Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí

Bakalářská práce

Vliv žížal na rostlinná společenstva

The effect of earthworms on plant communities

Kateřina Čápová

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

Praha, červen 2021

Prohlášení

Prohlašuji, že tuto práci jsem vypracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité zdroje a literaturu. Dále prohlašuji, že se předložená tištěná verze shoduje s verzí elektronickou. Tato práce ani její velká část nebyla použita pro získání jiného či stejného akademického titulu. Tato prohlášení stvrzuji svým podpisem.

V Praze

……. Podpis

Poděkování

Děkuji panu prof. Mgr. Ing. Janu Frouzovi, CSc. za jeho ochotu, trpělivost a cenné připomínky při vypracování této práce. Díle bych chtěla poděkovat Ing. Haně Veselé, Ph.D. za pomoc a rady při zpracování vzorků. A v neposlední řadě bych chtěla poděkovat mé rodině a svým blízkým, kteří mě po celou dobu studia podporovali a věřili mi.

Abstrakt

Práce přináší literární přehled, který se především zabývá rozlišením krátkodobého a dlouhodobého efektu žížal na půdu. V práci je popsán celý proces sukcese, zvláště je popsána sukcese na výsypkách, jelikož se výzkumná část provádí na půdě z výsypek. Následně jsou rozebrány vlivy rostlin na půdu a také jaký vliv má půda na rostliny. Stejně tak jaké vlivy má biota na půdu a půda na biotu. Zvláště je popsán vliv žížal na plochu a rozlišení krátkodobého a dlouhodobého efektu žížal.

Výzkumná část se zabývá rozlišením krátkodobých a dlouhodobých efektů žížal na půdu a růst rostlin. Především analýzou růstu ranně a pozdně sukcesních druhů rostlin v půdě dlouhodobě a krátkodobě ovlivněné žížalami v květníkovém pokusu a analýzou půdy, na které probíhal květníkový experiment. Zkoumala se nadzemní a podzemní biomasa ranně a pozdně sukcesních druhů rostlin, dále se zkoumalo pH půdy, její vodivost, mikrobiální respirace, PLFA, ergosterol, stanovení NO^{3-}, P, uhlíku, dusíku, síry a stanovení poměru C:N. Díky těmto analýzám jsme mohli lépe rozlišit námi zkoumanou problematiku.

Výsledky mé práce ukázaly významný vliv jak okamžité přítomnosti žížal, tak dlouhodobé přítomnosti na růst rostlin a mikrobiální aktivitu. Ukázalo se, že tyto jejich interakce mají komplikovaný vzorec během kolonizace půd žížalami, který je dán interakcí mezi změnami půdy, uvolňování živin a imobilizací živin v biomase rostlinami a mikroorganismy.

Klíčová slova: žížaly, krátkodobý vliv, dlouhodobý vliv, analýza půd, výsypka

Abstract

The thesis provides a literature review, which mainly deals with the distinction of short-term and long-term effect of earthworms on the soil. The work describes the whole process of succession, succession on dump, the research part is carried out on land from dumps. The influence of plants on soil and the influence of soil on plants are described. As well as the effects of biota on soil and soil on biota. In particular, the effect of earthworms on the area and the distinction between short-term and long-term earthworm effects are described.

The research part deals with the distinction between short-term and long-term effects of earthworms on the soil and plant growth. Above all, a detailed analysis of the soil on which the pot experiment took place. Aboveground and underground biomass and growth of early

and late successive plant species were examined, as well as soil pH, conductivity, microbial respiration, PLFA, ergosterol, determination of NO^{3-}, P, carbon, nitrogen, sulfur and C: N ratio. Thanks to these analyzes, we can better distinguish our investigative issue.

The results of my work showed a significant effect of both the immediate presence of earthworms and long-term presence on plant growth and microbial activity. These interactions have been shown to have a complicated pattern during soil colonization by earthworms, due to the interaction between soil changes, nutrient release and nutrient immobilization in plant and microorganism biomass.

Key words: earthworms, short – term effect, long – term effect, soil analysis, dump

Obsah

Úvod 1

1.1. Hypotézy 2

2. Literární přehled 2

2.1. Sukcese a vývoj půd 2

2.1.1. Sukcese 2

2.1.2. Vývoj půd 4

2.2. Výsypky 4

2.2.1. Sukcese na výsypkách 5

2.2.2. Rekultivace 5

2.3. Význam rostlin a půdních organismů v interakci s půdou 6

2.3.1. Význam rostlin v interakci s půdou 6

2.3.2. Význam půdních organismů v interakci s půdou 7

2.4. Role žížal při vývoji půd 7

2.4.1. Efekt na růst rostlin 8

2.4.2. Dělení žížal 8

2.5. Krátkodobé a dlouhodobé procesy při interakcích mezi biotou a půdou 9

2.5.1. Krátkodobé procesy 9

2.5.1. Dlouhodobé procesy 9

3. Metodika 10

3.1. Studované lokality materiál a laboratorní pokus 10

3.2. Metody a analýz pos končení pokusu 14

3.2.1. Sušina, podzemní a nadzemní biomasa 14

3.2.2. pH a konduktivita 14

3.2.3. Mikrobiální Respirace 15

3.2.4. Stanovení mikrobiální biomasy fumigačně respirační metodou 15

3.2.5. PLFA 15

3.2.6. Ergosterol 16

3.2.7. Stanovení NO^{3-} ve vodných výluzích půdy 17

3.2.8. Stanovení P v extraktu půd podle Mehlicha III 17

3.2.9. CN 17

3.2.10. Statistické zpracování dat 17

3.2.11. Podíl autorky na získání dat 17

4. Výsledky 17

4.1. Nadzemní biomasa 17

4.2. Nadzemní biomasa jednotlivých druhů 18
4.3. Podzemní biomasa 24
4.4. Sušina půdy voda v půdě 25
4.5. pH 26
4.6. Vodivost půdy 27
4.7. Mikrobiální Respirace 28
4.8. PLFA 30
4.9. Ergosterol 31
4.10. Stanovení NO^{3-} ve vodných výluzích půdy 32
4.11. Stanovení P v extraktu půd podle Mehlicha III 33
4.12. Poměr C:N 34
4.13. Dusík 35
4.14. Uhlík 36
4.15. Síra 37
5. Diskuse 38
Závěr 39
Seznam použité literatury 40

Úvod

Ponecháme-li disturbované ekosystémy svému osudu, začnou se postupně měnit a směřovat k predikovanému stavu, který je v rovnováze s místním klimatem a geologickým podložím zvaném klimax. Tomuto procesu říkáme sukcese (Begon et al., 2006). Studium mechanismů sukcesního vývoje ekosystémů je důležité jednak pro lepší pochopení přírody ale má i celou řadu praktických aplikací, zejména při obnově a managementu ekosystémů. Sukcese je z velké části řízena interakcí rostlin, nicméně řada výzkumů ukazuje, že vývoj rostlinných společenstev během sukcese může být ovlivněn činností živočichů a dalších organismů, mezi nimiž hrají půdní organismy významné místo (Frouz et al., 2008).

Předchozí výzkumy ukázali, že žížaly ovlivňují ekosystémové procesy na různých časoprostorových škálách (Frouz et al., 2018) a mohou významně ovlivnit i vývoj půd, vegetace a celé potravní sítě během sukcese (Frouz et al., 2013, 2008). Ostatně již Charles Darwin pokládal žížaly za skryté hybatele řady klíčových ekosystémových procesů (Darwin, 1882).

Žížaly jsou citlivé na řadu disturbancí, lokálních (např požáry) i globálních (např. zalednění) nicméně i po těchto disturbancí migrují opět do suchozemských ekosystémů (Bohlen et al., 1995; Hendrix and Bohlen, 2002). I díky lidské činnosti dochází k šíření žížal, i do oblastí kdy byli např. glaciací eradikovány z velkých ploch, děje se tak zemědělskými a lesnickými postupy, globalizovaným obchodem, anebo prostřednictvím obchodu s rybářskými návnadami (Hendrix et al., 2006). Vzhledem k jejich roli ekosystémových inženýrů a jejich vlastnosti obsazovat prázdná trofická místa v ekosystémech (Eisenhauer et al., 2019; Wardle et al., 2011) mají invazivní žížaly obrovský dopad na funkce ekosystému, například na koloběh živin (Bohlen et al., 1995; Hendrix et al., 2006; Lavelle and Spain, 2001). Nejnovější poznatky nám ukazují, že invazivní žížaly mohou mít také negativní dopad na původní biodiverzitu. Naproti tomu rekolonizace míst, kde se žížaly přirozeně vyskytovali je klíčová pro obnovu fungování ekosystémů (Frouz et al., 2008)

Jak již bylo zmíněno, žížaly ovlivňují půdu na celé řadě různých časoprostorových škál, při průchodu půdy střevem žížal je ovlivněna střevní mikroflóra, to ovlivňuje mikrobiální aktivitu půd dostupnost živin či presenci různých symbiontů na kořenech, zároveň dochází k vzniku půdních agregátů. Které se hromadí a mohou vytvořit celý půdní profil, který dlouhodobě ovlivňuje vlastnosti půdy, a to v časových měřítcích významně přesahujících délku života

jednotlivých jedinců žížal (Frouz et al., 2008). Stopy činnosti žížal (legacy) tak mohou přetrvávat i když žížaly nejsou přítomny. Proto je důležité pochopit jaký význam má přítomnost žížal na půdu a rostliny, a to i v případě, že se žížaly na daném místě už nevyskytují (Ferlian et al., 2020).

Cílem práce bylo oddělit okamžité a dlouhodobé vlivy přítomnosti žížal na půdě, na růst rostlin a mikrobiální aktivitu půd. Pokus těží z existence terénního pokusu, založeného před 10 lety, kdy do půdy bez žížal byli na části pozemků žížaly uměle introdukovány. Máme tak vedle sebe půdu ovlivněnou a neovlivněnou žížalami. Výhodou tohoto pokusy je výchozí půda, která je od začátku stejná.

1.1. Hypotézy

1 H: Dlouhodobá přítomnost žížal (legacy) má větší vliv na růst rostlin než krátkodobá

2 H: Krátkodobá přítomnost žížal je výraznější u půd, které legaci efekt už prodělaly

3 H: Traviny budou žížalami stimulovány více než byliny

4 H: Pozdně sukcesní druhy budou žížalami stimulovány více než druhy ranně sukcesní

2. Literární přehled

2.1. Sukcese a vývoj půd

2.1.1. Sukcese

Ekologická sukcese je neustále probíhající proces, při kterém dochází k vice či méně predikované kolonizaci či zániku populace jednotlivých druhů na určitém místě. Sukcese je iniciována disturbancí, začíná iniciálním stádiem a končit klimaxovým stádiem. Klimaxové stadium je za ideálních podmínek nejstabilnějším společenstvem (Begon et al., 2006). Klimaxová stádia jsou zpravidla náchylnější k disturbanci, když je ekosystém dlouhodobě bez disturbance, může se produktivita klimaxu postupně snižovat a dochází k retrogresi. Sukcesi lze dělit na primární a sekundární (Begon et al., 2006).

- Primární sukcesi můžeme hledat na exponovaných místech, které dříve nebyli ovlivněny jinými společenstvy, nebo předchozí společenstva byla zcela zničena. Nejčastěji probíhá na vyvřelých ostrovech, nebo výsypkách. Při této sukcesi chybí půdní substrát, proto je tento typ sukcese poměrně vzácný a časově velmi náročný, významným podílem na primární sukcesi mají pionýrské druhy (mechy, lišejníky).

- Sekundární sukcese se vyskytuje na místech, které jsou stále částečně ovlivněny předchozími společenstvy. U této sukcese zůstává nejčastěji zachována půdní struktura a část diaspor v půdě. Tyto podmínky lze pozorovat po požárech, v krajině po těžbě atd. Na rozdíl od primární sukcese se sekundární sukcese vyskytuje častěji a díky pozůstatku dřívějších společenstev je i rychlejší. Druhy, které se na sekundární sukcesi podílejí jsou do určité míry ovlivněny okolím (Begon et al., 2006).

Dle ekologické teorie lze sukcesi rozdělit do šesti kroků: disturbance, migrace, uchycení, kompetice, reakce (na prostředí a společenstva) a stabilizace (klimax) (Clements, 1916). Disturbance jo proces, při kterém dojde k rozrušení původního ekosystému a dá možnost vzniknout novému. Nový ekosystém může vzniknout na základě migrace druhů a následném uchycení na daném místě. Jelikož migruje více druhů, nastává na daním místě kompetice, nebo lépe řečeno interakce všech podmínek s danými druhy. Následuje reakce druhů na dané prostředí, které tím mění. Může dojít také k retrogresi, tedy přirozenému zmizení dostupných živin. Tento proces nastane, pokud dojde k dlouhodobé fyzické změně v daném prostředí. Retrogrese může nastat v každém prostředí, ale pokaždé nastane v jinou časovou dobu sukcese. Každé prostředí je jiné a tok živin a následná spotřeba je vždy jiná. Při tomto procesu dochází k zastavení sukcese a vrácení sukcesního vývoje do jednoduššího stádia (nižší diverzita, produktivita, menší biomasa) (Glenn-Lewin et al., 1992).

Stabilizace nastává, pakliže začnou dané druhy měnit prostředí, ale tím způsobem, aby to bylo výhodné přítomným druhům. Mezi odborníky není zcela jasné, jestli dojde k úplné stabilizaci (klimax), jelikož se ekosystémy neustále vyvíjí (Pickett et al., 2009).

Proto se dá řídit třemi modely sukcese vývoje dle Conera a Slatyera (1977), kteří pomohli lépe pochopit mechanismy sukcese. Na průběh sukcese, má kromě kompetitivních interakcí mezi migrujícími rostlinami a živočichy, také zásadní význam interakce mezi predátory, býložravci a patogeny.

- Facilitační model předpokládá, že pouze ranně sukcesní druhy jsou schopny kolonizovat prostředí, která nastane hned po disturbanci. Tyto druhy mohou ovlivňovat prostředí a dostupné zdroje, tím umožňují migraci dalších druhů. U facilitačního modelu lze průběh předvídat a končí klimaxem.

- Toleranční model předpokládá, že pionýrské druhy v daném prostředí nezhoršují ani nevylepšují podmínky pro další pozdně sukcesní společenstva. Tyto společenstva tolerují další druhy, a to i v hustě osídleném prostředí. Toleranční model je jakýmsi mezistupněm mezi facilitačním a inhibičním modele.
- Inhibiční model je velmi nepředvídatelný a heterogenní. Záleží na tom, který organismus obsadí místo dříve. To, že ranně sukcesní druhy obsazují dané území jako první, není pravidlem. Tento model nekončí klimaxem a kolonisté mohou napadat nebo růst, pouze tehdy, když jsou dominantní druhy poškozeny nebo zahubeny (Connell and Slatyer, 1977).

2.1.2. Vývoj půd

Na vývoj půd mají vliv fyzikální, chemické a biologické procesy, který spojují abiotické a biotické změny (podnebí, biota, reliéf, mateřský materiál a čas, tyto vlivy jsou součástí primární sukcese. To znamená že, druh mateční horniny, podnebí, místní prostředí, organismy žijící v půdě a doba, po kterou se půda vyvíjí, ovlivňují výsledné vlastnosti půdy (Matthews, 1992). Hlavní roli při tvorbě půd hraje organická hmota a její migrace směrem dolu v půdním profilu (Cerli et al., 2008). Nashromážděná organické vrstva, ovlivňuje vlastnosti půdy, jako je schopnost zadržovat vodu, obsah C nebo N, půdní biota atd.

Ve vývoji půdy rozlišujeme dvě fáze , které se mohou lehce prolínat. První fází je přeskupení mateřského materiálu. Mateřská hornina se transformuje, tyto sedimenty se mohly vytvořit na místě z fyzikálního a chemického zvětrávání tvrdých hornin pod nimi nebo hromaděním sedimentů pohybovaných větrem, vodou, gravitací nebo ledovci (Cerli et al., 2008).

