

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí (N1601)

Studijní obor: NOZP (1604T007)



**Tomáš Kopecký**

Biotické a abiotické faktory ovlivňující půdní respiraci na výsypkách po těžbě uhlí

Typ závěrečné práce:

Diplomová práce

Vedoucí práce/Školitel:

prof. Mgr. Ing. Jan Frouz, CSc.

Praha, 2021

**Charles University**  
**Faculty of Science**

Study programme: Ekologie a ochrana prostředí (N1601)

Branch of study: NOZP (1604T007)



**Tomáš Kopecký**

Factors affecting soil respiration in post mining heaps

Type of thesis:

Master thesis

Supervisor:

prof. Mgr. Ing. Jan Frouz, CSc.

Prague, 2021

## Abstrakt

Cílem práce je objasnění hlavních zdrojů CO<sub>2</sub> unikajícího z půdy výsypek rekultivovaných a nerektivovaných ploch v Sokolovském okrese (Česká republika) a popis jejich časoprostorové dynamiky v průběhu celého roku. Data byla získána pomocí terénního experimentu probíhajícího od února 2018 do února 2021, při kterém byla měřena půdní respirace na rekultivovaných a nerektivovaných plochách. Na rekultivovaných plochách souvisela respirace s teplotou, přítomností kořenů a vegetační sezónou. Na sukcesních plochách byl významný vliv teploty nikoli však kořenů a vegetační sezóny. Na sukcesních plochách byli pozorovány náhlé ojedinělé výskyty vysokých hodnot toku CO<sub>2</sub> z půdy, časté zejména mimo vegetační sezónu v chladnějších částech roku. To vedlo k domněnce, že mohou mít abiotický původ. Pro získání dat o původu půdního toku CO<sub>2</sub> v zimním období byl zaveden laboratorní experiment zkoumající vliv zamrznutí půdy na respiraci. Ukázalo se, že i sterilní hlušina uvolňuje CO<sub>2</sub>, a toto uvolňování je posíleno zmražením, což podporuje teorii o abiotickém původu zimních epizod s vysokou produkcí CO<sub>2</sub>. Dále byla vypracována rešerše popisující vlivy působící na půdní respiraci a její zapojení do globálního toku uhlíku.

The goal of this study is to clarify main sources of CO<sub>2</sub> flux from soils of lignite mine heaps near Sokolov (Czech republic) and to quantify the influence of the ecosystem management and spatio-temporal dynamics through the year. In situ experiment took place throughout three years (2018-2021) was used to measure soil respiration. In recultivated areas, respiration was related to temperature, presence of roots and the growing season. In succession areas, the temperature was found to have main influence on the succession, whereas the presence of roots and the growing season had none. Sudden isolated occurrences of high values of CO<sub>2</sub> flow from the soil were observed in the succession areas, frequent especially outside of the growing season in the colder parts of the year. This led to the assumption that the flow has an abiotic origin. To obtain data on the origin of the soil CO<sub>2</sub> flow in the winter, a laboratory experiment was introduced to examine the effect of soil freezing on respiration. It has been shown that even sterile tailings release CO<sub>2</sub> and this release is enhanced by freezing, which supports the theory of the abiotic origin of winter episodes with high CO<sub>2</sub> production. Finally literary research was written in hope of describing effects influencing soil respiration and respiration involvement in the carbon cycle.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou 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, 13.8.2021

Podpis

## Obsah

Abstrakt.....	1
1. Úvod .....	2
1.1. Hlavní otázky a hypotézy.....	3
2. Literární přehled.....	3
2.1.1. Cyklus uhlíku a jeho vztah ke skleníkovému jevu .....	3
2.1.2. Vliv využívání území na cyklus uhlíku.....	8
2.2. Produkce CO <sub>2</sub> z půdy .....	10
2.2.1. Půdní respirace.....	10
2.2.1.1. Autotrofní a heterotrofní respirace půdy .....	14
2.2.2. Půdní respirace v nízkých teplotách.....	17
2.2.3. Geologické procesy a produkce CO <sub>2</sub> z půdy.....	19
2.3. Antropogenní disturbance a vliv na respiraci .....	21
2.3.1. Disturbance ekosystémů způsobené těžbou .....	22
2.3.2. Sukcesní procesy na výsypkách.....	23
2.3.3. Rekultivační práce na výsypkách.....	25
3. Metodika .....	27
3.1. Studované plochy.....	27
3.2. Postup měření .....	27
3.3. Laboratorní experiment .....	28
4. Výsledky .....	29
4.1. Terénní měření respirace .....	29
4.2. Laboratorní experiment .....	34
5. Diskuze .....	38
6. Závěr.....	40
7. Seznam literatury .....	41

## 1. Úvod

Terestriální ekosystémy zadržují až třikrát více uhlíku, než je ho v atmosférickém zásobníku. Půdy se zatím chovají jako propady uhlíku vůči atmosféře (Schimel et al., 2001) a odhaduje se, že každoročně odčerpávají asi  $1,5\text{Gt C yr}^{-1}$ . Tento propad je však výslednicí řádově větších toků jdoucích z a do půdy. Drobná změna těchto toků by tak mohla ovlivnit chování půda jako propadu nebo zdroje  $\text{CO}_2$  a tím i celkovou bilanci skleníkových plynů. Půdní respirace patří k největším globálním tokům uhlíku a má tedy značný vliv na dynamiku uhlíku v terestriálních ekosystémech (Li et al., 2018). Pro lepší poznání globálních procesů je potřeba pochopit roli půdní respirace a vlivy, které ji ovládají (Luo a Zhou, 2006). Respirace se skládá ze dvou hlavních částí. Jde o autotrofní respiraci rostlin, které respirují fotosynteticky zachycovaný uhlík. A heterotrofní respiraci půdních mikroorganismů, jejichž hlavním zdrojem uhlíku je labilní organická hmota z opadu a odumřelých částí rostlin. Nicméně mikroorganismy mají také schopnost rozkládat i dlouhodobě uloženou organickou hmotu v půdě (Ngao et al., 2007). Hlavní abiotický faktor ovládající respiraci je jednoznačně teplota, kdy respirace s teplotou narůstá (Luo a Zhou, 2006). V míře, která je globálně malá ale lokálně může být významná se na toku  $\text{CO}_2$  z půdy mohou podílet i geologické procesy jako vulkanické jevy nebo únik  $\text{CO}_2$  z fosilních zdrojů (např. shale gas nebo coalbed gas).

Dlouhou dobu bylo bráno za pravdu, že v chladném zimním období jsou respirační procesy zanedbatelné. Nicméně v nedávné době vyšlo najevo, že biologická aktivita v zimním období neustává a je dokonce možné, že během zimy může být prorespirována až polovina fotosynteticky zachyceného uhlíku z předešlé vegetační sezóny (Winston et al., 1997; Hubbard et al., 2005; Monson et al., 2006; Nobrega a Grogan, 2007). Během zamrznání půdy v zimním období dále dochází k uvolňování labilních i dlouhodobých forem organické hmoty mechanickým stresem (Schimel a Clein, 1996; Fitzhugh et al., 2001; Brooks et al., 2004; Du et al., 2013). Mimo jiné dochází k narušování půdních agregátů (Edwards a Cresser, 1992), z kterých může unikat  $\text{CO}_2$ , které v nich bylo dlouhodobě uloženo (Hildenbrand et al., 2004; Busch et al., 2008; Song a Zhang, 2016). Jako jeden z hlavních kandidátů na půdy nasycené plynným  $\text{CO}_2$ , s velkou šancí na jeho budoucí uvolnění, jsou uhelné sloje břidlicového původu (Spleight, 2013).

Převážně pokud byly během těžby vykopány a přeneseny na výsypky. Při tomto procesu dochází k obrovským disturbancím ekosystémů a půdní struktury (Bradshaw, 1997; Frouz et al., 2006). Disturbance těžbou postihují rozsáhlá území (Sharma et al., 2004; Frouz et al., 2006), a způsob jakým budeme tyto ekosystémy obnovovat je zásadní pro vývoj místního cyklu uhlíku (Frouz a Nováková, 2005; Helingerová et al., 2010; Moreno-Mateos et al., 2016). Aby bylo možné předpovídat vývoj půdní respirace je potřebné studovat všechny tyto faktory a jejich interakce.

## **1.1. Hlavní otázky a hypotézy**

H1 Na toku CO<sub>2</sub> z půdy výsypek se podílí autotrofní respirace kořenů, heterotrofní respirace mikroorganismů, která může využívat recentní i fosilní organickou hmotu a konečně abiotické uvolňování CO<sub>2</sub> ze sedimentů (jedná se i o fosilní CO<sub>2</sub> zachycené uvnitř sedimentů).

H2 Vliv kořenů je větší na rekultivovaných plochách naopak fosilní zdroje budou významnější na plochách nereakultivovaných

H3 Respirační maximum vzniklé po zamrznutí půdy má alespoň částečný abiotický původ.

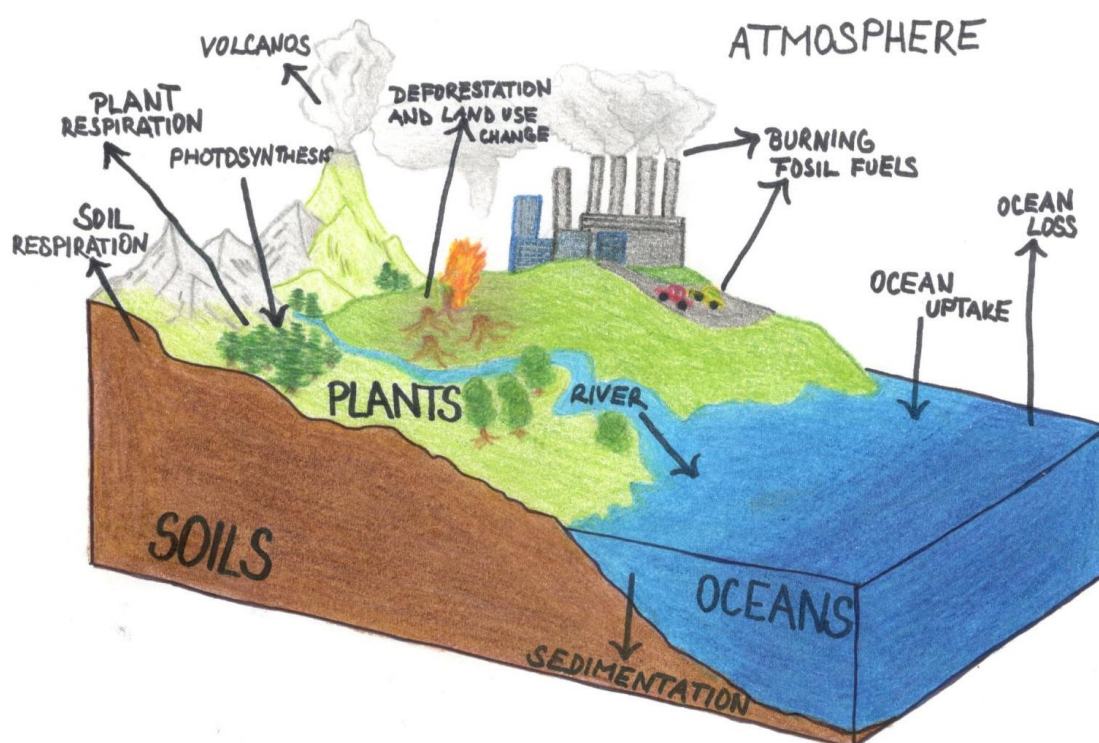
H4 Jednotlivé zdroje se liší sezónní dynamikou. Abiotické dominují v zimě, heterotrofní respirace v době maximální dekompozice organické hmoty v pozdním létě a na podzim a autotrofní respirace v periodě maximálního růstu vegetace v časném létě.

## **2. Literární přehled**

### **2.1.1. Cyklus uhlíku a jeho vztah ke skleníkovému jevu**

Atmosféra, oceány a terestriální ekosystémy slouží jako zásobníky uhlíku. Při interakci mezi těmito zásobníky dochází k přesunu uhlíku z jednoho zásobníku do

druhého. Zásobník, který tento uhlík přijímá a zadržuje tedy více uhlíku, než vydává, se nazývá propadem uhlíku. Na druhou stranu rezervoár, který více uhlíku vydává, než přijímá, se nazývá zdrojem uhlíku (Archer, 2010). Propad uhlíku může v čase měnit své postavení a stát se zdrojem uhlíku a naopak podle okolností (Lashof, 1989; Atkin a Tjoelker, 2003; Archer, 2010). Například pokud je vykácen lesní ekosystém, tak se v něm uložený uhlík začne díky rozkladným procesům uvolňovat do atmosféry, naopak přirůstající vegetace vychytává a ukládá uhlík pomocí fotosyntézy (Lashof, 1989; Archer, 2010; Casper, 2010).



Obr.1. Nákres popisující cyklus uhlíku. Toky uhlíku jsou znázorněny šipkami mezi čtyřmi zásobníky (oceány, půdy, atmosféra a vegetace).

I když se  $\text{CO}_2$  v atmosféře objevuje pouze jako stopový plyn s koncentrací 0,039% a celková hmotnost uhlíku zadržovaná v atmosféře se pohybuje kolem 780Gt, tak je atmosféra kritickou složkou cirkulace uhlíku mezi jeho zdroji a propady. Ostatní zásobníky uhlíku využívají pro předávání uhlíku převážně atmosféru (Archer, 2010). Mezi hlavní zdroje uhlíku přicházejícího do atmosféry patří vulkanická činnost, respirace rostlin a mikroorganismů v půdě anebo například lesní požáry (Casper, 2010). Do

biosféry se atmosférický uhlík přenáší pomocí fotosyntézy. Terestriální vegetace takto vychytává kolem 500-600Gt uhlíku ročně (Archer, 2010; Casper, 2010).

Oceánský zásobník uhlíku je největším reservoárem s nejdelší dobou obratu. V oceánech není přísun uhlíku přes biosféru tak znatelný, ale dlouhodobě se zde usazuje v podobě uhlíkatých těl živočichů klesajících na dno do sedimentů (Casper, 2010). Dalším způsobem zachycování uhlíku v oceánech je rozpouštění  $\text{CO}_2$  ve svrchních vrstvách oceánů (Archer, 2010). Oceány nyní přijímají asi polovinu antropogenně vypouštěného  $\text{CO}_2$  (Casper, 2010). Naneštěstí je plocha, kde může být  $\text{CO}_2$  do oceánu rozpouštěno omezena.  $\text{CO}_2$  se lépe rozpouští v chladných vodách, které se nacházejí u dna oceánů a na povrch se dostávají pouze v okolí pólů (Quéré a Metzl, 2003; Archer, 2010). Naopak kolem rovníku se  $\text{CO}_2$  z oceánů uvolňuje. Oceán zde funguje jako zdroj uhlíku vlivem příliš vysoké teploty (Quéré a Metzl, 2003; Casper, 2010). Klimatická změna a s ní spojené oteplování oceánů se více projevuje u pólů, a tím se zpomaluje teplotní pumpa, která ovládá pohyb oceánských mas. To povede k pomalejšímu pohybu studené vody v okolí pólů a sníží se množství vychytávaného  $\text{CO}_2$  z atmosféry (Maier-Reimer, Hasselmann, 1987). Antropogenní zvyšování  $\text{CO}_2$  v atmosféře vede ke snížení schopnosti oceánů vstřebávat tento uhlík. Méně uhlíku se mění na stabilní formy, jako jsou  $\text{HCO}_3^-$ , a více ho zůstává ve formě rozpuštěného  $\text{CO}_2$ , který se snadněji uvolňuje do atmosféry (Quéré a Metzl, 2003). Jako další důsledek vstřebávání velkého množství  $\text{CO}_2$  je acidifikace oceánů. V kyselém prostředí se vychytává méně  $\text{CO}_2$  z atmosféry a živočichové tvořící schránky z  $\text{CaCO}_3$  ztrácí tuto schopnost. Toto ohrožuje mimo jiné i korály, kteří následně nejsou schopni opravovat svou schránku dostatečně rychle (Archer, 2009).

V terestriálních ekosystémech je uloženo až třikrát více uhlíku než v atmosféře. Část uhlíku se do půd dostala při jejich vzniku skrze vulkanickou činnost (Batjes, 1996). Následně se uhlík do terestriálních ekosystémů ukládá z atmosféry pomocí fotosyntézy rostlin. Během fotosyntézy rostlin se  $\text{CO}_2$  z atmosféry ukládá do stabilní formy jako jsou kmeny stromů, stonky rostlin a jejich kořeny. Množství takto uloženého  $\text{CO}_2$  se mění podle druhu rostlin a hospodaření. Avšak ukládání  $\text{CO}_2$  tímto způsobem do rostlinné biomasy má svůj limit, například když les doroste do klimaxového stádia a zvětšování biomasy kmenů se výrazně zpomalí (Casper, 2010). Naopak uvolňování uhlíku z půdy je

způsobeno respirací rostlin a mikroorganismů. Pro cyklus uhlíku je důležitý poměr těchto procesů (Milyukova et al, 2002). Půda zadržuje spoustu uhlíku v hlubších vrstvách, kam se uhlík dostává převážně po odumření rostlin na povrchu, kdy se nerozložený materiál pohřbí pod povrch do oblasti se sníženým přístupem vzduchu. Místo, kde se tento proces projevuje nejvíce, je oblast permafrostu. Zde je rozklad organické hmoty zpomalen nízkou teplotou (Casper, 2010).

Koloběh uhlíku je silně spjat se skleníkovým jevem. Pokud bychom uvažovali o Zemi bez atmosféry, výsledná teplota povrchu by se pohybovala kolem 250 K (-23,15°C). To je mnohem méně než pozorovaná průměrná teplota povrchu 286 K. Tento rozdíl je zapříčiněn skleníkovým jevem způsobeným některými plyny v naší atmosféře. Krátkovlnné záření prochází naší atmosférou k povrchu převážně nerušeně, zatímco dlouhovlnné záření opouštějící Zemský povrch je absorbováno některými plyny naší atmosféry tzv. skleníkové plyny. Tyto plyny poté nahromaděnou energii opět vyzáří a část této energie se vrací zpět k povrchu (Casper, 2010; Sagan a Mullen, 1972).

Mezi hlavní skleníkové plyny patří převážně vodní pára, oxid uhličitý, metan a některé další (Casper, 2010). Zvyšující se koncentrace skleníkových plynů v zemské atmosféře má potenciál dramaticky změnit globální klima (Lashof, 1989; Stern, 2002). Dnes uvolňovaný oxid uhličitý bude působit změny v globálním klimatu dalších tisíce let (Archer D., 2009).

