

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Gabriela Secká

Vliv sucha na interakce rostlin a půdy
Effect of drought on plant-soil interactions

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2023

Poděkování

Ráda bych tímto chtěla předně poděkovat své školitelce prof. RNDr. Zuzaně Münzbergové Ph.D. za její vedení, připomínky k práci a trpělivost. Také bych chtěla poděkovat za dobré rady prof. RNDr. Jitce Klimešove CSc. Dále bych chtěla poděkovat své rodině za jejich podporu.

Prohlášení:

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

V Praze, 3.5.2023

Podpis

Abstrakt

Mezi rostlinami a půdou dochází ke zpětným vazbám neboli *plant-soil feedback* (PSF), přičemž rostliny ovlivňují fyzikální, chemické a biologické vlastnosti půdy a tato půda následně ovlivňuje nejen a fitness rostlin stejného druhu ale i rostlinné mezidruhové interakce. Vliv PSF se může projevit okamžitě anebo opožděně a je ovlivňován mnoha vnějšími vlivy. Cílem mé práce byla literární rešerše, která se zabývá vlivem sucha na zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a půdou. Častá a opakující se sucha, které jsou jedním z projevů klimatických změn, ovlivňují nejen děje odehrávající se v ekosystémech, ale i samotné organismy, které se v nich vyskytují včetně mikroorganismů žijících v půdě. Intenzivní sucha způsobují především navýšení teplot, snížení vlhkosti v půdním prostředí a degradace půd. Působením sucha klesá primární produktivita vegetace a dochází ke změnám ve složení půdních i rostlinných společenstev. Tyto změny zasahují do zpětnovazebných interakcí, což se projevuje pozitivní či negativní zpětnou vazbou.

Klíčová slova: sucho, vlastnosti půdy, půdní biota, mutualismus, mykorhiza, N- fixující bakterie, patogeny

Abstract

There are feedback processes happening between plants and the soil, called *plant-soil feedback* (PSF), during which the plants affect the physical, chemical and biological properties of the soil and the soil in turn affects not only fitness of individual plant types, but also interspecific interactions. The influence of PSF can manifest either instantaneously or with a delay, and it has a lot of external factors affecting it. The aim of my work was literary research, which focuses on the effects of drought on PSF. Frequent and repeating droughts, which are one of the consequences of climate change, affect not only the processes happening in ecosystems, but also individual organisms present in them, including microorganisms living in the soil. Intense droughts mainly cause temperature increases, decreases in soil moisture and soil degradation. The consequences of the drought include lowering of the primary productivity of plants and changes in the composition of soil and plant ecosystems. These changes, which influence the PSF, manifest as either positive or negative feedback.

Key words: drought, plant-soil feedback, soil properties, soil biota, mutualists, mycorrhiza, N-fixing bacteria, pathogens,

OBSAH

1.	ÚVOD	1
2.	SUCHO	2
2.1.	Vliv globálního oteplování na sucho.....	2
2.2.	Typy sucha	3
2.3.	Vliv sucha.....	4
3.	ZPĚTNÁ VAZBA MEZI ROSTLINOU A PŮDOU.....	5
	Dílčí části PSF.....	7
3.1.	Fyzikální složky půdy	8
3.1.1.	Půdní vlhkost	8
3.1.2.	Teplota půdy	9
3.1.3.	Struktura půdy	10
3.2.	Biochemická složka půdy	11
3.3.	Biotická složka půdy	13
4.	DOPADY SUCHA NA PŮDNÍ ORGANISMY V RÁMCI PSF	15
4.1.	Vliv sucha na vztah rostlin a mutualistů	15
4.2.	Vliv sucha na vztah rostlin a patogenů	17
4.3.	Vliv sucha na vztah rostlin a saprotrofů.....	18
5.	SUCHO A <i>LEGACY EFFECT</i>	20
6.	ZÁVĚR.....	22
7.	POUŽITÁ LITERATURA.....	24

1. ÚVOD

Sucho je jedním z projevů změn klimatu a jeho dopad má vliv na děje probíhající v ekosystémech. Sucho představuje srážkový deficit trvající po několik dní až let, ovlivňující míru vlhkosti půd a množství vody v hydrologickém cyklu. Globální oteplování zvyšuje výskyt a závažnost such. Rostoucí koncentrace skleníkových plynů v atmosféře jsou primární příčinou zvyšování globální teploty Země (Gu et al., 2019). Intenzita a doba trvání sucha výrazně narůstá a předpokládá se, že během 21. století vzroste riziko sucha v mnoha regionech (Pörtner, 2022).

Působení sucha na vegetaci zapříčiňuje vodní stres, snížení primární produktivity suchozemských rostlin a dochází k potlačení fotosyntézy. Půdy zasažené suchem ztrácí svou vlhkost, dochází k degradaci, desertifikaci a k četnějším půdním erozím a tím jsou ovlivňována společenstva půdních organismů (Wilschut & van Kleunen, 2021). Sucho má významný vliv na interakce probíhající obousměrně mezi rostlinou a půdou. Tyto zpětnovazebné interakce, hrají důležitou roli ve složení rostlinných společenstev, půdních organismů a aktivitě suchozemských ekosystémů (Senthilnathan & D'Andrea, 2023). Rostliny svým působením vyvolávají změnu v půdním prostředí, zejména ve fyzikální, chemické a biotické složce půd. Tyto změny následně ovlivňují produktivitu a fitness rostlinných společenstev (Ehrenfeld et al., 2005; Van der Putten et al., 2013). Projevem negativní zpětné vazby je pokles růstu a fitness rostlin. Naopak pozitivní zpětná vazba mezi rostlinou a půdou zvyšuje růst a fitness rostlin (Senthilnathan & D'Andrea, 2023; Van der Putten et al., 2013).

I přes to, že sucho a zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a půdou jsou důležitými a často studovanými tématy, není zcela prozkoumáno, jaký vliv v současnosti i v budoucnosti bude mít sucho na tyto interakce. Cílem mé práce bylo shrnout poznatky a základní informace o této problematice. Nejdříve se zabývám suchem a v dalších částech na něj navazuji a představuji, jak působí na dílčí části, účastnících se zpětnovazebných interakcí a především na vztahy mezi půdními organismy s rostlinnými společenstvy.

2. SUCHO

Jedním z hydroklimatických nebezpečí, které ovlivňují svět, je sucho. Sucho je dočasný a periodický přírodní jev, definovaný vysokou teplotou, nižšími než standardními srážkami, rozsáhlým výparem a podprůměrnou oblačností (Zhao et al., 2020). Suché období může trvat několik měsíců až let. Frekvence a doba trvání sucha výrazně narůstají a předpokládá se, že během 21. století vzroste riziko sucha v mnoha regionech (Pörtner, 2022). Výskyty sucha jsou rozsáhlé a mají různé ekologické, ekonomické a hospodářské dopady (např. degradace půdy).

2.1. Vliv globálního oteplování na sucho

Globální oteplování zvyšuje výskyt a závažnost přírodních katastrof včetně sucha. Skleníkové plyny a jejich rostoucí koncentrace v atmosféře jsou primární příčinou zvyšování globální teploty Země (Kadmožka, 2006). Mezi hlavní skleníkové plyny se řadí oxid uhličitý, který pohlcuje vyzařované teplo ze Zemského povrchu. Jeho zvýšená koncentrace v ovzduší, za poslední dvě století, je především způsobena lidskou činností, a to spalováním fosilních paliv, výrobou cementu a odlesňováním (Barros, 2006). Od roku 1960, kdy koncentrace oxidu uhličitého dosahovala hodnoty 320 ppm, se v současné době množství oxidu uhličitého v atmosféře vyšplhalo až na 420 ppm (Kutcherov et al., 2023). Oxid uhličitý se podílí na vzniku dalšího skleníkového plynu – vodní páry. Poté co se vlivem oxidu uhličitého zahřeje atmosféra, je schopna pojmout více vlhkosti a ta ji nadále otepluje. Tato pozitivní zpětná vazba je jednou z mnoha, které působí na globální oteplování.

Další pozitivní zpětnou vazbu pozorujeme u mikroorganismů vyskytujících se v půdě jako např. bakterie, houby, protista a členovci. Vyšší teplota zvyšuje jejich dýchání a dochází ke zvýšení emisí CO_2 . Nárůst teplot také zvyšuje uvolněné množství methanu z mokřadů (Houghton, 1998). Další přírodní emise methanu jako druhého nejznačnějšího skleníkového plynu vznikají rozkladem organické hmoty a celulózy v žaludku termitů a přežvýkavců či na rozsáhlých zaplavených rýžových plantážích (Barros, 2006).

Mezi další skleníkové plyny řadíme ozon, freony a oxid dusný uvolňovaný např. z půd obohacených o dusíkatá hnojiva. Oxidy dusíku (NO , NO_2) a oxid uhelnatý řadíme mezi plyny, které mají na skleníkový efekt nepřímý vliv (Houghton, 1998).

Pařížská dohoda, která usiluje o udržení nárůstu průměrné globální teploty pod 2°C nad předindustriálním obdobím, se snaží omezit tento nárůst teploty na $1,5^\circ\text{C}$ (Lehner et al.,

2017). Podle šesté hodnotící zprávy IPCC může pokračující změna klimatu zvýšit riziko lesních požárů a výskytu lesních škůdců. Dále by v důsledku sucha docházelo k intenzivnějšímu vysychání rašelinišť. Při neustálém zvyšování teploty o 1°C–2°C modely předpokládají rozsáhlejší úmrtnost stromů a změny ve struktuře ekosystémů (Pörtner et al., 2022).

Vlivem globálního oteplování a zvýšením průměrné teploty na Zemi se frekvence a intenzita sucha bude zvyšovat (Cook et al., 2018). Sucho ale ovlivňují i další faktory mezi které patří sluneční aktivita, množství srážek, evapotranspirace (Lehner et al., 2017). Rozsah sucha se liší v různých oblastech na Zemi. Zejména v aridních oblastech s nedostatkem půdní vlhkosti a srážek lze do budoucna předpokládat zvýšený projev změn klimatu a sucha (Zarch et al., 2015).