Druhou fází je tvorba půdních horizontů, které mohou následovat nebo nastat současně s první fází. Značení horizontu bylo vytvořeno v minulosti několik, u nás převládalo značení ruského vědce V. V. Dokuchaeva (Dokuchaev, 1949).

2.2. Výsypky

Výsypky získávají stejné vlastnosti jako půda, ze které byly odtěženy. Skládají se ze směsí roztříštěné horniny a volné půdy (Radhakanta and Debashish, 2010). Vývoj výsypek po těžbě je ovlivněn interakcemi organismů a abiotickým prostředím, ať už přímo, nebo nepřímo. Skrývka vzniká při povrchové těžbě, jako přebytečný materiál, který se odváží na dané místo a tím vznikají výsypky, které významně přispěly ke změně geomorfologie, rozkládají se na rozloze desítek až tisíců ha a dosahují až stovek m. n. m. (Frouz, 2014). Výsypky jsou mikro – a

mezoreliéfově členěny, jsou sypány do pásů, mezi kterými jsou elevace, které jsou často zvodnatělé. Tato výstavba výsypek je příznivá pro geo – a biodiverzitu. Avšak v dnešní době se vytváří méně členité výsypky (Řehounek et al., 2010).

Těžba ovlivňovala krajinu po staletí a způsobovala rozsáhlé poškození životního prostředí, jakým způsobem s daným prostředím naložit je stále zásadní otázkou (Frouz, 2014; Řehounek et al., 2010).

2.2.1. Sukcese na výsypkách

Většina výsypek má přirozenou schopnost spontánní sukcese, avšak nevýhodou výsypek jsou podmínky, které brání uchycení vegetace, ať už díky nerovnostem povrchu, nebo rozmanitosti chemického složení půdy, díky kterému jsou ovlivňovány ekologické podmínky (Bradshaw, 2000). Sukcese se proto uplatňuje na výsypkách, které jsou nejprve obsazeny ruderálními druhy. Půdy bohaté na živiny a dostatkem rozvinutých semen mají nejlepší pravděpodobnost, že dojde k úspěšné přirozené obnově (Bradshaw, 2000; Řehounek et al., 2010).

Sukcese začíná ihned po založení výsypky, kdežto rekultivace začíná až několik let po úpravě povrchu, což vede k likvidaci primárních společenstev vytvořených sukcesí (Frouz et al., 2008). Podmínky pro sukcesi lze ideálně připravit již v průběhu vzniku výsypek, a to vytvářením členitějších povrchů, zvodnatělými depresemi a ponecháním přirozených společenstev v okolí, aby snáze docházelo k migraci. Sukcesi na dané ploše lze usměrňovat, blokovat, nebo vracet zpět, pro každou plochu je však takovéto ovlivňování individuální (Řehounek et al., 2010).

2.2.2. Rekultivace

Dalším způsobem, jak urychlit rozvoj půdy, je rekultivace půdy. Během doby se cíle využití půdy mění. Ze začátku byl tlak na zemědělskou rekultivace. Následně se začala využívat lesní obnova pahorkatin a důlní jámy byly rekultivovány pomocí jezer. (Štýs, 1981) určil základní způsoby rekultivace na zemědělskou, lesnickou, vodní (hydrickou) a ostatní (rekreační plochy, staveniště atp.).

Úprava výsypek se provádí až přibližně po osmiletém sesednutí. Nejprve je provedeno zarovnání výsypek pomocí těžké techniky. Následně je na výsypku navezen organický materiál, štěpka, ornice atd. Na takto vzniklý horizont jsou vsazeny dřeviny, po čase je plocha ožínána, aby se zamezilo konkurenci bylinného patra. Takto probíhá lesnická rekultivace. Zemědělská

rekultivace probíhá stejně, až na osetí travní směsí. Hydrická rekultivace se provádí zaplavením zbytkových jam po těžbě (Řehounek et al., 2010; Štýs, 1981).

V současné době se vedou debaty o principech, metodách a cílech ekologické obnovy. Zejména se jedná o nutnosti založení rekultivace spontánní, nebo řízené, řeší se také cena rekultivace (Řehounek et al., 2010).

2.3. Význam rostlin a půdních organismů v interakci s půdou

Jak rostliny, tak půdní organismy zásadně ovlivňují vlastnosti půdy a zároveň probíhají interakce mezi jimi samými. Je těžké vyhodnotit jednotlivé účinky jak rostlin, tak organismů. Rostliny okamžitě interagují s kořenovou biotou, rozkladače zásobují odumřelou biotou a ti recyklují živiny které nepřímo využívají rostliny. Ekosystémový inženýři (žížaly) ovlivňují rostliny zejména fyzickými změnami půd. Listoví býložravci reagují přímo s rostlinami a nepřímo s podzemním ekosystémem (Lavelle, 1996).

2.3.1. Význam rostlin v interakci s půdou

Rostliny zásadně ovlivňují fyzické vlastnosti daného prostředí, jsou také základem potravní sítě. Vývoj rostlin na daném prostředí je dán hlavně abiotickými podmínkami, druhovými společenstvy a mezidruhovými konkurencemi (Glenn-Lewin et al., 1992; Spehn et al., 2000; van Dam, 2009). Lze tedy o rostlinách hovořit jako o ekosystémových inženýrech.(Finzi et al., 1998). Změny půdních vlastností způsobené rostlinami, které následně ovlivňují výkonnost rostlin, se nazývají „zpětná vazba mezi rostlinou a půdou“ (Ehrenfeld et al., 2005; Kulmatiski et al., 2008; Wardle, 2002). Rozlišujeme pozitivní a negativní zpětnou vazbu.

- Negativní nastává, když rostlina kontroluje dominanci a snižuje sílu a také zvyšuje pravděpodobnost, že tento druh bude nahrazen jinými druhy, které lépe vyhovují novým půdním podmínkám.
- Pozitivní nastává, když rostliny ovlivňují půdní společenstva způsobem, který zlepšuje výkonnost poddruhů a zvyšuje pravděpodobnost, že tento druh monopolizuje své místní stanoviště (Van der Putten et al., 2013).

Toto téma ještě zdaleka není zcela prozkoumané, ale zatím z výzkumu vyplívá, že převládá negativní zpětná vazba mezi rostlinou a půdou (Bever, 2003; Kulmatiski et al., 2008; Petermann et al., 2008). Síla negativní zpětné vazby se v průběhu času liší, stejně tě tak i nepřímé mezidruhové vlivy. Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou slouží k porozumění

dynamiky populace rostlin a celkově fungování suchozemských ekosystémů (van de Voorde et al., 2011; Van der Putten et al., 2013).

2.3.2. Význam půdních organismů v interakci s půdou

Půdní organismy však mohou dramaticky ovlivnit jak půdní prostředí, na kterém jsou rostliny závislé, tak také přímo interagovat s kořeny rostlin což může následně ovlivnit složení rostlinného společenství (Brown and Gange, 1992, 1989; Frouz et al., 2008).

Pro lepší přehled vlivu půdních organismů na půdu rozdělujeme organismy do tzv. funkčních skupin. Rozdělujeme celkem tři funkční skupiny.

- Kořenová biota, to jsou organismy, které interagují s živou rostlinou, ať už příznivě, nebo nepříznivě ovlivňující růst rostlin. Tyto organismy mohou žít v symbióze s kořenem, nebo konzumovat kořenové materiály (choroby a škůdci).
- Rozkladači, tady mikroflóra a mikro-/mezofauna působící v rhizosféře, kde je substrát tvořen materiály z kořenů, koncentrace mrtvé organické hmoty. Mezo-/makrofauna zároveň rozmělňuje odpadky vstupující do půdy, aniž by fyzicky přepracovala minerální část půdy.
- Ekosystémoví inženýři neboli mezo-/makrofauna, přepracovávají půdní biotu vytvářením mikrohabitatů (Jones and Darrah, 1994; Lavelle, 1996).

Jak již bylo zmíněno výše, půdní organismy ovlivňují půdu a rostliny několika různými způsoby, v závislosti na jejich velikosti, životní strategii a ekologii krmení (Brussaard, 1998; Lavelle, 1997).

2.4. Role žížal při vývoji půd

Žížaly zásadně ovlivňují vlastnosti půdy, proto se jim také říká ekosystémoví inženýři. Svými vlastnostmi dominují nad faunou bezobratlých v půdě (Blouin et al., 2013; Eisenhauer et al., 2007; Lavelle and Spain, 2001).

Hlavním efektem žížal na strukturu půdy je tvorba chodeb. Díky tomu udržují kompaktnost půdy, ale zároveň zvětšují i pórovitost. Svým působením zvyšují objemovou hmotnost půdy a velikost agregátů. Zvětšováním pórovitosti také ovlivňují regulaci vody v půdě, obecně zvětšují absorpční schopnosti půdy. Zvýšením infiltrace půdy dochází ke snížení eroze půdy. Regulace vody se může lišit podle klimatických podmínek a také podle druhu žížal a výstavbě nor (Blouin et al., 2013; Frouz et al.2006). Při hloubení narušují houbové hyfy a tím ovlivňují mykorhizní

houby. S invazí žížal se také zvyšuje pH, což je následek promíchávání půdních vrstev a redistribucí živi (Ferlian et al., 2020). Podílejí se na degradaci organické hmoty, produkované hlavně rostlinami. Degradaci organické hmoty urychlují zvýšením povrchové plochy rozmělňováním. Minerální živiny, které díky tomu vzniknou rostliny znovu využívají (Blouin et al., 2013).

Mineralizace dusíku (N) se zvyšuje v přítomnosti žížal, a to buď jako metabolický produkt (odlitky, moč a hlen, který obsahuje NH_4^+, močovinu, alantoin a kyselinu močovou), nebo nepřímo díky změnám ve fyzikálních vlastnostech půdy. Také se mohou díky větší denitrifikaci zvyšovat emise oxidu dusného (N_2O) (Butenschoen et al., 2009; Zhu a Carreiro, 1999). Žížaly nemají tak velký vliv na stabilizaci uhlíku (C) a následnou mineralizaci uhlíkových sloučenin na CO_2 jako jiní půdní živočichové (Bossuyt et al., 2004). Tvoří agregáty, ve kterých je uhlík imobilizován, jelikož je ve formě, která není dostupná pro rostliny a ani pro mikroorganismy, což ovlivňuje globální uhlíkatý cyklus. Žížaly dokážou akumulovat fosfor ve svém těle, ovšem není zcela prokázán vliv na zvýšení mobilního fosforu v půdě. Avšak dochází ke zvýšení obsahu fosforu kolem exkrementů. Tyto účinky ovšem závisí na druhu žížal, typem organické hmoty a klimatických podmínkách (Blouin et al., 2013; Ferlian et al., 2020).

2.4.1. Efekt na růst rostlin

Žížaly ovlivňují růst rostlin tím, že zlepšují strukturu půdy, zejména pórovitostí, vytvářením agregátu a zvýšením absorpční schopnosti půdy. Mineralizací a humifikací organické hmoty zlepšují dostupnost živin (Barot, 2018). Podporují růst rostlin, ale bylo prokázáno, že také zlepšují schopnost rostlin odolávat patogenům a býložravcům (Trouvé et al., 2014; Van Groenigen et al., 2014; Wurst, 2013). Žížaly produkují sekundární metabolity, které se tvoří při reakci na stres a díky nim, rostliny zvyšují svoji odolnost (Xiao et al., 2018).

2.4.2. Dělení žížal

Je známo, že žížaly mají různý vliv v různých hloubkách půdy (Eisenhauer et al., 2007; Frelich et al., 2019). Proto se také dělí do tří hlavních ekologických skupin (anektické, endogenické a epigeické) (Bouché, 1983).

- Anektické druhy žížal vytvářejí hluboké vertikální nory a tím vtahují opad do nižších vrstev půdy, díky tomu také dochází k mísení půdních vrstev, odstraňování půdní hmoty a redistribuci živin napříč půdními vrstvami. Jsou na rozhraní mezi k- a r-stratégy, přední část těla mají tmavší, než zadní část.

- Epigeické druhy žížal působí v povrchových vrstvách půdy, vytvářejí spíše vodorovné nory, zpracovávají opad v počátečních stádiích rozkladu. S anektickými druhy jsou významnými činiteli v toku plynného dusíku (N) z horních vrstev půdy. Jsou to převážně r-stratégové, mají výraznou tmavou pigmentaci a menší vzrůst, vytváří kokony.
- Endogeické druhy žížal působí na konci horních 30 cm půdy, přijímají velké množství minerálních půd a asimilují organické zdroje uhlíku (C). Přispívají k procesu stabilizace agregátů půd v nižších vrstvách. Jsou to převážně k-stratégové, světle zabarvené a mají větší vzrůst (Frelich et al., 2019).

Dopad žížal na ekosystém celkově závisí na studované vrstvě půdy, složení společenstva žížal a také na vlastnostech abiotických a biotických lokalit (Lubbers et al., 2013; Van Groenigen et al., 2014).

2.5. Krátkodobé a dlouhodobé procesy při interakcích mezi biotou a půdou

Žížaly, jak už víme, mají více dopadů na půdní společenstvo, tyto efekty můžeme také rozdělit na krátkodobé efekty, a dlouhodobé efekty. Krátkodobý efekt lze nejlépe pozorovat u půdy, která nebyla nijak ovlivněna, nebo se v ní nevyskytovaly žížaly, jedná se tedy nejčastěji o sukcesní půdu, tento typ, je také dobře experimentálně prozkoumán, jelikož na půdu mají největší vliv, právě žížaly. Dlouhodobý efekt je hůře pozorovatelný, vzhledem k tomu, že na vyspělou půdu již působí více činitelů, a proto není tak jednoduchá rozlišit čistě jen působení žížal (Loranger et al., 1998; Barot, 2018; Mudrák and Frouz, 2018).

2.5.1. Krátkodobé procesy

Krátkodobé procesy závisí přímo na přítomnosti žížal, a proto je jejich přítomnost v půdě nutná. Pokud žížaly nebudou nadále obývat danou plochu, přestanou tyto procesy fungovat. Jedná se zejména o podporu chemických procesů, jako je náhlé zvýšení živin, díky jejich jednoduché dostupnosti. Mají také vliv na demografii rostlin, zejména na transport semen z půdních vrstev na povrch půdy a obráceně. Svým chemickým působením také rozrušují semena a podporují jejich růst. Modifikují biotu v půdě a tím zvyšují odolnost rostlin proti patogenům (Mudrák and Frouz, 2018).

2.5.1. Dlouhodobé procesy

Dlouhodobé procesy vychází z působení žížal na půdu, je proto potřeba, aby žížaly na půdu působily určitou dobu, aby se mohly aktivovat jejich účinky. Avšak přítomnost žížal není nutná pro fungování těchto procesů. Jedná se zejména o chemické a fyzikální složení půdy, zejména

zvyšují absorpční vlastnosti půdy a tím také obsah živin, které jsou prospěšné pro produktivitu rostlin.

Jak na krátkodobé, tak na dlouhodobé procesy má dopad dřívější působení žížal, při které lze v půdě zaznamenat určitou modifikaci. Proto je potřeba pro zkoumání těchto procesů mít půdu, u které lze prokázat dřívější nepřítomnost žížal (Mudrák and Frouz, 2018).

3. Metodika

3.1. Studované lokality materiál a laboratorní pokus

Sokolovská pánev se nachází v SZ části České republiky a je součástí Českého masivu. Rozprostírá se na délce 36 km a šířce 9 km ve směru JZ-SV a zabírá plochu 312 km2. Devět největších výsypek, tedy sjednocená Velká podkrušnohorská výsypka pokrývá plochu 49 km^2. Část z těchto výsypek představuje ukončenou, nebo rozpracovanou rekultivaci, ale většina plochy je stále ponechána spontánní sukcesi. Rekultivace Sokolovska začala v roce 1910 (Frouz et al., 1999). Námi zkoumaná výsypka je tvořena převážně alkalickými jílovci třetihorního stáří. Nadmořská výška výsypky je 500–600 m n.m., průměrné roční srážky jsou 650 mm, a průměrná roční teplota 6.8 ◦C.