Množství skleníkových plynů v atmosféře, a tím i síla skleníkového jevu byla během vývoje planety mnohokrát pozměněna (Archer D., 2009; Sagan a Mullen, 1972). Tyto změny v intenzitě skleníkového jevu umožnily, že si naše planeta zachovala teplotu vhodnou pro udržení kapalné vody, a tím i pro vývoj života (Archer D., 2009; Casper, 2010). I přes to, že luminosita slunce, a tím množství slunečního záření dopadajícího na povrch Země během geologického vývoje planety významně vzrostlo. Tato stabilita je zapříčiněna cyklem oxidu uhličitého a jeho funkcí jako termostatu planety (Archer D., 2009). Teplota a množství skleníkových plynů vyvolává v ekosystémech planety zpětné vazby, které mohou být kladné či záporné (Archer D., 2009). Mezi tyto zpětné vazby patří například změna v cirkulaci oceánů, změny v atmosférické chemii anebo změny v rozložení biotopů na planetě (Lashof, 1989). Zemské klima se již relativně krátce po

vzniku planety ustálilo v úzkém rozmezí teplot, které dovoluje vodě setrávat v kapalné formě (Archer D., 2010). Toto ekvilibrium je příčinou rovnováhy mezi viditelným krátkovlnným zářením dopadajícím na planetu a dlouhovlnným zářením, které je vyzařováno zpět do vesmíru. (Casper, 2010; Sagan a Mullen, 1972)

Koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře se před industriální revolucí udržovala kolem  $280\text{ppm} \pm 10\text{ppm}$  po dobu několika tisíců let (Prentice et al., 2001). Stabilní koncentrace je v atmosféře udržována nespočtem zpětných vazeb tvořících cyklus uhlíku. Tento cyklus je tvořen pohybem uhlíku mezi atmosférou, oceány, pevninskými ekosystémy a živými organismy (Casper, 2010). Rovnováha mezi těmito rezervoáry se může v průběhu času měnit, a to na úrovni několika let, staletí, a dokonce i milionů let (Archer, 2009). Změny na úrovni staletí až tisíců let nazýváme krátkodobým cyklem neboli biologickým cyklem. Změny na škále milionů let nazýváme dlouhodobým neboli geologickým cyklem uhlíku. Rezervoáry mohou sloužit jako propady (angl. „Sinks“) nebo zdroje (angl. „Sources“) uhlíku podle poměru uloženého a vypouštěného uhlíku. Pokud se v rezervoáru uhlík hromadí, jde o propad uhlíku. A pokud více uhlíku rezervoár opouští jedná se o zdroj uhlíku (Casper, 2010).

Nicméně i před vznikem života byly na zemi zpětnovazebné mechanismy související s abiotickým koloběhem uhlíku, které pomáhaly udržovat stabilní klima na Zemi. Hnacím motorem dlouhodobého cyklu uhlíku je negativní zpětná vazba mezi množstvím oxidu uhličitého v atmosféře, teplotou a rychlostí zvětrávání silikátových minerálů. Oxid uhličitý se do atmosféry dostává převážně pomocí vulkanické činnosti. V případě, že by nebyl zpět vychytáván, vulkanická činnost by zdvojnásobila množství oxidu uhličitého v atmosféře za pouhých 400 000 let. (Walker a Hays, 1981). Při procesu zvětrávání silikátový minerál reaguje s oxidem uhličitým a vodou (Archer 2010). Pokud teplota atmosféry poklesne, například kvůli zeslabení skleníkového jevu snížením koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře, zvětrávání silikátů se zpomalí a více uvolněného oxidu uhličitého se bude hromadit v atmosféře. Naopak zvedne-li se teplota atmosféry, bude zvětrávací proces probíhat rychleji a koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře bude klesat (Walker a Hays, 1981). Závislost na teplotě je dána množstvím vody, která je pro proces důležitá. Při vyšších teplotách je hydrologický cyklus silnější a více omývá minerály na povrchu země (Archer, 2010; Walker a Hays, 1981).

Zemský přirozený skleníkový jev je od industriální revoluce podstatně zesilován antropogenním vypouštěním oxidu uhličitého do atmosféry. Spolu s dalšími antropogenními činnostmi, které zabraňují oxidu uhličitému efektivně opouštět atmosféru, byl přirozený skleníkový jev vyveden z rovnovážného stavu (Casper, 2010). Koncentrace oxidu uhličitého je dlouhodobě měřena mnohými stanicemi po celém světě a vykazuje nárůst oxidu uhličitého v atmosféře. Tento nárůst je nepochybně způsoben antropogenními emisemi oxidu uhličitého, zejména spalováním fosilních paliv. Toto tvrzení podporuje změna izotopového složení oxidu uhličitého v atmosféře, kde klesá množství těžkého uhlíku-13, který hůře vstupuje do rostlin a jeho koncentrace ve fosilních palivech vzniklých z dřívějších vegetací je tedy nízká. Další ukazatel původu uhlíku v atmosféře je radioaktivní izotop uhlík-14, který se běžně nachází v atmosféře, ale není obsažen ve fosilních palivech (Denman et al., 2007).

### **2.1.2. Vliv využívání území na cyklus uhlíku**

Jak již bylo řečeno, terestriální ekosystémy hrají podstatnou roli v cyklu uhlíku. Uhlík je do nich absorbován pomocí fotosyntetických procesů a následně je vypouštěn zpět pomocí rostlinné a mikrobiální respirace, požárů a antropogenními změnami ve využívání území (Foley a Ramankutty, 2003). Právě změny ve využívání území ovlivňují klima přes geofyzické a biochemické procesy a narušením přirozeného toku energie (Casper, 2010). Během historie lidé dramaticky změnili cyklus uhlíku pomocí zemědělství, lesnictví a urbanizací rozsáhlých ploch. Obhospodařovaná orná půda se dramaticky rozšiřovala a plocha lesů se stabilně snižovala. Tyto změny na velkých plochách byly umožněny v dobách industriální revoluce, kdy inovace v technologiích mnohonásobně navýšily schopnost lidí měnit okolní ekosystémy podle svých potřeb. Od této revoluce se rychlost těchto změn neustále zvyšovala (Lankao, 2003). Zhruba od první čtvrtiny dvacátého století se odlesňování a rozšiřování plochy orné půdy v Evropě, severní Americe a Rusku zpomaluje, zatímco v tropických oblastech se tyto procesy naopak urychlují (Houghton, 1991).

Odlesňování má za následek mnoho negativních vlivů na schopnost půdy zadržovat CO<sub>2</sub> z atmosféry. Rozklad či pálení částí rostlin uvolňuje CO<sub>2</sub> do atmosféry a

odstranění lesního pokryvu půdy vede k urychlení půdní eroze a unikání uloženého uhlíku (Seen et al., 2010). Až 20-25% globálních emisí CO<sub>2</sub> je připisováno odlesňování tropických oblastí (IPCC, 2001; Casper, 2010). Tropické lesy zadržují 507 až 634 miliard tun uhlíku ve své biomase. Během odlesnění v tropických oblastích je běžnou praktikou spálit biomasu a umožnit tak živinám vstup do půdy. Tyto živiny zde bohužel nevydrží dlouho. Jsou rychle odplaveny a uhlík uniká do atmosféry. Obnovení takto vypáleného lesa po ukončení hospodářských prací následně trvá více než 50 let. Tento problém není tak častý v temperátních a boreálních lesích, kde je většina živin uložená v půdě (Casper, 2010). Nelze ale opomenout, že odlesněná půda se mnohdy může začít využívat způsobem, který naopak napomáhá zadržování CO<sub>2</sub>. Například stromové plantáže vznikající na odlesněných plochách v západním ghátu (Indie) se ukázaly jako dostatečně silný propad uhlíku a jejich vznik měl za následek nulovou bilanci ztráty uhlíku z půdy v letech 1977 až 1999 (Seen et al., 2010). Toto tvrzení podporuje i metastudie, ve které bylo zjištěno, že plantáže listnatých dřevin nahrazující přirozený les nemění zásobu uhlíku uloženého v půdě. Toto neplatí pro jehličnaté dřeviny (Guo a Gifford, 2002). Změna klimatu a s ní spojené zvyšování průměrné teploty společně se změnou využití území může vést právě ke vzniku nových propadů uhlíku. Například zvyšování teploty v oblasti horní hranice lesa v Alpách může podporovat růst místních stromů, a tím povede ke zvyšování vstřebávání CO<sub>2</sub> z atmosféry. Tento efekt je ale pouze krátkodobý a při ponechání přirozenému vývoji lesy dorostou své maximální hmotě a začne zde znovu převládat respirace nad fotosyntézou (Zierl a Bugmann, 2007).

Podobný negativní vliv na terestriální ekosystémy a na jejich funkci jako propad uhlíku má i degradace lučních ekosystémů. Nadměrná pastva, přemnožení hlodavců, kryoturpace a změna klimatu vede k degradaci travinných ekosystémů. U takto degradovaných ekosystémů dochází k úbytku rostlinného pokryvu půdy, a ta je poté náchylnější k erozi (Wang et al., 2005). Jako významným zdrojem CO<sub>2</sub> se mohou stát například degradované Alpské trávníky. Vysoko položené ekosystémy mají tendenci zadržovat v půdě velká množství uhlíku. Během teplých měsíců je jejich produkce vysoká a za chladných zimních období je zde rozklad odumřelé biomasy zpomalen nízkou teplotou (Cao et al., 2004). Guo a Grifford (2002) zpracovali metastudii sledující vliv změny managementu území na množství uhlíku v půdě. Jejich výsledkem je úbytek 10%

uhlíku v půdě při změně pastvy na plantáž, úbytek 13% při změně lesního porostu na plantáž, úbytek 42% při změně lesa na ornou půdu a úbytek 59% při změně pastvy na ornou půdu. Jako pozitivní změny se jeví přeměna lesů na pastvy (+8%), orné půdy na pastvy (+19%), orné půdy na plantáže (+18%) a orné půdy na les (+53%).

## **2.2. Produkce CO<sub>2</sub> z půdy**

### **2.2.1. Půdní respirace**

Půdní respirace je definována jako produkce CO<sub>2</sub> v půdním prostředí pomocí procesu dýchání mikroorganismů, hub a částí rostlin (Raich a Schlesinger, 1992; Luo a Zhou, 2006). Jde o druhý největší proces výměny CO<sub>2</sub> mezi terestriálními ekosystémy a atmosférou (Oertel et al., 2015). Produkci CO<sub>2</sub> v půdě není možné měřit přímo. Půdní respirace se tedy měří jako tok uhlíku z půdy na jejím povrchu. Oxid uhličitý vzniká jako vedlejší produkt katabolického rozkladu organické hmoty uložené v půdě. Organismy rozkládají organickou hmotu za účelem uvolnění energie, která je v ní uložena (Luo a Zhou, 2006). Energie se uvolňuje ve formě ATP a slouží organismu k biosyntéze, buněčné údržbě a aktivnímu transportu látek v organismu (Atkin a Tjoelker, 2003). Do pojmu půdní organická hmota patří tisíce různých chemických sloučenin. Nicméně pro účely ekologie se dají kategorizovat do dvou funkčních celků: (1) Primární sloučeniny, které pocházejí přímo z rostlin, mikroorganismů a zvířecí tkáně. (2) Sekundární sloučeniny, které jsou produkovány jako výsledek interakce organického materiálu s minerální složkou půdy. Tato interakce vede ke změnám ve struktuře organických látek v různém rozsahu. Změny mají charakter chemické přeměny na úrovni chemických vazeb či na stupni aromaticity chemické sloučeniny (Coleman et al., 2004). Část primárních sloučenin se v půdě přeměňuje na hůře rozložitelné sloučeniny, tento jev je znám jako stabilizace (Bouwman, 1989). Nicméně až 50% uhlíku, který ekosystém přijímá, se do této stabilizované formy nedostane a je uložen v nestabilní formě s krátkou dobou obratu (Schlesinger a Lichter, 2001). Tento labilní zásobník následně funguje jako hlavní zdroj uhlíku pro heterotrofní organismy (Brooks et al., 2004).

CO<sub>2</sub> je organismy produkován přes několik různých biochemických procesů. Nejčastějším z nich je citrátový cyklus. Mezi další procesy patří fermentace glukózy a oxidace methanu. Zatímco citrátový cyklus a oxidace methanu probíhají v aerobních podmínkách, fermentace glukózy probíhá v anaerobních podmínkách v zavodněných ekosystémech nebo například uvnitř půdních částic, kam se kyslík nedostává v dostatečném množství (Luo a Zhou, 2006). Následně se vytvořený CO<sub>2</sub> přesouvá z půdy do atmosféry. Množství CO<sub>2</sub>, které opouští půdu je závislé na mnoha faktorech. Jedním z nejdůležitější je koncentrační gradient CO<sub>2</sub> mezi půdou a atmosférou, vlastnosti půdy jako například její pórovitost a teplota vzduchu a rychlost větru (Raich a Schlesinger, 1992). Vítr foukající nad půdou proniká do půdních pórů a vytlačuje CO<sub>2</sub> z povrchové části půdy do atmosféry (Lewicki et al., 2003). Tento proces může být omezen zavodněním, nebo kompakcí půdy. Změny v podzemní hladině vody mohou vytlačovat či přivádět vzduch do nižších vrstev půdy (Hillel, 1998). V půdním profilu se koncentrace CO<sub>2</sub> vesměs zvyšuje s hloubkou (Lewicki et al., 2003). Toto je způsobeno pomalým stoupáním CO<sub>2</sub> v půdním profilu. Gradient CO<sub>2</sub> v půdě je v rozporu s produkcí CO<sub>2</sub>, která probíhá převážně v povrchových vrstvách půdy, kde je nejvíce kořenů a organické hmoty. Většina CO<sub>2</sub> vzniklého v povrchových částech půdy je rychle odvedena do atmosféry. CO<sub>2</sub> z hlubších vrstev půdy stoupá pomalu, jelikož je těžší než molekula vzduchu, nebo je do spodních vrstev půdy splachováno s půdní vodou, ve které se rozpouští (Luo a Zhou, 2006).

Respirace se skládá z mnoha chemických, fyzických a biologických procesů. Tyto procesy jsou ovlivňovány biotickými či abiotickými faktory jako je množství živin, teplota, vlhkost, dostupnost kyslíku a dusíku, pórovitost a půdní pH (Luo a Zhou, 2006). Změny těchto faktorů mohou působit na organismy negativně a v případě, že ohrožují životaschopnost organismů se jedná o takzvané stresory (Kutsch et al., 2010). Pokud se organismus nachází pod takovým stresem, dojde k aktivaci evolučních adaptací, které si vyvinul pro svou obranu. Tyto adaptace stojí organismus energii a živiny. Dojde tedy ke změnám v alokaci živin, které se následně mohou projevit v celém ekosystému jako změny v energetickém a živinovém cyklu včetně cyklu uhlíku (Schimel et al., 2007). Tato heterogenita se dá pozorovat na úrovni biomů, kde nejchladnější biomy jako jsou tundry a nejsušší biomy jako například pouště vykazují nejnižší respirace, zatímco nejvíce

respirují tropické biomy, které jsou teplé a vlhké. Globálně míra respirace pozitivně koreluje s průměrnou teplotou vzduchu a mírou srážek v daných oblastech (Raich a Schlesinger, 1992). Teplota je faktor, který nejsilněji vysvětluje respirační procesy (Raich a Schlesinger, 1992; Anjileli et al, 2021). Respirace s teplotou roste až do maxima při 45-50°C. V takto extrémních teplotách dochází k degradaci enzymů, které jsou potřebné pro respiraci (Luo a Zhou, 2006). Při středně vysokých teplotách (kolem 25°C) je nejvíce limitujícím faktorem dostatek potřebného substrátu, jelikož buněčné membrány se stávají příliš propustné a udržení dostatečného koncentračního gradientu substrátu je obtížnější. V příliš nízkých teplotách (kolem 5°C) dochází k limitaci respirace důsledkem inhibice enzymatické aktivity. Nízká teplota také inhibuje schopnost membrán propouštět substrát (Atkin a Tjoelker, 2003). Dále teplota ovlivňuje i abiotické faktory respirace jako zvyšování rozpustnosti látek ve vodě se zvyšující se teplotou která zesnadňuje schopnost respirace například v půdních agregátech. Nebo opačně teplota zvyšuje odpar a limituje respiraci z důvodu vysychání (Luo a Zhou, 2006). I když zvýšení teplot vede na první pohled k úměrnému zvýšení respirace (Anjileli et al, 2021), při dlouhodobém navyšování teplot tomu tak nemusí být. Půdní respirace se dokáže novým, navýšeným teplotám přizpůsobit (Luo et al., 2001; Atkin a Tjoelker, 2003). Rozlišují se dva způsoby aklimatizace na zvýšenou teplotu. Typ I, který se projevuje snížením citlivosti již vzrostlých částí rostlin na zvýšenou teplotu. Jde o rychlou aklimatizaci na nové podmínky. Aklimatizace typu II je pomalým procesem, kdy nově rostoucí organismy a jejich části mají nižší respiraci při zvýšené teplotě. Celkový efekt aklimatizace typu II je výraznější než aklimatizace typu I. Nicméně rostliny, jejichž kořeny a listy mají dlouhou dobu obměny, vykazují omezenou schopnost využívat aklimatizaci typu II (Atkin a Tjoelker, 2003). Tedy krátkodobé změny teplot, například denní cykly, mohou po omezenou dobu pozměnit míry respirace, zatímco dlouhodobé změny, jako například změny klimatu, mohou naprosto změnit reakci organismů na změny teplot (Kutsch et al., 2010). Dále se ukazuje, že respirační aklimatizace je silnější ve vyšších teplotách. Ekosystémy v teplejších regionech se budou přizpůsobovat lépe než ekosystémy v chladných částech světa (Luo et al, 2001). Nicméně byly pozorovány i případy, kdy mikrobiální respirace neprojevovala známky aklimatizace při dlouhodobém zahřívacím experimentu v subtropickém lese (Wu et al., 2016).

