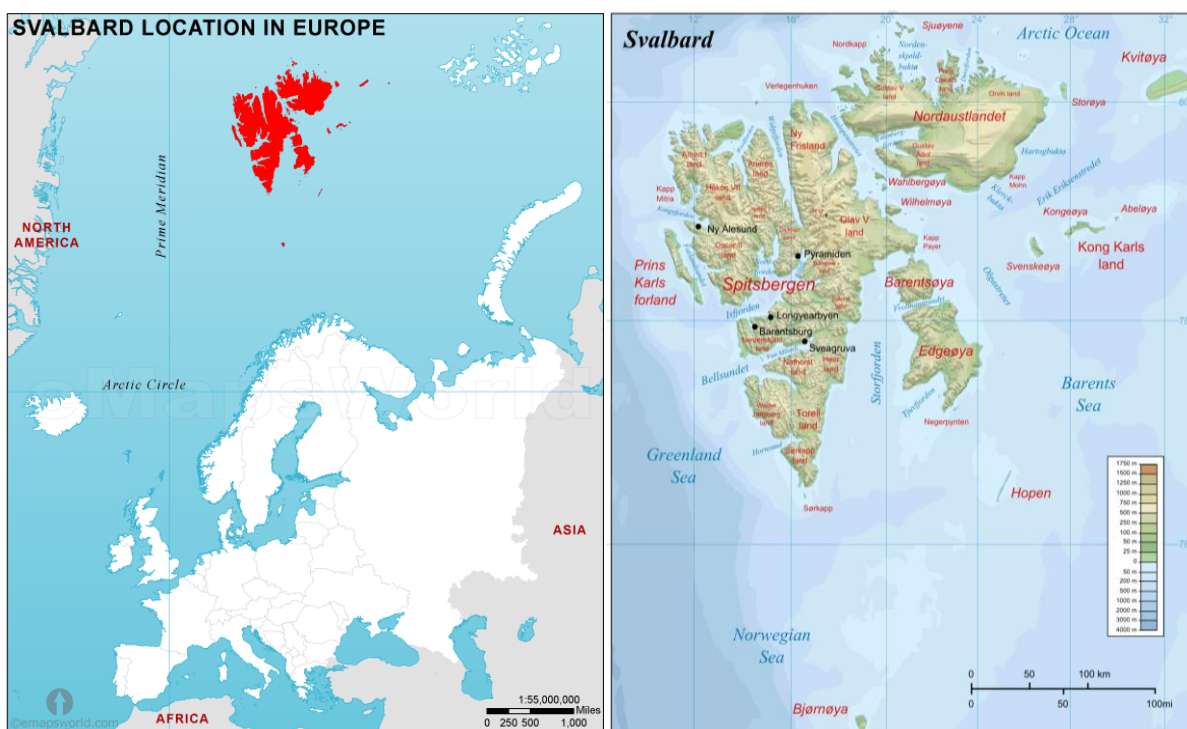
Odhaduje se, že až 60 % emisí N_2O se do ovzduší dostane z půdy (Hyvönen et al. 2007). Vlhkost půdy je důležitým faktorem, který ovlivňuje emise N_2O , neboť upravuje redoxní podmínky v půdě, a tím řídí i nitrifikaci a denitrifikaci (Stark et al. 1995). Proto je nitrifikace převládajícím procesem tvorby N_2O v sušších půdách a denitrifikace ve vlhkých (Bateman & Baggs 2005; Paré & Bedard-Haughn 2013). V různých půdních vrstvách a půdních mikroprostředích ovšem mohou probíhat i rozdílné procesy, např. denitrifikace i nitrifikace, současně. Tyto kontrastní procesy jsou navzájem provázány, např. tak, že ve svrchní vrstvě jsou aktivní nitrifikační bakterie, vytváří se zde z amoniakální formy N - nitráty. Nitráty difundují do anaerobních zón a mikroprostředí, kde slouží jako substrát pro denitrifikátory, kteří je redukují na molekulární dusík (N_2) nebo N_2O (Roy & Conrad 1999).

Zatím je velmi málo známo o teplotní závislosti tvorby N_2O v arktických půdách a o organismech za to zodpovědných. Přestože podmínky v Arktidě mohou být pro emise N_2O příznivé, nedostatek minerálního N a nízké depozice N často produkci N_2O limitují a emise jsou zanedbatelné. Někdy dokonce slouží zdejší půdy jako zásobárny (Christensen et al. 1999; Regina et al. 1999; Buckeridge et al. 2010). Jen nížinné tundrové půdy mohou být slabým zdrojem N_2O . Vyšší emise N_2O lze očekávat ze subarktických rašelinišť a arktických mokřadů po tání permafrostu (Elberling et al. 2010).

Arktické ekosystémy tundry s koloniemi mořských ptáků také mohou zvyšovat emise N_2O (Lindeboom 1984; Zhu et al. 2011). Mořští ptáci nabízejí významný externí vstup N a P do půdy z přímého vstupu z guána a jsou důležité pro zásobování arktického ekosystému živinami (Lindeboom 1984; Mizutani et al. 1985). N se následně ztrácí do ovzduší ve formě amoniaku (NH_3) a plynů (Lindeboom 1984; Blackall et al. 2007; Zhu et al. 2011). Některé studie naznačují, že zvýšená koncentrace N může měnit tok N_2O z tundry, mikrobiální aktivitu, rozmanitost a následnou ekologickou funkci společenstva (Waldrop et al. 2004; Allison et al. 2008; Zhu et al. 2012).

2.7. Svalbard

Souostroví Svalbard leží v Severním ledovém oceánu mezi 74° a 81° severní zeměpisné šířky a mezi 10° a 34° východní zeměpisné délky, v severozápadní části okraje Euroasijské desky (Obr. 5A a 5B). Svalbard patří do arktického polárního regionu. Je vzdálen přibližně 580 km od norského pobřeží a 1150 km od severního pólu (Gjertz & Persen 1987). Celková rozloha souostroví je c. 62 000 km² a největším ostrovem je Západní Špicberk (Spitsbergen). Ledovce pokrývají 60 % plochy pevniny.



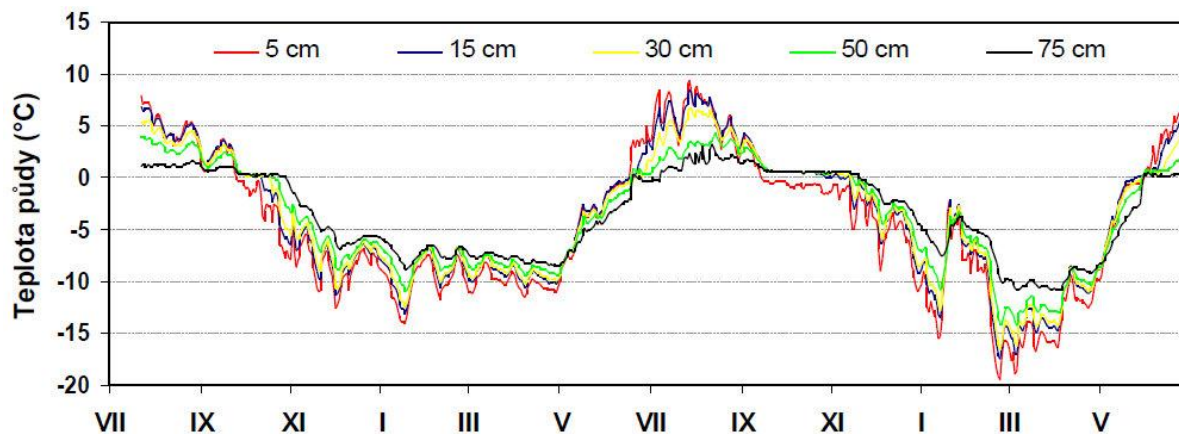
Obrázek 5: A) poloha Svalbardu
(převzato z eMapsWorld 2016).

B) mapa Svalbardu
(převzato z Mapsoft 2016).

2.7.1. Charakteristika klimatu Svalbardu

Klima Svalbardu je významně ovlivňováno nízkým úhlem dopadu slunečních paprsků. Průměrná roční teplota vzduchu na Svalbardu je $-6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Průměrná teplota v zimě je $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$, v létě $+6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Nejchladnější měsíc je únor a nejteplejší je červenec, kdy průměrná teplota může dosahovat až nad $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Rachlewicz et al. 2007). Průběhy ročních teplot půdy jsou uvedeny na Obr. 6.

Průměrné roční srážky ve vnitrozemí jsou 200 mm (Láska et al. 2012). Tenká sněhová pokrývka přetrvává od října do dubna, ale většinou začíná sníh tát až na přelomu dubna a května (Umbreit 2009). Plochá, nechráněná místa mohou být i v zimě téměř bez sněhu.



Obrázek 6: Chod průměrných denních hodnot půdních teplot ve vybraných hloubkách na stanici AWS1 (Petuniabukta) v období červenec 2008 až červen 2010 (převzato z Witoszová & Láska 2011)

2.8. Cíle práce

Cílem diplomové práce na souostroví Svalbard v oblasti zálivu Billefjorden, Petuniabukta bylo:

- 1) Stanovit emise skleníkových plynů CH_4 a N_2O ve vztahu k mikrobiální aktivitě a obsahu živin v různých typech půd a biotopů,
- 2) zjistit potenciální rychlost produkce a oxidace CH_4 a denitrifikační enzymovou aktivitu v půdě.

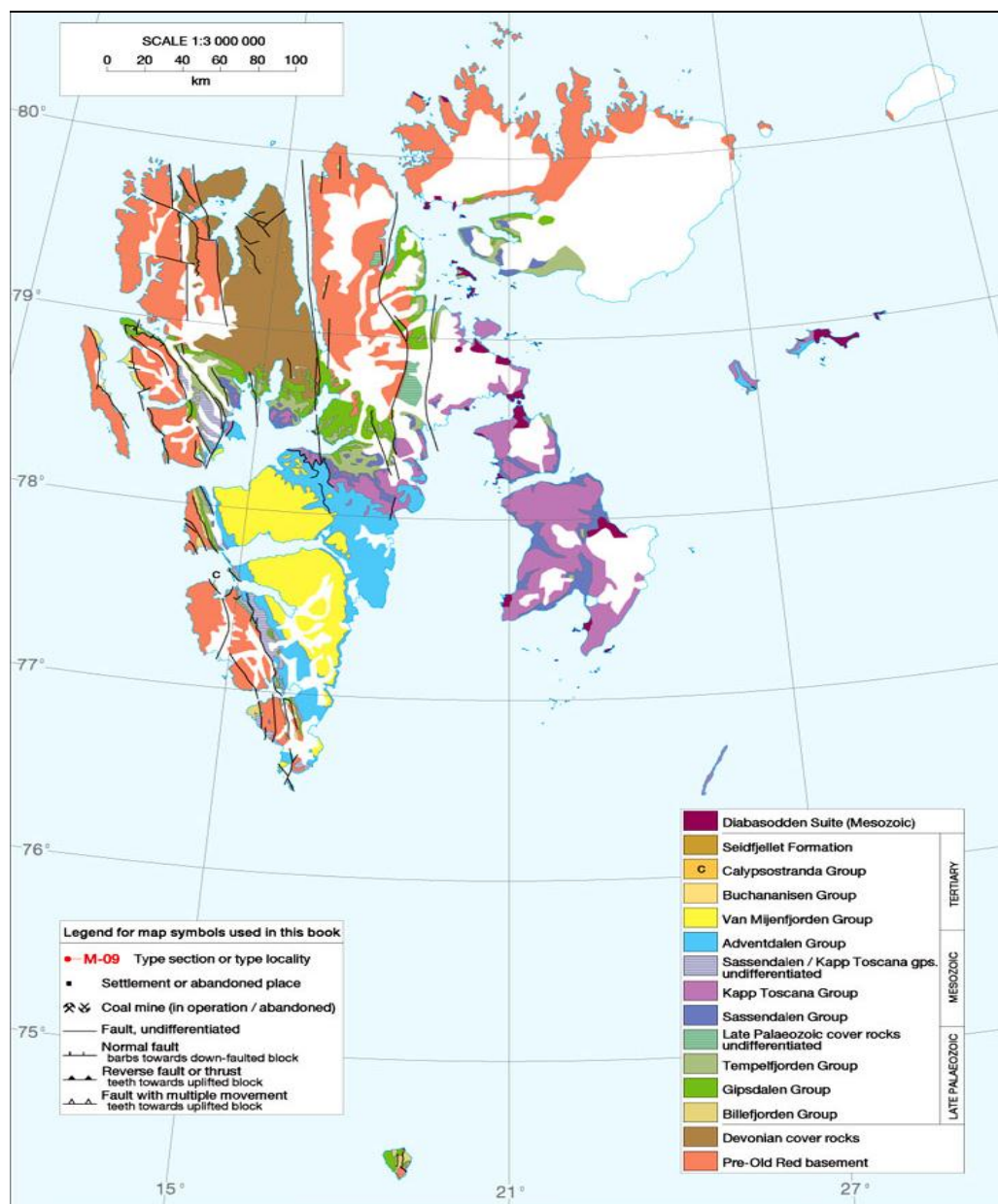
2.9. Testované hypotézy

- 1) Emise skleníkových plynů závisí na typu vegetačního pokryvu a na vlhkosti půdy. Z kopečkové tundry a půd pod ptačími bazary se budou uvolňovat vyšší kladné emise CH_4 i N_2O oproti ostatním typům lokalit, protože je zde nejvyšší pokryvnost a druhová pestrost vegetace. Nejnižší emise budou naopak na předpolí ledovce a na půdních krustách.
- 2) S typem vegetačního pokryvu se mění obsah živin a mikrobiální aktivita společenstva, čímž jsou ovlivněny mikrobiální procesy v půdě. Nejvyšší obsah živin a mikrobiální aktivita je očekávaná u kopečkové tundry a u půd pod ptačími bazary a nejnižší na předpolí ledovce a na půdních krustách.
- 3) V souvislosti s obsahem živin je očekávaná nejvyšší potenciální rychlost produkce i oxidace CH_4 a denitrifikační enzymová aktivita u kopečkové tundry a u půd pod ptačími bazary z důvodu nejvhodnějších podmínek pro aktivitu mikrobiálního společenstva.

3. Materiál a metody

3.1. Charakteristika a popis studovaných lokalit

Vlastní výzkum a terénní měření pro účely této práce proběhly v srpnu v letech 2014 a 2015 při absolvování kurzu polární ekologie pořádaného Centrem polární ekologie PřF Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Výzkumná stanice se nachází v severozápadní části zátoky Petunia (GPS souřadnice 78°43' N; 16°24' až 16°26' E) v centrální části souostroví Svalbard. Jedná se o odledněnou pobřežní zónu s heterogenním geologickým základem v přímém kontaktu s četnými ledovci (Obr. 7). Geologický substrát oblasti je většinou tvořen vícebarevnými slepenci a pískovci (Dallmann et al. 2004).



Obrázek 7: Geologická mapa Svalbardu (převzato z Dallmann 1999).

Klima zátoky je chladné. Střetává se zde Západní špicberský proud, který přináší směrem od jihu relativně teplé atlantické vody, s chladným Arktickým proudem. Průměrná teplota vzduchu za období našich měření byla +4,6 °C v roce 2014 a +7,2 °C v roce 2015, měřeno 2 m nad povrchem země na meteostanici AWS 1 umístěné na mořské terase v nadmořské výšce 15 m n. m.. Teplota půdy v době měření v roce 2015 byla v rozmezí +6,7 °C až +8,0 °C, měřeno přístrojem LICOR LI-8100A (teplota půdy v roce 2014 nebyla z technických důvodů zaznamenána).

V této práci bylo studováno pět typů lokalit ve třech opakováních: předpolí ledovce (PL), půdní krusty (PK), suchá tundra (ST), kopečková tundra (KT) a půdy pod ptačími bazary (PB; Obr. 8). Předpokládáme, že různé složení vegetačního krytu může řídit aktivitu mikrobiálního společenstva v různých procesech. Vegetační složení bylo charakterizováno na vegetačních čtvercích 100 cm × 100 cm vizuálním odhadem v procentech pokryvnosti. Níže je uveden popis lokalit a složení pokryvu s rozdělením na podíl krust a nejvýznamnější vegetace (Tab. 1).

3.1.1. Předpolí ledovce

Předpolí ledovce je iniciální stádium vývoje půd a je obecně považované za extrémní prostředí s minimálním obsahem živin, a to vzhledem k nízkým teplotám, nízké vlhkosti (teprve vznikající) půdy a opakujícím se cyklům zmrazování a rozmrazování půdy (Kabala & Zapart 2012). Prostedí je především ovlivněno na jaře tajícími ledovci, které produkují tavnou vodu a v ní transportovaný materiál s velkým podílem minerální složky. Rostlinný pokryv je nulový nebo velice nízký. Množství rostlinných druhů se postupně zvyšuje s vývojem půdy.

3.1.2. Půdní krusty

Na tomto biotopu dochází na povrchu k akumulaci solí a vytváří se minerální a biologické krusty bez viditelné vrstvy humusu, které jsou tvořeny sinicemi, řasami a lišejníky. Krusty jsou hlavními primárními producenty na těchto stanovištích. Zároveň zpevňují povrch půdy, a tím omezují větrnou erozi, kterou je půda poškozována (Belnap et al. 2001). Tyto plochy ve vysoké Arktidě dosahují 5 až 20 % pokryvnosti cévnatými rostlinami. Mechy a lišejníky zvyšují na některých místech pokryvnost až na téměř 50 %.