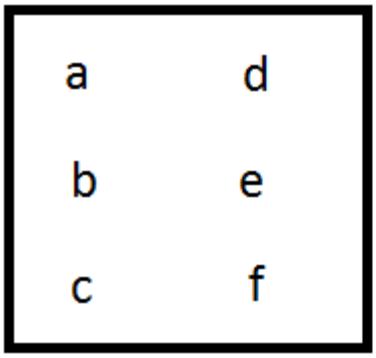
Laboratorní experiment navazuje na terénní experiment založený na plochách spontánně se vyvíjejících výsypek. Před deseti lety bylo na výsypce vysazeno 300 jedinců žížal dvou druhů Lumbricus rubellue a Aporectodea caliginosa (cca 150 jedinců každého druhu). K výsadbě došlo na 15 let staré spontánně zarostlé ploše obklopené mladšími navážkami, které ji oddělují od zbytku výsypky a omezují možnost spontánní kolonizace žížalami. Plocha podlouhlého tvaru se zvlněným reliéfem byla zarostlá náletem bříz, osik a vrby jívy. Rok před odběrem půd na tento pokus byl pohyb žížal na výsypce mapován a ukázalo se, že žížaly se vyskytují v terénních depresích, přičemž jejich výskyt klesal od místa vysazení více ve směru kolmém na směr vln než rovnoběžně s vlnami. Ve vzdálenosti zhruba 30 m od místa vysazení, výskyt žížal končil, tudíž jsme mohli odebrat půdu v prostoru, kde se žížaly nevyskytují a zároveň půdy kde se žížaly vyskytují dlouhodobě. Z každé plochy bylo odebráno 10 kg zeminy pomocí deseti dílčích vzorků z hloubky 0-5 cm, tyto vzorky kryli gradient heterogenity vynaložený zvlněným reliéfem ploch a zahrnovali jak deprese, tak vyvýšeniny.

Z půd homogenizovaný přesátím, byly odděleny zbytky biomasy a žížaly. Všechny květináče byly seshora opatřeny rukávcem tvořeným bílou síťkou, která bránila migraci žížal z a do

květináčů, ze stejného důvodu, byly hustou síťkou opatřeny i drenážní otvory květináčů. Obě půdy byly rozděleny do 36 květináčů. V 18 květináčích byla půda kde se žížaly vyskytovaly dlouhodobě a v 18 květináčích byla půda kde se žížaly ještě nevyskytovaly. Následně byly obě varianty květináčů rozděleny na polovinu a do 9 květináčů byly přidány žížaly do 9 ne čímž vznikla zcela faktoriální kombinace historického a okamžitého vlivu žížal. Takže bylo vytvořeno 9 květináčů s půda kde se žížaly vyskytovaly dlouhodobě, ale nebyly tam přítomny (SB), 9 květináčů s půda kde se žížaly vyskytovaly dlouhodobě a byly tam žížaly přítomny (SS), 9 květináčů s půda kde se žížaly ještě nevyskytovaly a nebyly tam přidány (BB) a 9 květináčů s půda kde se žížaly ještě nevyskytovaly a byly žížaly přítomny (BS). Do každého květináče bylo dáno 0,5 g půdy.

Obrázek 1: Klíčení rostlin.

Nejdříve bylo vyklíčeno šest druhů rostlin (Plantago lanceolata, Centaurea jacea, Festuca rubra, Lotus corniculatus, Daucus carrota a Poa cupressa). Rostliny klíčily přibližně po dobu dvou týdnů a postupně byly přemístěny do květináčů na základě rychlosti vyklíčení.



a - Plantago lanceolata
b - Centaurea jacea
c - Festuca rubra
d - Lotus corniculatus
e - Daucus carrota
f - Poa cupressa

Obrázek 2: Schéma rostlin v květináči.

Květináče byly přemístěny do skleníku a vzhledem k tomu, že se umisťovali do skleníku na konci léta bylo na ně přisvěcováno lampou určenou k pěstování rostlin, devět hodin od 6:00 - 9:00 a od 14:00 – 20:00. Toto svícení mělo simulovat jarní dobu svitu slunce. Květníky byly každý den kontrolovány a zalévány.

Obrázek 3: Začátek pokusu, květináče připravené na přesun do skleníku.

Po třech měsících byla půda zpracována na analýzu. Z květináčů byla odstraněna nadzemní a podzemní část všech rostlin. Části rostlin byly roztříděny dle druhů, usušeny a zváženy. Zbylá půda byla rozdělena podle potřeby. Na mikrobiální respiraci a na stanovení mikrobiální biomasy bylo odděleno 10 g půdy, které byli hned analyzovány. Na analýzu PLFA a ergosterol bylo odebráno 2X2 g půdy, která byla lyofilizována a uskladněna v mrazáku. Zbylá půda byla uchovávána v lednici a postupně usušena na zbylé analýzy (CN, fosfor v půdě, pH).

3.2. Metody a analýz pos končení pokusu

3.2.1. Sušina, podzemní a nadzemní biomasa

Půda byla navážena a vysušena lyofilizací a poté zvážena. Nadzemní část a podzemní část byla usušena a zvážena. Nadzemní část byla ještě roztříděna dle druhů a jednotlivé druhy byly zvlášť zváženy.

3.2.2. pH a konduktivita

Tyto metody nám pomohou zjistit přesnější vlastnosti půd, které jsou analyzovány.

Pro měření pH bylo naváženo 10g půdy do PE lahviček, které byly doplněny 50ml destilované vody, následně byly hodinu třepány a odstáty přes noc. Druhý den byly vzorky přefiltrovány a z výluhu bylo změřena pH a konduktivita. Ke stanovení byl použit poměr 1:5.

3.2.3. Mikrobiální Respirace

Oxid uhličitý, který je produkován půdními organismy se absorbuje v roztoku hydroxidu sodného, nezreagované množství NaOH stanovíme titrační metodou.

Mikrobiální respirace byla stanovena titrační metodou. Do sériovek (100 ml sklenice s těsněním) bylo naváženo 10 g půdy a do každé sklenice byl přidán plastová kalíšek s 2 ml NaOH a lahvičky byly uzavřeny. Lahvičky byly uzavřeny 53 h, následně byly plastové kalíšky vyjmuty a přelity do kádinek. Do kádinek byly přidány 2 ml $BaCl_2$ a dvě kapky fenolftaleinu. Vzorek v kádinkách byl titrován roztokem HCl do vyblednutí a byla zaznamenána spotřeba HCl. Celý postup byl dvakrát zopakován.

3.2.4. Stanovení mikrobiální biomasy fumigačně respirační metodou

Při této extrakci se měří přímo uhlík, který se uvolní z mikrobiálních buněk po fumigaci půdy v parách chloroformu. Stanovuje se pomocí rozdílu v extrátech po fumigaci a před fumigací.

Pro stanovení uhlíku respirační biomasy byla využita půda z mikrobiální respirace, půda v sériovkách byla rozdělena na polovinu, tedy dvakrát 5 g. K polovině vzorku bylo přidáno 40 ml K_2SO_4 a 45 minut byly třepány na třepačce. Po vytřepání byly vzorky přefiltrovány a filtráty byly zamraženy ve scintilačních lahvičkách. Druhá polovina vzorků byla vložena do exikátoru s lahvičkou chloroformu a fumigována do druhého dne, kdy byl proveden stejný postup jako u první poloviny lahviček.

3.2.5. PLFA

Analýzou fosfolipidových mastných kyselin, která je součástí buněčných membrán a stěn, zjistíme celkové koncentrace mikrobiální biomasy, hub, bakterií, grampozitivních, gramnegativních a aktinobakterií.

Čerstvá půda byla lyofilizována, následně byl navážen přibližně 1 g půdy do zkumavek a ke vzorku bylo přidáno 0,5 ml pufru, 1,25 ml methanolu a 0,625 ml chloroformu. Celý obsah byl vortexován a 1 hodinu extrahován ve tmě při pokojové teplotě. Po hodině byly zkumavky centrifugovány (2200 ppm) a horní supernatan odtáhneme do další zkumavky. Celý postup opakujeme ještě dvakrát a supernatan spojujeme do jedné zkumavky. K vzniklému

supernatanu přidáme 1,9 ml pufru a 1,9 chloroformu. Vzorky byly vortexovány a extrahovány přes noc. Druhý den byly vzorky centrifugovány a spodní chloroformová část byla přenesena do vialek. Následně byl ke vzorkům přidán 1,9 ml chloroformu a vzorky byly vortexovány a centrifugovány. Vzniklá chloroformová část byla přenesena a spojena s předešlou chloroformovou částí ve vialkách. Vzorky ve vialkách byly odpařeny proudem dusíku. Do vialek bylo přidáno 300µl chloroformu a přeneseno na kolonu. Před nanesením vzorku na kolonu, byla kolona promyta 1,5 ml chloroformem. Po nanesení vzorku na kolonu byla kolona se vzorkem promyta 2 ml chloroformu, 6 ml acetonu a naposledy 2 ml methanolu. Poslední část byla odebírána do nových vialek. Tímto promytím vznikla fosfolipidová frakce. Vzorky byly odpařený proudem dusíku a bylo přidáno 0,5 ml toluenu a 0,5 ml methanolu. Vzorky byly vortexovány a byly přidány 1,6 ml 0,2 M KOH v bezvodém methanolu a byly inkubovány ve vodní lázni 37 °C 15 minut. Následně bylo přidáno 1,6 ml hexanu a 0,4 ml chloroformu, 0,3 ml 1M kyselina octové a 2 ml čerstvé redestilované vody. Vzorky byly vortexovány a centrifugovány. Horní fáze byla přenesena do vialek a ke vzorku bylo znovu přidáno 1,6 ml hexanu a 0,4 ml chloroformu. Tento postup dvakrát zopakujeme a horní fáze postupně přidáváme do vialek. Takto vzniklé vzorky ve vialkách byly odpařeny proudem dusíku. Do odpařených vialek bylo přidáno 950 µl hexanu, 50 µl standardu a vialky byly vortexovány. Obsah vialek byl pipetou přenesen do nových 2 ml vialek, které byly zakrimpovány.

3.2.6. Ergosterol

Pomocí analýzy ergosterolu, který je specifickým metabolitem hub, zjistíme biomarker houbové biomasy, která se uvádí obvykle od 0 - 100µg ergosterolu na g půdy. Separovaný ergosterol se měří na HPLC (vysokoúčinný kapalinový chromatograf) při vlnové délce 282 nm.

Čerstvá půdy byla lyofilizována a následně bylo přibližně naváženo 1,5 g do 8 ml vialek. Do vialek byly přidány 3 ml roztoku 10 % KOH v methanolu a 1 ml cyklohexanu. Vialky byly uzavřeny a na 90 minut vloženy do ultrazvukové lázně vyhřáté na 70 °C (ultrazvuk byl zapnut na prvních 15 minut). Po vychladnutí byl do vialek přidán 1 ml destilované vody a 2 ml cyklohexanu. Následně byly vialky uzavřeny a vortexovány a 5 minut centrifugovány (3000rpm), přičemž se rozdělí dvě frakce, horní frakce byla odebrána do nových vialek. Celý postup byl ještě dvakrát zopakován a vzniklý supernatan byl přidáván k sobě. Vzniklý supernatan byl odpařen proudem N_2. K odpařeným vzorkům byl přidán 1 ml methanolu, tento

roztok byl vortexován a inkubován 15 minut ve vodní lázni 40 °C. Nakonec bylo odebráno 800 µl supernatanu do 2 ml vialek které byly zakrimpovány.

3.2.7. Stanovení NO^{3-} ve vodných výluzích půdy

Dusičnany se stanovují přímou spektrofotometrií při vlnové délce 210nm.

Do 100 ml PE lahví bylo naváženo 10 g půdy a 50 ml deionizované vody, PE lahve byly hodinu extrahovány na třepačce. Následně byly vzorky třikrát přefiltrovány přes papírový filtr. K takto vzniklým vzorkům byl přidán standard a vzorky byly změřeny na spektrofotometru.

3.2.8. Stanovení P v extraktu půd podle Mehlicha III

Homogenizované a vysušené vzorky se extrahují pomocí roztoku Mehlicha III. Uvolněný fosfor s molybdenem amonným tvoří kyselinu molybdatofosforečnou v kyselém prostředí, která je redukována na fosfomolybdenanovou modř, intenzita zbarvení ukazuje na množství fosforu, který se měří na spektrofotometru při vlnové délce 889nm.

Do 250 ml PE lahví byl navážen 1 g vysušené homogenizované půdy a 100 ml Mehlicha III. Vzorky byly extrahovány 30 minut na třepačce. Po vytřepání byl vzorky dvakrát přefiltrovány a druhý filtrát byl nakonec změřeny na spektrofotometru.

3.2.9. CN

Vzorky půdy byly namlety a vloženy do epinek, usušeny v sušárně při 45 °C a 24 hodin. Následně byly vzorky naváženy do alobalových kapslí a připraveny na analýzu na přístroji.

3.2.10. Statistické zpracování dat

Data byla vyhodnocena v rStudiu jednocestnou anovou a Bonferroniho testem. Pro vizualizaci vlivu na složení mikrobního společenstev analyzované metodou PLFA byla použita analýza hlavních komponent (PCA), pomocí programu Canoco.

3.2.11. Podíl autorky na získání dat

Všechny výsledky byly získány mnou, po dobu necelých dvou let a byly zpracovány dle potřeby v již zmíněné metodice. K významnější technické pomoci třetích osob došlo při odběru půd a jejich transportu do laboratoře a dále při instalaci osvětlení ve skleníku.

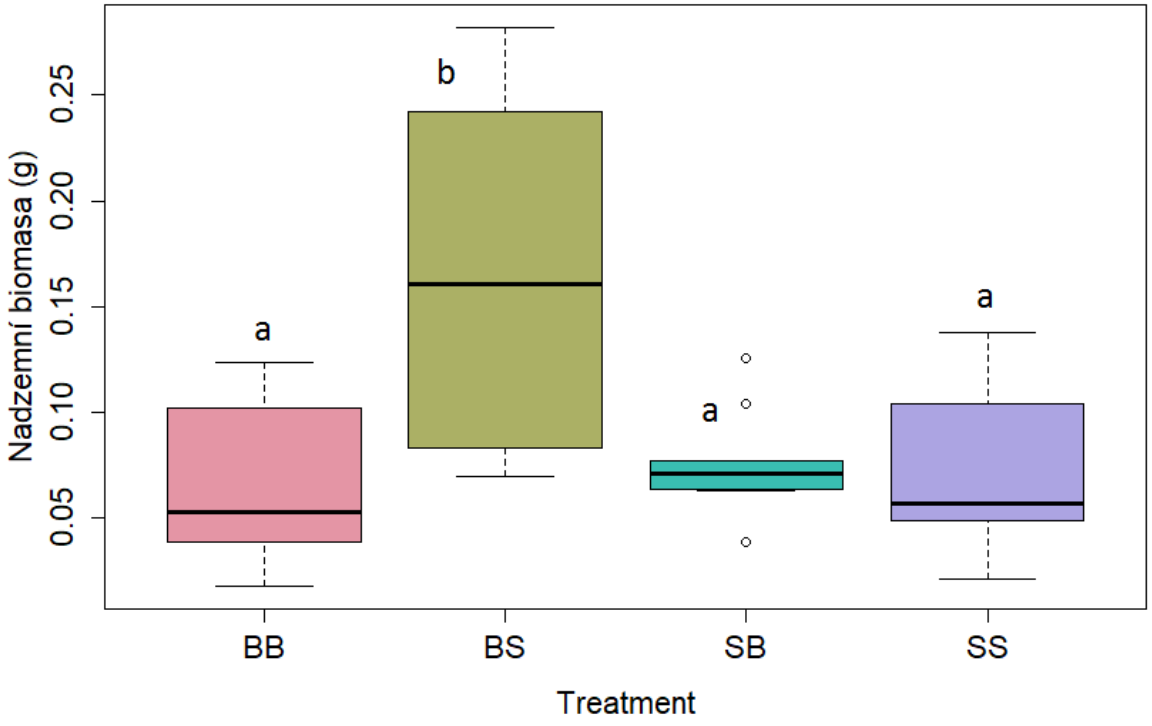
4. Výsledky

4.1. Nadzemní biomasa

V půdě kde žížaly původně nebyly, ale následně byly přidány (BS) bylo naváženo největší množství nadzemní části a medián této půdy je 0,1610 g. Nejméně navážené nadzemní části

bylo naváženo v půdě kde žížaly nebyly a ani tam nebyly přidány (BB) a medián této půdy je 0,053 g.