Voda je dalším faktorem ovlivňujícím respirační procesy. Stejně jako u teploty, půdní respirace je nízká při nedostatku vody. Dosahuje maxima ve chvíli, kdy je vodou zaplněno asi 50% půdních pórů a následně znovu klesá při dalším navýšování půdní vlhkosti (Luo a Zhou, 2006; Wei et al., 2010). Vodní stres přímo limituje jak mikrobiální, tak i rostlinnou respiraci pomocí fyziologických procesů (Wan et al., 2007). Nevhodné vodní prostředí nepřímo limituje respiraci hlavně přes snižování dostupnosti substrátu a kyslíku (Skopp et al., 1990; Davidson et al., 1998). V suchých podmínkách je omezeno rozpouštění substrátu, který je následně rozkládán v procesu respirace. Zatímco při příliš vysokém zavodnění je difuze plynů omezena a respirace je limitována kvůli nedostatečnému přívodu kyslíku a odvodu CO<sub>2</sub> z místa reakce (Skopp et al., 1990; Davidson et al., 1998; Luo a Zhou, 2006; Kutsch et al., 2010). Mnoho půdních mikroorganismů má schopnost regulovat vnitřní osmotický tlak pomocí fyziologických mechanismů, a tím se uchránit před vodním stresem. V suchých podmínkách se bakteriální společenstva uchylují do dormantního stavu a snižují svou metabolickou aktivitu, a s tím i respiraci (Luo a Zhou, 2006). Například pro syntézu dostatečného množství osmolytů pro přežití jedné epizody sucha mohou mikrobiální společenstva travních ekosystémů spotřebovat až 3-6% čisté roční produkce (NPP) těchto ekosystémů (Schimel et al., 2007). Půdní houby a kořeny rostlin jsou schopny využívat svůj dosah a přivádět vodu a kyslík ze vzdálených ploch, které nejsou zasaženy vodním stresem, a tím lépe a déle odolávat tomuto stresu. Složení půdního společenstva tedy ovlivňuje odpověď půdní respirace na vodní stres (Davidson et al., 1998). Společný vliv teploty a vodní dostupnosti lépe vysvětluje změny v půdní respiraci než jednotlivé parametry samostatně. Jejich společný vliv je však těžko popsatelný (Luo a Zhou, 2006). V průběhu roku se respirace zvyšuje s teplotou, zatímco vodní dostupnost klesá vlivem vyššího odparu a zdá se, že množství dostupné vody nemá na respiraci vliv. Nicméně jakmile vodní dostupnost klesne pod únosnou mez, respirace je prudce potlačena (Davidson et al., 1998).

### 2.2.1.1. Autotrofní a heterotrofní respirace půdy

Půdní respirace se dělí na dvě hlavní části, autotrofní a heterotrofní respiraci. Autotrofní respirace obsahuje respiraci kořenů rostlin zajišťující jejich růst a údržbu. Často je do této kategorie řazena i respirace organismů v blízkém okolí kořenů neboli rhizosféry. Respirace rhizosféry je totiž blízce závislá na exudátech kořenů. Heterotrofní respirace je respirace půdních mikroorganismů, které rozkládají opad, odumřelé části rostlin a půdní organickou hmotu (Ngao et al., 2007). Autotrofní příspěvek k celkové půdní respiraci je v průměru okolo 50%, nicméně podle podmínek se může hodnota různit od <10 do >90% (Hanson et al., 2000; Wei et al., 2010). Pro určení míry autotrofní respirace je nejdůležitějším faktorem biomasa kořenů (Martin et al., 2009). Biomasa kořenů u rostlin koreluje s nadzemní biomasou rostliny, jejím věkem a zeměpisnou šířkou. Poměr kořenů vůči nadzemní biomase je nejmenší v tropickém lese. Největší poměr byl sledován v hrubozemi oproti ostatním typům půdy (Cairns et al., 1997). Celková biomasa kořenů je největší v tropických lesích a nejmenší u suchých pouští a orné půdy. Lesy mají menší poměr kořenů vůči nadzemním částem rostlin než travinné ekosystémy. Až 75% kořenů se nachází v hloubce maximálně 40cm (Jackson et al., 1996). V kontextu jednoho biomu je heterogenita respirace kořenů nejlépe vysvětlena sumou procesů jako jsou biosyntéza nových struktur, vychytávání iontů z půdy, asimilace dusíku a síry do organických sloučenin a rozkládání sloučenin vzniklých při fotosyntéze nadzemních částí rostliny (Thornley, 1970; Hansen a Jensen, 1977; Luo a Zhou, 2006).

Během vývoje rostlin uvolňují kořeny do svého okolí takzvané exudáty. Jde o širokou škálu organických látek s různými vlastnostmi. Tyto látky obsahují až 20% fotosynteticky fixovaného uhlíku. Kolem 64-86% těchto látek je velmi rychle prorespirováno mikroorganismy a kolem 2-5% je zabudováno do půdy (Qian et al., 1997; Hütsch et al., 2002). Mnohé exudáty se stabilizují ve formách nerozpustných ve vodě a váží se na půdní částice. Tímto zlepšují stabilitu půdních částic a půdní vlastnosti (Hütsch et al., 2002). Mezi další funkce exudátů patří mimo jiné zlepšování dostupnosti živin, jako je například zlepšování rozpustnosti a vstřebatelnosti P pomocí přítomnosti karboxylátů

(Gerke et al., 2000). Dokonce byly pozorovány i případy, kdy rostliny napomáhají uvolňování specifických mikroživin pro posílení vhodných mikrobiálních kultur (Fan et al., 2001). Další funkcí exudátů může být i ochrana před toxicitou. Například Smrk ztepilý (*Picea albies*) rostoucí v půdách se zvýšenou koncentrací toxického Al, sekretuje skrze kořeny fosfáty pro tvorbu fosforečnanu hlinitého, který do kořenů nevstupuje (Heim et al., 2001). Mnohé exudáty mají alelopatické funkce, které mimo jiné slouží i k interakci mezi rostlinou a mikroorganismy v rhizosféře (Birkett et al., 2001). Vliv rostlin na rhizosféru je zjevně velmi značný a mění i způsob jakým tyto organismy respirují. Mikroorganismy v rhizosféře respirují s rostoucí teplotou více než organismy ve volné půdě (Boone et al., 1998) a při zvýšené hladině atmosférického CO<sub>2</sub> se zvyšuje rhizosférní podíl respirace díky zvýšenému přirůstání kořenů (Janssens et al., 1998).

Heterotrofní respirace je respirace půdních mikroorganismů (Bond-Lamberty et al., 2004), které fungují jako rozkladači půdní organické hmoty (Comstedt et al., 2011). Míra respirace mikroorganismů v půdě je závislá na fyzických faktorech půdy a na schopnostech a mechanismech jakými se mikroorganismy přizpůsobují jejich změnám. Jako hlavní parametr, kterým lze charakterizovat míra aktivity mikroorganismů v půdě, je jejich biomasa. Celková mikrobiální biomasa je ovlivněna hlavně množstvím dostupné organické hmoty v půdě (Kutsch et al., 2010). Nicméně různé půdy pod různým managementem mohou mít podstatně odlišný poměr mikrobiální biomasy vůči množství organické hmoty v půdě v závislosti na kvalitě organické hmoty (Anderson a Domsch, 1990, Balota et al., 2003). Schopnost mikroorganismů zpracovávat makromolekuly organické hmoty je omezena jejich vlastní velikostí, a proto využívají extracelulární enzymatické látky, kterými makromolekuly rozkládají na menší, vstřebatelnou formu. Pro rozklad těžko rozložitelných látek, jako je například lignin, je potřeba specializovaných bakterií či hub, které využívají složitější a energeticky méně výhodné enzymy (Berg a McClaugherty, 2020). Rozdíl ve složení společenstva mikroorganismů způsobený dostupností organické hmoty značně ovlivňuje heterotrofní respiraci půdy (Anderson a Domsch, 1990; Kutsch et al., 2009).

Celková půdní respirace je tedy složena z podílu respirace autotrofní a heterotrofní. Nicméně tyto jednotlivé komponenty se ne vždy podílí na respiraci stejným dílem, procento autotrofní respirace se pohybuje v rozmezí 10-90% (Hanson et al.,

2000). Důvodem může být například hustota kořenového systému. Dá se tedy pozorovat úbytek autotrofního podílu respirace se vzdáleností od kmene stromu (Tang a Baldocchi, 2005). Dále může tato nerovnost příspěvků být ovlivněna aktivitou rostlin během roku, kdy na začátku sezóny (duben až červen) je autotrofní respirace nižší a do maxima naroste až po polovině července (Comstedt et al., 2011). Vzhledem k různým způsobům, jakými je autotrofní a heterotrofní respirace regulována, se dá předpokládat, že i jejich odezva na změny faktorů okolního prostředí nebude stejná. (Bond-Lamberty et al., 2004) I když je autotrofní respirace řízena mnoha faktory jako jsou teplota, dostupnost vody a živin (Sprugel et al., 1995), tak jako hlavní zdroj uhlíku zůstává fotosynteticky vázaný uhlík (Bond-Lamberty et al., 2004). Zatímco mikrobiální společenstva respirují převážně labilní uhlík v půdě (Gaudinski et al., 2000). Autotrofní respirace je tedy řízena změnami během denních cyklů a heterotrofní respirace sezónními změnami (Comstedt et al., 2011). Vliv teploty na respiraci se jeví jako lineární, nicméně změny respirace mikroorganismů jsou na teplotu citlivější než rostliny. Průměrná roční teplota vysvětlovala 29% variace mikrobiální respirace a pouze 12% u respirace rostlin (Wei et al., 2010). Také byly pozorovány i případy, kdy heterotrofní i autotrofní respirace reagovaly na zvýšení teploty zhruba stejně (Schindlbacher et al., 2009), a při krátkodobém zahřátí o 10°C byly dokonce pozorovány případy, ve kterých přírůstek autotrofní respirace přesáhl přírůstek heterotrofní respirace až dvakrát nejspíše díky příspěvku zvýšené respirace rhizosféry (Schindlbacher et al., 2008). Vliv srážek na respiraci je poněkud složitější, jelikož závislost respirace na množství srážek není lineární a růst respirace se podstatně zpomalí při překročení 813mm průměrného ročního úhrnu srážek. Tento zlom se projevil pouze u autotrofní respirace, kdy rostliny byly nejspíše často zastíněny pod oblačností a jejich fotosyntéza byla omezena (Wei et al., 2010). Během intenzivních srážkových epizod je často pozorován krátkodobý, nicméně silný nárůst celkové respirace (Tang a Baldocchi, 2005). Naopak při epizodách sucha byl v Tibetských alpských stepích pozorován silný vliv na heterotrofní respiraci, avšak autotrofní respirace zůstala skoro nepoznamenána (Li et al., 2018). Dalším faktorem, značně ovlivňujícím respiraci, je množství dostupného N v půdě. Kdy hnojení dusíkem v boreálním lese má za následek snížení respirace jak rostlinné, tak i mikrobiální navzdory navýšení produkce opadu rostlinného společenstva (Olsson et al., 2005). Zvýšená hladina N v půdě totiž zpomaluje mikrobiální rozklad organické hmoty (Franklin

et al., 2003), a dochází tedy k posílení lesa jakožto propadu uhlíku (Olsson et al., 2005). V jiných experimentech bylo pozorováno mírné navýšení autotrofní respirace v prvním roce hnojení, nicméně během dalších let tento efekt již pozorován nebyl a respirace se jevila nezměněna přidavkem dusíku (Li et al., 2018).

### 2.2.2. Půdní respirace v nízkých teplotách

Půdní respirace probíhá i v zimním období, kdy může být prorespirována až polovina fotosyntézou asimilovaného uhlíku z léta (Winston et al., 1997; Hubbard et al., 2005; Monson et al., 2006). Zimní toky uhlíku z půdy byly dříve přikládány abiotickému uvolňování CO<sub>2</sub>, který se naakumuloval v půdě během předešlého letního období. Nicméně tento jev sám nedokáže vysvětlit prostorovou a časovou variabilitu, která byla u těchto toků pozorována. Přidáním labilního uhlíku do půdy lze stimulovat respiraci i při teplotách pod bodem mrazu, což poukazuje na aktivní heterotrofní respiraci (Brooks et al., 2004). Respirace se zdánlivě zastavuje při teplotách nižších než -7°C, kdy nejspíše dochází k limitaci respirace vodním stresem (Brooks et al., 1997). Nicméně byly pozorovány i případy, ve kterých mikroorganismy respirovaly i při teplotách -17°C až -20°C (Carpenter et al., 2000; Nobrega a Grogan 2007). Nejspíše jde o speciální adaptované komunity bakterií, jejichž populace je schopna růstu i v teplotách pod 0°C a jejich metabolismus je velmi citlivý na změny teplot (Monson et al., 2006). Jako hlavní faktor ovlivňující zimní respiraci se jeví teplota. Rychle se měnící teplota povrchové vrstvy půdy vysvětluje denní změny v respiraci, zatímco průměrná teplota půdy v hlubších vrstvách nejlépe vysvětluje sezónní respiraci (Wang et al., 2014).

Vývoj půdní teploty v období zimy je značně závislý na sněhové pokrývce, kdy silná pokrývka izoluje povrch půdy od nízkých teplot, zatímco při slabé sněhové vrstvě prochází půda přes zimní období mnohými cykly zamrzání a tání (Coxson a Parkinson, 1986; Schimel et al., 2004; Reinmann a Templer, 2018). Hlubší sněhová vrstva má schopnost udržet teplotu půdy v období zimy dostatečně vysokou, aby procesy jako respirace a cyklus dusíku mohly dále téměř nerušeně probíhat (Schimel et al., 2004; Nobrega a Grogan, 2007). Během manipulačních experimentů, při kterých byla sněhová vrstva zvětšována se respirace, jak zvyšovala (Brooks et al., 1997; Nobrega a Grogan,

2007), tak snižovala oproti plochám s tenčí vrstvou (Coxson a Parkinson, 1986; Du et al., 2013; Reinmann a Templer, 2018). Právě tenčí vrstva sněhu dovoluje půdě během zimy podstoupit několik cyklů zmražení, které značně ovlivní fyzikální i biologické procesy v půdě (Schimel a Clein, 1996; Fitzhugh et al., 2001; Brooks et al., 2004; Du et al., 2013). Může takto dojít například k rozbíjení půdních agregátů (Edwards a Cresser, 1992; Fitzhugh et al., 2001). To může vést jak ke zvětšování reaktivních povrchů, tak i k fragmentaci organických molekul, které se takto stanou snadnějším cílem k rozložení (Edwards a Cresser, 1992). Dále zamrzání napomáhá fragmentaci opadu (Coxson a Parkinson, 1986; Fitzhugh et al., 2001), zvyšování úmrtnosti kořenů (Fitzhugh et al., 2001; Tierney et al., 2001; Reinmann a Templer, 2018), omezování difuze plynů v půdě (Luo a Zhou, 2006), úmrtnosti mikrobiálních společenstev (Edwards a Cresser, 1992; Schimel a Clein, 1996; Fitzhugh et al., 2001). Uvolňování buněčného materiálu vlivem narušování buněčných stěn rostoucími krystalky ledu, nebo rozpínáním tekutiny uvnitř buněk (Edwards a Cresser, 1992; Schimel a Clein, 1996).

Jako zdroje organické hmoty pro zimní heterotrofní respiraci jsou asimilovaná organická hmota z rostlin z předešlé sezóny, například exudáty, opad a nekromasa odumřelých kořenů, a dlouhodobě uložená organická hmota v půdě. Poměr, v jakém je respirována labilní a dlouhodobá organická hmota v zimním období a mechanismy ovlivňující tento poměr je důležité rozpoznat, abychom byly schopni správně modelovat chování respirace a potenciální přeměnu ekosystémů z propadů uhlíku na zdroje a naopak (Nobrega a Grogan, 2007). Například respirace vřesovišť v arktické tundře byla při manipulačním experimentu jednoznačně dominována recentně zachyceným uhlíkem (Grogan et al., 2001). Zatímco zimní respirace boreálních lesů pochází z rozkladu značně staršího uhlíku než respirace letní (Winston et al., 1997). Samozřejmě může docházet i k případům, při kterých je rozdělení respirace recentního a dlouhodobého uhlíku vyrovnané (Nobrega a Grogan, 2007). Tento poměr může být ovlivněn například opakovaným zamrzáním půdy, kdy vysoká mortalita mikrobiální biomasy a kořenů přivádí do půdy velké množství organického materiálu (Edwards a Cresser, 1992; Schimel a Clein, 1996; Tierney et al., 2001). Poté je během tání půdy možné pozorovat velké nárůsty respirace (Edwards a Cresser, 1992; Schimel a Clein, 1996; Reinmann a Templer, 2018). Tyto respirační epizody mohou být doprovázeny i rozkladem dlouhodobě

uloženého uhlíku, který je nyní pro mikroorganismy dostupnější díky zvýšené citlivosti rozkladu na zvyšování teplot (Pries et al., 2015), nebo díky mechanickému poškození půdních agregátů (Edwards a Cresser, 1992; Fitzhugh et al., 2001) a mechanickému rozkladu organické hmoty na snadněji rozložitelné formy (Edwards a Cresser, 1992).

### **2.2.3. Geologické procesy a produkce CO<sub>2</sub> z půdy**

Jak již bylo zmíněno, kromě biologické produkce CO<sub>2</sub> související s respirací organismů existuje celá řada abiotických procesů, které mohou vést k uvolňování CO<sub>2</sub> z půdy. Mezi tyto zdroje plynu patří vulkanická činnost (Braubon et al., 1990). Nejčastějším projevem úniku plynů z vulkanické či geotermální činnosti jsou takzvané fumaroly (také nazývané mofety). Jde o plynové průduchy, které dlouhodobě vypouští na povrch značná množství plynu bohatého na CO<sub>2</sub> (Fisher a Chiodini, 2015; Gresse et al., 2018). Nicméně během vulkanických či geotermálních procesů uniká značné množství CO<sub>2</sub> nejen skrze tyto přímé šachty, ale také difusí skrze půdu (Braubon et al., 1990; Fisher a Chiodini, 2015). Dalším významným zdrojem CO<sub>2</sub>, který se může akumulovat v půdách, jsou vrstvy fosilní organické hmoty a nejčastěji břidlic, okolo nichž se hromadí tzv. břidlicový plyn (shale gas) bohatý na CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> a další lehké uhlovodíky (Ross a Bustin, 2009; Speight, 2013). Ten vzniká v přítomnosti břidlic, což jsou geologické formace bohaté na jíl vznikající usazováním jemných sedimentů v klidném prostředí. Nejčastěji na dně jezer či moří (Speight, 2013). Břidlice jsou schopny plyn zadržovat, a dokonce i produkovat. Tedy fungují jako bariéra i zdroj pro břidlicový plyn (Jarvie et al., 2007). Neprostupnost tohoto materiálu, způsobená horizontální orientací vrstev, vytváří bariéru pro pohyb vody a plynů v půdě. Břidlice mohou obsahovat velká množství organického materiálu (Speight, 2013). Právě tento materiál, pokud je spolu s břidlicí pohřben dříve, než se rozloží, dá vzniknout břidlicovému plynu pomocí tepelného či biotického rozkladu (Speight, 2013; Meng et al., 2017) Plyn je následně v břidlici uvězněn buď volně v pórech, adsorbovaný na organické hmotě a jílech, nebo v malém množství absorbován v organické hmotě (Speight, 2013). Výsypkové hlušiny Sokolovské pánve obsahují velké množství fosilní organické hmoty (Vindušková et al., 2013, 2014), která by se mohla stát zdrojem břidlicového plynu i když jeho produkce zde nebyla

zkoumána. Podobně jako břidlicový plyn, i uhelný plyn (coalbed gas) obsahuje metan a  $\text{CO}_2$  (Rice 1993). Uhelný plyn se vyskytuje v uhelných slojích a jejich bezprostředním okolí a může být potenciálně uvolněn těžební činností (Rice 1993).

