Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí (B1601)
Studijní obor: BOZP (1604R007)

Tomáš Kopecký

Autotrofní a heterotrofní respirace půd
Autotrophic and heterotrophic soil respiration

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

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

Praha, 2019

Charles University
Faculty of Science

Study programme: Ekologie a ochrana prostředí (B1601)
Branch of study: BOZP (1604R007)

Tomáš Kopecký

Autotrophic and heterotrophic soil respiration

Autotrofní a heterotrofní respirace půd

Type of thesis:

Bachelor´s thesis

Supervisor:
prof. Mgr. Ing. Jan Frouz, CSc.

Prague, 2019

Abstrakt

Cílem této studie je popsat autotrofní a heterotrofní respiraci půd na rekultivovaných a nerekultivovaných plochách poblíž Sokolova (Česká republika) pomocí jeden rok dlouhého výzkumu na výsypkách a zároveň přinést literární rešerši na toto téma. Bylo zjištěno, že teplota i rozdíly mezi plochami mají statisticky významný vliv na respiraci, ale při teplotě kolem 0°C na nerekultivovaných plochách dochází k velkému nárůstu respirace. Tento jev je potřeba podrobit dalšímu výzkumu který nám umožní popsat dynamiku přirozeného vývoje ekosystémů na důlních výsypkách. Teplota neměla statisticky významný vliv na respiraci na nerekultivovaných výsypkách, což poukazuje na limitaci jiným faktorem.

The goal of this study is to describe autotrophic and heterothrophic respiration on mine heaps near Sokolov (Czech Republic) through literary research and a one year long research on mine heaps. Results show that the temperature and site difference have statistically significant impact on respiration, however, at temperatures around 0 degrees celsius, there were significant increases in respiration on unreclaimed sites. This phenomenon needs to be explored by further research for our understanding of natural succession dynamics on mine heaps. Temperature was not statistically significant for respiration on unreclaimed sites. That points to limitation of respiration by another factor.

Prohlášení:

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

V Praze, 17.5.2019

Podpis

Obsah

Abstrakt 1
1. Úvod 2
1.1. Hlavní otázky a hypotézy 3
2. Literární přehled 4
2.1. Cyklus uhlíku ve vztahu ke globálnímu oteplování 4
2.1.1. Skleníkový jev a jeho vazba na cyklus uhlíku 4
2.1.2. Cyklus uhlíku 5
2.1.3. Role půdy v cyklu uhlíku 7
2.1.4. Lesní ekosystémy jako sink uhlíku 8
2.2. Respirace půdy 10
2.2.1. Autotrofní a heterotrofní respirace 10
2.2.2. Závislost na druhu vegetace a dostupnosti uhlíku v půdě 11
2.2.3. Závislost na teplotě a vlhkosti půdy 13
2.2.4. Měření půdní respirace a oddělení autotrofní a heterotrofní respirace 16
2.3. Rekultivace a přírodní sukcese po těžbě 18
2.3.1. Disturbance způsobená těžbou 18
2.3.2. Sukcese na výsypkách 19
2.3.3. Rekultivace výsypek 21
2.3.4. Vývoj vegetace a půd na výsypkách 23
3. Metodika 25
3.1. Studované plochy 25
3.2. Postup měření 26
3.3. Zpracování dat 27
4. Výsledky 27
5. Diskuze 31
6. Závěr 32
7. Seznam literatury 33

1. Úvod

Povrchové doly narušují velké plochy krajiny a disturbují tamější ekosystémy. Velké množství půdy je odtěženo a uloženy na výsypky, které překrývají původní ekosystémy. Porozumění obnově těchto ploch je důležité pro pochopení přírodních sukcesních procesů a nastolení správného přístupu k jejich rekultivaci. A je tedy třeba pochopit jaký mají vliv různé přístupy k obnově ekosystémů po těžbě (Bradshaw, 1997). Jedním z významných ekosystémových procesů, které je třeba obnovit, je cyklus uhlíku a akumulace organické hmoty v půdě (Bradshaw, 1983). Organická hmota v půdě slouží nejen jako zásobník uhlíku, ale jejím postupným rozkladem dochází i k uvolňování živin a ovlivňuje řadu dalších půdních vlastností (vsakování a zadržování vody v půdě, půdní teplotu, pH půdy a mnoho dalších) (Frouz et al., 2001). Globálně pak půda představuje jeden z nejvýznamnějších zásobníku uhlíku, obsahuje asi 3x tolik uhlíku kolik je v atmosféře a tak tok CO_2 z půdy představuje jeden z nejvýznamnějších toků CO_2 v terestrických ekosystémech (GLOBE, 2009). Z těchto důvodů je pochopení vývoje toku uhlíku na disturbovaných plochách důležité nejen pro pochopení vývoje těchto ploch ale i v globálním měřítku. Konkrétně produkce CO2 z půdy. Respirace půdy je důležitá pro globální koloběh uhlíku ale i pro řadu lokálních procesů z nichž některé byli popsány výše. Půdní respirace může také sloužit jako citlivý indikátor vývoje ekosystému (Bujalský et al., 2014; Helingerová et al., 2010). respirace půdy je složena z respirace podzemních částí rostlin (autotrofní respirace) a z respirace půdních mikroorganismů rozkládajících půdní organickou hmotu (heterotrofní respirace). Oba tyto typy respirace jsou řízeny různými faktory, mají různý význam jak na lokální, tak na globální úrovni (Edwards et al., 1970; Hanson et al., 2000). Nicméně oddělení autotrofní a heterotrofní respirace je metodicky obtížné a zejména na výsypkových půdách je zatím jen málo studií, které se tímto problémem zabývají (Bartuška a Frouz, 2010). Jedním

z nejvýznamnějších faktorů ovlivňujících míru jak autotrofní, tak heterotrofní respirace je teplota (Kutsch et al., 2009). Korelace mezi teplotou a mírou respirace je již delší dobu známá, ale ohledně vlivu jednotlivých složek respirace na rekultivovaných a nerekultivovaných plochách je potřeba provést více studií, a to i během zimních měsíců kdy vlivy jako jsou nízké teploty či sněhová pokrývka mohou mít zásadní vliv na respiraci (Contosta et al. 2016; Skogland et al., 1988), což je opět aspekt, který nebyl příliš studován. V této práci jsem se zaměřil na sledování sezónních změn půdní respirace na výsypkách po povrchové těžbě uhlí, vliv rekultivace a přírodní sukcese na respiraci a na oddělení autotrofní a heterotrofní respirace na výsypkách v okolí Sokolova (Česká republika).

1.1. Hlavní otázky a hypotézy

Jak na rekultivovaných, tak na sukcesních plochách bude respirace monotónně narůstat s teplotou půdy, tato závislost na teplotě bude podobná jak u ploch rekultivovaných, tak u ploch nerekultivoaných a nebude ani ovlivněna přítomností kořenů

Půda s přítomností kořenů bude mít větší respiraci než plošky půdy, kde byly kořeny experimentálně odstraněny.

Rekultivované plochy budou mít vyšší respiraci než plochy nerekultivované díky urychlení jejich vývoje lidským zásahem.

Respirace bude nižší na vrcholcích než v depresích nerekultivovaných ploch.

2. Literární přehled

2.1. Cyklus uhlíku ve vztahu ke globálnímu oteplování

2.1.1. Skleníkový jev a jeho vazba na cyklus uhlíku

Na planetu dopadá krátkovlnné vysoce energetické záření ze slunce, jehož největší podíl se nachází v rozmezí vlnových délkách od 380 nm do 740 nm neboli viditelné části spektra a pro které je atmosféra z větší části propustná. Následně je část tohoto záření odražena mraky, povrchem země a na vodních plochách. Část tohoto záření je využita na odpaření vody. Zbylé přicházející záření ohřeje svrchní vrstvu planety včetně oceánů. Poté začne ohřátý povrch země vyzařovat dlouhovlnné záření s nižší energií v opačném směru do atmosféry. Skleníkové plyny jako oxid uhličitý a vodní pára jsou schopny absorbovat toto dlouhovlnné záření přicházející ze země (Sawyer, 1972). Frekvenci tohoto infračerveného záření, které je molekula schopna přijmout se odvíjí od vibračních hladin dané molekuly (Archer, 2010). Následně toto záření vyzařují ve všech směrech a tím jeho část vrací zpět k povrchu. Díky tomu se snižuje odchod tepla a teplota v atmosféře je vyšší, než by byla v případě absence skleníkových plynů. Zvyšování koncentrací oxidu uhličitého v atmosféře může vést ke změnám v bilanci skleníkového jevu a oteplení atmosféry (Sawyer, 1972). Krom oxidu uhličitého a vodní páry jsou další významné skleníkové plyny methan, oxidy dusíku a freony (Archer, 2010). Dlouhodobé sledování koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře daleko od bodových zdrojů znečištění (na jižním pólu a na vrcholku sopky Mauna Loa na Havaji). Poukazují na očekávané zvyšování koncentrace oxidu v atmosféře (Sawyer, 1972).

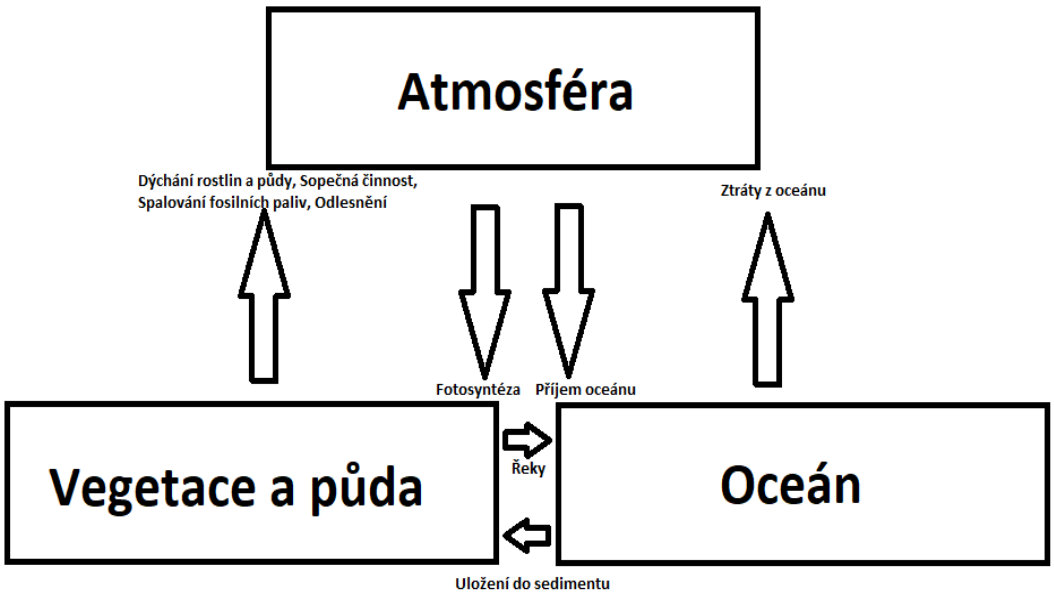
Rovnováha cyklu uhlíku je narušena lidskou činností. Spalování fosilních paliv spolu se změnou funkce suchozemských

ekosystémů, zejména vypalování pralesů a další změny v užívání krajiny a půdy, vedou ke zvýšenému přesouvání uhlíku z terestrických ekosystémů směrem do atmosféry. Odebírání uhlíku z atmosféry do terestrických či oceánských ekosystémů je zdlouhavý proces, a i přez to, že akumulace uhlíku v terestrických ekosystémech a oceánech roste, stálý přísun antropogenních emisí uhlíku do atmosféry má za následek dlouhodobé změny ve stabilitě tohoto cyklu a následné zvyšování koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře (Schimel et. al., 2005).