Na základě Bonferroniho testu lze říct, že půda, kde žížaly původně nebyly, ale byly tam přidány (BS) je statistický významně rozdílná od ostatních půd u kterých není statisticky významný rozdíl tak patrný.

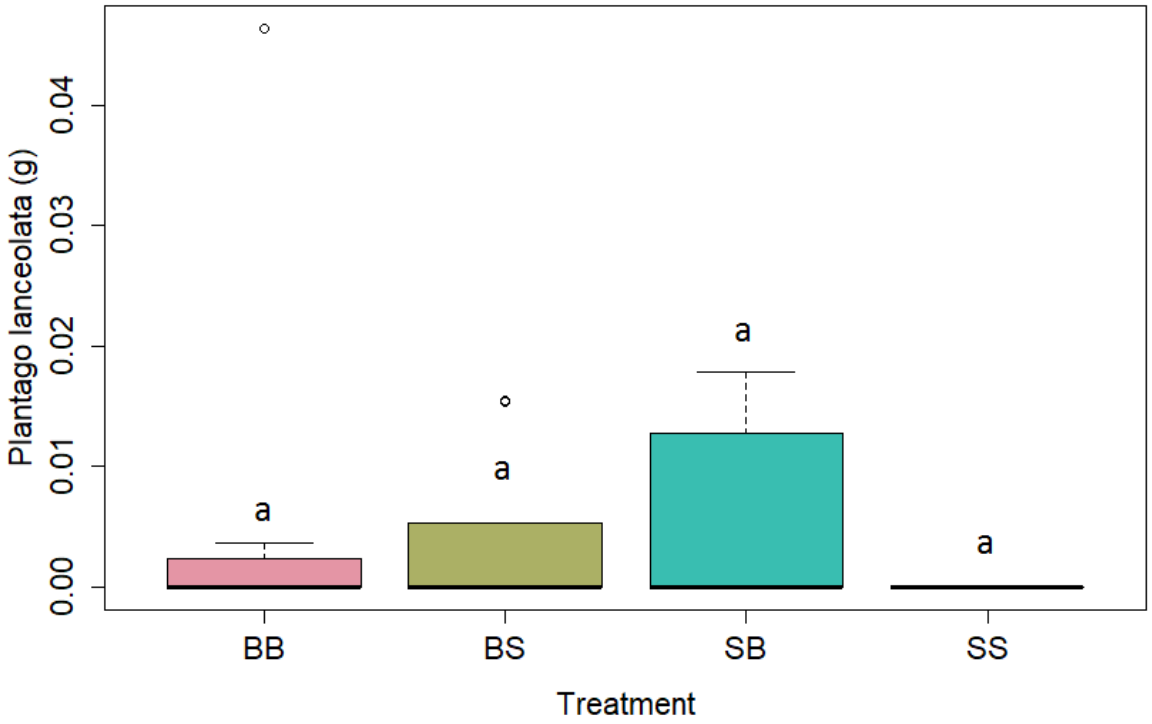


Obrázek 4: Navážená nadzemní biomasa. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.2. Nadzemní biomasa jednotlivých druhů

Plantago lanceolata: Vzhledem k tomu, že Plantago při pokusu skoro všude odemřelo, není možné pozorovat jednotlivé rozdíly mezi různými květináči a medián u této rostliny je ve všech květináčích roven 0 g.

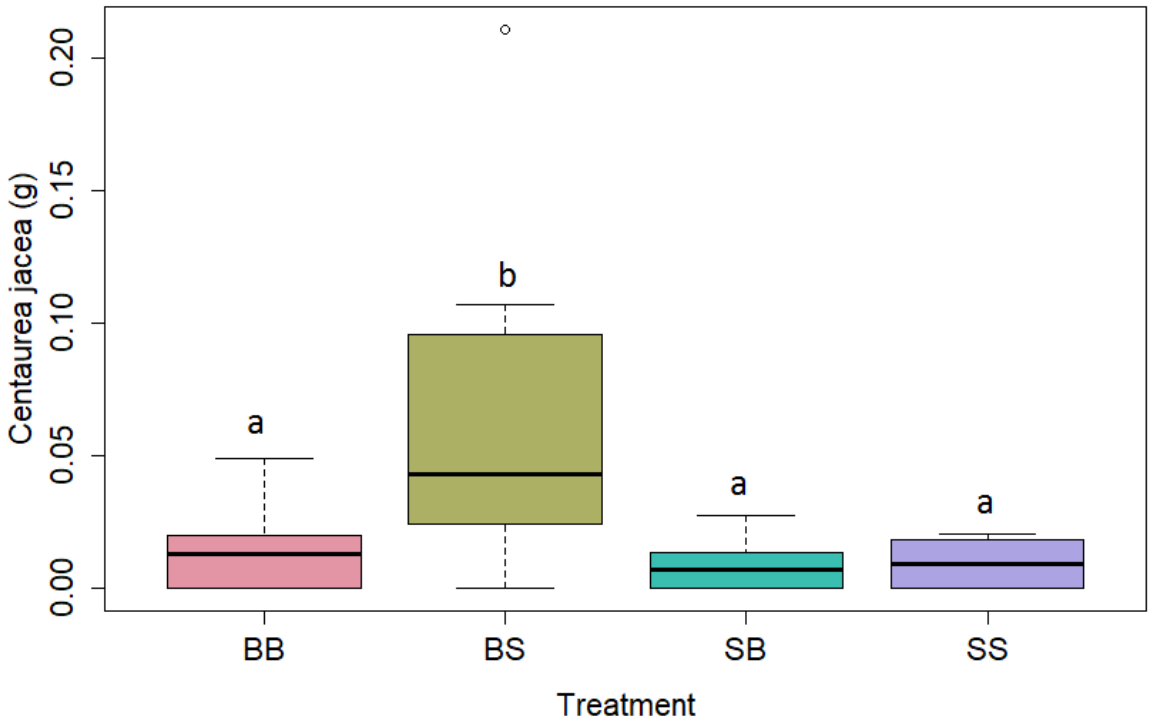
Na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti či nepřítomnosti žížal je zanedbatelný.



Obrázek 5: Navážená nadzemní biomasa. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. A ty půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

Centaurea jacea: V půdě kde žížaly původně nebyly, ale byly tam přidány (BS) bylo naváženo největší množství nadzemní části a medián této půdy je 0,0429 g. Nejméně nadzemní biomasy bylo naváženo v půdě kde žížaly byly a následně nebyly přidány (SB), medián této půdy je 0,0692 g.

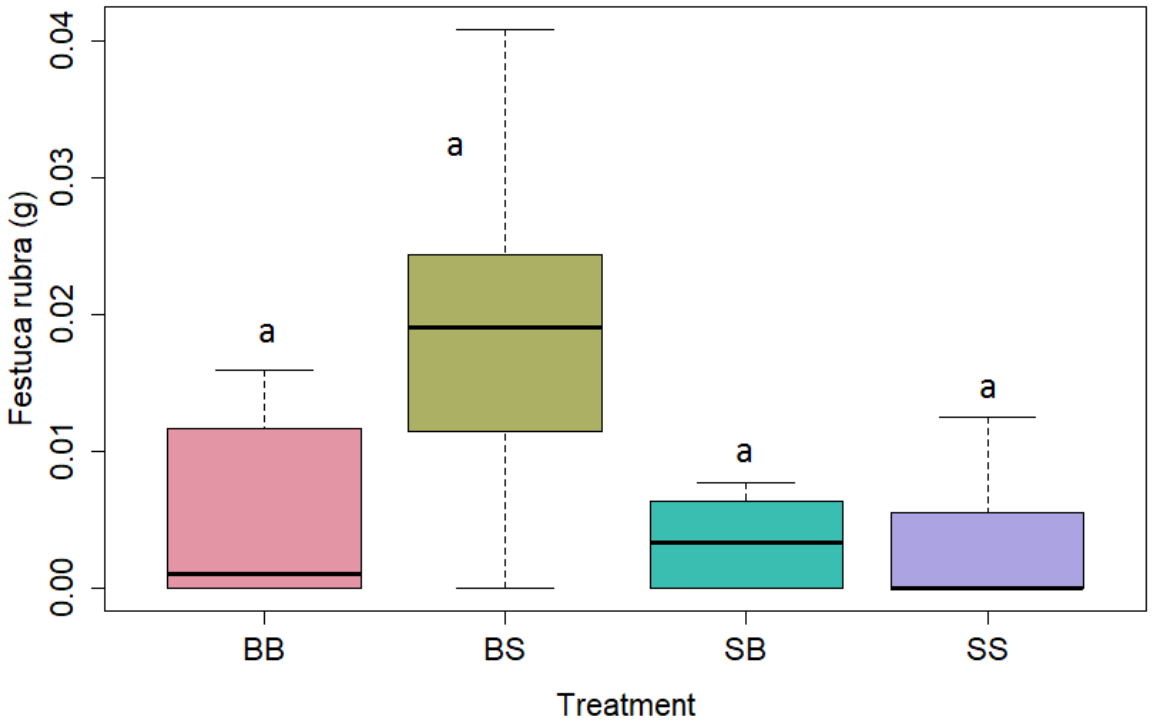
Na základě Bonferroniho testu lze říct, že půda, kde žížaly původně nebyly, ale byly tam přidány (BS) je statisticky významně rozdílná od ostatních půd u kterých není statisticky významný rozdíl tak patrný.



Obrázek 6: Navážená nadzemní biomasa. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. A ty půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

Festuca rubra: Největší rozdíl lze pozorovat v půdě kde původně žížaly nebyly a následně byly přidány (BS), medián této půdy je 0,0114 g. Naproti tomu nejmenší medián lze vidět u půdy kde žížaly byly a byly tam přidány (SS), jeho hodnota činí 0,0000 g.

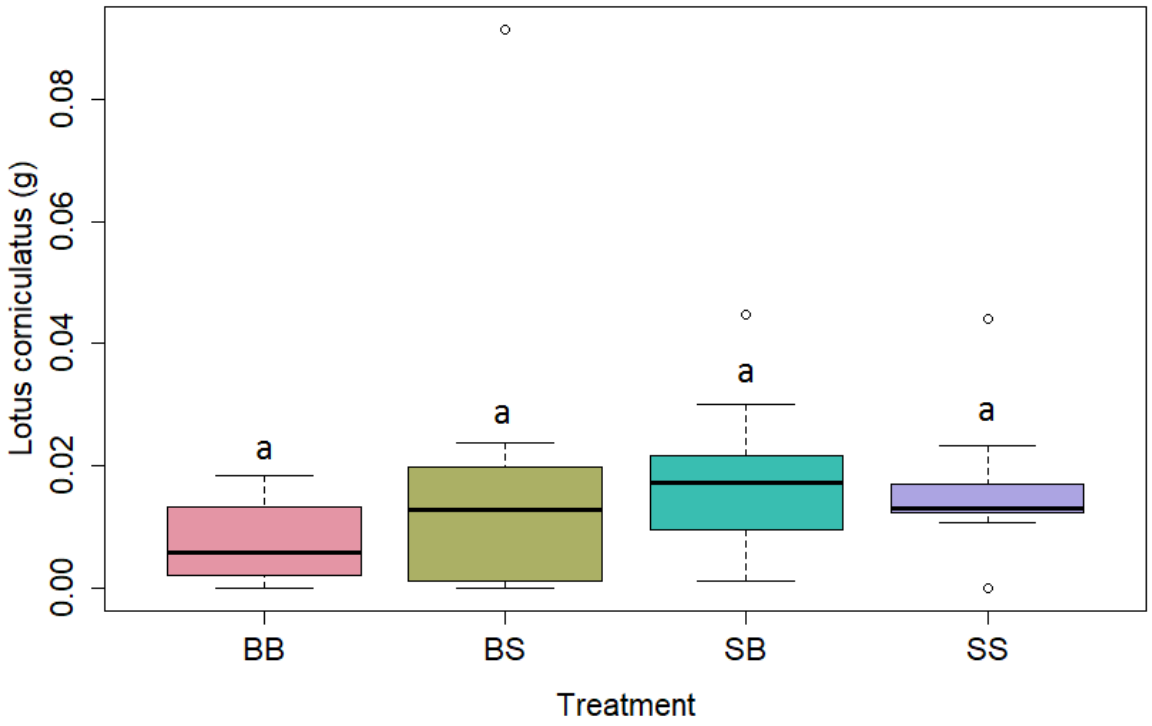
Na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti či nepřítomnosti žížal je zanedbatelný.



Obrázek 7: Navážená nadzemní biomasa. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. A ty půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

Lotus corniculatus: Největší rozdíl lze pozorovat v půdě kde původně byly žížaly a následně nebyly přidány (SB), medián této půdy je 0,0173 g. Naproti tomu nejmenší medián lze vidět u půdy kde žížaly nebyly a nebyly tam ani přidány (BB), jeho hodnota činí 0,0058 g.

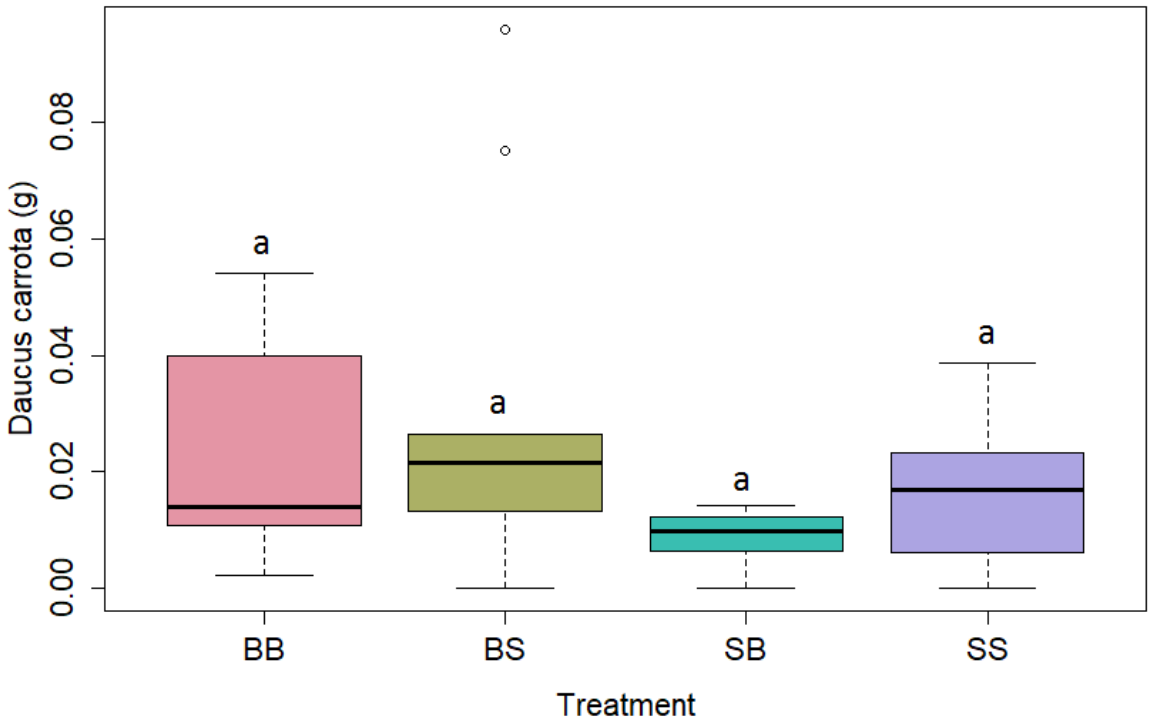
Na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti či nepřítomnosti žížal je zanedbatelný.