3.1.3. Suchá tundra

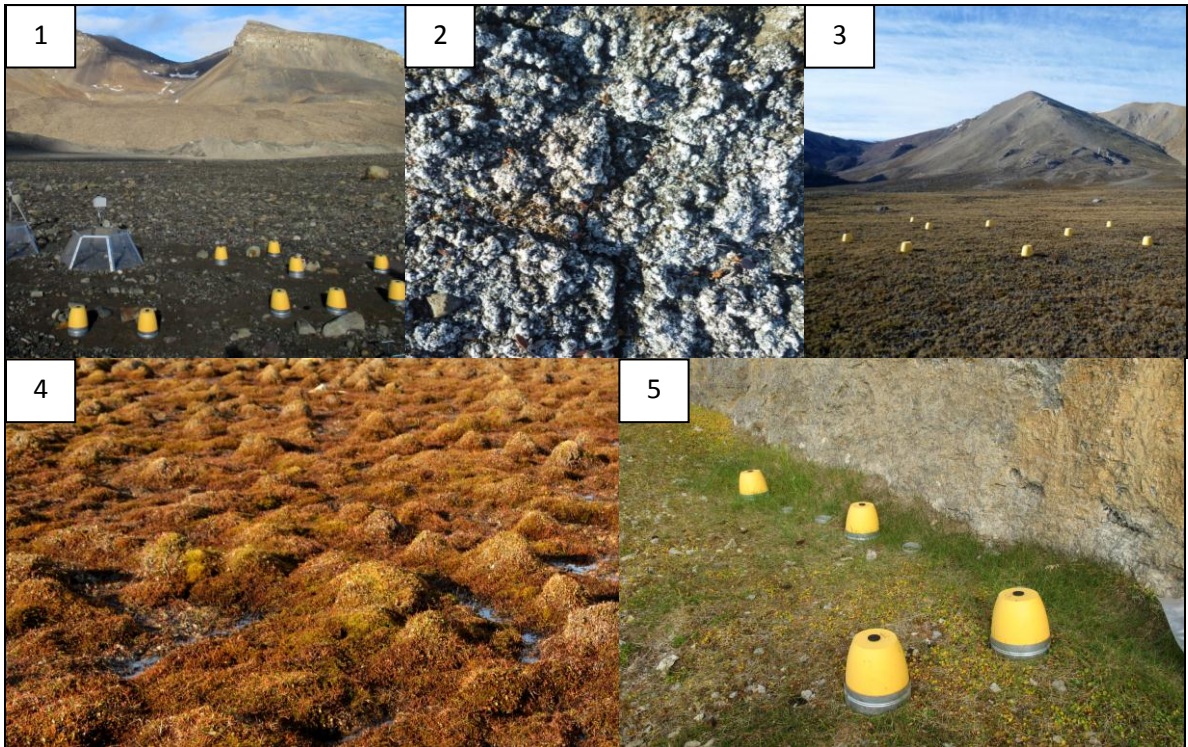
Sledované plochy v suché tundře tvoří nezamokřené půdy na vyzvednutých, dobře odvodněných, starých mořských terasách. Rozlohou tvoří však jen malou část polárních půd. Půdy mají často minerální charakter. Vegetační kryt je ovlivněn nedostatkem vláhy a silnou větrnou erozí (Oechel et al. 1993).

3.1.4. Kopečková tundra

Podmáčená kopečková tundra představuje jeden z nejproduktivnějších ekosystémů vysoké Arktidy (Elster 2007). Tento typ biotopu zůstává nasycený vodou po většinu vegetační sezóny. Napomáhá vytvářet příznivější mikroklimatické podmínky pro rostliny. V letním období zadržuje vláhu a v zimě působí tepelně izolačně. Vrcholy kopečků rychle vysychají a vytvářejí mozaiku aridního a mokřadního prostředí. Vegetační pokryv kopečkové tundry je ovlivňován pastvou sobů a hus, přesto produkuje velké množství organické hmoty, která se rozkládá velmi pomalu a dochází k její akumulaci (Kvíděrová et al. 2011). Kopečková tundra je pokryta zejména mechorosty, cévnatými rostlinami a společenstvy sinic a řas.

3.1.5. Půdy pod ptačími bazary

Půdy pod ptačími bazary tvoří malé plochy pokryté vegetací pod strmými skalními stěnami osídlenými ptactvem, především buňňáky ledními (*Fulmarus glacialis*) a alkouny malými (*Alle alle*). Kolonie ptactva představují důležitou roli v živinovém cyklu ekosystému a v přenosu C a N z moře na pevninu, což má vliv na rozvoj rostlinstva a na dlouhodobé změny ve složení vegetace (Lindeboom 1984; Mizutani et al. 1985; Zhu et al. 2012), stejně jako na složení a abundanci edafonu.



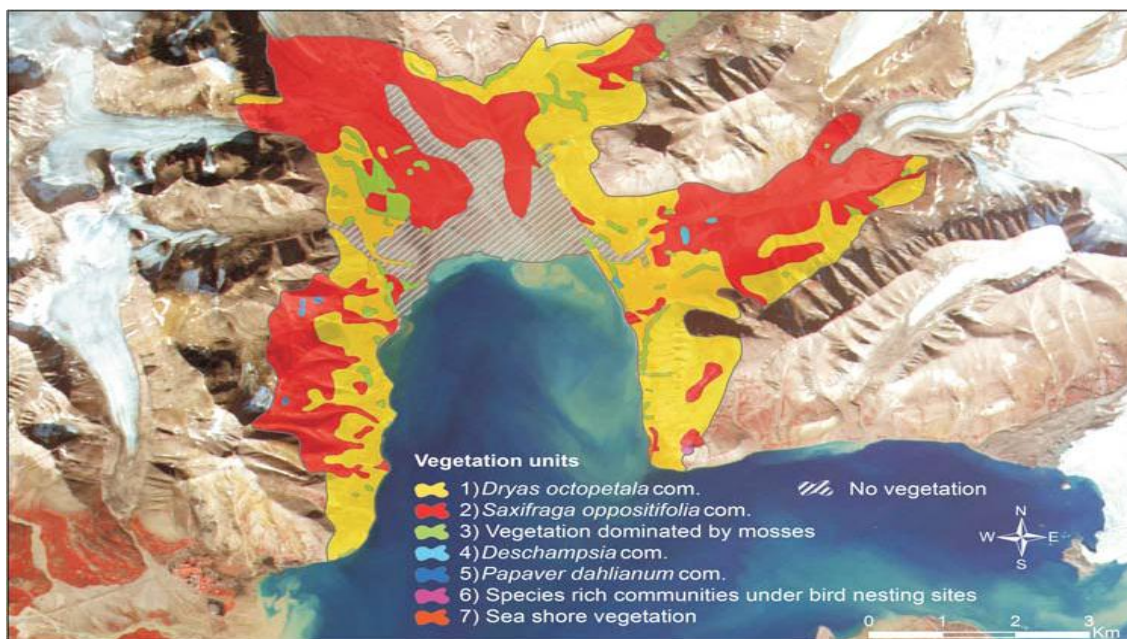
Obrázek 8: Sledované typy lokalit 1) předpolí ledovce, 2) půdní krusty, 3) suchá tundra, 4) kopečková tundra a 5) půdy pod ptačími bazary (foto autorka).

Tabulka 1: Celková pokrývnost s rozdělením na podíl krust a nejvýznamnější druhy vegetace na třech studovaných plochách (pl) pěti typů lokalit.

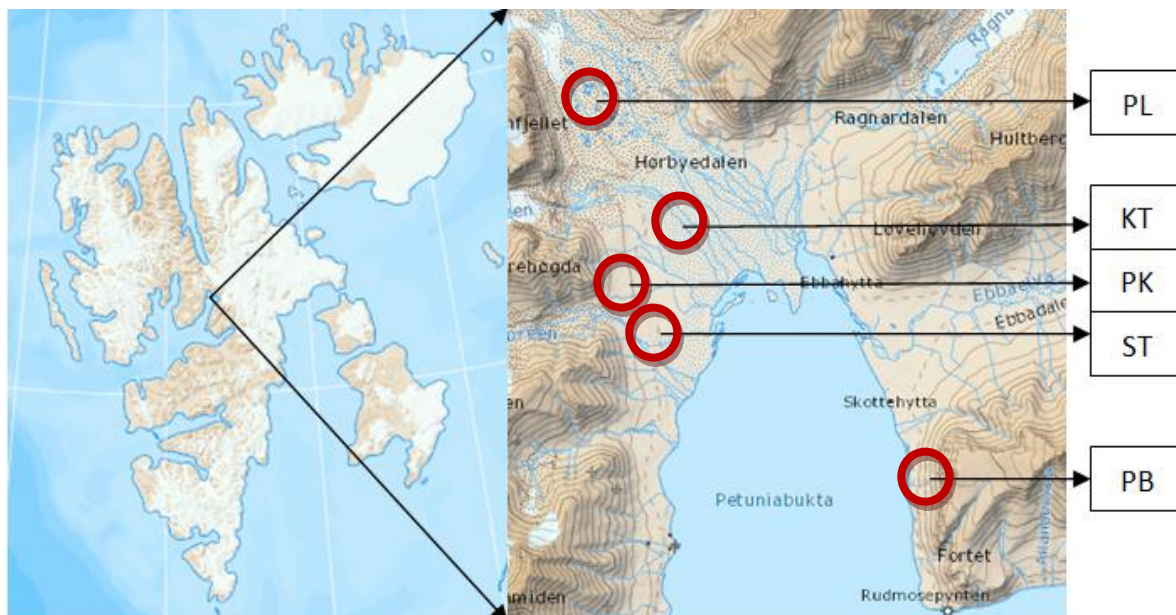
Typ lokality	Celková pokrývnost pl 1 (dominantní druhy)	Celková pokrývnost pl 2 (dominantní druhy)	Celková pokrývnost pl 3 (dominantní druhy)
Předpolí ledovce	0 %	0 %	0 %
Půdní krusty	45 % 55 % půdní krusta (20 % lichenizovaná) 36 % <i>Dryas octopetala</i> 6 % <i>Carex sp.</i> 2 % <i>Oxyria digyna</i> 1 % <i>Saxifraga oppositifolia</i>	25 % 75 % půdní krusta (60 % lichenizovaná) 15 % <i>Dryas octopetala</i> 5 % <i>Carex sp.</i> 3 % <i>Saxifraga oppositifolia</i> 1 % <i>Oxyria digyna</i> 1 % <i>Salix arctica</i>	25 % 75 % půdní krusta (60 % lichenizovaná) 17 % <i>Dryas octopetala</i> 6 % <i>Carex sp.</i> 2 % <i>Saxifraga oppositifolia</i>
Suchá tundra	90 % 10 % půdní krusta (7 % šedá krusta a 3 % černá krusta) 40 % <i>Dryas octopetala</i> 26 % <i>Cetraria islandica</i> 15 % <i>Carex sp.</i> 4 % <i>Silene acaulis</i> 2 % <i>Saxifraga oppositifolia</i> 2 % <i>Oxyria digyna</i> 1 % <i>Salix arctica</i>	85 % 15 % půdní krusta (10 % šedá krusta a 5 % černá krusta) 30 % <i>Dryas octopetala</i> 20 % <i>Silene acaulis</i> 15 % <i>Carex sp.</i> 12 % <i>Cetraria islandica</i> 4 % <i>Saxifraga oppositifolia</i> 2 % <i>Oxyria digyna</i> 2 % <i>Salix arctica</i>	90 % 10 % půdní krusta (5 % šedá krusta a 5 % černá krusta) 23 % <i>Dryas octopetala</i> 23 % <i>Carex sp.</i> 17 % <i>Silene acaulis</i> 11 % <i>Salix arctica</i> 8 % <i>Cetraria islandica</i> 6 % <i>Oxyria digyna</i> 2 % <i>Saxifraga oppositifolia</i>
Kopečková tundra	100 % 90 % <i>Scorpidium cossonii</i> 4 % <i>Equisetum sp.</i> 3 % <i>Carex sp.</i> 3 % <i>Salix arctica</i>	100 % 88 % <i>Scorpidium cossonii</i> 3 % <i>Carex sp.</i> 5 % <i>Salix arctica</i> 2 % <i>Equisetum sp.</i> 2 % <i>Oxyria digyna</i>	95 % 5 % <i>Nostoc commune</i> 85 % <i>Scorpidium cossonii</i> 6 % <i>Carex sp.</i> 2 % <i>Salix arctica</i> 2 % <i>Equisetum sp.</i>
Půdy pod ptačími bazary	70 % 35 % <i>Salix polaris</i> 25 % <i>Dryas octopetala</i> 10 % <i>Polygonum viviparum</i>	80 % 40 % <i>Salix polaris</i> 20 % <i>Dryas octopetala</i> 20 % <i>Polygonum viviparum</i>	75 % 45 % <i>Salix polaris</i> 20 % <i>Dryas octopetala</i> 10 % <i>Polygonum viviparum</i>

3.2. Design experimentů

Pro účely této studie byly zvoleny v roce 2014 tři typy lokalit – půdní krusty (PK), suchá tundra (ST) a kopečková tundra (KT). V roce 2015 byly přidány dva další typy lokalit – předpolí ledovce (PL) a půdy pod ptačími bazary (PB), aby byla pokryta co největší diverzita prostředí a sukcesního gradientu. Vegetační pokryv lokalit a poloha jsou zachyceny na Obr. 9 a 10.

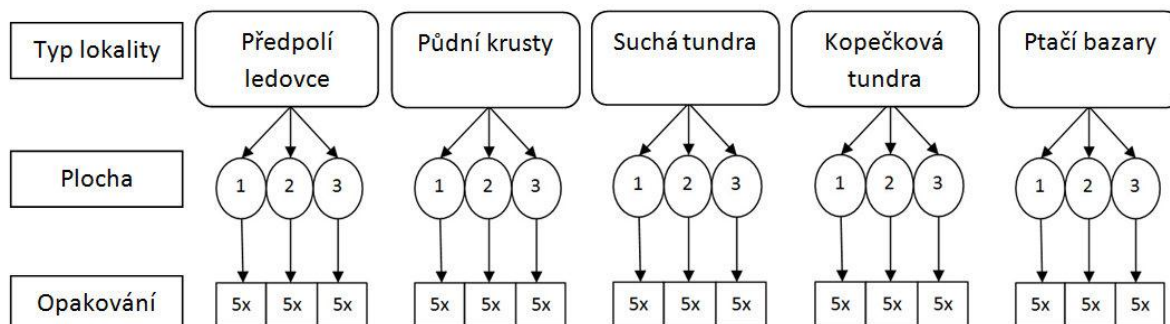


Obrázek 9: Vegetační mapa zátoky Petunia (převzato z Prach et al. 2012).



Obrázek 10: Umístění výzkumných lokalit v zátocy Petunia. Předpolí ledovce (PL), kopečková tundra (KT), půdní krusty (PK), suchá tundra (ST) a půdy pod ptačími bazary (PB; upraveno podle Kart over Svalbard 2016).

Pro každou lokalitu byly vytyčeny tři plochy, takže odběry vzorků a měření probíhaly celkem na 9 (2014) resp. 15 (2015) plochách. V každém opakování bylo umístěno 10 komor, z nichž byly odebrány vzorky vzduchu a pět vzorků půdy (Obr. 11).



Obrázek 11: Design experimentu pro odběr půd v roce 2015.

3.3. Odběry a zpracování vzorků

3.3.1. Odběry vzorků půdy

Vzorky půd byly odebrány v blízkosti komor z hloubky 0 až 15 cm pro následné laboratorní analýzy. Na každém typu lokality (tzn. PL, PK, ST, KT a PB) bylo odebráno 15 směsných vzorků půdy (5 vzorků v každém opakování; 3 opakování). Každý směsný vzorek byl získán homogenizováním tří dílčích vzorků. Odebrané půdní vzorky byly ihned po odběru přímo v terénu prosety přes síto s průměrem ok 2 mm, uloženy do vzduchotěsně uzavřených plastových sáčků a transportovány do laboratoře, kde byly uloženy ve 4 °C pro následné analýzy.

3.3.2. Zpracování vzorků půdy v laboratoři

U všech vzorků půdy byly měřeny fyzikálně chemické parametry: suchá hmotnost, resp. vlhkost půdy, minerální formy N, celkový C a N, dostupný P, aktivní a výměnné pH. Dále vybrané charakteristiky mikrobiální aktivity: mikrobiální uhlík (C_{mic}) jako odhad mikrobiální biomasy, bazální respirace, substrátem indukovaná respirace, denitrifikační enzymová aktivita, potenciální metanogenní a metanotrofní aktivita.

3.3.2.1. Stanovení vlhkosti půdy

Stanovení vlhkosti půdy udává podíl obsahu vody na hmotnost 1 g čerstvého vzorku půdy. Do předem zvážené hliníkové váženky jsem přidala lžici půdy, váženku se vzorkem zvážila a vysušila v sušárně do konstantní hmotnosti (4 hodiny při 105 °C). Po vychladnutí jsem vzorek s váženkou opět zvážila a z rozdílu hmotnosti vypočítala obsah vody v půdě podle Zbíral et al. (1997).

3.3.2.2. Stanovení aktivního a výměnného pH

Do 100 ml reagenčních lahví jsem navázila 10 g půdy a přidala 50 ml destilované vody pro stanovení aktivního pH, respektive 50 ml 1 M chloridu draselného (KCl) pro výměnné pH. Láhve jsem uzavřela a nechala 5 minut třepat. Vzniklou suspenzi jsem nechala stát po dobu dvou hodin a posléze jsem změřila hodnotu pH pomocí pH metru (526/538 pH meter; WTW GmbH, Weilheim, Germany) s kombinovanou elektrodou (SenTix 61; WTW GmbH, Weilheim, Germany). Při měření bylo třeba vždy počkat do ustálení rovnováhy. Podrobný postup uvádí Zbíral et al. (1997).

3.3.2.3. Stanovení koncentrace nitrátového dusíku (N-NO₃⁻)

Do 250 ml reagenčních lahví jsem navázila 15 g půdy a přidala 75 ml 1M KCl. Koncentraci N-NO₃⁻ jsem stanovila fotometricky metodou pomocí měření absorpce v UV oblasti při 210 nm. Výpočet jsem provedla pomocí kalibrační křivky s odečtením absorbance vzorku, ve kterém byly N-NO₃⁻ odstraněny. Koncentraci nitrátového dusíku jsem vyjádřila v mg kg⁻¹. Podrobný postup viz Kandeler (1993).

3.3.2.4. Stanovení koncentrace amonného dusíku (N-NH₄⁺)

Do 250 ml reagenčních lahví jsem navázila 15 g půdy a přidala 75 ml 1M KCl. Metoda je založena na Berthelově reakci NH₄⁺ s chlornanem a salicylanem, která dává modré zbarvení. Intenzitu zbarvení jsem měřila fotometricky při 660 nm a koncentraci amonného dusíku jsem vyjádřila v mg kg⁻¹. Podrobný postup viz Šimek et al. (2006).

3.3.2.5. Stanovení přijatelného fosforu z fosforečnanů (P-PO₄⁻)

Vzorky půd jsem na vzduchu vysušila do konstantní hmotnosti a rozdrtila tloučkem v třecí misce. Vzorky byly odeslány do komerční laboratoře a stanoveny standardní metodikou podle Mehlicha III. Obsah přijatelného P-PO₄⁻ byl vyjádřen v mg kg⁻¹ sušiny.