Dynamika toku  $\text{CO}_2$  z půdy není jen funkcí jeho produkce v půdě.  $\text{CO}_2$  v půdě může podléhat řadě interakcí, které činí časoprostorové závislosti jeho toku z půdy mnohem komplikovanější. Je známo, že půdní plyny jako jsou  $\text{CO}_2$  a  $\text{CH}_4$  se sorbují do půd. Převážně jde o jílové půdy a uhelná ložiska (Karacan, 2007; Ross a Bustin, 2009). Tento plyn zde může být adsorbován nebo absorbován na organické hmotě a anorganických jílových částicích či pouze jako volný plyn zdržen v pórech (Zhang et al., 2016).  $\text{CO}_2$  snadno prostupuje makro-póry a dostává se do mikro-pórů, které mají velkou plochu povrchu, a tedy i povrchovou afinitu. Mikro-póry tedy nabízí velkou sorpční kapacitu pro  $\text{CO}_2$  (Jeon et al., 2014). Různé plyny však vykazují nestejnou schopnost vázat se na částice podle jejich vlastností. Například sorpce  $\text{CH}_4$  lépe koreluje s množstvím organické hmoty v částicích než s množstvím mikro-pórů, zatímco u  $\text{CO}_2$  je tomu naopak (Busch et al., 2008; Ross a Bustin, 2009). Pro sorpci  $\text{CO}_2$  se také jako významný vliv jeví množství mezivrstevních kationtů ( $\text{K}^+$ ) v jílové struktuře illitu, kdy interakce  $\text{K}^+ - \text{CO}_2$  vysvětluje až 76% celkových interakcí mezi  $\text{CO}_2$  a illitem (Zhang, et al., 2016). Jako čistě mechanický způsob zadržení plynu na povrchu agregátů je uvěznění plynu pod tekutým mikrofilmem na nerovném povrchu agregátů (Bankoff, 1958).

Jílové částice jsou složeny z velice heterogenních mikrostruktur, které přijímají plyny různou mírou (Karacan, 2007). Během nasycení uhlí a jílu plynem, hlavně  $\text{CO}_2$ , dochází ke značnému nadýmání těchto materiálů (Karacan, 2007; Jeon et al., 2014). Při sorpci plynu za vysokého tlaku byla pozorována změna objemu až 4%. Tímto nadýmáním dochází ke změnám ve struktuře nadýmaných materiálů, kdy  $\text{CO}_2$  funguje jako plastifikátor a nezvratně mění vnitřní strukturu (Larsen, 2004). Při rychlém zvětšování objemu některých regionů ve vzorku dochází ke kompresi méně sorpčně aktivních regionů a k následnému snížení prostupnosti plynu. Takto může docházet k dlouhodobému uvěznění plynů v jílech (Skawinski, 1999; Karacan, 2007; Arthur et al., 2011). Tyto změny dokonce mění schopnost materiálu přijímat a vázat  $\text{CO}_2$ , dochází k hysterezi, kdy sorpce se chová jinak než následná desorpce (Tambach et al., 2004). Během následujících 4-5 dní od sorpce dojde k přeměně materiálu a následně

k vyloučení plynu, který již jíl není schopen zadržet ve své struktuře (Larsen, 2004; Karacan, 2007). Během opětovné sorpce materiál nedokáže pojmout stejné množství plynu jako předtím (Busch et al., 2008).

Plyn uložený v jílech se může uvolnit zpět do atmosféry mnoha způsoby. Mezi nejzávažnější patří mechanické narušení nepropustných částí například tlakem. Dále také objemová změna jílových částic, například během vysušení, která odkrývá cesty pro plynnou fázi. Nebo může jít o dlouhodobé úniky pomocí kapilárních jevů či případně difuzí skrze půdní vodu (Hildenbrand et al., 2004; Busch et al., 2008; Song a Zhang, 2016). Dalším možným zdrojem uhlíku v půdních agregátech je stabilizovaný uhlík organického původu dlouhodobě uložený půdními mikroorganismy (Witzgall et al., 2021). Tento uhlík se může uvolňovat během rozpadání agregátů (Roscoe et al., 2000). Tyto agregáty se mohou rozpadat vlivem mechanické energie jako přejezdy těžebních či zemědělských strojů (Watts et al., 2000) či vlivem půdního zamrznání a změn objemu půdních částic (Edwards a Cresser, 1992; Karacan et al., 2007). Po aplikování mechanických stresů se půdní respirace na povrchu půdy krátkodobě prudce zvýší a následně rychle poklesne. Nicméně mírné zvýšení respirace je znatelné i několik dní od epizody. Toto dlouhodobé navýšení se připisuje mikrobiálnímu rozkladu nově dostupné organické hmoty, která se vlivem stresu odkryla z agregátů anebo byla mechanickými vlivy částečně rozložena (Edwards a Cresser, 1992; Watts et al., 2000).

### **2.3. Antropogenní disturbance a vliv na respiraci**

Od dob industriální revoluce lidská činnost ovlivňuje mnohé aspekty přírodních procesů i na úrovni změny klimatu, které značně pozměňují ekosystémy (Luo a Zhou, 2006). Lidská činnost nepředvídatelně ovlivnila mnoho ekosystémů, přičemž pouze hrstka ekosystémů na celé planetě se nyní dá považovat za nedotčené lidmi (Kareiva et al., 2007). Existuje mnoho druhů ekosystémových disturbancí, mezi hlavní patří například zvyšování atmosférické koncentrace CO<sub>2</sub>, změny v koloběhu vody, ubírání substrátu, překryv ekosystémů novým substrátem, změny v koloběhu prvků, zemědělská transformace a těžba. Mnohé antropogenní procesy způsobují vícero druhů disturbancí najednou (Luo a Zhou, 2006, Moreno-Mateos et al., 2016). Například vlivy

na vysoko položené ekosystémy v severovýchodní části Sibiře vedou ke zvětšování amplitudy místní koncentrace atmosférického CO<sub>2</sub>, To je zapříčiněno spojením vícero disturbančních faktorů. Porosty mechu nejsou schopny odolávat požárům, kyselým dešťům a eutrofizaci a proto ustupují na úkor travin. Nakonec zvyšování teplot zkrátilo dobu vývoje lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), který má za následek zmenšování lesního porostu který je nahrazován travními ekosystémy. Důsledkem je změna dominantních vždy-zelených rostlin na travnaté a křovinné ekosystémy, jejichž respirační aktivita v průběhu roku osciluje s vegetační sezónou. Jednoznačné určení vlivu disturbancí na respirační bilanci ekosystému je tedy v mnoha případech velmi obtížné (Zimov et al., 1999). Disturbované ekosystémy se do svého původního stavu navrací velmi pomalu, v různých situacích je dokonce potřeba lidského zásahu pro urychlení obnovy ekosystémových funkcí (Benayas et al., 2009). Urychlení obnovování ekosystémů zkracuje dobu, po kterou jsou ekosystémy neschopny poskytovat ekosystémové služby, jako je například zachycování atmosférického uhlíku (Moreno-Mateos et al., 2016).

### **2.3.1. Disturbance ekosystémů způsobené těžbou**

Disturbance těžbou, a to převážně v povrchových dolech, má značný vliv na místní ekosystémy. Dopad těžby je významný nejen intenzitou poškození, ale zároveň i rozlohou, která například u povrchových dolů v Sokolovském okrese (Česká republika) je po dokončení těžby plánovaná na více než 6000ha (Sharma et al., 2004; Frouz et al., 2006). Při tomto typu těžby je velké množství půdy vykopáno a uloženo na nedaleké výsypky. Původní ekosystém je tedy kompletně zničen vyhloubením či překrytím (Bradshaw, 1997; Helingerová et al., 2010). Tyto výsypky mohou dosahovat převýšení kolem 100m nad původní terén, vyhloubený důl zasahuje do hloubek až 200m (Frouz et al., 2006). Během dolování dochází k nenávratné ztrátě původní vegetace (Bradshaw, 1997). Ztráta porostu během odlesnění snižuje příspěvek autotrofní respirace. Při experimentálním odstranění stromového porostu v opadavých lesích dochází k rychlému poklesu respirace až o 50%, což odpovídá autotrofnímu příspěvku ekosystémové respirace (Levy-Varon et al., 2012; Sun et al., 2014). Odstranění svrchní

vrstvy půdy vytváří půdní prostředí ochuzené o mnohé živiny (Sharma et al., 2001; Frouz et al., 2009a). Holá půda je také náchylná k vodní a větrné erozi (Toy, 1989; Sharma et al., 2004). Jako další překážkou pro vývoj ekosystémů je toxicita důlních výsypek, tyto půdy mohou mít extrémní hodnoty pH a vysoké koncentrace těžkých kovů (Bradshaw, 1983).

### 2.3.2. Sukcesní procesy na výsypkách

Je-li příroda ponechána vlastnímu vývoji, podléhají ekosystémy po velkých disturbancích sérii změn, které vedou k postupnému vývoji ekosystémů směrem ke klimaxu. Klimax je ekosystém, který je v rovnováze s místním klimatem a geologickými poměry. Využívání přírodní sukcese v případech, kdy je to možné, je ekonomicky výhodnější varianta než rekultivační práce (Bradshaw, 1997). Pro obnovení ekosystémových funkcí je potřeba, aby půda byla schopna podpořit růst rostlin. Důlní výsypky jsou bohužel často chudé na dostupnou organickou hmotu a živiny (Ash et al., 1994; Šourková et al., 2005), nicméně výsypky mohou obsahovat různá množství fosilní organické hmoty (Šourková et al., 2005). Hromadění organické hmoty závisí na kvalitě vstupu a půdních organismech, které tuto hmotu zabudovávají do půdy (Smith a Bradford, 2003; Frouz et al., 2006). V ranné sukcesi jsou rostliny nepostradatelné pro akumulaci prvků a zlepšování fyzikálních vlastností půdy (Bradshaw, 1997). První překážkou pro vývoj ekosystémů je dosažitelnost pro kolonizující organismy. Organismy z okolního prostředí nemusí být schopny v nových podmínkách přežít (Ash et al., 1994). Rozdílnost holých disturbovaných ekosystémů od okolního prostředí může připomínat ostrovní ekosystémy vzhledem k migračním schopnostem organismů (Gray, 1982).

Prvním limitem je vzdálenost, na jakou jsou rostliny schopny kolonizace (Bradshaw, 1983). Mezi hlavní způsoby přenosu semen rostlin patří vítr, vodní systémy, zvířata a lidé. Kolonizace větrem v průběhu sukcese klesá, jelikož tento druh přenosu využívají převážně primární kolonizátoři. Jako nejstálější způsob kolonizace se jeví přenos pomocí zvířat, kdy semena jsou přenášeny buď na srsti zvířat či průchodem přes trávicí trakt (Horáčková et al., 2016). Další možností pro kolonizaci je půdní semenná banka. V případě, že se v půdě po disturbanci vyskytují dormantní semena, může dojít

k jejich aktivaci. Heterogenita půdní banky zvyšuje šanci kolonizace druhů rostlin, které se v okolí již normálně nevyskytují (Zhang et al., 2001). Po dosažení plochy není pro rostlinu zaručeno, že bude schopna přežít v často velmi nevhodných podmínkách. Jako další bariéra rekultivace je uchycení rostlin adaptovaných na podmínky výsypek (Bradshaw, 1983). Mezi tyto nevhodné podmínky patří nízká půdní vlhkost (Sharma et al., 2004), extrémní hodnoty pH (Bradshaw, 1997), nedostatek živin (Frouz et al., 2008) a toxicita (Bradshaw, 1983; Zhang et al., 2001). V případě výskytu toxických kovů na výsypkách je další bariéra pro uchycení schopnost adaptace na toxické kovy. Tato adaptace se u rostlin vyvíjí teprve při vystavení těmto podmínkám přírodní selekcí z původně běžné populace (Bradshaw, 1983).

Po prvotní kolonizaci ploch dochází ke změnám v průběhu sukcese. Nejdůležitějším procesem je tvorba půd, jelikož holý materiál výsypek po těžbě nedosahuje kvalit běžných půd. Jedním z hlavních nedostatků je nedostupnost živin, které se do půdy musí uvolňovat. Nejvíce limitujícím prvkem je dusík, který se neuvolňuje z půdního prostředí, nýbrž je do půdy fixován aktivitou dusík fixujících druhů rostlin (Bradshaw, 1983). Uhlík je dalším prvkem, který se do půdy dostává převážně akumulací v rostlinných orgánech, zatímco fosfor se do půdy dostává z matečné horniny pomocí erozních procesů. (Šourková et al., 2005) Nedostatek N a P v půdě vede k limitaci růstu rostlin během sukcese (Van Wijnen a Bakker, 1999). Akumulace organické hmoty v půdě je důležitá jako zdroj energie pro mikroorganismy a pro zlepšování fyzikálních podmínek půdy. Zvyšující koncentrace organické hmoty v půdě vede k tvorbě agregátů a zlepšení zadržování vody v půdě (Stewart a Scullion, 1989; Zhang, 1994; Frouz et al., 2009b). Vytváření organominerální vrstvy půdy je ovlivněno kvalitou opadu a půdními organismy, které transformují organickou hmotu vstupující do půdy. Početnost a heterogenita půdních mikroorganismů v průběhu sukcese je závislá na půdní kvalitě a na druhu dominantní vegetace (Frouz et al., 2001). Přítomnost půdní makrofauny, převážně žížal, pozitivně koreluje s akumulací uhlíku v hlubších vrstvách půdy. Makrofauna fragmentuje čerstvý opad a následně ukládá transformovanou organickou hmotu hlouběji v půdě ve formě exkrementů (Stewart a Scullion, 1989; Frouz et al., 2009b). Toto hromadění organické hmoty vede k posílení populací autotrofních i heterotrofních organismů (Frouz a Nováková, 2005; Frouz et al., 2009b; Helingerová et

al., 2010). Sukcesní procesy jsou schopny navrátit disturbované půdy do původního stavu, který se podobá půdám v nedotčených či jen částečně ovlivněných ekosystémech. Tento proces trvá kolem 30 až 100 let (Bradshaw, 1997; Frouz a Nováková, 2005). Avšak i když se ekosystém například vlivem kontaminace nemůže navrátit do původního stavu, dochází často ke vzniku mikrostanovišť pro neběžné a vzácné druhy, které mohou na takových plochách najít útočiště před jinak kompetičně zdatnějšími druhy. Taková místa mohou být vhodnými kandidáty pro budoucí výzkum (Bradshaw, 1983; Ash et al., 1994).

### **2.3.3. Rekultivační práce na výsypkách**

Sukcesní procesy jsou schopny obnovit poškozené ekosystémy, nicméně důlní výsypky mohou dlouhodobě zabránit růstu rostlin. Například kvůli extrémnímu pH, toxicitě či naprostému deficitu některých živin (Bradshaw, 1997). V případech, kdy by přirozená sukcese trvala příliš dlouho, je možné do vývoje zasáhnout a pokusit se ho urychlit antropogenním zásahem (Sharma et al., 2001).

Jedním z hlavních problémů při rekultivaci je obnova půdy. Hlušiny, ze kterých jsou výsypky tvořeny, se značně liší od vyvinutých půd. Mají často extrémní zrnitost (s převahou velmi hrubých nebo velmi jemných částic) a extrémní pH (velmi kyselé nebo velmi zásadité). V mnohých případech se svrchní vrstva půdy před těžbou uloží zvlášť a následně je použita pro překrytí výsypek. V případech, kdy tomu tak není, je možné odkoupit ornici pro překrytí. Pokud to ekonomická situace nedovoluje, tak je potřeba se v začátcích rekultivace zaměřit na zlepšování půdních vlastností (Bradshaw, 1983). Půdy výsypek bývají zhutněné pohybem těžké techniky, to způsobuje špatné provzdušnění půdy a problémy se vsakováním vody (Bradshaw, 1983; Toy 1989). Tyto problémy se nejlépe řeší pomocí podpory populace žížal, které napomáhají aeraci a vsakování vody tvořením chodeb a přiváděním organické hmoty do půdy (Stewart a Scullion, 1989; Frouz et al., 2001). Množství organické hmoty v půdě blízce koreluje se schopností infiltrace vody (Li et al., 2015). Populace žížal v půdě lze podpořit zajištěním dlouhodobého přísunu čerstvé organické hmoty, tedy například dodáváním živin pomocí hnoje oproti minerálním hnojivům (Stewart a Scullion, 1989). Pokud dochází k přílišnému zavodnění půdy, lze využít odvodňovacích kanálů (Bradshaw, 1983).

Materiál důlních výsypek je velmi heterogenní vzhledem k zásobám živin. Avšak v podstatě vždy lze předpokládat nedostatek dusíku (Bradshaw, 1997). Například půda na výsypkách v Sokolovském okrese (Česká republika) obsahuje dostatek fosforu pro dlouhodobé zásobení ekosystému (Šourková et al., 2005). Narozdíl od dusíku je možné zbytek živin do půdy dodat jednorázovým hnojením na začátku rekultivace. Zásobu těchto živin ekosystém dokáže dlouhodobě zacyklit (Bradshaw, 1997). Nicméně dusík aplikovaný ve formě běžných hnojiv je v labilní formě a nedokáže zásobovat ekosystém déle než jedno vegetační období. Jako jedno z řešení se zdá být čistírenský kal, ve kterém je větší množství dusíku (Bradshaw, 1983). Nejlepší způsob, jak dodávat dostatek uhlíku do ekosystému, je pomocí rostlin fixujících dusík (Dancer et al., 1977). Na to se nejvíce hodí luštěniny (*Legumes*) či olše (*Alnus*) nebo trnovník (*Robinia*) (Bradshaw, 1981). Pro nejlepší výsledky a urychlení rekultivace se doporučuje vytvořit mix semen tvořené místními druhy. Opakované hnojení je vhodné pro urychlení růstu rostlin (Jochimsen, 1996).

Na výsypkách s příliš nízkým pH se pro snížení dávkuje  $\text{CaCO}_3$  (Costigan et al., 1981). Běžně je potřeba dávkovat  $\text{CaCO}_3$  vícekrát, jelikož matečná hornina může okyselovat půdu dlouhodobě (Bradshaw, 1983). Pro půdy s vysokou koncentrací toxických kovů je hlavní metodou vysazení rostlin, které jsou schopny tyto kovy bioakumulovat (Smith a Bradshaw, 1979). Avšak to by mohlo způsobovat problémy pro zvěř, která by mohla během pastvy na plochách zkonsumovat nebezpečné množství kovů. Další metodou je překrytí toxické půdy inertním materiálem. Jde o nákladnou metodu a mocnost inertního materiálu musí přesahovat hloubku, do které dosahují kořeny rostlin (Bradshaw, 1983).

