

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Environmentální vědy



**Mgr. Jakub Vicena**

**Dekompozice opadu a její význam pro biogeochemické cykly**

Litter decomposition and its role in biogeochemical cycles

Disertační práce

Vedoucí práce/Školitel: Prof. Mgr. Ing. Jan Frouz, CSc.

Praha, 2024



## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto disertační práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne:

Jakub Vicena

## **Poděkování**

Poděkování patří zejména mému školiteli Janu Frouzovi, kterému děkuji za jeho trpělivost, ochotu, vedení, cenné rady a věcné připomínky během konzultací i mimo ně. Dále bych chtěl poděkovat kolegům Haně Šimáčkové, Jaroslavu Kuklovi, Olze Vinduškové, Katce Jandové a Jitce Hubáčové za cenné rady a pomoc během analýzy a zpracování vzorků a svému vedoucímu a kolegovi Danielu Bubákovi z firmy G E T s.r.o., který mi v rámci plného pracovního úvazku umožnil získat nadstandardní časovou dotaci pro dokončení této disertační práce. Nakonec bych chtěl poděkovat celé své rodině, která mi vždy byla oporou a hnací silou během studia, zejména pak mé ženě Alžbětě a dětem Juditě, Jáchymovi a Justíně.

## Obsah

### Seznam publikací a rukopisů přiložených k disertační a podíl uchazeče

na jejich vzniku.....	3
<b>Abstrakt.....</b>	<b>5</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>6</b>
<b>1. Úvod.....</b>	<b>7</b>
1.1. Definice dekompozice a její význam .....	7
1.2. Uhlík v půdní organické hmotě .....	8
1.2.1. Půdní organická hmota, koncepce stabilizace uhlíku v půdě .....	9
1.2.2. Půdní agregáty .....	12
1.3. Klíčové faktory ovlivňující rychlost dekompozice .....	13
1.3.1. Klimatické faktory .....	14
1.3.2. Role půdního pH.....	15
1.3.3. Chemické složení opadu .....	16
1.4. Role půdních mikroorganismů.....	18
1.4.1. Houby .....	19
1.4.2. Bakterie.....	21
1.4.3. Mikrobiální biomasa, nekromasa a diversita mikrobiálního společenstva ....	21
1.5. Shrnutí východiska pro PhD práci .....	23
<b>2. Hlavní cíle, otázky a výstupy disertační práce .....</b>	<b>23</b>
2.1. Hlavní cíle.....	23
2.2. Hlavní otázky a výstupy disertační práce .....	24
2.2.1. Publikace 1: .....	25
2.2.2. Publikace 2 .....	25
2.2.3. Publikace 3 .....	26

2.2.4. Publikace 4 .....	27
2.2.5. Publikace 5 .....	28
<b>3. Hlavní závěry .....</b>	<b>29</b>
<b>4. Seznam citované literatury .....</b>	<b>31</b>
<b>5. Přílohy disertační práce .....</b>	<b>45</b>

## **Seznam publikací a rukopisů přiložených k disertační a podíl uchazeče na jejich vzniku**

Publikace I (publikováno)

**Vicena, J., Ardestani, M., Baldrian, P., Frouz, J., 2022. The Effect of Microbial Diversity and Biomass on Microbial Respiration in Two Soils along the Soil Chronosequence.** *Microorganisms* 10, 1920. DOI: 10.3390/microorganisms10101920

Podíl J Viceny: příprava inkubačního experimentu, stanovení mikrobiální respirace, příprava vzorků k analýze, extrakce ergosterolu, stanovení uhlíku mikrobiální biomasy, vyhodnocení dat a psaní textu.

Rukopis II (připraveno k publikování)

**Vicena, J., Frouz, J. Long term Litter Respiration Correlates Better with Green Foliage C/N Ratio than with the Litter C/N Ratio**

Podíl J Viceny: příprava inkubačního experimentu, stanovení mikrobiální respirace, příprava vzorků k analýze C/N, vyhodnocení dat a psaní textu.

Publikace III (publikováno)

**Sun, D., Lin, Q., Angst, G., Huang, L., Anikó, C., Emsens, W. J., Diggelen, D., Vicena, J., Cajthaml, T., Frouz, J., 2022. Microbial communities in soil macro-aggregates with less connected networks respire less across successional and geographic gradients.** *European Journal of Soil Biology* 108, 103378. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2021.103378.

Podíl J. Viceny: příprava experimentu, zpracování vzorků, extrakce PLFA.

Publikace IV (publikováno)

**Likus-Ciéslík, J., Józefowska, A., Frouz, J., Vicena, J., Pietrzykowski, M., 2023. Relationships between soil properties, vegetation and soil biota in extremely sulfurized mine soils.** *Ecological Engineering* 186, 106836. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2022.106836

Podíl J. Viceny: příprava experimentu, zpracování vzorků, extrakce PLFA, mikrobiální biomasa, psaní textu (částečně)

Publikace V (publikováno)

Emsens, W. J., Diggelen, R., Aggenbach, C. J. S., Cajthaml, T., Frouz, J., Klimkowska, A., Kotowski, W., Kozub, L., Liczner, Y., Seeber, E., Silvennoinen, H., Tanneberger, F., **Vicena, J.**, Wilk, M., Verbruggen, E., 2020. **Recovery of fen peatland microbiomes and predicted functional profiles after rewetting.** The ISME Journal 14:1701–1712. DOI: 10.1038/s41396-020-0639-x

Podíl J. Viceny: zpracování vzorků, extrakce PLFA.

Podpis školitele disertační práce:

CSc.

---

Prof. Mgr. Ing. Jan Frouz,



## Abstrakt

Dekompozice opadu je klíčovým procesem koloběhu živin v půdě. Jedná se o velmi složitý pochod, který je ovlivňován řadou faktorů. Tato disertační práce se věnuje studiu těchto klíčových faktorů ovlivňujících míru mineralizace organické hmoty, a to za použití moderních analytických metod. Výsledky disertační práce jsou prezentovány ve čtyřech publikacích v mezinárodních časopisech s IF a jednom rukopisu připraveném k publikování.

První publikace ukazuje silnou pozitivní korelaci mezi mikrobiální diversitou a dekompozicí organické hmoty na gram uhlíku. Naproti tomu mikrobiální respirace na gram půdy negativně koreluje s bakteriální diverzitou a pozitivně s houbovou biomasou. Vztah mezi mikrobiální diverzitou a rychlostí dekompozice je tedy závislý na kontextu. Druhá studie (ve formě rukopisu) ukazuje, že mikrobiální respirace koreluje s C/N opadu pouze na počátku experimentu, nikoli však na jeho konci. Respirace při dekompozici opadu na začátku a na konci experimentu však úzce negativně koreluje s C/N poměrem zeleného listí. To naznačuje, že stechiometrický poměr C/N může ovlivňovat rozklad nepřímo prostřednictvím korelace s dalšími neznámými parametry jako je např. morfologie listů. V rámci třetí studie byla zkoumána struktura houbových a bakteriálních společenstev v jednotlivých frakcích půdní organické hmoty v chronosekvencích sukcesních ploch napříč Evropou. Makroagregáty měly ve srovnání s ostatními velikostmi agregátů méně propojené mikrobiální sítě a nízkou míru mikrobiální respirace. To naznačuje, že klíčovým bodem v organizaci mikrobiálních společenstev je zasazení organických částic do minerální matrice makroagregátů. Výsledky poukazují na význam půdních agregátů pro organizaci mikrobiálního společenstva a stabilizaci půdního uhlíku. Čtvrtá publikace posuzuje vliv nízkého půdního pH a vlastností rekultivované půdy na regeneraci mikrobiálního společenstva, půdní fauny a vegetace v bývalém sirmém dolu. Poslední publikace vyhodnocuje vliv opětovného zavodnění rašelinišť na složení mikrobiálního společenstva na podélném evropském gradientu.

## **Abstract**

Decomposition of litter is a key process in the soil nutrient cycle. It is a very complex process that is influenced by a number of factors. This dissertation studies these key factors influencing the rate of organic matter mineralization using modern analytical methods. The results of the dissertation are presented in four publications in international journals with IF and one manuscript ready for publication.

The first publication shows a strong positive correlation between microbial diversity and organic matter decomposition per gram of carbon. In contrast, microbial respiration per gram soil was negatively correlated with bacterial diversity and positively correlated with fungal biomass. Thus, the relationship between microbial diversity and decomposition rate is context dependent. The second study (in manuscript form) shows that microbial respiration correlates with C/N of fallout only at the beginning of the experiment, but not at the end. However, respiration during litter decomposition at the beginning and end of the experiment is strongly negatively correlated with the C/N ratio of green leaves. This suggests that the stoichiometric C/N ratio may influence decomposition indirectly through correlation with other unknown parameters such as leaf morphology. The third study examined the structure of fungal and bacterial communities in different fractions of soil organic matter in chronosequences of successional plots across Europe. Macroaggregates had less connected microbial networks and low rates of microbial respiration compared to other aggregate sizes. This suggests that a key point in the organization of microbial communities is the embedding of organic particles in the mineral matrix of macroaggregates. The results highlight the importance of soil aggregates for microbial community organization and soil carbon stabilization. The fourth paper assesses the influence of low soil pH and the characteristics of the reclaimed soil on the regeneration of the microbial community, soil fauna and vegetation in a former sulphur mine. The last publication evaluates the impact of peatland rewetting on microbial community composition along a longitudinal European gradient.

# 1. Úvod

Dekompozice opadu hraje zásadní roli v koloběhu živin, zejména pak uhlíku, dusíku, fosforu a síry. Rostoucí atmosférická koncentrace CO<sub>2</sub> je vzhledem k jeho vlivu na globální změnu klimatu často diskutovaným tématem. Průměrná globální teplota se od 19. století neustále zvyšuje. Za posledních sto let se globální teplota zvýšila až o 1 °C (IPCC, 2022). Rapidní nárůst globální teploty byl pak zaznamenán v druhé polovině 20. století. K tomu dochází v důsledku lidské činnosti, která přispívá k přirozené variabilitě atmosférické koncentrace CO<sub>2</sub> (Wuebbles et al., 2017). Dekompozice opadu je přitom zodpovědná za významné množství CO<sub>2</sub>, který vstupuje do atmosféry. Mikrobiální respirací je v terestrických ekosystémech každoročně uvolňováno asi desetkrát více CO<sub>2</sub> než antropogenními emisemi (Metcalf et al., 2011; Schlesinger et Andrews, 2000). Na stranu druhou je dekompozice přirozený proces, který je dlouhodobě v rovnováze s fotosyntézou. Navíc transformace organické hmoty zahrnuje i její stabilizaci podporující hromadění uhlíku v půdě, tedy zachycení atmosférického CO<sub>2</sub> a jeho uložení v pedosféře způsobem, který prodlužuje střední dobu jeho setrvání a minimalizuje jeho zpětné uvolňování do atmosféry. Uhlík v půdě je ukládán díky chemické rekalcitranci např. ve formě humusu, který obsahuje různě stabilní sloučeniny jako jsou huminové kyseliny, fulvové kyseliny a huminy (Qualls, 2004). Významnou roli při sekvestraci uhlíku však hraje i omezení mikrobiálního rozkladu díky zabudování organické hmoty do půdních agregátů a vazbou mikrobiální nekromasy (vzniklé rozkladem rostlinných zbytků) na minerální povrchy (Pronk et al., 2012; Lützow et al. 2006; Singh et Singh, 1995). Lepší porozumění procesu rozkladu organické hmoty je tedy zásadní pro přesnější určení globální uhlíkové bilance. To může vést ke stanovení takových postupů, které pomohou navýšit jeho akumulaci v půdním systému (Prescott et al., 2021).

## 1.1. Definice dekompozice a její význam

Proces dekompozice lze definovat jako postupný rozklad organické hmoty končící mineralizací, tedy úplnou přeměnou organických látek na anorganické (CO<sub>2</sub> a uvolněné živiny). Tyto živiny jsou poté využity rostlinami pro růst a vývoj. V případě oxidu uhličitého rostliny během fotosyntézy absorbují sluneční energii a uhlík z atmosféry a vytvářejí z něj látky organické (např. celulózu, lignin, cukry) a kyslík. Asimilované

organické látky procházejí po odumření rostlinných buněk procesem dekomposice, čímž se koloběh uzavírá (Schlesinger et Andrews, 2000). Fotosyntéza a dekomposice opadu jsou tedy úzce propojené procesy, které mj. pomáhají udržovat koncentraci oxidu uhličitého v atmosféře v rovnováze. V průběhu dekomposice hrají roli jak fyzikální a chemické procesy, tak živé organismy (Jenkinson et Ladd, 1981). Mineralizace představuje důležitý zdroj živin pro produkci v suchozemských ekosystémech (Lee 1999; Imgraben et Dittmann 2008). Více než 90 % čisté nadzemní primární produkce se vrací do půdy ve formě opadu a představuje hlavní zdroj živin pro půdní organismy (Swift et al., 1979). Dekompozici opadu lze rozdělit na dvě fáze: iniciální a pozdní. Iniciální fáze dekomposice se vyznačuje vyšší mírou rozkladu čerstvé organické hmoty, a tudíž i vyššími hodnotami uvolňovaného uhlíku (Djukic et al., 2018). Významnou roli při ní hrají klimatické podmínky a vyšší obsah dostupných živin. Zásadním faktorem ovlivňujícím rychlost rozkladu je obsah látek rozpustných ve vodě (Heim et Frey, 2004). Ty jsou rychlým zdrojem energie pro půdní mikrobiální společenstvo. Dynamika a rychlost uvolňování živin (zejména během iniciální fáze dekomposice) úzce souvisí s počátečním chemickým složením rozkládaného opadu (Berg, 2000; Berg et al., 2011). Pozdní fáze dekomposice je pak řízena především množstvím hůře rozložitelných látek (např. ligninu) a rychlost dekomposice, kterou lze kvantifikovat heterotrofní respirací půdního společenstva, je pak výrazně nižší (Meentemeyer, 1978; Berg, 2000).