3.3.2.6. Analýzy C, N a C/N poměr

Vzorky půd jsem na vzduchu vysušila do konstantní hmotnosti a rozdrtila tloučkem v třecí misce. Vzorky byly odeslány do komerční laboratoře, kde byl celkový obsah C a N stanoven pomocí CN analyzátoru (Vario MICRO Cube, Elementar GmbH, Germany). Celkový obsah C a N byl vyjádřen v hmotnostních procentech (%).

3.3.2.7. Stanovení mikrobiální biomasy fumigačně extrakční metodou

Do 100 ml reagenčních lahví jsem navázila 10 g půdy. Na dno exsikátoru jsem vložila vlhký filtrační papír, misku se skleněnými kuličkami a s 50 ml chloroformu a 20 ml 2 M hydroxidu sodného (NaOH). Na podložku jsem naskládala otevřené láhve, exsikátor uzavřela a pomocí vývěvy odsávala vzduch. Po přivedení chloroformu k varu jsem kohout exsikátoru uzavřela a vývěvu odpojila. Vzorky jsem nechala fumigovat 24 hodin. Po 24 hodinách jsem otevřela exsikátor, vložila nový vlhčený filtrační papír a dovnitř opět naskládala otevřené láhve. Poté jsem několikrát odsála vzduch pomocí vývěvy do úplného odstranění chloroformu. Do dalších 100 ml reagenčních lahví jsem navázila po 10 g půdy (nefumigované vzorky). Dále jsem fumigované a nefumigované vzorky zpracovávala společně.

Extrakce: Pomocí odměrného válce jsem do všech reagenčních lahví přidala 40 ml 0,5 M síranu draselného (K₂SO₄), lahve uzavřela zátkami a nechala 45 minut třepat. Vzorky jsem zfiltrovala do lahví přes filtrační papír a současně přefiltrovala K₂SO₄ na slepý vzorek.

Oxidace: Odebrala jsem 8 ml filtrátu, přenesla do Erlenmayerových baněk a do každé jsem za stálého míchání přidala 15 ml chromsírové směsi. Podobně jsem připravila 3 slepé vzorky (8 ml K_2SO_4 a 15 ml chromsírové směsi). Baňky jsem vložila na 45 minut do sušárny na 105 °C a poté jsem nechala vzorky vychladnout.

Titrace: Do vzorku jsem přidala několik kapek indikátoru fenantrolinu a titrovala pomocí automatické byrety Mohrovou solí do červeno-hnědého zbarvení. Na stanovení faktoru Mohrovy soli jsem připravila do 3 baněk po 1 ml 0,4 M dichromanu draselného ($K_2Cr_2O_7$), 2,5 ml koncentrované kyseliny sírové (H_2SO_4) a 20 ml destilované vody. Vzorky jsem titrovala na indikátor fenantrolin do stejného červeno-hnědého zbarvení (Vance et al. 1987). Obsah mikrobiální biomasy jsem vyjádřila jako C_{mic} v $\mu g C g^{-1}$ sušiny.

3.3.2.8. Stanovení bazální respirace

Rychlost bazální respirace je definována jako množství uvolněného CO_2 na jednotku hmotnosti za jednotku času bez přidavku substrátu. Navážila jsem 15 g půdy do 100 ml reagenčních lahví, které jsem nechala 1 hodinu stát při 25 °C a následně láhve uzavřela a inkubovala při teplotě 25 °C. Koncentraci CO_2 jsem měřila v 0,5 ml vzorku nástřikem na kolonu plynového chromatografu 6850 (Agilent Technologies, USA) s TCD detektorem v intervalech po 1 hodině, po 4 hodinách a po 24 hodinách. Ze směrnice přímky jsem vypočítala rychlost bazální respirace a vyjádřila ji v $\mu g C-CO_2 g^{-1}$ sušiny h^{-1} . Podrobný postup uvádí Zbiral et al. (2004).

3.3.2.9. Stanovení SIR (substrátem indukovaná respirace)

Jedná se o instrumentální metodu pro stanovení respirační aktivity mikroorganismů v půdě po přidání lehce využitelného substrátu. Do 100 ml reagenčních lahví jsem navážila 15 g půdy. Po otestování množství a koncentrace přidavku glukózy ($C_6H_{12}O_6$) a času inkubace jsem přidala 1,5 ml glukózy (8 g do 100 ml) a sledovala krátkodobou (po 30 min a 2 hod) odpověď respirace jako produkce CO_2 na plynovém chromatografu 6850 (Agilent Technologies, USA) s TCD detektorem. Půdy jsem inkubovala v termostatu při teplotě 25 °C. Nástřik vzorku na kolonu byl 0,5 ml vzorku. Rychlost substrátem indukované respirace jsem vyjádřila v $\mu g C-CO_2 g^{-1}$ sušiny h^{-1} . Podrobný postup viz Zbiral et al. (2004).

3.3.2.10. Stanovení potenciální metanogenní aktivity

Potenciální metanogenní aktivita odpovídá schopnosti mikrobiálního společenstva produkovat CH₄ za anaerobních podmínek v laboratoři (*ex situ*). Do 100 ml reagenčních lahví jsem navázila 25 g půdy. Atmosféru v lahvích jsem vyměnila za 100 % argon (Ar) a půdu v lahvích inkubovala v anaerobních podmínkách při 25 °C. Koncentraci CH₄ jsem měřila v prvním týdnu po 24 hodinách a následně v týdenním intervalu na plynovém chromatografu s FID detektorem po dobu 73 dnů. Nástřik vzorku na kolonu byl 0,5 ml vzorku. Rychlost metanogeneze jsem počítala až po uplynutí lag fáze, tj. po 50 dnech a vyjádřila v $\mu\text{g C-CH}_4 \text{ g}^{-1} \text{ sušiny den}^{-1}$.

3.3.2.11. Stanovení potenciální metanotrofní aktivity

Metanotrofní aktivita je schopnost mikrobiálního společenstva spotřebovávat CH₄. Do 100 ml reagenčních lahví jsem navázila 25 g půdy, láhve jsem uzavřela a do každé přidala 1 ml zásobní směsi CH₄ se vzduchem, a tím v láhvi vznikla koncentrace cca 100 ppm CH₄. Ihned jsem odebrala 0,5 ml vzorku na stanovení počáteční koncentrace CH₄ v lahvích. Další vzorky jsem měřila v prvním týdnu po 24 hodinách a následně v pravidelném intervalu tří dnů po dobu 17 dní na plynovém chromatografu s FID detektorem. Rychlost oxidace CH₄ jsem vypočítala jako úbytek CH₄ v průběhu času v $\% \text{ C-CH}_4 \text{ h}^{-1}$.

3.3.2.12. Stanovení DEA (denitrifikační enzymová aktivita)

Metoda DEA využívá inhibici druhého stupně denitrifikace (redukce N₂O na N₂) vhodnou koncentrací acetyleny (C₂H₂), a tak jediným produktem denitrifikace je N₂O, který se stanoví plynovou chromatografií. Do 100 ml reagenční láhve jsem navázila 25 g půdy. Ke vzorku půdy jsem přidala 20 ml optimalizačního roztoku (na 100 ml roztoku jsem potřebovala 50 mg dusičnanu draselného (KNO₃) a 100 mg glukózy (C₆H₁₂O₆)). Láhve jsem uzavřela a vzduch nahradila 100% Ar. Poté jsem do jedné série vzorků přidala 10 ml C₂H₂ (pro stanovení DEA) a druhá série vzorků byla bez C₂H₂ (kde nedochází k inhibici redukce N₂O na N₂). Tlak v baňce jsem upravila na atmosférický odpuštěním přetlaku přes vodní uzávěr do atmosféry a zahájila inkubaci za stálého třepání při konstantní teplotě 25 °C. V čase 0 (tj. ihned po přidavku C₂H₂ a úpravě tlaku) a po 30 a 60 minutách jsem změřila vzorky vnitřní atmosféry o objemu 0,5 ml na obsah N₂O na plynovém chromatografu s ECD detektorem. Rychlost denitrifikační enzymové aktivity jsem vyjádřila v $\mu\text{g N-N}_2\text{O g}^{-1} \text{ sušiny h}^{-1}$ (Smith & Tiedje 1979).

3.3.3. Měření emisí plynů z půdy

Vzorky vzduchu k analýzám na stanovení koncentrace skleníkových plynů (CH_4 a N_2O) byly získány pomocí „komor s otevřeným dnem“ – komoru představovala kuželovitá nádoba o objemu 4880 ml, spodním průměru 21 cm a výšce 18 cm, která byla přiklopena na povrch půdy (2014) nebo nasazena na spodní část, zapravenou alespoň jeden den před odběry 5 cm do půdy (2015; upraveno dle Šimek et al. 2006; 2014; Obr. 12). Před měřeními byly spodní části komor naplněny v mezikruží vodou. Voda zajistila „plynotěsnost“ komory. Komory byly náhodně umístěny na plochy s rozestupy alespoň 0,5 m mezi sebou. V rámci každého typu lokality byly vybrány tři pokusné plochy a na každé ploše bylo umístěno deset komor. Počet komor a opakování přispěl ke snížení variability výsledků. Vzorky plynů (15 ml) byly odebírány vzduchotěsnou injekční stříkačkou přes pryžovou zátku umístěnou na vrcholu komory vždy ihned po uzavření komory a poté znovu, v roce 2014 po 60 min (čtyřikrát v průběhu dne od 8.00 do 20.00 hod) a následně vstříknuty do vakuovaných zkumavek (Labco exetainer, objem 12 ml). Mezi denními měřeními ale nebyl zaznamenán žádný průkazný rozdíl, a tak byla pro další rok metodika upravena. V roce 2015 byly vzorky odebírány po 120 min akumulace jen jednou za den, a to mezi 13. a 15. hodinou. Následně byly zkumavky s plynnými vzorky transportovány do ČR a koncentrace plynů měřeny na plynovém chromatografu. Koncentrace plynů ve vzorcích nebyla ovlivněna delším uložením (jež bylo tři týdny), ani leteckým transportem (Macková & Jíšová 2014 – ústní sdělení; testování těsnosti zkumavek Labco; Sun et al. 2002; Sun – písemné sdělení). Stabilitě a těsnosti zkumavek odpovídá i přetlak zaznamenaný při měření vzorků v laboratoři.



Obrázek 12: Spodní část komory zabořená v půdě před měřením, přiklopená komora během měření a odběry plynů v terénu (foto autorka a Michala Bryndová).

3.3.4. Zpracování vzorků plynů v laboratoři

Koncentrace CH₄ byla měřena v laboratoři Ústavu půdní biologie Biologického centra AV ČR, v. v. i., v Českých Budějovicích na plynovém chromatografu HP 5890 Series II (Hewlett Packard, USA) s FID detektorem. Koncentrace N₂O byla měřena na plynovém chromatografu 6890N (Agilent Technologies, USA) s ECD detektorem. Nástřik vzorku na kolonu byl 0,5 ml. Emise plynů byly vyjádřeny jako $\mu\text{g C-CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, respektive $\mu\text{g N-N}_2\text{O m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ podle Šimek et al. (2014).

3.5. Statistické zpracování dat

Rozdíly v měřených parametrech na jednotlivých typech lokalit byly testovány pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM) v hierarchickém uspořádání. Pro proměnné měřené ze směsných vzorků byla použita jednocestná ANOVA. Srovnání post-hoc bylo provedeno Tukey HSD testem v programu Statistika EN, verze 12.; StatSoft, Inc. USA. Typ lokality a plocha byly použité jako kategoriální prediktory. Plocha byla hierarchicky zakotvena v typu lokality a označena jako faktor s náhodným efektem. Výsledky denních cyklů v prvním roce byly vyhodnoceny pomocí zobecněných lineárních modelů.

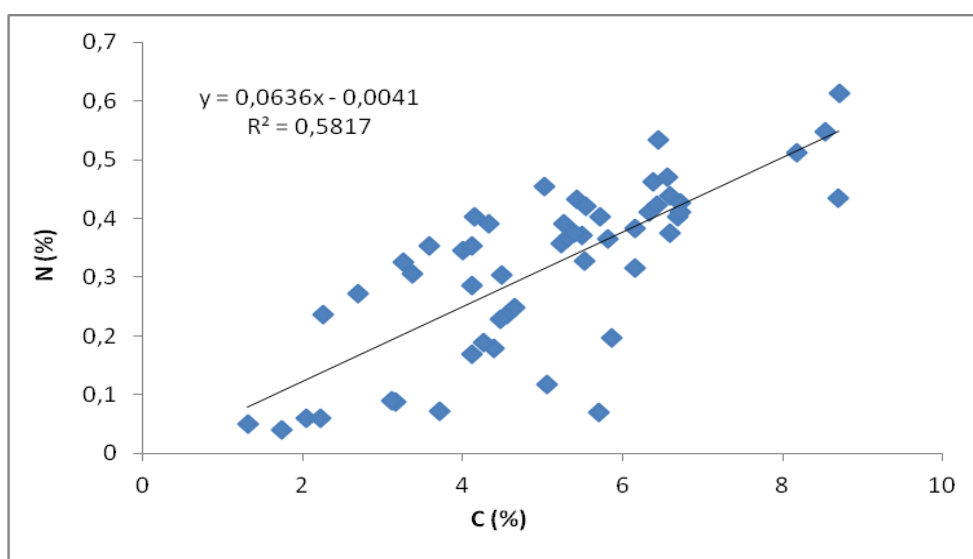
4. Výsledky

4.1. Fyzikálně chemické vlastnosti půdy

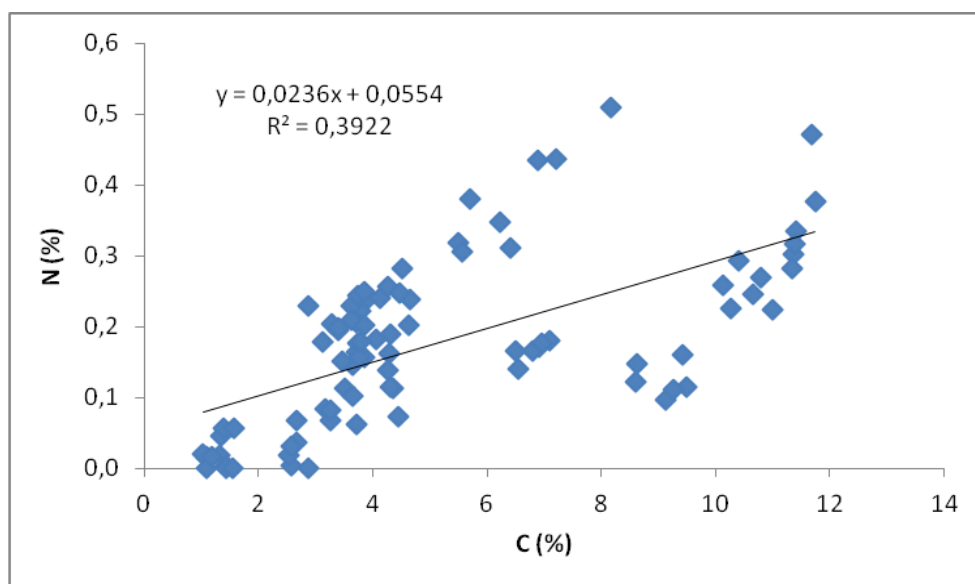
Různé typy lokalit ukazují širokou škálu vlhkosti půdy. Vlhkost půdy byla průkazně ovlivněna typem lokality ($p < 0,05$). Nejnižší vlhkost půdy byla na půdních krustách, respektive na předpolí ledovce. Nejvyšší vlhkost půdy byla po oba dva roky na kopečkové tundře.

Hodnoty aktivního i výměnného pH v půdách byly průkazně ovlivněny typem lokality ($p < 0,05$). Hodnoty pH byly na všech lokalitách neutrální až mírně alkalické. Aktivní i výměnné pH bylo vyšší než 8.0 v lokalitách předpolí ledovce, půdní krusty a půdy pod ptačími bazary. Nižší pH bylo naopak na kopečkové a suché tundře.

Obsah C i N v půdách byl průkazně ovlivněn typem lokality ($p < 0,05$). Půdy vysoké Arktidy byly chudé na organickou hmotu a obsah C i N je nízký. Celkový obsah C byl nejnižší v nedostatečně vyvinuté, iniciální půdě na předpolí ledovce. Postupně s větším zapojením půdy hodnoty byly vyšší, až dosáhly nejvyšších hodnot na více vyvinutých půdách pod ptačími bazary obohacovaných guánem. Stejný přechod byl zjištěn i u obsahu N. Nejméně N bylo na předpolí ledovce a nejvíce v suché a kopečkové tundře a na půdách pod ptačími bazary. Celkový obsah C a N v půdě spolu po oba dva roky pozitivně koreloval (Obr. 13 a 14).



Obrázek 13: Korelace mezi koncentrací C a N v půdě na všech lokalitách v roce 2014.