2.1.2. Cyklus uhlíku

Cyklus uhlíku je proces výměny uhlíku mezi komponenty, kterými jsou atmosféra, oceán a pevninské ekosystémy (Schimel et. al., 2005). Tyto komponenty mohou být označovány jako propady, pokud je jejich výdej uhlíku menší než jejich příjem z jiného komponentu koloběhu uhlíku, nebo jako zdroje uhlíku v případě, že jejich výdej převyšuje nad příjmem. Proces propojující jednotlivé komponenty koloběhu, při kterém se přesouvá uhlík z jednoho komponentu na druhý, se nazývá tok uhlíku (angl. carbon flux) (GLOBE, 2009). Pokud jsou z bilance vynechány antropogenní prvky, cyklus se jeví jako stabilní (Schimel et. al., 2005).

Vezmeme-li v úvahu cyklus o délce milénia, množství zadržovaného uhlíku se v jednotlivých komponentech výrazně nemění (Schimel et. al., 2005).



Obrázek 1-Zjednodušený diagram globálního koloběhu uhlíku.

Během sezónních cyklů můžeme pozorovat snížení koncentrace uhlíku v atmosféře během letního období na severní polokouli. Tento jev se přisuzuje spotřebovávání uhlíku fotosyntézou pro růst autotrofních organismů. Na severní polokouli je více pevniny než na jižní, proto zde během letních měsíců roste více rostlin, které tudíž asimilují více uhlíku (Sawyer, 1972). Během period o délce desítek až stovek tisíc let se na planetě střídají takzvané doby ledové a meziledové. Jde o jev z velké části způsobený změnou osy rotace země. Tyto změny se nazývají Milankovichovi cykly a mění poměr dopadajícího záření na různé zeměpisné šířky planety (Archer, 2010). Během dob ledových se polární permafrost rozšíří převážně po severní polokouli a velké množství uhlíku z atmosféry se uloží do oceánského propadu částečně i díky lepší rozpustnosti oxidu uhličitého v chladnější vodě (Archer a Ganopolski, 2005). Následné snížení koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře ochlazuje klima na planetě. V delším období trvající milióny let, se změny cyklu uhlíku jeví jako stabilizační prvek klimatu udržující víceméně stabilní teplotu planety, převážně díky kladným a záporným zpětným vazbám jednotlivých složek. Pokud například dojde ke změně podmínek vedoucích ke zrychlenému odběru uhlíku z atmosféry vlivem

procesu, který má pozitivní zpětnou vazbu s teplotou, jako kupříkladu zvýšení chemického zvětrávání, snížená koncentrace uhlíku v atmosféře zapříčiní pokles teploty a tím i zpomalení tohoto procesu na úroveň, kdy se tok uhlíku vyrovná procesům, jejichž tok směřuje opačným směrem zpět do atmosféry. Tímto způsobem se znovu navodí rovnovážný stav (Archer, 2010).

2.1.3. Role půdy v cyklu uhlíku

Půda má vysoký potenciál jako propad (sink) uhlíku, jelikož zhruba dvě třetiny uhlíku v půdě jsou pevně vázány v organických sloučeninách s dlouhou dobou cirkulace, řádově desítky až tisíce let. Rychlost cirkulace se zvyšuje od pólů směrem k rovníku. Tato změna je přisuzována změně porostu, teplot, hustot, vlhkosti, zrnitosti, okysličenosti a dalším faktorům ovlivňujícím půdní vlastnosti (Schimel, 1994). Pozitivní zpětná vazba rozkladu půdního uhlíku na zvyšování teploty by mohla vést k urychlení navyšování oxidu uhličitého v atmosféře a zesílení globální změny klimatu. Avšak díky negativním zpětným vazbám jako například cyklus dusíku, který je během zvyšování teplot přístupnější pro rostliny a způsobuje zrychlené zabudovávání organického uhlíku do půdy, a tím efektivně zpomaluje ztrátu uhlíku v půdě, se tento jev zpomaluje až o polovinu (Schimel, 1994). Významným způsobem výskytu uhlíku v půdě jsou zbytky odumřelých rostlin, kořenů a opad stromového patra. Množství uhlíku zde uložené se přibližně rovná zemské primární produkci a doba jeho obratu je zhruba jeden rok. V oblastech s opakovanými přirozenými požáry se uhlík v půdě ukládá i v podobě dřevěného uhlí. Z celkového uhlíku, který se dostane do půdy, je jen malá část uchována v hlubších vrstvách. Většinový podíl zbytků rostlin je rozložen v půdě na oxid uhličitý, který se převážně difuzí dostává do atmosféry. Tento proces se nazývá půdní respirace (Archer, 2010; GLOBE, 2009; Schimel et. al., 2005).

Kácením lesů a přeměnou na zemědělskou půdu se zvyšuje rychlost eroze a snižuje půdní zásoba uhlíku (Kavian et al., 2014; Schlesinger, 1984). Dokud většinu půdy zakrývala vegetace, změna v bilanci uhlíku v terestrických ekosestémech byla velmi malá. Při krátkodobém hospodaření s půdou se změny neprojevují v případě, že je po ukončení činnosti dovolen rychlý návrat vegetace (Schlesinger, 1986), která pro svůj růst odebírá oxid uhličitý z atmosféry a opadem listí či odumřením napomáhá jeho návratu zpět do půdy (GLOBE, 2009). Snížený příjem uhlíku z opadu a odumřelých částí rostlin vede ke zvýšenému rozkladu dlouhodobých zásob uhlíku, který vyrovnává vzniklý nedostatečný příjem uhlíku pro půdní mikroflóru. Ztráta uhlíku z horních labilních vrstev dosahuje až padesáti procent. Největší příspěvek na této degradaci má zvýšení půdní respirace způsobené kultivací půdy pro dlouhodobé zemědělské využití. Tento jev není nezvratný a při ponechání zemědělské půdy opětovnému sukcesnímu zalesnění se koncentrace půdního uhlíku vrátí zpět na původní hladinu před zásahem (Schlesinger, 1984).

2.1.4. Lesní ekosystémy jako sink uhlíku

Značná část půdního uhlíku se vyskytuje ve formě organického uhlíku vázaného v živých složkách přírody jako jsou rostliny, zvířata a bakterie či houby (GLOBE, 2009; Sawyer, 1972). Rostliny svou biomasou převyšují ostatní z těchto skupin a uchovávají tedy nejvíce uhlíku v podobě listů, kořenů, odumřelého materiálu a dřeva. Rostliny získávají uhlík v podobě oxidu uhličitého z atmosféry během fotosyntézy a část zabudovávají do svých tkání. Při fotosyntéze rostlina kombinuje oxid uhličitý z atmosféry a vodu odebíranou kořeny z půdy a jejich spojením vytváří karbohydráty, které částečně využívá k tvorbě tkání a zbytek rozkládá, aby získala energii na životní procesy (Cairns et al., 1997; Luo et al., 2006).

Nejvýznamnější rostliny vzhledem k množství uchovaného uhlíku jsou stromy převážně díky dřevu, které obsahuje od sedmdesáti do devadesáti procent biomasy z lesů (Cairns et al., 1997). Dorůstají největších rozměrů a jejich dlouhověkost jim dovoluje vybudovat největší objem biomasy v podobě pomalu rostoucí velmi husté tkáně. Různé rostlinné tkáně mají po odumření i různé dobry rozkladu. Nejrychleji se rozkládají tkáně listů a nejdéle dřevo, jehož strukturu mohou rozložit pouze specializovaní rozkladači, a tím napomáhá ke vzniku dlouhodobých zásob uhlíku v půdě (GLOBE, 2009).

Podle odhadů lesy zadržují sedmdesát až devadesát procent nadzemní i podzemní biomasy půdních ekosystémů (Houghton et al., 2009). Pozdně sukcesní lesy nejsou s atmosférou v bilanční rovnováze a vstup uhlíku je pro ně větší než jeho výdej. Na globální úrovni se tato nerovnost může významně projevovat odebíráním uhlíku z atmosféry (Lugo a Brown, 1986). Lesy tedy fungují jako významný propad uhlíku, i když se rychlost hromadění uhlíku v lese s rostoucí sukcesí snižuje. Během přírodních disturbancí dojde k odlesnění ploch o různých rozlohách a k rychlému uvolňování uhlíku z půdy následkem rozkladu čerstvě odumřelých stromů a odkrytím půdy. Nedlouho po disturbanci se začne les obnovovat a rychle akumulovat uhlík zpět (Houghton et al., 2009). Disturbance způsobené vlivem člověka, mezi které patří převážně odlesňování za účelem využití půdy k zemědělství, mají zpočátku stejný vliv na ztrátu uhlíku jako přírodní disturbance, ale půda je dlouhodobě odkryta a vystavena vlivům podporující erozi a ztrátu uhlíku. Dlouhodobá ztráta lesní pokrývky půdy vede k uvolňování uhlíku do atmosféry a půda se poté v bilanci uhlíku jeví jako zdroj uhlíku (Schlesinger, 1984; GLOBE, 2009).

2.2. Respirace půdy

2.2.1. Autotrofní a heterotrofní respirace

Půdní respirace je proces uvolňování oxidu uhličitého dýcháním kořenů rostlin, půdní fauny a mikroorganismů jako jsou heterotrofní bakterie a houby (Edwards et al., 1970; Hanson et al., 2000). Půdní respirace způsobuje přesun zhruba poloviny z celkově uvolňovaného uhlíku z půdních ekosystémů. U rostlinného dýchání hovoříme o takzvané autotrofní respiraci a u mikroorganismů o respiraci heterotrofní. Heterotrofní respirace odpovídá zhruba 66% z celkové respirace u nelesních ekosystémů. Se zvyšující se hloubkou v půdním profilu se kvantita respirace snižuje. Jednotlivé složky respirace zjevně nestejným dílem ovlivňují různé faktory jako například vlhkost, teplota a míra fotosyntézy. Oba děje tedy budou mít různé odezvy na abiotické faktory. Například heterotrofní respirace se může z důvodu vysokých teplot a nízké vlhkosti během letních měsíců snížit, zatímco autotrofní respirace na tyto podmínky reaguje mírněji (Zhou et al., 2007). Heterotrofní respirace je především odrazem dostupnosti rozložitelného uhlíku v půdě pro rozkladače jako jsou bakterie a houby (Globe, 2009). Heterotrofní respirace je úzce spjata i s cykly dusíku, fosforu a síry. Během rozkladu opadu dochází v jeho složení k zvyšování podílu dusíku, fosforu a síry oproti uhlíku, který je prodýchán, zatímco ostatní živiny jsou vázány v biomase mikrobiálních (Luo a Zhou, 2006). Autotrofní respirace je dána aktivitou rostlin. Závisí na objemu biomasy kořenů a dostupnosti karbohydrátů z nadzemních částí rostlin pro kořeny (Globe, 2009; Zhou et al., 2007).