2.2. Typy sucha

Sucho lze rozlišit a rozdělit do tří skupin (Ari et al., 2021; Zarch et al., 2015). Základní a první skupinou sucha je meteorologické sucho, po kterém mohou nastat další typy sucha (Ari et al., 2021). Meteorologické neboli klimatologické sucho a trvá až několik měsíců. Je vyznačováno především nedostatkem srážek (Cook et al., 2018). Důsledkem dlouhodobého působení meteorologického sucha dochází k hydrologickému suchu, které je charakterizováno rozšířením deficitu srážek do hladiny povrchové a podpovrchové vody. V mírném podnebí se nejčastěji můžeme setkat s krátkodobým hydrologickým suchem jehož délka trvání se uvádí v rozsahu 7 dní (Zhao et al., 2020). Snížením vodní vláhly pro vegetaci zapříčiněnou nedostatečnou vlhkostí v půdě nastává vegetační neboli zemědělské sucho ovlivněné dlouhotrvajícím meteorologickým suchem. Intenzita zemědělského sucha se liší v závislosti na vlhkostních podmínkách půdy (Zarch et al., 2015).

Rychlý nástup sucha s postupně se navyšující intenzitou sebou přináší „*flash drought*“ a jeho negativní dopady nejen na zemědělství, ale i ekosystémy. Tento typ sucha o krátkém trvání především v letních měsících vzniká jako reakce na nedostatek srážek a při vysokém výparu a postihuje pláň v USA během teplého období a v Indii během monzunového období (Cook et al., 2018; Mahto & Mishra, 2020). Rozsáhlý nárůst bleskového sucha byl zaznamenán i v severní Evropě (Shah et al., 2022). Přichází obvykle bez jakéhokoliv předstihu a rychle zesiluje. Za posledních 15 let se jeho četnost zvýšila v Číně a jižní Africe následkem antropogenní změny klimatu (Cook et al., 2018).

Na všechny typy sucha, které jsme si zde představili, mají změny teplot nepřímý vliv. Teplota je podstatným faktorem, který ovlivňuje evapotranspiraci. Vlivem vyšších teplot bude evapotranspirace probíhat intenzivněji, urychlí se tání sněhu a bude klesat množství půdní vlhkosti (Cook et al., 2018).

2.3. Vliv sucha

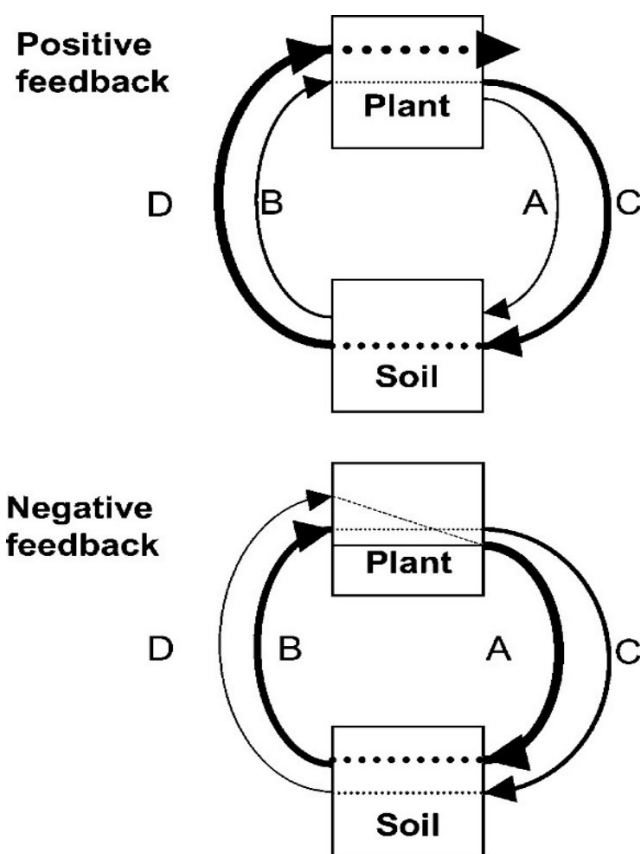
Vlivem sucha, které zasahuje především do životního prostředí, dochází k úbytku vody ve vodních tocích a nádržích, k vysychání mokřadů a krajiny, která je poté náchylnější k požárům. Dopady sucha se dotýkají jak rostlin, tak i půdy. Způsobují snížení primární produktivity suchozemských rostlin, zvýšení četnosti půdních erozi, desertifikací a degradací půd. Sucho zapříčiňuje změny ve složení půdních i rostlinných společenstev (Wilschut & van Kleunen, 2021).

Sucho působí také na interakce probíhající obousměrně mezi rostlinou a půdou a hraje důležitou roli ve složení rostlinných společenstev a půdních organismů (Senthilnathan & D'Andrea, 2023). Zpětné vazby mezi rostlinou a půdou působí na rostlinnou sukcesí, invazi a koexistenci druhů a jejich studium napomáhá objasnit dynamiku vegetace (Van der Putten et al., 2016; Van der Putten et al., 2013). V následujících kapitolách mé práce se budu věnovat právě zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou a jeho ovlivněním suchem a dopady sucha na biotické a abiotické složky půdy.

3. ZPĚTNÁ VAZBA MEZI ROSTLINOU A PŮDOU

Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou neboli plant-soil feedback (PSF) zahrnuje změnu půdních podmínek způsobenou vlivem rostlin. Tyto změny vlastnosti půdy působí opět na rostlinou složku a tudíž interakce mezi rostlinou a půdou je obousměrná. Rostliny mění především podzemní (půdní) vlastnosti svého prostředí (Senthilnathan & D'Andrea, 2023), vyvolávají změnu ve fyzikální, chemické či biotické složce půdy a ty pak následně ovlivňují a určují produktivitu a reprodukční úspěch rostlin a nebo působí na fitness jiných druhů rostlin vyskytujících se na stejném území (Ehrenfeld et al., 2005; Van der Putten et al., 2013). Rostliny působí na vlastnosti půdy prostřednictvím svých kořenů, kterými do půdy vylučují látky ovlivňující chemismus půdy. Rovněž mají vliv na míru vlhkosti a půdní teplotu. Též výskyt a hustota rostlin působí na makroskopické i mikroskopické organismy tím, že jim poskytují úkryt a zdroj potravy (Van der Putten et al., 2013).

Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou se člení na pozitivní a negativní zpětnou vazbu (Obr.1). Pokud je zpětná vazba pozitivní, rostlina si v půdě vytváří příznivé podmínky pro svůj růst a fitness a tím se postupem času stane dominantní na daném stanovišti. Naopak při negativní zpětné vazbě se snižuje fitness dané rostliny a tím pádem nebude moci zaujmout dominantní pozici na svém stanovišti. Negativní zpětná vazba směřuje k udržení a zvýšení diverzity společenstev a ke stabilní koexistenci druhů (Senthilnathan & D'Andrea, 2023; Van der Putten et al., 2013).



Obr.1 : Na obrázku je znázorněn vliv pozitivní a negativní zpětné vazby mezi rostlinou (Plant) a půdou (Soil). Šipka označena písmenem A znázorňuje vliv rostlin na půdu a šipka B označuje vratný efekt půdy na rostliny. V prvním případě u pozitivní zpětné vazby způsobuje vliv A vratný efekt B a to následně zesiluje vliv rostlin na půdu (C) což pak navazuje na zesilující vliv půdy na rostlinu (D). Zesilující vliv je zde zvýrazněn tloušťkou šipek. Při negativní zpětné vazbě vliv rostlin na půdu (A) také způsobí vratný vliv půdy na rostliny (B), který ale utlumí následný vliv rostlin na půdu (C) a ten dále zmírní vliv půdy na rostliny (D). Po určité době bude se tento proces sníží natolik, že nebude moci dalšího ovlivnění a umožní zvýšení vzájemných vlivů na primární úroveň (A) a tím se opět rozběhne negativní feedback (Ehrenfeld et al., 2005).

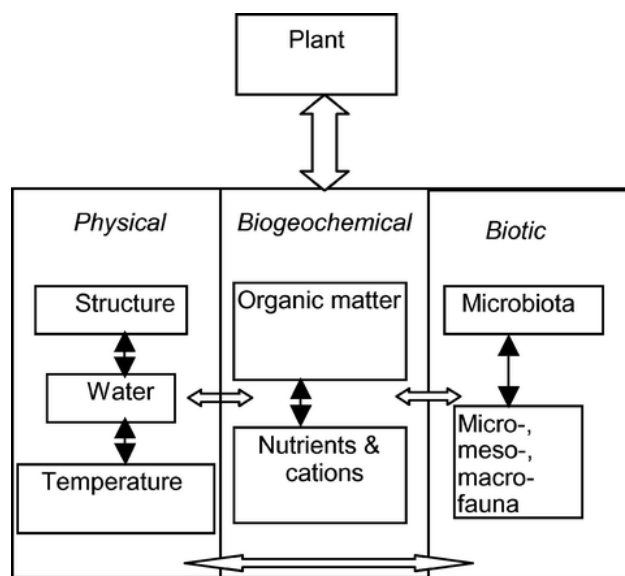
Dále ještě můžeme rozdělit zpětné vazby mezi rostlinou a půdou na přímou vazbu a nepřímou vazbu. Přímou vazbou se označují vnitrodruhové interakce, kde rostliny svým opadem přetváří půdní prostředí, které ovlivňuje tyto rostliny nebo jejich potomky. Výsledek přímé vazby může být pozitivní, což má za následek přispívání půdního prostředí k růstu rostliny. Negativní vazba se vyznačuje např. snížením množstvím živin v půdě vlivem jednoho druhu rostlin, jejíž důsledkem se tato půda stává vhodnější k životu pro jiné druhy rostlin. A nakonec může být přímá vazba i neutrální bez vlivu půdních organismů (Van der Putten et al., 2013).

Nepřímá zpětná vazba zasahuje do mezidruhové interakce, působí v rámci jednoho druhu na druhý druh. Například negativní nepřímá vazba se vyskytuje u exotických rostlin, které jsou invazní, a mohou vypouštět sekundární metabolity či podporovat půdní patogeny. To nepříznivě působí na ostatní druhy rostlin (Mangla et al., 2008).

Na interakce mezi rostlinou a půdou působí změna klimatu. Nejen sucho, ale i rostoucí koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře a přeměny v cyklu vody, dusíku či fosforu mají vliv na PSF. Naopak důsledky PSF mohou zasahovat nejen do diverzity rostlin, ale také až do koloběhu živin, především do sekvestrace uhlíku (Ehrenfeld et al., 2005; Senthilnathan & D'Andrea, 2023).