Těmito zásahy jsme schopni urychlit a nasměrovat vývoj ekosystémů. Rekultivované ekosystémy se vyvíjí prvních 12-15 let mnohem rychleji než jejich sukcesní protějšky vzhledem k biologické aktivitě a množství uložených živin (Frouz a Nováková, 2005; Helingerová et al., 2010). A v případě, že se nejedná o plochy s extrémní toxicitou pro rostliny (Sharma et al., 2004) se dá očekávat, že během 30-40 let se ekosystémy rekultivované i sukcesní vyvinou do stavu, který připomíná polopřirozené až přirozené podmínky (Šourková et al., 2005).

### 3. Metodika

#### 3.1. Studované plochy

Studované plochy se nachází na výsypkách vzniklých po povrchové těžbě hnědého uhlí v Sokolovském okrese (Česká republika) (50°14'24.9''N, 12°40'48.3''E). Nadmořská výška výsypek je v rozmezí od 500 do 600 m.n.m. Průměrné roční srážky se pohybuje kolem 650mm a průměrná teplota kolem 6,8°C. Půda na výsypkách je tvořena třetihorním jílem a při vzniku obsahovala neurčené množství fosilní organické hmoty (Šourková et al., 2005). Půdní pH bylo při prvotní sukcesi alkalické a s časem klesá (Helingerová et al., 2010).

Pro výzkum bylo vybráno šest ploch starých asi 50 let. Tři rekultivované plochy (AI, AII, AIII), na kterých byl vysázen mix olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) a olše šedé (*Alnus incana*). Zbylé tři plochy (SI, SII, SIII) byly ponechány přírodní sukcesi a byly osídleny převážně druhy vrba jíva (*Salix caprea*), bříza bělokorá (*Betula pendula*) a topol osika (*Populus tremula*). Terénní měření probíhalo na dvou plochách, a to rekultivovaná plocha AII a sukcesní plocha SII. Pro laboratorní experiment byly odebrány vzorky ze všech šesti ploch.

Rekultivované plochy byly před osázením srovnány do roviny těžkou technikou, zatímco sukcesní plochy byly ponechány bez úpravy podélného zvlněného povrchu, který byl takto zanechán těžebním sypačem. Vlny se táhnou od východu na západ a dosahují výšek asi 1-2m. Vzdálenost dvou vrcholů vln se pohybuje mezi 3-8m. Pro terénní měření byly na sukcesní ploše zavedeny dva zkoumané mikrohabitaty a to vrcholek a spodek vlny.

#### 3.2. Postup měření

Terénní měření respirace probíhalo od února 2018 do února 2021 za pomoci přístroje Li-8100A s dvacetimetřovou komorou. (LI-COR inc, Lincoln, NE, USA) Jde o uzavřený systém. Během měření je část půdy nad límcem překryta komorou, která

pomocí infračervené komory (IRGA) měří změny v koncentraci CO<sub>2</sub>. Jelikož je límec s komorou navržen tak, aby na sebe těsně doléhaly tak koncentrace CO<sub>2</sub> v komoře s časem roste a rozdíl mezi začátkem měření a jeho koncem udává tok uhlíku z půdy. Pumpa mezitím cirkuluje vzduch mezi komorou a senzorem, aby nedošlo ke vzniku koncentračního gradientu v komoře (Field et al., 1989; Luo a Zhou, 2006).

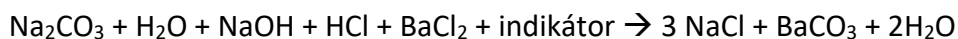
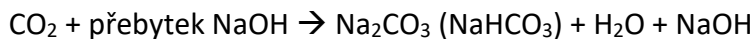
Pro přístroj byly připraveny dlouhodobé plastové límce zakopané do země alespoň měsíc před prvním měřením. Límce byly zasazeny ve dvojicích náhodně rozložených po dvou plochách. Každá dvojice byla rozdělena na límec, pod kterým bylo fyzickou bariérou zabráněno přístupu kořenů (NR) a límec volný (R). Pro odstranění kořenů při vsazování límců byla půda nejdříve vykopána, následně z ní byly opatrně odstraněny zbytky dosažitelných kořenů. Po instalaci bariéry byla půda opatrně navrácena s důrazem na zachování vrstev půdního horizontu. Jako proti-kořenové bariéry byly použity plastové válce o průměru 31 cm, které dosahují do hloubky 23 cm.

Na rekultivované ploše All, byly zakopány tři dvojice límců. Zatímco na sukcesní ploše SII bylo zakopáno celkem šest dvojic límců. Tři dvojice byly zakopány na vrcholku tamní vlny a tři dvojice na jejím spodku pro přesné zmapování hlavních mikrohabitatů vzniklých na vlnách důlních výsypek. Jednotlivá měření probíhala po dobu pěti minut, při vizualizaci dat po měření nebylo zaznamenáno narušení linearitu růstu koncentrace. V období od února 2018 do února 2021 probíhalo měření jednou měsíčně. V průběhu dne bylo provedeno jedno měření začínající v 8:00 a druhé ve 14:00. V období července až září 2018 navíc probíhalo měření ve 21:00. Před každým měřením byla z límců odstraněna vegetace a u límců s bariérou byla vegetace odstraněna i z vnitřní oblasti bariéry. Během zimních měsíců byl před měřením z límců odstraněn sníh a po měření byl opatrně znovu navrstven. Pro výpočet respirace z toku uhlíku byl využit lineární model přístroje Li-8100A dodávaný výrobcem (LI-COR inc, Lincoln, NE, USA).

### **3.3. Laboratorní experiment**

Pro určení respirace během mrazících cyklů byla využita metoda stanovení bazální respirace půdy titrační metodou in vitro. Produkovaný CO<sub>2</sub> se absorbuje

v roztoku hydroxidu sodného (NaOH) a množství nezreagovaného hydroxidu se stanovuje titračně kyselinou chlorovodíkovou (HCl). Jako indikátor reakce se používá fenolftalein.



(Page, 1983)

Nejdříve byla z ploch AI, AII, AIII, SI, SII a SIII odebrána půda bez fermentačního horizontu. Z každé z ploch bylo odebráno přibližně 1400g. Následně byla půda rozdělena na dvě poloviny, kdy jedna polovina materiálu byla sterilizována gama zářením a druhá byla ponechána přirozeně. Vzniklo tedy šest sterilních vzorků AI(S), AII(S), AIII(S), SI(S), SII(S) a SIII(S) a šest nesterilních vzorků AI, AII, AIII, SI, SII a SIII. Pro každý vzorek bylo připraveno deset sterilních lahví se šroubovacím závitem, do kterých bylo vloženo 30g půdy. Pět z těchto lahví bylo následně vloženo do mrazicího boxu, zatímco zbylých pět lahví bylo větráno s překrytým hrdlem, aby se co nejlépe zamezilo kontaminaci lahví. Po dvou dnech byly všechny lahve přeneseny do pokojové teploty, do každé lahve byl přidán kalíšek s 3ml 1M NaOH a lahve byly hermeticky uzavřeny na inkubační dobu 48h. K tomu byly stejným způsobem zhotoveny tři lahve bez půdy a pouze s přidaným NaOH jako blanky.

Po inkubační době byl NaOH z lahví kvantitativně převedeno do kádinky. V dalším kroku bylo přidáno 3,5ml BaCl<sub>2</sub> a několik kapek indikátoru. Poté byl přebytek NaOH titrován pomocí HCl do odbarvení. Po první titraci byl pokus opakován, polovina vzorků byla znovu mražena a následovalo další kolo inkubace a titrace.

## 4. Výsledky

### 4.1. Terénní měření respirace

Podíváme-li se na všechna data z terénního měření ze všech ploch za celé sledované období, pak zobecněný lineární model (GLM) vykazuje statisticky významný

vliv teploty a způsobu rekultivace, zatímco vliv přítomnosti kořenů na respiraci není významný (Tab. 1.). Z daných dat se teplota jeví jako nejvýznamnější proměnná regulující respiraci.

*Tab. 1. Zobecněný lineární model sledující vliv teploty jako graduální proměnné, přítomnosti kořenů a způsobu rekultivace (sukcesní či rekultivované plochy) jako kategoriálních proměnných na respiraci.*

	ss	F	p
Teplota	637.92	48.84085	0.000000
Kořeny	0.57	0.04334	0.835109
Rekultivace/sukcese	321.81	24.63887	0.000001

Data z terénního měření byla následně rozdělena podle způsobu rekultivace na plochu sukcesní a plochu rekultivovanou. U rekultivované plochy se jako statisticky významné proměnné jeví teplota, přítomnost kořenů a měsíc měření (Tab. 2.). Podíváme-li se podrobněji na vliv jednotlivých měsíců, je zde vidět vliv změn vegetačních období. Nejmenší respirace na rekultivovaných plochách byla pozorována v únoru a následně postupně narůstala až do svého maxima v červenci. Poté začala respirace znovu pozvolna klesat až do minima v únoru Obr. 2.

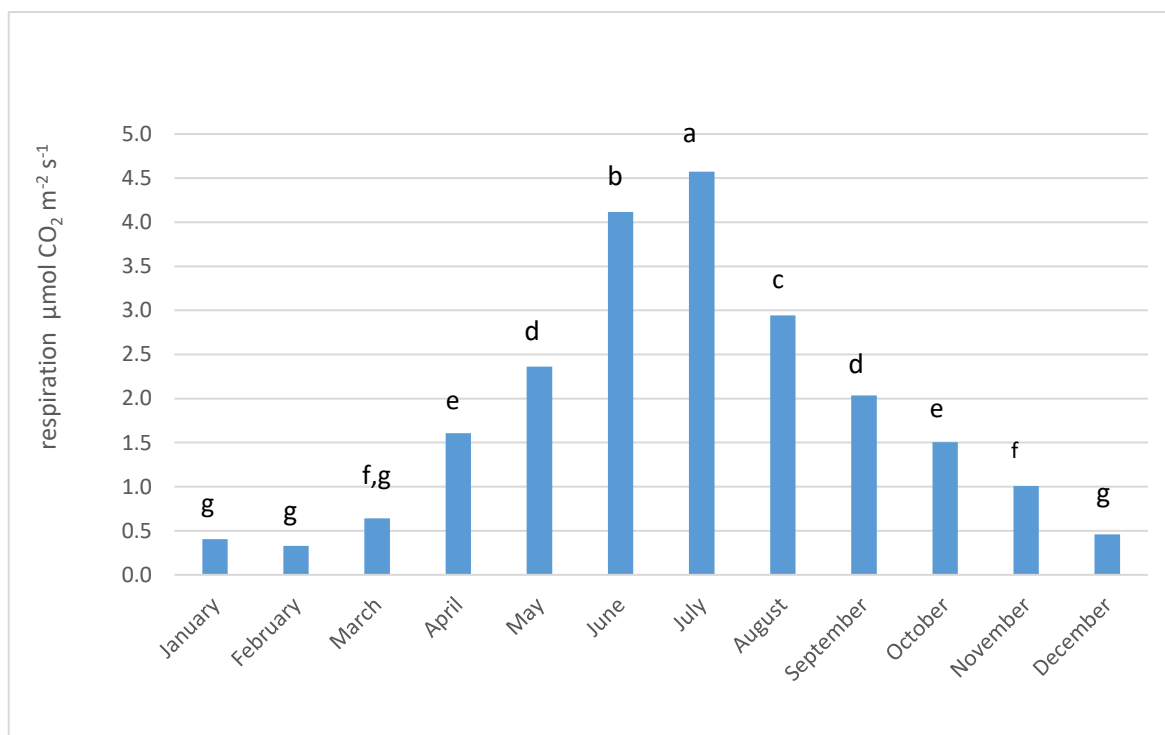
Pro sukcesní plochu GLM nevykazuje statistickou významnost přítomnosti kořenů, nicméně teplota a měsíc měření jsou stále statisticky významné (Tab. 3.). Podobně jako u rekultivace je měsíc pro respiraci významnější proměnná než teplota. Obr. 3. ukazuje průměrnou měsíční respiraci sukcesních ploch jejíž minimum v období měření bylo pozorováno v březnu. Na rozdíl od respirace na rekultivovaných plochách, kdy bylo pozorováno jedno maximum ve vrcholu vegetační sezóny, je zde ještě jedno maximum v chladných podzimních měsících roku. Následně respirace roste až do lokálního maxima v období června, kdy znovu klesá do lokálního minima v období srpna, ze kterého následně vystoupá do maxima v říjnu a postupně klesne až do minima v březnu.

Tab. 2. Zobecněný lineární model sledující vliv teploty jako graduální proměnné, přítomnosti kořenů a měsíce v roce jako kategoriálních proměnných na respiraci rekultivované plochy

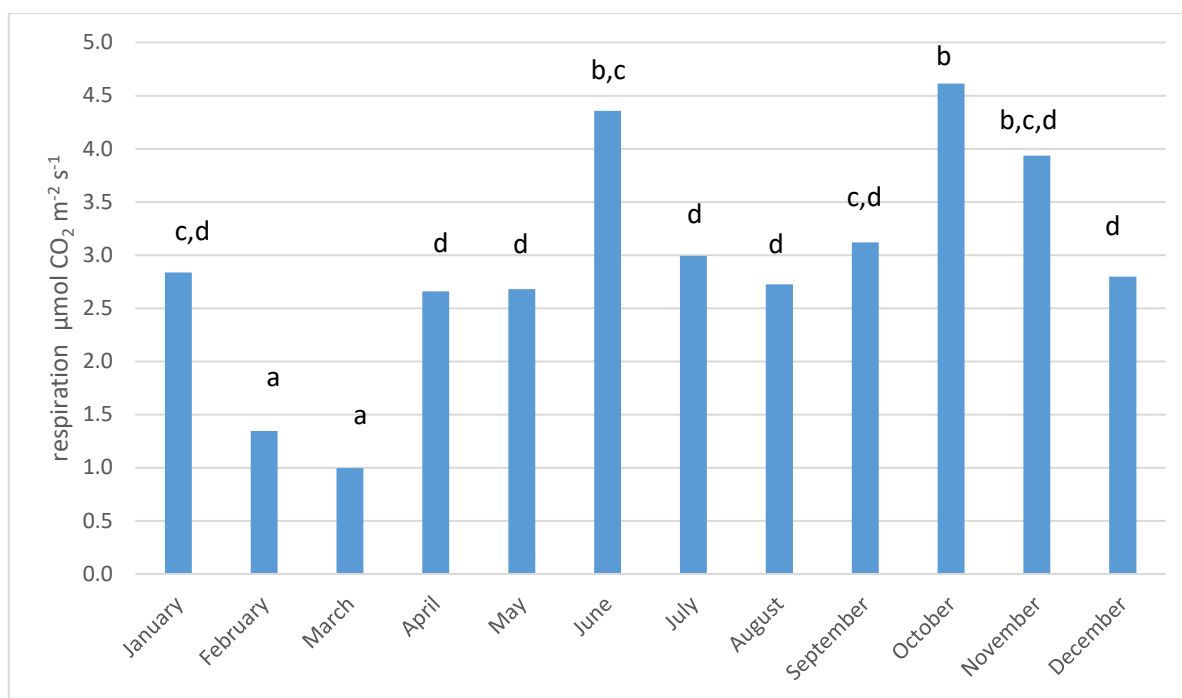
	ss	F	p
Teplota	55.0660	86.71851	0.000000
Kořeny	45.2105	71.19786	0.000000
Měsíc	163.8775	23.46144	0.000000

Tab. 3. Zobecněný lineární model sledující vliv teploty jako graduální proměnné, přítomnosti kořenů a měsíce v roce jako kategoriálních proměnných na respiraci pro sukcesní plochu

	ss	F	p
Teplota	94.00	5.19499	0.022891
Kořeny	33.25	1.83750	0.175593
Měsíc	896.17	4.50261	0.000001



Obr. 2. Průměrná respirace rekultivovaných ploch v jednotlivých měsících, statisticky homogenní skupiny jsou označeny stejnými písmeny (GLM, LSD post hoc test  $p < 0.05$ ).



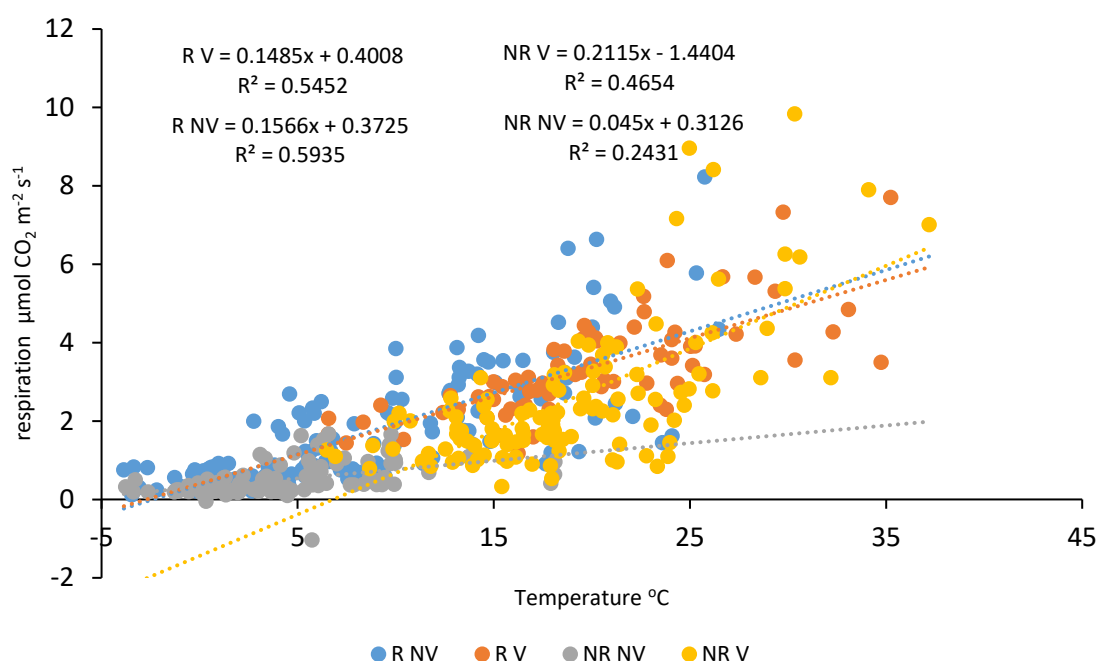
Obr. 3. Průměrná respirace sukcesních ploch v jednotlivých měsících, statisticky homogenní skupiny jsou označeny stejnými písmeny (GLM, LSD post hoc test  $p < 0.05$ ).

Tab. 4. Regresní koeficienty (výsek na ose  $y$  – intercept a sklon přímky- slope) popisující závislost respirace na přítomnosti kořenů a vegetačním období a jejich statistická významnost a konfidenční limity získané pomocí regresní analýzy, statisticky homogenní skupiny, určené na základě překryvu konfidenčních limitů jsou vyznačeny stejnými písmeny. R – respirace s přítomností kořenů, NR – respirace bez přítomnosti kořenů, V – respirace ve vegetační sezóně, NV – respirace mimo vegetační sezónu.