2.2.2. Závislost na druhu vegetace a dostupnosti uhlíku v půdě

Autotrofní respirace blízce koreluje s biomasou kořenů a jejich specifickou respirací. Tyto faktory jsou závislé na druhu rostliny a produktivitě ekosystému (Luo a Zhou, 2006). Největší biomasu kořenů mají lesy a keřové biomy s průměrnou hodnotou 5 kg m^{-2}, zatímco louky, travnaté plochy, pole a pouště mají biomasu kořenů podstatně menší s průměrnou hodnotou pod 1,5 kg m^{-2} (Jackson et al., 1996). Proto bude vliv autotrofní respirace na celkovou respiraci větší u lesních biomů než v travnatých. Přenos karbohydrátů ke kořenům, a tudíž i jejich míra respirace je závislá na druhu rostliny, jejímu věku a podmínkách ve kterých roste (Luo a Zhou, 2006). Pokud je půda chudá na živiny, vodu a rostlina je vystavena větší míře slunečního záření, poměr biomasy kořenů je v zásadě větší vůči nadzemní části rostlin. Tento poměr je také větší u travních ekosystémů oproti lesním ekosystémům (Rogers et al., 1996). Heterotrofní respirace je silně stimulována množstvím dostupného uhlíku. V korelaci s vegetací jde převážně o množství a druh sloučenin, které uvolňují kořeny do svého blízkého okolí jako takzvané exudáty (Luo a Zhou, 2006). Tyto sloučeniny se dělí podle jejich způsobu uvolňování z kořenů. Prvními z nich jsou látky rozpustné ve vodě, které jsou kořenem uvolňovány samovolně a bývají to cukry, aminokyseliny, organické kyseliny, hormony a vitamíny. Dále enzymy a polymerní karbohydráty, které jsou uvolňovány metabolickými procesy vyžadující dodávání energie. Poté látky uvolněné během autolýzy buněk neboli procesu rozkladu buňky pomocí enzymů během sebedestrukce, nebo odumření celých kořenů během jejich obnovy. A látky uvolňované v podobě plynů jako ethylen nebo oxid uhličitý. Během výzkumů v laboratorních podmínkách bylo množství uhlíku, který rostlina zachytí oproti uhlíku transportovanému ke kořenům, velice různorodé a dosahovalo od třiceti do šedesáti procent (Lynch a Whipps, 1990).

Půdní respirace silně koreluje s vegetačním typem. Nejmenší respirace byla pozorována v chladných nebo suchých biomech jako jsou tundry či pouště a největší půdní respirace v biomech se stále vysokou teplotou a vlhkostí jako tropické lesy. Lesy mírného pásu a travnaté plochy se svou mírou respirace nachází mezi tundrou a tropickým lesem (Raich a Schlesinger, 1992), ale jejich postavení vůči sobě zatím není úplně prozkoumáno (Raich a Tufekcioglu, 2000). Některé výzkumy ukazují že sezónní variace půdní respirace je vegetačně nezávislá (Yan et al., 2013). Při statistickém vyhodnocení různých prací provedených stejnými výzkumníky, stejnou metodikou měření a v navzájem podobných lokalitách se ukázalo, že půdní respirace na travnatých plochách je zhruba o dvacet procent vyšší než v lesních ekosystémech a zároveň byla o dvacet pět procent vyšší než na přilehlých polích. Rozdíl mezi travnatým ekosystémem a lesem by mohl být vysvětlen zadržováním uhlíku ve dřevě, zatímco travnaté ekosystémy posílají více produktů fotosyntézy do půdy (Raich a Tufekcioglu, 2000). Další data poukazují i na větší respiraci listnatých lesů oproti jehličnatým lesům, a to zhruba o deset procent (Weber 1985, 1990; Hudgens a Yavitt, 1997). Jako možnými faktory určující míru půdní respirace mezi listnatým a jehličnatým lesem mohou být rozdíly v nakládání s uhlíkem, množství a kvalita opadu a respirace kořenů. Nakládání s uhlíkem jehličnatých stromů poukazuje na pomalejší cyklus než u listnatých stromů, což podporuje data ohledně větší respirace listnatých lesů (Raich a Tufekcioglu, 2000). Respirace v opadu je větší pod listnatými stromy oproti jehličnanům, narozdíl od půdní respirace, u které je tento trend opačný. Dále byla pozorována korelace mezi půdní respirací a obsahem uhlíku v opadu. Oproti opadu z listnatých stromů se u jehličnanů větší množství uhlíku vyskytovalo ve formě ligninu. Lignin se od ostatních forem uhlíku v opadu liší podstatně pomalejším rozkladem. Vezmeme-li dvě várky opadu se stejným poměrem uhlíku vůči dusíku, opad kde je uhlík ve formě ligninu bude vykazovat menší respiraci (Tewary et al. 1982).

Uhlíkaté organické sloučeniny přivádí do půdy primární produkce rostlin ať už jako opad, odumírání kořenů nebo kořenové exudáty (Luo a Zhou, 2010; Lynch a Whipps, 1990, Raich a Schlesinger, 1992). Čím více uhlíku se dostává do půdy, tím více může půda respirovat, ale pro rozklad různých částí opadu a kořenů jako je lignin, celulóza a další vodou rozpustné látky jsou zapotřebí specializované mikroorganismy. Tímto může dostupnost uhlíku v opadu ovlivnit poměr mezi respirací půdy a ukládáním uhlíku do dlouhodobých zásob v horizontu (Luo a Zhou, 2010). Půdní zásoba uhlíku se dělí na dva hlavní zásobníky, blízko povrchu, kde je uhlík dostupnější pro mikroorganismy a čas obratu uhlíku velice krátký, a větší zásobník hlouběji v horizontu půdy s daleko delším obratem (Bradley-Cook a Virginia, 2015; Raich a Schlesinger, 1992). Dlouhodobé zásobníky z větší části obsahují huminové kyseliny a fulvokyseliny jakožto hůře rozložitelné organické látky syntetizované půdními mikroby (Schlesinger, 1977). S rostoucím věkem půdy se zvyšuje i množství dlouhodobě uložených sloučenin uhlíku a potenciál k respiraci, ale kvalita organických sloučenin se s věkem a hloubkou půdy snižuje převážně díky poklesu poměru mezi uhlíkem a dusíkem (Bradley-Cook a Virginia, 2015). V lesních ekosystémech je obsah uhlíku v živých rostlinách a čerstvém opadu mezi čtyřiceti pěti a padesáti procenty (Schlesinger, 1977).

2.2.3. Závislost na teplotě a vlhkosti půdy

Teplota zásadně ovlivňuje velké množství fyzikálních i biochemických procesů spojených s respirací půdy (Luo a Zhou, 2010.) Na globální, regionální i lokální úrovni je teplota společně s vlhkostí půdy nejdůležitějším klimatickým faktorem pro předvídání fyziologické aktivity mikroorganismů a obratu uhlíku v půdě (Kutsch et al., 2009). Nejčastěji se závislost půdní respirace na teplotě vyjadřuje jako Q_{10}. Neboli proporcionální změna respirace

při zvednutí teploty o deset stupňů celsia. Pokud se například Q_{10} rovná dvěma, míra respirace se při zvýšení teploty o deset stupňů zdvojnásobí. Příliš nízké teploty inhibují maximální účinnost enzymů jak rozpustných, tak i vázaných na membránách. Také je zde možná limitace funkce enzymů vázaných v membráně, pokud teploty klesnou pod takzvanou teplotu přechodu. Teplota přechodu je teplota, při které se membrána v kapalném skupenství přemění do gelového skupenství. Membrána v gelovém stavu má nejspíše redukované schopnosti prostupu látek a tím se procesy závislé na dodávání či odebírání reaktantů zpomalují. Při běžných teplotách, které respiračním procesům nejvíce vyhovují přestává být limitačním faktorem maximální účinnost enzymů. Namísto toho je respirace limitována nedostatečným přísunem energie v podobě substrátu či ATP (Atkin a Tjoelker, 2003). Při nadměrně vysokých teplotách může dojít k rozkladu enzymů a tím i k drastickému poklesu respirace (Luo a Zhou, 2010). Respirace kořenů se může poměrně rychle začít aklimatizovat, pokud je změna teploty dlouhodobá. Tedy teplotně závislé maximum respirace rostlin se může přesunout na jinou teplotu po aklimatizaci. Tato změna se může začít projevovat již mezi prvním a druhým dnem po změně okolní teploty. Respirace rostlin aklimatizovaných na chladnější teploty se bude během měření za standardních teplot jevit vyšší než respirace rostlin aklimatizovaných na zvýšenou okolní teplotu. Vliv klimatické změny a oteplení planety zvýšenou koncentrací oxidu uhličitého v atmosféře na respiraci může být aklimatizací organismů značně snižován, a dokonce úplně vyrušen. I když snížení respirace na úroveň před aklimatizací je zřejmě náhodné a nepravděpodobné na globální úrovni. Starší kořeny se neaklimatizují na nové teploty tak dobře jako nově rostoucí kořeny (Atkin a Tjoelker, 2003). Vliv teploty na půdní respiraci je silnější u půd s větším obsahem půdního uhlíku, nahromaděného organického materiálu na povrchu půdy a větším objemem biomasy kořenů (Bujalský et al., 2014).

Půdní vlhkost je dalším důležitým faktorem ovládající půdní respiraci (Carlyle a Ba Than, 1988; Luo a Zhou, 2010). V zásadě je půdní respirace nízká při malé půdní vlhkosti, dosáhne maxima při středních hodnotách půdní vlhkosti a poté začne znovu klesat při vysoké vlhkosti kdy voda začne vytvářet anaerobní podmínky v půdě ve kterých jsou aerobní procesy potlačeny. Nejlepší vlhkostní podmínky nastávají, pokud jsou makrospory převážně vyplněny vzduchem a dovolují dostatečný přístup kyslíku a mikrospory jsou z velké části zaplaveny vodou, která napomáhá difúzi rozpustných látek (Luo a Zhou, 2010). Při letních obdobích sucha je snížení respirace méně drastické u půd s dlouhodobě nižší průměrnou vlhkostí než u zamokřených půd aklimatizovaných na vyšší procento půdní vlhkosti. Společenstva hub v půdě jsou méně závislé na vlhkosti a vydrží respirovat při nižších vlhkosti než bakterie (Davidson et al., 1998). Některé mikroorganismy postrádají mechanismy potřebné k udržení stálého osmotického tlaku a nedokáží adekvátně reagovat na stres způsobený příliš vysokou či nízkou vlhkostí. Při nízké vlhkosti půdy bakterie snižují svou činnost až do stavu takzvané dormance. V tomto stavu se výrazně sníží respirace bakterií. Půdní vlhkost je nejvyšší během a ihned po srážkách. Následným odpařováním a povrchovým či podpovrchovým odtokem se vlhkost v půdě snižuje. Během srážek je často pozorováno výrazné zvýšení respirace půdy, nejspíše způsobené vytlačením plynů ze spor půdy. Zvýšená respirace se udržuje i několik týdnů po srážkách díky aktivaci mikrobiálních společenstev (Luo a Zhou, 2010).