Obrázek 8: Navážená nadzemní biomasa. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. A ty půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

Daucus carrota: Největší rozdíl lze pozorovat v půdě kde původně nebyly žížaly, ale následně byly přidány (BS) a medián této půdy je 0,0215 g. Naproti tomu nejmenší medián lze vidět u půdy kde žížaly byly, ale nebyl tam přidány (SB), jeho hodnota činí 0,0097 g.

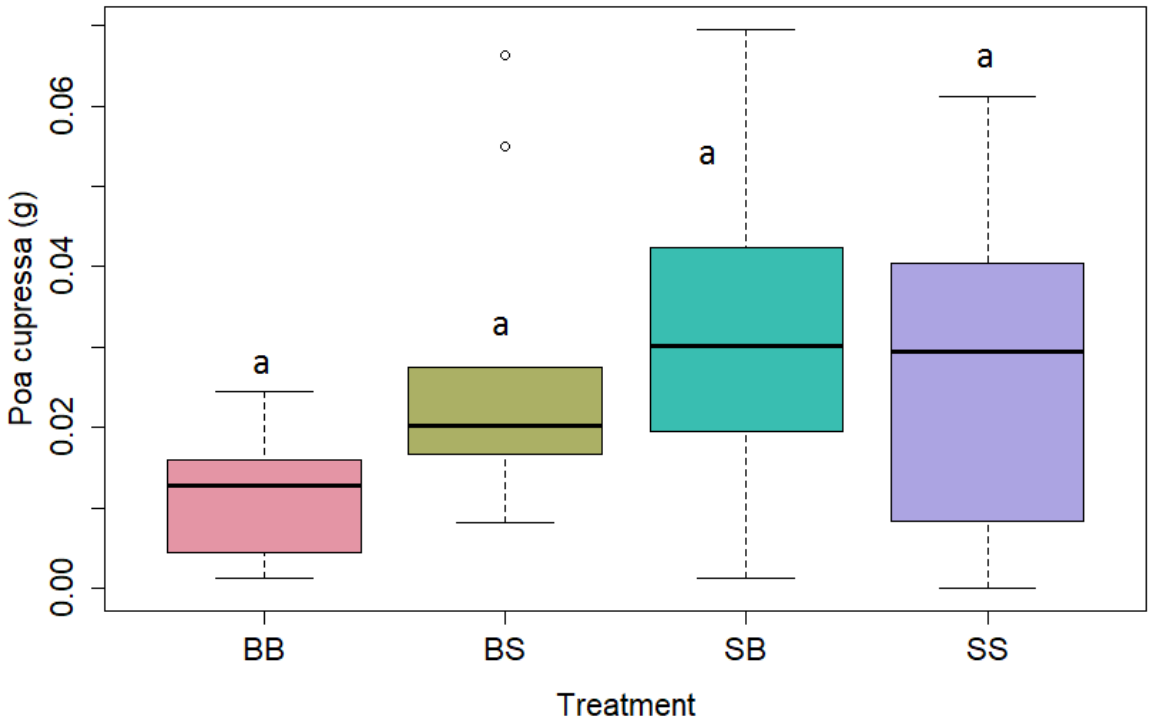
Na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti či nepřítomnosti žížal je zanedbatelný.



Obrázek 9: Navážená nadzemní biomasa. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. A ty půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

Poa cupressa: Největší rozdíl lze pozorovat v půdě kde původně byly žížaly, ale následně nebyly přidány (SB) a medián této půdy je 0,0301 g. Naproti tomu nejmenší medián lze vidět u půdy kde žížaly nebyly a nebyly tam ani přidány (BB), jeho hodnota činí 0,0127 g.

Na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti žížal je zanedbatelný.

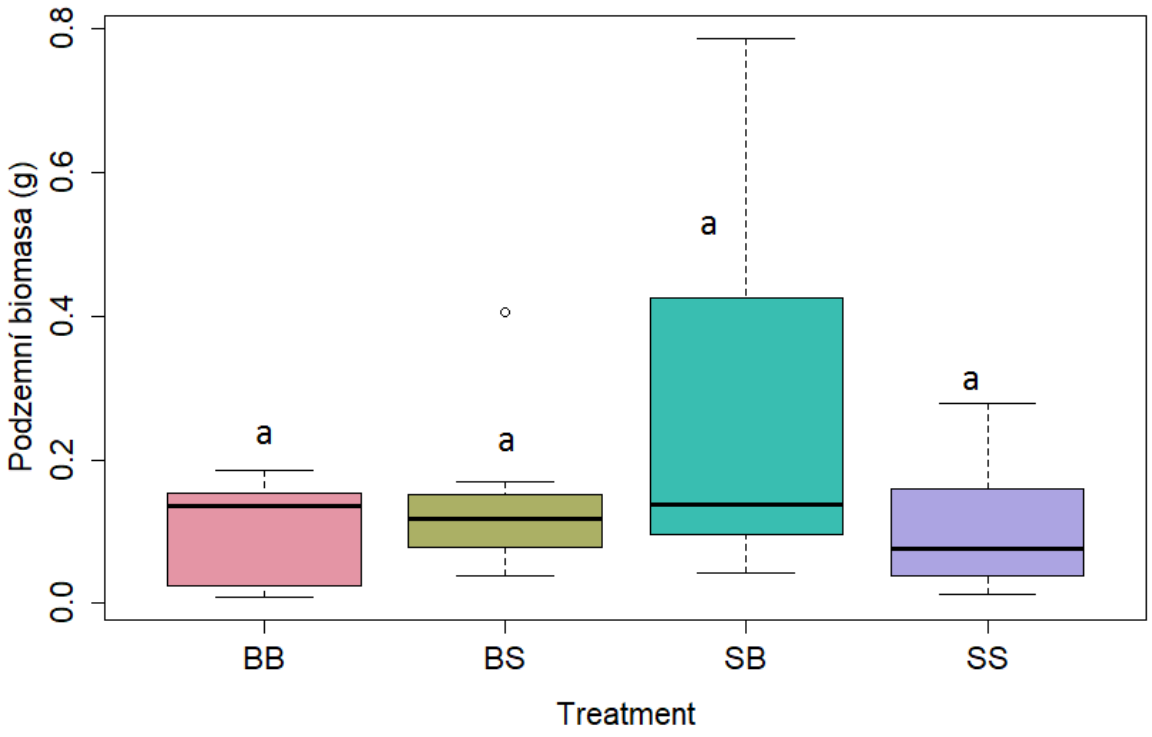


Obrázek 10: Navážená nadzemní biomasa. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. A ty půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.3. Podzemní biomasa

Největší rozdíl lze pozorovat v půdě kde původně byly žížaly, ale následně nebyly přidány (SB) a medián této půdy je 0,138 g. Naproti tomu nejmenší medián lze vidět u půdy kde žížaly byly a byly přidány (SS) a jeho hodnota činí 0,077 g.

Na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti či nepřítomnosti žížal je zanedbatelný.

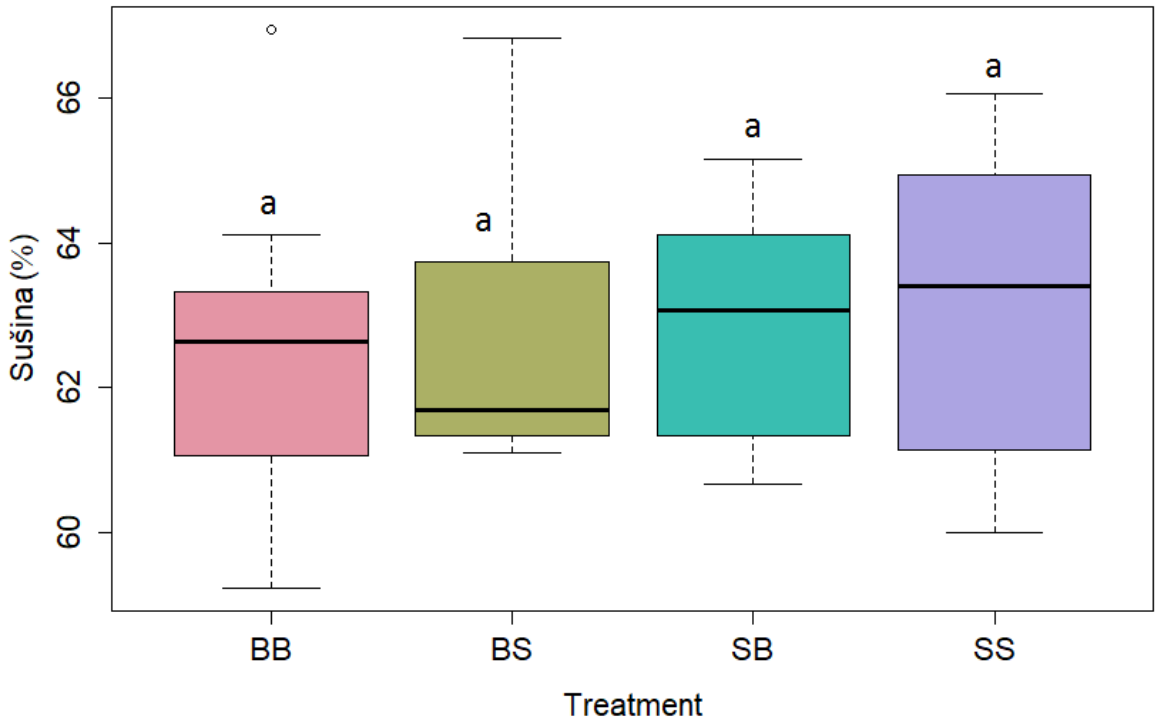


Obrázek 11: Navážená podzemní biomasa. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS, Varianty, které se od sebe statisticky homogenně neliší a jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.4. Sušina půdy voda v půdě

Lze pozorovat nepatrný rozdíl v půdě kde žížaly nebyly, ale byly přidány (BS), medián této půdy je 61,68 %. Naproti tomu nejvyšší medián má půda kde žížaly byly a zároveň byly přidány (SS) a jeho hodnota činí 63,39 %. To indikuje že půdy s žížalami byli poněkud propustnější a více drénované.

Nicméně na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti žížal je zanedbatelný.

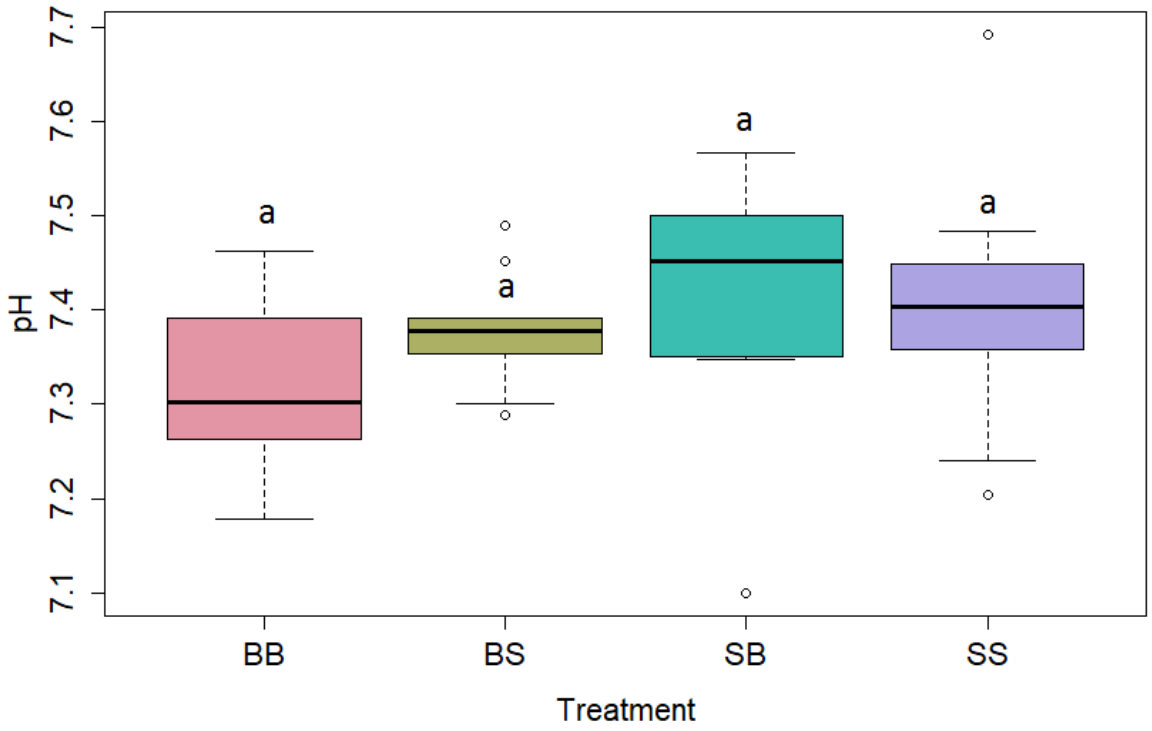


Obrázek 12: Procentuální zobrazení půdní sušiny. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS, se od sebe statisticky homogenně neliší a jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.5. pH

Nejnižší pH je u půdy kde žížaly nebyly a následně nebyly přidány (BB) a medián této půdy je 7,302. Naproti tomu nejvyšší pH je u půdy kde žížaly původně byly, ale nebyly přidány (SB). Medián této půdy je 7,451.

Nicméně na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti žížal je zanedbatelný.



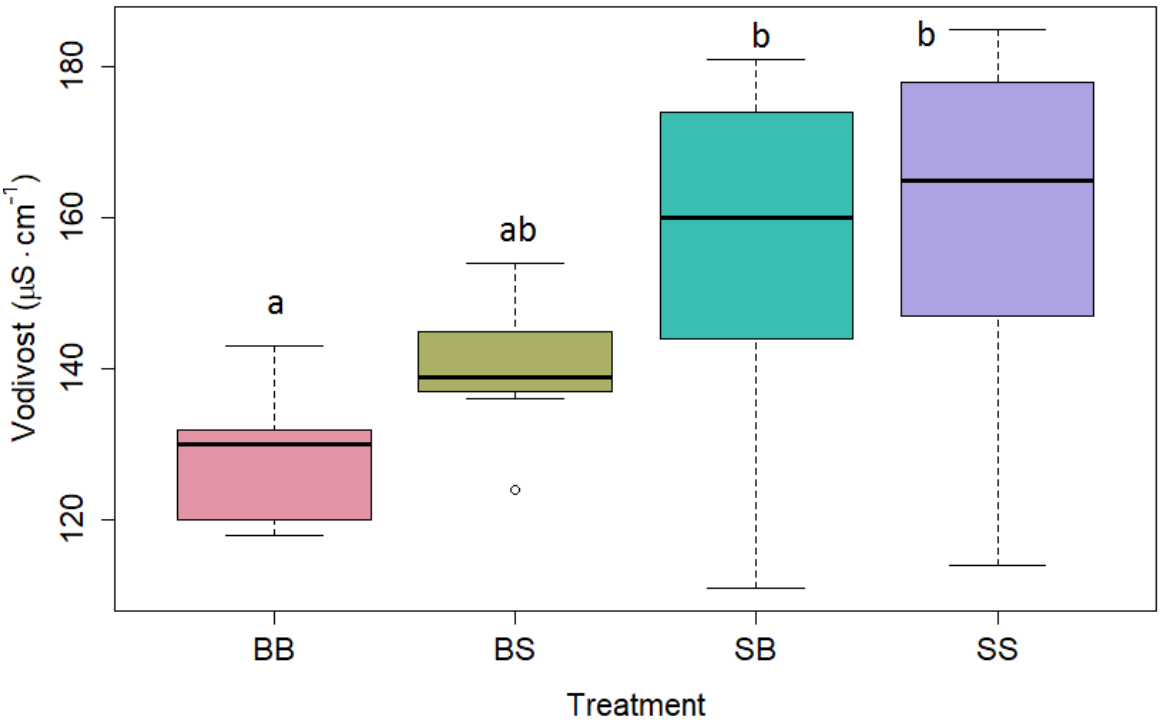
Obrázek 13: pH v půdě. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, se od sebe statisticky homogenně neliší a jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05

4.6. Vodivost půdy

Největší rozdíl je mezi původními půdami, tedy půdou (BB) kdy její medián je nejmenší a má hodnotu 130 µS*cm^{-1}. Naproti tomu půda, kde žížaly byly a byly tam dodány (SS) má největší medián o hodnotě 165 µS*cm^{-1}.