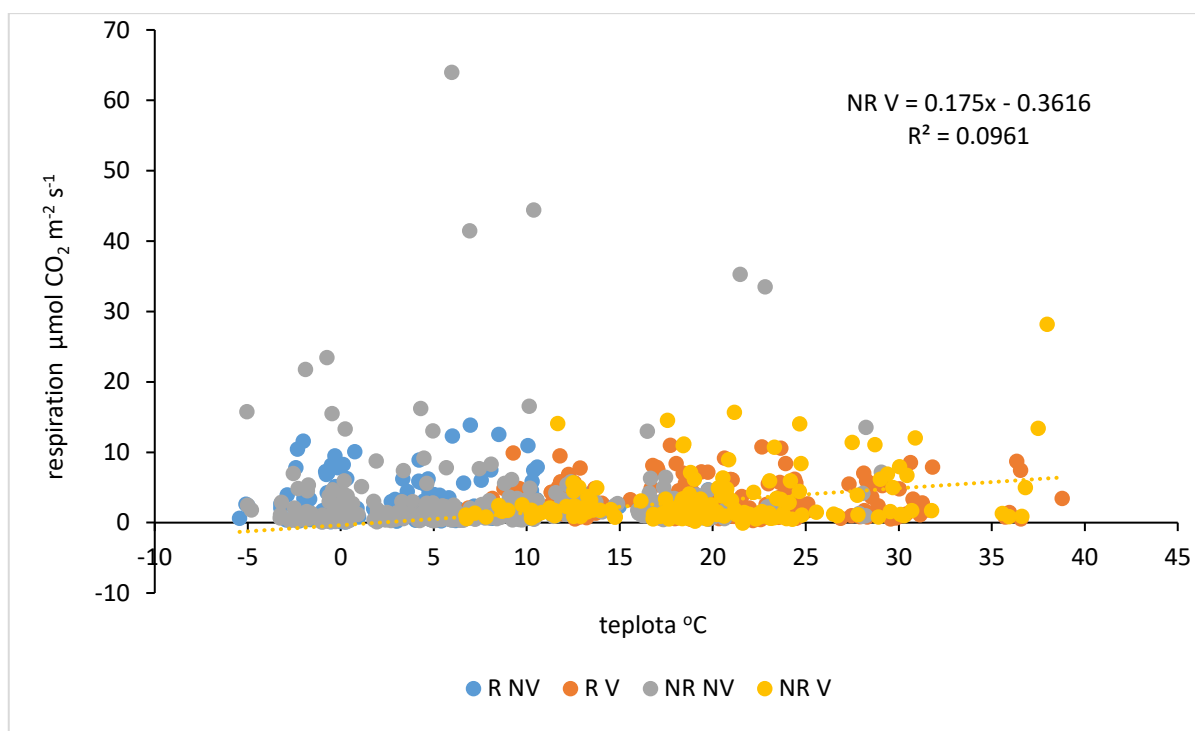
	intercept	p	95% confidence limit		slope	p	95% confidence limit	
			low	high			low	high
R NV	0.3725(a)	0.0011	0.1512	0.5938	0.1566(b)	0.0000	0.1360	0.1772
R V	0.4008(a)	0.2398	-0.2735	1.0751	0.1485(b)	0.0000	0.1162	0.1808
NR NV	0.3126(a)	0.0000	0.2166	0.4087	0.0450(a)	0.0000	0.0300	0.0599
NR V	1.4404(b)	0.0007	-2.2630	-0.6178	0.2115(b)	0.0000	0.1696	0.2533

Z Obr 2., Obr 3. a znalosti plochy bylo následně určeno vegetační období od dubna do října. Data byla poté rozdělena podle vegetačního období a podle přítomnosti kořenů na 4 kategorie. „R V“ pro respiraci s přítomností kořenů (R) ve vegetačním období (V), „R NV“ pro respiraci s přítomností kořenů (R) mimo vegetační období (NV),

„NR V“ pro respiraci bez přítomnosti kořenů (NR) ve vegetačním období (V) a „NR NV“ pro respiraci bez přítomnosti kořenů (NR) mimo vegetační období (NV). Z výsledků Tab. 4., Obr. 4. a Obr. 5. je vidět, že sklon respiračních křivek není roven nule a všechny sklony jsou kladné a rostou s teplotou. Největší sklon má přímka respirace bez přítomnosti kořenů během vegetační sezóny (NR V), tato přímka má zároveň nejnižší intercept. V nízkých teplotách je heterotrofní respirace ve vegetační sezóně (NR V) tedy nejnižší, nicméně se jeví citlivější na zvyšování teplot a respirace s teplotou rychle roste. Nejnižší sklon má přímka respirace bez přítomnosti kořenů mimo vegetační sezónu (NR NV). Mimo vegetační sezónu se citlivost respirace na teplotu jeví podstatně nižší, pokud nejsou přítomny kořeny v půdě.



Obr. 4. Závislost respirace na teplotě podle přítomnosti kořenů a vegetační sezóně na rekultivovaných plochách. R – respirace s přítomností kořenů, NR – respirace bez přítomnosti kořenů, V – respirace ve vegetační sezóně, NV – respirace mimo vegetační sezónu.



Obr. 5. Závislost respirace na teplotě podle přítomnosti kořenů a vegetační sezóně na sukcesních plochách. R – respirace s přítomností kořenů, NR – respirace bez přítomnosti kořenů, V – respirace ve vegetační sezóně, NV – respirace mimo vegetační sezónu. Jako statisticky významné se jeví pouze NR V

## 4.2. Laboratorní experiment

Jak lze očekávat sterilizované vzorky mají statisticky významně nižší respiraci než vzorky nesterilizované (ANOVA Tab. 5., Tab. 6.). To platí jak pro půdy sukcesní tak, pro půdy rekultivované. Vzorky, které před titrací prošly cyklem mražení, vykazují při prvním cyklu mražení vyšší respiraci než vzorky nemražené. Tento jev se projevuje u půd sterilizovaných a nesterilizovaných, není zde žádná interakce mez mražením a sterilizací. To platí jak pro půdy sukcesní, tak pro půdy rekultivované (Obr 6a a 7a).

Pro data z druhém zmražení a následné titrace vykazuje ANOVA statisticky významný vliv sterilizace, mražení a interakce pro rekultivované plochy, zatímco u sukcesních ploch se neprokázal vliv mražení (Tab. 7., Tab. 8.). Z Obr6b. a Obr.7b je viditelné, že sterilní nemražené vzorky vykazují vyšší respiraci než sterilní vzorky mražené při druhé titraci. Jinými slovy mražení zvyšuje uvolňování CO<sub>2</sub> ze sterilních vzorků jen jednou, při dalším mražení se tento vliv neprojevív. To nasvědčuje tomu, že

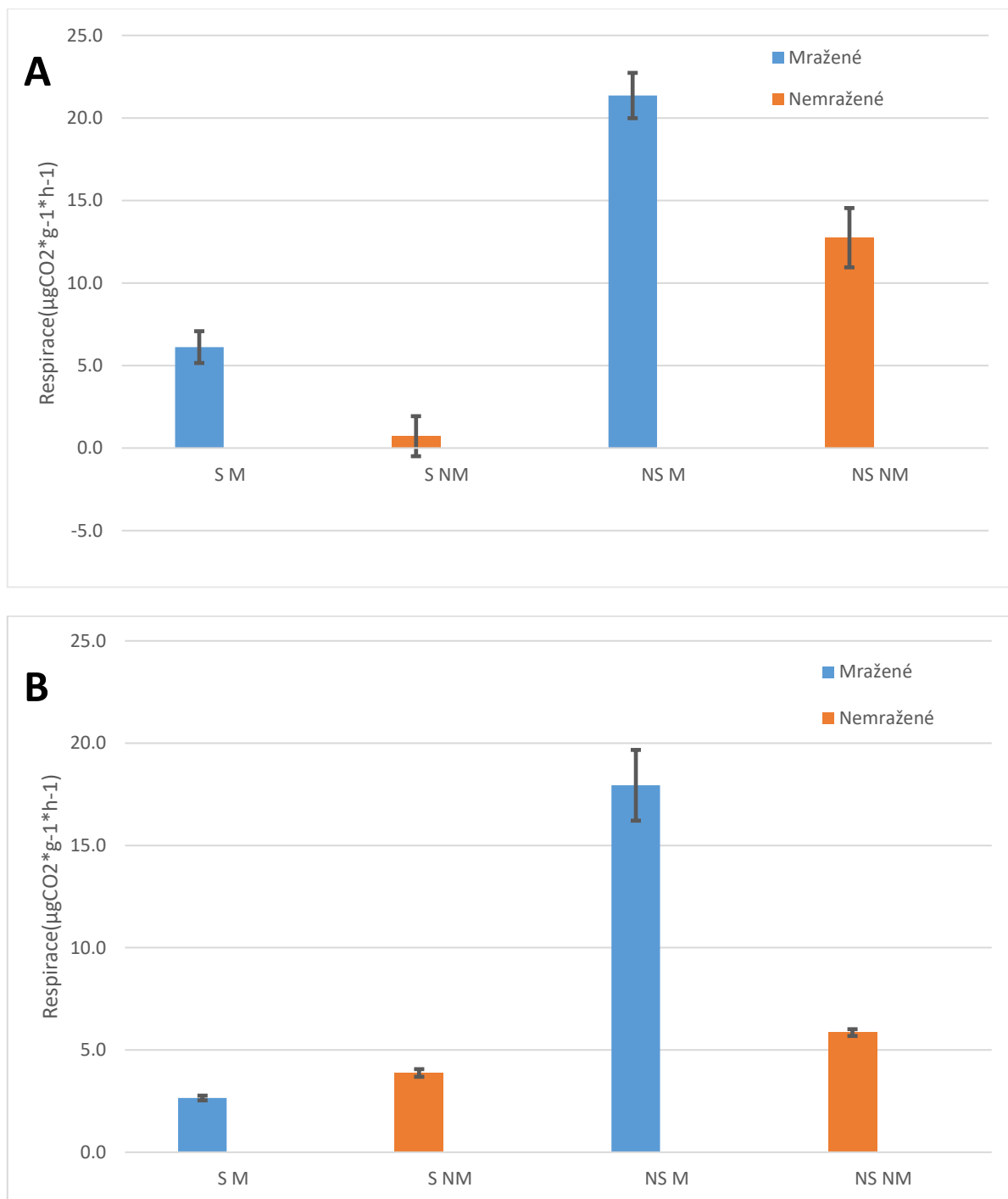
CO<sub>2</sub> uvolňované ze sterilních vzorků představuje zásobu CO<sub>2</sub>, která byla ve vzorcích nějak (abioticky) vázána a následně se uvolňuje. Zmražení může toto uvolňování urychlit, ale tím se sníží zásoba, a proto mražené vzorky dále uvolňují při dalším měření méně CO<sub>2</sub> a ani další mražení tento jen nezvrátí. Dále je vidět, že respirace mražených a nesterilních nemražených vzorků je nižší během druhé titrace oproti titraci první. Nicméně opětovné mražení nesterilní půdy podporuje jak u sukcesních, tak u rekultivovaných půd vyšší respiraci půdy. Během obou titrací je na rekultivovaných plochách respirace nesterilních vzorků vyšší než na plochách sukcesních. Naopak u sterilních půd je produkce CO<sub>2</sub> podobná (statisticky se neliší) u půd rekultivovaných i sukcesních. Jinými slovy produkce CO<sub>2</sub> ze sterilních půd se nezdá být ovlivněna různým množstvím recentní organické hmoty v půdě.

*Tab. 5. Výstup ANOVA sledující vliv sterilizace, mražení a interakce na respiraci rekultivovaných ploch z laboratorního experimentu během první titrace*

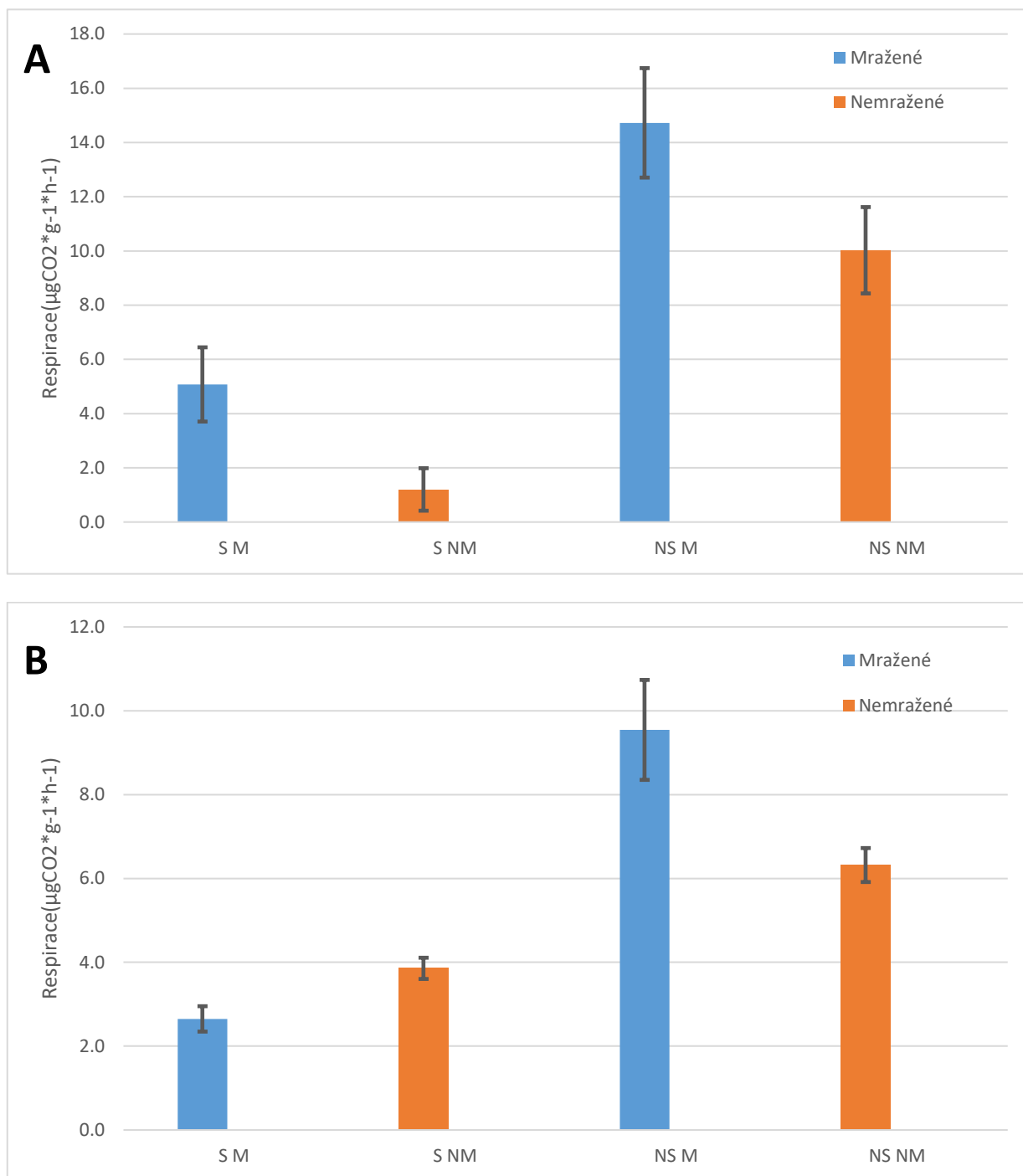
	ss	F	p
Sterilizace	2788.412	98.9181	0.000000
Mraženo	736.015	26.1099	0.000004
Interakce	38.734	1.3741	0.246074

*Tab. 6. Výstup ANOVA sledující vliv sterilizace, mražení a interakce na respiraci sukcesních ploch z laboratorního experimentu během první titrace*

	ss	F	p
Sterilizace	1279.461	62.5134	0.000000
Mraženo	275.601	13.4656	0.000543
Interakce	2.564	0.1253	0.724718



Obr. 6. Závislost průměru respirace ( $\pm$ SEM) na ošetření vzorků rekultivovaných ploch během první (A) a druhé (B) titrace. SM – sterilní vzorek který prošel zmražením, S NM – sterilní vzorek, který neprošel mražením, NS M – nesterilní vzorek, který prošel mražením a NS NM – nesterilní vzorek, který neprošel mražením



Obr. 7. Závislost průměru respirace ( $\pm$ SEM) na ošetření vzorků sukcesních ploch během první (A) a druhé (B) titrace. S M – sterilní vzorek který prošel zmražením, S NM – sterilní vzorek, který neprošel mražením, NS M – nesterilní vzorek, který prošel mražením a NS NM – nesterilní vzorek, který neprošel mražením

Tab. 7. Výstup ANOVA sledující vliv sterilizace, mražení a interakce na respiraci rekultivovaných ploch z laboratorního experimentu během druhé titrace

	ss	F	p
Sterilizace	1117.535	97.1143	0.000000
Mraženo	442.775	38.4773	0.000000
Interakce	664.807	57.7720	0.000000

Tab. 8. Výstup ANOVA sledující vliv sterilizace, mražení a interakce na respiraci sukcesních ploch z laboratorního experimentu během druhé titrace

	ss	F	p
Sterilizace	328.406	50.3155	0.000000
Mraženo	15.267	2.3390	0.131796
Interakce	73.552	11.2690	0.001422

## 5. Diskuze

Ve shodě s dřívějšími autory (Raich a Schlesinger, 1992; Anjileli et al, 2021) se teplota ukazuje jako klíčový faktor ovlivňující mikrobiální respiraci půdy jak na rekultivovaných, tak i sukcesních plochách (Tab 1.,2.,3.), avšak teplota není jediným možným driverem ovlivňující respiraci. Během letních měsíců často dochází k limitaci respirace nedostatkem vlhkosti v půdě (Vincent et al., 2006). Dalším statisticky významným vlivem na respiraci byl měsíc, ve kterém měření proběhlo (Tab.1.,2.,3.). U rekultivovaných ploch se respirace v průběhu roku vyvíjela tak, jak se dá očekávat při limitaci teplotou a průběhem vegetačního období, neboť lze očekávat, že vliv měsíce zahrnuje kromě teploty i vliv aktivity rostlin a produkce kořenových exudátů (Obr.2.). Zatímco na sukcesních plochách se během pozdního léta od července do září vyskytuje lokální minimum respirace značící přítomnost neznámého driveru (Obr.3.), který zvyšuje respiraci v chladných částech roku mimo vegetační sezónu. Nejspíše by se mohlo jednat o nějaký abiotický vliv například o vliv vysychání půdy. Podobné chování respirace pozoroval i Davidson et al., 1998. V jeho experimentu byl důvodem poklesu nedostatek půdní vláhy. Skutečnost, že řada vysokých hodnot respirace se vyskytuje v teplotách

okolo 0°C naznačuje, že podobný vliv by mohly mít objemové změny půdy při mrznutí a tání.