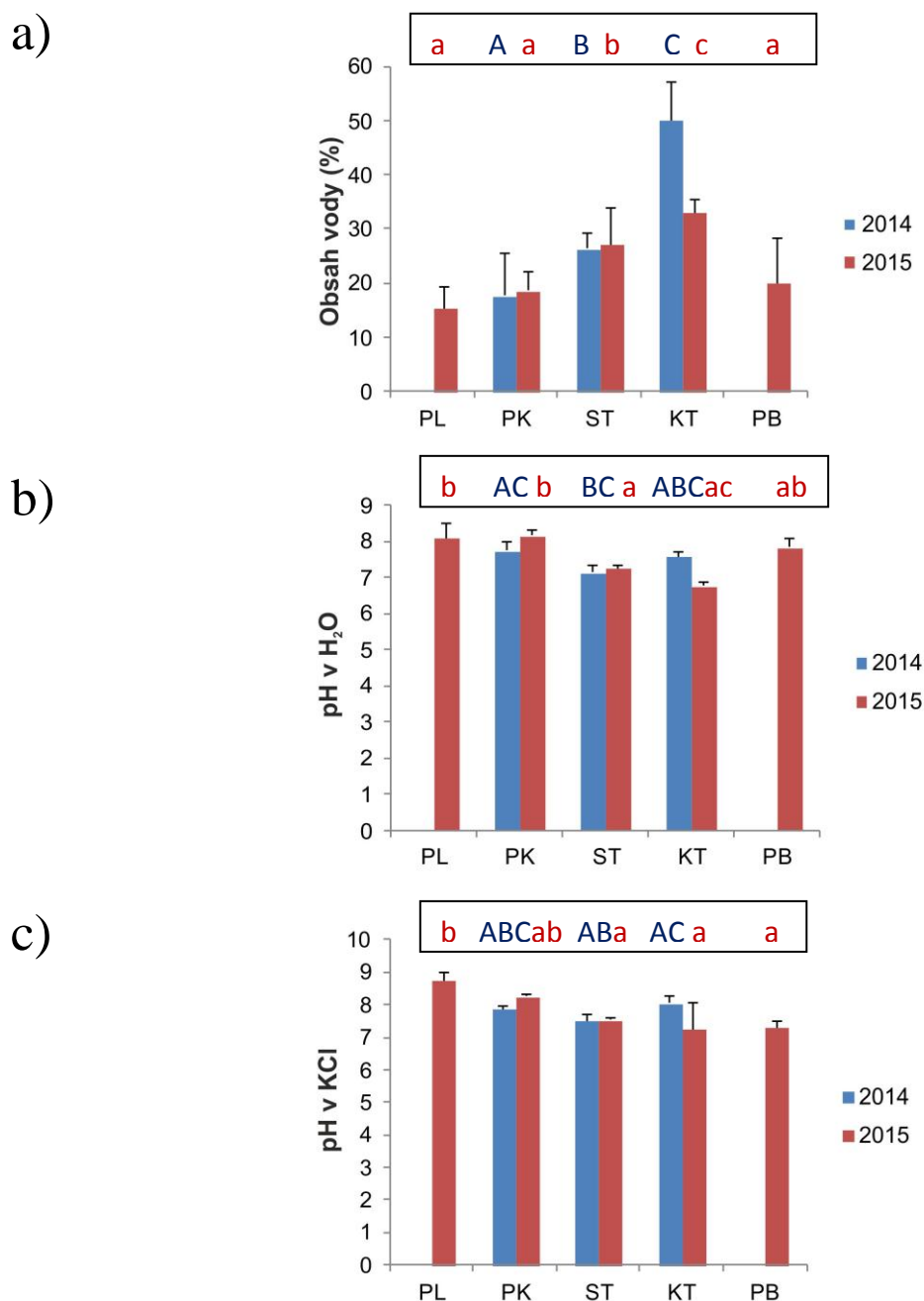
Obrázek 14: Korelace mezi obsahem C a N v půdě ze všech lokalit v roce 2015.

Stechiometrický poměr C/N v půdách byl průkazně ovlivněn typem lokality ($p < 0,05$). Nejnižší C/N poměr byl na suché a kopečkové tundře. Naopak nejvyšší C/N poměr nad 50 byl na půdách pod ptačími bazary a na předpolí ledovce, což naznačuje možnou limitaci N.

Pro všechny půdní vzorky byla stanovena koncentrace N-NO_3^- a N-NH_4^+ . N-NO_3^- a N-NH_4^+ v půdách byl průkazně ovlivněn typem lokality ($p < 0,05$). Minerální formy N byly všeobecně nízké v jednotkách mg kg^{-1} . Na všech typech lokalit lze pozorovat výraznou převahu N-NO_3^- nad N-NH_4^+ . Nejnižší koncentrace N-NO_3^- byla na předpolí ledovce a půdních krustách a nejvyšší na suché tundře a půdách pod ptačími bazary. Nejvyšší koncentrace N-NH_4^+ byla na kopečkové tundře.

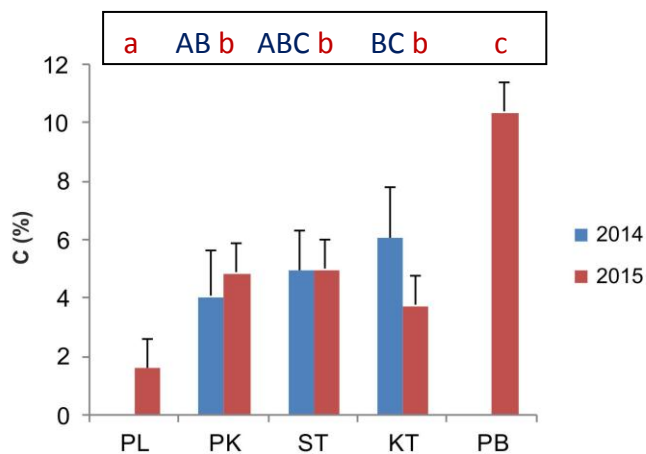
Obsah P-PO_4^- v půdách byl průkazně ovlivněn typem lokality ($p < 0,05$). Nejvyšší obsah P-PO_4^- byl na půdách pod ptačími bazary a nejnižší po oba roky na suché tundře.

Statistická průkaznost a hodnoty fyzikálně chemických vlastností půdy jsou uvedeny na Obr. 15; 16; 17; Tab. 2; 3; 4; 5.

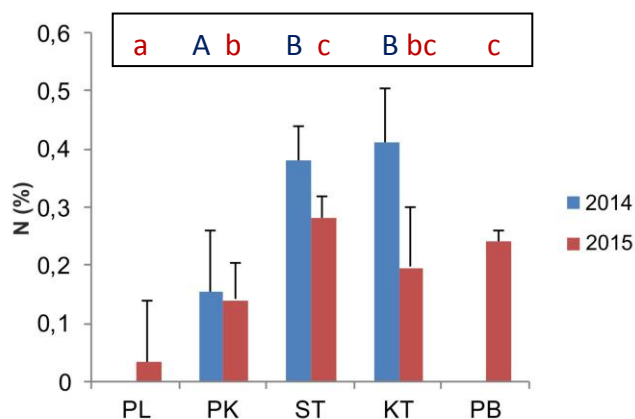


Obrázek 15: Průměrné hodnoty vlhkosti půdy (a) a pH (b, c) v půdě na pěti lokalitách (průměr + směrodatná odchylka). Modré sloupce představují hodnoty z roku 2014, červené sloupce z roku 2015. PL – předpolí ledovce, PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra, PB – půdy pod ptačími bazary. Různá písmena nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi typy lokalit (Tukey HSD test, $p < 0,05$). Velkými písmeny modře jsou označeny lokality z roku 2014. Malými písmeny červeně jsou označeny lokality z roku 2015.

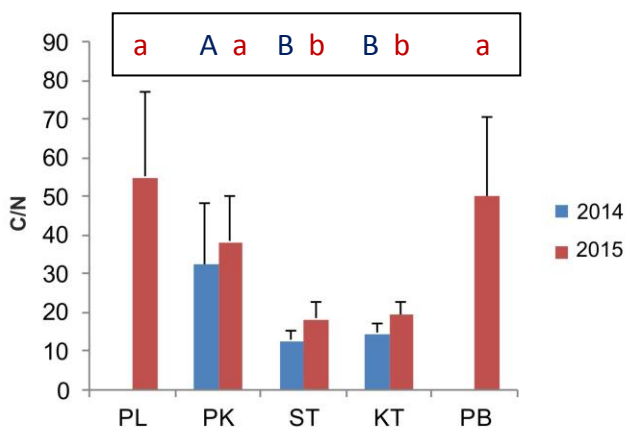
a)



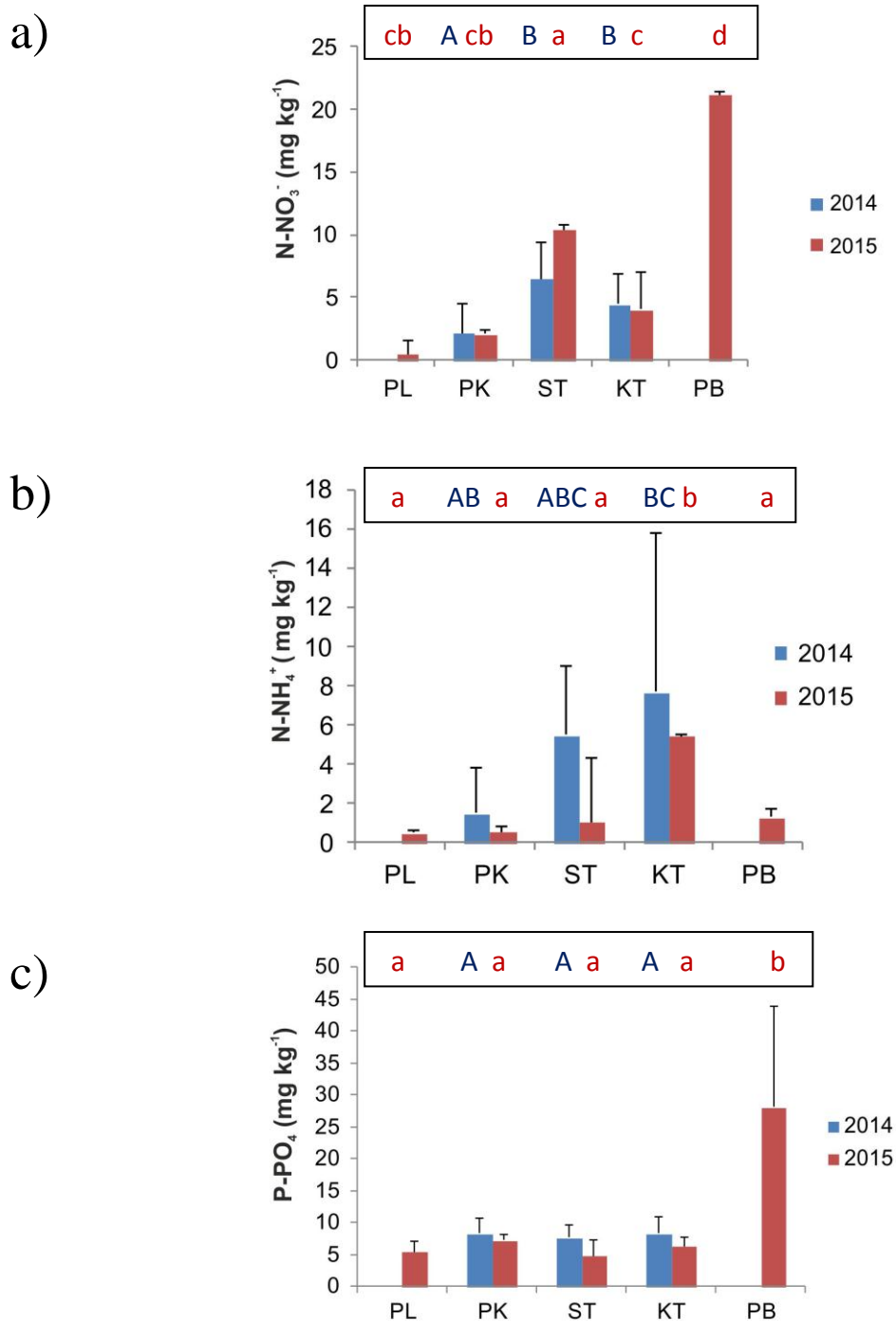
b)



c)



Obrázek 16: Průměrné hodnoty C (a), N (b) a C/N (c) v půdě na pěti lokalitách (průměr + směrodatná odchylka). Modré sloupce představují hodnoty z roku 2014, červené sloupce z roku 2015. PL – předpolí ledovce, PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra, PB – půdy pod ptačími bazary. Různá písmena nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi typy lokalit (Tukey HSD test; $p < 0,05$). Velkými písmeny modře jsou označeny lokality z roku 2014. Malými písmeny červeně jsou označeny lokality z roku 2015.

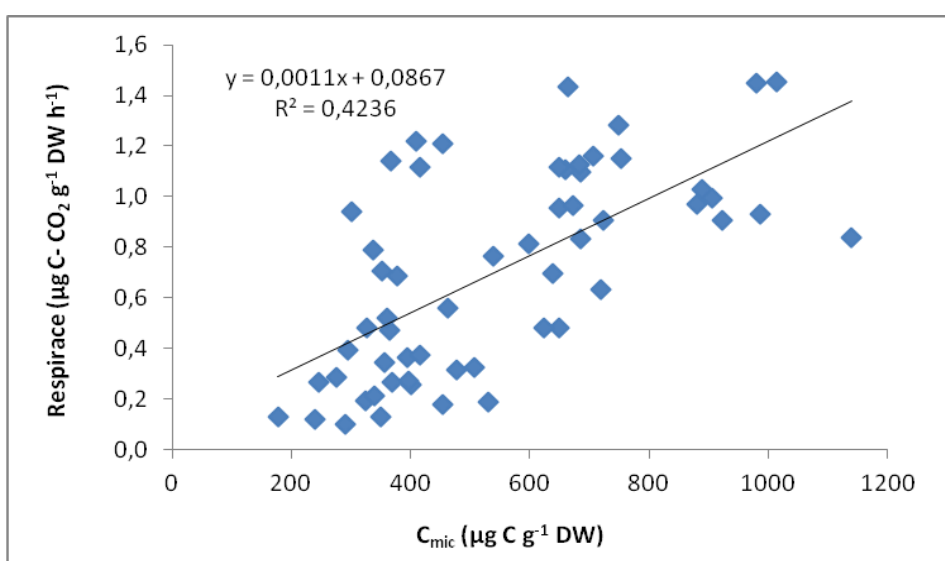


Obrázek 17: Průměrné hodnoty N-NO₃⁻ (a), N-NH₄⁺ (b) a P-PO₄ (c) v půdě na pěti lokalitách (průměr + směrodatná odchylka). Modré sloupce představují hodnoty z roku 2014, červené sloupce z roku 2015. PL – předpolí ledovce, PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra, PB – půdy pod ptačími bazary. Různá písmena nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi typy lokalit (Tukey HSD test; $p < 0,05$). Velkými písmeny modře jsou označeny lokality z roku 2014. Malými písmeny červeně jsou označeny lokality z roku 2015.

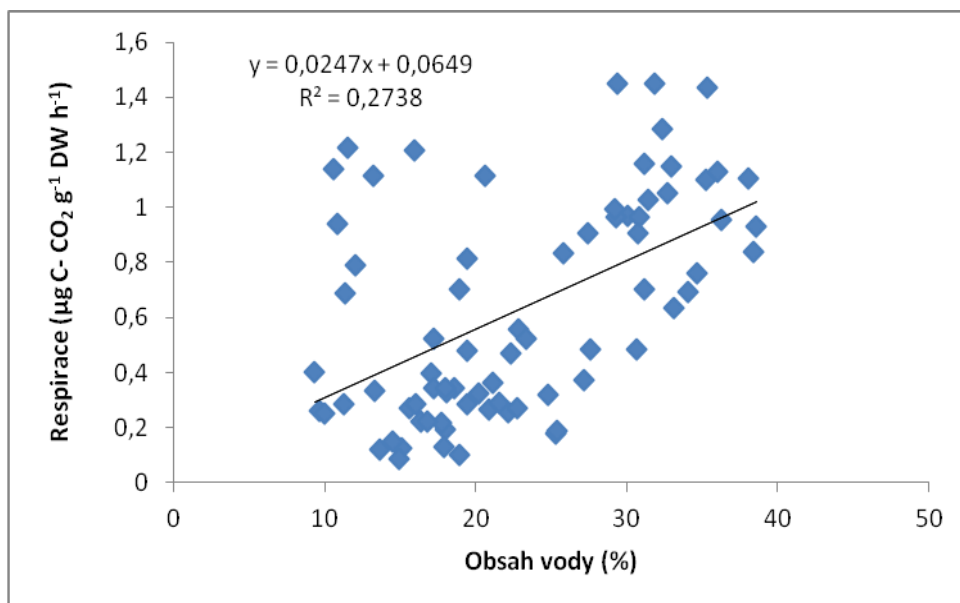
4.2. Půdní mikrobiální aktivita

C_{mic} byl průkazně ovlivněn typem lokality ($p < 0,05$). Nejnižší C_{mic} byl po oba roky na půdních krustách a nejvyšší na kopečkové tundře. Na předpolí ledovce se C_{mic} nepodařilo kvantifikovat vlivem nedostatečného rozsahu metody, takže se předpokládá, že byl ještě nižší než na půdních krustách.

Respirace i substrátem indukovaná respirace se průkazně lišila na jednotlivých lokalitách ($p < 0,05$). Nejnižší respirace i substrátem indukovaná respirace byla na půdních krustách a předpolí ledovce a nejvyšší na kopečkové tundře a půdách pod ptačími bazary, což závisí na mikrobiální biomase a vlhkosti půdy (Obr. 18 a 19).



Obrázek 18: Korelace mezi respirací a biomasou v půdě ze všech lokalit v roce 2015.



Obrázek 19: Korelace mezi respirací a obsahem vody v půdě ze všech lokalit v roce 2015.

Na všech typech lokalit byla substrátem indukovaná respirace vyšší než bazální respirace. Nejnížší substrátem indukovaná respirace byla opět na půdních krustách, respektive na předpolí ledovce a nejvyšší na půdách pod ptačími bazary.

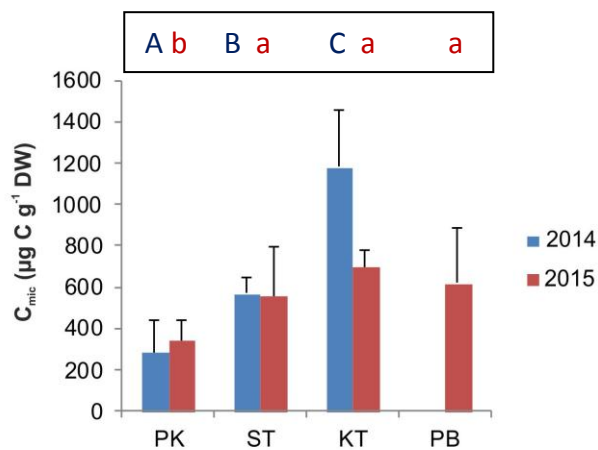
Potenciální produkce ani oxidace CH_4 v půdách nebyla průkazně ovlivněna typem lokality ($p > 0,05$). V laboratoři se při měření v prvním roce za danou dobu nepodařilo zachytit produkci CH_4 na žádné lokalitě. V druhém roce, nebyla na předpolí ledovce a půdních krustách za inkubační dobu zaznamenána žádná produkce CH_4 . Produkce začala až po 50 dnech inkubace, a to jen na kopečkové tundře a v půdách pod ptačími bazary. Předtím byla zřejmě nutná předinkubační fáze, kdy musel klesnout redox potenciál a vyčerpat se ostatní akceptory nebo namnožit mikrobiální společenstvo odpovědné za tvorbu CH_4 . Nejvyšší produkce byla zaznamenána na kopečkové tundře.