Na rozdíl u půdy, kde původně žížaly nebyly, ale byly tam přidány (BS). V této půdě je vidět nárust konduktivity oproti půdě kde žížaly nebyly a ani tam nebyly přidány (BB), přičemž tato půda je původní a byla z ní vytvořena půda (BS).

Na základě Bonferroniho testu lze vidět statisticky významný rozdíl mezi půdami, kde byli žížaly dlouhodobě a těmi kde žížaly nebyli. U půd, kde žížaly byly a byly tam přidány jen během pokusu (BS) není statisticky významný rozdíl od půd bez žížal (BB), ale ani od půd dlouhodobě s žížalami (SS)



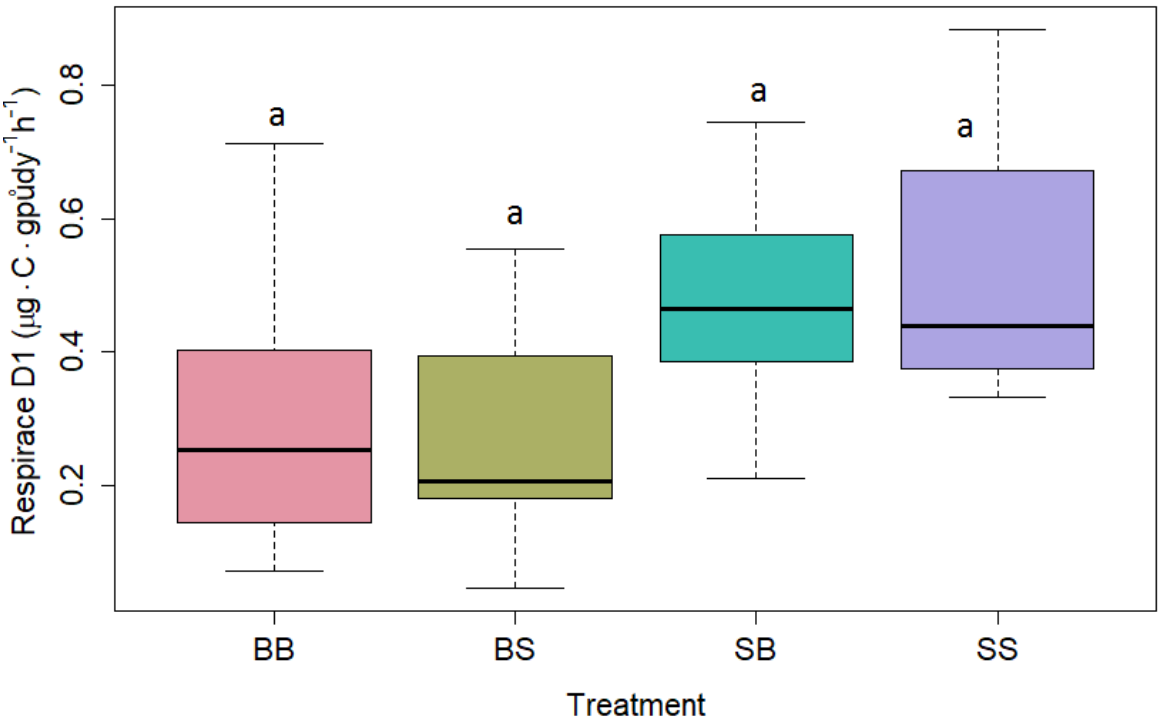
Obrázek 14: Vodivost v půdě. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.7. Mikrobiální Respirace

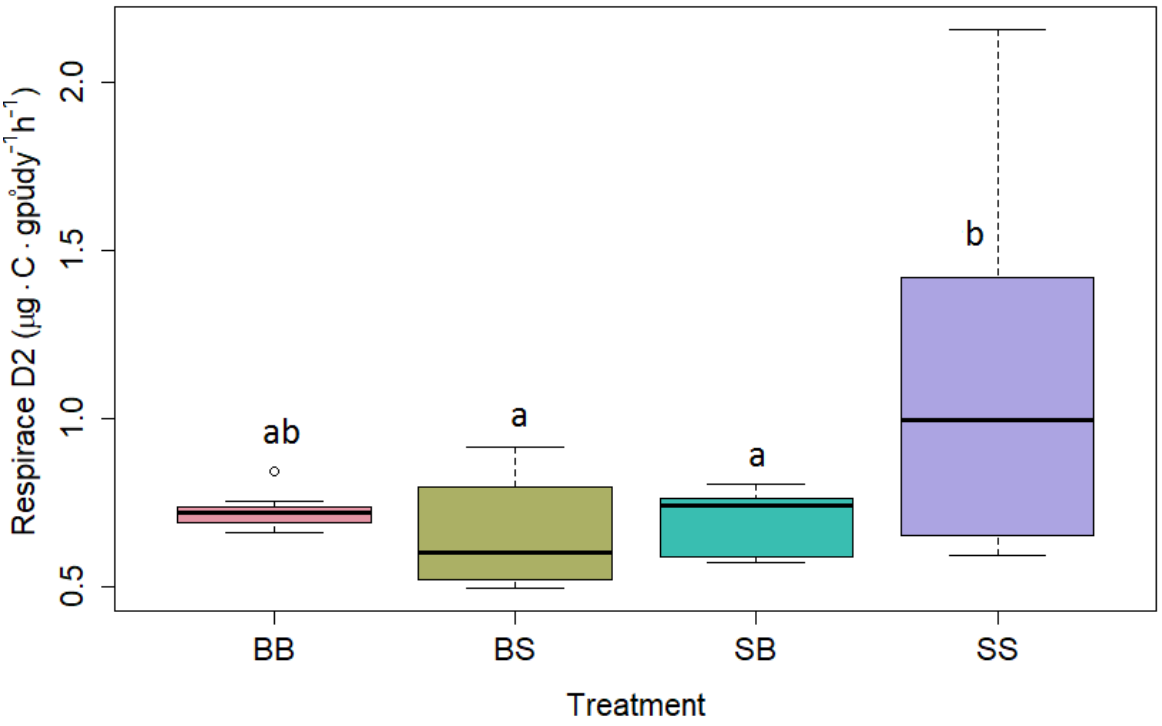
Na základě Bonferroniho testu lze říci, že při respiraci po přibližně dvou dnech není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti či nepřítomnosti žížal je zanedbatelný.

Nicméně po další respiraci, celkem tedy přibližně po čtyřech dnech, jsou rozdíly více patrný a původní půdy (BB a SS) jsou statisticky homogenní. Zároveň půda, kde žížaly nebyly a ani nebyly přidány (BB) je statisticky homogenní s ostatními půdami.

U druhé respirace lze pozorovat větší rozdíly, a to v půdě kde žížaly byly a zároveň byly přidány (SS), kdy medián činí 0,9979 µg C*gpůdy^{-1}*h^{-1}. Nejmenší medián je v půdě kde žížaly nebyly, ale byly tam přidány (BS) a jeho hodnota je 0,6007 µg C*gpůdy^{-1}*h^{-1}.



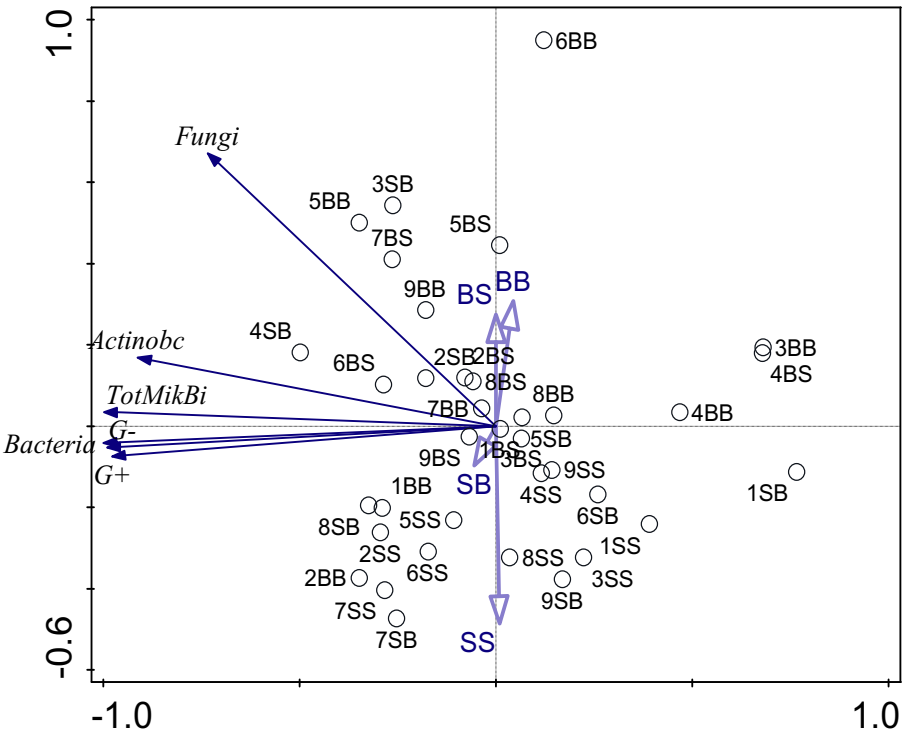
Obrázek 15: Mikrobiální respirace po dvou dnech. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS, se od sebe statisticky homogenně neliší a jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.



Obrázek 16: Mikrobiální respirace po přibližně dalších dvou dnech. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.8. PLFA

Na základě PCA grafu vidíme, že sledované parametry byli ovlivněny dvěma hlavními parametry. První ordinační osa sleduje celkovou mikrobiální biomasu, druhá pak sleduje rozdíl mezi plochami s dlouhodobým působením žížal a bez něj. Plochy bez dlouhodobého vlivu žížal mají větší biomasu hub, než plochy s dlouhodobým působením žížal.

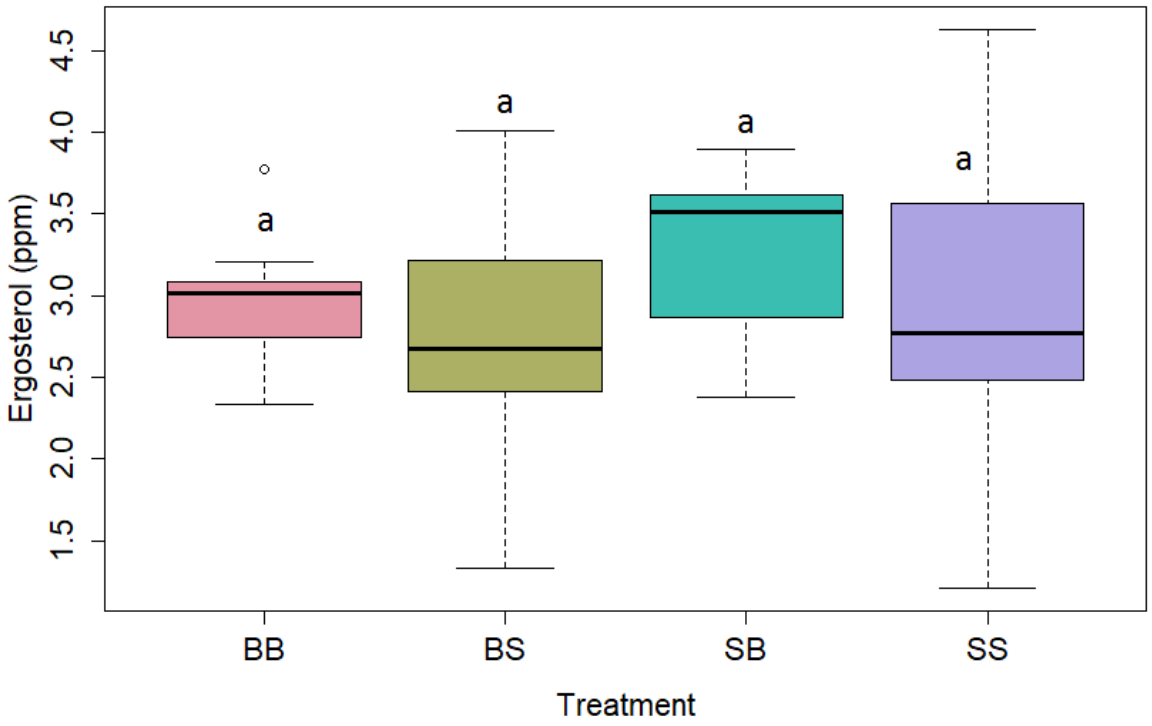


Obrázek 17: PCA graf PLFA analýzy. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS.

4.9. Ergosterol

Nejmenší množství ergosterolu je přítomno v půdě kde žížaly původně nebyly, ale byly přidány (BS) a medián této půdy je 5,671 ppm. Nejvíce ergosterolu je u půdy kde žížaly byly, ale byly odebrány (SB) a medián této půdy je 3,580 ppm.

Na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti žížal je zanedbatelný.

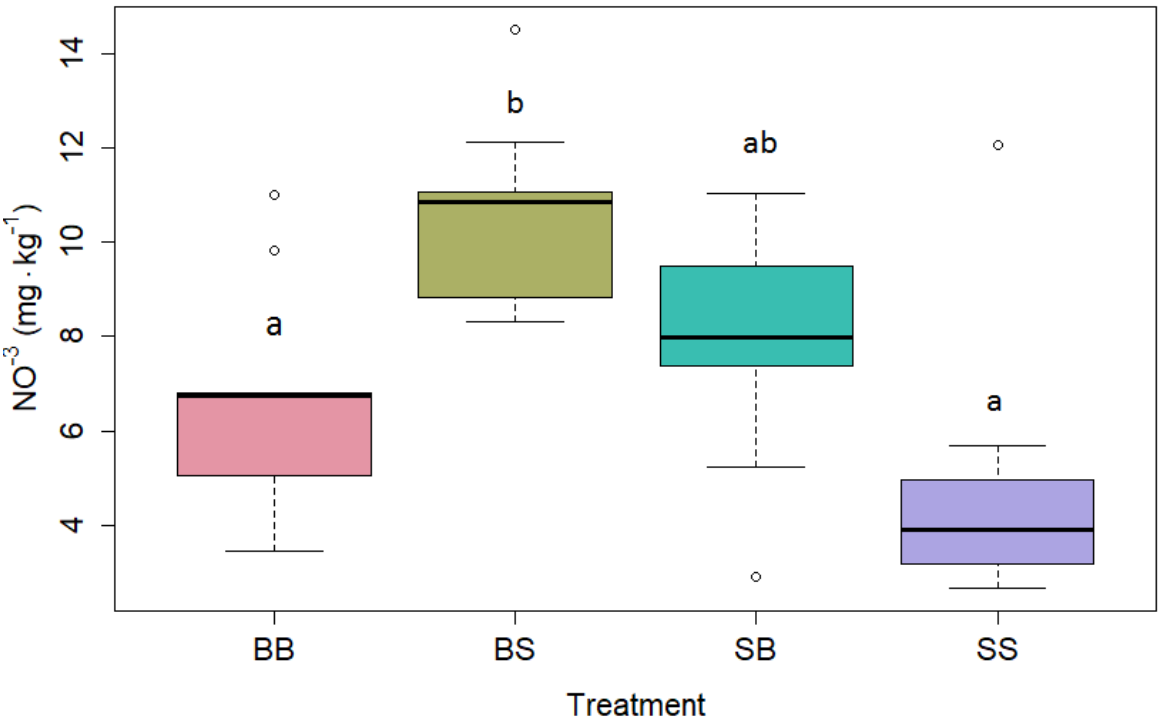


Obrázek 18: Změřený ergosterol v půdě. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, se od sebe statisticky homogenně neliší a jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.10. Stanovení NO^{3-} ve vodných výluzích půdy

Největší obsah dusičnanů obsahovala půda, kde žížaly původně nebyly, ale byly tam přidány (BS),medián námi změřených vzorků byl 10.86 $mg*kg^{-1}$. Nejméně dusičnanů obsahovala půda, kde žížaly byly původně, ale nebyly následně přidány (SB) a hodnota tohoto medián činí 3,910 $mg*kg^{-1}$.