Dílčí části PSF

Mechanismy, které mohou zprostředkovávat plant-soil feedback, se dělí na tři části podle složek půdy (viz Obr.2). Půdu lze rozdělit do dvou skupin, a to na biotickou složku ve které najdeme půdní organismy (např. mutualisty, patogeny) a abiotickou složku do které se řadí fyzikální vlastnosti a chemické vlastnosti půdy. Pod vlivem sucha dochází v půdě k mnoha procesům např. k degradaci a desertifikaci půdy.



Obr. 2: Rozdělení dílčích částí PSF (Ehrenfeld et al., 2005)

3.1. Fyzikální složky půdy

Mezi základní fyzikální vlastnosti půdy řadíme pórovitost a strukturu půdy, hydrofyzikální a teplotní vlastnosti zahrnující půdní vlhkost a teplotu půdy. Tyto vlastnosti jsou závislé na vztazích mezi vodou a vzduchem v půdě a pevnou složkou půdy, obsahující organickou a anorganickou část (Šarapatka, 2014). Jsou ovlivňovány rostlinami a zároveň tyto složky sami ovlivňují jejich růst (Ehrenfeld et al., 2005).

3.1.1. Půdní vlhkost

Atmosférické srážky představují primární zdroj vody v půdě, která se zde vyskytuje ve všech skupenství (Šarapatka, 2014). Z pohledu vegetace můžeme rozdělit půdní vodu na fyziologicky nepřístupnou, kdy půdní vlhkost klesne do bodu, kde rostliny nejsou schopné ji přijmout, a na fyziologicky přístupnou vodu (Rejšek a Vácha, 2018).

Vlhkost a teplota půdy se navzájem ovlivňují. U půd se sníženou půdní vlhkostí dochází během jara při rozmrzávání k rychlejšímu zvyšování teplot. Vlhkost má také vliv na rychlost poklesu teploty v půdě. Naopak při nárůstu půdní teploty dochází k zesílení evapotranspirace, která je jednou z primárních příčin rozptylu a snížení půdní vlhkosti. Ke ztrátě půdní vlhkosti dochází nejčastěji v růstovém období vegetace, která využívá vodu v půdě potřebnou pro jejich růst. Společně s transpirací rostlin a povrchovým výparem ztratí půda četné množství vody. V jarním období, kdy dochází k tání zamrzlé půdy zaujímá množství půdní vlhkosti rovnováhy společně s odparem vody (Chang et al., 2021).

Vegetace ať už svou hustotou či opadem ovlivňuje stíněním a izolací půdní vlhkost. Můžeme zde pozorovat zpětnou vazbu, jelikož rostliny reagují na měnící se vlhkost v půdě a tato reakce může vést k sukcesním změnám ve společenství rostlin. Zvýšená půdní vlhkost pozitivně prospívá vegetaci. Rostliny absorbují vodu ve svrchních vrstvách půdy a využívají ji k růstu kořenů do spodnější půdních vrstev či freatických zón. Tímto způsobem umožňují rostliny snazší pohyb vody především v pouštních oblastech. Jsou schopny zformovat dráhy pro odvádění vody z povrchu a odvracení vody od kořenových systémů konkurenčních rostlin k vlastním kořenům. Arbuskulární mykorrhiza napomáhá rostlinám při příjmu vody, čímž ovlivňuje infiltraci vody v půdě (Ehrenfeld et al., 2005). Dostupností vlhkosti je ovlivněn růst a fenologie rostlin. Za přítomnosti vody dosahují rostliny nejvyšší rychlosti svého růstu. Vlhkost půdy je ovlivněna sezónními suchy. Jelikož srážkový deficit snižuje půdní vlhkost, dochází k biotickému vodnímu stresu. Ten zapříčiňuje snížený růst vegetace či dokonce její smrt (Hoover et al., 2021).

Vlhkost půdy má také značný vliv na aktivitu mikrobů zde žijících. Pokles půdní vlhkosti zapříčiňuje zpomalení procesu dýchání půdy, což ovlivňuje aktivitu mikrobů při rozpadu půdní organické hmoty (*soil organic matter, SOM*) a také rhizosférickou respiraci, zejména v lesních půdách mírného pásma (Borken et al., 2006).

Pokud sucho působí na vlhkost půdy, dochází k poklesu úrovně vody v půdě. To může být příčinou vodního stresu pro rostliny. Četnost výskytu nízkého obsahu půdní vlhkosti způsobené suchem jsou mnohem častější (Grillakis, 2019) a negativně působí na aktivitu půdních mikroorganismů, což nepříznivě působí na zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a půdou, na kterých se podílejí půdní mikrobi (Peguero et al., 2021). Půdy zasažené suchem ztrácejí svou vlhkost kvůli výparu z půdního povrchu, evapotranspirací rostlin a odtokem do řek či jezer. Tyto okolnosti za srážkového deficitu můžeme nazvat zemědělským suchem (Berg & Sheffield, 2018).

3.1.2. Teplota půdy

Primární zdroj půdního tepla pochází ze slunečního záření. Skoro polovina sluneční energie je pohlcena zemským povrchem. V atmosféře se zachytí zbytek sluneční energie, kterou absorbují mraky (Bilgili et al., 2013). Většina sluneční energie se spotřebuje při evaporaci vody z půdy a povrchu listů, která následně půdu ochlazuje. Zbylé, absorbované teplo půdou může vést k jejímu oteplení (Šarapatka, 2014). Nejen míra oblačnosti a intenzita slunečního záření ovlivňují množství sluneční energie, které se dostane na zemský povrch, ale také nadmořská výška, zeměpisná šířka, barva a struktura půdy či vegetačním povrchem (Chen et al., 2020). Nejvíce tepla tak pohltí půda s hrudkovitým povrchem a tmavým zbarvením (Rejšek a Vácha, 2018).

Teplota půdy se liší v jednotlivých vrstvách půdy. Povrchová vrstva půdy má větší variabilitu ve změně své teploty. Nepatrné rozdíly teplot mezi ročními obdobími vykazují střední a spodní vrstvy půdy. Výraznější kolísání mezi maximálními a minimálními denními teplotami nalezneme ve svrchních vrstvách půdy. S klesající hloubkou půdy klesají i změny denních teplot (Chang et al., 2021).

Teplo, které půda absorbovala v letních měsících může uchovat a efektivně ho využít v zimních měsících (Bilgili et al., 2013). V průměru je teplota půdy v letní období nižší než teplota atmosféry. Opačně je tomu v zimním období. Půda pokrytá vrstvou sněhu zamrzá jen lehce či vůbec. Je to proto, že sněhová pokrývka zamezuje uvolňování energie (Šarapatka, 2014).

Také vegetace má značný vliv na půdní teplotu. Teplejší půda se nachází pod hustou vrstvou vegetace. V zimně společně se sněhovou pokrývkou hustota vegetace ovlivňuje míru zamrznutí půdy (Angers & Caron, 1998). Na místech, kde se vegetace nevyskytuje dochází k promrznutí až do hloubky 150cm. Pod lesním či travnatým porostem se míra promrznutí půdy zmenšuje (Šarapatka, 2014). V pokusu probíhající v arktických oblastech bylo vypořádováno, že vyšší teploty půdy, nacházející se v oblastech porostlých keři, pozitivně působí na mikrobiální aktivitu a ta přispívá k jejich růstu a rozšiřování v krajině (Sturm et al., 2005). Teplota půdy společně s půdní vlhkostí ovlivňují samotný růst a rozložení vegetace v krajině. Vliv zvýšené teploty a snížené vlhkosti je výraznější v oblastech střední zeměpisné šířky (Chang et al., 2021). Společným působením sucha a vysokých teplot dochází u rostlin k uzavření průduchů, potlačení fotosyntézy a zlepšení dýchání (Rizhsky et al., 2002). Vlivem sucha dochází ke zvýšení půdní teploty, což ovlivňuje mikroorganismy žijící v půdě. Vysoké teploty mají vliv na rozklad organické hmoty a koloběh živin. Během působení sucha může dojít u mikroorganismů ke ztrátě vnitrobuněčné vody, a to způsobí poškození jejich buněk, které se může stát smrtelným. Teploty ideální pro aktivitu mikroorganismů nepřesahují hodnotu 40°C. Avšak tato teplotní hranice je ve svrchních vrstvách půdy překročena během roku, a proto se zde nevyskytuje velké množství půdních mikroorganismů (Berard et al., 2015). Rostoucí teploty mohou ovlivnit mikrobiální půdní parazity, kteří se za vyšších teplot začnou rychleji množit a tím by došlo k negativní zpětné vazbě. Naopak při vysokých teplotách může dojít ke zvýšenému rozkladu, což by podpořilo vznik pozitivní zpětné vazby (Van der Putten et al., 2016).

3.1.3. Struktura půdy

Struktura půdy vyjadřuje prostorové uspořádání elementárních půdních částic a půdních agregátů. Obsah a kvalita půdních koloidů¹ a organické hmoty má vliv na tvorbu půdní struktury (Šarapatka, 2014). Míra odolnosti půdy proti erozi je ovlivněna půdní strukturou. Tato fyzikální vlastnost má vliv i na zhutňování a provzdušňování půdy. (Zhang et al., 2021). Vnější přirozené a antropogenní fyzikální faktory, chemické a biologické faktory, mezi které patří působení mikroorganismů, a kořenový systém rostlin, zapříčiňují vznik a rozpad agregátů (Rejšek a Vácha, 2018). Kořeny prorůstající půdou vyvíjejí tlak, který napomáhá agregaci. Mykorhiza s kořenovým systémem rostlin podporují růst rostlin, jelikož se způsobenou agregací přispívají k zesílenému koloběhu živin a na tok vody v půdě

¹ Koloidy – látky malé velikosti s velkým povrchem na jednotku své plochy (Šarapatka, 2014).

(Ehrenfeld et al., 2005; Zhang et al., 2021). V oblastech zasažených suchem mnohdy dochází k vysychání půd, což má za následek tvorbu trhlin a lámání agregátů (Angers & Caron, 1998).