## **1.2.Uhlík v půdní organické hmotě**

Globální cyklus uhlíku představuje výměnu uhlíku v rámci čtyř hlavních reservoárů: atmosférou, hydrosférou, litosférou a biosférou. Přechod z jednoho zásobníku do druhého může probíhat velmi rychle (např. fixace atmosférického CO<sub>2</sub> prostřednictvím fotosyntézy) nebo v řádech tisíciletí (např. akumulace fosilního uhlíku ve formě ropy a zemního plynu). Rozhraní v uvedeném časovém měřítku představuje koloběh uhlíku v půdě. Rostliny za využití světelné energie asimilují uhlík (CO<sub>2</sub>) do látek jako jsou cukry, škroby a další formy organické hmoty (transformace světelné energie na energii chemickou). Takto vázaný uhlík, ať už v živých organismech nebo v odumřelé organické hmotě, proudí skrze potravní řetězce a zpětně se uvolňuje do atmosféry jako produkt heterotrofní (CO<sub>2</sub>) či anaerobní (CH<sub>4</sub>) respirace. Průměrný roční tok uhlíku do půdy a mokřadních ekosystémů (především ve formě rostlinného opadu) je srovnatelný s množstvím uhlíku, které je takto do atmosféry ročně zpětně uvolněno (50-60 GtC/rok)

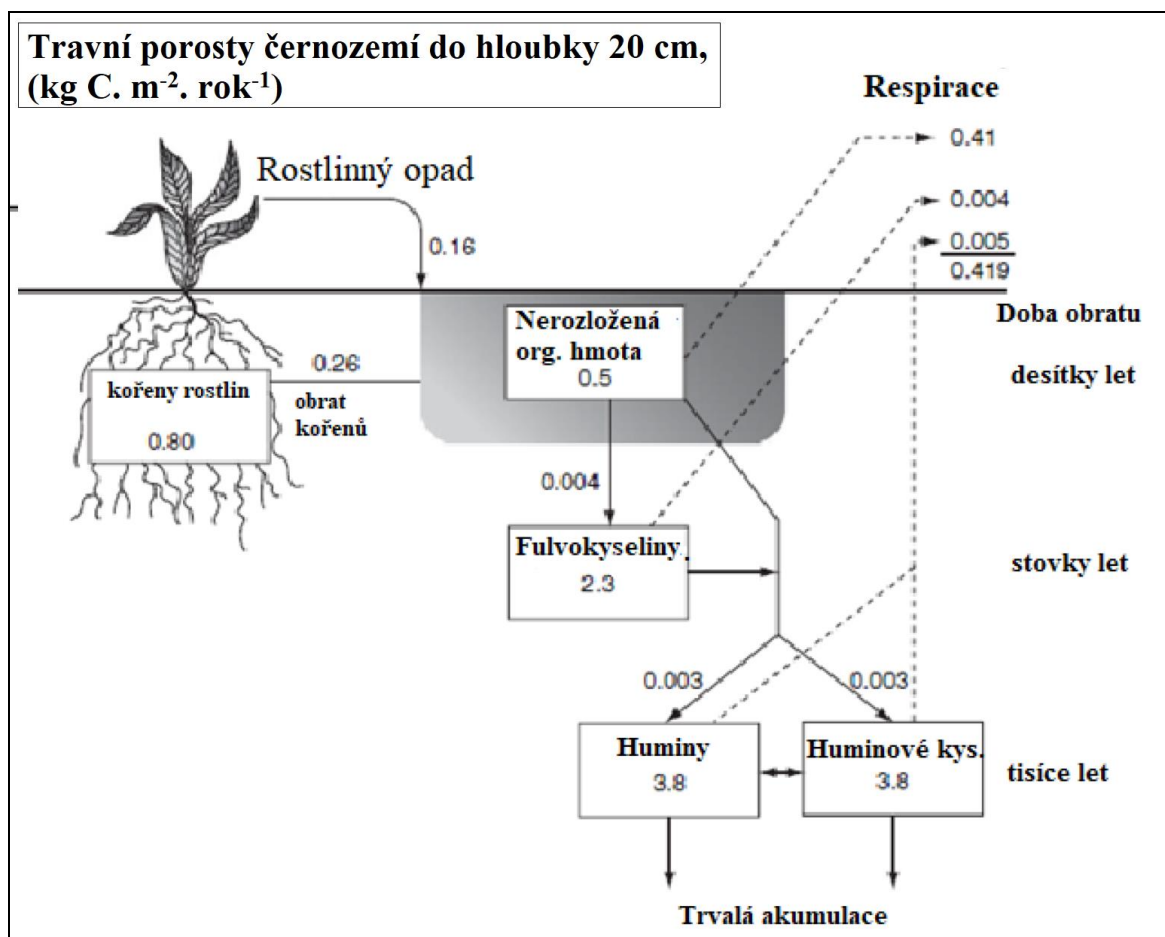
(Denman et al., 2007). Tato vyrovnaná uhlíková bilance je však v důsledku průmyslové činnosti v současnosti narušena přírůstkem skleníkových plynů do atmosféry, čímž se výrazně zvyšuje jejich koncentrace a dochází tak k zesílení skleníkového efektu. Studium dekompozice a faktorů ovlivňujících sekvestraci uhlíku se tak v poslední době dostává do popředí zájmu. Odhadovaná velikost světového reservoáru půdního organického uhlíku (SOC – uhlík zůstávající v půdě po částečné dekompozici organické hmoty) je značně proměnlivá. V literatuře je obecně přijímána hodnota kolem 1500 Pg C (Batjes, 2014), přičemž starší odhady udávají hodnoty okolo 700 Pg C (Bolin, 1970). Novější odhad (Sabine et al., 2003) zahrnující i organický uhlík v hlubších vrstvách půdy a trvale zmrzlých půdách udává hodnotu až 3150 Pg C, což je zhruba pětinašobek množství uhlíku obsaženého v globální biomase rostlin.

### **1.2.1. Půdní organická hmota, koncepce stabilizace uhlíku v půdě**

Půdní organická hmota (SOM) je organickou frakcí půdy, která udržuje její úrodnost, zlepšuje její strukturu, přispívá ke kationtové výměnné kapacitě a jsou skrze ni dodávány živiny pro růst rostlin. Zároveň představuje největší reservoár organického uhlíku na zemském povrchu (Blanco-Canqui et Lal, 2004). V současnosti existují dvě koncepce popisující stabilizaci uhlíku v půdní organické hmotě.

První (starší) koncepce předpokládá že humus jako jedna z hlavních složek SOM vzniká z produktů dekompozice v řadě reakcí, za vzniku složitějších makromolekulárních (humusových) látek (Bollag and Loll, 1983). Tyto látky (fulvokyseliny, huminové kyseliny, a především nejstabilnější huminy), které vznikají biochemickými změnami vstupujícího rostlinného opadu, tvoří SOM z více než 90 %. Nehumické látky pak tvoří obvykle méně než jednu desetinu půdní organické hmoty a skládají se z drobných organických zbytků rostlin (POM – particulate organic matter), mikrobů a živočichů. Tento proces (humifikace) je řízen převážně půdními mikroorganismy, které syntetizují sloučeniny, z nichž některé polymerují nebo kondenzují buď chemickými, nebo enzymatickými reakcemi. Humusové látky jsou charakteristické velmi nízkou rychlostí rozkladu (Lichtfouse et al., 1998) a současně s tím i nízkou mírou uvolňování uhlíku do atmosféry. To je řadí mezi látky, které se mohou významnou měrou podílet na jeho sekvestraci (Qualls, 2004). Doba obratu humusových látek v půdě se v závislosti na teplotě a vlhkosti pohybuje v rozmezí stovek až tisíců let (Wall et al., 2008). Doba obratu nerozloženého opadu je naopak udávána v řádu desítek let i méně (Christensen,

2001). Za látky s kratší dobou obratu, což je dáno jejich dobrou rozpustností ve vodě při jakémkoli pH (Jones et Bryan, 1998), jsou považovány fulvokyseliny. Ty podle odhadů tvoří asi pětinu uhlíku akumulovaného v půdě (Jørgensen et al., 2008). Majoritní část uhlíku v půdní organické hmotě je dle této teorie uložena v huminových kyselinách a huminech s velmi dlouhou dobou obratu (viz níže uvedený obrázek).



**Obr. 1:** Rozklad opadu a jeho dynamika. Převzato a upraveno (Jørgensen et al., 2008).

Množství uhlíku akumulovaného ve výše uvedených složkách SOM je tedy úměrné době jejich obratu v půdním systému. Ta pak úzce souvisí s rozpustností jednotlivých humusových látek ve vodě (Piccolo et al., 1999, Jones et Bryan, 1998) v závislosti na pH, která výrazně klesá od fulvokyselin přes huminové kyseliny po huminy. Fulvokyseliny jsou totiž rozpustné ve vodě při jakémkoli pH, huminové kyseliny jsou rozpustné pouze při pH vyšším než 2 a huminy jsou nerozpustné bez při jakémkoli pH (Jones et Bryan, 1998).

Druhá koncepce, ačkoli existenci fulvokyselin, humusových kyselin ani huminů nevyklučuje (někteří autoři však jejich existenci zpochybňují), předpokládá, že tyto látky

tvoří jen malý podíl stabilizované SOM. Významný podíl stabilizovaného půdního organického uhlíku je pak tvořen zbytky mrtvých těl mikroorganismů, které jsou přitmeleny k minerální frakci půdy (Castellano et al., 2015; Pronk et al., 2012; Wang et al., 2021). Jeden z nejvýznamnějších mechanismů stabilizace SOM je tedy dle současné koncepce spojován se vznikem půdních agregátů za účasti mikrobiálního společenstva živícího se POM v blízkosti minerálních částic (Gunina et Kuzyakow, 2014). Vzájemné propojení zbytků odumřelé mikrobiální biomasy s jíly vede k zásadnímu omezení její rozložitelnosti. Významnou roli hraje fakt, že tato organická hmota obsahuje velké množství látek odpuzujících vodu (Goebel et al., 2005), což ji chrání před přístupem vodou rozpustných živin. To vede k významné redukci její využitelnosti půdním mikrobiálním společenstvem. Agregace organické hmoty s minerální složkou půdy zároveň vede k nižší přístupnosti kyslíku přes vodou napuštěnou vrstvu jílu. Dochází ke zpomalení difuze kyslíku a vzniku anaerobní podmínky (Totsche et al., 2018; Sexstone et al., 1985). Organická hmota je tedy obdobně jako v rašeliništích (viz níže) prezervována před dekompozicí. Podobně (jako u kyslíku) lze pohlížet i na stav vnitřního prostředí agregátu v případě vyčerpání nějakého klíčového prvku. Deficitní prvek totiž musí taktéž difundovat k mikroorganismy rozkládané organické hmotě přes jílový obal, což může vést k významnému zpomalení rychlosti její mineralizace. Jílový obal může současně zpomalovat obnovu či kolonizaci integrované organické hmoty mikrobiálním společenstvem (Six et al., 2000).

Z širšího pohledu tedy starší teorie říká, že majoritní část stabilní organické hmoty v půdě je tvořena humusovými látkami vzniklými chemickou transformací opadu. Stabilizace uhlíku v půdě je pak z tohoto pohledu dána holou odolností samotných humusových látek vůči dekompozici. Novější teorie naopak předpokládá, že se organická hmota, kterou tvoří zbytky mikroorganismů, stabilizuje v interakci s jílovými minerály a stává stabilní formou půdního organického uhlíku (SOC). Novější teorie tedy na rozdíl od výše popsané starší představy předpokládá, že významná část stabilní organické formy uhlíku v půdě je mikrobiálního původu (Schwieger et al., 2015; Kindler et al., 2006). Hlavním zdrojem látek potřebných pro růst mikrobiálního společenstva je rostlinný opad. Jeho chemické složení i kvantita tedy může řídit strategie půdních organismů při jeho utilizaci (Man et al., 2021) a nepřímo pak i akumulaci i stabilitu SOC.

Z výše uvedeného je patrné, že stabilizační mechanismy SOM jsou i přesto, že hrají zásadní roli z hlediska biogeochemických cyklů v ekosystémovém i globálním měřítku, stále málo prozkoumané. Stabilizaci půdního organického uhlíku lze pak obecněji definovat jako ochranu organické hmoty před mineralizací, přičemž tato ochrana integruje účinek její rekalcitrance, organominerální interakce i nepřístupnosti mikroorganismům.