Metanotrofie v půdách nebyla průkazně ovlivněna typem lokality ($p > 0,05$). Nejnížší metanotrofie byla první rok na půdních krustách a kopečkové tundře, zatímco druhý rok na předpolí ledovce. Naopak nejvyšší metanotrofie byla oba dva roky na suché tundře.

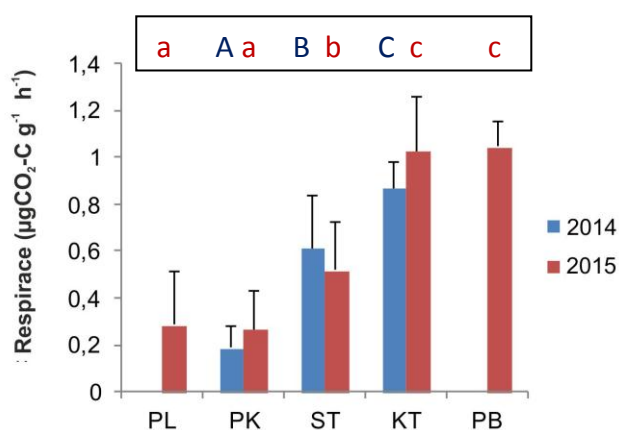
V odebraných půdách byla potenciální rychlost denitrifikační enzymové aktivity velice nízká, téměř na úrovni detekčního limitu a nelišila se mezi typy lokalit ($p > 0,05$).

Statistická průkaznost a hodnoty půdní mikrobiální aktivity a jsou uvedeny na Obr. 20; 21; Tab. 2; 3; 4; 5.

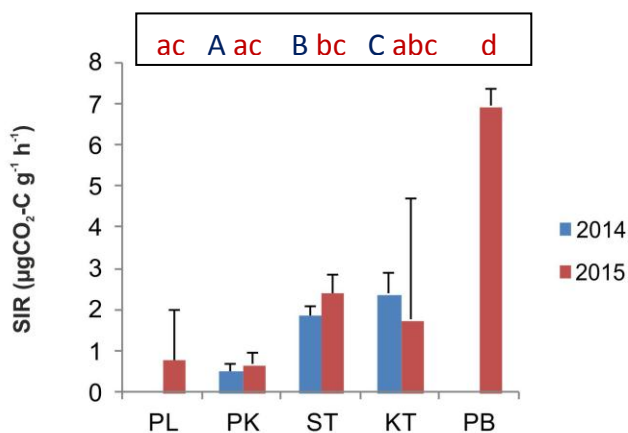
a)



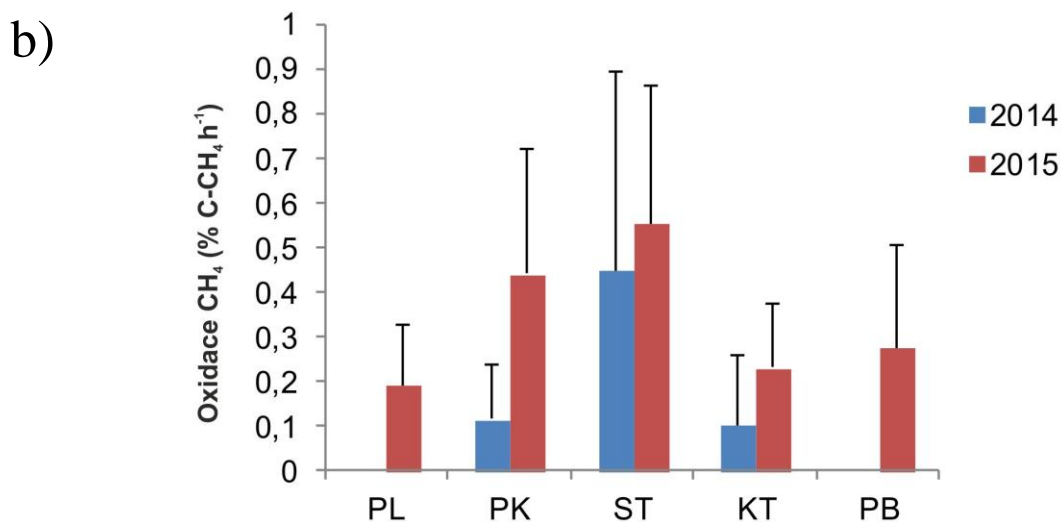
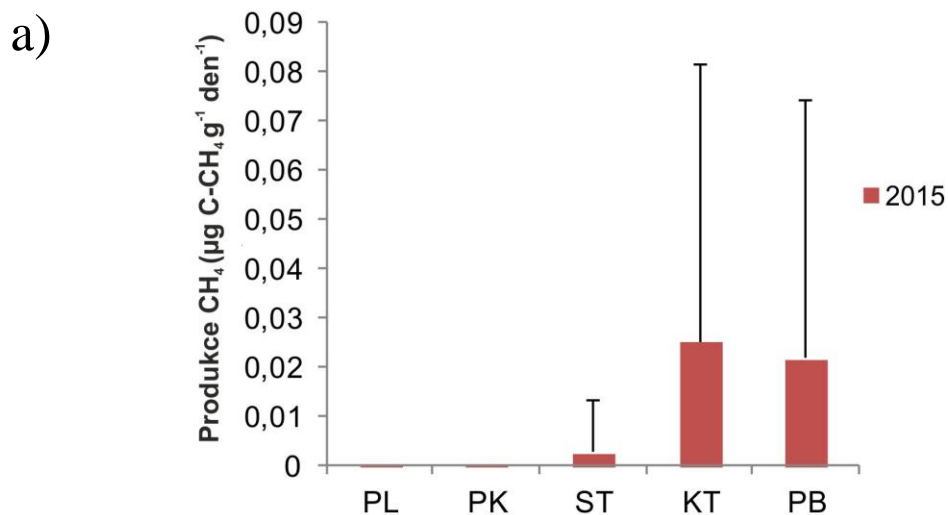
b)



c)



Obrázek 20: Průměrné hodnoty C_{mic} (a), respirace (b) a substrátem indukované respirace (c) v půdě na pěti lokalitách (průměr + směrodatná odchylka). Modré sloupce představují hodnoty z roku 2014, červené sloupce z roku 2015. PL – předpolí ledovce, PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra, PB – půdy pod ptačími bazary. Různá písmena nad jednotlivými sloupci značí průkazný rozdíl mezi typy lokalit (Tukey HSD test; $p < 0,05$). Velkými písmeny modře jsou označeny lokality z roku 2014. Malými písmeny červeně jsou označeny lokality z roku 2015.



Obrázek 21: Průměrné hodnoty potenciální produkce (a) a oxidace (b) CH₄ v půdě na pěti lokalitách (průměr + směrodatná odchylka). Modré sloupce představují hodnoty z roku 2014, červené sloupce z roku 2015. PL – předpolí ledovce, PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra, PB – půdy pod ptačími bazary.

Tabulka 2: Chemické a biologické charakteristiky půd zkoumaných lokalit v roce 2014. Data jsou prezentována jako aritmetický průměr s maximální a minimální hodnotou v závorce, obsahy živin a mikrobiální aktivity jsou vyjádřeny na jednotku hmotnosti suché půdy, pokud není uvedeno jinak. nn – nebylo naměřeno, PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra, DW – hmotnost suché půdy.

	PK	ST	KT
	průměr (max; min)	průměr (max; min)	průměr (max; min)
Vlhkost půdy (%)	17,7 (26,9; 7,49)	26,3 (31,1; 21,8)	50,1 (64,8; 41,7)
Aktivní pH	7,74 (8,00; 7,57)	7,15 (7,38; 7,00)	7,59 (7,69; 7,43)
Výměnné pH	7,87 (7,97; 7,80)	7,49 (7,67; 7,31)	8,04 (8,23; 7,78)
C (%)	4,07 (6,80; 1,34)	4,97 (6,54; 2,30)	6,09 (8,85; 2,74)
N (%)	0,16 (0,41; 0,28)	0,38 (0,47; 0,24)	0,41 (0,62; 0,28)
C/N	32,5 (81,9; 16,6)	12,9 (15,4; 9,58)	14,7 (20,0; 9,87)
P-PO₄⁻ (mg kg⁻¹)	8,33 (12,6; 5,76)	7,63 (11,5; 5,34)	8,32 (12,6; 4,68)
N-NO₃⁻ (mg kg⁻¹)	2,15 (8,04; 0,04)	6,52 (12,4; 1,70)	4,44 (10,3; 0,89)
N-NH₄⁺ (mg kg⁻¹)	1,50 (8,55; 0,03)	5,50 (12,9; 1,72)	7,64 (32,2; 1,62)
C_{mic} (μg C g⁻¹ DW)	285 (418; 64,5)	586 (686; 499)	1179 (1560; 799)
Respirace (μg C-CO₂ g⁻¹ DW h⁻¹)	0,19 (0,28; 0,06)	0,61 (0,79; 0,30)	0,87 (1,01; 0,75)
SIR (μg C-CO₂ g⁻¹ DW h⁻¹)	0,52 (0,70; 0,23)	1,86 (2,28; 1,67)	2,39 (3,27; 1,66)
Oxidace CH₄ (% C-CH₄ h⁻¹)	0,15 (0,31; 0,01)	0,48 (1,04; 0,06)	0,17 (0,39; 0,02)
Produkce CH₄ (μg C-CH₄)	nn	nn	nn

Tabulka 3: Vliv lokality na vybrané parametry hodnocený pomocí GLM modelu. Uváděn je vždy počet stupňů volnosti (df), hodnota F statistiky a pravděpodobnost chyby 1. stupně p.

Parametr	LOKALITA		
	df	F	p
C-CH ₄	2	1,77	n
N-N ₂ O	2	0,51	n
Vlhkost půdy	2	25,1	**
Aktivní pH	2	7,41	*
Výměnné pH	2	7,4	*
C	2	2,13	n
N	2	16,7	**
C/N	2	9,09	*
P-PO ₄ ⁻	2	0,18	n
N-NO ₃ ⁻	2	5,49	*
N-NH ₄ ⁺	2	3,86	n
Respirace	2	762	***
SIR	2	32,7	***
C _{mic}	2	13,9	**
Oxidace C-CH ₄	2	1,13	n

n – neprůkazné $p > 0,05$

* $p < 0,05$

** $p < 0,01$

*** $p < 0,001$

Tabulka 4: Chemické a biologické charakteristiky půd zkoumaných lokalit v roce 2015. Data jsou prezentována jako aritmetický průměr s maximální a minimální hodnotou v závorce, obsahy živin a mikrobiální aktivity jsou vyjádřeny na jednotku hmotnosti suché půdy, pokud není uvedeno jinak. nn – nebylo naměřeno, PL – předpolí ledovce, PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra, PB – půdy pod ptačími bazary, DW – hmotnost suché půdy.

	PL	PK	ST	KT	PB
	průměr (max; min)	průměr (max; min)	průměr (max; min)	průměr (max; min)	průměr (max; min)
Vlhkost půdy (%)	15,3 (21,6; 9,29)	18,6 (25,3; 13,6)	27,2 (38,6; 18,6)	32,9 (38,1; 29,3)	20,0 (31,8;10,6)
Aktivní pH	8,08 (8,29; 7,83)	8,15 (8,26; 7,98)	7,25 (7,56; 6,87)	6,78 (6,85; 6,69)	7,84 (7,95; 7,76)
Výměnné pH	8,73 (8,89; 8,54)	8,26 (8,30; 8,20)	7,53 (7,79; 7,25)	7,25 (7,31; 7,19)	7,30 (7,85; 6,40)
C (%)	1,63 (2,67; 1,02)	4,87 (7,10; 3,17)	5,01 (8,17; 2,87)	3,76 (4,27; 3,39)	10,4 (11,8; 8,59)
N (%)	0,03 (0,07; 0,02)	0,14 (0,28; 0,06)	0,28 (0,51; 0,14)	0,20 (0,26; 0,15)	0,24 (0,47; 0,10)
C/N	55,5 (83,8; 27,2)	39,2 (60,4; 17,2)	18,5 (26,4; 15,0)	19,3 (25,0; 15,76)	47,9 (82,4; 24,8)
P-PO₄⁻ (mg kg⁻¹)	5,41 (6,91; 3,45)	7,28 (9,07; 6,11)	4,80 (7,81; 2,25)	6,26 (8,11; 4,25)	28,1 (47,7; 12,3)
N-NO₃⁻ (mg kg⁻¹)	0,21 (0,26; 0,12)	0,97 (1,10; 0,78)	6,37 (7,15; 5,74)	2,01 (2,29; 1,80)	18,4 (22,5; 13,1)
N-NH₄⁺ (mg kg⁻¹)	0,47 (0,69; 0,03)	0,52 (0,84; 0,27)	1,15 (1,18; 1,13)	6,51 (10,9; 3,04)	1,27 (1,37; 1,19)
C_{mic} (μg C g⁻¹ DW)	nn	340 (530; 177)	557 (1139; 356)	696 (880; 539)	620 (1014; 300)
Respirace (μg C-CO₂ g⁻¹ DW h⁻¹)	0,29 (0,53; 0,09)	0,27 (0,70; 0,10)	0,52 (0,95; 0,26)	1,03 (1,43; 0,70)	1,05 (1,45; 0,69)
SIR (μg C-CO₂ g⁻¹ DW h⁻¹)	0,55 (1,04; 0,17)	0,67 (1,32 0,25)	2,37, (4,45; 0,74)	1,73 (2,37; 1,02)	7,11 (13,5; 3,59)
Oxidace CH₄ (% C-CH₄ h⁻¹)	0,19 (0,61; 0,00)	0,44 (0,96; 0,02)	0,55 (1,04; 0,28)	0,23 (0,20; 0,06)	0,28 (0,78;0,03)
Produkce CH₄ (μg C-CH₄)	nn	nn	nn	0,03 (0,20;0,00)	0,02 (0,20; 0,00)

Tabulka 5: Vliv lokality na vybrané parametry hodnocený pomocí GLM modelu. Uváděn je vždy počet stupňů volnosti (df), hodnota F statistiky a pravděpodobnost chyby 1. stupně p.

Parametr	LOKALITA		
	df	F	p
C-CH₄	4	1,31	n
N-N₂O	4	1,19	n
Vlhkost půdy	4	5,7	*
Aktivní pH	4	21,2	***
Výměnné pH	4	8,65	**
C	4	21,8	***
N	4	5,55	*
C/N	4	4,26	*
P-PO₄⁻	4	10,1	**
N-NO₃⁻	4	84,2	***
N-NH₄⁺	4	5,83	*
Respirace	4	56,4	***
SIR	4	13	***
C_{mic}	3	2,58	n
Oxidace C-CH₄	4	2,8	n

n – neprůkazné $p > 0.05$

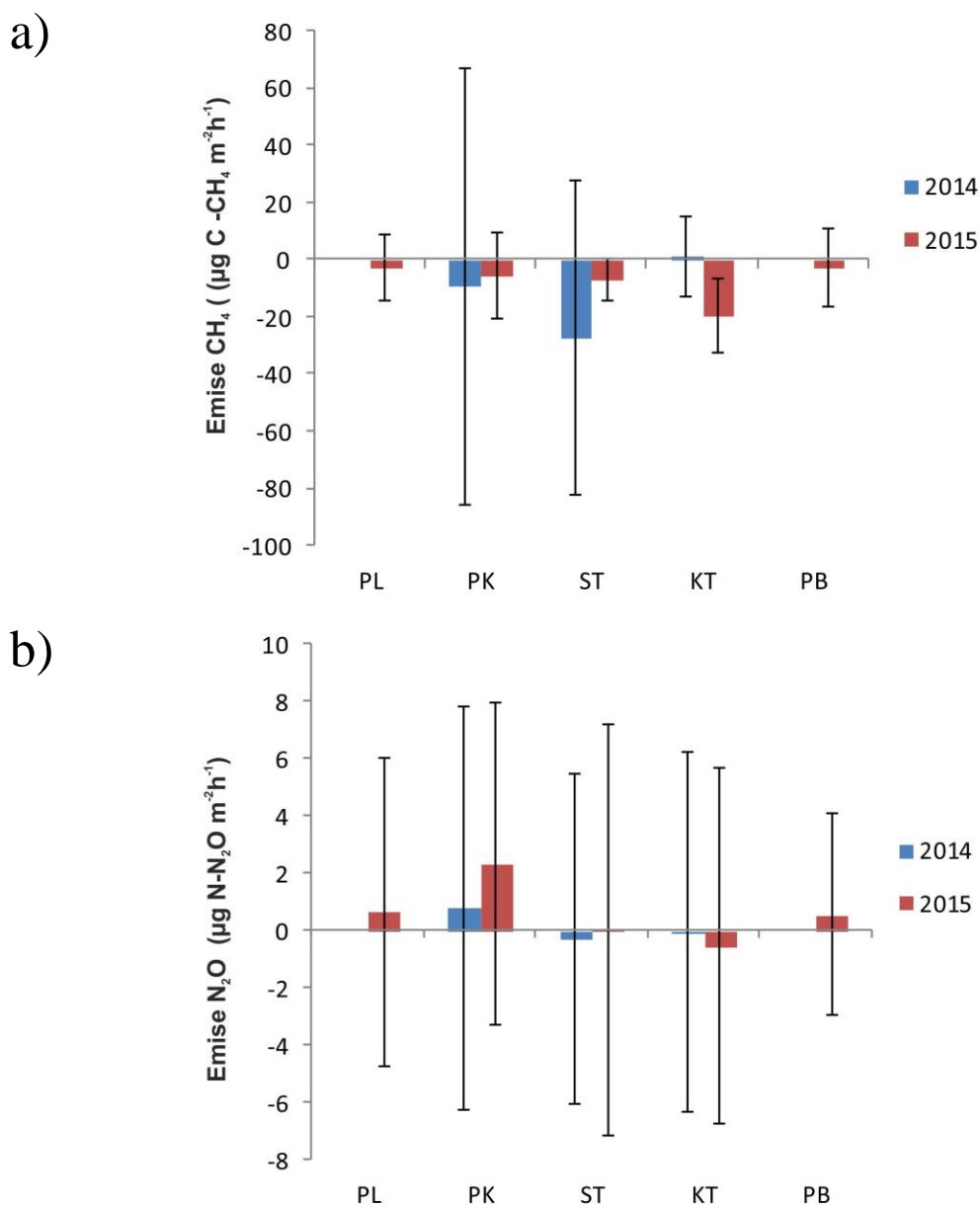
* $p < 0,05$

** $p < 0,01$

*** $p < 0,001$

4.3. Toky skleníkových plynů CH₄ a N₂O *in situ*

Emise CH₄ ani N₂O v půdách se na jednotlivých lokalitách (biotopech) statisticky průkazně nelišily ($p > 0,05$). V prvním roce byly hodnoceny diurnální změny v emisích sledovaných plynů. Výsledky denních měření se mezi sebou průkazně nelišily ($p > 0,05$; Tab. 6; 7). Naměřená data jsem proto zprůměrovala a v dalším roce už měření probíhalo jen jednou denně. Hodnoty emisí CH₄ ani N₂O jsou uvedeny na Obr. 22; Tab. 8; 9.