Na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi původními půdami (BB a SS) nejsou statisticky významné rozdíly a obsah dusičnanů v těchto půdách je výrazně nižší než u půd, které byly námi vytvořeny přidáním či odebráním žížal (BS a SB).

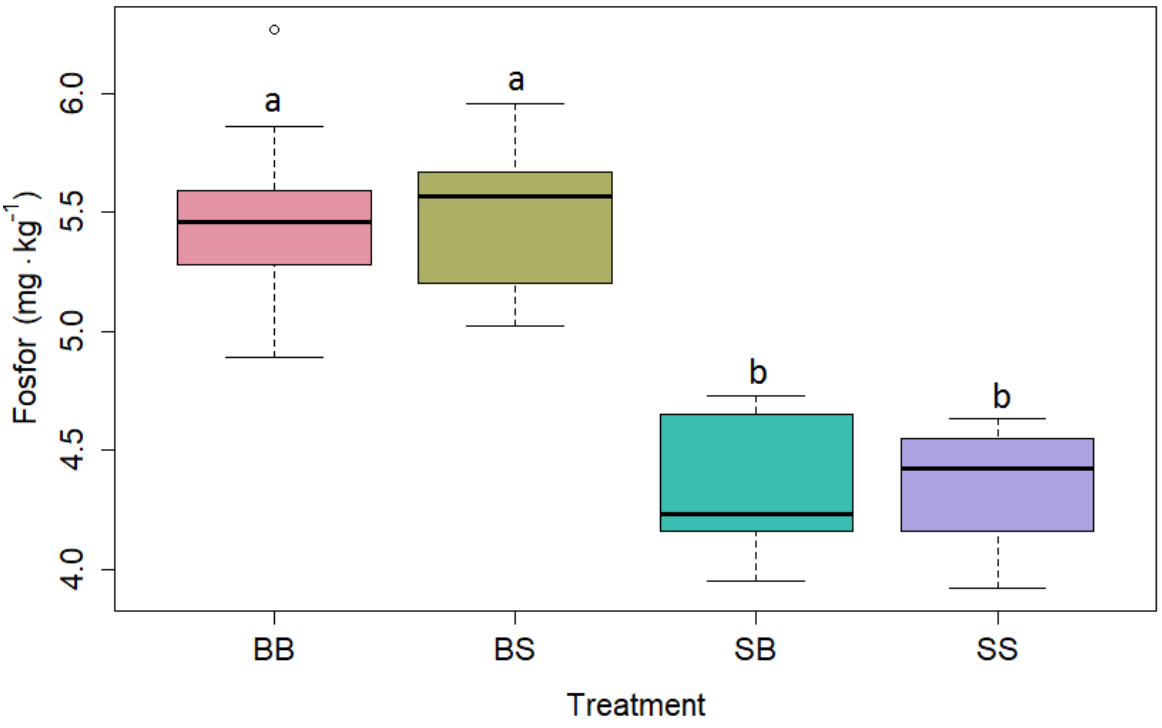


Obrázek 19: Stanovení NO^{3-} ve vodních výluzích. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.11. Stanovení P v extraktu půd podle Mehlicha III

Nejvíce fosforu bylo u půdy, kde žížaly původně nebyly, ale byly tam přidány (BS) a medián této půdy je 5,57 $mg*kg^{-1}$. Nejméně fosforu bylo v půdě, kde žížaly byly, ale nebyly přidány, medián této půdy je 4,23 $mg*kg^{-1}$.

Na základě Bonferroniho testu lze říci, že u půd, kde původně nebyly žížaly (BB a BS) nejsou statisticky významně rozdílné a obsah fosforu je v těchto půdách výrazně vyšší než u půdy, kde žížaly původně byly (SB a SS).

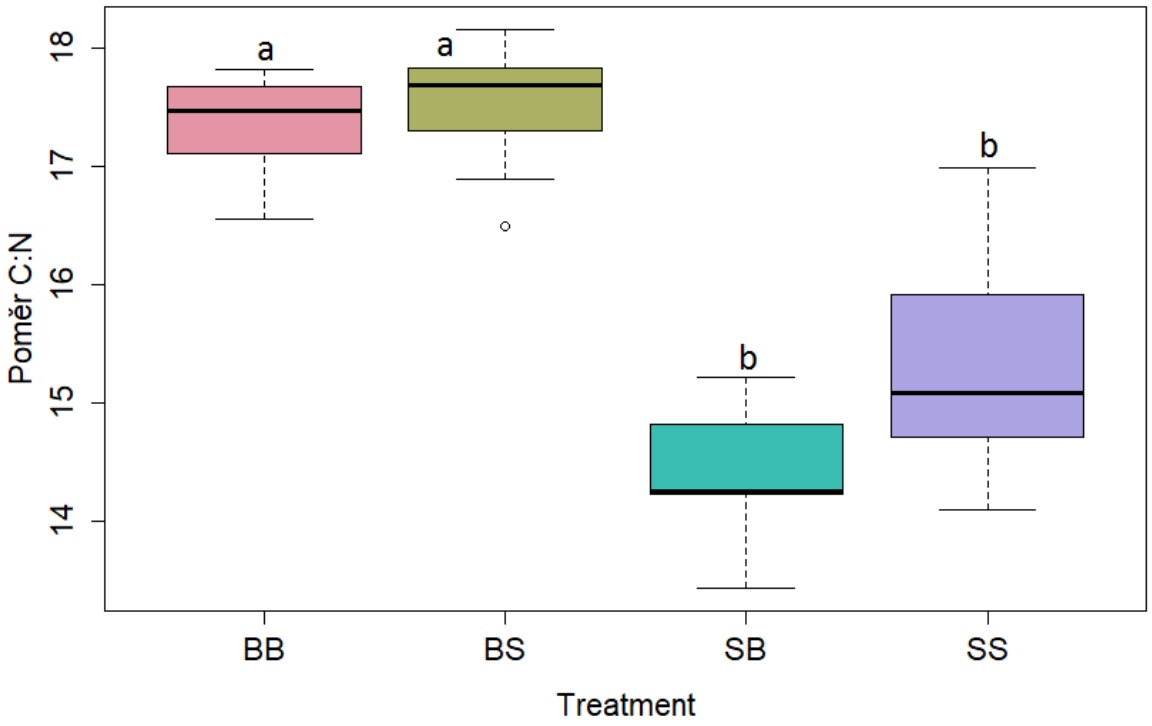


Obrázek 20: Fosfor extraktu půd podle Mehlicha III. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. A ty půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.12. Poměr C:N

V půdě, kde žížaly byly a následně byly odebrány (SB) je medián nejnižší a jeho hodnota je 14,26. Nejvyšší medián je u půdy kde žížaly nebyly, ale byly přidány (BS) a jeho hodnota je 17,69.

Na základě Bonferroniho testu lze říci, že půdy, kde původně nebyly žížaly (BB a BS) nejsou statisticky významně rozdílné a poměr C:N je v těchto půdách výrazně vyšší než u půdy, kde žížaly původně byly (SB a SS).

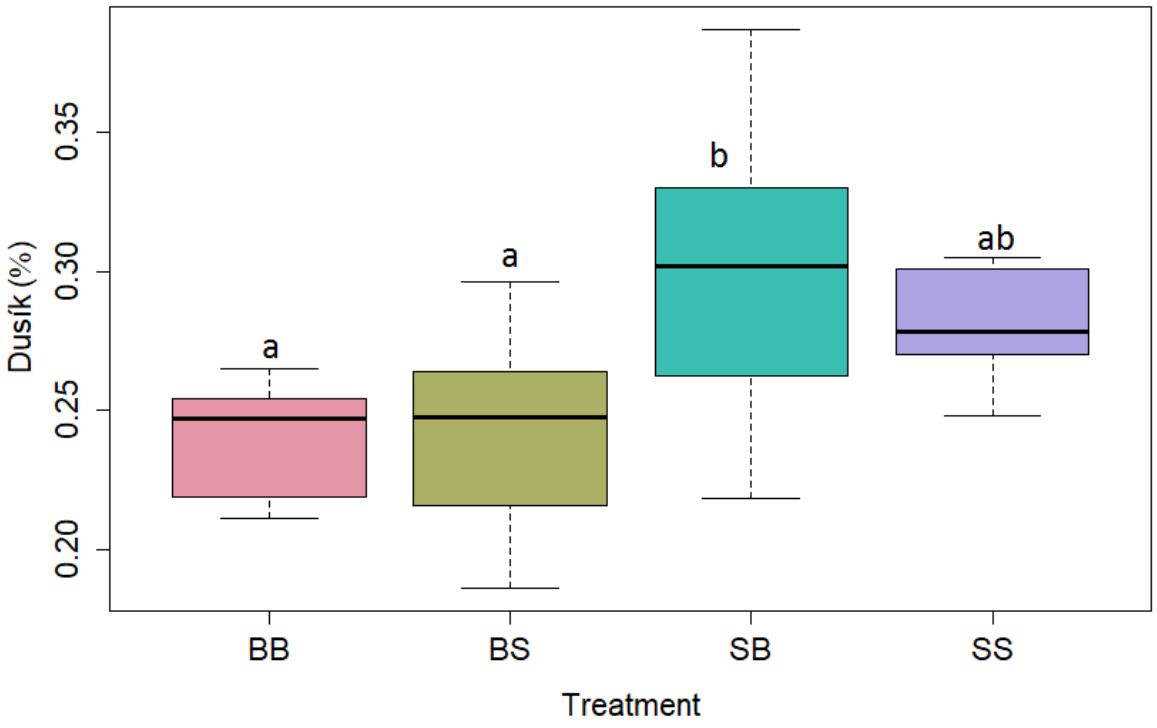


Obrázek 21: Poměr uhlíku a dusíku. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.13. Dusík

Nejvíce dusíku bylo v půdě kde žížaly byly, ale byly odebrána (SB) a medián této půdy je 0,30 %. V půdě, kde nebyly žížaly a nebyly přidány (BB) byl medián nejmenší, tedy 0,247 %.

Na základě Bonferroniho testu lze říci, že půdy, kde žížaly nebyly a ani tam nebyly přidány (BB), kde žížaly nebyly, ale byly tam přidány (BS) a půdy kde, žížaly byly a byly tam přidány (SS) nejsou statisticky významně rozdílné. Zároveň půda, kde žížaly byly, ale nebyly tam přidány (SB) a žížaly kde byly a byly přidány (SS) nejsou statisticky významné rozdíly.

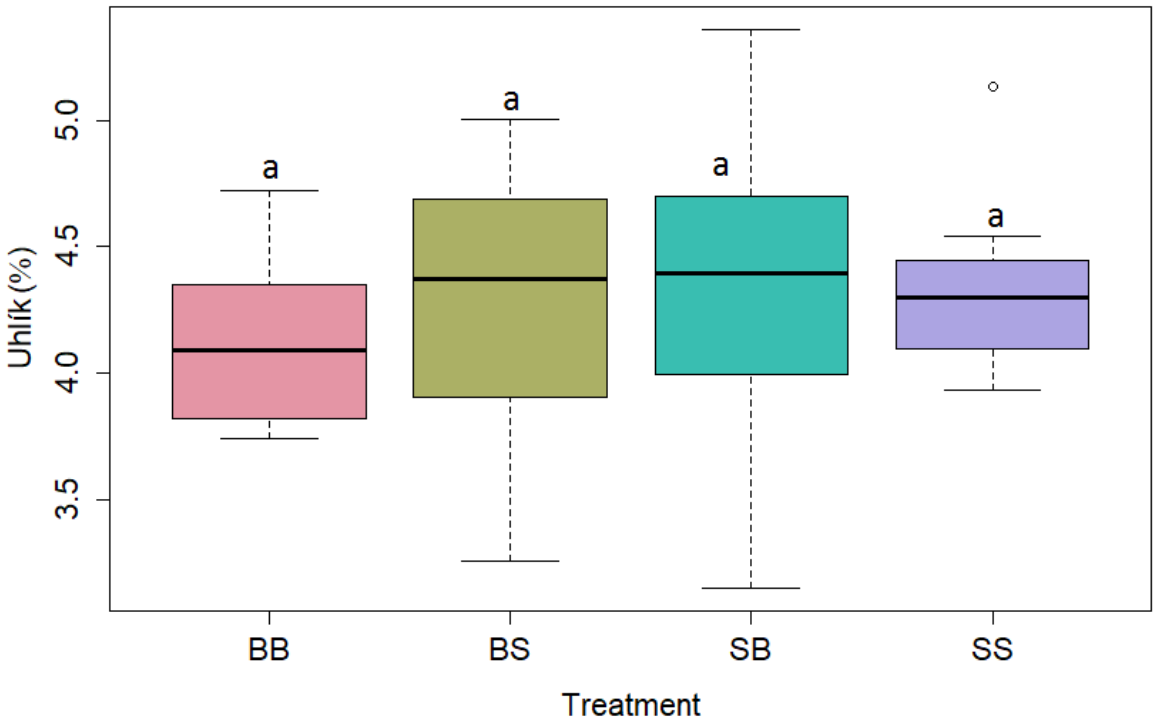


Obrázek 22: Poměr uhlíku a dusíku. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.14. Uhlík

Lze pozorovat nepatrné odchylky, nejméně uhlíku je u půdy, kde nebyly žížaly a ani nebyly přidány (BB) a medián této půdy je 4,091 %. Nejvíce uhlíku je v půdě, kde žížaly byly, ale nebyly přidány (SB) a medián této půdy je 4,396 %.

Na základě Bonferroniho testu lze říci, že mezi půdami není statisticky významný rozdíl a vliv přítomnosti žížal je zanedbatelný.



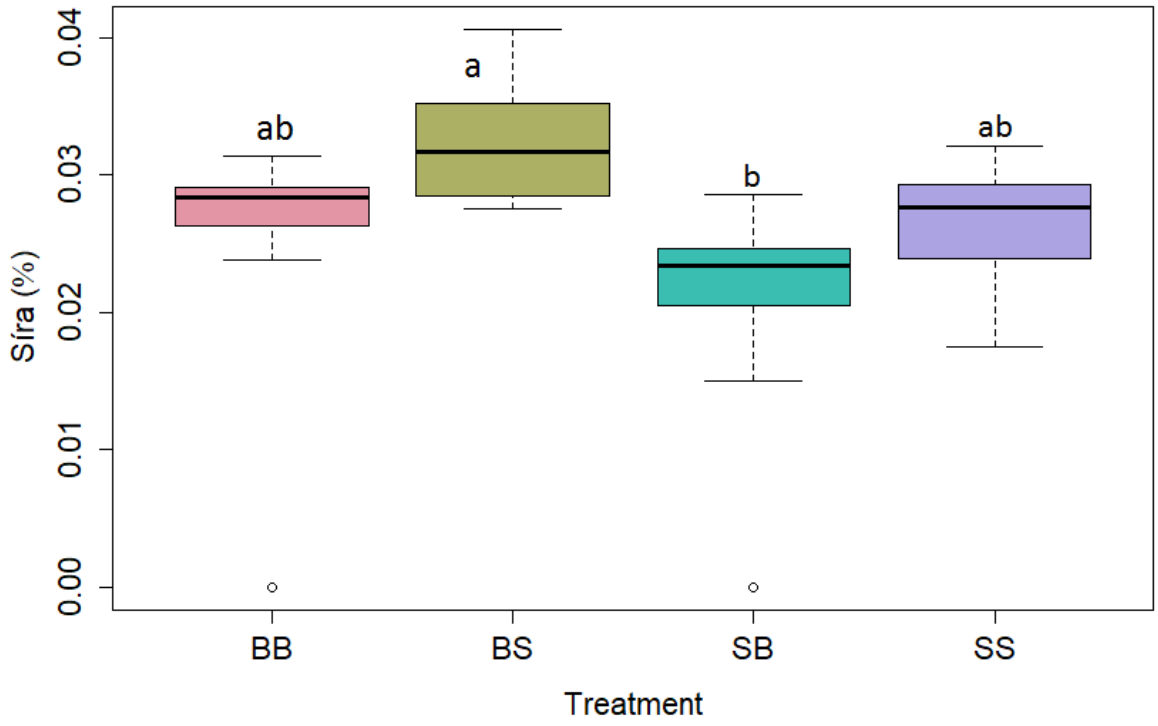
Obrázek 23: Poměr uhlíku a dusíku. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

4.15. Síra

Při CN analýze byla na přístroji změřena i sýra.