Významným zásobníkem uhlíku uloženého v organické hmotě jsou rašeliniště. Je odhadováno, že jen v severských rašeliništích je uloženo až 500 Gt uhlíku (Gorham, 1991; Yu, 2012). Rašelina obsahuje velké množství organického materiálu (zejm. celulózy), který se v průběhu tisíciletí hromadil a přeměňoval na rašelinu. Proces ukládání uhlíku do rašeliny je velmi pomalý a trvá stovky až tisíce let. V souvislosti s odvodňováním a snížením hladiny spodní vody dochází k degradaci rašelinišť, čímž je uložený uhlík destabilizován a zpětně uvolňován do atmosféry (Knox et al., 2015). K tomu dochází v souvislosti se změnou anaerobního prostředí na aerobní. Okysličení akumulované organické hmoty pak vyvolává kaskádovitý proces, kdy se společně se změnou mikrobiální aktivity mění i fyzikálně-chemické vlastnosti rašeliny (Kwon et al., 2013; Freeman et al., 2001). Trend odvodňování je patrný u významné plochy světových rašelinišť, z hlediska uhlíkové bilance proto v současnosti dochází spíše k uvolňování uhlíku do atmosféry než k jeho sekvestraci (Joosten, 2009). Klíčovým faktorem pro opětovné obnovení akumulace uhlíku je změna aerobního prostředí na anaerobní, tedy opětovné zavodňování rašelinišť (Juottonen, 2012). Na druhou stranu nemusí pouhý návrat k anaerobním podmínkám znamenat úplnou obnovu funkcí takto degradovaného systému (Mälson et al., 2007). Významnou roli totiž hraje i obnova mikrobiálního společenstva, které je základním kamenem řídicím koloběh živin, příjem a emise skleníkových plynů v tomto mokřadním ekosystému (Bardgett et Van Der Putten, 2014). Otázkou pak zůstává, zda se mikrobiální společenstva v rašeliništích a jimi vykonávané ekosystémové funkce vrátí do stavu před jejich degradací.

### **1.2.2. Půdní agregáty**

Půdní agregáty jsou shluky půdních částic, spojující se do větších jednotek. Vznikají agregáčnými procesy, které zahrnují biologickou aktivitu, chemické reakce i fyzikální síly. Vzniká tak hierarchický systém půdních agregátů (Lehmann et al., 2007) zahrnující makroagregáty (>250  $\mu\text{m}$ ) a mikroagregáty (>53–250  $\mu\text{m}$ ). Makroagregáty vznikají jak



procesy abiotickými, které představují například bobtnání a smršťování společně se změnou vlhkosti, tak procesy biotickými zahrnující působení půdní fauny (např. žížal) či zaplétání částic kořeny rostlin a houbových hyf. Mechanismus vzniku mikroagregátů představuje chemickou interakci primárních půdní minerálních částic s látkami organickými za vzniku základních jednotek půdních agregátů (primární organo-minerální komplexy). Tyto primární jednotky se posléze mohou zvětšovat v závislosti na dostupnosti variabilních poživ. Mezi ně patří polyvalentní vápenaté a hlinité kationty i pojiva organická zahrnující látky vznikající v procesu dekomposice, rostlinné zbytky, polysacharidy, houbové hyfy i kořeny rostlin společně s kořenovými exsudáty. Povaha a síla vazby organo-minerálních interakcí je závislá na typu a ploše povrchu minerálních částic (Kaiser et al. 2002; Kaiser a Guggenberger, 2003). Mikroagregáty jsou považovány za nejstabilnější reservoár uhlíku uloženého v půdní organické hmotě (Kong et al. 2005) a společně s rhizosférou, biopóry a detritosférou vytvářejí další půdní heterogenitu, která významně ovlivňuje půdní mikrobiální společenstvo (Kuzyakov et Blagodatskaya, 2015) a mineralizaci půdní organické hmoty (Six et al., 2002). Podobně, jako je uhlík v organické hmotě prezervován v rašeliništích, je i půdní organická hmota vázaná v mikroagregátech silně fyzikálně chráněna před dekomposicí (Six et al., 2002; Six et al., 2000). Anaerobní prostředí je totiž přítomno i uvnitř agregátů. Přejod z anaerobních podmínek na aerobní pak může vést až k desetinásobnému zvýšení objemově specifické mineralizace (Keiluweit et al. 2017). Makroagregáty oproti mikroagregátům obsahují více uhlíku, který je však labilnější k mineralizaci (Giardina et Ryan, 2000). To může být způsobeno tím, že půdní organická hmota, a především pak její složka složená z mikroskopických částic opadu (POM), je v makroagregátech méně zpracována.

### **1.3. Klíčové faktory ovlivňující rychlost dekomposice**

Rychlost dekomposice opadu je závislá zejména na následujících faktorech: podmínkách prostředí, mikrobiálním společenstvu a kvalitě vstupující organické hmoty. Chemické složení opadu a biologické faktory, které zahrnují vliv půdní fauny a flory, převažují na úrovni lokální. Hlavním vstupem nutrientů, které se během rozkladu organické hmoty z velké části uvolňují do půdního systému je rostlinný opad. Jeho chemická struktura a kvantita ovlivňuje diversitu i biomasu mikrobiálního společenstva.

Současně se změnou složení opadu se mění i míra utilizace SOM (Aerts et de Caluwe, 1997). Klima (teplota a vlhkost) je pak dominantním činitelem při dekompozici opadu v globálním i regionálním měřítku (Meentemeyer, 1978; Aerts, 1997). Významným faktorem ovlivňujícím rychlost dekompozice opadu je druhové složení vegetace (Cornwell et al., 2008). Určitou protiváhu lze však spatřovat v tom, že druhové složení vegetace je globálně řízeno nepřímo skrze klimatické podmínky, lokálně pak především prostřednictvím faktorů geologických (minerální matice půdy a půdní pH) i topografickou variabilitou (Graham et al., 2012). Výskyt azonálních typů vegetace, zejména ve spojitosti se specifickými stanovištními podmínkami (např. vysoký obsah síry, trvalé zamokření) navíc spolu s historickým využitím půdy (např. těžba, způsob rekultivace, zemědělství, lesní hospodářství) přispívají k podstatné diferenciaci rostlinného pokryvu krajiny. Je tedy málo známo o to, k jakým rozdílům v dekompozici opadu dochází na místní úrovni, např. na lokalitách vyznačujících se podobným klimatem, ale s různými typy vegetace.

### **1.3.1. Klimatické faktory**

Vliv hlavních klimatických faktorů (teploty a vlhkosti) na rychlost dekompozice opadu byl v minulosti zkoumán nezávisle na sobě. Nedávné studie však poukazují na významnou interakci mezi teplotou a půdní vlhkostí a jejich spolupůsobení na rychlost mineralizace půdní organické hmoty (Tucker et Reed, 2016; Sierra et al., 2017; Tian et al., 2016). Studie vlivu klimatických faktorů na rychlost dekompozice využívají například průměrnou roční teplotu vzduchu a průměrný roční úhrn srážek (Taylor et al., 2017; Djukic et al., 2018). Navzdory tomu, že topografická variabilita a vegetační pokryv může potenciálně ovlivňovat lokální mikroklimatické podmínky (Wundram et al., 2010), jsou ve většině studií zabývajících se dekompozicí opadu hlavní testované klimatické proměnné považovány za konstantní (např. Cornwell et al., 2008; Cornelissen et al., 2007). Vliv klimatických faktorů na rychlost dekompozice totiž převažuje na vyšší úrovni, tedy při zkoumání obecnějších zákonitostí např. na úrovni biomů. Lokálně pak převládají faktory biologické (viz výše). Klimatické faktory

ovlivňují rychlost mineralizace uhlíku v půdě. V tomto ohledu je často studována teplotní citlivost mineralizace  $Q_{10}$  (faktor, kterým se násobí rychlost dekompozice při zvýšení teploty o 10 °C) půdního organického uhlíku (Fang et al., 2014; Pei et al., 2017). Složení látek obsahujících půdní organický uhlík (SOC) a velikost půdních agregátů (Yang et al., 2017; Conant et al., 2011) pak hraje rozhodující roli při ovlivňování hodnot  $Q_{10}$ . Přitom platí, že čím labilnější půdní organický uhlík je, tím vyšší je i hodnota  $Q_{10}$ . Z hlediska uložení SOC v půdních agregátech je jeho labilita variabilní. Například Giardina et Ryan (2000) udávají hodnotu  $Q_{10}$  vyšší u makroagregátů. Naproti tomu byla popsána obdobná nebo vyšší teplotní citlivost mineralizace půdního organického uhlíku vázaného v mikroagregátech (Conen et al., 2006; Conant et al., 2008). Tyto rozporuplné výsledky naznačují, že teplotní citlivost mineralizace SOC je řízena složitějšími mechanismy. Významnou roli pak by v tomto ohledu mohla hrát povaha organických částic, ve kterých je půdní organický uhlík v agregátech uložen, popř. jejich vazba na minerální matrici půdy. To může vést ke změně dostupnosti SOC pro půdní mikrobiální společenstvo a jeho citlivost k mineralizaci (Wei et al., 2016).

### **1.3.2. Role půdního pH**

Půdní pH hraje významnou roli v regulaci mikrobiálních společenstev z hlediska diversity (Zhou et al., 2020) a rozkladu půdní organické hmoty v ekosystémech (Fierer et al., 2009). Ve vztahu ke světovým ekosystémům se půdní pH liší až o šest jednotek. Tyto rozdíly primárně souvisejí s geologickým podložím (kyselostí mateční horniny), biotickými vlivy (Whittinghill et Hobbie, 2012), stářím půdy (Hobbie et Gough, 2004) a lidskou činností (hnojení, spalování fosilních paliv, kyselá dešť). Výsledná kyselost půdy, která vzniká spolupůsobením těchto faktorů, je považována za jeden z hlavních faktorů ovlivňujících složení rostlinných společenstev a současně i chemické složení opadu (Partel, 2002; Staaf, 1982). To silně působí na produktivitu ekosystémů a koloběh látek v nich (Hobbie et al., 2002; Hobbie et Gough, 2004). Kyselost půdy též ovlivňuje příspěvky bazických kationtů a půdní kationtovou výměnnou kapacitu. Kyselost půdy se může měnit i v důsledku biologických procesů. K tomu dochází v

případě, že rostliny čerpají bazické kationty, které se uvolňují při dekompozici opadu z minerální půdy. Během dekompozice zároveň vznikají kyselé humusové látky (např. fulvokyseliny, huminové kyseliny), a heterotrofní respirace, vedoucí k uvolnění oxidu uhličitého, může v půdním prostředí vést ke vzniku kyseliny uhličité. Oba tyto pochody pak přispívají ke snižování pH půdy, které vede ke zpomalení fixace dusíku, snížení úživnosti a dekompoziční rychlosti. Půdní pH taktéž může ovlivňovat změnu chemického složení opadu v důsledku změn chování rostlin. Výsledky studie (Staaf, 1982) totiž v případě sníženého půdního pH poukazují na nižší zpětné stažení vápníku před shozením listů. Výše uvedené faktory pak mohou přímo (např. prostřednictvím mikrobiální mobilizace a imobilizace) ovlivňovat obrat a dostupnost klíčových prvků pro růst rostlin (Zhu et al., 2013; San Clements et al., 2010; Viani et al., 2014). Hodnota půdního pH totiž silně působí na strukturu mikrobiálního společenstva (Bååth et Anderson, 2003; Nilsson et al., 2007). Se změnou pH například dochází ke změně poměru bakterií a hub. Zásadité pH totiž vede ke zvýhodnění podmínek pro růst bakterií, zatímco houby ustupují (Kamble et al., 2014). Naopak výraznější zvýšení půdní kyselosti vede k rapidnímu růstu acidofilního houbového společenstva. Ostatní organismy jsou buď potlačeny, nebo úplně mizí. Současně s tím může docházet ke snižování mikrobiální biomasy, a to v závislosti na obsahu SOM v substrátu (Rousk et al., 2010; Jenkinson et Rayner, 1977, Bardgett et al., 1996).

### **1.3.3. Chemické složení opadu**

Rostlinný opad je hlavním vstupem živin, které se během mineralizace organické hmoty uvolňují do půdního systému. Pro danou lokalitu a podnebí je rychlost mineralizace opadu závislá především na jeho chemických a fyzikálních vlastnostech (Upadhyay et Singh 1985; McClaugherty et al. 1985). Kvantita, fyzikální a chemické vlastnosti opadu totiž ovlivňují biomasu i složení mikrobiálního společenstva (Rousk et al., 2010; Jenkinson et Rayner, 1977). Zároveň se mění i jeho schopnost rozkládat čerstvou organickou hmotu (Schjøning et al. 2004). S ohledem na složení opadu je rychlost dekompozice řízena zejména množstvím dostupného uhlíku, dusíku a jejich poměrem

(C/N); obsahem fosforu, celulózy a ligninu (Kaiser et al., 2014; Zhang et al., 2008; Billings et Ziegler, 2008).

Celulóza a lignin, představují převážnou část hmoty rostlinného opadu. Současně s tím jsou dominantním zdrojem uhlíku vstupujícího do půdy. Lignin je považován za vysoce odolný vůči mineralizaci (Austin et Ballaré, 2010; Kögel-Knabner, 2002). Dominantní skupinou organismů schopných syntetizovat extracelulární enzymy nezbytné k rozkladu ligninu na biologicky dostupné formy jsou houby (Makkonen et al. 2012; Swift et al. 1979). Ve srovnání s ligninem je celulóza mnohem lépe biologicky degradovatelná a může být rozkládána mnoha druhy bakterií i hub. Předpokládá se, že celulóza hraje dominantní roli během iniciální fáze dekompozice (Berg et McLaugherty, 2008). Množství ligninu může být dobrým prediktorem rychlosti mineralizace opadu, avšak pouze v případě, že je obsah ligninu v něm dostatečný (Aerts, 1997). Koncentrace ligninu v opadu je závislá na místních klimatických podmínkách, přičemž v oblastech s vyšší vlhkostí a teplotou obsah ligninu vzrůstá (Coûteaux et al. 1995).