Obrázek 22: Průměrné hodnoty toku skleníkových plynů CH₄ (a) a N₂O (b) v půdě na pěti lokalitách (průměr ± směrodatná odchylka). Modré sloupce představují hodnoty z roku 2014, červené sloupce z roku 2015. PL – předpolí ledovce, PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra, PB – půdy pod ptačími bazary.

Tabulka 6: Vliv měření v průběhu dne na emise CH₄. Uváděn je vždy počet stupňů volnosti (df), hodnota F statistiky a pravděpodobnost chyby 1. stupně p. PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra.

	df	F	p
PK	2	0,03	0,96
ST	2	2,97	0,06
KT	2	0,07	0,79

Tabulka 7: Vliv měření v průběhu dne na emise N₂O. Uváděn je vždy počet stupňů volnosti (df), hodnota F statistiky a pravděpodobnost chyby 1. stupně p. PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra.

	df	F	p
PK	2	1,99	0,14
ST	2	0,37	0,69
KT	2	3,30	0,04

Na půdních krustách i na suché tundře byly průměrné hodnoty emisí CH₄ záporné. Jen na kopečkové tundře byly emise CH₄ kladné. Na žádné lokalitě nedocházelo k výrazně kladným emisím CH₄, ale často naopak k záporným. V druhém roce byly nejnižší emise CH₄ zaznamenány na půdách pod ptačími bazary a na předpolí ledovce. Nejvyšší emise CH₄ byly na lokalitě kopečkové tundry.

Průměrné hodnoty emisí N₂O v obou letech byly prakticky nulové. Na lokalitách předpolí ledovce, půdní krusty a půdy pod ptačími bazary docházelo k velmi nízkým kladným emisím N₂O. K nejvyšším emisím N₂O docházelo na půdních krustách. Na lokalitě kopečkové tundry naopak docházelo k záporným emisím N₂O.

Tabulka 8: Emise skleníkových plynů v srpnu 2014. Data jsou prezentována jako aritmetický průměr s maximální a minimální hodnotou v závorce. PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra.

	PK	ST	KT
	průměr (max; min)	průměr (max; min)	průměr (max; min)
C-CH₄ (μg m⁻² h⁻¹)	-9,37 (170; -375)	-27,1 (168; -257)	1,03 (40,3; -69,1)
N-N₂O (μg m⁻² h⁻¹)	0,79 (24,8; -26,3)	-0,29 (13,8; -15,1)	-0,04 (19,8; -22,3)

Tabulka 9: Emise skleníkových plynů v srpnu 2015. Data jsou prezentována jako aritmetický průměr s maximální a minimální hodnotou v závorce. PL – předpolí ledovce, PK – půdní krusty, ST – suchá tundra, KT – kopečková tundra, PB – půdy pod ptačími bazary.

	PL	PK	ST	KT	PB
	průměr (max; min)	průměr (max; min)	průměr (max; min)	průměr (max; min)	průměr (max; min)
C-CH₄ (μg m⁻² h⁻¹)	-2,78 (27,5; -25,6)	-5,61 (27,9; -28,2)	-6,98 (8,84; -20,9)	-17,7 (9,32; -45,1)	-2,73 (32,1; -25,7)
N-N₂O (μg m⁻² h⁻¹)	0,65 (13,8; -6,81)	2,34 (11,1; -11,4)	0,00 (20,6; -10,85)	-0,54 (10,3; -12,9)	0,56 (13,6; -4,48)

4.4. Srovnání měření v roce 2014 a 2015

Mezi lety lze srovnávat jen tři typy lokalit, a to půdní krusty, suchou a kopečkovou tundru. Naměřené hodnoty z prvního roku měření a hodnoty z druhého roku se lišily jen v některých parametrech. Například v obsahu celkového C, N a vlhkosti půdy.

Většina půdních parametrů vztahujících se k vývoji půdy jako je C, N, N-NH_4^+ , N-NO_3^- , obsah vody, pH, mikrobiální respirace a SIR, byly průkazně odlišné ($p < 0,05$) mezi typy lokalit po oba roky. Z fyzikálně chemických vlastností a mikrobiální aktivity půdy měřené v prvním roce je nejnižší vlhkost půdy, C, N, obsah N-NO_3^- a N-NH_4^+ , respirace, SIR a C_{mic} na půdních krustách (v druhém roce na předpolí ledovce). Naopak je zde nejvyšší aktivní i výměnné pH a C/N poměr. Na kopečkové tundře je nejvyšší obsah C_{mic} , vlhkost půdy a obsah N-NH_4^+ , ale naopak nejnižší aktivní i výměnné pH a C/N poměr. To vše naznačuje že kopečková tundra je nejproduktivnější systém vysoké Arktidy a v některých vlastnostech (např: respirace, SIR a C) ji mohou konkurovat jen půdy pod ptačími bazary. Naopak iniciační stádia půd na předpolí ledovce jsou nejchudší a nejméně produktivní systém, a hned za ně se řadí půdní krusty.

Emise skleníkových plynů jak CH_4 tak N_2O byly po oba roky na všech lokalitách nízké. V prvním roce s velkou směrodatnou odchylkou, která se druhý rok měření vlivem zlepšené metodiky zmenšila. Potvrdilo se, že živinově chudé půdy ve vysoké Arktidě jsou tedy zanedbatelným zdrojem emisí CH_4 a N_2O do ovzduší.

5. Diskuze

5.1. Fyzikálně chemické vlastnosti půdy

Dostupnost vody je důležitým faktorem pro arktické půdní ekosystémy a pozitivně ovlivňuje půdní společenstvo a rozvoj vegetace (Fischer & Subbotina 2014). Všechny typy lokalit studované v předložené práci byly spíše sušší ve srovnání s lokalitami studovanými v pracích Zhu et al. (2012) a Chen et al. (2014), což může být způsobeno umístěním našich pokusných lokalit ve vnitrozemí ostrova a nízkým úhrnem srážek v prvním roce měření. V srpnu v roce 2014 spadlo jen 13 mm, zatímco v srpnu 2015 spadlo 37 mm. Průměr srážek za srpen je 23 mm (dostupné Yr 2016). První rok byla lokalita kopečkové tundry viditelně zaplavena vodou po celou vegetační sezonu. Přestože bylo množství srážek druhý rok vyšší, vlhkost půdy byla překvapivě nižší, což zřejmě bylo způsobeno nižší sněhovou pokrývkou během uplynulé zimy.

Rozpětí pH u tundrových půd uvádí Tedrow (1977) jako nejběžnější 4,5–6,5 v závislosti na podloží a půdotvorných procesech. Valentine & Binkley (1992) naměřili průměrné hodnoty pH u arktických půd 4,85–6,97. Naměřené hodnoty aktivního a výměnného pH v zátocě Petunia se na všech lokalitách blížilo 7 nebo bylo mírně zásadité. Tedy vyšší než v obou publikacích, což může být vysvětleno tím, že mladé, nevyvinuté půdy mají obecně vyšší pH. Přítomnost ptactva nebo exkrementů jiných živočichů může také zvyšovat pH (Zhu et al. 2012). Vegetační pokryv na tundrových půdách pH půdy naopak spíše snižuje. Všechny tyto poznatky se shodují s mým měřením, kde na předpolí ledovce, půdních krustách a na půdách pod ptačími bazary bylo pH spíše zásadité (vyšší než 8) a na suché a kopečkové tundře bylo neutrální.

Koncentrace nitrátového i amonného dusíku byla měřena až týden po odběrech půdy, což mohlo do měření vnést jistou chybu. Přítomnost nitrátového dusíku je výrazně vyšší (více než o 50 %) na půdách pod ptačími bazary, což může být ovlivněno guánem z mořských ptáků a shoduje se Zhu et al. (2012). Hodnoty amonného dusíku na půdách pod ptačími bazary jsou přibližně stejné jako na ostatních lokalitách. Obsah amonného dusíku je nejvyšší na kopečkové tundře, zřejmě vlivem nejvyšší vlhkosti půdy a akumulace org. hmoty.

Obsah dostupného P se ve studiích z vysoké Arktidy od sebe značně liší. Hodnoty P v mém měření jsou nízké, ale v souladu s předchozími studiemi v Ny-Ålesundu, kde byl P limitující prvek pro růst rostlin více než kterákoliv jiná látka, s výjimkou vody (Wookey et al. 1995). Dostupnost půdního P je řízena hodnotou pH a dalšími faktory, což významně ovlivňuje početnost mikroorganismů, které se na koloběhu P podílejí. Nejvyšší obsah dostupného P je na půdách pod ptačími bazary, což je pravděpodobně způsobeno přítomností guána.

Obsah celkového C a N byl nízký, srovnatelný s ostatními studiemi z vysoké Arktidy, a zvyšoval se s vývojem a zapojením půd. V lokalitách extrémně chudých na N s nízkým přísunem rostlinného opadu, nízkou mírou rozkladu a pomalým cyklem N jakými jsou i arktické ekosystémy, se N stává hlavní limitující živinou (Popova et al. 2010). Přestože je obsah celkového N v půdě často vysoký, pomalá mineralizace neposkytuje dostatečné množství forem dostupných pro rostliny (Schimel & Bennett 2004). Chu & Grogan (2010) zjistili silnou závislost celkového obsahu N a jeho dostupnosti pro rostliny na typu vegetačního pokryvu. Nejvíce N je na suché a kopečkové tundře, což se odráží i ve větší vegetační pokrývnosti. Dynamika transformací C a N je závislá především na C/N poměru půdy (Brady & Weil 2002), který se na lokalitách průkazně lišil. C/N poměr půd v tomto měření se pohyboval v rozmezí 18,51–55,03, což naznačuje, že v půdách s vyšším poměrem může docházet k limitaci N.

5.2. Půdní mikrobiální aktivita

Na málo vyvinutých, chudých půdách na předpolí ledovce a půdních krustách byla mikrobiální aktivita velmi nízká (měřeno rychlostí půdní respirace). Na kopečkové tundře a půdách pod ptačími bazary byla respirace vyšší. Rychlost respirace korelovala s půdní vlhkostí a s mikrobiální biomasou. V prvním roce substrátem indukovaná respirace odpovídala trendu v respiraci a byla přibližně na všech typech lokalit 3× vyšší. V druhém roce měření SIR ukazuje, že přestože je na lokalitě pod ptačími bazary dostatek celkového C, je pravděpodobně vázaný ve sloučeninách a pro mikroorganismy není volně dostupný. Zřejmě zde chybí C ve formě jednodušších látek, které by nabudily společenstvo, ale při dostatku C by lokalita mohla mít velký potenciál. Jako další v pořadí na přídavek rychle dostupného C zareagovala kopečková a suchá tundra. Naopak minimálně zareagovaly půdní

krusty a předpolí ledovce, což může být způsobené nedostatkem vody nebo je společenstvo ještě limitováno jinými faktory.

Metanogenní bakterie se od ostatních organismů liší svou jedinečnou vlastností, kterou je redukce CO_2 a následná produkce CH_4 v anaerobních podmínkách (Valentine & Boone 2000). Hodnoty potenciální produkce CH_4 měřené v druhém roce v laboratoři jsou těsně nad detekčním limitem. Produkce CH_4 začala až po 50 dnech po založení inkubace, a to jen na půdách pod ptačími bazary a kopečkové tundře. To naznačuje, že mikroorganismy pro začátek produkce potřebují určitou inkubační dobu (stejně jako uvádí Carnevali et al. 2015) k poklesu redoxního potenciálu a vyčerpání se ostatních akceptorů, aby se začal vytvářet CH_4 (Hoehler et al. 1994). V prvním roce byla měření ukončena pravděpodobně dříve, než proběhla potřebná lag fáze.

Metanotrofové jsou gram-negativní bakterie, které používají CH_4 k získání energie a C pro svůj růst. Existují dvě hlavní skupiny metanotrofních bakterií, typ I a II. Hanson & Hanson (1996) uvádějí, že k posunům v metanotrofní populaci v půdách může dojít při reakci na environmentální podněty, jako jsou změny v koncentracích CH_4 a O_2 , teplota, pH a zdroje N. Potenciální metanotrofní aktivita byla zjištěna na všech sledovaných typech lokalit v obou letech. Zanedbatelná oxidace CH_4 na předpolí ledovce byla způsobena nejspíše nepříznivými podmínkami prostředí a malým počtem metanotrofních mikroorganismů. Nízká oxidace CH_4 na kopečkové tundře byla zřejmě ovlivněna vyšší vlhkostí půdy. Na kopečkové tundře byla sice při terénním měření větší spotřeba CH_4 na rozdíl od laboratorního měření, což je ale velmi těžko porovnatelné.

Denitrifikační enzymová aktivita byla velice nízká, někdy dokonce pod mezí detekce, což odpovídá téměř nulovým hodnotám N_2O naměřených v terénu.

5.3. Toky CH_4 a N_2O z vybraných ploch

Denní měření emisí v prvním roce, stejně jako u van Dasselaar et al. (1998), nebylo průkazně ovlivněno dobou měření v průběhu dne, pravděpodobně v důsledku spíše konstantní teploty a prostorové variability. Standardní odchylka emisí byla vysoká ve srovnání s průměrem, což ukazuje také na vysokou prostorovou variabilitu.

Emise CH_4 oba roky velmi kolísaly s velkou směrodatnou odchylkou, která odráží velkou prostorovou různorodost, podobně jako v Zhu et al. (2012) a Chen et al. (2014).

Emise CH₄ jsou na všech typech lokalit velice nízké. Bez průkazného rozdílu mezi typy lokalit docházelo ke kladným i záporným emisím CH₄. Whalen & Reeburgh (1990) a Christensen et al. (1995) uvádějí, že toky CH₄ ve vysoké Arktidě ukazují vyšší emise ze zamokřené tundry než ze suché tundry. Naměřené hodnoty od McGuire et al. (2012) ukazují, že průměrný tok CH₄ z tundry do atmosféry je pro zamokřenou tundru 9,2 g C m⁻² ve srovnání se 0,8 g C m⁻² pro suchou tundru za letní sezónu. V mé práci ale tok CH₄ ze suchých míst byl téměř nulový nebo dokonce negativní. Záporné emise CH₄ převažovaly na vlhčích lokalitách kopečkové tundry, která funguje spíše jako spotřebitel. Neznamená to, že CH₄ se v půdě vůbec nevytváří, ale to, že než se stačí CH₄ z půdy uvolnit, je zřejmě spotřebovaný společenstvem metanotrofních bakterií, což je typické právě pro mechový pokryv. Na lokalitě kopečkové tundry byla v druhém roce měření výrazně nižší půdní vlhkost, což mohlo ovlivnit rychlost difuze plynů a způsobit záporné emise CH₄ na rozdíl od předchozího roku, kdy docházelo spíše ke kladným emisím. Relativně nízký obsah vody v půdě během měření na všech ostatních studovaných lokalitách může naznačovat vyšší provzdušněnost podpovrchové vrstvy a tím pádem nepříznivé podmínky pro metanogenezi a lepší podmínky pro metanotrofii (Morrissey & Livingston 1992).

V roce 2015 byla během měření *in situ* vyšší teplota než v roce 2014. Ve stejném roce byly vzorky v laboratoři inkubovány při teplotě 15 °C i při laboratorní teplotě. Mikroorganismy ale na změnu teploty nezareagovaly. Nakano et al. (2000) uvádí, že právě povrchová teplota půdy reguluje míru produkce a oxidace CH₄ z půdy. Vlivem oteplování se očekává zvýšení emisí CH₄. Rozsah zvýšení emisí CH₄ závisí také na změnách ve složení vegetace a vlhkosti půdy. Ve výše zmíněné studii byly emise CH₄ z míst s vegetací více než čtyřikrát vyšší než v půdách bez vegetačního krytu, což naznačuje, že vegetace má významný vliv na toky CH₄.

Data v této studii z obou let jsou srovnatelná s lokalitami z vysoké Arktidy se stejnou vlhkostí půdy (Chen et al. 2014). Studie z nízké Arktidy, převážně ze Skandinávie ukazují, že půda je také spotřebitelem, a nejen producentem CH₄ (van Dassel et al. 1998). V dalších studiích ze Svalbardu, Aljašky a Sibíře jsou toky CH₄ z půdy vyšší než mnou naměřené hodnoty (Wagner et al. 2003; Preuss et al. 2013; Sturtevant & Oechel 2013), což může být ovlivněno několika faktory: jednak zvolenou metodikou, kdy mnou používané komory jsou vyšší a pokrývají menší plochu než v metodikách dle Šimek et al. (2014) a Sun et al. (2002), jednak emise mohou být dále ovlivněny odlišným obsahem živin, vývojem

ostrova, a klimatem, protože vnitrozemí ostrova se projevuje jinak než pobřežní oblasti např. Ny-Ålesund. Dalším důvodem je, že některá měření byla provedena na konci vegetační sezony (na konci srpna), kdy už může být mikrobiální aktivita nižší. Podle Khalil et al. (1993) má koncentrace atmosférického CH₄ na severní polokouli obvykle dva vrcholy: jeden na jaře (duben) a druhý na podzim (říjen) a pokles uprostřed léta a na konci zimy. Naopak podle Saarnio et al. (1997) dochází k nejvyšší míře emisí CH₄ v červenci a srpnu. Trendy teplot během léta se odrážejí v produkci a oxidaci CH₄. Oxidační potenciál se snižuje na podzim po snížení teploty půdy (Sundh et al. 1995). Pokles metanogeneze ve vlhkých půdách, a tedy snížení dostupnosti substrátu pro CH₄ oxidující bakterie, může snížit populaci metanotrofů, a tím také oxidační potenciál. Stejný proces lze zaznamenat ve změně produkce CH₄, která se snižuje s teplotou. Na podzim teplota klesne, a tak více nevyužitého substrátu může zůstat v půdě.