Teplota a vlhkost jsou dohromady často velmi dobrými faktory pro odhadování půdní respirace. Teplota s vlhkostí pozitivně ovlivňují půdní respiraci, maximální interakce je viditelná při vysoké vlhkosti i teplotě. Pokud je vlhkost příliš nízká tak vliv teploty na respiraci začne klesat, jelikož limitujícím faktor, v tomto případě vlhkost, bude značně ovládat respiraci v půdě. Naopak bude-li teplota příliš nízká, vliv jaký má vlhkost na respiraci bude klesat.

Carlyle a Ba Than (1988) pozorovali, že během suchých období, kdy vlhkost klesla pod dvanáct a půl procenta, je určujícím faktorem respirace půdní vlhkost jakožto limitující faktor. Při vlhkosti převyšující hranici dvanácti a půl procent se začala projevovat negativní korelace mezi vlhkostí půdy a respirací (Carlyle a Ba Than, 1988). Yan J. X. et al. (2013) pozorovali korelaci vlhkosti s respirací převážně v letním období, když teplota stoupla nad deset stupňů celsia (Yan et al., 2013). V zimním období, kdy respirace může odpovídat od pěti do šedesáti procent celkové roční respirace z půdy, sněhová pokrývka napomáhá udržení stabilní vlhkosti a teploty nad bodem mrazu. Půdní vlhkost je v zimě dominantním faktorem v hlubších částech půdního horizontu, zatímco teplota má větší vliv na svrchní část půdy, jelikož je v těchto vrstvách teplota proměnlivá a často klesá pod bod mrazu. Při jarním tání může drastické zvýšení přísunu vody do půdy negativně ovlivnit respiraci přesycením pórů a vytvořením anaerobních podmínek v půdě (Contosta et al. 2016). Respirace dále může sloužit jako indikátor vývoje půd. Půda po disturbanci způsobené povrchovou těžbou vykazuje nízkou biologickou aktivitu, která je potřebná pro vytvoření půdní struktury (Helingerová et al., 2010). Půdní respirace tedy může sloužit jako indikátor celkové metabolické aktivity půdy (Bujalský et al., 2014). Během sukcese mikrobiální respirace klesá nejspíše kvůli snižujícímu se poměru dostupného uhlíku v půdě ku celkovému uhlíku (Helingerová et al., 2010).

2.2.4. Měření půdní respirace a oddělení autotrofní a heterotrofní respirace

Měření půdní respirace je významně ovlivněno způsobem, jakým je oxid uhličitý v porózním prostředí půdy transportován. Pohyb plynného oxidu uhličitého v půdě je ovlivněn koncentračním

a tlakovým gradientem a jeho koncentrace v půdě bývá vyšší než koncentrace v atmosféře. Proto jsou metody, které narušují půdu anebo gradienty v půdě v zásadě nevhodné pro přesné měření respirace půdy. Pro měření se tedy využívají převážně metody založené na uzavřených komorách, které měří respiraci na povrchu půdního profilu, nebo metody měřící koncentraci oxidu uhličitého v půdním profilu, takzvané plynné studny (gas well). Komorové metody se dále dělí na dynamické a statické. Dynamické metody dovolují vzduchu cirkulovat mezi sensorem, nejčastěji infračervený plynný analyzátor (IRGA) a komorou. Je měřena koncentraci oxidu v komoře za daný časový úsek. Při statických metodách se izoluje část atmosféry od okolí a poté dochází ke změně koncentrace v komoře která je kvantifikována a rychlost této změny je proporcionální toku CO_2 (Luo a Zhou, 2006).

Pro rozdělení autotrofní a heterotrofní respirace existuje vícero metod (Bartuška a Frouz, 2010). Některé metody jsou založeny na oddělení jednotlivých složek respirace a změření jejich míry respirace v laboratorních podmínkách a následné porovnání s měřením celkové respirace in situ. Nepřesnosti tohoto měření jsou převážně zapříčiněny disturbancí půdních vrstev a nevhodnými podmínkami ve kterých je měřena respirace extrahovaných kořenů. Ty pro správné určení respirace potřebují být v půdní atmosféře se specifickou koncentrací kyslíku a oxidu uhličitého (Hanson et al., 2000). In situ metody jsou nejčastěji založeny na změření respirace s a bez kořenů a následné porovnání. Pro odstranění vlivu kořenů lze použít vícero metod. Například odstraněním z půdy. Půda je poté navrácena bez kořenů zpět a je dbán důraz na neporušení jednotlivých vrstev půdy. Následnému prorůstání kořenů je zamezeno fyzickou bariérou. Dalším způsobem je žlábkování (trenching), při kterém se kořeny z půdy neodstraňují ale jsou pouze přeseknuty a poté je nainstalovaná fyzická bariéra pro zabránění návratu kořenů. Nevýhodou této metody je přispívání rozkládajících se kořenů k respiraci (Hanson et al., 2000). Velice slibnou metodou

pro budoucí využití je rozdělení autotrofní a heterotrofní respirace pomocí radiokarbonových metod (Bartuška a Frouz, 2010; Hanson et al., 2010). Během měření je sledován izotop uhlíku ^{14}C, jehož výskyt v atmosféře byl antropogenními vlivy navýšen, a to převážně během testů termonukleárních zbraní v atmosféře v šedesátých letech dvacátého století. Jeho koncentrace je porovnána s koncentrací před antropogenním navýšením. Tímto způsobem se dá rozlišit nově asimilovaný uhlík a uhlík z dlouhodobých zásob v půdě a následně jde odhadnout podíl autotrofní respirace vůči heterotrofní respiraci (Trumbore, 2000).

2.3. Rekultivace a přírodní sukcese po těžbě

2.3.1. Disturbance způsobená těžbou

Povrchová těžba způsobuje obrovské disturbance, dokonce až úplné zničení ekosystémů. Během povrchové těžby je velký objem nadložních horizontů uhelných vrstev odtěžen a uložena na těžební haldy. Místní ekosystémy jsou tedy zničeny buď odtěžením či překrytím vytěženou hlušinou (Helingerová et al., 2010). Tento materiál většinou obsahuje pouze velmi nízké koncentrace organického materiálu a vykazuje nízkou biologickou aktivitu (Frouz et al., 2001). Odhadovaná rozloha, kterou zasáhnou těžební práce poblíž Sokolova (Česká republika) v době ukončení v roce 2036 bude zhruba šest tisíc hektarů. Krom své nezanedbatelné rozlohy je disturbance z povrchové těžby také velice intenzivní disturbancí. Materiál je přesouván na výsypku a vytváří nánosy na původní ekosystémy i s převýšením například i sto metrů a více nad původní úroveň terénu. Zatímco odebíraný materiál z hloubek i dvě stě metrů pod přirozeným horizontem se výrazně liší ve svém složení oproti původní povrchové vrstvě půdy (Frouz et al., 2006). Na

výsypkách se poté potýkáme nejen se zničenou vegetací, ale i s absencí vhodné půdy. Půda po těžbě nemá vhodné fyzikální a chemické vlastnosti (má často extrémní zrnitost a příliš kyselé nebo příliš zásadité pH), chybí v ní mikrobiální oživení a často vykazuje extrémní nedostatek či přesycení určitými prvky. Toto znesnadňuje a zpomaluje přirozenou sukcesi (Bradshaw, 1983).

2.3.2. Sukcese na výsypkách

Přírodní sukcese je soubor přírodních procesů, které bez zásahu člověka navrací poškozený ekosystém do stavu kdy se vytvoří stabilní funkční vazby a půdy schopné podpořit růst vegetace, ekosystémy jsou tak do značné míry podobné ekosystémům před disturbancí (Bradshaw, 1997). Ekosystémy vzniklé sukcesí na důlních výsypkách jsou socioekonomický výhodné, díky nízkým nákladům na jejich obnovení. Přitom je známo, že iniciální stádia sukcese mohou podporovat výskyt vzácných a chráněných druhů rostlin a živočichů, zatímco sukcesně vzniklé lesní porosty mohou být použitelné například pro výrobu biomasy na výrobu energie (Frouz, 2014; Frouz et al., 2015a). Procesy přírodní sukcese nám mohou pomoci lépe porozumět vzniku a vývoji ekosystémů například po ustoupení ledovců při zalednění v době ledové nebo rozsáhlých disturbancí ať již přírodních či vzniklých lidským zásahem (Frouz et al., 2015b). Sukcese se skládá z řady procesů, zahrnujících kolonizaci plochy novými druhy, interakce těchto druhů mezi sebou a s abiotickým prostředím vedoucím k modifikaci tohoto prostředí, formování společenstev a celkovému vývoji ekosystémů. Kolonizace je na disturbancích často znesnadněna rozdílným složením a vlastnostmi půdy v narušených oproti okolním ekosystémům. Disturbované ekosystémy vykazují podobu s ostrovními ekosystémy. Limitujících faktorů je tedy schopnost organismů nalézt tento nově vzniklý prostor. Šíření může být také omezeno nepříznivými abiotickými faktory (Bradshaw, 1983). Pouhé dosažení plochy však

organismu nezajišťuje úspěšné uchycení a kolonizaci oblasti. Disturbované plochy, převážně těžebního charakteru, mají často nevhodné fyzikální či chemické podmínky pro spoustu organismů. Proto pouze ta část organismů, která byla schopna dosáhnout této plochy a která má adaptaci pro zdejší podmínky bude úspěšná v kolonizaci (Bradshaw, 1983). Různé charakteristiky semen mohou být významným činitelem pro uchycení semen během brzké sukcese (Cousens et al., 2008). Sukcesní plochy jsou zprvu osidlovány druhy s lehčími semeny, v dalších fázích druhy s těžkými semeny a až v pozdní sukcesi s začnou převažovat druhy se středně těžkými semeny. Charakteristiky týkající se šíření semen mohou sloužit k určování průběhu spontánní sukcese. (Horáčková et al., 2015) Fyzikální podmínky na disturbované ploše mohou zásadně ovlivnit úspěšnost kolonizace. Na charakteristických vlnách vzniklých při vykládání půdy z dolů na výsypky se více semenáčků usazuje na severní straně svahu (Frouz et al., 2015b).