Fosfor (P) je zásadním prvkem pro růst mikroorganismů i rostlin. V mikrobiální biomase i opadu se nachází převážně v nukleových kyselinách. Fosfor také pomáhá při udržování pH půdy tím, že snižuje půdní kyselost (např. reakcí s dusičnany). Jeho dostupnost ovlivňuje sekvestraci uhlíku v půdě (Fisk et al., 2015), respiraci mikrobiálního společenstva (Spohn et Schleuss, 2019) i dekompozici opadu (McDonald et al., 2013). Dekompozice opadu přitom může v terestrických ekosystémech přispívat k zásobování rostlin fosforem z více než 75 % (Pourhassan et al., 2016) a ovlivňovat i dostupnost dusíku (N) prostřednictvím vlivu na míru jeho fixace ze vzduchu (Vitousek et Howarth, 1991). Zároveň se jedná o klíčovou živinu v lesních půdách (Rui et al., 2012). Jeho význam je patrný zejména v lesních ekosystémech mírného pásma, které jsou fosforem i dusíkem často limitovány (Shaw et DeForest, 2013). Primární produktivita ekosystémů je ovlivněna dusíkem z geologických zdrojů (Thompson et al., 2001), avšak vlivem lidské činnosti dochází k akceleraci akumulace dusíku v půdě prostřednictvím atmosférické deprese. To může vést k výrazným změnám ve struktuře

ekosystémů (Falkengren-Grerup et Schöttelndreier, 2004), například k vyšší míře vyluhování dusičnanů v souvislosti se snižováním půdního pH. Současně pak dochází ke snížení biologické rozmanitosti půdních společenstev (Lv et al., 2014).

Obsah dusíku v listovém opadu je nejčastěji uváděn ve stechiometrickém poměru s uhlíkem (C/N). Ten je významný z hlediska predikce míry mineralizace opadu i organické hmoty v půdě (Edmonds, 1980). Lze obecně konstatovat, že dekompoziční rychlost s jeho rostoucím poměrem klesá. Vysoký poměr C/N s vyšší koncentrací špatně rozložitelných látek (např. lignin) v rostlinném opadu můžeme pozorovat na stanovištích s nedostatkem živin (Aerts et de Caluwe, 1997). To následně vede k nižší míře mineralizace organické hmoty. Tím se klíčové živiny stávají pro rostliny opět méně dostupné. Opačný trend můžeme pozorovat na stanovištích na živiny bohatých. Počáteční obsah dusíku v opadu je důležitým faktorem regulujícím rychlost dekompozice v její iniciální fázi (Cotrufo, 1995), zatímco v pozdější fázi dekompozice se stává lepším prediktorem míry mineralizace koncentrace poměr ligninu a dusíku (Melillo, 1982; Stump et Binkley, 1993).

K odhadu míry dekompozice opadu lze využít jak atributy samotného opadu, tak čerstvých listů (např. poměr C/N, obsah fosforu, vápníku, obsah ligninu, celulózy a jejich poměr aj.), přičemž obě možnosti mají své výhody (Creamer et al., 2015; Santiago, 2007; Parsons et Congdon, 2008; Kurokawa et Nakashizuka, 2008). Zatímco znaky pozorované u samotného opadu ovlivňují především počáteční kvalitu rozkládající se organické hmoty, atributy pozorované u čerstvých listů jsou těsněji spjaty s růstovou strategií rostliny a míra jejich vlivu může v průběhu dekompozice v určité fázi převažovat. Otázkou však zůstává, které faktory jsou dominantní během primární fáze dekompozice a které převažují ve fázi pozdější.

#### **1.4. Role půdních mikroorganismů**

Půdní mikrobiální společenstvo zásadně ovlivňuje proces koloběhu uhlíku a dusíku v půdě, a to navzdory tomu, že zabírá jen 0,001 % objemu půdy (Grundmann et

Gourbiere, 1999). Klíčovou roli v koloběhu těchto prvků hraje jak mikrobiální biomasa (často vyjadřována v poměru hub a bakterií – fungal/bacterial ratio), tak diversity mikrobiálního společenstva. Nárůst biomasy hub na úkor biomasy bakterií může vést například k významnému snížení rychlosti koloběhu živin a zvýšení zadržování C a N v půdě (Högberg et al., 2007; de Vries et al., 2006). Pochopení faktorů, které regulují biomasu a diversity půdního mikrobiálního společenstva je důležité proto, že tyto procesy mají zásadní vliv na rychlost koloběhu dusíku a uhlíku v půdě a současně s tím i na strukturu a funkci ekosystémů (Schimel et Bennett 2004). Mikrobiální společenstvo také skrze dekompozici opadu řídí vznik substancí podílejících se na sekvestraci uhlíku v půdě (Lützow et al. 2006). Významný vliv na složení i biomasu mikrobiálního společenstva a současně s tím i na rychlost mineralizace organické hmoty má kořenový systém rostlin. Kořeny totiž produkují tzv. kořenové exsudáty, tedy látky zlepšující např. vstřebávání živin kořeny, jejich ochranu před patogeny a působící jako „mazivo“ při průniku kořenů do půdy. Kořenové exsudáty jsou složeny z různých organických sloučenin, jako cukry, aminokyseliny či organické kyseliny, které jsou dobře dostupným zdrojem energie pro mikrobiální společenstvo (Luo et al., 2016; Phillips et al., 2011). Ve vazbě na novější koncepci stabilizace uhlíku v půdě dochází v okolí kořenů rostlin k velkému nárůstu mikrobiální biomasy a hromadění nekromasy mikroorganismů vázané na minerální složku půdy. Tyto odumřelé zbytky mikroorganismů mohou pak významně přispívat k množství půdní organické hmoty (Wang et al., 2021). Právě tato vazba mikrobiální nekromasy na minerální povrchy je klíčová. Jsou-li minerální povrchy obsazeny hromadění další organické hmoty touto cestou se zastaví, hovoříme o tzv. nasycení uhlíkem (Castellano et al., 2015).

#### **1.4.1. Houby**

Houby jsou významnými rozkladači ligninu i celulózy (lignocelulózy), které jsou řazeny mezi odolné látky, jež vstupují jako významná část masy rostlinného opadu do půdy (Austin et Ballaré, 2010; Kögel-Knabner, 2002). To zajišťuje specializace jejich enzymatického aparátu (de Boer et al., 2005; Kjeller et Struwe, 1982). Houbové hyfy se

zároveň podílejí na vzniku půdních agregátů. Vlákňité houby totiž při prorůstání půdou zaplétají půdní částice (Tisdall et Oades, 1982). Houby zároveň vylučují extracelulární biopolymery napomáhající tmelení půdních agregátů (Daynes et al., 2012) i hydrofobní látky, které snižují smáčivost agregátů a mohou plnit stabilizační funkci (Zheng et al., 2016) Ačkoli se jedná o zastaralejší systém, můžeme houby dělit na tzv. white-rot, soft-rot a brown-rot (houby bílé, měkké a hnědé hniloby). Výhoda tohoto dělení vyplývá z určení rozdílných mechanismů dekomposice ligninu i celulózy a odlišnou účinností jejich rozkladu mezi jednotlivými skupinami (Floudas et al., 2020). Názorným příkladem je rozklad ligninu v lesních ekosystémech, kde v případě nízké hodnoty poměru ligninu a dusíku, k čemuž dochází zejména v iniciální fázi dekomposice, dominují houby skupiny brown-rot (Ge et al., 2013). U hub bílé hniloby pak dochází k inhibici enzymatického aparátu. V případě opadu s vysokým poměrem ligninu a dusíku to platí opačně. Opomeneme-li zastaralejší dělení (viz výše), v počáteční fázi dekomposice organické hmoty převládají houby z fylogeneze *Ascomycota* jejichž početnost se v průběhu dekomposice snižuje a jsou postupně nahrazovány houbami z fylogeneze *Basidiomycota* (Osono, 2007). Houby tedy hrají významnou roli jak během počáteční fáze rozkladu opadu, tak ve fázi pozdější, kdy je však jejich význam při rozkladu organické hmoty akcentován (Kjøller et Struwe, 1982). Funkce enzymatického aparátu konkurenční skupiny mikroorganismů (bakterií) je totiž v pozdější fázi dekomposice, kdy přetrvávají především látky rekalcitrantní, oslabena. V tu chvíli může začít převládat význam potravní specializace hub, což souvisí s jejich vysokou beta diversitou (Urbanová et al., 2015). Kromě toho je konkurenceschopnost hub oproti bakteriím umocněna vláknitým uspořádáním hyf, což zaručuje jejich velký povrch vzhledem k jejich biomase. Odumřelé zbytky houbových hyf jsou zároveň významným zdrojem živin pro další půdní mikroorganismy, například aktinobakterie, které považujeme za významné rozkladače houbových hyf (El-Tarabily et Sivasithamparam, 2006). Je odhadováno, že více než 75 % půdního organického uhlíku, představuje mikrobiální nekromasa (Liang et Balsler, 2011). Majoritní podíl této nekromasy pak představují mycelia hub (Six et al., 2006).



### **1.4.2. Bakterie**

Bakterie řadíme jak mezi aerobní, tak i anaerobní mikroorganismy. Narozdíl od čistě aerobních hub se tak při dekompozici mohou uplatňovat v podmínkách panujících v mokřadech, rašeliništích ale i uvnitř agregátů s významně omezeným přístupem kyslíku. Bakterie se vyznačují širokou variabilitou v příjmu živin, která mimo jiné vede k jejich výrazné druhové i funkční diversitě. Bakterie díky tomu mají schopnost rozkládat pestrou škálu organických látek, a to i těch rekalcitrantních. Jedná se o potravní generalisty s vysokou  $\alpha$ -diversitou, přičemž jejich  $\beta$ -diversita může být poměrně nízká (Urbanová et al., 2015). Za nejpočetnější skupinu půdních bakterií jsou považovány aktinobakterie (Ságova-Marečková et al., 2011), které se současně s houbami řadí mezi významné rozkladače celulózy a ligninu (Jayasinghe et Parkinson, 2009), avšak jejich potenciál konkurovat houbám, a to zejména v pozdní fázi rozkladu SOM, je velmi omezena (Tuomela et al., 2000). Dominance bakteriálních mikroorganismů nad houbami je řízena zejména faktory jako je vlhkost a pH půdního roztoku. Houby během dekompozice dominují v kyselém pH (De Boer et al., 2005) případně nižší vlhkosti. Vyšší uplatnění hub oproti aktinobakteriím bychom tedy mohli pozorovat například v půdách jehličnatých lesů (Golinska et Dahm, 2011).

### **1.4.3. Mikrobiální biomasa, nekromasa a diversita mikrobiálního společenstva**

Složení a masa mikrobiálního společenstva jsou závislé především na dostupnosti a kvalitě vstupujících živin (listový opad). Presence dobře rozložitelných látek (např. nízké C/N listového opadu) se především během počáteční fáze rozkladu organické hmoty projevuje nižší biomasou hub oproti biomase bakterií, v průběhu pozdní fáze dekompozice pak můžeme pozorovat trend opačný. K tomu dochází zejména proto, že roste koncentrace rekalcitrantního ligninu (Lavelle et Spain, 2005) a posiluje se vliv antibiotických látek.

Celkový růst hodnot mikrobiálního oživení půdy (mikrobiální biomasy) vede současně s odumíráním mikroorganismů k nárůstu mikrobiální nekromasy. Ta je posléze buď rozložena za pomoci enzymatického aparátu mikrobiálního společenstva, či dojde k její akumulaci, a to zejména ve vazbě na minerální složku půdy. Tato vzniklá frakce může v půdě přetrvávat po dobu v řádech stovek až tisíců let (Mayer et al., 2023; Lehmann et al., 2020). Tvorba mikrobiální nekromasy je tedy silně vázána na dostatečný přísun látek obsažených v kvalitním listovém opadu (např. s nízkým poměrem C/N). Dostupnost živin pak může zvýšit účinnost mikrobiálního využití uhlíku současně se zvýšením efektivity tvorby mikrobiální biomasy a posléze i nekromasy (Cotrufo et al., 2013). Podpora takových postupů, které napomohou zvýšit vznik mikrobiální nekromasy s vazbou na minerální složku půdy, je tedy považována za efektivní prostředek, jak zvýšit sekvestraci uhlíku v půdě a zmírnit klimatickou změnu (Prescott et al., 2021, Lal et al., 2015; Juwarkar et al., 2010).