Emise N₂O byly po oba roky měření téměř nulové a jsou na lokalitách s podobnou vlhkostí půdy a obsahem živin srovnatelné se Zhu et al. (2012) a Chen et al. (2014). Spíše záporné emise N₂O byly pozorovány jen na suché a kopečkové tundře, a naopak na půdách pod ptačími bazary a na půdních krustách byly emise N₂O spíše kladné. Emise N₂O převážně vznikají, když půda obsahuje relativně velké množství minerálního N a v případě jeho malé imobilizace. Hodnoty N byly ale na všech lokalitách ve srovnání s Chen et al. (2014) nízké. Předpokladem je, že celková produkce N₂O je řízena nejen dostupností N, ale také oxidací NH₄⁺ při procesu nitrifikace, teplotou (pod 5 °C téměř ustává.) a dostupností vody (Oenema et al. 1997; Zumft 1997; Hayatsu et al. 2008). Půdní vlhkost je zřejmě hlavní faktor, který řídí emise N₂O, protože reguluje redox potenciál v půdě a následně nitrifikaci a denitrifikaci (Klemedtsoon et al. 1978). Podle Firestone & Davidson (1989) v suchých polárních půdách, chudých na organickou hmotu, probíhají procesy, které ukazují aerobní spotřebu N₂O. Všechny tyto faktory mohou vysvětlovat nízké emise N₂O z půdy, což podporuje i terénní měření a v laboratoři měřená potenciální denitrifikační enzymová aktivita, která byla také téměř nulová. Potvrdilo se tedy, že živinově chudé půdy ve vysoké Arktidě jsou zanedbatelným zdrojem emisí N₂O do ovzduší.

Ptačí aktivita a její intenzita může zvyšovat emise N₂O (Zhu et al. 2012; Chen et al. 2014), vstupy N z guána a atmosférických depozic jsou převládajícími faktory ovlivňujícími proměnlivost emisí N₂O. Přesto byly naměřeny velmi nízké emise N₂O překvapivě i na půdách pod ptačími bazary. Průměrný tok N₂O z ploch s koloniemi mořských ptáků uvádí

Sun et al. (2002); Zhu et al. (2012) a Chen et al. (2014) o jeden řád vyšší než z ploch bez ptactva. V mé práci se ale tento předpoklad nepotvrdil. Tok N_2O z ploch ovlivněnými ptactvem byl přibližně stejný jako na ostatních lokalitách. Je to zřejmě ovlivněno menším obsahem živin a nevýhodným C/N poměrem, větší koncentrací nitrátového dusíku, nebo tím, že jsou různé formy N využívány jinými společenstvy. To vše indikuje, že vstup guána nemusí nutně způsobovat vyšší emise N_2O . Další možností je, že v místě měření jsou kolonie ptactva menší (vyšší desítky až nižší stovky alkounů a vyšší stovky až nižší tisíce buňáků (Pavel 2016 – ústní sdělení)) v porovnání se Zhu et al. (2012), nebo že v době měření už byla ptačí aktivita menší, což vysvětluje i dost nízké hodnoty živin. Vyšší emise N_2O naměřené Zhu et al. (2012), mohou být způsobeny vyšší intenzitou ptačí aktivity, větším množstvím živin v půdě a polohou lokalit na pobřeží.

6. Závěr

V diplomové práci byla zkoumána mikrobiální aktivita a obsah živin ve vztahu k emisím skleníkových plynů v zátoce Petunia, Svalbard. Diplomová práce přispěla k lepšímu poznání toků CH_4 a N_2O z půd v oblasti vysoké Arktidy a přinesla jedny z prvních odhadů emisí skleníkových plynů CH_4 a N_2O z půdy ve vnitrozemí Svalbardu.

Oba cíle práce byly splněny. Odběry vzorků půdy a jejich analýza přispěla k poznání procesů půdního ekosystému v prostředí polárních oblastí a současně posoudila vliv obsahu živin na emise skleníkových plynů z půdy.

Výzkum nepotvrdil hypotézu, že emise skleníkových plynů CH_4 a N_2O závisí na typu vegetačního pokryvu a na vlhkosti půdy. Naopak výsledek byl shodný s předpokladem, že typ vegetačního pokryvu ovlivňuje mikrobiální aktivitu společenstva, které se významnou mírou podílí na mikrobiálních procesech v půdě.

Všechny lokality jsou pouze slabým zdrojem emisí skleníkových plynů CH_4 a N_2O nebo jejich spotřebitelem. Emise skleníkových plynů souvisí s dostupností C, N a P. Rovněž emise sledovaných skleníkových plynů nevzrůstají s rostoucí mikrobiální aktivitou společenstva.

Závěrem lze konstatovat, že svrchní vrstva půdy není ve studované oblasti během měsíce srpna zdrojem uvolňování emisí skleníkových plynů CH_4 a N_2O do ovzduší, ale je v tomto období spíše naopak spotřebitelem, především CH_4 .

7. Literatura

Allison S. D. & Treseder K. K. (2008): Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils. *Global Change Biology* 14(12), 2898–2909.

AMAP (2009): Arctic Pollution 2009. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP). Oslo, Norway, 83.

Anderson B., Bartlett K. B., Frolking S., Hayhoe K., Jenkins J. C., Salas, W. A. (2010): Methane and nitrous oxide emissions from natural sources. Office of Atmospheric Programs, US EPA, Washington DC.

Baldock J. A. (2007): Composition and cycling of organic carbon in soil. *Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems*. Springer Berlin Heidelberg, 1–35.

Baldock J. A., Wheeler I., McKenzie N., McBratney A. (2012): Soils and climate change: potential impacts on carbon stocks and greenhouse gas emissions, and future research for Australian agriculture. *Crop and Pasture Science* 63(3), 269–283.

Bartlett K. B., Crill P. M., Sass R. L., Harriss R. C., Dise N. B. (1992): Methane emissions from tundra environments in the Yukon-Kuskokwim delta, Alaska. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 97(15), 16645–16660.

Bateman E. J. & Baggs, E. M. (2005): Contributions of nitrification and denitrification to N₂O emissions from soils at different water-filled pore space. *Biology and Fertility of Soils* 41(6), 379–388.

Belnap J., Büdel B., Lange O. L. (2001): Biological soil crusts: characteristics and distribution. *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer Berlin Heidelberg, 3–30.

Blackall T. D., Wilson L. J., Theobald M. R., Milford C., Nemitz E., Bull J., Bacon P. J., Hamer K. C., Wanless S., Sutton M. A. (2007): Ammonia emissions from seabird colonies. *Geophysical Research Letters*, 34(10).

Blagodatsky S. & Smith P. (2012): Soil physics meets soil biology: towards better mechanistic prediction of greenhouse gas emissions from soil. *Soil Biology and Biochemistry* 47, 78–92.

Blodau C. (2002): Carbon cycling in peatlands – a review of processes and controls. *Environmental Reviews* 10(2), 111–134.

- Brady N. C. & Weil R. R. (2002): Soil phosphorus and potassium. *The Nature and Properties of Soils* (13th Ed.). Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall, 960.
- Brown J., Ferrians Jr. O. J., Heginbottom J. A., Melnikov, E. S. (1997): Circum-Arctic map of permafrost and ground-ice conditions, 45.
- Buckeridge K. M., Zufelt E., Chu H., Grogan P. (2010): Soil nitrogen cycling rates in low arctic shrub tundra are enhanced by litter feedbacks. *Plant and Soil* 330(1–2), 407–421.
- Callaghan T. V., Björn L. O., Chapin III F. S., Chernov Y., Christensen T. R., Huntley B., Ims R., Johansson M., Riedlinger D. J., Jonasson S., Matveyeva N., Oechel W., Panikov N., Shaver G. (2005): Arctic tundra and polar desert ecosystems. Symon C., Arris L., Heal B.: *Arctic Climate Impact Assessment*. Cambridge University Press. Cambridge 244–352.
- Cao M., Marshall S., Gregson K. (1996): Global carbon exchange and methane emissions from natural wetlands: Application of a process-based model. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 101(9), 14399–14414.
- Carnevali P., Rohrssen M., Williams M. R., Michaud A. B., Adams H., Berisford D., Love G. D., Priscu J. C., Rassuchine O., Hand K. P., Murray A. E. (2015): Methane sources in arctic thermokarst lake sediments on the North slope of Alaska. *Geobiology* 13(2), 181–197.
- Chaban B., Ng S. Y., Jarrell K. F. (2006): Archaeal habitats-from the extreme to the ordinary. *Canadian Journal of Microbiology* 52(2), 73–116.
- Chapin III F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Naylor R. L., Vitousek P. M., Reynolds H. L., Hooper D. U., Lavorel S., Sala O. E., Hobbie S. E., Mack M. C. (2000): Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405(6783), 234–242.
- Chen Q, Zhu R, Wang Q., Xu, H. (2014): Methane and nitrous oxide fluxes from four tundra ecotopes in Ny-Alesund of the High Arctic. *Journal of Environmental Sciences* 26, 1403–1410.
- Christensen T. R., Jonasson S., Callaghan T. V., Havstrom M. (1995): Spatial variation in high-latitude methane flux along a transect across Siberian and European tundra environments. *Journal of Geophysical Research* 100, 21035–21045.
- Christensen T. R., Jonasson S., Callaghan, T. V., & Havström, M. (1999): On the potential CO₂ release from tundra soils in a changing climate. *Applied Soil Ecology*, 11(2), 127–134.

Christensen T. R., Johansson T., Åkerman H. J., Mastepanov M., Malmer N., Friborg T., Crill P., Svensson B. H. (2004): Thawing sub-arctic permafrost: Effects on vegetation and methane emissions. *Geophysical Research Letters* 31(4), 1–4.

Chu H. & Grogan P. (2010): Soil microbial biomass, nutrient availability and nitrogen mineralization potential among vegetation-types in a low arctic tundra landscape. *Plant Soil* 329, 411–420.

Collins M., Knutti R., Arblaster J., Dufresne J. L., Fichetef T., Friedlingstein P., Gao X., Gutowski W. J., Johns T., Krinner G., Shongwe M., Tebaldi C., Weaver A. J., Wehner M. (2013): Long-term climate Change. Projections, commitments and irreversibility. Stocker T. F., Qin D., Plattner G. K., Tignor M. M. B., Allen S. K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P. M. (eds.): *Climate Change 2013. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge. 1029–1136.

Corradi C., Kolle O., Walter K., Zimov S. A., Schulze E. D. (2005): Carbon dioxide and methane exchange of a north-east Siberian tussock tundra. *Global Change Biology* 11(11), 1910–1925.

Dallmann W. K. (1999): *Lithostratigraphic lexicon of Svalbard: review and recommendations for nomenclature use: Upper Palaeozoic to Quaternary bedrock*. Norsk Polarinstitut.

Dallmann W. K., Piepjohn K., Blomeier D. (2004): Geological map of Billefjorden, central Spitsbergen, Svalbard, with geological excursion guide. Norsk Polarinstitut Temakart 36. *Petroleum Geology: North-West Europe and Global Perspectives-Proceedings of the 6th Petroleum Geology Conference*, 833–844.

Davidson E. A. & Janssens I. A. (2006): Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature* 440(7081), 165–173.

Drew J. V. & Tedrow J. C. F. (1962): Arctic soil classification and patterned ground. *Arctic* 15(2), 109–116.

Elberling B., Tamstor, M. P., Michelsen A., Arndal M. F., Sigsgaard C., Illeris L., Bay C., Hansen B. U., Christensen T. R., Hansen E. S., Jakobsen B. H. (2008): Soil and plant community-characteristics and dynamics at Zackenberg. *Advances in Ecological Research* 40, 223–248.

Elberling B., Christiansen H. H., Hansen B. U. (2010): High nitrous oxide production from thawing permafrost. *Nature Geoscience* 3(5), 332–335.

Elster J. & Benson E. E. (2004): *Life in the Polar Terrestrial Environment a Focus on Algae and Cyanobacteria*. Fuller B., Lane N., Benson E. E. (eds.) *Life in The Frozen State*. Taylor and Francis, London, 111–149.

Elster J. (2007): Arktida. Nejrychleji se mění část naší planety. *Vesmír* 86, 292–303.

Firestone M. K., & Davidson E. A. (1989): Microbiological basis of NO and N₂O production and consumption in soil. *Exchange of Trace Gases between Terrestrial Ecosystems and the Atmosphere* 47, 7–21.

Fischer T. & Subbotina M. (2014): Climatic and soil texture threshold values for cryptogamic cover development: A meta analysis. *Biologia* 69(11), 1520–1530.

Forster P., Ramaswamy V., Artaxo P., Berntsen T., Betts R., Fahey D. W., Haywood J., Lean J., Lowe D. C., Myhre G., Nganga J., Prinn R., Raga G., Schulz M., Van Dorland R. (2007): Changes in Atmospheric Constituents and in Radiative Forcing. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor and H. L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA. 131–234.

Fung I., John J., Lerner J., Matthews E., Prather M., Steele L. P., Fraser P. J. (1991): Three-dimensional model synthesis of the global methane cycle. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 96, 13033–13065.

Girardin M. P. & Mudelsee M. (2008): Past and future changes in Canadian boreal wildfire activity. *Ecological Applications* 18(2), 391–406.

Gjertz I. & Persen E. (1987): Confrontations between humans and polar bears in Svalbard. *Polar Research* 5(2), 253–256.

Goering D. J. (2003): Passively cooled railway embankments for use in permafrost areas. *Journal of Cold Regions Engineering* 17(3), 119–133.

Gough L., Osenberg C. W., Gross K. L., Collins S. L. (2000): Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos* 89(3), 428–439.

Hanson R. S. & Hanson T. E. (1996): Methanotrophic bacteria. *Microbiological Reviews* 60(2), 439–471.

Harrison M. D., Groffman P. M., Mayer P. M., Kaushal S. S., Newcomer T. A. (2011): Denitrification in alluvial wetlands in an urban landscape. *Journal of Environmental Quality* 40(2), 634–646.

Hayatsu M., Tago K., Saito M. (2008): Various players in the nitrogen cycle: diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification. *Soil Science and Plant Nutrition* 54(1), 33–45.

Hobbie S. E., Schimel J. P., Trumbore S. E., Randerson, J. R. (2000): Controls over carbon storage and turnover in high-latitude soils. *Global Change Biology* 6(S1), 196–210.

Hobbie S. E., Miley T. A., Weiss M. S. (2002): Carbon and nitrogen cycling in soils from acidic and nonacidic tundra with different glacial histories in Northern Alaska. *Ecosystems* 5(8), 761–774.

Hoehler T. M., Alperin M. J., Albert D. B., Martens C. S. (1994): Field and laboratory studies of methane oxidation in an anoxic marine sediment: Evidence for a methanogen-sulfate reducer consortium. *Global Biogeochemical Cycles* 8(4), 451–463.

Hope C. & Schaefer K. (2016): Economic impacts of carbon dioxide and methane released from thawing permafrost. *Nature Climate Change* 6, 56–59.

Hugelius G., Strauss J., Zubrzycki S., Harden J. W., Schuur E. A. G., Ping C. L., Schirmer L., Grosse G., Michaelson G. J., Koven, C. D., O'Donnell J. A., Elberling B., Mishra U., Camill P., Yu Z., Palmtag J., Kuhry P. (2014): Estimated stocks of circumpolar permafrost carbon with quantified uncertainty ranges and identified data gaps. *Biogeosciences*, 11 (23), 6573–6593.

Huttunen J. T., Alm J., Liikanen A., Juutinen S., Larmola T., Hammar T., Silvola J., Martikainen P. J. (2003): Fluxes of methane, carbon dioxide and nitrous oxide in boreal lakes and potential anthropogenic effects on the aquatic greenhouse gas emissions. *Chemosphere* 52(3), 609–621.

Hyvönen R., Persson T., Andersson S., Olsson B., Agren G., Linder S. (2007): Impact of long-term nitrogen addition on carbon stocks on trees and soils in northern Europe. *Biogeochemistry* 89, 121–137.

Illeris L., Christensen T. R., Mastepanov M. (2004): Moisture effects on temperature sensitivity of CO₂ exchange in a subarctic heath ecosystem. *Biogeochemistry* 70(3), 315–330.

Jahn M., Sachs T., Mansfeldt T., Overesch M. (2010): Global climate change and its impacts on the terrestrial Arctic carbon cycle with special regards to ecosystem components and the greenhouse-gas balance. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 173(5), 627–643.

Jenkinson D. S. & Ladd J. N. (1981): Microbial biomass in soil: measurement and turnover. *Soil Biochemistry* 458–471.

Joabsson A. & Christensen T. R. (2001): Methane emissions from wetlands and their relationship with vascular plants: an Arctic example. *Global Change Biology* 7(8), 919–932.

- Kabala C. & Zapart J. (2012): Initial soil development and carbon accumulation on moraines of the rapidly retreating Werenskiold Glacier, SW Spitsbergen, Svalbard archipelago. *Geoderma* 175, 9–20.
- Kandeler E. (1993): Bestimmung von ammonium. *Bodenbiologische Arbeitsmethoden*, Springer Verlag, Berlin 366–371.
- Khalil M. A. K., Shearer M. J., Rasmussen R. A. (1993): Methane sources in China: Historical and current emissions. *Chemosphere* 26, 127–142.
- Kielland K. (1994): Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology* 75(8), 2373–2383.
- Kirschbaum M. U. (1995): The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and biochemistry* 27(6), 753–760.
- Klemedtsoon L., Svensson B. H., Lindberg T., Rosswall T. (1978): The use of acetylene inhibition of nitrous oxide reductase in quantifying denitrification in soils. *Swedish Journal of Agricultural Research* 7, 179–185.
- Kvídárová J., Elster J., Šimek M. (2011): *In situ* response of *Nostoc commune* sl colonies to desiccation in Central Svalbard, Norwegian High Arctic. *Fottea* 11(1), 87–97.
- Láska K., Witoszova D., Prošek P. (2012): Weather patterns of the coastal zone of Petuniabukta, Central Spitsbergen in the period 2008-2010. *Polish Polar Research* 33, 297–318.
- Lemke P., Ren J., Alley R. B., Allison I., Carrasco J., Flato G., Fuji Y., Kaser G., Mote P., Thomas R. H., Zhang T. (2007): Observations: Changes in snow, ice and frozen ground. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K. B., Tignor M., Miller H. L.: Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, USA. 339–378.
- Lindeboom H. J. (1984): The nitrogen pathway in a penguin rookery. *Ecology* 65(1), 269–277.
- Liski J., Ilvesniemi H., Mäkelä A., Westman C. J. (1999): CO₂ emissions from soil in response to climatic warming are overestimated: The decomposition of old soil organic matter is tolerant of temperature. *Ambio* 171–174.
- Loya W. M., Johnson L. C., Nadelhoffer K. J. (2004): Seasonal dynamics of leaf-and root-derived C in arctic tundra mesocosms. *Soil Biology and Biochemistry* 36(4), 655–666.