Příspěvek autotrofní respirace kořenů se jako významný projevil pouze u rekultivované plochy (Tab.2.,3. a Obr.4.,5.). Naše rekultivovaná plocha má podstatně lépe vyvinuté bylinné a keřové patro než plocha sukcesní. Luční a travnaté ekosystémy vykazují vyšší půdní respirace než ekosystémy lesní (Yan et al., 2013) a disponují také větší hustotou kořenů oproti lesním ekosystémům (Ma et al., 2021), což by mohlo naznačovat větší impakt blokování růstu kořenů fyzickou bariérou, která byla využita v našem experimentu. Další možností limitace autotrofní respirace u sukcesních ploch oproti plochám rekultivovaným by mohla být limitace živinami jako je například dusík. Na rekultivovaných plochách byl vysázen mix olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) a olše šedé (*Alnus incana*), které jsou schopny efektivně fixovat dusík do půdy. Pokud je přídavek dusíku do ekosystému dodáván v rozumných množstvích dochází k podpoře růstu podzemních i nadzemních částí rostlin a navýšení respirace ekosystému (Zhu et al., 2016).

Při rozdělení dat na respiraci podle přítomnosti kořenů a vegetačního období (duben-říjen) (Tab.4.) byl pozorován pozitivní vliv přítomnosti kořenů na respiraci mimo vegetační období. Rychlost růstu respirace s teplotou mimo vegetační sezónu je výrazně nižší, pokud v půdě nejsou přítomny kořeny. Nicméně nejvyšší citlivost respirace na teplotu byla zaznamenána u límců bez přítomnosti kořenů ve vegetační sezóně. Zdá se, že přítomnost kořenů v půdě stabilizuje citlivost respirace na teplotu. Ve vegetačním období snižuje růst respirace s teplotou a mimo vegetační období jej navyšuje. Nebo jinými slovy zvyšuje respiraci při nižších teplotách, zatímco při nižších teplotách je tento nárůst méně patrný. Nejnižší respiraci v nízkých teplotách vykazují půdy bez přítomnosti kořenů ve vegetační sezóně.

Během terénního sledování respirace byly na sukcesních plochách pozorovány vysoké hodnoty produkce CO<sub>2</sub> z půdy v chladných částech roku mimo vegetační sezónu. To vedlo k domněnce, že se může jednat o abioticky stimulovaný tok CO<sub>2</sub>, při němž se uvolňuje CO<sub>2</sub> vázaný v půdní matrici. Proto bylo sledováno uvolňování CO<sub>2</sub> ze sterilních vzorků a jeho reakce na zmaření. Sterilní vzorky v průběhu experimentu vždy respirovaly

mnohem méně než vzorky nesterilní (Obr.6.,7.), nicméně vykazovaly měřitelnou produkci CO<sub>2</sub>, která je díky sterilizaci vzorků abiotického původu. Lze se domnívat, že se jedná o CO<sub>2</sub>, který byl vázán v jílových minerálech a postupně se uvolňuje, jak bylo pozorováno jinými autory (Karacan, 2007; Ross a Bustin, 2009; Zhang et al., 2016). Při zmražení vzorků byl pozorován statisticky významný nárůst respirace jak u vzorků sterilních, tak u vzorků nesterilních. U nesterilních vzorků byl podobný nárůst pozorován i po druhém zmražení a lze se domnívat, že souvisí s uvolněním metabolizovatelného uhlíku díky zvýšené úmrtností mikroorganismů způsobené zamrznutím půdy (Edwards a Cresser, 1992; Schimel a Clein, 1996; Fitzhugh et al., 2001) a následnou stimulací mikrobiální aktivity. Naproti tomu u sterilních byla respirace u mražených vzorků po druhém mražení nižší oproti vzorkům, které měli pokojovou teplotu (Obr.6a,7a). To naznačuje tomu, že CO<sub>2</sub> ve sterilních vzorcích není nově produkován, ale jedná se o CO<sub>2</sub> vázaný v materiálu. Mražení urychlí jeho uvolnění, to ale sníží jeho zásobu a následně sníží jeho další uvolňování. To může mít původ v plynu uloženém v půdních agregátech, jejichž struktura byla narušena rozpínáním krystalků ledu (Edwards a Cresser, 1992; Watts et al., 2000; Karacan et al., 2007). Případně by mohlo jít o vliv vysychání, při kterém dochází k rozbíjení půdních agregátů změnou objemu a praskáním jílových částic (Zhang, 1994). Tento proces může být částečným vysvětlením respiračních epizod pozorovaných v chladných měsících a při jarním tání půdy (Edwards a Cresser, 1992; Schimel a Clein, 1996; Reinmann a Templer, 2018).

Vývoj respirace sterilních vzorků je stejný jak u rekultivovaných, tak u sukcesních ploch (Obr.6.,7.). To naznačuje, že respirace sterilních vzorků není závislá na kvalitě a množství recentní organické hmoty v půdě. Při druhé titraci byla respirace nesterilních nemražených vzorků nižší než během titrace první, mohlo by zde docházet k limitaci heterotrofní respirace vodním stresem. (Li et al., 2018)

## 6. Závěr

Během terénního měření byl potvrzen vliv teploty, ročního období a rekultivace na respiraci. Oproti sukcesním plochám byl na plochách rekultivovaných prokázán vliv přítomnosti kořenů v půdě na respiraci. Zdá se, že respirace na sukcesních plochách je

limitována faktorem jiným než teplota a je potřeba další výzkum měřící více faktorů, jako je například vlhkost a množství živin pro určení původu této limitace. Přítomnost kořenů v půdě má stabilizující vliv na růst respirace s teplotou jak během vegetačního období, tak i mimo něj.

V průběhu laboratorního experimentu byl prokázán negativní vliv sterilizace na respiraci vzorků. Dále byl pozorován abiotický únik CO<sub>2</sub> ze vzorků, které prošly mražením. Tento proces může napomoci objasnit původ respiračních epizod během tání půdy v jarním období (Edwards a Cresser, 1992; Schimel a Clein, 1996; Reinmann a Templer, 2018). Avšak pro plné pochopení těchto jevů bude potřeba provést další měření ostatních faktorů, jako například vlhkost a mikrobiální aktivita. Původ unikajícího CO<sub>2</sub> by mohl být lépe objasněn pomocí radiokarbonových metod.

## 7. Seznam literatury

- Anderson T.-H., Domsch K. H., Application of eco-physiological quotients (qCO<sub>2</sub> and qD) on microbial biomasses from soil of different cropping histories, 1990, *Soil Biology and Biochemistry*, 22, 251-255
- Anjileli H., Huning L. S., Moftakhari H., Ashraf S., Asanjan A. A., Norouzi H., AghaKouchak A., Extreme heat events heighten soil respiration, 2021, *Scientific Reports*, 11
- Archer, David, THE LONG THAW: How Humans Are Changing the next 100,000 Years of Earth's Climate, In the United Kingdom: Princeton University Press, 2009, ISBN 978-0-691-14811-3
- Archer, David, THE GLOBAL CARBON CYCLE, In the United Kingdom: Princeton University Press, 2010, ISBN 978-0-691-14413-9
- Arthur E., Moldrup P., Schjønning, Jonge L. W., Linking Particle and Pore Size Distribution Parameters to Soil Gas Transport Properties, 2011, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 76, 18-27
- Ash H. J., Gemmell R. P., Bradshaw A. D., The introduction of native plant species on industrial waste heaps: a test of immigration and other factors affecting primary succession, 1994, *Journal of Applied Ecology*, 31, 74-84
- Atkin O. K., Tjoelker M. G., Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature, 2003, *TRENDS In Plant Science*, 8, 343-351
- Balota E. L., Colozzi-Filho A., Andrade D. S., Dick R. P., Microbial biomass in soils under different tillage and crop rotation systems, 2003, *Biol Fertil Soils*, 38, 15-20

- Bankoff S. G., Entrapment of Gas in the Spreading of a Liquid Over a Rough Surface, 1958, A. I. Ch. E. Journal, 4, 24-26
- Batjes, N. H., Total carbon and nitrogen in the soils of the world, 1996, European Journal of Soil Science, 47, 151-163
- Benayas J. M. R., Newton A. C., Diaz A., Bullock J. M., Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Services by Ecological Restoration: A Meta-Analysis, 2009, SCIENCE, 325, 1121-1124
- Berg B., McClaugherty C., Decomposer Organisms. In: Plant Litter, 2020, Springer, Cham., ISBN 978-3-030-59630-9
- Birkett M. A., Chamberlain K., Hooper A. M., Prickett J. A., Does allelopathy offer real promise for practical weed management and for explaining rhizosphere interactions involving higher plants?, 2001, Plant and Soil, 232, 31-39
- Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S. T., A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration?, 2004, Global Change Biology, 10, 1756-1766
- Boone R. D., Nadelhoffer K. J., Canary J. D., Kaye J. P., Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration, 1998, NATURE, 396, 570-572
- Bouwman A. F., MODELLING SOIL ORGANIC MATTER DECOMPOSITION AND RAINFALL EROSION IN TWO TROPICAL SOILS AFTER FOREST CLEARING FOR PERMANENT AGRICULTURE, 1989, Land Degradation and rehabilitation, 1, 125-140
- Bradshaw A. D., Growing trees in difficult conditions, 1981, Proceedings of Forestry Commissions/Arboricultural Association Seminar, 93-106
- Bradshaw A. D., The reconstruction of ecosystems, 1983, Journal of Applied Ecology, 20, 1-17
- Bradshaw A., Restoration of mined lands – using natural processes, 1997, Ecological Engineering, 8, 255-269
- Braubon J. C., Allard P., Toutain J. P., Diffuse volcanic emissions of carbon dioxide from Vulcano Island, Italy, 1990, NATURE, 344, 51-53
- Brooks P. D., Scxhmidt S. K., Williams M. W., Winter production of CO<sub>2</sub> and N<sub>2</sub>O from alpine tundra: enviromental controls and relationship to inter-système C and N fluxes, 1997, Oecologia, 110, 403-413
- Brooks P. D., McKnight D., Elder K., Carbon limitation of soil respiration under winter snowpacks: potential feedbacks between growing season and winter carbon fluxes, 2004, Global Change Biology, 11, 231-238
- Busch A., Alles S., Gensterblum Y., Prinz D., Dewhurst D. N., Raven M. D., Stanjek H., Krooss B. M., Carbon dioxide storage potential of shales, 2008, International Journal of Greenhouse Gas Control, 2, 297-308

- Cairns M. A., Brown S., Helmer E. H., Baumgardner G. A., Root biomass allocation in the world's upland forests, 1997, *Oecologia*, 111, 1-11
- Cao Guangmin, Tang Y., Mo W., Wang Y., Li Y., Zhao X., Grazing intensity alters soil respiration in an Alpine meadow on the Tibetan Plateau, 2004, *Soil Biology and Biochemistry*, 36, 237-243
- Carpenter E. J., Lin S., Capone D. G., Bacterial Activity in South Pole Snow, 2000, *Applied and Environmental Microbiology*, 4514-4517
- Casper, Julie, K., GREENHOUSE GASES: Worldwide Impacts, New York: Facts On File, inc., 2010, ISBN 978-0-8160-7264-4
- Coleman D. C., Crossley D. A. Jr., Hendrix P. F., *Fundamentals of Soil Ecology*, 2004, Elsevier, ISBN 0-12-179726-0
- Comstedt D., Boström B., Ekblad A., Autotrophic and heterotrophic soil respiration in a Norway spruce forest: estimating the root decomposition and soil moisture effects in a trenching experiment, 2011, *Biogeochemistry*, 104, 121-132
- Costigan P. A., Bradshaw A. D., Gemmell R. P., The reclamation of acidic colliery spoil. I. Acid production potential, 1981, *Journal of Applied Ecology*, 18, 865-878
- Coxson D. S., Parkinson D., WINTER RESPIRATORY ACTIVITY IN ASPEN WOODLAND FOREST FLOOR LITTER AND SOILS, 1987, *Soil Biol. Biochem.*, 19, 49-59
- Dancer W. S., Handley J. F., Bradshaw A. D., Nitrogen accumulation in kaolin mining wastes in Cornwall I. Natural Communities, 1977, *Plant and Soil*, 48, 153-167
- Davidson E. A., Belk E., Boone R. D., Soil water content and temperature as independent or cofounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest, 1998, *Global Change Biology*, 4, 217-227
- Denman, K.L., G. Brasseur, A. Chidthaisong, P. Ciais, P.M. Cox, R.E. Dickinson, D. Hauglustaine, C. Heinze, E. Holland, D. Jacob, U. Lohmann, S Ramachandran, P.L. da Silva Dias, S.C. Wofsy and X. Zhang, 2007: Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Du E., Zhou Z., Li P., Jiang L., Hu X., Fang J., Winter soil respiration during soil-freezing process in a boreal forest in Northeast China, 2013, *Journal of Plant Ecology*, 6, 349-357
- Edwards A. C., Cresser M. S., Freezing and Its Effect on Chemical and Biological Properties of Soil, 1992, *Advances in Soil Science*, 18, 59-79
- Fan T. W.-M., Lane A. N., Shenker M., Bartley J. P., Crowley D., Higashi R. M., Comprehensive chemical profiling of gramineous plant root exudates using high-resolution NMR and MS, 2001, *Phytochemistry*, 57, 209-221

- Fisher T. P., Chiodini G., Chapter 45 – Volcanic, Magmatic and Hydrothermal Gases, In: The Encyclopedia of Volcanoes (Second Edition), 2015, Academic Press, 779-797, ISBN 978-0-12-385938-9
- Fitzhugh R. D., Driscoll C. T., Groffman P. M., Tierney G. L., Fahey T. J., Hardy J. P., Effects of soil freezing on soil solution nitrogen, phosphorus, and carbon chemistry in a northern hardwood ecosystem, 2001, Biogeochemistry, 56, 215-238
- Foley Jonathan A., Ramankutty N., A Primer on the Terrestrial Carbon Cycle: What We Don't Know But Should, In: THE GLOBAL CARBON CYCLE: Integrating humans, Climate, and the Natural World, Field Christopher B., Raupach Michael R., 2003, SCOPE, 62
- Franklin O., Högberg P., Ekblad A., Ågren G. I., Pine Forest Floor Carbon Accumulation in Response to N and PK Additions: Bomb <sup>14</sup>C Modelling and Respiration Studies, 2003, Ecosystems, 6, 644-658
- Frouz J., Keplin B., Pižl V., Tajovský K., Starý J., Lukešová A., Nováková A., Balík V., Háněl L., Materna J., Düker Ch., Chalupský J., Rusek J., Heinkele T., Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences, 2001, Ecological ENgineering, 17, 275-284
- Frouz J., Nováková A., Development of soil microbial properties in topsoil layer during spontaneous succession in heaps after brown coal mining in relation to humus microstructure development, 2005, Geoderma, 129, 54-56
- Frouz J., Elhottová D., Kuráž V., Šourková M., Effects of soil macrofauna on other soil biota and soil formation in reclaimed and unreclaimed post mining sites: Results of a field micorcosm experiment, 2006, Applied Soil Ecology, 33, 308-320
- Frouz J., Prach K., Pižl V., Háněl L., Starý J., Tajovský K., Materna J., Balík V., Kalčík J., Řehounková K., Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites, 2008, European Journal of Soil Biology, 44, 109-121
- Frouz J., Diggelen R. V., Pižl V., Starý J., Háněl L., Tajovský K., Kalčík J., The effect of topsoil removal in restored heathland on soil fauna, topsoil micrtostructure, and cellulose decomposition: implications for ekosystém restoration, 2009a, Biodivers Conserv, 18, 3963-3978
- Frouz J., Pižl V., Cienciala E., Kalčík J., Carbon storage in post-mining forest soil, the role of tree biomass and soil bioturbation, 2009b, Biogeochemistry, 94, 111-121
- Gaudinski J. B., Trumbore S. E., Davidson E. A., Zheng S., Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes, 2000, Biogeochemistry, 51, 33-69
- Gerke J., Römer W., Beißner L., The quantitative effect of chemical phosphate mobilization by carboxylate anions on P uptake by a single root. II. The importance of soil and plant parameters for uptake of mobilized P, 2000, J. plant Nutr. Soil Sci., 163, 213-219
- Gray H. J., Plant dispersal and colonisation, 1982, Ecology of Quarries (ed. B. M. K. Davies), NERC/ITE Cambridge, 27-31

- Gresse M., Vandemeulebrouck J., Byrdina S., Chiodini G., Roux P., Rinaldi A. P., Wathelet M., Ricci T., Letort J., Petrillo Z., Tuccimei P., Lucchetti C., Sciarra A., Anatomy of a fumarolic system inferred from a multiphysics approach, 2018, Scientific Reports, 8, 1-11
- Grogan P., Illeris L., Michelsen A., Jonasson S., Respiration of recently-fixed plant carbon dominates mid-winter ecosystem CO<sub>2</sub> production in sub-arctic heath tundra, 2001, Climatic Change, 50, 129-142
- Guo I. B., Gifford R. M., Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis, 2002, Global Change Biology, 8, 345-360
- Hansen G. K., Jensen C. R., Growth and Maintenance Respiration in Whole Plants, Tops, and Roots of *Lolium multiflorum*, 1977, Physiol. Plant., 39, 155-164
- Hanson P. J., Edwards N. T., Garten C. T., Andrews J. A., Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations, 2000, Biogeochemistry, 48, 115-146
- Hays. J. D., Imbrie J., Shackleton N. J., Variations in the Earth's Orbit: Pacemaker of the Ice Ages, 1976, SCIENCE, 194, 1121-1132
- Heim A., Brunner I., Frey B., Frossard E., Luster J., Root exudation, organic acids, and element distribution in roots of Norway spruce seedlings treated with aluminum in hydroponics, 2001, J. Plant Nutr. Soil. Sci., 164, 519-526
- Helingerová M., Frouz J., Šantrůčková H., Microbial activity in reclaimed and unreclaimed post-mining sites near Sokolov (Czech Republic), 2010, Ecological Engineering, 36, 768-776
- Hildenbrand A., Schlömer S., Krooss B. M., Littke R., Gas breakthrough experiments on pelitic rocks: comparative study with N<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub>, 2004, Geofluids, 4, 61-80
- Hillel D., Environmental Soil Physics, 1998, ACADEMIC PRESS, Elsevier, ISBN 978-0-12-348525-0
- Horáčková M., Řehouňková K., Prach K., Are seed and dispersal characteristics of plants capable of predicting colonization of post-mining sites?, 2016, Environ Sci Pollut Res, 23, 13617-13625
- Houghton R. A., TROPICAL DEFORESTATION AND ATMOSPHERIC CARBON DIOXIDE, 1991, Climatic Change, 19, 99-118
- Hubbard R. M., Ryan M. G., Elder K., Rhoades C. C., Seasonal patterns in soil surface CO<sub>2</sub> flux under snow cover in 50 and 300 year old subalpine forests, 2005, Biogeochemistry, 73, 93-107
- Hütsch B. W., Augustin J., Merbach W., Plant rhizodeposition – an important source for carbon turnover in soils, 2002, J. Plant Nutr. Soil Sci., 165, 397-407
- IPCC, Climate Change 2001: The scientific basis. IPCC Third Assessment Report., 2001, Cambridge University Press, new York