Zásadní roli v dekompozici půdní organické hmoty i akumulaci mikrobiální nekromasy může hrát diversita mikrobiálního společenstva. Diversifikovanější mikrobiální společenstvo totiž dokáže rozkládat širší množství látek, což vede k nárůstu jeho produktivity (Wohl et al., 2004). Zvyšuje se totiž pravděpodobnost výskytu takových druhů, které k rozkladu půdní organické hmoty využívají analogické enzymy nebo rozdílné meziproducty metabolismu (Hättenschwiler et al. 2011) a druhů, které si budou vzájemně odbourávat látky vedoucí k inhibici metabolismu (Faust et Raes, 2012). Rostoucí diversita mikrobiálního společenstva tedy vede k rozšíření enzymatického aparátu mikrobiálního společenstva, což se může projevit vyšší rychlostí i účinností rozkladu půdní organické hmoty (Bell et al., 2005). Současně se mohou objevovat i druhy produkující takové extracelulární enzymy, které souvisejí s adhezí nekromasy na povrchu minerálních částic, čímž se zvyšuje míra tvorby půdních agregátů (Olagoke et al., 2022; Sokol et al., 2022).

## **1.5. Shrnutí východiska pro PhD práci**

Současná koncepce stabilizace uhlíku v půdě umocňuje mimo interakci s minerální složkou půdy (jílovými částicemi) také roli mikroorganismů (publikace 3). V souladu se starší představou o hromadění organické hmoty v půdě bychom mohli předpokládat, že je její akumulace závislá na obsahu špatně rozložitelných látek (např. taniny, lignin). Současně s jejich vyšší koncentrací pak bude organická hmota podléhat pomalejší dekompozici a tyto látky povedou ke vzniku látek humusových (s dlouhou dobou obratu). Podobný mechanismus bychom patrně mohli očekávat v půdách chudých (např. jehličnaté lesy), analogicky pak v anaerobním prostředí (mokřadní ekosystémy) (publikace 5). V duchu se současnou koncepcí je naopak hromadění půdní organické hmoty v podobě mikrobiální nekromasy závislé na využitelnosti a dostupnosti dodané organické hmoty (např. ve formě opadu) současně s vazbou nekromasy na minerální složku půd (agregace s jílovými minerály) (Publikace 3).

Vstup organické hmoty (zejména ve formě listového opadu) je stále základním kamenem tohoto procesu, ale je nutné, aby současně s tím došlo k transformaci hmoty prostřednictvím mikrobiálního společenstva. Pro pochopení mechanismů ovlivňujících dekompozici i hromadění půdní organické hmoty je tedy zásadní studium vlivu aktivity mikrobiálního společenstva, jeho diversity i chemického složení vstupujícího opadu (publikace 1 a 2) i dalších faktorů, jako je vlhkost, teplota a pH (publikace 4).

## **2. Hlavní cíle, otázky a výstupy disertační práce**

### **2.1. Hlavní cíle**

**Publikace 1:** Zjistit jaký vliv má mikrobiální diversity a mikrobiální biomasa na rychlost dekompozice půdní organické hmoty a listového opadu, a to na dvou lokalitách stejné chronosekvence po těžbě hnědého uhlí na Sokolovsku v České republice.

**Publikace 2:** Popsat vztah mezi respirací a chemismem listového opadu a zeleného listí s využitím šesti typů zeleného listí a opadu z jedné výsypky po těžbě na Sokolovsku v České republice.

**Publikace 3:** Prozkoumat strukturu houbových a bakteriálních společenstev, jejich sítě, biomasu a respiraci v jednotlivých mikrokosmech mezi půdními agregáty a uvnitř nich s využitím sedmi různých chronosekvencí na gradientu evropského měřítka.

**Publikace 4:** Posoudit vliv vysoké kontaminace sírou a vlastností rekultivované půdy na regeneraci půdní vegetace a fauny na příkladu bývalého sirného dolu v jižním Polsku. Zároveň vyhodnotit minimální podmínky pro rozvoj půdních mikroorganismů a mezofauny v závislosti na typu rostlinného pokryvu.

**Publikace 5:** S využitím porovnání složení mikrobiálních společenstev mezi odvodněnými, neodvodněnými a opětovně zavodněnými lokalitami vyhodnotit vliv opětovného zavodnění na třinácti rašeliništích v širokém (>1500 km) podélném gradientu v Evropě.

## **2.2. Hlavní otázky a výstupy disertační práce**

Práce řeší následující klíčové otázky a s nimi související pracovní hypotézy, které jsou detailně rozvedeny v příložených publikacích.

Otázka 1: Jak souvisí mikrobiální diversity s rychlostí rozkladu (studie 1)

Hypotéza 1: Zvyšování mikrobiální diversity bude podporovat rychlost rozkladu

Otázka 2. Jak souvisí změny stechiometrie opadu se změnami rychlosti dekompozice (studie 2)

Hypotéza 2: Poměr CN opadu bude v raných fázích rozkladu korelovat s rychlostí rozkladu negativně, později se tento vztah vytratí nebo se změní na pozitivní. Kromě toho poměr CN listů může nepřímo ovlivnit rozklad prostřednictvím korelace s jinými vlastnostmi opadu

Otázka 3. Jací jsou hlavní hybatele determinující složení mikrobiálního společenstva (studie 3-5).

Hypotéza 3. Mikrobiální společenstva se budou lišit mezi jednotlivými frakcemi půdní organické hmoty. Uvnitř frakcí si budou navzájem podobné napříč různými půdami (studie 3).

Hypotéza 4. kromě kvality opadu budou pH a vlhkost půdy významně ovlivňovat složení mikrobiálního společenstva (studie 4 a 5)

### **2.2.1. Publikace 1:**

Vicena, J., Ardestani, M., Baldrian, P., Frouz, J., 2022. The Effect of Microbial Diversity and Biomass on Microbial Respiration in Two Soils along the Soil Chronosequence. *Microorganisms* 10, 1920. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10101920>

Mikrobiální diverzita hraje významnou roli při rozkladu půdní organické hmoty a opadu. Vzorec a příčiny vztahu mezi mikrobiální diversitou a dekomposicí však zůstávají nejasné. V této studii byla sledována dekompozice organické hmoty v půdách s experimentálně manipulovanou mikrobiální diversitou. K vytvoření gradientu mikrobiální diversity byly použity půdní vzorky ze dvou lokalit stejné chronosekvence po těžbě hnědého uhlí na Sokolovsku v České republice. Půdy byly sterilizovány a inokulovány dvěma rozdílnými hustotami inokula z obou půd. Vznikly tak dvě půdy, každá se čtyřmi úrovněmi mikrobiální diversity. V rámci studie byla zjištěna silná pozitivní korelace mezi mikrobiální diversitou a dekomposicí organické hmoty na gram uhlíku v půdě. Naproti tomu mikrobiální respirace na gram půdy negativně korelovala s bakteriální diverzitou a pozitivně s houbovou biomasou.

### **2.2.2. Publikace 2**

Vicena, J., Frouz, J. Long term Litter Respiration Correlates Better with Green Foliage C/N Ratio than with the Litter C/N Ratio. (rukopis)

Stechiometrie listového opadu je považována za významný faktor ovlivňující rychlost dekompozice opadu. V rámci některých studií byl chemismus zeleného listí považován za reprezentativní pro chemismus opadu navzdory skutečnosti, že stechiometrie zeleného listoví a opadu je odlišná. Chemismus opadu se zároveň během dekompozice mění. V této studii byl v dlouhodobém inkubačním experimentu porovnáván vliv poměru C/N zeleného listí a skutečného C/N opadu na dekompozici. Bylo zjištěno, že respirace při dekompozici opadu koreluje s C/N opadu pouze na počátku experimentu, nikoli však na jeho konci. Respirace při dekompozici opadu na začátku a na konci experimentu však úzce negativně korelovala s C/N poměrem zeleného listí.

### **2.2.3. Publikace 3**

Sun, D., Lin, Q., Angst, G., Huang, L., Anikó, C., Emsens, W. J., Diggelen, D., Vicena, J., Cajthaml, T., Frouz, J., 2022. Microbial communities in soil macro-aggregates with less connected networks respire less across successional and geographic gradients. *European Journal of Soil Biology* 108, 103378. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2021.103378>.

Tvorba půdních agregátů úzce souvisí se stabilitou organického uhlíku v půdě, který vytváří odlišné životní podmínky mikrobiálních společenstev v různých mikronikách. V rámci studie byla zkoumána struktura houbových a bakteriálních společenstev, jejich sítě, biomasa a respirace v jednotlivých mikronikách mezi půdními agregáty a uvnitř nich. Bylo využito sedmi různých chronosekvencí (primární a sekundární sukcese od pionýrských stadií po dobře vyvinuté ekosystémy) na gradientu evropského měřítka (směrem od přímořského klimatu v Belgii po kontinentálnější klima v Maďarsku). Výsledky ukázaly, že nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím složení mikrobiálního společenstva byla geografická poloha, druhým nejdůležitějším faktorem pak byly půdní agregáty následované sukcesním stářím a vegetací. Mimo to byly agregáty nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím biomasu hlavních mikrobiálních skupin, následované lokalitou a stářím sukcese. Zajímavé je, že makro-agregáty měly

méně propojené mikrobiální sítě a nízkou míru mikrobiální respirace ve srovnání s ostatními velikostmi agregátů.

#### 2.2.4. Publikace 4

Likus-Ciéslík, J., Józefowska, A., Frouz, J., Vicena, J., Pietrzykowski, M., 2023. Relationships between soil properties, vegetation and soil biota in extremely sulfurized mine soils. *Ecological Engineering* 186, 106836. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106836>

Cílem studie bylo posoudit vliv vysoké kontaminace sírou a vlastností rekultivované půdy na regeneraci půdní fauny a vegetace v bývalém sirtém dolu (Jeziorko, Polsko). Zároveň byly posouzeny minimální podmínky pro rozvoj půdních mikroorganismů a mezofauny v závislosti na vegetačním krytu (zalesnění, bylinná vegetace a holá půda). Vzorkováno bylo třicet ploch ve třech kategoriích: vegetační kryt převážně borovice lesní (*Pinus sylvestris L.*), porost břízy bělokoré (*Betula pendula Roth*) a degradované plochy s holou půdou. Pro vyhodnocení míry kontaminace a kolonizace plochy rostlinami a půdní faunou byly stanoveny základní chemické parametry půdy (pH, elektrická vodivost, celková síra, celkový dusík, celkový organický uhlík) a biologické parametry (PLFA, celková mikrobiální biomasa a hustota mezofauny). PLFA a přítomnost půdních mikroorganismů se vždy zvyšovala od centrálního bodu plochy holé půdy (Bare\_Central) k jejímu vnějšímu okraji (Bare\_Edge), který se nacházel cca. 1 m od vegetace. Zároveň bylo zjištěno, že nejvyšší mikrobiální biomasa byla pozitivně korelována s výskytem vegetace. Rozvoji mezofauny brání vysoká koncentrace síry v půdě s vysokou elektrickou vodivostí. V porostu břízy stříbrné panovaly díky většímu množství listového opadu a jeho příznivějším vlastnostem takové podmínky, ve kterých byly biologické parametry výrazně vyšší než v půdách pod porosty borovice lesní. Naopak v rámci subkategorie porostů s jednotlivými stromy borovice lesní byla oproti subkategorii porostů s jednotlivými stromy břízy bělokoré zjištěna tendence posunu k vyšším hodnotám biologických parametrů (PLFA, bakterie GRAM+ a bakterie GRAM-, celková mikrobiální biomasa). Porosty

borovice lesní byly velmi kompaktní s redukováným podrostem, zatímco subkategorie porostů s jednotlivými stromy borovice lesní netvořila kompaktní porost (porost tvořen jednotlivými stromy s otevřeným korunovým zápojem), druhová diverzita podrostu byla vyšší.

### 2.2.5. Publikace 5

Emsens, W. J., Diggelen, R., Aggenbach, C. J. S., Cajthaml, T., Frouz, J., Klimkowska, A., Kotowski, W., Kozub, L., Liczner, Y., Seeber, E., Silvennoinen, H., Tanneberger, F., **Vicena, J.**, Wilk, M., Verbruggen, E., 2020. Recovery of fen peatland microbiomes and predicted functional profiles after rewetting. *The ISME Journal* 14:1701–1712. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-0639-x>

Na významné ploše světových rašelinišť došlo v průběhu času k poklesu hladiny podzemní vody což vedlo k razantnímu úbytku organické hmoty a uvolnění velkého množství oxidu uhličitého do atmosféry. Ke zmírnění efektu na změnu klimatu (zastavení úbytku uhlíku vlivem dekompozice organické hmoty) a obnovení funkčnosti rašelinišť byla navržena různá opatření, mezi které patří i jejich opětovné zavodnění. Účinnost tohoto opatření je však předmětem diskusí. Významným předpokladem obnovy rašelinišť je návrat typických mikrobiálních společenstev, která jsou hnací silou klíčových procesů přeměny organické hmoty v rašeliništích. Pro vyhodnocení vlivu opětovného zavodnění bylo studováno 13 rašelinišť na podélném evropském gradientu (>1500 km). V rámci studie byla porovnávána mikrobiální společenstva mezi odvodněnými, neodvodněnými a opětovně zavodněnými lokalitami. Z hlediska mikrobiálních společenstev byly mezi odvodněnými a neodvodněnými rašeliništi patrné zřetelné rozdíly, a to bez ohledu na lokalitu. Obnova mikrobiálních společenstev po opětovném zavodnění byla na většině rašelinišť značná, což pomohlo k naznačení trendu současné obnovy jejich biogeochemického fungování.