Vhodné faktory prostředí jsou důležité i pro uchycení živočichů. Například rejsek vodní je zvyklý na vlhký lesní habitat a podmínky brzké sukcese výsypek po těžbě mu nevyhovuje. Proto se na těchto plochách šíří spíše Bělozubka nejmenší, která preferuje suché, nezalesněné habitaty (Rathke a Bröring, 2005). Některé organismy si mohou vyvinout resistenci, kterou předtím postrádali. Toto je velmi časté u ploch kontaminovaných kovy. Tolerance na kovy v přírodních habitatech není běžná a vzniká až při selekci z populace vyvíjející se na kontaminované půdě. Přes všechna tato úskalí má kolonizace těchto habitatů své výhody. Nevhodné plochy často skýtají útočiště mnohým druhům, které jsou náchylné na kompetici ostatních organismů (Bradshaw, 1983).

Po úspěšné kolonizaci započne vývoj ekosystémů. Během vývoje nastanou změny v disturbovaném ekosystému, které se mimo jiné významně dotýkají půd. V půdě i na úrovni celého ekosystému dochází postupně k akumulaci dusíku a organické hmoty. V iniciačních fázích vývoje může být vývoj vegetace často limitován

nedostatkem dusíku, jelikož není uvolňován z půdních minerálů, ale postupně akumulován fixací z atmosféry. Mnoho prvků se do půdy dostává zvětráváním půdních minerálů, vymýváním během srážek, vyzvedáváním z hlubších vrstev půdy pomocí rostlinných kořenů a biologickou fixací dusíku. Půdní struktura je také často nevhodná ale organismy ji začnou přizpůsobovat. Postupně dochází k zvětrávání primárních minerálů a postupné tvorbě půdních agregátů (Frouz et al., 2006). Což napomáhá zvyšovat dostupnost vody v půdě. Toxicita půdy se také s časem začne snižovat. Rychlé změny se projevují například ve změně pH, které je u důlních výsypek často příliš zásadité či kyselé (Bradshaw, 1983). Například na Sokolovských výsypkách (Česká republika) se pH s věkem plochy snižuje (Frouz a Nováková, 2005). Nemobilní prvky jako jsou těžké kovy se v půdě udrží velice dlouho a půdy s jejich obsahem mohou být bez vegetace i stovky let (Bradshaw, 1983).

Postupná změna půdních podmínek umožní uchycení dalších na půdu náročnějších druhů rostlin, které poté naopak stimulují další změny půdy. Tímto způsobem se ekosystém postupně vyvíjí od systému dominovaných pionýrskou bylinnou vegetací po klimax, i když ne všechna místa musí skutečně klimaxu dosáhnout (Frouz et al., 2008)

2.3.3. Rekultivace výsypek

Pro urychlení těchto sukcesních procesů lze na plochách zničených disturbancí provést úpravy, které urychlí vývoj ekosystému (Helingerová et al., 2010). Vznik hodnotné vegetace může trvat i sto let. Velký problém představuje omezení kolonizace. Převážně pokud má rostlina těžká semena a nenachází se v bezprostřední blízkosti. Je proto běžné že se na plochách vysazují žádoucí druhy rostlin, ale jelikož je jejich růst v období brzké sukcese po těžbě omezen limitujícími faktory, běžnou praktikou se

stává rozprostření dovezené svrchní vrstvy půdy pro podporu růstu (Bradshaw, 1997). Mocnost přidané zeminy je velmi variabilní od několika decimetrů až po mocnost čtyř metrů (Topp et al., 2001). Tato půda může být odebrána z plochy před zahájením těžby a uchována pro pozdější využití. Jiné metody využívají schopnosti určitých druhů razantně zlepšovat půdní vlastnosti během svého růstu (Helingerová et al., 2010). Zhutnění půdy je značný problém převážně pokud se na ploše pohybuje těžká technika. Jako nejuniverzálnější řešení se používá orba a kultivace půdy. Velký podíl na dlouhodobém řešení zhutnění půdy mají žížaly, které vytváří nezanedbatelné množství vhodné půdy na povrchu plochy, ale také tunelují v půdě a tím efektivně snižují zhutnění (Bradshaw, 1983). Původní prostorově heterogenní profil výsypek, který připomíná pravidelné vlny je před vysázením lesa srovnán. Následně je co nejdříve plocha zakryta vegetací, aby se zabránilo erozi vlivem vystavení počasí. Limitací v brzké sukcesi na rekultivovaných plochách je převážně množství uhlíku, dusíku a fosforu (Topp et al., 2001). Hlavním nedostatkovým prvkem je dusík. Může být dodáván pomocí hnojiv, ale ty bývají velmi drahá a většinou v nich bývá uhlík vázaný v nestabilních formách a nevydrží v půdě déle než jedno vegetační období. Dalším, mnohem lepším způsobem dodání dusíku se jeví kal z čistíren odpadních vod, který obsahuje velké množství dusíku ve stabilní formě. Nejdéle trvajícím řešením však zůstává výsadba rostlin fixujících dusík (Bradshaw, 1983, 1997). Během vývoje dochází také k přirozené akumulaci těchto prvků (Topp et al., 2001).

S dovezenou půdou se na plochu mohou dostat i vajíčka, dormantní stádia či dokonce živí půdní živočichové. Dalším způsobem jejich dodání na plochu mohou být i kořeny dovezených rostlin, na kterých se mohou zachytit. V mladých rekultivovaných plochách po těžbě hnědého uhlí v Porýní bylo nalezeno takové množství půdních živočichů, že přirozené množení uspokojivě nevysvětluje jejich množství. Přežití půdních živočichů, převážně

žížal, výrazně koreluje s obsahem organického uhlíku a bakteriální aktivita v půdě. Schopnost rostlin a živočichů zlepšovat půdní vlastnosti se zvětšuje s druhovou diverzitou na ploše (Topp et al., 2001). Toxicita ploch je dalším problémem, který je potřeba vyřešit. Jde převážně o nízké pH, kyselost půdy lze efektivně snížit vápněním. Těžké kovy lze do jisté míry z půdy odstranit přidáním organického materiálu, ale tato metoda se ukázala pouze jako krátkodobé řešení. Jako efektivnější východisko se ukázalo využití rostlin tolerantních na zvýšené koncentrace těžkých kovů. Toto řešení však může být problémové v případě pastvy na plochách, jelikož rostliny mohou akumulovat kovy a ty se mohou dostat do potravního řetězce. Poslední možností je překrytí plochy inertním překryvem, který zabrání pohybu kovů (Bradshaw, 1983).

2.3.4. Vývoj vegetace a půd na výsypkách

Rekultivace výsypek po těžbě je prováděna za účelem urychlení vývoje ekosystémů (Frouz a Nováková, 2005). Nebo pro přirozený vývoj vegetace v případě, kdy je nově vzniklá půda příliš toxická (Bradshaw, 1983). Přirozená sukcese je však ekonomicky výhodnější a její výsledky jsou srovnatelné (Bradshaw, 1997). Metody se však v některých aspektech vývoje ekosystémů značně liší a je potřeba porozumět těmto rozdílům. Například vegetace v rekultivovaných ekosystémech bývá složena z vybraných, často nepůvodních druhů pro danou oblast (Martínez-Ruiz et al., 2007). Během rekultivace jde o co nejrychlejší uchycení rostlin pro zamezení eroze. Běžně bývají semena rostlin zasazena do půdy, kde jsou příznivé vlhkostní podmínky, dostatečný styk semene s půdou a je snížená šance predace. Alternativou v případě, že nelze zasít pomocí těžké techniky, je hydraulické setí, během něhož se semena na půdu rozstřikují s vodou a případně aditivními látkami jako jsou hnojiva. Takto se semena nedostanou do půdy ale pouze na půdu jako

při přirozeném množení. Lze tedy při porovnání metod pozorovat, že oproti běžnému setí do půdy je přirozený rozptyl méně účinný, převážně kvůli nedostatečnému styku semena s půdou a nevhodným vlhkostním podmínkám (Roberts a Bradshaw, 1985). Rekultivace využívající hydraulické setí nepůvodní směsi druhů oproti přirozené sukcesi vykazuje mírný pozitivní efekt na diverzitu a zakrytí půdy zhruba po dobu prvních čtyř let v podmínkách Středozemního moře. Uchycena byla zhruba jen jedna polovina setých druhů a jejich početnost ve společenstvu se během let snižovala, zatímco domácí druhy byly přítomny na všech plochách (Martínez-Ruiz et al., 2007). Schopnost uchycení pozdně sukcesních druhů mezi pionýrskými druhy je důležité pro pochopení vývoje lesních ekosystémů po disturbanci a jednotlivých mezidruhových vazeb jako je kompetice či schopnost pionýrských druhů usnadnit následnou kolonizaci. Pozdně sukcesní dřeviny jako dub letní (*Quercus robur)* a buk lesní (*Fagus sylvatica*) se lépe usazují na sukcesních plochách oproti rekultivovaným plochám s vysázeným porostem olší (Alnus incana a Alnus glutinosa). Jejich růst nadzemních i podzemních částí byl větší než na rekultivovaných plochách. Jako příčina může být vyšší kompetice podrostu na rekultivované půdě či například lepší podmínky v mikro habitatech sukcesních ploch, které nebyly vyrovnány jako plochy rekultivované. Ukázalo se, že pozdně sukcesní stromy preferují severní svahy a deprese vln (Frouz et al., 2015b). Nejspíše díky zvýšené vlhkosti a většímu hromadění opadu (Frouz et al., 2015b; Sun et al., 2018).

Pro efektivní obnovu ekosystémů je zapotřebí obnova půdních vlastností. Převážně svrchní vrstvy půdy, do které se vlivem rostlin dostává uhlík a je následně půdní biotou přeměňován a zabudováván do hlubších vrstev. Pro úspěšné obnovení ekosystému na výsypkách je tedy potřebné porozumět vlivům na půdní biotu během vývoje krajiny na výsypkách po těžbě. Množství a heterogenita druhů půdní bioty s věkem ploch po těžbě v zásadě roste. Toxicita půdy či nižší přísun opadu u jehličnatých stromů může vést ke zpomalení sukcese

půdních organismů. U listnatých lesů je nárůst počtu půdních organismů rychlejší a je zde větší podíl organismů vázaných na vrstvu opadu na půdě. Pozdně sukcesní stav se na různých plochách může lišit podle zdejších podmínek a odpovídá tomu i složení organismů. Organismy, které se živí opadem přeměňují značnou část tohoto opadu a vylučují ho jako fekální pelety, které se akumulují do fermentační vrstvy. Takto se rapidně akumuluje organická hmota ve svrchních vrstvách půdy (Frouz et al., 2001). Během přirozené sukcese na výsypkách je hustota půdních organismů oproti rekultivaci nižší. Nejvíce se tento rozdíl projevuje u žížal, které se liší i v zastoupení druhů. Na rekultivovaných plochách jsou kromě epigeických druhů přítomny i druhy endogeické. Během středně pokročilé fáze vývoje ekosystému je díky nižší aktivitě žížal fermentační vrstva vytvořená makrofaunou silnější na přirozené sukcesi oproti rekultivaci. Toto poukazuje na to, že velikost půdních struktur nezávisí pouze na organismech, které tuto vrstvu vytváří, ale také na organizmech, které ji rozrušují. Rozdíly mezi sukcesí a rekultivací v ohledu tvoření půdní struktury jsou významné pouze během prvních asi čtyřiceti let. Poté je rozdíl zanedbatelný. Přirozená sukcese je tedy v určitých případech dobrým prostředkem pro vývoj půdních struktur po těžbě, zejména není-li rychlost obnovy ekosystémů důležitým faktorem (Frouz et al., 2007).