Agregáty větší než 0,25mm se označují jako makroagregáty a menší než 0,25mm jako mikroagregáty. Makroagregáty jsou méně stabilní a obsahují větší póry (Totsche et al., 2018). Celkové složení agregátů je heterogenní a jejich tvar podmiňuje tři základní typy půdní struktury (Rejšek a Vácha, 2018).

Sítě pórů, vzniklé prostupováním kořenů půdou, zprostředkovávají výměnu vzduchu a usnadňují transport vody, které jsou důležité pro život v půdě (Angers & Caron, 1998). K vytvoření půdního agregátu přispívá díky síti pórů půdní organická hmota (SOM), která zadržuje část živin a uhlíku. Přispívá tak k fungování ekosystému (Asano & Wagai, 2014). V komplexních sítích pórů se nacházejí mikrobiální organismy, jejichž přístup k vodě a organickému substrátu je podmíněn strukturou těchto sítí (Juarez et al., 2013; Yoo et al., 2006). Kořeny ale i makrofauna a mezofauna (např. žížaly, mravenci, termiti) při průchodu půdou (z důvodu hledání potravy, vyhýbání se predátorům či nepříznivým podmínkám) tvoří biopóry o velikosti svého průměru těla (Miedema, 1997). Mezi činnosti podporující agregaci se řadí promíchávání organického a minerálního materiálu, ke kterému dochází za pomoci půdní fauny (Miedema, 1997), pro kterou se stávají zbytky vegetace včetně jejich kořenů zdrojem uhlíku. Zvýšená agregace půd podporována rostlinami, přispívá k pozitivní zpětné vazbě díky tak, že se zlepšuje dostupnost vlhkosti a dochází ke zvýšenému koloběhu živin. (Ehrenfeld et al., 2005). Rostliny svými částmi napomáhají k ochraně půdy před vnějšími faktory, například stíněním (Angers & Caron, 1998).

Všechny půdy ovšem nemají strukturu. U nestrukturních půd je nízká retence vody v krajině. Také je zde zvýšený povrchový odtok vody a výpar, a proto rostliny vyskytující se v nestrukturních půdách musí čelit nedostatku vody a i vysoké pórovitosti (Rejšek a Vácha, 2018). Opakující se sucha způsobují změny ve struktuře půdy a to způsobuje sníženou schopnost zadržení vody. Pod vlivem sucha dochází k vysychání půd, což zapříčiní nižší stabilitu makroagregátů a ovlivní pórovitost půd. Sucho také ovlivní hydrofobnost povrchů půd (Dominguez et al., 2015).

3.2. Biochemická složka půdy

Biochemické složky půd podílející se na PSF jsou např. chemické reakce, dekompozice či pH půdy. Nepřímou cestou mohou rostliny ovlivnit okyselování půd, jelikož napomáhají minerálnímu zvětrávání, při kterém se spotřebovávají kationty vodíku.

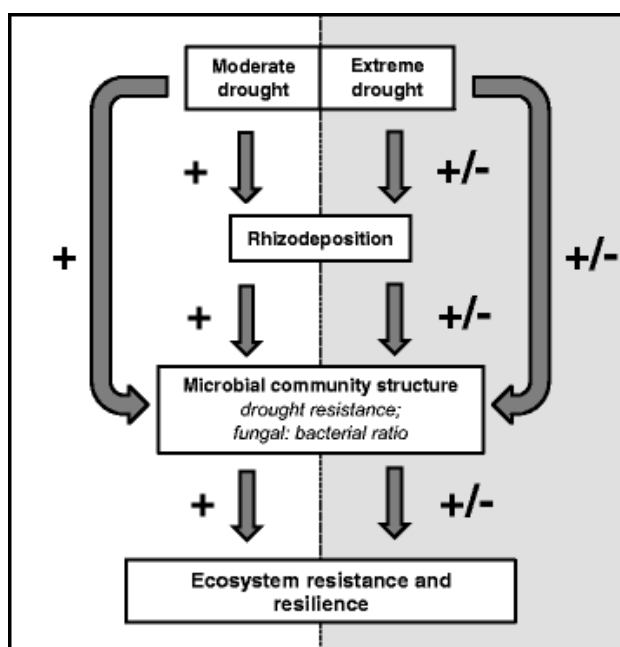
Rovněž ovlivňují pH uvolňování různých chemických látek mezi které patří např. organické kyseliny a také přijímáním bazických kationtů (např. Ca, Mg) z nižších půdních vrstev, které poté ukládají ve formě opadu (Ehrenfeld et al., 2005). Pokud dojde ke snížení pH v půdách, tak se vzroste koncentrace Al, Mn či Zn v půdě. Byl testován vliv změny pH v rozmezí od 4,7 – 7,2, což mělo negativní účinek na mikrobiální aktivitu a také došlo po okyselení půdy ke snížení respirace a nitrifikace (Wang et al., 2006). Na vegetaci, která ovlivňuje pH v půdě, následně působí tato změna pH především na množství biomasy. (Ehrenfeld et al., 2005).

Při působení sucha dochází ke snížení pH, které reguluje solubilizaci² fosforu z fosforečnanu vápenatého. V experimentu, kde sucho měnilo dynamiku půdního fosforu bylo zjištěno, že sucho zmenšilo biologickou dostupnost půdního fosforu, jehož obsah v půdách působí na produktivitu rostlin. Sucho způsobilo snížení pH půdy což mělo za následek snížené množství fosforečnanu vápenatého a tedy i sníženou dostupnost půdního fosforu (Zhang et al., 2020). Nejen fosfor, ale také uhlík a dusík způsobují rozdílné hodnoty pH (Pietri & Brookes, 2008). Denitrifikace, která probíhá v oblastech zasažených suchem může zapříčinit hromadění anorganického dusíku v půdě. Sucho redukuje biologický rozklad organické hmoty snižováním obsahu živin v půdě (Nielsen & Ball, 2015). Také uhlík je důležitý pro správný chod ekosystémů. Rostlinný opad tvoří hlavní zdroj půdní organické hmoty, která po svém rozkladu představuje hlavní zdroj uhlíku v půdě. Působením sucha na dekompozici, zprostředkovanou mikroorganismy (např. bakterie a houby), se výrazně snížil rozklad opadu, utvořený z listů rostlin. Vliv sucha na dekompozici a produkci rostlinného opadu se liší v závislosti na složení vegetace (Sanullah et al., 2012).

Mezi další procesy, které ovlivňují biochemické složení půd řadíme rhizodepozici. Při tomto procesu dochází z rostlinných kořenů k pasivnímu či aktivnímu uvolňování organických látek (např. cukry a enzymy) a iontů do půdního prostředí (Preece & Penuelas, 2016). Rhizodepozice zahrnuje produkty např. kořenové exudáty, slizové sekrety a lyzáty, které vytváří v rhizosféře příznivé podmínky pro růst a aktivitu půdní mikroflóry (zahrnující saprofágy, parazity, mutualisty a patogeny rostlin) (Ehrenfeld et al., 2005; Wang et al., 2006). Velký počet půdních mikroorganismů nalezneme v rhizosféře, protože se zde nachází četnější množství uhlíku uvolněného rostlinami jejich kořeny. To vede také k intenzivnějšímu rozkladu půdní organické hmoty (Jones et al., 2004). Rhizodepozice působí na strukturu půdy

² Působením chemických činidel na organické materiály způsobuje jejich strukturální rozpad do kapalně formy, která může být poté přímo rozpuštěna.

uvolňováním látek, především proteinů a polysacharidů, jejichž vazebné vlastnosti mohou zvýšit stabilitu půdních agregátů, což může mít účinek na protékání vody a erozi půdy (Preece & Penuelas, 2016). Pod účinkem dlouhodobého sucha se zmenšuje rychlost růstu rostlin a množství jejich biomasy, což ovlivňuje rhizodepozici. Kvůli působení sucha může dojít ke zvýšené rhizodepozici tím, že odumírá větší množství rostlinných kořenů a roste narušení buněčné membrány a to vede k vyššímu množství uvolněných látek do půdy. Bylo zjištěno, že sucho podněcuje zvýšení množství uvolněného uhlíku (Preece & Penuelas, 2016). Vliv sucha na rhizodepozici má účinek na mikroorganismy. Vegetace zasažená stresem z nedostatku vody, má za následek například sníženou fotosyntézu. Intenzita sucha a doba jeho působení na rhizodepozici a mikrobiotu má odlišný vliv (viz. Obr 3).



Obr. 3: Schéma zobrazující přímý a nepřímý vliv extrémního a mírného sucha na mikrobiální komunitou a rhizodepozicí a ovlivnění odolnosti a schopnosti zotavení ekosystému. Při mírném suchu nastane pozitivní vztah (+) zatímco extrémní sucho může působit pozitivně i negativně na interakce (+/-). Pokud by nastal pozitivní vztah za extrémního sucha, netrval by dlouhou dobu. Při extrémním suchu je větší pravděpodobnost proměnlivosti jeho vlivu (Preece & Penuelas, 2016).

3.3. Biotická složka půdy

Zbývající část, která se podílí na PSF je biotická složka půdy. Interakce, které se odehrávají mezi rostlinami a organismy žijících v půdě se odráží na růstu, hustotě a složení rostlinné vegetace (Ehrenfeld et al., 2005). Organismy žijící v půdním prostředí si můžeme

rozdělit do následujících kategorií. Mezi symbionty, tvořící první kategorii, zařazujeme především mykorrhizní houby, endofytické bakterie a mikroby schopny vázat dusík. Další kategorii tvoří saprofyty a nakonec patogeny a parazité jako např. hád'átka a larvy hmyzu (Van der Putten et al., 2016). Taxonomicky patří mezi organismy žijící v půdě Arthropoda, Annelida, Nematoda, Protista, Archea, Bacteria a Fungi (Bever, 2003). Tyto organismy ovlivňují fyzikálně-chemické vlastnosti půdy (např. pH, strukturu půdy, obsah organické hmoty) a tím působí přímo či nepřímo na vegetaci (Van der Putten et al., 2016). Konkurenčním rostlinám, které mezi sebou soupeří nejen o půdní zdroje, napomáhá negativní zpětná vazba s půdní biotou ke koexistenci. Naopak pozitivní zpětná vazba podporuje dominanci určitého druhu rostlin a tím snižuje druhovou rozmanitost vegetace na určitém území (Bever, 2003).