### 3. Hlavní závěry

Pro výzkum dekompozice a studium jejího vlivu na biogeochemické cykly existuje množství důvodů. Zásadním je, že se dekompozice organické hmoty významnou měrou podílí na výměně oxidu uhličitého mezi atmosférou a organickou hmotou. Pochopení faktorů ovlivňujících proces rozkladu a ukládání SOM, ať už jde o význam mikrobiálního společenstva, jeho diversity, stabilizaci půdní organické hmoty v podobě mikrobiální nekromasy, vliv chemických vlastností opadu či faktorů ovlivňujících akumulaci organické hmoty v mokřadních ekosystémech, může být významným krokem k redukci atmosférické koncentrace oxidu uhličitého.

V rámci zkoumání vlivu diversity mikrobiálního společenstva na dekompozici (první publikace) byla zjištěna silná pozitivní korelace mezi mikrobiální diversitou a dekompozicí organické hmoty na gram uhlíku v půdě. To naznačuje, že mikrobiální diverzita podporuje dekompozici, pokud je mikrobiální společenstvo omezeno dostupným uhlíkem. Naproti tomu mikrobiální respirace na gram půdy negativně korelovala s bakteriální diverzitou a pozitivně s houbovou biomasou, což může ukazovat, že v rychlost dekompozice je v případě absence omezení uhlíkem řízena množstvím houbové biomasy. U půd, ve kterých byla přidána organická hmota ve formě opadu (*Calamagrostis epigejos*), byl v iniciální fázi dekompozice sledován priming efekt oproti vzorkům bez jeho přídavku. Z výše uvedeného vyplývá, že vztah mezi mikrobiální diversitou a rychlostí dekompozice je komplexní a závisí na kontextu, zejména pak na limitaci systému dostupnými živinami.

V případě závislosti dekompozice na chemických parametrech zeleného listový a samotného listového opadu (druhá publikace ve formě manuskriptu) docházíme k závěru, že více než přímým vlivem na dekompozici prostřednictvím stechiometrie, může poměr C/N listů ovlivňovat rozklad nepřímo prostřednictvím korelace s dalšími neznámými parametry jako je např. morfologie listů.

Výsledky třetí publikace dokládají, že makroagregáty mají méně propojené mikrobiální sítě a nízkou míru mikrobiální respirace ve srovnání s ostatními

velikostmi agregátů. Lze proto předpokládat, že klíčovým bodem v organizaci mikrobiálních společenstev je zasazení organických částic do minerální matrice makroagregátů. To dokládá propojenost mikrobiálních společenstev a mikrobiální respirace. Výsledky tak poukazují na význam půdních agregátů pro organizaci mikrobiálního společenstva a stabilizaci půdního uhlíku. To poskytuje novou perspektivu pro pochopení významu půdní agregace, a to ve vztahu ke společnému výskytu méně propojených mikrobiálních sítí a nižší mikrobiální respiraci v makroagregátech.

Ze čtvrté publikace, která mj. studovala dekompozici organické hmoty v extrémních podmínkách vyplývá, že vyšší přísun světla (popř. tepla) do lesní půdy vede k rychlejší dekompozici organické hmoty (listového opadu) a tím k vyšší míře kolonizace půdy mikroorganismy. Kromě samotné toxicity půdy by se tedy měly plány managementu a rekultivace obdobných ploch podrobněji zabývat i dalšími faktory, které mohou poskytovat příležitost pro růst vhodné vegetace a přímo tak pozitivně ovlivňovat půdní biologické parametry a dekompozici organické hmoty i její sekvestraci.

S ohledem na regeneraci rašelinišť po jejich opětovném zavodnění bylo zjištěno, že je jejich obnova podmíněna mírou degradace způsobené předchozím odvodněním. Silně změněné fyzikálně-chemické vlastnosti rašeliny pak mohou znemožnit úplnou obnovu rašelinišť v řádu desítek let. Podobnost u mikrobiálních společenstev na opětovně zavodněných lokalitách se společenstvy na lokalitách neodvodněných však byla patrná pouze v případě, že kvantita a kvalita půdní organické hmoty vyjádřená podílem celulózy byla stále dostatečně vysoká. Současně byl odhadnut minimální obsah organické hmoty nutný pro obnovu mikrobiálního společenstva, který se pohybuje okolo 70 %.

#### 4. Seznam citované literatury

- Aerts R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449. <https://doi.org/10.2307/3546886>
- Aerts, R., de Caluwe, H., 1997. Nutritional and plant-mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology* 78: 244-260. <https://doi.org/10.2307/2265993>
- Austin, A.T., and C.L. Ballaré. 2010. Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 4618-4622. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909396107>
- Bååth, E., Anderson, T.H., 2003. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques *Soil Biology & Biochemistry*, 35: 955-963. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00154-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00154-8)
- Bardgett, R.D., Van Der Putten, W. H., 2014. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*. 515: 505-11. <https://doi.org/10.1038/nature13855>
- Bardgett, R.D., Hobbs, P.J., Frostegård, Å., 1996. Changes in soil fungal:bacterial biomass ratios following reductions in the intensity of management of an upland grassland. *Biology and Fertility of Soils*, 22: 261-264. <https://doi.org/10.1007/BF00382522>
- Batjes, N.H., 2014. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur J Soil Sci.* 65: 10-21. [https://doi.org/10.1111/ejss.12114\\_2](https://doi.org/10.1111/ejss.12114_2)
- Bell, T., Newman, J., Silverman, B.W., Turner, S.L., Lilley, A.K., 2005. The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature* 436: 1157-1160. <https://doi.org/10.1038/nature03891>
- Berg, B., 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133: 13-22. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00294-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00294-7)
- Berg, B., Johansson, M., Ekbohm, G., 2011. Maximum decomposition limits of forest litter types: A synthesis. *Canadian Journal of Botany* 74(5): 659-672. <https://doi.org/10.1139/b96-084>
- Berg, B., McClaugerty, C., 2008. *Plant litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. 2. ed., Springer, Berlin Heidelberg, pp. 340, ISBN: 978-3-540-74922-6.
- Billings, S.A., Ziegler, S.E., 2008. Altered patterns of soil carbon substrate usage and heterotrophic respiration in a pine forest with elevated CO<sub>2</sub> and N fertilization. *Global Change Biology* 14: 1025-1036. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01562.x>

- Blanco-Canqui, H., Lal, R., 2004. Mechanisms of carbon sequestration in soil aggregates. *Critical Rev Plant Sci*, 23:481–504. <https://doi.org/10.1080/07352680490886842>
- Bolin, B. (1970) The carbon cycle. *Scientific American* 223: 124-130. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0970-124>
- Bollag, J.M., Loll, M.J., 1983. Incorporation of xenobiotics into soil humus. *Experientia* 39: 1221–1231. <https://doi.org/10.1007/BF01990359>
- Castellano, M.J., Mueller, K.E., Olk, D.C., Sawyer, J.E. and Six, J., 2015. Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept. *Glob Change Biol*, 21: 3200-3209. <https://doi.org/10.1111/gcb.12982>
- Christensen, B.T., 2001. Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *Eur J Soil Sci* 52: 345–353. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2001.00417.x>
- Conant, R.T., Ryan, M.G., Agren, G.I., Birge, H.E., Davidson, E.A., Eliasson, P.E., Evans, S.E., Frey, S.D., Giardina, C.P., Hopkins, F.M., Hyvonen, R., Kirschbaum, M.U.F., et al., 2011. Temperature and soil organic matter decomposition rates—synthesis of current knowledge and a way forward. *Global Change Biol.*, 17: 3392-3404. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02496.x>
- Conant, R.T., Steinweg, J.M., Haddix, M.L., Paul, E.A., Plante, A.F., Six, J., 2008. Experimental warming shows that decomposition temperature sensitivity increases with soil organic matter recalcitrance *Ecology*, 89: 2384-2391 <https://doi.org/10.1890/08-0137.1>
- Conen, F., Leifeld, J., Seth, B., Alewell, C., 2006. Warming mineralises young and old soil carbon equally *Biogeosciences*, 3: 515-519. <https://doi.org/10.5194/bg-3-515-2006>
- Courtney, R., Pietrzykowski, M., 2018. In: Prasad, Majeti N.V., Favas, Paulo, Maiti, Subodh K. (Eds.), *Soil quality indices for evaluation of acid mine spoil*. Chapter 2 (in:) *Bio-Geotechnologies for mine site rehabilitation*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-Cambridge, pp. 33–48, ISBN 978-0-12-812986-9
- Coûteaux, M., Bottner, P., Berg, B., 1995. Litter decomposition, climate and litter Quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 63-66. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88978-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88978-8)
- Creamer, C.A., de Menezes, A.B., Krull, E.S., Sandermana, J., Newton-Walters, R, Farrell, M., 2015. Microbial community structure mediates response of soil C decomposition to litter addition and warming. *Soil Biology & Biochemistry* 80: 175-188. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.10.008>

- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K. et al., 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11: 1065–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01219.x>
- Cornelissen, J.H.C, van Bodegom, P.M., Aerts, R., et al., 2007. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecol Lett* 10: 619–627. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01051.x>
- Cotrufo, M.F., Ineson, P., Roberts, J.D., 1995. Decomposition of birch leaf litters with varying C-to-N ratios. *Soil Biology and Biochemistry*, 27: 1219–1221. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(95\)00043-E](https://doi.org/10.1016/0038-0717(95)00043-E)
- Cotrufo, M.F., Wallenstein, M.D., Boot, C.M., Deneff, K., Paul, E., 2013. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology* 19: 988–995. <https://doi.org/10.1111/gcb.12113>
- Daynes, C. N., Zhang, N., Saleeba, J. A., and Mcgee, P. A., 2012. Soil aggregates formed in vitro by saprotrophic Trichocomaceae have transient water-stability. *Soil Biol. Biochem.* 48: 151–161. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.010>
- de Boer, W., Folman, L.B., Summerbell, R.C., Boddy, L., 2005. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS Microbiol Rev* 29: 795–811. <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2004.11.005>
- Denman, K.L., et al. 2007. Couplings between Changes in the Climate System and Biogeochemistry. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. In: Solomon, S., et al., Eds., Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, 500-587.
- de Vries, F.T., Hoffland, E., van Eekeren, N., Brussaard, L., Bloem, J., 2006. Fungal/bacterial ratios in grasslands with contrasting nitrogen management. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 2092–2103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.008>.
- Djukic, I., Kepfer-Rojas, S., Schmidt, I.K., et al., 2018. Early stage litter decomposition across biomes. *Sci Total Environ* 628-629:1369–1394. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.012>
- Edmonds, R. L., 1980. Litter decomposition and nutrient release in Douglas-fir, red alder, western hemlock, and Pacific silver fir ecosystems in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 10: 327–337. <https://doi.org/10.1139/x80-056>

- El-Tarabily, K., Sivasithamparam, K., 2006. Non-streptomycete actinomycetes as biocontrol agents of soil-borne fungal plant pathogens and as plant growth promoters. *Soil Biol. Biochem.* 38: 1505-1520. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.12.017>
- Falkengren-Grerup, U., Schöttelndreier, M., 2004. Vascular plants as indicators of nitrogen enrichment in soils. *Plant Ecology* 172: 51-62. <http://dx.doi.org/10.1023/B:VEGE.0000026033.43070.e9>
- Fang, Y.Y., Singh, B.P., Singh, B., 2014. Temperature sensitivity of biochar and native carbon mineralisation in biochar-amended soils. *Agric. Ecosyst. Environ.* 191: 158-167, <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.02.018>
- Faust, K., Raes, J., 2012. Microbial interactions: from networks to models. *Nat Rev Microbiol* 10: 538–550. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2832>
- Fierer, N., Strickland, M.S., Liptzin, D., Bradford, M.A., Cleveland, C.C., 2009. Global patterns in belowground communities. *Ecol Lett* 12:1238–49. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01360.x>
- Fisk, M., Santangelo, S., Minick, K., 2015. Carbon mineralization is promoted by phosphorus and reduced by nitrogen addition in the organic horizon of northern hardwood forests. *Soil Biol. Biochem.* 81: 212–218. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.11.022>
- Floudas, D., Bentzer, J., Ahrén, D. et al., 2020. Uncovering the hidden diversity of litter-decomposition mechanisms in mushroom-forming fungi. *ISME J* 14: 2046–2059. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-0667-6>
- Freeman, C., Ostle, N., Kang, H., 2001. An enzymic ‘latch’ on a global carbon store - a shortage of oxygen locks up carbon in peatlands by restraining a single enzyme. *Nature* 409: 149. <https://doi.org/10.1038/35051650>
- Ge, X., Zeng, L., Xiao, W., Huang, Z., Geng, X., Tan, B., 2013. Effect of litter substrate quality and soil nutrients on forest litter decomposition. *Acta Ecol. Sin.* 33: 102–108. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2013.01.006>
- Giardina, C.P., Ryan, M.G., 2000. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature* 404: 858-861. <https://doi.org/10.1038/35009076>
- Goebel, M.O., Bachmann, J., Woche, S.K., Fischer, W.R., 2005. Soil wettability, aggregate stability, and the decomposition of soil organic matter. *Geoderma* 128: 80–93. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.12.016>
- Golinska, P., Dahm, H., 2011. Occurrence of actinomycetes in forest soil. *Dendrobiology.* 66: 3-13.