3. Metodika

3.1. Studované plochy

Studie byla provedena na výsypkách po povrchové těžbě hnědého uhlí v blízkosti Sokolova v České republice (50°14‘21‘‘ N, 12°39‘24‘‘ E). Plocha se nachází v nadmořské výšce 500 až 700 metrů. Průměrný úhrn ročních srážek je asi 650 mm a průměrná teplota je 6,8 °C (Frouz et al., 2001; Šourková et al., 2005). Studie proběhla na dvou plochách, rekultivovaná plocha je stará 45 let a byly zde vysazeny olše lepkavé a olše šedá (*Alnus glutinosa, Alnus*

incana) (Šourková et al., 2005), druhá plocha, stará 32 let byla ponechána přirozenému vývoji a byla samovolně kolonizována vegetací, převážně vrba jíva, bříza bělokorá a topol osika (Salix caprea, Betula pendula a Populus tremula) (Frouz et al., 2008).

Půda na výsypkách je hlavně složena z třetihorských jílů, které mají pH na začátku zásadité s klesající tendencí (Frouz a Nováková, 2005). Na rekultivovaných plochách byla navezená půda před sázením vyrovnána těžkou technikou, zatímco na sukcesních plochách žádné takové zásahy nebyly provedeny a zůstaly zde paralelní řady vysoké až dva metry s vrcholky ve vzdálenosti asi čtyři až osm metrů od sebe (Frouz et al., 2008).

3.2. Postup měření

Půdní respirace byla měřena jednou měsíčně od února 2018 do února 2019. Během dne byla provedena měření v sedm ráno a ve dvě odpoledne. Během července, srpna a září bylo navíc provedeno měření v devět večer. K měření byl použit přístroj LI-8100A s dvaceti centimetrovou komorou. (LI-COR inc, Lincoln, NE, USA)

Měřili jsme na dvaceticentimetrových límcích, které byly zasunuty do země nejpozději měsíc před prvním měřením. Dvě plochy byly rozděleny podle způsobu vývoje ekosystému po těžbě na přírodní sukcesi (dále jako plocha S) a na plochy rekultivované (dále jako plocha A). Na ploše A bylo nainstalováno šest límců na náhodně vybraná místa ve dvojicích a na ploše S bylo těchto límců celkem dvanáct. Plocha S byla nadále rozdělena na dva mikrohabitaty a to vrcholek vlny (dále jako U) a spodek vlny (dále jako B). Každá dvojice límců se skládala z jednoho volného límce (dále jako K) a druhého límce pod kterým bylo zabráněno přístupu kořenů pevnou kruhovou bariérou o průměru třicet jedna centimetrů a hloubce dvacet tři centimetrů. Bariéra byla vsazena po vykopání půdy a odstranění všech viditelných zbytků kořenů. Při vracení půdy na své

místo byl kladen důraz na neporušení půdních vrstev. Na límcích byla vždy před měřením odstraňována vegetace a u límců bez kořenů i z vnitřní strany bariéry.

3.3. Zpracování dat

Pro výpočet respirace ze změny koncentrací v komoře byl použit lineární model nabízený výrobcem hardwaru (LI-COR inc, Lincoln, NE, USA). Pro posouzení vlivu teploty, plochy a kořenů byly použity zobecněné lineární modely (GLM), vyhodnocení bylo provedeno v programu STATISTICA 13. Jako kontinuální prediktor byla použita teplota.

4. Výsledky

GLM vykazuje že na respiraci má statisticky významný vliv teplota půdy a rozdíl mezi plochami (Tabulka 1).

Tabulka 1-Výsledky generálního lineárního modelu sledujícího vliv teploty jako kontinuálního prediktoru a typu plochy a přítomnosti kořenů jako kategorického prediktoru.

	F	p
Teplota	28,55	<0,0001
Kořeny	0,43	0,5138
Plocha	5,18	0,0232

Při vizualizaci dat (Obrázek 6) je patrná vyšší respirace na nerekultivovaných plochách (S). Při provedení GLM pouze na nerekultivované plochy (S) (Obrázek 3) nebyl prokázán statisticky významný vliv ani teploty a ani přítomnosti kořenů (Tabulka 2). Zatímco GLM pro rekultivované plochy (A) vykazuje statistickou závislost na teplotě i přítomnosti kořenů (Tabulka 3). Při vizualizaci dat (Obrázek 2) jsou patrné výkyvy respirací při teplotách pod 5°C a nad 20°C. Provedl jsem tedy statistické vyhodnocení dat pouze pro rozmezí od 5°C do 20°C (Obrázek 5), při kterém byly jako statisticky

významné vlivy označeny teplota a rozdíl mezi plochami (Tabulka 4). U nerekultivovaných ploch GLM neprokázal významný statistický vliv polohy plošky na vrcholku (U) či v depresi (B) (Tabulka 5).

Tabulka 2–Výsledky generálního lineárního modelu sledujícího vliv teploty jako kontinuálního prediktoru a přítomnosti kořenů jako kategoriálního prediktoru pouze pro data na nerekultivovaných plochách (S)

	F	p
Teplota	0,32	0,5734
Kořeny	0,03	0,852

Tabulka 3–Výsledky generálního lineárního modelu sledujícího vliv teploty jako kontinuálního prediktoru a přítomnost kořenů jako kategoriálního prediktoru, pouze pro data z rekultivovaných ploch

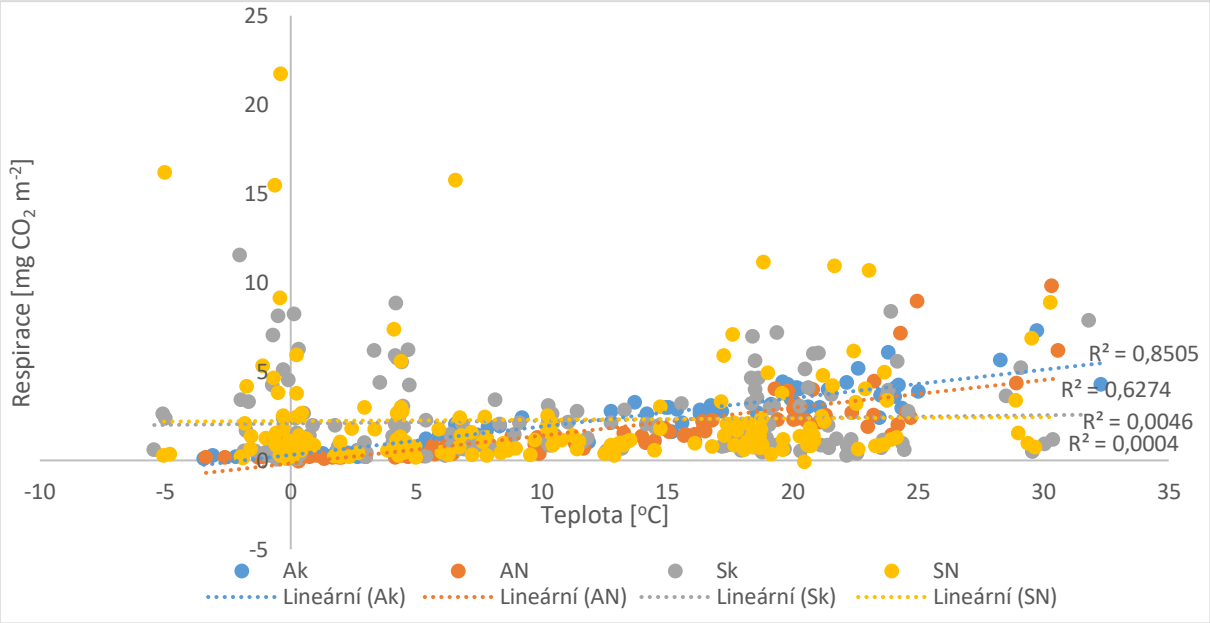
	F	p
Teplota	451,54	<0,0001
Kořeny	13,79	0,0003

Tabulka 4–Výsledky generálního lineárního modelu sledujícího vliv teploty jako kontinuálního prediktoru a typu plochy a přítomnost kořenů jako kategoriálního prediktoru, pouze pro data získaná při teplotách od 5°C do 20°C

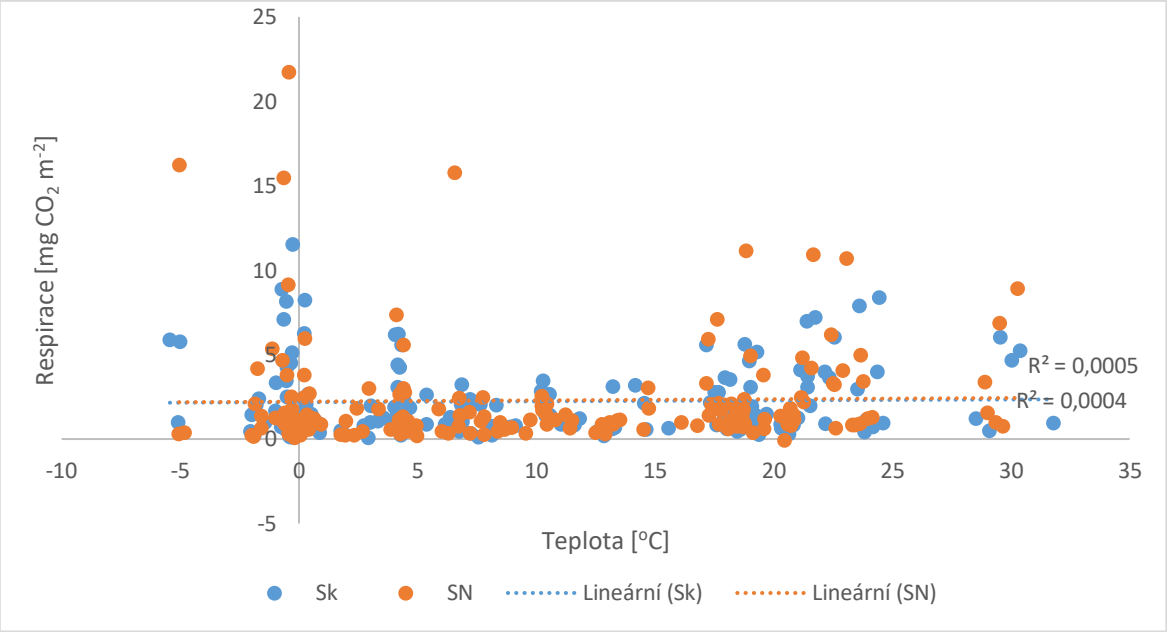
	F	p
Teplota	44,22	<0,0001
Kořeny	0,54	0,4622
Plocha	4,08	0,0447