Rostliny svým působením mají vliv na složení, fitness i na početnost půdních organismů. Například invazní rostliny, které s příchodem na nové stanoviště sebou přinášejí své symbionty, ovlivní negativním způsobem symbionty asociované s původními rostlinami. Pokud ale sebou přinášejí stejné symbionty, jaké se již asociují s původními rostlinami, mohou invazní rostliny sdílet tyto symbionty a získávat z nich větší užitek (Fahey & Flory, 2022).

Sucho má vliv jak na rostliny, tak i na půdní biotu. Sucho nepřímo ovlivňuje organismy v půdě tak, že působí na množství rostlinné biomasy a zvyšuje spotřebu vody, obsažené v půdě, rostlinami. Tento vliv na množství vody působí na půdní biotu. Přímý vliv na půdní biotu mají vysoké teploty a nízká dostupnost půdní vody, kterou sebou sucho přináší (Sheik et al., 2011). Sucho především působí na bakteriální půdní společenstva, která se řadí mezi nejrozšířenější půdní mikroby, které jsou schopny pozměnit elasticitu membrán u kořenových buněk, což navyšuje toleranci vůči suchu u rostlin (Zia et al., 2021). Sucho negativně ovlivňuje počet bakterií a jejich diverzitu a také schopnost dekompozice. Při dlouhodobém působení sucha se organismy, které nebyli schopni se přizpůsobit měnícím se podmínkám, nepřežijí (Griffiths et al., 2003). Tyto mrtvé organismy uvolní do půdy látky, které mohou sloužit ostatním jako zdroj energie. Snížením velikosti nejen bakteriálních společenstev vlivem sucha, dochází k pomalejší rychlosti mineralizačních procesů a ke zpomalení cyklů uhlíku, dusíku a fosforu. A tak se postupně snižují zásoby živin pro rostliny (Hueso et al., 2012). Dalšími organismy, které žijí v půdním prostředí se zabýváme v následující kapitole.

4. DOPADY SUCHA NA PŮDNÍ ORGANISMY V RÁMCI PSF

Rostliny a jejich populace ovlivňují složení půdních organismů a tato změna poté působí na růst a hustotu populací rostlin (Bever et al., 1997). V této kapitole se budu zabývat především mikroorganismy a jejich vztahy s rostlinami. Mezi půdní mikroby se zařazují houby (např. kvasinky, mykorhizní a saprofytní houby) a bakterie (např. aktinobakterie). Další organismy žijící v půdě lze rozdělit na mikrofaunu (protista, hlístice), mezofaunu (hlístice a mikroarthropoda, pod které spadají roztoči, chvostoskoci) a makrofaunu (žížaly, mnohonožky, mravenci) (Peguero et al., 2021). Na sucho odolnější organismy jsou ty, které se řadí do nižších trofických úrovní. Působení sucha způsobuje vyšší ztráty uhlíku a dusíku z půdy a tak ovlivňuje úlohu hub a bakterií v půdní potravní síti. Schopnost rychlé adaptace na sucho mají především mikrobiální patogeny (Van der Putten et al., 2016).

4.1. Vliv sucha na vztah rostlin a mutualistů

Půdní mutualisté ochraňují a podílejí se na diverzitě společenstev rostlin. Snižují působení půdních patogenů a toxických sloučenin na rostliny. Někteří mutualisté jsou přes semena rostlin vertikálně dědičné (např. endofytické bakterie a houby) (Selosse et al., 2004). Mutualismus u rostlin a půdní bioty se řadí mezi pozitivní zpětné vazby, která může zvyšovat svou intenzitu navyšující se rozmanitostí a počtem mutualistických organismů. Velký vliv na vztah mutualistů a rostlin mají klimatické změny a především sucho. Opakující se intenzivní sucha mohou pozměnit sílu a směr zpětné vazby mezi nimi. Mutualisté, kteří jsou schopni se adaptovat na sucho zvyšují toleranci rostlin proti působení sucha (Pugnaire et al., 2019). Hlavními půdními mutualisty rostlin jsou mykorhizní houby a symbiotické půdní bakterie.

Bakterie pozitivně přispívají k růstu rostlin například rozpustností chemických látek (fosfor, zinek, vápník, draslík), produkcí fytohormonů a organických kyselin, fixací dusíku či přispěním k rezistenci proti patogenům např. houbovým patogenům (Bever et al., 1997; Selosse et al., 2004). Bakterie nejhustěji osidlují rhizosféru. Je to proto, že rhizosféra je bohatá na uhlík (Paredes & Lebeis, 2016). Nedostatek vlhkosti způsobuje u bakterií osmotický stres a narůstá intenzita konkurence o zdroje. V rhizosféře se nacházejí rhizobakterie, které jsou schopny kolonizovat kořeny rostlin a vytvářet biofilm. Mezi dobře prozkoumané bakteriální symbiózy náleží symbióza s rostlinami z čeledi Fabaceae. Tyto rostliny vytváří pro skupinu Rhizobiaceae uzliny, ve kterých mohou asimilovat atmosférický dusík. Díky tomu přispívají k lepší výživě rostlin (Selosse et al., 2004).

Mezi bakterie podporující růst rostlin neboli „PGPR“ (*plant growth-promoting rhizobacteria*) se řadí např. *Azospirillum*, *Agrobacteria*, *Pseudomonas*) (Selosse et al., 2004). Při nedostatku vody symbiotické bakterie napomáhají rostlinám k lepšímu zvládnutí vodního stresu (např. u druhu *Zea mays* přispěla ke zlepšení morfologických znaků inokulace bakterie *Bacillus subtilis*) (Zia et al., 2021). Některé rhizobakterie svým působením na rostlinu jí napomáhají ke vztahu s mykorrhizními houbami. Podporují tento vztah tím, že jejich vlivem může dojít k intenzivnějšímu větvení kořenů a tím usnadňují mykorrhizní kolonizaci (Revillini et al., 2016).

Další symbiózou, kterou můžeme nalézt na kořenech rostlin je mykorrhizní symbióza, která je jednou z nejrozšířenějších. Při tomto vztahu přijímá rostlina skrz své mykorrhizní symbionty vodu a limitující minerální živiny z půdy (Selosse et al., 2004). Nejen že houby zlepšují rostlinnou výživu, ale také zvyšují odolnost rostlin vůči stresu (např. houby z podkmene *Glomeromycotina* (Koorem et al., 2021)) a brání je před půdními patogeny, kterým houba spotřebovává živiny v rhizosféře a tím redukuje usazování patogenů. Rostliny poskytují houbám sacharidy (Revillini et al., 2016; Selosse et al., 2004). Na mykorhize jsou závislé především rostlinné druhy rostoucí v hadcových půdách, vápenatých pastvinách či v územích zasažených suchem (Van der Putten et al., 2016).

Mezi hlavní dva typy mykorhizy se řadí arbuskulární mykorhiza (AM) a ektomykorhiza (EM), jejichž sítě se mohou překrývat. Oba dva typy jsou schopné snížit stres rostlin způsobený suchem a potlačit aktivitu půdních patogenů. Mohou také ovlivnit mezidruhovou kompetici mezi rostlinami (Remke et al., 2021; Revillini et al., 2016). Arbuskulární mykorhizu nalezneme především v aridních oblastech a pastvinách, kdežto endomykorhizu nalezneme spíše v boreálních lesích (Revillini et al., 2016). Pokud sucho zasáhne vegetaci, mohou AM podpořit zvětšení povrchu kořene rostlin a tím rozšířit plochu pro příjem půdní vody (RuizLozano & Azcon, 1995).

Mykorrhizní houby jsou také schopny měnit hormonální stav rostlin. Tato schopnost napomáhá během vysychání půd k uzavírání rostlinných průduchů (Auge et al., 2015). Také jejich hyfy, které mohou pronikat póry mezi kterými se rostlinné kořeny nedostanou, zvyšují dostupné množství půdní vody, protože skrz ně dochází k transportu vody s nízkým vodním potenciálem z půdních pórů do tkání kořenů rostlin (Selosse et al., 2004). Funkce hyf k přijímání vody se může stát v oblastech dlouhodobě zasažených intenzivními suchy klíčovým faktorem pro přežití (Barzana et al., 2012). To vše společně se zvýšeným příjmem živin, díky mykorhize, působí na zvýšení růstu rostlin. (Auge et al., 2015; Remke et al., 2021;

Revillini et al., 2016). Reakce mykorhizních asociací na suchu není jednotná. Při pozorování mykorhizních společenstev zasažených suchem se snížila početnost *Pezizales* a *Pleosporales*, ale početnost *Leucosporidiales* a *Sebacinales* se navýšila (Bastida et al., 2017; Van der Putten et al., 2016).

Odolnějšími půdními organismy vůči suchu než bakterie jsou houby, protože jejich buněčné stěny jsou odolnější než bakteriální a jejich hyfy napomáhají ke snadnějšímu příjmu vody (Moreno et al., 2019). Dominance hub a bakterií v půdním prostředí se liší v závislosti na výskytu rozdílného množství uhlíku a dusíku. Tam, kde je omezená dostupnost dusíku dominují houby. Naopak v půdách kde dochází k rychlejší mineralizaci živin dominují bakterie (Peguero et al., 2021).

4.2. Vliv sucha na vztah rostlin a patogenů

Negativní zpětnou vazbu způsobuje přítomnost patogenů. Zvýšený výskyt půdních patogenů ovlivňuje růst, produktivitu a diverzitu rostlin. Dále patogeny ovlivňují dynamiku rostlinných společenstev a jejich strukturu a složení (Bever et al., 1997; Luo et al., 2019; Mills & Bever, 1998). Rostlinné patogeny, mezi které patří především půdní bakterie, houby a hlístice, mohou způsobit inhibici růstu rostlinných kořenů i smrt svého hostitele. Jednou z hlavních příčin úmrtnosti semenáčků v přirozeném prostředí je způsobeno napadením patogeny (Bever et al., 1997; Gilbert, 2002; Spear et al., 2015). Patogeny mohou přednostně infikovat určité rostlinné druhy, u kterých poté inhibují jejich růst. Tímto výběrem přispívají patogeny k udržování diverzity (Mills & Bever, 1998). Mnoho studií prokázalo, že populace půdních patogenů může řídit rostlinou sukcesí (Ehrenfeld et al., 2005) (např. v prostředí písčných dun dochází k nahrazení *Ammophila* jinou vegetací (van der Stoel et al., 2002)). Svým vlivem přispívají také bezobratlí živočichové ke zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou. Příčinou predace půdních bezobratlých živočichů dochází ke změně v rychlosti mineralizace živin (Ehrenfeld et al., 2005).