- Gorham E., 1991. Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecol Appl.* 1: 182–95. <https://doi.org/10.2307/1941811>
- Graham, E.A., Rundel, P.W., Kaiser, W., Lam, Y., Stealey, M., Yuen, E.M., 2012. Fine-scale patterns of soil and plant surface temperatures in an alpine fellfield habitat, White Mountains, California. *Arct Antarct Alp Res* 44: 288–295. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-44.3.288>
- Grundmann, L.G., Gourbiere, F., 1999. A micro-sampling approach to improve the inventory of bacterial diversity in soil. *Applied Soil Ecology* 13: 123–126. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(99\)00027-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(99)00027-X)
- Gunina, A., Kuzyakov, Y., 2014. Pathways of litter C by formation of aggregates and SOM density fractions: Implications from <sup>13</sup>C natural abundance. *Soil Biology and Biochemistry* 71: 95–104. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.01.011>.
- Hättenschwiler, S., Fromin, N., Barantal, S., 2011. Functional diversity of terrestrial microbial decomposers and their substrates. *Comptes Rendus Biologies* 334: 393–402. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2011.03.001>
- Heim, A., Frey, B., 2004. Early stage litter decomposition rates for Swiss forests. *Biogeochemistry* 70: 299–313. <https://doi.org/10.1007/s10533-003-0844-5>
- Hobbie, S. E., Gough, L., 2004. Litter decomposition in moist acidic and non-acidic tundra with different glacial histories. *Oecologia* 140: 113–124. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1556-9>
- 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: 761–774. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0185-6>
- Högberg, M.N., Chen, Y., Högberg, P., 2007. Gross nitrogen mineralisation and fungi-to-bacteria ratios are negatively correlated in boreal forests. *Biology and Fertility of Soils* 44: 363–366. <https://doi.org/10.1007/s00374-007-0215-9>
- Imgraben S, Dittmann S. 2008. Leaf litter dynamics and litter consumption in two temperate South Australian mangrove forests. *J Sea Res.* 59: 83–93. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.06.004>
- IPCC, 2022. Global Warming of 1.5°C: IPCC Special Report on Impacts of Global Warming of 1.5°C above Pre-industrial Levels in Context of Strengthening Response to Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty. 1st ed., Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157940>
- Jayasinghe, D.B.T.D, Parkinson, D., 2009. Earthworms as the vectors of actinomycetes antagonistic to litter decomposer fungi. *Appl. Soil Ecol.* 43: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.06.00>

- Jenkinson, D.S., Ladd, J., 1981. Microbial biomass in soil: measurement and turnover. In: Paul EA, Ladd JN (eds) Soil biochemistry. Marcel Dekker Inc, New York, pp 415–471, eBook ISBN: 9781003064763
- Jenkinson, D.S., Rayner, J.H., 1977. Turnover of Soil Organic-Matter in Some of Rothamsted Classical Experiments. *Soil Science* 123: 298-305. <https://doi.org/10.1097/00010694-197705000-00005>
- Jones, M.N., Bryan, N.D., 1998. Colloidal properties of humic substances. *Advances in Colloid and Interface Science* 78 (1): 1-48. [https://doi.org/10.1016/S0001-8686\(98\)00058-X](https://doi.org/10.1016/S0001-8686(98)00058-X).
- Joosten, H., 2009. The Global Peatland CO<sub>2</sub> Picture: peatland status and drainage related emissions in all countries of the world. Ede: Wetlands International.
- Jørgensen, S.E., Fath, B.D. et al., 2008. *Encyclopedia of Ecology*, 1. ed., Elsevier B.V., Amsterdam, pp. 3834, ISBN 978-0-080-45405-4.
- Juottonen, H., Hynninen, A., Nieminen, M., Tuomivirta, T.T., Tuittila, E.S., Nousiainen, H., et al., 2012. Methane-cycling microbial communities and methane emission in natural and restored peatlands. *Appl Environ Micro*. 78: 6386-9. <https://doi.org/10.1128/AEM.00261-12>
- Juwarkar, A., Mehrotra, K., Nair, R., et al., 2009. Carbon sequestration in reclaimed manganese mine land at Gumgaon, India. *Environmental monitoring and assessment*. 160: 457-64. <https://doi.org/10.1007/s10661-008-0710-y>
- Kaiser, C., Franklin, O., Dieckmann, U., Richter, A., 2014. Microbial community dynamics alleviate stoichiometric constraints during litter decay. *Ecology Letters* 17: 680-690. <https://doi.org/10.1111/ele.12269>
- Kaiser, K., Eusterhues, K., Rumpel, C., Guggenberger, G., Kögel-Knabner, I., 2002. Stabilisation of organic matter by soil minerals-investigations of density and particle size fractions from two acid forest soils. *J Plant Nutr Soil Sci* 165:451–459. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<451::AID-JPLN451>3.0.CO;2-B](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<451::AID-JPLN451>3.0.CO;2-B)
- Kaiser, K., Guggenberger, G., 2003. Mineral surfaces and soil organic matter. *Eur J Soil Sci* 54: 219–236. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2003.00544.x>
- Keiluweit, M., Wanzek, T., Kleber, M., Nico, P., Fendorf, S., 2017. Anaerobic microsites have an unaccounted role in soil carbon stabilization. *Nature Communications* 8: 1771. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01406-6>
- Kamble, P.N., Gaikwad, V.B., Kuchekar, S.R., Baath, E., 2014. Microbial growth, biomass, community structure and nutrient limitation in high pH and salinity soils from Pravaranagar (India). *European Journal Soil Biology* 65: 87-95. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2014.10.005>



- Kindler, R., Miltner, A., Richnow, H-H., Kästner, M., 2006. Fate of gram-negative bacterial biomass in soil—mineralization and contribution to SOM. *Soil Biology and Biochemistry* 38 (9): 2860-2870. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.04.047>.
- Kjølter, A., Struwe, S., 1982. Microfungi in ecosystems: fungal occurrence and activity in litter and soil. *Oikos* 39: 389-422. <https://doi.org/10.2307/3544690>
- Knox, S.H., Sturtevant, C., Matthes, J.H., Koteen, L., Verfaillie, J., Baldocchi, D., 2015. Agricultural peatland restoration: effects of land-use change on greenhouse gas (CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub>) fluxes in the Sacramento - San Joaquin Delta. *Glob Change Biol.* 21: 750–65. <https://doi.org/10.1111/gcb.12745>
- Kögel-Knabner, I. 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 139–162. <https://doi.org/10.1186/1472-6882-7-27>
- Kong, A.Y.Y., Six, J., Bryant, D.C., Denison, R.F., van Kessel, C., 2005. The relationship between carbon input, aggregation, and soil organic carbon stabilization in sustainable cropping systems. *Soil Sci Soc Am J* 69:1078–1085. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0215>
- Kurokawa, H., Nakashizuka, T., 2008. Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology* 89: 2645–2656. <https://doi.org/10.1890/07-1352.1>
- Kuzyakov, Y., Blagodatskaya, E., 2015. Microbial Hotspots and Hot Moments in Soil: Concept & review. *Soil Biology and Biochemistry* 83: 184-199. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025>
- Kwon, M.J., Haraguchi, A., Kang, H., 2013. Long-term water regime differentiates changes in decomposition and microbial properties in tropical peat soils exposed to the short-term drought. *Soil Biol Biochem.* 60: 33–44. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.01.023>
- Lal, R., Negassa, W., Lorenz, K., 2015. Carbon sequestration in soil. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 15: 79-86. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2015.09.002>
- Lavelle, P., Spain, A.V., 2005. *Soil ecology*, Springer, Dordrecht, pp. 654, ISBN 1-40200490-7.
- Lee, S.Y., 1999. Tropical mangrove ecology: physical and biotic factors influencing ecosystem structure and function. *Aust J Ecol.* 24: 355–366. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.1999.00984.x>
- Lehmann, J., Hansel, C.M., Kaiser, C., Kleber, M., Maher, K., Manzoni, S., Nunan, N., Reichstein, M., Schimel, J.P., Torn, M.S., Wieder, W.R., Kögel-Knabner, I., 2020. Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity. *Nature Geoscience* 13: 529–534. <https://doi.org/10.1038/s41561-020-0612-3>.

- Lehmann, J., Kinyangi, J., Solomon, D., 2007. Organic matter stabilization in soil micro-aggregates: Implications from spatial heterogeneity of organic carbon contents and carbon forms. *Biogeochemistry* 85: 45–57. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9105-3>
- Liang, C., Balsler, T.C., 2011. Microbial production of recalcitrant organic matter in global soils: implications for productivity and climate policy. *Nat Rev Microbiol.* 9(1): 75–75. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2386-c1>
- Lichtfouse, E., Chenu, C., Baudin, F., Leblond, C., et al., 1998. A novel pathway of soil organic matter formation by selective preservation of resistant straight-chain biopolymers: chemical and isotope evidence. *Organic Geochemistry* 28(6): 411-415. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(98\)00005-9](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(98)00005-9).
- Li, H., F. Wu, W. Yang, L. Xu, X. Ni, J. He, B. Tan, and Y. Hu. 2016. Effects of forest gaps on litter lignin and cellulose dynamics vary seasonally in an alpine forest. *Forests* 7: 27. <https://doi.org/10.1186/1472-6882-7-27>
- Luo, Z., Wang, E., Sun, O., 2016. A meta-analysis of the temporal dynamics of priming soil carbon decomposition by fresh carbon inputs across ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 101: 96-103. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.011>
- Lützow, M.v., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B. and Flessa, H., 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review. *European Journal of Soil Science*, 57: 426-445. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>
- Lv, Y., Chen, Y., Sun, S., Hu, Y., 2014. Interaction among multiple microorganisms and effects of nitrogen and carbon supplementations on lignin degradation. *Bioresource Technology* 155: 144-151. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2013.12.012>
- Makkonen, M., Berg, M.P., Handa, I.T., Hättenschwiler, S., van Ruijven, J., van Bodegom, P.M., Aerts, R., 2012. Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecology Letters* 15: 1033–1041. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01826.x>
- Mälson, K., Backéus, I., Rydin, H., 2007. Long-term effects of drainage and initial effects of hydrological restoration on rich fen vegetation. *Appl Veg Sci.* 11: 99–<https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2008.tb00208.x>
- Man, M., Wagner-Riddle, C., Dunfield, K.E., Deen, B., Simpson, M.J., 2021. Long-term crop rotation and different tillage practices alter soil organic matter composition and degradation *Soil Tillage Res.* 209: 104960. <https://doi.org/10.1016/j.still.2021.104960>

- Mayer, M., Leifeld, J., Szidat, S., Mäder, P., Krause, H.-M., Steffens, M., 2023. Dynamic stability of mineral-associated organic matter: enhanced stability and turnover through organic fertilization in a temperate agricultural topsoil. *Soil Biology and Biochemistry* 184: 109095. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.109095>.
- McLaugherty, C.A., Pastor, J., Aber, J.D., and Melillo, J.M. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology*, 66: 266–275. <https://doi.org/10.2307/1941327>.
- McDonald, M., Chen, H., Dong, S., Liu, L., Ma, C., Zhang, T., et al., 2013. Effects of experimental nitrogen and phosphorus addition on litter decomposition in an old-growth tropical forest. *PloS One* 8: e84101. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084101>
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465–472. <https://doi.org/10.2307/1936576>
- Melillo, J.M., Aber, J.D., Muratore, J.F., 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621–626. <https://doi.org/10.2307/1936780>
- Metcalfe, D.B., Fisher, R.A., Wardle, D.A., 2011. Plant communities as drivers of soil respiration: pathways, mechanisms, and significance for global change, *Biogeosciences* 8: 2047–2061. <https://doi.org/10.5194/bg-8-2047-2011>.
- Nilsson, L.O., Bååth, E., Falkengren-Grerup, U., Wallander, H., 2007. Growth of ectomycorrhizal mycelia and composition of soil microbial communities in oak forest soils along a nitrogen deposition gradient. *Oecologia*, 153: 375–384. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0735-x>
- Olagoke, F.K., Bettermann, A., Nguyen, P.T.B., Redmile-Gordon, M., Babin, D., Smalla, K., Nesme, J., Sørensen, S.J., Kalbitz, K., Vogel, C., 2022. Importance of substrate quality and clay content on microbial extracellular polymeric substances production and aggregate stability in soils. *Biology and Fertility of Soils* 58: 435–457. <https://doi.org/10.1007/s00374-022-01632-1>.
- Osono, T., 2007. Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecol Res* 22: 955–974. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0390-z>
- Pei, J.M., Zhuang, S., Cui, J., Li, J.Q., Li, B., Wu, J.H., Fang, C.M., 2017. Biochar decreased the temperature sensitivity of soil carbon decomposition in a paddy field. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 249: 156–164. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.08.029>
- Parsons, S.A., Congdon, R.A., 2008. Plant litter decomposition and nutrient cycling in north Queensland tropical rain-forest communities of differing successional status. *Journal of Tropical Ecology* 24: 317–327. <https://doi.org/10.1017/S0266467408004963>