Nejméně síry bylo změřeno v půdě, kde žížaly byly, ale nebyly tam přidány (SB) a medián této půdy je 0,2337 %. Nejvíce síry bylo v půdě, kde žížaly nebyly, ale byly tam přidány (BS) a medián této půdy je 0,3171 %.

Na základě Bonferroniho testu lze říci, že nejvíce se liší půdy, kde žížaly nebyly, ale byly tam přidány (BS) a půdy kde žížaly byly a nebyly tam přidány (SB), tyto půdy jsou statisticky významně rozdílné. Půdy, kde žížaly nebyly a nebyly tam přidány (BB) a půdy, kde žížaly byly, a byly tam přidány (SS) nejsou statisticky významně rozdílné s výše zmíněnými půdami.



Obrázek 24: Poměr uhlíku a dusíku. Půdy, kde původně nebyly žížaly a nebyly tam dodány – BB, kde původně nebyly žížaly, ale byly tam dodány – BS, kde původně byly žížaly a následně byly odebrány – SB a kde původně byly žížaly a byly tam znovu dodány – SS. Půdy, které se od sebe statisticky homogenně neliší, jsou označeny stejným písmenem, jednocestná anova, bonferroni test, p<0,05.

5. Diskuse

Ve shodě s předchozími výsledky byl růst rostli významně ovlivněn přítomností žížal. Zároveň se ve shodě s některými dřívějšími pracemi Mudrák a Frouz, 2018; Toyota et al., 2013 ukázalo že vliv žížal na půdu a rostliny je velmi kontextuální a závisí na výchozích podmínkách. Oproti původní hypotéze, a i v rozporu s výsledky Mudrák and Frouz, 2018 se ukázalo, že největší vliv na růst nadzemní biomasy je u půd, kde žížaly dlouhodobě nebyly a do nichž byly přidány. Taktéž v rozporu s naším očekáváním je tento efekt nejsilnější u raně sukcesních druhů. Pokud se žížaly dlouhodobě vyskytují, nemá jejich přítomnost na růst nadzemní části statisticky významný vliv. Jak již bylo zmíněno, tyto výsledky jsou v rozporu s předchozími výsledky Mudrák a Frouz, 2018, kteří sledovali vliv žížal v iniciálních a pozdních stádiích sukcese na týchž

lokalitách. Může to být dáno tím, že vliv žížal na vegetaci se věkem kolonizace mění. Na začátku kolonizace působí hlavně krátkodobé vlivy a těch využívají zejména raně sukcesní druhy, později dochází k dlouhodobým změnám půdy, ze kterých nakonec po několika desetiletí benefitují druhy pozdně sukcesní, jak ukazují výsledky Mudrák a Frouz 2018, nicméně tento proces patrně trvá delší dobu, a tak je vliv na pozdně sukcesní druhy ve středních fázích kolonizace málo významný. Tento jev může mít řadu příčin, jedna z nich může souviset s kompeticí rostlin a mikrobiálního společenstva o živiny. Sledování vodivosti půdy ukazuje na větší obsah iontů v půdě dlouhodobě vystavené činnosti žížal. Je pravděpodobné že to souvisí s vyšší mírou zvětrávání a mineralizace organické hmoty což by mělo přinést větší zásobení živinami, nicméně obsahy dostupného N a P tomu nenasvědčují. To může být dáno větší mikrobiální biomasou v půdách ovlivněných žížalami a větší vazbou těchto makroprvků na mikrobiální biomasu, jak ukazuje Kaneda et al., 2020.

S tím souvisí i výsledky mikrobiální respirace kdy po první respiraci lze pozorovat jasný rozdíl mezi původními půdami a půdami dlouhodobě vystavenými činnosti žížal nezáleží na odebrání či přidání žížal. Jinými slovy ve shodě s jinými pracemi je zde významný vliv dlouhodobého působení (legacy). Později, po druhé respiraci lze však pozorovat že půda, kde žížaly původně byly, ale byly odebrány se začíná podobat půdám, kde žížaly původně nebyly. Jinými slovy je zde větší vliv okamžité přítomnosti žížal na stimulaci mikrobiální aktivity.

Lze také říci, že přítomnost či nepřítomnost žížal nemá zásadní vliv na množství ergosterolu v půdě jako takového, ale spíše změna způsobená okamžitou přítomností či nepřítomností žížal má vliv na množství ergosterolu, tento jev lze pozorovat v půdě kde žížaly nebyl, ale následně tam byly přidány (BS) a kde žížaly byly, ale následně nebyly přidány (SB). Podobný negativní vliv žížal na houbovou biomasu pozoroval i Frouz et al., 2013. Je tedy pravděpodobné, že vliv žížal na houbovou biomasu souvisí spíše s okamžitou predací než se změnou podmínek půdy.

Závěr

Výsledky mé práce ukázaly významný vliv jak okamžité přítomnosti žížal, tak dlouhodobé přítomnosti na růst rostlin a mikrobiální aktivitu. Ukázalo se, že tyto jejich interakcí mají komplikovaný vzorec během kolonizace půd žížalami, který je dán interakcí mezi změnami půdy, uvolňováním živin a imobilizací živin v biomase rostlin a mikroorganismů.

Seznam použité literatury

Barot, S., 2018. Can we predict the long-term impact of earthworms on plant successions? Funct Ecol 32, 596–598. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13020

Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L., 2006. Ecology: from individuals to ecosystems, 4th ed. ed. Blackwell Pub, Malden, MA.

Bever, J.D., 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. New phytologist 157, 465–473.

Blouin, M., Hodson, M.E., Delgado, E.A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K.R., Dai, J., Dendooven, L., Pérès, G., Tondoh, J.E., 2013. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. European Journal of Soil Science 64, 161–182.

Bohlen, P.J., Parmelee, R.W., Blair, J.M., Edwards, C.A., Stinner, B.R., 1995. Efficacy of methods for manipulating earthworm populations in large-scale field experiments in agroecosystems. Soil Biology and Biochemistry 27, 993–999.

Bossuyt, H., Six, J., Hendrix, P.F., 2004. Rapid incorporation of carbon from fresh residues into newly formed stable microaggregates within earthworm casts. European journal of soil science 55, 393–399.

Bouché, M.B., 1983. The establishment of earthworm communities, in: Earthworm Ecology. Springer, pp. 431–448.

Bradshaw, A., 2000. The use of natural processes in reclamation—advantages and difficulties. Landscape and urban planning 51, 89–100.

Brown, V.K., Gange, A.C., 1992. Secondary plant succession: how is it modified by insect herbivory? Vegetatio 101, 3–13.

Brown, V.K., Gange, A.C., 1989. Herbivory by soil-dwelling insects depresses plant species richness. Functional Ecology 667–671.

Brussaard, L., 1998. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. Applied soil ecology 9, 123–135.

Butenschoen, O., Marhan, S., Langel, R., Scheu, S., 2009. Carbon and nitrogen mobilisation by earthworms of different functional groups as affected by soil sand content. Pedobiologia 52, 263–272.

Cerli, C., Celi, L., Kaiser, K., Guggenberger, G., Johansson, M.-B., Cignetti, A., Zanini, E., 2008. Changes in humic substances along an age sequence of Norway spruce stands planted on former agricultural land. Organic Geochemistry 39, 1269–1280.

Clements, F.E., 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington.

Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The american naturalist 111, 1119–1144.

Darwin, C., 1882. The formation of vegetable mould, through the action of worms: with observations on their habits. J. Murray. London

Dokuchaev, V.V., 1949. Lectures on soil science. Collected works 3.

Ehrenfeld, J.G., Ravit, B., Elgersma, K., 2005. Feedback in the plant-soil system. Annu. Rev. Environ. Resour. 30, 75–115.

Eisenhauer, N., Ferlian, O., Craven, D., Hines, J., Jochum, M., 2019. Ecosystem responses to exotic earthworm invasion in northern North American forests. Research ideas and outcomes 5.

Eisenhauer, N., Partsch, S., Parkinson, D., Scheu, S., 2007. Invasion of a deciduous forest by

earthworms: changes in soil chemistry, microflora, microarthropods and vegetation. Soil Biology and Biochemistry 39, 1099–1110.
Ferlian, O., Thakur, M.P., González, A.C., Emeterio, L.M.S., Marr, S., Rocha, B. da S., Eisenhauer, N., 2020. Soil chemistry turned upside down: a meta-analysis of invasive earthworm effects on soil chemical properties. Ecology 101, e02936. https://doi.org/10.1002/ecy.2936
Finzi, A.C., Van Breemen, N., Canham, C.D., 1998. Canopy tree–soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. Ecological applications 8, 440–446.
Frelich, L.E., Blossey, B., Cameron, E.K., Dávalos, A., Eisenhauer, N., Fahey, T., Ferlian, O., Groffman, P.M., Larson, E., Loss, S.R., 2019. Side-swiped: ecological cascades emanating from earthworm invasions. Frontiers in Ecology and the Environment 17, 502–510.
Frouz, J., 2018. Effects of soil macro-and mesofauna on litter decomposition and soil organic matter stabilization. Geoderma 332, 161–172.
Frouz, J. (Ed.), 2014. Soil biota and ecosystem development in post mining sites. CRC Press, Taylor & Francis, Boca Raton.
Frouz, J., Elhottová, D., Kuráž, V., Šourková, M., 2006. Effects of soil macrofauna on other soil biota and soil formation in reclaimed and unreclaimed post mining sites: Results of a field microcosm experiment. Applied soil ecology 33, 308–320.
Frouz, J., Livečková, M., Albrechtová, J., Chroňáková, A., Cajthaml, T., Pižl, V., Háněl, L., Starý, J., Baldrian, P., Lhotáková, Z., Šimáčková, H., Cepáková, Š., 2013. Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites. Forest Ecology and Management 309, 87–95. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.013
Frouz, J., Popperl, J., Přikryl, I., 1999. Návrat přírody do krajiny poznamenané těžbou uhlí. Sokolovská uhelná, Sokolov.
Frouz, J., Prach, K., Pižl, V., Háněl, L., Starý, J., Tajovský, K., Materna, J., Balík, V., Kalčík, J., Řehounková, K., 2008. Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites. European Journal of Soil Biology 44, 109–121. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.09.002
Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T., 1992. Plant succession: theory and prediction. Springer Science & Business Media.
Hendrix, P.F., Baker, G.H., Callaham, M.A., Damoff, G.A., Fragoso, C., Gonzalez, G., James, S.W., Lachnicht, S.L., Winsome, T., Zou, X., 2006. Invasion of exotic earthworms into ecosystems inhabited by native earthworms, in: Biological Invasions Belowground: Earthworms as Invasive Species. Springer, pp. 87–100.
Hendrix, P.F., Bohlen, P.J., 2002. Exotic earthworm invasions in North America: ecological and policy implications: expanding global commerce may be increasing the likelihood of exotic earthworm invasions, which could have negative implications for soil processes, other animal and plant species, and importation of certain pathogens. Bioscience 52, 801–811.
Jones, D.L., Darrah, P.R., 1994. Role of root derived organic acids in the mobilization of nutrients from the rhizosphere. Plant and soil 166, 247–257.
Kaneda, S., Angst, Š., Frouz, J., 2020. Development of Nutrient Uptake by Understory Plant Arrhenatherum elatius and Microbial Biomass during Primary Succession of Forest Soils in Post-Mining Land. Forests 11, 247.
Kulmatiski, A., Beard, K.H., Stevens, J.R., Cobbold, S.M., 2008. Plant–soil feedbacks: a meta-

analytical review. Ecology letters 11, 980–992.
Lavelle, P., 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. Advances in ecological research 27, 93–132.
Lavelle, P., 1996. Diversity of soil fauna and ecosystem function. Biology International 33.
Lavelle, P., Spain, A.V., 2001. Soil ecology. Springer Science & Business Media.
Loranger, G., Ponge, J.-F., Blanchart, É., Lavelle, P., 1998. Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). Biology and Fertility of Soils 27, 21–26.
Lubbers, I. M., González, E.L., Hummelink, E.W.J., Van Groenigen, J.W., 2013. Earthworms can increase nitrous oxide emissions from managed grassland: a field study. Agriculture, ecosystems & environment 174, 40–48.
Matthews, J.A., 1992. The ecology of recently-deglaciated terrain: a geoecological approach to glacier forelands. Cambridge University Press.
Mudrák, O., Frouz, J., 2018. Earthworms increase plant biomass more in soil with no earthworm legacy than in earthworm-mediated soil, and favour late successional species in competition. Funct Ecol 32, 626–635. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12999
Petermann, J.S., Fergus, A.J., Turnbull, L.A., Schmid, B., 2008. Janzen-Connell effects are widespread and strong enough to maintain diversity in grasslands. Ecology 89, 2399–2406.
Pickett, S., Cadenasso, M.L., Meiners, S.J., 2009. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. Applied Vegetation Science 9–21.
Radhakanta, K., Debashish, C., 2010. Discrete element approach for mine dump stability analysis. Mining Science and Technology (China) 20, 809–813.
Řehounek, J., Řehounková, K., Prach, K., 2010. Ekologická obnova území narušených těžbou nerostných surovin a průmyslovými deponiemi. Calla, České Budějovice.
Spehn, E.M., Joshi, J., Schmid, B., Alphei, J., Körner, C., 2000. Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. Plant and soil 224, 217–230.
Štýs, S., 1981. Rekultivace území postiženỳch těžbou nerostnỳch surovin. Nakl. techn. lit.
Trouvé, R., Drapela, T., Frank, T., Hadacek, F., Zaller, J.G., 2014. Herbivory of an invasive slug in a model grassland community can be affected by earthworms and mycorrhizal fungi. Biology and fertility of soils 50, 13–23.
van Dam, N.M., 2009. Belowground herbivory and plant defenses. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40, 373–391.
van de Voorde, T.F., van der Putten, W.H., Martijn Bezemer, T., 2011. Intra-and interspecific plant–soil interactions, soil legacies and priority effects during old-field succession. Journal of Ecology 99, 945–953.
Van der Putten, W.H., Bardgett, R.D., Bever, J.D., Bezemer, T.M., Casper, B.B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J.N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J.A., 2013. Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. Journal of Ecology 101, 265–276.
Van Groenigen, J.W., Lubbers, I.M., Vos, H.M., Brown, G.G., De Deyn, G.B., van Groenigen, K.J., 2014. Earthworms increase plant production: a meta-analysis. Scientific reports 4, 1–7.
Wardle, D.A., 2002. Communities and ecosystems: Linking the aboveground and belowground components. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ. Communities and ecosystems:

Linking the aboveground and belowground components. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Callaway, R.M., Van der Putten, W.H., 2011. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. Science 332, 1273–1277.
Wurst, S., 2013. Plant-mediated links between detritivores and aboveground herbivores. Frontiers in Plant Science 4, 380.
Xiao, Z., Wang, X., Koricheva, J., Kergunteuil, A., Bayon, R.-C.L., Liu, M., Hu, F., Rasmann, S., 2018. Earthworms affect plant growth and resistance against herbivores: A meta-analysis. Functional Ecology 32, 150–160. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12969
Zhu, W.-X., Carreiro, M.M., 1999. Chemoautotrophic nitrification in acidic forest soils along an urban-to-rural transect. Soil Biology and Biochemistry 31, 1091–1100