Tabulka 5-Výsledky generálního lineárního modelu sledující vliv teploty jako kontinuálního prediktoru a polohy na vrcholku či v depresi jako kategorického prediktoru

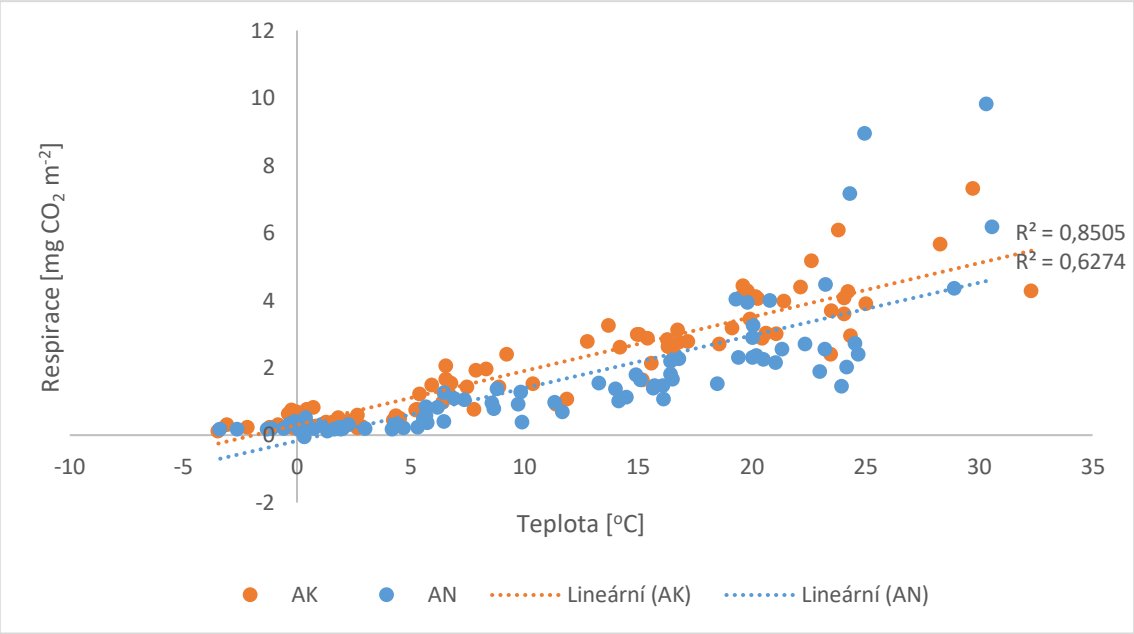
	F	p
Teplota	0,28	0,5946
Poloha	0,51	0,4746



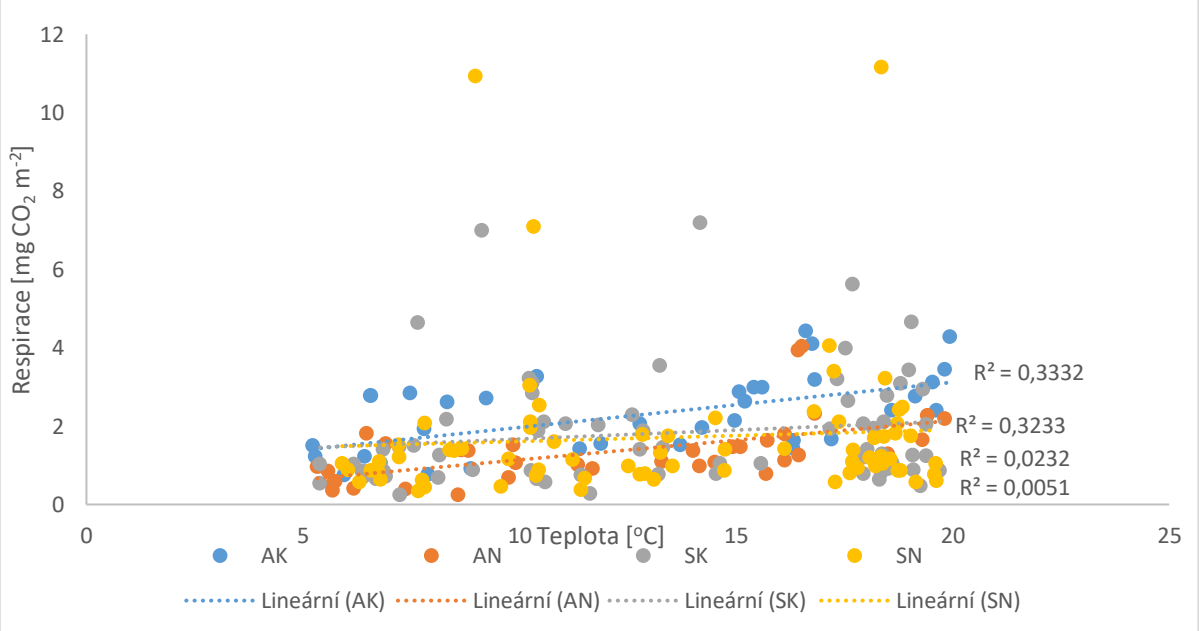
Obrázek 2-Závislost respirace půdy na teplotě pro rekultivované olšiny (A) a nerekultivované plochy (S) pro plošky s kořeny (K) a bez kořenů (N)



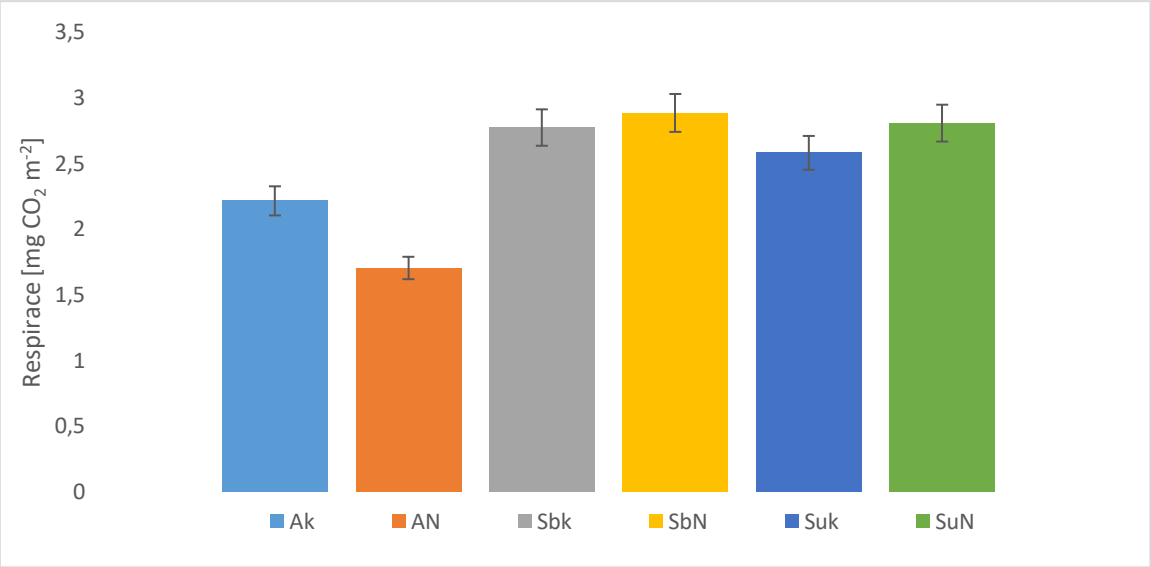
Obrázek 3–Závislost respirace půdy na teplotě pro nerekultivované plochy (S) pro plošky s kořeny (K) a bez kořenů (N)



Obrázek 4–Závislost respirace na teplotě pro rekultivované plochy (A) pro plošky s kořeny (K) a bez kořenů (N)



Obrázek 5-Závislost respirace na teplotě pro rekultivované olšiny (A) a nerekultivované plochy (S) pro plošky s kořeny (K) a bez kořenů (N), pouze pro data získaná při teplotách od 5°C do 20°C



Obrázek 6–Průměrné hodnoty respirace jednotlivých rekultivovaných (A) a nerekultivovaných (S) ploch pro plošky s kořeny (K) a bez kořenů (N) a plošky na vrcholku (u) a v depresi (b)

5. Diskuze

V této studii se vztah mezi respirací a teplotou statisticky lišil mezi plochami. Kdy na nerekultivovaných plochách (S) nebyl pozorován statisticky významný vliv teploty. Takovýto výsledek se shoduje s námitkou, kterou ve své práci rozvedli Subke a Bahn (2010), že pouhé měření abiotických faktorů nemůže vždy plnohodnotně predikovat respiraci a je zapotřebí se zaměřit na spojení abiotických a biotických procesů v půdě jako komplexu. Mezi další faktory potřebné k úspěšnému pochopení a predikci půdní respirace patří například alokace asimilátů rostlin do půdy, dynamika rozdělování asimilátů do různých částí rostlin, procesy ovlivňující exudáty vypouštěné kořeny (Subke a Bahn, 2010), množství dostupného uhlíku v půdě a mocnost vrstvy opadu (Bujalský et al., 2014). Neprokázání statistického vlivu teploty na respiraci na nerekultivovaných plochách mohlo být také způsobeno limitací respirace jinými faktory. Ve své práci Song et al. (2018) vyvozují, že respirace je závislá na teplotě pouze pokud jsou příznivé nutriční a vlhkostní podmínky pro rostliny a půdní organismy. (Song et al., 2018) Výkyvy respirace při nízkých

teplotách mohou být zapříčiněny vytlačováním plynného oxidu uhličitého z půdního profilu zaplavováním během tání sněhu (Contosta et al. 2016). Dalším způsobem, jak zamrzání půdy může způsobovat nárazové zvýšení respirace je rozklad nově zpřístupněného uhlíku z bakterií, které během zamrzání odumřeli (Skogland et al., 1988). Naopak při vysokých teplotách nad 20°C je limitujícím faktorem respirace spíše půdní vlhkost (Carlyle a Ba Than, 1988). Nesignifikantní vliv kořenů na půdní respiraci může být zapříčiněn limitací autotrofní respirace na sukcesních výsypkách. Rekultivované olšiny (A) vykazují statisticky signifikantní vliv kořenů. Rozklad zbylých odumřelých kořenů v půdě, které se nepodařilo odstranit během přípravy ploch by mohl způsobit nepřesnosti měření (Hanson et al., 2000). Další možná interference může být způsobena vznikem mikrohabitatu v bariéře, která bránila prorůstání kořenů (Luo a Zhou, 2006).