- Partel, M., 2002. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology* 83: 2361-2366. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2361:LPDPAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2361:LPDPAE]2.0.CO;2)
- Phillips, R.P., Finzi, A.C., Bernhardt, E.S., 2011. Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO<sub>2</sub> fumigation *Ecol. Lett.* 14: 187-194. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01570.x>
- Piccolo, A., Spaccini, R., Haberhauer, G., Gerzabek, M.H. 1999. Increased sequestration of organic carbon in soil by hydrophobic protection. *Naturwissenschaften* 86: 496-499. <https://doi.org/10.1007/s001140050662>
- Pourhassan, N., Bruno, S., Jewell, M. D., Shipley, B., Roy, S., Bellenger, J. P., 2016. Phosphorus and micronutrient dynamics during gymnosperm and angiosperm litters decomposition in temperate cold forest from Eastern Canada. *Geoderma* 273: 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.03.018>
- Prescott, C.E., Rui, Y., Cotrufo, M.F., Grayston, S.J., 2021. Managing plant surplus carbon to generate soil organic matter in regenerative agriculture. *Journal of Soil and Water Conservation* 76: 99A–104A. <https://doi.org/10.2489/jswc.2021.0920A>.
- Pronk, G.J., Heister, K., Ding, G., Smalla, K., Kögel-Knabner, I., 2012. Development of biogeochemical interfaces in an artificial soil incubation experiment; aggregation and formation of organo-mineral associations. *Geoderma* 189–190: 585-594. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.05.020>
- Qualls, R.G., 2004. Biodegradability of Humic Substances and Other Fractions of Decomposing Leaf Litter. *Soil Science Society of America Journal* 68(5): 1704–1712. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.1705>
- Rousk, J., Brookes, P.C., Bååth, E., 2010. The microbial PLFA composition as affected by pH in an arable soil. *Soil Biol Biochem* 42: 516–520. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.026>
- Rui, Y., Wang, Y., Chen, C., Zhou, X., Wang, S., Xu, Z., et al., 2012. Warming and grazing increase mineralization of organic p in an alpine meadow ecosystem of qinghai-Tibet plateau, China. *Plant Soil* 357: 73–87. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1132-8>
- Sabine, C.S., Hemann, M., Artaxo, P., Bakker, D., Chen, C.T.A., Field, C.B., Gruber, N., Le Quere, C., Prinn, R.G., Richey, J.E., Romero-Lankao, P., Sathaye, J., Valentini, R., 2003. Current status and past trends of the carbon cycle. In *Toward CO<sub>2</sub> stabilization: Issues, strategies, and consequences*, Island Press, Washington, DC.
- Ságova-Marečková, M., Omelka, M., Čermak, L., Kamenik, Z., Olšovská, J., Hackl, E., Kopecký, J., Hadacek, F., 2011. Microbial communities show parallels

- at sites with distinct litter and soil characteristics. *Appl. Environ. Microbiol.* 77: 7560-7567. <https://doi.org/10.1128/AEM.00527-11>
- San Clements, M.D., Fernandez, I.J., Norton, S.A., 2010. Phosphorus in soils of temperate forests: Linkages to acidity and aluminum. *Soil Science Society of America Journal*, 74: 2175–2186. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0267>
  - Santiago, L.S., 2007. Extending the leaf economics spectrum to decomposition: evidence from a tropical forest. *Ecology*, 88, 1126–1131. <https://doi.org/10.1890/06-1841>
  - Schimel, J.P., Bennett, J., 2004 Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85: 591–602. <https://doi.org/10.1890/03-8002>
  - Schjøning, P., Elmholt, S., Christensen, B., 2004. *Soil Quality Management - Concepts and Terms*. CABI Publishing <https://doi.org/10.1079/9780851996714.0001>.
  - Schlesinger, W.H., Andrews, J.A., 2000. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* 48: 7–20. <https://doi.org/10.1023/A%3A1006247623877>
  - Schweigert, M., Herrmann, S., Miltner, A., Fester, T., Kästner, M., 2015. Fate of ectomycorrhizal fungal biomass in a soil bioreactor system and its contribution to soil organic matter formation. *Soil Biology and Biochemistry* 88: 120-127. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.05.012>.
  - Sexstone, A.J., Revsbech, N.P., Parkin, T.B., Tiedje, J.M., 1985. Direct measurement of oxygen profiles and denitrification rates in soil aggregates. *Soil Sci Soc Am J* 49: 645–651. <https://doi.org/10.2136/sssaj1985.03615995004900030024x>
  - Shaw, A.N., DeForest, J.L., 2013. The cycling of readily available phosphorus in response to elevated phosphate in acidic temperate deciduous forests. *Soil Ecol.* 63: 88–93. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.09.008>
  - Sierra, C.A., Malghani, S., Loescher, H.W. 2017. Interactions among temperature, moisture, and oxygen concentrations in controlling decomposition rates in a boreal forest soil. *Biogeosciences* 14: 703–710. <https://doi.org/10.5194/bg-14-703-2017>
  - Singh, S., Singh, J.S., 1995. Microbial biomass associated with water-stable aggregates in forest, savanna and cropland soils of a seasonally dry tropical region, India. *Soil Biology and Biochemistry*. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(95\)00014-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(95)00014-6)
  - Six, J., Conant, R. T., Pau, E. A., Paustian, K., 2002. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant and Soil* 241: 155–176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>

- Six, J., Paustian, K., Elliott, E. T., Combrink, C., 2000. Soil Structure and Organic Matter I. Distribution of Aggregate-Size Classes and Aggregate-Associated Carbon. *Soil Science Society of America Journal* 64: 681-689. <https://doi.org/10.2136/sssaj2000.642681x>
- Six, J., Frey, S. D., Thiet, R. K., Batten, K. M., 2006. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 70: 555-569. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0347>
- Sokol, N.W., Slessarev, E., Marschmann, G.L., Nicolas, A., Blazewicz, S.J., Brodie, E.L., Firestone, M.K., Foley, M.M., Hestrin, R., Hungate, B.A., Koch, B.J., Stone, B.W., Sullivan, M.B., Zablocki, O., Trubl, G., McFarlane, K., Stuart, R., et al., 2022. Life and death in the soil microbiome: how ecological processes influence biogeochemistry. *Nature Reviews Microbiology* 20: 415–430. <https://doi.org/10.1038/s41579-022-00695-z>.
- Spohn, M., Schleuss, P. M., 2019. Addition of inorganic phosphorus to soil leads to desorption of organic compounds and thus to increased soil respiration. *Soil Biol. Biochem.* 130: 220–226. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.12.018>
- Staaf, H., 1982. Plant nutrient changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *Acta Oecol/Oecol Plant* 3:161–170
- Stump, L.M., Binkley, D., 1993. Relationships between litter quality and nitrogen availability in Rocky Mountain forests. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 492–502. <https://doi.org/10.1139/x93-067>
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press, pp. 372, ISBN 9780520040014.
- Taylor, P.G., Cleveland, C.C., Wieder, W.R., Sullivan, B.W., Doughty, C.E., Doughty, S.Z., Townsend, A.R., 2017. Temperature and rainfall interact to control carbon cycling in tropical forests. *Ecol Lett* 20:779–788. <https://doi.org/10.1111/ele.12765>
- Thompson, R.M., Townsend, C.R., Craw, D., Frew, R., Riley, R., 2001. Further links from rocks to plants. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 543. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02264-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02264-9)
- Tian, Q., He, H., Cheng, W., Bai, Z., Wang, Y., Zhang, X., 2016. Factors controlling soil organic carbon stability along a temperate forest altitudinal gradient. *Sci Rep-UK* 6: 18783. <https://doi.org/10.1038/srep18783>
- Tisdall, J. M., Oades, J. M., 1982. Organic-matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.* 33: 141–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x>
- Totsche, K.U., Amelung, W., Gerzabek, M.H., Guggenberger, G., Klumpp, E., Knief, C., Lehdorff, E., Mikutta, R., Peth, S., Prechtel, A., Ray, N., Kögel-

- Knabner, I., 2018, *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 181: 104-136. <https://doi.org/10.1002/jpln.201600451>
- Tucker, C., Reed, S.C., 2016. Low soil moisture during hot periods drives apparent negative temperature sensitivity of soil respiration in a dryland ecosystem: a multi-model comparison. *Biogeochemistry* 128:155–169. <https://doi.org/10.1007/s10533-016-0200-1>
  - Tuomela, M., Vikman, M., Hatakka, A., Itävaara, M., 2000. Biodegradation of lignin in a compost environment: A review. *Bioresour. Technol.* 72: 169–183. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(99\)00104-2](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(99)00104-2)
  - Upadhyay, V.P., and Singh, J.S. 1985. Nitrogen dynamics of decomposing hardwood leaf litter in a central Himalayan forest. *Soil Biol. Biochem.* 17: 827–830. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(85\)90142-7](https://doi.org/10.1016/0038-0717(85)90142-7).
  - Urbanová, M., Šnajdr, J., Baldrian, P., 2015. Composition of fungal and bacterial communities in forest litter and soil is largely determined by dominant trees. *Soil Biology and Biochemistry* 84: 53–64. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.02.011>
  - Viani, R.A.G., Rodrigues, R.R., Dawson, T.E., Lambers, H., Oliveira, R.S., 2014. Soil pH accounts for differences in species distribution and leaf nutrient concentrations of Brazilian woodland savannah and seasonally dry forest species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 16: 64–74. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.02.001>
  - Vitousek, P., Howarth, R., 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13: 87–115. <https://doi.org/10.1007/BF00002772>
  - Wall, D.H., Bradford, M.A., St John, M.G., Trofymow, J.A., Behan-Pelletier, V., et al., 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Glob. Chang. Biol.* 14: 2661–2677. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01672.x>
  - Wang, B., An, S., Liang, C., Liu, Y., Kuzyakov, Y., 2021. Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 162: 108422. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108422>.
  - Wohl, D.L., Satyam, A., Gladstone, J.R., 2004. Functional redundancy supports biodiversity and ecosystem function in a closed and constant environment. *Ecology* 85: 1534–1540. <https://doi.org/10.1890/03-3050>
  - Wuebbles, D.J., Fahey, D.W., Hibbard, K.A., DeAngelo, B., Doherty, S., Hayhoe, K., Horton, R., Kossin, J.P., Taylor, P.C., Waple, A.M., Yohe, C.P., 2017. Executive summary. *Climate Science Special Report: Fourth National Climate Assessment, Volume I*. U.S. Global Change Research Program. <https://doi.org/10.7930/J0DJ5CTG>.

- Wundram, D., Pape, R., Löffler, J., 2010. Alpine soil temperature variability at multiple scales. *Arct Antarct Alp Res* 42: 117–128. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-42.1.117>
- Whittinghill, K.A., Hobbie, S.E., 2012. Effects of pH and calcium on soil organic matter dynamics in Alaskan tundra. *Biogeochemistry* 111: 569–581. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9688-6>
- Wei, X.R., Ma, T.N., Wang, Y.H., et al, 2016. Long-term fertilization increases the temperature sensitivity of OC mineralization in soil aggregates of a highland agroecosystem. *Geoderma* 272: 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.02.027>
- Yang, C., Liu, N., Zhang, Y., 2017. Effects of aggregates size and glucose addition on soil organic carbon mineralization and  $Q_{10}$  values under wide temperature change conditions. *European Journal of Soil Biology* 80: 77-84. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.04.002>
- Yu, Z., 2012. Northern peatland carbon stocks and dynamics: a review. *Biogeosciences* 9: 4071–85. <https://doi.org/10.5194/bg-9-4071-2012>
- Zhang, D., Dafeng, H., Yiqi, L., Zhou, G., 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1: 85-93. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtn002>
- Zheng, W.S., Morris, E.K., Lehmann, A., and Rillig, M.C., 2016. Interplay of soil water repellency, soil aggregation and organic carbon. A meta-analysis. *Geoderma* 283: 39–47. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.07.025>
- Zhou, Z., Wang, C., Luo, Y., 2020. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. *Nature Communications* 11: 3072. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16881-7>.
- Zhu, T.B., Meng, T.Z., Zhang, J.B., Yin, Y.F., Cai, Z.C., Yang, W.Y., Zhong, W.H., 2013. Nitrogen mineralization, immobilization turnover, heterotrophic nitrification, and microbial groups in acid forest soils of subtropical China. *Biology and Fertility of Soils* 49: 323–331. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0725-y>



## 5. Přílohy disertační práce

### Publikace I:

Vicena, J., Ardestani, M., Baldrian, P., Frouz, J., 2022. **The Effect of Microbial Diversity and Biomass on Microbial Respiration in Two Soils along the Soil Chronosequence.** *Microorganisms* 10, 1920. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10101920>

### Rukopis II:

Vicena, J., Frouz, J. **Long term Litter Respiration Correlates Better with Green Foliage C/N Ratio than with the Litter C/N Ratio.**

### Publikace III:

Sun, D., Lin, Q., Angst, G., Huang, L., Anikó, C., Emsens, W. J., Diggelen, D., Vicena, J., Cajthaml, T., Frouz, J., 2022. **Microbial communities in soil macro-aggregates with less connected networks respire less across successional and geographic gradients.** *European Journal of Soil Biology* 108, 103378. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2021.103378>.

### Publikace IV:

Likus-Ciéslik, J., Józefowska, A., Frouz, J., Vicena, J., Pietrzykowski, M., 2023. **Relationships between soil properties, vegetation and soil biota in extremely sulfurized mine soils.** *Ecological Engineering* 186, 106836. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2022.106836>

### Publikace V:

Emsens, W. J., Diggelen, R., Aggenbach, C. J. S., Cajthaml, T., Frouz, J., Klimkowska, A., Kotowski, W., Kozub, L., Liczner, Y., Seeber, E., Silvennoinen, H., Tanneberger, F., Vicena, J., Wilk, M., Verbruggen, E., 2020. **Recovery of fen peatland microbiomes and predicted functional profiles after rewetting.** *The ISME Journal* 14:1701–1712. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-0639-x>