Organismy z kmene *Nematoda*, kteří se živí rostlinnými kořeny, mohou zapříčinit snížení růstu rostlin. Kořeny rostlin napadené háďátky nejsou schopny vykonávat svou funkci, a tak dochází k nedostatku živin a vodnímu stresu u rostlin. To se podepisuje na vegetaci, zejména sníženým fitness (Koorem et al., 2021; Zwart et al., 2019). *Nematoda* také zastupují roli přenašeče při přenosu dalších půdních organismů (např. viry, bakterie, houby). Společně s patogenními houbami způsobují půdní háďátka několik onemocnění rostlin (Van der Putten & Van der Stoel, 1998). V pokusu s *Panax notoginseng* byla zjištěna negativní zpětná vazba, kterou způsobily půdní patogeny, především *Fusarium oxysporum* a *Fusarium solani* (Luo et

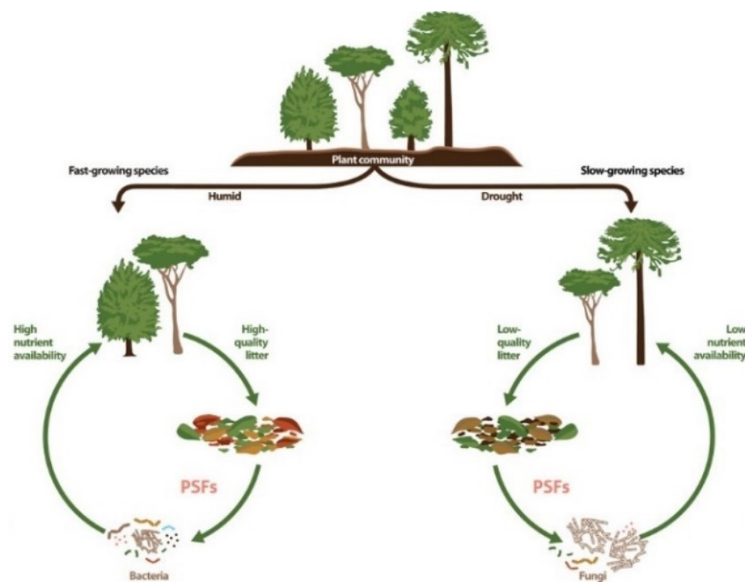
al., 2019). Dalšími patogeny, které působí na vegetaci se zabývaly experimenty, ve kterých docházelo působením sucha a současným vlivem půdního patogenu *Phytophthora cinnamomi* k velkoplošnému vymírání rostlin z rodu *Quercus* (Avila et al., 2019; Avila et al., 2017).

Pod vlivem působení sucha se u rostlin snižuje odolnost vůči napadení půdními patogeny. Extrémní sucha způsobují rostlinný stress což umožňuje kumulaci půdních patogenů. Na druhou stranu, četnější a rozmanitější společenstva půdních patogenů bylo nalezeno v půdách za vlhkých podmínek (Xi et al., 2022). V prostředí zasaženém suchem nejsou semenáčky tak často napadáni patogeny jako ve vlhkém prostředí (Spear et al., 2015). Například vlhkosti podléhá aktivita houbových patogenů, ale jejich počet může přibývat při působení sucha, protože sucho negativně působí na vegetaci a to zapříčiňuje vyšší náchylnost rostlin k různým onemocněním způsobených právě houbovými patogeny (Preece et al., 2019; Snyder & Harmon-Threatt, 2019).

4.3. Vliv sucha na vztah rostlin a saprotrofů

Pozitivní zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou ovlivňují půdní saprofytní společenstva, kteří zvyšují množství uvolněných živin z organické hmoty (Xi et al., 2022). Mezi nejčastější saprofyty rozkládající půdní organickou hmotu řadíme bakterie, archea a houby. Naopak rostliny svou heterogenitou a diverzitou ovlivňují složení a strukturu půdních saprofytů (Huangfu et al., 2019). Typ rostlinného opadu ovlivňuje funkci a strukturu mikrobiálních půdních organismů (Elgersma et al., 2012). Polymery a polyfenoly, které se mohou vyskytovat v rostlinném opadu, inhibují mikrobiální rozklad (Pugnaire et al., 2019). Hromadění rostlinného opadu, který představuje zdroj potravy pro rozkladače, zároveň určuje i složení komunity rozkladačů. V travních ekosystémech se nejčastěji vyskytují rychle rostoucí rozkladači, kteří svou aktivitou získávají uhlík z kořenových exudátů. Jsou také schopni rozkládat celulózu. Konkrétně mezi tyto saprofyty patří *Pleosporales*, *Orbiliomycetes*, *Filobasidiales*, *Tremellales* a *Mucorales* (Jongen et al., 2021). Ve vřesovištích se podílejí na rozkladných procesech odehrávajících se v půdě organismy ze skupiny *Protozoa*, *Nematoda* a *Enchytraeidae*. V oblastech boreálních lesů a vřesovišť dominují druhy z čeledi *Enchytraeidae*, kteří mají významný podíl na koloběhu živin a jsou nejméně odolné vlivům sucha (Stevnbak et al., 2012). Intenzivní sucho ovlivňuje houbové saprofyty, především jejich metabolismus a snižuje jejich schopnost rozkladu (Pugnaire et al.,

2019). Účinky sucha na rostlinný opad, proměnu saprofytních společenstev a na diverzitu rostlin je zobrazeno na obrázku č.4.



Obr. 4: Zde na obrázku je znázorněno, jak sucho ovlivňuje půdní opad, který má vliv na složení půdních saprofytů. Pod vlivem sucha vzniká nekvalitní rostlinný opad s nízkým obsahem živin a jejíž rozklad je obtížný. Rostlinný opad určuje složení saprofytů, kde mají velkou převahu houboví rozkladači. Rozkladnými procesy se uvolní menší množství živin, které rostliny potřebují a dochází k nahrazení rostlinných druhů, které jsou lépe přizpůsobeny suchu. (Pugnaire et al., 2019).

5. SUCHO A *LEGACY EFFECT*

Významnou roli ve složení rostlinného společenstva hraje *legacy effect* neboli vliv historie půdy. Pojem *legacy effect* můžeme popsat jako vliv předešlých podmínek a vlivů abiotických faktorů (např. působení sucha) na současné organismy a děje, mezi které mimo jiné spadá i zpětná vazba mezi rostlinou a půdou (Crawford & Hawkes, 2020). Výrazné změny podmínek prostředí, které mohou nastat v důsledku klimatických změn, pozměňují abiotické a biotické vlastnosti půdy. Tyto změny zasahují do výkonosti rostlin (De Long et al., 2019).

Dlouhodobějším působením sucha dochází ke změnám ve složení v půdních mikrobiálních společenstvech a to vede ke změnám ve zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou a také mohou ovlivnit konkurenční interakce rostlin (De Long et al., 2019). Extrémní sucha vtisknou do složení půdních mikrobiomů odkaz, který zde může setrvávat i několik měsíců po tom, co přestane sucho působit (Meisner et al., 2018). Vliv působení sucha se liší v závislosti na intenzitě a době trvání such. V půdách se slabším dědictvím sucha dochází k vyšší úmrtnosti mikrobiálních organismů, které způsobuje vodní stres. Také bylo prokázáno v laboratorních i v polních experimentech, že historicky suché půdy obsahují pomalu rostoucí bakterie, dochází k nižší rychlosti dýchání a že účinky sucha ovlivňují strukturu i funkci půdních mikroorganismů (např. sníženou mírou mineralizace uhlíku) (Veitch & Zeglin, 2020). Pozitivní následky sebou mohou přinášet účinky sucha na půdní dědictví a napomáhat vegetaci odolávat budoucím suchům. A tak mají účinky předešlého sucha na půdy významný vliv na dynamiku a diverzitu rostlin (De Long et al., 2019) a také přináší menší citlivost mikroorganismů při následujícím suchu. S historií sucha v půdě se snížilo množství sinic, ale opačně reagovaly společenstva bakterií a archeí, jejichž množství se zvýšilo, protože mají schopnost lépe odolávat stresu ze sucha. Složení hub ovlivňuje sucho vůči kterému jsou houby odolnější než bakterie (Meisner et al., 2018). Půdy vystavené suchu jsou funkčně odolnější na kolísání vlhkosti (Veitch & Zeglin, 2020). Negativní zpětná vazba se může projevit v souvislosti s dědictvím sucha. Sucho omezuje schopnost rostlin odolávat patogenům. Ačkoliv se množství patogenů vyskytujících se v půdě zvyšuje s rostoucí vlhkostí, dochází k silnějším negativním zpětným vazbám v půdách s dědictvím sucha. Bylo tomu tak zejména proto, že velká část rostlinných patogenů tvoří dlouhotrvající spory (Crawford & Hawkes, 2020).

Hlavní změny, ke kterým dochází vlivem sucha jsou intenzivnější invaze nepůvodních rostlinných druhů, pokles biomasy a snížení aktivity a počtu mikroorganismů, což vede

k uvolnění nik, které se stávají dostupnými k rekolonizaci novými mikroorganismy (Meisner et al., 2018). V dalším experimentu bylo prokázáno, že adaptované mikroorganismy na opakující se sucha zlepšují stav a způsobilost vegetace odolávat budoucímu suchu. Změny ve zpětné vazbě mezi jedním druhem rostlin a půdou, které byly vyvolané působením sucha, mají také vliv na zpětnou vazbu jiných druhů rostlin a dochází tak k mezidruhovému ovlivnění složení vegetace (Kaisermann et al., 2017).

6. ZÁVĚR

Vlivem globálního oteplování a zvýšenou průměrnou teplotou na Zemi se míra výskytu dlouhotrvajících such, které nabývají na své intenzitě, zvyšuje a následkem toho roste počet oblastí, které jsou jím zasaženy.

Zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a abiotickou a biotickou složkou půdy mají význam pro složení a diverzitu rostlinných společenstev. Vlivem sucha dochází k zesílení evapotranspirace a v abiotické složce půdy k úbytku půdní vlhkosti, což je příčinou vodního stresu u rostlin. Následkem poklesu půdní vlhkosti dochází ke zpomalení procesu dýchání půdy a negativně ovlivňuje aktivitu půdních mikroorganismů. Působením sucha se zvyšuje teplota půdy. Vysoké teploty půd mají vliv na rozklad půdní organické hmoty, koloběh živin a mikroorganismy zde žijící, kteří za vysokých teplot ztrácejí vnitrobuněčnou vodu a následkem toho umírají. Opakující se sucha mění strukturu a pórovitost půd. Důsledkem těchto změn se snižuje schopnost půdy zadržovat vodu. Pod vlivem sucha klesá obsah živin v půdě a zvyšuje se proces rhizodepozice, jelikož roste narušení buněčné membrány a odumírá větší množství rostlinných kořenů.

Biotickou složku půdy ovlivňuje sucho tím, že snižuje dostupnost vody v půdě. Vyšší spotřeba vody rostlinnými společenstvy, která nastává pod vlivem sucha, ovlivňuje půdní organismy. U bakterií sucho a nedostatek vlhkosti negativně ovlivňuje jejich počet, diverzitu a také jejich schopnost dekompozice a způsobuje jim osmotický stres. Symbiotické půdní bakterie pozitivně přispívají k růstu rostlin tak, že ovlivňují rozpustnost chemických látek, produkci fytohormonů a organických kyselin a fixací dusíku. Společně s mykorhizními houbami napomáhají rostlinám k lepšímu zvládnutí vodního stresu a brání je před půdními patogeny, kterým houba spotřebovává živiny v rhizosféře a tím redukuje jejich usazování v blízkosti rostlin. Mykorhizní houby mění hormonální stav rostlin při vysychání půd a tím dochází k uzavírání rostlinných průduchů. Houby mají odolnější buněčné stěny než bakterie. Jejich hyfy napomáhají ke snadnějšímu příjmu vody, a proto jsou odolnější vůči působení sucha. Patogeny vyskytující se v půdě ovlivňují růst, produktivitu, diverzitu rostlin a strukturu a složení rostlinných společenstev. Patogeny jsou citlivé na sucho a jejich počet se s rostoucí intenzitou sucha snižuje. Některé druhy půdních patogenů se ale dokázali přizpůsobit na působení sucha, a tak se jejich populace zvyšují, zejména proto, že sucho způsobuje nižší odolnost rostlin vůči patogenům, a tak se snadněji proniknou do rostlinného hostitele. Zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou ovlivňují především tyto vztahy rostlin s půdní biotou.

Pozitivní zpětná vazba je podporována mutualisty, kteří dodávají rostlinám potřebné živiny a zlepšují jim přístup vody v obdobích působícího sucha. Při pozitivní zpětné vazbě se snižuje diverzita rostlinných společenstev na určitém území a druhy rostlin, které jsou obklopeny půdními mutualisty se stávají dominantními. Půdní patogeny zapříčiňují negativní zpětnou vazbu, snižují fitness rostlin, ale zvyšují diverzitu rostlinných společenstev a přispívají ke stabilnější koexistenci druhů.

Lze tedy říci, že sucho má významný dopad na společenstva organismů žijících i na vztahy mezi nimi a vegetací v kontextu zpětnovazebných interakcí.

7. POUŽITÁ LITERATURA

- Angers, D. A., & Caron, J. (1998). Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. *Biogeochemistry*, 42(1-2), 55-72.
- Ari, G., Bao, Y. B., Asi, H. F., Zhang, J. Q., Na, L., Angge, L., . . . Liu, X. P. (2021). Impact of global warming on meteorological drought: a case study of the Songliao Plain, China. *Theoretical and Applied Climatology*, 146(3-4), 1315-1334.
- Asano, M., & Wagai, R. (2014). Evidence of aggregate hierarchy at micro- to submicron scales in an allophanic Andisol. *Geoderma*, 216, 62-74.
- Auge, R. M., Toler, H. D., & Saxton, A. M. (2015). Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza*, 25(1), 13-24.
- Avila, J. M., Gallardo, A., & Gomez-Aparicio, L. (2019). Pathogen-induced tree mortality interacts with predicted climate change to alter soil respiration and nutrient availability in Mediterranean systems. *Biogeochemistry*, 142(1), 53-71.
- Avila, J. M., Linares, J. C., Garcia-Nogales, A., Sanchez, M. E., & Gomez-Aparicio, L. (2017). Across-scale patterning of plant-soil-pathogen interactions in *Quercus suber* decline. *European Journal of Forest Research*, 136(4), 677-688.
- Barros, Vicente. *Globální změna klimatu*. 1. Praha: Mladá fronta, 2006. Kolumbus. ISBN 80-204-1356-1.
- Barzana, G., Aroca, R., Paz, J. A., Chaumont, F., Martinez-Ballesta, M. C., Carvajal, M., & Ruiz-Lozano, J. M. (2012). Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases relative apoplastic water flow in roots of the host plant under both well-watered and drought stress conditions. *Annals of Botany*, 109(5), 1009-1017.
- Bastida, F., Torres, I. F., Andres-Abellan, M., Baldrian, P., Lopez-Mondejar, R., Vetrovsky, T., . . . Jehmlich, N. (2017). Differential sensitivity of total and active soil microbial communities to drought and forest management. *Global Change Biology*, 23(10), 4185-4203.
- Berard, A., Ben Sassi, M., Kaisermann, A., & Renault, P. (2015). Soil microbial community responses to heat wave components: drought and high temperature. *Climate Research*, 66(3), 243-264.
- Berg, A., & Sheffield, J. (2018). Climate Change and Drought: the Soil Moisture Perspective. *Current Climate Change Reports*, 4(2), 180-191.
- Bever, J. D. (2003). Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 157(3), 465-473.
- Bever, J. D., Westover, K. M., & Antonovics, J. (1997). Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, 85(5), 561-573.
- Bilgili, M., Sahin, B., & Sangun, L. (2013). Estimating soil temperature using neighboring station data via multi-nonlinear regression and artificial neural network models. *Environmental Monitoring and Assessment*, 185(1), 347-358.
- Borken, W., Savage, K., Davidson, E. A., & Trumbore, S. E. (2006). Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 12(2), 177-193.
- Chang, Y. W., Zhang, R. Q., Hai, C. X., & Zhang, L. X. (2021). Seasonal variation in soil temperature and moisture of a desert steppe environment: a case study from Xilamuren, Inner Mongolia. *Environmental Earth Sciences*, 80(7), Article 290.

- Chen, X. G., Li, Y., Chau, H. W., Zhao, H. C., Li, M., Lei, T. J., & Zou, Y. F. (2020). The spatiotemporal variations of soil water content and soil temperature and the influences of precipitation and air temperature at the daily, monthly, and annual timescales in China. *Theoretical and Applied Climatology*, *140*(1-2), 429-451.
- Cook, B. I., Mankin, J. S., & Anchukaitis, K. J. (2018). Climate Change and Drought: From Past to Future. *Current Climate Change Reports*, *4*(2), 164-179.
- Crawford, K. M., & Hawkes, C. V. (2020). Soil precipitation legacies influence intraspecific plant-soil feedback. *Ecology*, *101*(10).
- De Long, J. R., Semchenko, M., Pritchard, W. J., Cordero, I., Fry, E. L., Jackson, B. G., . . . Bardgett, R. D. (2019). Drought soil legacy overrides maternal effects on plant growth. *Functional Ecology*, *33*(8), 1400-1410.
- Dominguez, M. T., Sowerby, A., Smith, A. R., Robinson, D. A., Van Baarsel, S., Mills, R. T. E., . . . Emmett, B. A. (2015). Sustained impact of drought on wet shrublands mediated by soil physical changes. *Biogeochemistry*, *122*(2-3), 151-163.
- Ehrenfeld, J. G., Ravit, B., & Elgersma, K. (2005). Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources*, *30*, 75-115.
- Elgersma, K. J., Yu, S., Vor, T., & Ehrenfeld, J. G. (2012). Microbial-mediated feedbacks of leaf litter on invasive plant growth and interspecific competition. *Plant and Soil*, *356*(1-2), 341-355.
- Fahey, C., & Flory, S. L. (2022). Soil microbes alter competition between native and invasive plants. *Journal of Ecology*, *110*(2), 404-414.
- Gilbert, G. S. (2002). Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, *40*, 13-43.
- Griffiths, R. I., Whiteley, A. S., O'Donnell, A. G., & Bailey, M. J. (2003). Physiological and community responses of established grassland bacterial populations to water stress. *Applied and Environmental Microbiology*, *69*(12), 6961-6968.
- Grillakis, M. G. (2019). Increase in severe and extreme soil moisture droughts for Europe under climate change. *Science of the Total Environment*, *660*, 1245-1255.
- Gu, L., Chen, J., Xu, C. Y., Kim, J. S., Chen, H., Xia, J., & Zhang, L. P. (2019). The contribution of internal climate variability to climate change impacts on droughts. *Science of the Total Environment*, *684*, 229-246.
- Hoover, D. L., Pfennigwerth, A. A., & Duniway, M. C. (2021). Drought resistance and resilience: The role of soil moisture-plant interactions and legacies in a dryland ecosystem. *Journal of Ecology*, *109*(9), 3280-3294.
- Houghton, John. *Globální oteplování: Úvod do studia změn klimatu a prostředí*. 1. Praha: Academia, 1998, s. 10-19. ISBN 80-200-0636-2.
- Huangfu, C. H., Hui, D. F., Qi, X. X., & Li, K. L. (2019). Plant interactions modulate root litter decomposition and negative plant-soil feedback with an invasive plant. *Plant and Soil*, *437*(1-2), 179-194.
- Hueso, S., Garcia, C., & Hernandez, T. (2012). Severe drought conditions modify the microbial community structure, size and activity in amended and unamended soils. *Soil Biology & Biochemistry*, *50*, 167-173.
- Jones, D. L., Hodge, A., & Kuzyakov, Y. (2004). Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist*, *163*(3), 459-480.
- Jongen, R., Hannula, S. E., De Long, J. R., Heinen, R., Huberty, M., Steinauer, K., & Bezemer, T. M. (2021). Plant community legacy effects on nutrient cycling, fungal decomposer communities and decomposition in a temperate grassland. *Soil Biology & Biochemistry*, *163*, Article 108450.