6. Závěr

Na sukcesních plochách nebyl pozorován statisticky významný vliv teploty na respiraci oproti rekultivovaným plochám (Tabulka 2; Tabulka 3). Průměrná respirace na sukcesních plochách byla vyšší než na nerekultivovaných olšinách. Vliv kořenů nebyl statisticky významný na sukcesních plochách (Tabulka 2), ale na rekultivovaných plochách významný byl (Tabulka 3). Je potřeba provést další měření ostatních abiotických i biotických faktorů pro pochopení dynamiky autotrofní respirace na plochách ponechaných přirozenému vývoji. Nebyl pozorován žádný vliv mikrohabitatů na sukcesních plochách (Tabulka 5). Respirace na nerekultivovaných plochách vykazuje výrazné skokové zvýšení respirace při teplotách kolem 0°C. Může jít o vliv tání sněhu, je potřebný další výzkum na toto téma.

7. Seznam literatury

- Archer, D., Ganopolski A., A movable trigger: Fossil fuel CO_2 and the onset of the next glaciation, 2005, Geochemistry Geophysics Geosystems, 6

- Archer, D. *The Global Carbon Cycle.* 2010. Princeton: Princeton University Press 2010. ISBN 978-0-691-14414-6.

- 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

- Bartuška, M., Frouz J., Methods for measuring carbon dynamics in soil: Review, 2010, Environmentalica, 1-2, 109-122

- Bradshaw, A. D., THE RECONSTRUCTION OF ECOSYSTEMS: PRESIDENTIAL ADRESS TO THE BRITISH ECOLOGICAL SOCIETY, 1983, Journal of Applied Ecology, 20, 1-17

- Bradshaw, A., Restoration of mined lands – using natural processes, 1997, Ecological Engineering, 8, 255-269

- Bradlea-Cook, J. I., Virginia R. A., Soil carbon sotrage, respiration potencial, and organic matter quality across an age and climate gradient in southwestern Greenland, 2015, Springer-Verlag Berlin, Heildelberg

- Bujalský, L., Kaneda S., Dvorščík P., Frouz J., In situ soil respiration at reclaimed and unreclaimed post-mining sites: responses to temperature and reclamation treatment, 2014, Ecological Engineering, 68, 53-59

- Cairns, M. A., Brown S., Helmer E. H., Baumgardner G. A., Root biomass allocation ant he world's upland forests, 1997, Oecologia, 111, 1-11

- Carlyle, J. C., Ba Than U., ABIOTIC CONTROLS OF SOIL RESPIRATION BENEATH AN EIGHTEEN-YEAR-OLD *PINUS RADIATA* STAND IN SOUTH-EASTERN AUSTRALIA. 1988, Journal of Ecology, 76, 564-662

- Contosta, A. R., Burakowski E. A., Varner R. K., Frey S. D., Winter soil respiration in a humid temperate forest: the roles of moisture, temperature, and snowpack, 2016, Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 121, 3072-3088

- Cousens, R., Dytham C., Law R., Dispersal in plants. A population perspective., 2008, Oxford: Oxford University Press, ISBN 978-0-19-929911-9

- 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

-Edwards, C. A., Reichle D. E., Crossley D. A., The Role of Soil Invertebrates in Turnover of Organic Matter and Nutrients, 1970, Reichle, D.E., Analysis of Temperate Forest Ecosystems, 1973, Springer-Verlag, Heidelberg

- 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 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, 54-64

- 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 microcosm experiment, 2006, Applied Soil Ecology, 33, 308-320

- Frouz, J., Pižl V., Tajovský K., The effect of earthworms and other saprophagous macrofauna on soil microstructure in reclaimed and un-reclaimed post-mining sites in Central Europe, 2007, European Journal of Soil Biology, 43, 184-189

- 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., Soil Biota and Ecosystem Development in Post Mining Sites, 2014, Boca Raton: CRC Press, ISBN 978-1-4665-9933-8

- Frouz, J., Dvorščík P., Vávrová A., Dousová O., Kadochová Š., Matějíček L., Development of canopy cover and woody vegetation biomass on reclaimed and unreclaimed post-mining sites, 2015a, Ecological Engineering, 84, 233-239

- Frouz, J., Vobořilová V., Janoušová I., Kadochová Š., Matějíček L., Spontaneous establishment of late successional tree species English Oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) at reclaimed alder plantation and unreclaimed post mining sites, 2015b, Ecological Engineering, 77, 1-8

- GLOBE. *An Introduction to the Global Carbon Cycle*. [online] 2009. University of New Hampshire. [cit. 2019-05-13], Dostupné z: http://globecarboncycle.unh.edu/CarbonCycleBackground.pdf

- 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

- Helingerová, M., Frouz J., Šantrůčková H., Microbial aktivity in reclaimed and unreclaimed post-mining sites near Sokolov (Czech Republic), 2010, Ecological Engineering, 36, 768-776

- Horáčková, M., Řehounková K., Prach K., Are seed and despersal characteristics of plants capable of predicting colonization of post-mining sites?, 2015, Environ Sci Pollut Res, 23

- Houghton, R. A., Hall F. a Goetz J., Improtance of biomass in the global carbon cycle, 2009, Journal of Geophysical Research, 114, G00E03, doi:10.1029/2009JG000935

- Hudgens, D. E., Yavitt J. B., Land-use effects on soil methane and carbon dioxide fluxes in forests near Ithaca, New York, 1997, Écoscience, 4, 214-222

- Jackson, R.B., Canadell J., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E., Schluze E.D., A global analysis of root distribution for terrestrial biomes, 1996, Oecologia, 108, 389-411

- Kavian, A., Azmoodeh A., Solaimani K., Deforestation effects on soil properties, runoff and erosion in northern Iran, 2014, Arabian Journal of Geosciences, 7, 1941-1950

-Kutsch, W.L., Bahn M., Heinemeyer A. Soil Carbon Dynamics. 2009 New York: Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-86561-6.

- Lugo, A. E. a Brown S., Steady state terrestrial ecosystems and the global carbon cycle, 1986, Vegetatio, 68, 83-90

-Luo, Y., Zhou X., Soil Respiration and the Enviroment, 2006, California: Elsevier, 2006, ISBN 978-0-12-088782-8

- Lynch, J. M. a Whipps J. M., Substrate flow in the rhizosphere, 1990, Plant and Soil, 129, 1-10

- Martínez-Ruiz, C., Fernández-Santos B., Putwain P. D., Fernández-Gómez M. J., Natural and man-induced revegetation on mining wastes: Changes in the floristic composition during early succession, 2007, Ecological Engineering, 30, 286-294

-Rathke, D., Bröring U., Colonization of post-mining landscapes by shrews and rodents (Mammalia: Rodentia, Soricomorpha), 2005, Ecological engineering, 24, 149-156

-Raich, J. W. a Schlesinger W. H., The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate 1992, Tellus, 44B, 81-99

-Raich J. W. a Tufekcioglu A., Vegetation and soil respiration: Correlations and controls, 2000, Biogeochemistry 48, 71-90

- Roberts, R. D. a Bradshaw A. D., THE DEVELOPMENT OF A HYDRAULIC SEEDING TECHNIQUE FOR UNSTABLE SAND SLOPES II. FIELD EVALUATION , 1985, Journal of Applied Ecology, 22, 979-994

-Rogers, H. H., Prior S. A., Runion G. B., Mitchell R. J., Root to shoot ratio of crops as influenced by CO_2, 1996, Plant and Soil, 187, 229-248

- Sawyer, J. S. Man-made Carbon Dioxide and the „Greenhouse“ Effect. 1972. *Nature*. 239. 23

- Schimel, D. S. Climatic, and Biotic Controls Over Storage and Turnover of Carbon in Soils. 1994. Global Biochemical Cycles. 8. 279-293

-Schimel, D. S. Terrestrial Ecosystems and the Carbon Cycle. 1995. Global Change Biology. 1. 77-91

- Schimel, D. S. a Wigley T. M. L., *The Carbon Cycle*, 2005, Cambridge: Cambridge University Press, 2000, ISBN 978-0-521-58337-4.

- Schlesinger, W.H., CARBON BALANCE IN TERRETRIAL DETRITUS, 1977, Annual Reviw of Ecology, Evolution, and systematice, 8, 51-58

- Schlesinger, W.H. Soil organic matter: A source of athmospheric CO_2. 1984. The Role of Terretrial Vegetation in the Global Carbon Cycle. SCOPE 23. 111-127

- Schlesinger, W. H., Changes in Soil Carbon Storage and Associated Properties with Disturbance and Recovery, 1986, The Changing Carbon Cycle: A Global Analysis. Springer-Verlag. New York. 194-220. ISBN 978-1-4757-1917-8

- Skogland, T., Lomeland S., Goksøyr J., RESPIRATORY BURST AFTER FREEZING AND THAWING OF SOIL: EXPERIMENTS WITH SOIL BACTERIA, 1988, Soil. Biol. Biochem., 20, 581-856

- Song, W., Tong X., Zhang J., Meng P., Li J., How a Root-Microbial Systém Regulates the Response of Soil Respiration to Temperature and Moisture in a Plantation, 2018, Pol. J. Environ., 27, 2749-2756

- Subke, J.-A., Bahn M., On the ´temperature sensitivity´ of soil respiration: Can we use the immeasurable to predict the unknown?, 2010, Soil Biology & Biochemistry, 42, 1653-1656

- Sun Q., Wang R., Hu Y., Yao L., Guo S., Spatial variations of soil respiration and temperature sensitivity along steep slope of the semiarid Loess Plateau, 2018, PLoS ONE, 13

- 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

- Tewary, C. K., Pandey U., Singh J. S., Soil and litter respiration in different microhabitats of a mixed oak-conifer forest and their control by edaphic conditions and substrate quality, 1982, Plant and Soil, 65, 233-238

- Topp, W., Simon M., Kautz G., Dworschak U., Nicolini F., Prückner S., Soil fauna of a reclaimed lignite open-část mine of the Rhineland: improvement of soil quality by surface pattern, 2001, Ecological Engineering, 17, 307-322

- Trumbore, S., AGE OF SOIL ORGANIC MATTER AND SOIL RESPIRATION: RADIOCARBON CONSTRAINTS ON BELOWGROUND C DYNAMICS, 2000, Ecological Applications, 10, 399-411

- Weber, M. G., Forest soil respiration in eastern Ontario jack pine ecosystems, 1985, Can. J. For. Res., 15, 1069-1073

- Weber, M. G., Forest Soil Respiration after Cutting and Burning in Immature Aspen Ecosystems, 1990, Forest Ecology and Management, 31, 1-14

- Yan J. X., Li H. J., Li J. J., Xue Y. T., Ding G. W., Shao H. B., Response of soil respiration to temperature and soil moisture: Effects of different vegetation types on a small scale in the eastern Loess Plateau of China, 2013, Plant Biosystems, 147, 1191-1200

-Zhou, X., Wan S., Luo Y., Source components and interannual variability of soil CO_2 efflux under experimental warming and clipping in a grassland ekosystém, 2007, Global Change Biology, 13, 761-775