- Jackson R. B., Canadell J., Ehleringer J. R., Mooney H. A., Sala O. E., Schulze E. D., A global analysis of root distribution for terrestrial biomes, 1996, *Oecologia*, 108, 389-411
- Janssens I. A., Crookshanks M., Taylor G., Ceulemans R., Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> increases fine root production, respiration, rhizosphere respiration and soil CO<sub>2</sub> efflux in Scots pine seedlings, 1998, *Global Change Biology*, 4, 871-878
- Jarvie D. M., Hill R. J., Ruble T. E., Pollastro R. M., Unconventional shale-gas systems: The Mississippian Barnett Shale of north-central Texas as one model for thermogenic shale-gas assessment, 2007, *AAPG Bulletin*, 91, 4, 475-499
- Jeon P. R., Choi J., Yun T. S., Lee C.-H, Sorption equilibrium and kinetics of CO<sub>2</sub> on clay minerals from subcritical to supercritical conditions: CO<sub>2</sub> sequestration at nanoscale interfaces, 2014, *Chemical Engineering Journal*, 255, 705-715
- Jochimsen M. E. A., Reclamation of colliery mine spoil founded on natural succession, 1996, *Water, Air, and Soil Pollution*, 91, 99-108
- Karacan C. Ö., Swelling-induced volumetric strains internal to a stressed coal associated with CO<sub>2</sub> sorption, 2007, *International Journal of Coal Geology*, 72, 3-4
- Kareiva P., Watts S., McDonald R., Boucher T., Domesticated Nature: Shaping Landscapes and Ecosystems for Human Welfare, 2007, *SCIENCE*, 316, 1866-1869
- Kutsch, W., Schimel, J., & Deneff, K. (2010). Measuring soil microbial parameters relevant for soil carbon fluxes. In W. Kutsch, M. Bahn, & A. Heinemeyer, *Soil Carbon Dynamics: An Integrated Methodology* (pp. 169-186). Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 9780511711794
- Lankao Patricia Romero, Pathways of regional development and the carbon cycle. In: *THE GLOBAL CARBON CYCLE: Integrating humans, Climate, and the Natural World*, Field Christopher B., Raupach Michael R., 2003, *SCOPE*, 62
- Larsen J. W., The effects of dissolved CO<sub>2</sub> on coal structure and properties, 2004, *International Journal of Coal Geology*, 57, 63-70
- Lashof, Daniel A., *THE DYNAMIC GREENHOUSE: FEEDBACK PROCESSES THAT MAY INFLUENCE FUTURE CONCENTRATIONS OF ATMOSPHERIC TRACE GASES AND CLIMATIC CHANGE*, 1989, *Climatic Change*, 14, 213-242
- Levy-Varon J. H., Schuster W. S. F., Griffin K. L., The autotrophic contribution to soil respiration in a northern temperate deciduous forest and its response to stand disturbance, 2012, *Oecologia*, 169, 211-220
- Lewicki J. L., Evans W. C., Hilley G. E., Sorey M. L., Rogie J. D., Brantley S. L., Shallow soil CO<sub>2</sub> flow along the San Andreas and Calaveras Faults, California, 2003, *JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH*, 108
- Li J., Chang D., Yang X., Impact and simulation of soil organic carbon on soil water infiltration process, 2015, *African Journal of Agricultural Research*, 10, 1434-1441

- Li Ch., Peng Y., Nie X., Yang Y., Yang L., Li F., Fang K., Xiao Y., Zhou G., Differential responses of heterotrophic and autotrophic respiration to nitrogen addition and precipitation changes in a Tibetan alpine steppe, 2018, *Scientific Reports*, 8:16546, 1-13
- Luo Y., Zhou X., *Soil Respiration and the Environment*, 2006, Elsevier, ISBN 978-0-12-088782-8
- Ma H., Mo L., Crowther T. W., Maynard D. S., van den Hoogen J., Stocker B. D., Terrer C., Zohner C. M., The global distribution and environmental drivers of aboveground versus belowground plant biomass, 2021, *Nature Ecology & Evolution*, 5, 1110-1122
- Maier-Reimer E., Hasselmann K., Transport and storage of CO<sub>2</sub> in the ocean – an inorganic ocean-circulation carbon cycle model, 1987, *Climate Dynamics*, 2, 63-90
- Martin J. G., Bolstad P. V., Ryu S., Chen J., Modeling soil respiration based on carbon, nitrogen, and root mass across diverse Great Lake forests, 2009, *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 1722-1729
- Meng Q., Wang X., Wang X., Liu P., Lei Y., Zhang L., Jiang Ch., Shi B., Origin of shale gas in the Triassic Yanchang Formation, Ordos Basin, China, 2017, *Petroleum Science and Technology*, 35, 969-974
- Milyukova I. M., Kolle O., Varlagin A. V., Vygodskaya N. N., Schulze E. D., Lloyd J., Carbon balance of a southern taiga spruce stand in European Russia, 2002, *Tellus*, 54B, 429-442
- Monson R. K., Lipson D. L., Burns S. P., Turnipseed A. A., Delany A. C., Williams M. W., Schmidt S. K., Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition, 2006, *Nature*, 439, 711-714
- Moreno-Mateos D., Barbier E. B., Jones P. C., Jones H. P., Aronson J., López-López J. A., McCrackin M. L., Meli P., Montoya D., Benayas J. M. R., Anthropogenic ecosystem disturbance and the recovery debt, 2016, *NATURE COMMUNICATIONS*, 8, 1-6
- Ngao J., Longdoz B., Granier A., Epron D., Estimation of autotrophic and heterotrophic components of soil respiration by trenching is sensitive to corrections for root decomposition and changes in soil water content, 2007, *Plant Soil*, 301, 99-110
- Nobrega S., Grogan P., Deeper Snow Enhances Winter Respiration from Both Plant-associated and Bulk Soil Carbon Pools in Birch Hummock Tundra, 2007, *Ecosystems*, 10, 419-431
- Oertel C., Matschullat J., Andreae H., Drauschke T., Schröder C., Winter Ch., Soil respiration at forest sites in Saxony (Central Europe), 2015, *Environmental Earth Sciences*, 3, 2405-2412
- Olsson P., Linder S., Giesler R., Högberg P., Fertilization of boreal forest reduces both autotrophic and heterotrophic soil respiration, 2005, *Global Change Biology*, 11, 1745-1753
- Page, A. L. (Ed.). (1983). *Methods of Soil Analysis*. Agronomy Monographs. doi:10.2134/agronmonogr9.2.2ed

- Prentice, I. C., Farquah G. D., Fasham M. J. R., Goulden M. L., Heimann M., Jaramillo V. J., Khashgi H. S., Le Quéré C., Scholes R. J., Wallace D. W. R., The Carbon Cycle and Atmospheric carbon Dioxide, 2001. In: Climate change 2001: the scientific basis (Contribution of Working Group I to the Third Assessments Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change), edited by Houghton, J., Ding Y., Griggs D. J., Noguer M., van der Linden P. J., Dai X., Maskell K., Johnson C. A., Cambridge: cambridge University Press,
- Pries C. E. H., Schuur E. A. G., Natali S. M., Crummer K. G., Old soil carbon losses increase with ekosystém respiration in experimentally thawed tundra, 2015, nature climate change, 6, 214-218
- Qian J. H., Doran J. W., Walters D. T., Maize plant contributions to root zone aviable carbon and microbial transformations of nitrogen, 1997, Soil Biol. Biochem., 29, 1451-1462
- Quére Le Corinne, Metzl N., Natural Processes Regulating the Ocean Uptake of CO<sub>2</sub>, In: THE GLOBAL CARBON CYCLE: Integrating humans, Climate, and the Natural World, Field Christopher B., Raupach Michael R., 2003, SCOPE, 62
- Raich J. W., Schlesinger W. H., The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate, 1992, Tellus, 44B, 81-99
- Reinmann A. B., Templer P. H., Increased soil respiration in response to experimentally reduced snow cover and increased soil freezing in a temperate deciduous forest, 2018, Biogeochemistry, 140, 359-371
- Rice DD. 1993. Composition and Origins of Coalbed Gas: Chapter 7 in Law, B E; Rice, D D (eds) SG 38: Hydrocarbons from Coal. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa pp 159-184
- Ross D. J. K., Bustin R. M., The importance of shale composition and pore structure upon gas storage potential of shale gas reservoirs, 2009, Marine and Petroleum Geology, 26, 916-927
- Sagan, Carl, MULLEN, George, Earth and Mars: Evolution of Atmospheres and Surface Temperatures, 1972, SCIENCE, 177, 52-56
- Seen Lo danny, Ramesh B. R., Nair K. M., Martin M., Arrouays D., Bourgeon G., Soil carbon stocks, deforestation and land-cover changes in the Western Ghats biodiversity hotspot (India), 2010, Global Change Biology, 16, 1777-1792
- Sharma K. D., Kumar S., Gough L. P., Rehabilitation of Gypsum-Mined Lands in the Indian Desert, 2001, Arid Land Research and Management, 15, 61-76
- Sharma K. D., Kumar P., Gough L. P., Sanfilippo J. R., Rehabilitation of a lignite mine-disturbed area in the Indian desert, 2004, Land Degrad. Develop., 15, 163-176
- Schimel D. S., House J. I., Hibbard K. A., Bousquet P., Ciais P., Peyin P., Braswell B. H., Apps M. J., Baker D., Bondeau A., Canadell J., Churkina G., Cramer W., Denning A. S., Field C. B., Friedlingstein P., Goodale C., Heimann M., Houghton R. A., Melillo J. M., Moore III B., Murdiyarso D., Noble I., Pacala S. W., Prentice I. C., Raupach M. R., Rayner

- P. J., Scholes R. J., Steffen W. L., Wirth C., Recent patterns and mechanisms of carbon Exchange by terrestrial ecosystems, 2001, NATURE, 414, 169-172
- Schimel J. P., Clein J. S., MICROBIAL RESPONSE TO FREEZE-THAW CYCLES IN TUNDRA AND TAIGA SOILS, 1996, Soil Biol. Biochem., 28, 1061-1066
  - Schimel J. P., Bilbrough C., Welker J. M., Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities, 2004, Soil Biology & Biochemistry, 36, 217-227
  - Schimel J., Balser T. C., Wallenstein M., Microbial stress-response physiology and its implications for ekosystém function, 2007, Ecology, 88, 1386-1394
  - Schindlbacher A., Zechmeister-Boltenstern S., Kitzler B., Jandl R., Experimental forest soil warming: response of autotrophic and heterotrophic soil respiration to a short-term 10°C temperature rise, 2008, Plant Soil, 303, 323-330
  - Schindlbacher A., Zechmeister-Boltenstern S., Jandl R., Carbon losses due to soil warming: Do autotrophic and heterotrophic soil respiration respond equally?, 2009, Global Change Biology, 15, 901-913
  - Schlesinger W. S., Lichter J., Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO<sub>2</sub>, 2001, NATURE, 411, 466-469
  - Skawinski R., Considerations referring to coal swelling accompanying the sorption of gases and water, 1999, Arch.Min. Sci., 44, 425-434
  - Skopp J., Jawson M. D., Doran J. W., Steady-State Aerobic Microbial Activity as a Function of Soil Water Content, 1990, Soil Science Society of America journal, 54, 1619-1625
  - Smith R. A. H., Bradshaw A. D., The use of metal tolerant plant populations for the reclamation of metaliferous wastes, 1979, Journal of Applied Ecology, 16, 595-612
  - Smith V. C., Bradford M. A., Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time, 2003, Appl. Soil Ecol., 24, 197-203
  - Speight J. G., Chapter 1 – Origin of Shale Gas, In: Shale Gas Production Processes, 2013, Gulf Professional Publishing, 1-23, ISBN 9780124045712
  - Sprugel D. G., Ryan M. G., Brooks J. R., Vogt K. A., Martin T. A., Respiration from the Organ Level to the Stand, 1995, in: Ohysiology of Conifers, edited by Smith W. K., Hinckley T. M., Academic Press, 255-299, ISBN 9780080925912
  - Stern Paul C., HUMAN INTERACTIONS WITH THE CARBON CYCLE, 2002, In the United States of America: NATIONAL WASHINGTON ACADEMY PRESS, ISBN 0-309-08420-2
  - Stewart V. I., Scullion J., Principles of managing man-made soils, 1989, Soil use and management, 5, 109-116
  - Sun L., Hu T., Kim J. H., Guo F., Song H., Lv X., Hu H., The effect of fire disturbance on short-term soil respiration in typical forest of Greater Xing'an Range, China, 2014, Journal of Forestry Research, 25, 613-620

- Šourková M., Frouz J., Šantrůčková H., Accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus during soil formation on alder spoil heaps after brown-coal mining, near Sokolov (Czech Republic), 2005, *Geoderma*, 124, 203-214
- Tambach T. J., Bolhuis P. G., Smit B., 2004, A Molecular Mechanism of Hysteresis in Clay Swelling, *Angew. Chem.*, 116, 2703-2706
- Tang J., Baldocchi D. D., Spatial-temporal variation in soil respiration in an oak-grass savanna ekosystém in California and its partitioning into autotrophic and heterotrophic components, 2005, *Biogeochemistry*, 73, 183-207
- Thornley J. H. M., Respiration, Growth and Maintenance in Plants, 1970, *NATURE*, 227, 304-305
- Tierney G. L., Fahey T. J., Groffman P. M., Hardy J. P., Fitzhugh R. D., Driscoll C. T., Soil freezing alters fine root dynamics in a northern hardwood forest, 2001, *Biogeochemistry*, 56, 175-190
- Toy T. J., An assessment of surface-mine reclamation based upon sheetwash erosion rates at the Glenrock coal company, Glenrock, Wyoming, 1989, *Earth Surface Processes and Landforms*, 14, 289-302
- Van Wijnen H. J., Bakker J. P., Nitrogen and phosphorus limitation in a coastal barrier salt marsh: the implications for vegetation succession, 1999, *Journal of Ecology*, 87, 265-272
- Vincent G., Shahriari A. R., Lucot E., Badot P.-M., Epron D., Spatial and seasonal variations in soil respiration in a temperate deciduous forest with fluctuating water table, 2006, *Soil Biology & Biochemistry*, 38, 2527-2535
- Vindušková, O., Dvořáček, V., Prohasková, A., Frouz, J. 2014. Distinguishing recent and fossil organic matter – A critical step in evaluation of post-mining soil development – using near infrared spectroscopy. *Ecological Engineering*, 73: 643-648.
- Vindušková, O., Sebag, D., Cailleau, G., Frouz, J. 2015. Methodological comparison for quantitative analysis of fossil and recently derived carbon in mine soils with high content of aliphatic kerogen. *Organic Geochemistry*, 89-90: 14-22.
- Walker, James C. G. a Hays P. B., A NEGATIVE FEEDBACK MECHANISM FOR THE LONG-TERM STABILIZATION OF EARTH'S SURFACE TEMPERATURE, 1981, *JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH*, 86, 9776-9782
- Wan S., Norby R. J., Ledford J., Weltzin J. F., Responses of soil respiration to elevated CO<sub>2</sub>, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland, 2007, *Global Change Biology*, 13, 2411-2424
- Wang Y., Liu H., Chung H., Yu L., Mi Z., Geng Y., Jing X., Wang S., Zeng H., Cao G., Zhao X., He J.-S., Non-growing-season soil respiration is controlled by freezing and thawing processes in the summer monsoon-dominated Tibetan alpine grassland, 2014, *Global Biogeochem. Cycles*, 28, 1081-1095
- Watts C. W., Eich S., Dexter A. R., Effects of mechanical energy inputs on soil respiration at the aggregate and field scales, 2000, *Soil & Tillage Research*, 53, 231-243

- Wei W., Weile Ch., Shaopeng W., Forest soil respiration and its heterotrophic and autotrophic components: Global patterns and responses to temperature and precipitation, 2010, *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 1236-1244
- Winston G. C., Sundquist E. T., Stephens B. B., Trumbore S. E., Winter CO<sub>2</sub> fluxes in a boreal forest, 1997, *Journal of geophysical research*, 102, 28 795-28 804
- Witzgall K., Vidal A., Schubert D. I., Höschen C., Schweizer S. A., Buegger F., Pouteau V., Chenu C., Mueller C. W., Particulate organic matter as a functional soil component for persistent soil organic carbon, 2021, *NATURE COMMUNICATIONS*, 12, 1-10
- Wu Ch., Liang N., Sha L., Xu X., Zhang Y., Lu H., Song L., Song Q., Xie Y., Heterotrophic respiration does not acclimate to continuous warming in a subtropical forest, 2016, *Scientific Reports*, 6, 1-7
- Yan J., Chen L., Li J., Li H., Five-year Soil Respiration Reflected Soil Quality Evolution in Different Forest and grassland Vegetation Types in the Eastern Loess Plateau of China, 2013, *Clean – Soil, Air, Water*, 41, 680-689
- Zachos, James, Pagani M., Sloan L., Thomas E., Billups K., Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present, 2001, *SCIENCE*, 292, 686-693
- Zhang H., Organic matter incorporation affects mechanical properties of soil aggregates, 1994, *Soil & Tillage Research*, 31, 263-275
- Zhang Z. Q., Shu W. S., Lan C. Y., Wong M. H., Soil seed bank as an input of seed source in revegetation of lead/zinc mine tailings, 2001, *Restor Ecol*, 9, 378-385
- Zhang J., Clennell M. B., Liu K., Pervukhina M., Chen G., Dewhurst D. N., Methane and Carbon Dioxide Adsorption on Illite, 2016, *Energy Fuels*, 30, 10643-10652
- Zhu Ch., Ma Y., Wu H., Sun T., La Pierre K. J., Sun Z., Yu Q., Divergent Effects of Nitrogen Addition on Soil Respiration in a Semiarid Grassland, 2016, *Scientific Reports*, 6, 1-8
- Zierl B. a Bugmann H., Sensitivity of carbon cycling in the European Alps to changes of climate and land cover, 2007, *Climatic Change*, 85, 195-212
- Zimov S. A., Davidov S. P., Zimova G. M., Davidova A. I., Chapin III F. S., CHapin M. C., Reynolds J. F., Contribution of Disturbance to Increasing Seasonal Amplitude of Atmospheric CO<sub>2</sub>, 1999, *SCIENCE*, 284, 1973-1976