- MacDonald J. A., Fowler D., Hargreaves K. J., Skiba U., Leith I. D., Murray M. B. (1998): Methane emission rates from a northern wetland; response to temperature, water table and transport. *Atmospheric Environment* 32(19), 3219–3227.
- Mack M. C., Schuur E. A., Bret-Harte M. S., Shaver G. R., Chapin F. S. (2004): Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature* 431(7007), 440–443.
- Mastepanov M., Sigsgaard C., Dlugokencky E. J., Houweling S., Ström L., Tamstorf M. P., Christensen T. R. (2008): Large tundra methane burst during onset of freezing. *Nature* 456(7222), 628–630.
- Mastepanov M., Sigsgaard C., Tagesson H. T., Ström L., Tamstorf M. P., Lund M., Christensen T. R. (2013): Revisiting factors controlling methane emissions from high-Arctic tundra. *Biogeosciences* 10(7), 5139–5158.
- McGuire A. D., Christensen T. R., Hayes D., Heroult A., Euskirchen E., Kimball J. S., Koven C., Lafleur P., Miller P. A., Oechel W., Peylin P., Williams M., Yi Y. (2012): An assessment of the carbon balance of Arctic tundra: comparisons among observations, process models, and atmospheric inversions. *Biogeosciences* 9(8), 3185–3204.
- Mikan C. J., Schimel J. P., Doyle A. P. (2002): Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology and Biochemistry* 34(11), 1785–1795.
- Mizutani H., Kabaya Y., Wada E. (1985): Ammonia volatilization and high $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratio in a penguin rookery in Antarctica. *Geochemical Journal* 19(6), 323–327.
- Morrissey L. A. & Livingston G. P. (1992): Methane emissions from Alaska arctic tundra: an assessment of local spatial variability. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 97(15), 16661–16670.
- Nadelhoffer K. J., Giblin A. E., Shaver G. R., Linkins A. E. (1992): Microbial processes and plant nutrient availability in arctic soils. *Arctic ecosystems in a changing climate: An ecophysiological perspective*. Academic Press, San Diego, California, USA, 281–300.
- Nakano T., Kuniyoshi S., Fukuda M. (2000): Temporal variation in methane emission from tundra wetlands in a permafrost area, northeastern Siberia. *Atmospheric Environment* 34, 1205–1213.
- Nugroho R. A., Röling W. F., van Straalen N. M., Verhoef H. A. (2009): Changes in nitrification and bacterial community structure upon cross-inoculation of Scots pine forest soils with different initial nitrification rates. *Soil Biology and Biochemistry* 41(2), 243–250.
- Oechel W. C., Hastings S. J., Vourlitis G., Jenkins M., Riechers G., Grulke, N. (1993): Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature* 361(6412), 520–523.

- Oechel W. C. & Vourlitis, G. L. (1994): The effects of climate change on land-atmosphere feedbacks in arctic tundra regions. *Trends in Ecology & Evolution* 9(9), 324–329.
- Oenema O., Velthof G. L., Yamulki S., Jarvis, S. C. (1997): Nitrous oxide emissions from grazed grassland. *Soil Use and Management* 13(4), 288–295
- Panikov N. S. & Dedysh, S. N. (2000): Cold season CH₄ and CO₂ emission from boreal peat bogs (West Siberia): Winter fluxes and thaw activation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles* 14(4), 1071–1080.
- Paré M. C., & Bedard-Haughn A. (2013): Soil organic matter quality influences mineralization and GHG emissions in cryosols: a field-based study of sub-to high Arctic. *Global Change Biology* 19(4), 1126–1140.
- Parmentier F. J. W., van Der Molen M. K., van Huissteden J., Karsanaev S. A., Kononov A. V., Suzdalov D. A., Maximov T. C., Dolman A. J. (2011): Longer growing seasons do not increase net carbon uptake in the northeastern Siberian tundra. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 116(4).
- Popova E. E., Yool A., Coward A. C., Aksenov Y. K., Alderson S. G., De Cuevas B. A., Anderson T. R. (2010): Control of primary production in the Arctic by nutrients and light: insights from a high resolution ocean general circulation model. *Biogeosciences* 7(11), 3569–3591.
- Post W. M., Pastor J., Zinke P. J., Stangenberger A. G. (1985): Global patterns of soil nitrogen storage. *Nature* 317(6038), 613–616.
- Prach K., Klimešová J., Košnar J., Redčenko O., Hais M. (2012): Variability of contemporary vegetation around Petuniabukta, central Spitsbergen. *Polish Polar Research* 33(4), 383–394.
- Preuss I., Knoblauch C., Gebert J., Pfeiffer E. (2013): Improved quantification of microbial CH₄ oxidation efficiency in arctic wetland soils using carbon isotope fractionation. *Biogeosciences* 10, 2539–2552.
- Priemé A., & Christensen S. (2001): Natural perturbations, drying-wetting and freezing-thawing cycles, and the emission of nitrous oxide, carbon dioxide and methane from farmed organic soils. *Soil Biology and Biochemistry* 33(15), 2083–2091.
- Rachlewicz G., Szczuciński W., Ewertowski M. (2007): Post-“Little Ice Age” retreat rates of glaciers around Billefjorden in central Spitsbergen, Svalbard. *Polish Polar Research* 28(3), 159–186.
- Rampelotto P. H. (2014): Polar Microbiology: Recent Advances and Future Perspectives. *Biology* 3(1), 81–84.

- Regina K., Silvola J., Martikainen P. J. (1999): Short-term effects of changing water table on N₂O fluxes from peat monoliths from natural and drained boreal peatlands. *Global Change Biology* 5(2), 183–189.
- Rennermalm A. K., Soegaard H., Nordstroem C. (2005): Interannual variability in carbon dioxide exchange from a high arctic fen estimated by measurements and modeling. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37(4), 545–556.
- Rivkina E. M., Friedmann E. I., McKay C. P., Gilichinsky, D. A. (2000): Metabolic activity of permafrost bacteria below the freezing point. *Applied and Environmental Microbiology* 66(8), 3230–3233.
- Robinson C. H. (2002): Controls on decomposition and soil nitrogen availability at high latitudes. *Plant and Soil* 242, 65–81.
- Roy R., & Conrad R. (1999): Effect of methanogenic precursors (acetate, hydrogen, propionate) on the suppression of methane production by nitrate in anoxic rice field soil. *FEMS Microbiology Ecology* 28(1), 49–61.
- Saarnio S., Alm J., Silvola J., Lohila A., Nykänen H., Martikainen P. J. (1997): Seasonal variation in CH₄ emissions and production and oxidation potentials at microsites on an oligotrophic pine fen. *Oecologia* 110, 414–422.
- Schimel J. P., & Clein J. S. (1996): Microbial response to freeze-thaw cycles in tundra and taiga soils. *Soil Biology and Biochemistry* 28(8), 1061–1066.
- Schimel J. P. & Bennett J. (2004): Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85 (3), 591–602.
- Schuur E. A., Bockheim J., Canadell J. G., Euskirchen E., Field C. B., Goryachkin S. V., Hagemann S., Kuhrz P., Lafleur P. M., Lee H., Mazhitova G., Nelson F. E., Rinke A., Romanovskz V. E., Shiklomanov N., Tarnocai C., Venevskz S., Vogel J. G., Yimov S. A. (2008): Vulnerability of permafrost carbon to climate change: implications for the global carbon cycle. *BioScience* 58(8), 701–714.
- Sebacher D. I., Harriss R. C., Bartlett K. B., Sebacher S. M., Grice, S. S. (1986): Atmospheric methane sources: Alaskan tundra bogs, an alpine fen, and a subarctic boreal marsh. *Tellus* 38(1), 1–10.
- Shaver G. R., Billings W. D., Chapin F. S., Giblin A. E., Nadelhoffer K. J., Oechel W. C., Rastetter, E. B. (1992): Global change and the carbon balance of arctic ecosystems. *BioScience* 42(6), 433–441.

- Shiklomanov N. I., Anisimov O. A., Zhang T., Marchenko S., Nelson F. E., Oelke, C. (2007): Comparison of model-produced active layer fields: Results for northern Alaska. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* 112(2), 1–12.
- Singh B., Singh B. P., Cowie, A. L. (2010): Characterisation and evaluation of biochars for their application as a soil amendment. *Soil Research* 48(7), 516–525.
- Sitch S., Cox P. M., Collins W. J., Huntingford C. (2007): Indirect radiative forcing of climate change through ozone effects on the land-carbon sink. *Nature* 448(7155), 791–794.
- Smith M. S., & Tiedje J. M. (1979): Phases of denitrification following oxygen depletion in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 11(3), 261–267
- Sollins P., Homann P., Caldwell B. A. (1996): Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma* 74(1), 65–105.
- Sommerkorn M. & Hassol S. J. (2009): Arctic climate feedbacks: Global implications. WWF International Arctic Programme, Oslo, 97.
- Stark J. M., & Firestone M. K. (1995): Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 61(1), 218–221.
- Steven B., Leveille R., Pollard W. H., Whyte L. G. (2006): Microbial ecology and biodiversity in permafrost. *Extremophiles* 10(4), 259–267.
- Stroeve J., Serreze M., Drobot S., Gearheard S., Holland M., Maslanik J., Meier W., Scambos T. (2008): Arctic sea ice extent plummets in 2007. *EOS* 89(2), 13.
- Ström L., Ekberg A., Mastepanov M., Christensen, T. R. (2003): The effect of vascular plants on carbon turnover and methane emissions from a tundra wetland. *Global Change Biology* 9(8), 1185–1192.
- Sturtevant C. S. & Oechel W. C. (2013): Spatial variation in landscape-level CO₂ and CH₄ fluxes from arctic coastal tundra: influence from vegetation, wetness, and the thaw lake cycle. *Global Change Biology* 19(9), 2853–2866.
- Sun L., Zhu R., Xie Z., Xing G. (2002): Emissions of nitrous oxide and methane from Antarctic tundra: role of penguin dropping deposition. *Atmospheric Environment* 36(31), 4977–4982.

Sun L. (Institute of Polar Environment, University of Science and Technology of China, Hefei, China): *Dopis* Hajšmanová K. (Přírodovědecká fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích): 2016.

Sundh I., Mikkilä C., Nilsson M., Svensson B. H. (1995): Potential aerobic methane oxidation in a Sphagnum-dominated peatland-controlling factors and relation to methane emission. *Soil Biology and Biochemistry* 27(6), 829–837.

Šimek M. (2003): *Základy nauky o půdě 3: Biologické procesy a cykly prvků*. České Budějovice: Biologická fakulta JČU, 151.

Šimek M., Brůček P., Hynšt J., Uhlířová E., Petersen S. O. (2006): Effects of excretal returns and soil compaction on nitrous oxide emissions from a cattle overwintering area. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 112(2), 186–191.

Šimek M., Hynšt J., Šimek P. (2014): Emissions of CH₄, CO₂, and N₂O from soil at a cattle overwintering area as affected by available C and N. *Applied Soil Ecology* 75, 52–62.

Tarnocai C., Canadell J. G., Schuur E. A. G., Kuhry P., Mazhitova G., Zimov S. (2009): Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global Biogeochemical Cycles* 23 (2), 1–11.

Tedrow J. C. F. (1977): *Soils of the polar landscapes*. Rutgers University Press. New Jersey, 638.

Tiedje J. M., Sexton A. J., Parkin T. B., Revsbech N. P. (1984): Anaerobic processes in soil. *Plant and Soil* 76(1-3), 197–212.

Topp E. & Pattey E. (1997): Soils as sources and sinks for atmospheric methane. *Canadian Journal of Soil Science* 77(2), 167–177.

Torstensson A., Dinasquet J., Chierici M., Fransson A., Riemann L., Wulff A. (2015): Physicochemical control of bacterial and protist community composition and diversity in Antarctic sea ice. *Environmental microbiology* 17(10), 3869–3881.

Treydte K. S., Schleser G. H., Helle G., Frank D. C., Winiger M., Haug G. H., Esper J. (2006): The twentieth century was the wettest period in northern Pakistan over the past millennium. *Nature* 440(7088), 1179–1182.

Tsuyuzaki S., Nakano T., Kuniyoshi S. I., Fukuda M. (2001): Methane flux in grassy marshlands near Kolyma River, north-eastern Siberia. *Soil Biology and Biochemistry* 33(10), 1419–1423.

Uhlířová E., Šantrůčková H., Davidov S. P. (2007): Quality and potential biodegradability of soil organic matter preserved in permafrost of Siberian tussock tundra. *Soil Biology and Biochemistry* 39(8), 1978–1989.

Umbreit A. (2009): Spitsbergen-Svalbard, Franz Josef Land, Jan Mayen. Bradt Travel Guides Ltd, 274.

Valentine D. W. & Binkley D. (1992): Topography and soil acidity in an Arctic landscape. *Soil Science Society of America Journal* 56 (5), 1553–1559.

Valentine D. L., & Boone D. R. (2000): Diversity of methanogens. *Journey to Diverse Microbial Worlds*. Springer Netherlands, 289–302.

Van Dassel A. P., Corre W. J., Prieme A., Klemetsson A. K., Weslien P., Stein A., Klemetsson L., Oenema O. (1998): Spatial variability of methane, nitrous oxide, and carbon dioxide emissions from drained grasslands. *Journal of the American Chemical Society* 120, 810–817.

Van Huissteden J., Maximov T. C., Dolman A. J. (2005): High methane flux from an arctic floodplain (Indigirka lowlands, eastern Siberia): *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 110(2), 1–8.

Van Huissteden, J. & Dolman A. J. (2013): Soil carbon in the Arctic and the permafrost carbon feedback. *Current Opinions in Environmental Sustainability* 4, 545–551.

Vance E. D., Brookes P. C., Jenkinson D. S. (1987): An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil biology and Biochemistry* 19(6), 703–707.

Wagner D., Kobabe S., Pfeiffer E. M., Hubberten H. W. (2003): Microbial controls on methane fluxes from a polygonal tundra of the Lena Delta, Siberia. *Permafrost and Periglacial Processes* 14(2), 173–185.

Waldrop M. P., Zak D. R., Sinsabaugh R. L., Gallo M., Lauber C. (2004): Nitrogen deposition modifies soil carbon storage through changes in microbial enzymatic activity. *Ecological Applications* 14(4), 1172–1177.

Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J., Fromenti J., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. (2002): Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416(6879), 389–395.

Webb III T. (1992): Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 23, 141–173.

Westermann S., Wollschläger U., Boike J. (2010): Monitoring of active layer dynamics at a permafrost site on Svalbard using multi-channel ground-penetrating radar. *The Cryosphere* 4(4), 475–487.

Whalen S. C., Reeburgh W. S. (1990): A methane flux transect along the trans-Alaska pipeline haul road. *Tellus* 42, 237–249.

Whalen, S. C. (2005): Biogeochemistry of methane exchange between natural wetlands and the atmosphere. *Environmental Engineering Science* 22(1), 73–94.

Witoszová D. & Láska K. (2011): Klimatické poměry zátoky Petunia, Billefjorden (Špicberky) v období 2008-2010. Středová, H., Rožnovský, J., Litschmann, T.. Mikroklima a mezoklima krajinných struktur a antropogenních prostředí. Brno: Česká bioklimatologická společnost, 2011. 1-11.

WMO. (2015): The State of Greenhouse Gases in the Atmosphere Based on Global Observations through 2014. Tsutsumi Y, Mori K., Hirahara T., Ikegami M., Conway T. J. *Greenhouse Gas Bulletin* 11, Geneva 29.

Wookey P. A., Robinson C. H., Parsons A. N., Welke, J. M., Press M. C., Callaghan T. V., Lee, J. A. (1995): Environmental constraints on the growth, photosynthesis and reproductive development of *Dryas octopetala* at a high Arctic polar semi-desert, Svalbard. *Oecologia*, 102(4), 478–489.

Zbíral J., Honsa I., Malý S., Čížmár D. (1997): Analýza půd III. Jednotné pracovní postupy. Brno, ÚKZÚZ, 150.

Zbíral J., Honsa I., Malý S., Čížmár D. (2004): Analýza půd III. Jednotné pracovní postupy. Brno: ÚKZÚZ Brno, 199.

Zhu R., Sun J., Liu Y., Gong Z., Sun L. (2011): Potential ammonia emissions from penguin guano, ornithogenic soils and seal colony soils in coastal Antarctica: effects of freezing – thawing cycles and selected environmental variables. *Antarctic Science* 23 (1), 78–92.

Zhu R., Chen Q., Ding W., Xu, H. (2012): Impact of seabird activity on nitrous oxide and methane fluxes from High Arctic tundra in Svalbard, Norway. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 117(4), 1–16.

Zhu X., Burger M., Doane T. A., Horwath W. R. (2013): Ammonia oxidation pathways and nitrifier denitrification are significant sources of N₂O and NO under low oxygen availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(16), 6328–6333.

Zimov S. A., Schuur E. A. G., Chapin III F. S. (2006): Permafrost and the global carbon budget. *Science* 312, 1612-1613.

Zumft W. G. (1997): Cell biology and molecular basis of denitrification. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 61(4), 533–616.

Ústní sdělení

Ústní sdělení Macková J. & Jišová L. Ústav půdní biologie, Biologické centrum AV ČR, v. v. i., Na Sádkách České Budějovice 702/7 370 05. 2014.

Ústní sdělení Pavel V. Ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, tř. Svobody 26, Olomouc 771 46. 2016.

Internetové zdroje

CAVM team (2005): Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Project - Bioclimatic subzones. [cit. 2016-09-29]. Dostupný <<http://www.geobotany.uaf.edu/cavm/>>.

eMapsWorld (2016): Svalbard Location Map In Europe. [cit. 2016-09-29]. Dostupný z <<http://www.emapsworld.com/svalbard-location-map-in-europe.html>>.

Kart over Svalbard (2016): TopoSvalbard [cit. 2016-09-29]. Dostupný z <<http://toposvalbard.npolar.no>>.

Mapsoft (2016): Svalbard Topographic Map. [cit. 2016-09-29]. Dostupný z <<http://mapsof.net/svalbard/svalbard-topographic-map>>.

Yr (2016): Date search Longyearbyen (Svalbard). [cit. 2016-09-29]. Dostupný z <<https://www.yr.no/place/Norway/Svalbard/Longyearbyen/almanakk.html>>.