- Juarez, S., Nunan, N., Duday, A. C., Pouteau, V., Schmidt, S., Hapca, S., . . . Chenu, C. (2013). Effects of different soil structures on the decomposition of native and added organic carbon. *European Journal of Soil Biology*, *58*, 81-90.
- Kadrnožka, Jaroslav. *Energie a globální oteplování: Země v proměnách při opatrování energie*. 1. Brno: VUTIUM, 2006. ISBN 80-214-2919-4.
- Kaisermann, A., de Vries, F. T., Griffiths, R. I., & Bardgett, R. D. (2017). Legacy effects of drought on plant-soil feedbacks and plant-plant interactions. *New Phytologist*, *215*(4), 1413-1424.
- Koorem, K., Wilschut, R. A., Weser, C., & van der Putten, W. H. (2021). Disentangling nematode and arbuscular mycorrhizal fungal community effect on the growth of range-expanding *Centaurea stoebe* in original and new range soil. *Plant and Soil*, *466*(1-2), 207-221.
- Kutcherov, V., Kudryavtsev, D., & Serovaiskii, A. (2023). Sources of Carbon Dioxide in the Atmosphere: Hydrocarbon Emission from Gas Hydrates in Focus. *Atmosphere*, *14*(2), Article 321.
- Lehner, F., Coats, S., Stocker, T. F., Pendergrass, A. G., Sanderson, B. M., Raible, C. C., & Smerdon, J. E. (2017). Projected drought risk in 1.5 degrees C and 2 degrees C warmer climates. *Geophysical Research Letters*, *44*(14), 7419-7428.
- Luo, L. F., Guo, C. W., Wang, L. T., Zhang, J. X., Deng, L. M., Luo, K. F., . . . Yang, M. (2019). Negative Plant-Soil Feedback Driven by Re-assembly of the Rhizosphere Microbiome With the Growth of *Panax notoginseng*. *Frontiers in Microbiology*, *10*, Article 1597.
- Mahto, S. S., & Mishra, V. (2020). Dominance of summer monsoon flash droughts in India. *Environmental Research Letters*, *15*(10), Article 104061.
- Mangla, S., Inderjit, & Callaway, R. M. (2008). Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology*, *96*(1), 58-67.
- Meisner, A., Jacquiod, S., Snoek, B. L., ten Hooven, F. C., & van der Putten, W. H. (2018). Drought Legacy Effects on the Composition of Soil Fungal and Prokaryote Communities. *Frontiers in Microbiology*, *9*, Article 294.
- Miedema, R. (1997). Applications of micromorphology of relevance to agronomy. *Advances in Agronomy*, Vol 59, *59*, 119-169.
- Mills, K. E., & Bever, J. D. (1998). Maintenance of diversity within plant communities: Soil pathogens as agents of negative feedback. *Ecology*, *79*(5), 1595-1601.
- Moreno, J. L., Torres, I. F., Garcia, C., Lopez-Mondejar, R., & Bastida, F. (2019). Land use shapes the resistance of the soil microbial community and the C cycling response to drought in a semi-arid area. *Science of the Total Environment*, *648*, 1018-1030.
- Nielsen, U. N., & Ball, B. A. (2015). Impacts of altered precipitation regimes on soil communities and biogeochemistry in arid and semi-arid ecosystems. *Global Change Biology*, *21*(4), 1407-1421.
- Paredes, S. H., & Lebeis, S. L. (2016). Giving back to the community: microbial mechanisms of plant-soil interactions. *Functional Ecology*, *30*(7), 1043-1052.
- Peguero, G., Folch, E., Liu, L., Ogaya, R., & Penuelas, J. (2021). Divergent effects of drought and nitrogen deposition on microbial and arthropod soil communities in a Mediterranean forest. *European Journal of Soil Biology*, *103*, Article 103275.
- Pietri, J. C. A., & Brookes, P. C. (2008). Relationships between soil pH and microbial properties in a UK arable soil. *Soil Biology & Biochemistry*, *40*(7), 1856-1861.
- Preece, C., & Penuelas, J. (2016). Rhizodeposition under drought and consequences for soil communities and ecosystem resilience. *Plant and Soil*, *409*(1-2), 1-17.

- Preece, C., Verbruggen, E., Liu, L., Weedon, J. T., & Penuelas, J. (2019). Effects of past and current drought on the composition and diversity of soil microbial communities. *Soil Biology & Biochemistry*, *131*, 28-39.
- Pugnaire, F. I., Morillo, J. A., Penuelas, J., Reich, P. B., Bardgett, R. D., Gaxiola, A., . . . van der Putten, W. H. (2019). Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. *Science Advances*, *5*(11), Article eaaz1834.
- Pörtner, H.-O. R., D.C. Tignor, M. Poloczanska, E.S. Mintenbeck, K. Alegria, A. Craig, M. Langsdorf, S. Löschke, S. Möller, V. Okem, A. Rama, B. (eds.). (2022). *IPCC, 2022: Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. [report](Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change Issue.
- Rejšek, Klement a Radim Vácha. *Nauka o půdě*. 1. Olomouc: Agripint, 2018, s. 2-32. ISBN 978-80-87091-82-1.
- Remke, M. J., Johnson, N. C., Wright, J., Williamson, M., & Bowker, M. A. (2021). Sympatric pairings of dryland grass populations, mycorrhizal fungi and associated soil biota enhance mutualism and ameliorate drought stress. *Journal of Ecology*, *109*(3), 1210-1223.
- Revillini, D., Gehring, C. A., & Johnson, N. C. (2016). The role of locally adapted mycorrhizas and rhizobacteria in plant-soil feedback systems. *Functional Ecology*, *30*(7), 1086-1098.
- Rizhsky, L., Liang, H. J., & Mittler, R. (2002). The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant Physiology*, *130*(3), 1143-1151.
- RuizLozano, J. M., & Azcon, R. (1995). Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiologia Plantarum*, *95*(3), 472-478.
- Sanallah, M., Rumpel, C., Charrier, X., & Chabbi, A. (2012). How does drought stress influence the decomposition of plant litter with contrasting quality in a grassland ecosystem? *Plant and Soil*, *352*(1-2), 277-288.
- Selosse, M. A., Baudoin, E., & Vandenkoornhuyse, P. (2004). Symbiotic microorganisms, a key for ecological success and protection of plants. *Comptes Rendus Biologies*, *327*(7), 639-648.
- Senthilnathan, A., & D'Andrea, R. (2023). Niche theory for positive plant-soil feedbacks. *Ecology*.
- Shah, J., Hari, V., Rakovec, O., Markonis, Y., Samaniego, L., Mishra, V., . . . Kumar, R. (2022). Increasing footprint of climate warming on flash droughts occurrence in Europe. *Environmental Research Letters*, *17*(6), Article 064017.
- Sheik, C. S., Beasley, W. H., Elshahed, M. S., Zhou, X. H., Luo, Y. Q., & Krumholz, L. R. (2011). Effect of warming and drought on grassland microbial communities. *Isme Journal*, *5*(10), 1692-1700.
- Snyder, A. E., & Harmon-Threatt, A. N. (2019). Reduced water-availability lowers the strength of negative plant-soil feedbacks of two *Asclepias* species. *Oecologia*, *190*(2), 425-432.
- Spear, E. R., Coley, P. D., & Kursar, T. A. (2015). Do pathogens limit the distributions of tropical trees across a rainfall gradient? *Journal of Ecology*, *103*(1), 165-174.
- Stevnbak, K., Maraldo, K., Georgieva, S., Bjornlund, L., Beier, C., Schmidt, I. K., & Christensen, S. (2012). Suppression of soil decomposers and promotion of long-lived, root herbivorous nematodes by climate change. *European Journal of Soil Biology*, *52*, 1-7.
- Sturm, M., Schimel, J., Michaelson, G., Welker, J. M., Oberbauer, S. F., Liston, G. E., . . . Romanovsky, V. E. (2005). Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *Bioscience*, *55*(1), 17-26.

- Šarapatka, Bořivoj. *Pedologie a ochrana půdy*. 1. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci, 2014, s. 65-90. ISBN 978-80-244-3736-1.
- Totsche, K. U., Amelung, W., Gerzabek, M. H., Guggenberger, G., Klumpp, E., Knief, C., . . . Kogel-Knabner, I. (2018). Microaggregates in soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *181*(1), 104-136.
- Van der Putten, W., Bradford, M., Brinkman, E., van de Voorde, T., & Veen, G. (2016). Where, when and how plant-soil feedback matters in a changing world. *Functional Ecology*, *30*(7), 1109-1121.
- Van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., . . . Wardle, D. A. (2013). Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, *101*(2), 265-276.
- Van der Putten, W. H., & Van der Stoep, C. D. (1998). Plant parasitic nematodes and spatio-temporal variation in natural vegetation. *Applied Soil Ecology*, *10*(3), 253-262.
- van der Stoep, C. D., van der Putten, W. H., & Duyts, H. (2002). Development of a negative plant-soil feedback in the expansion zone of the clonal grass *Ammophila arenaria* following root formation and nematode colonization. *Journal of Ecology*, *90*(6), 978-988.
- Veach, A. M., & Zeglin, L. H. (2020). Historical Drought Affects Microbial Population Dynamics and Activity During Soil Drying and Re-Wet. *Microbial Ecology*, *79*(3), 662-674.
- Wang, A. S., Angle, J. S., Chaney, R. L., Delorme, T. A., & McIntosh, M. (2006). Changes in soil biological activities under reduced soil pH during *Thlaspi caerulescens* phytoextraction. *Soil Biology & Biochemistry*, *38*(6), 1451-1461.
- Wilschut, R. A., & van Kleunen, M. (2021). Drought alters plant-soil feedback effects on biomass allocation but not on plant performance. *Plant and Soil*, *462*(1-2), 285-296.
- Xi, N. X., Crawford, K. M., & De Long, J. R. (2022). Plant landscape abundance and soil fungi modulate drought effects on plant-soil feedbacks. *Oikos*, *2022*(8), Article e08836.
- Yoo, G., Spomier, L. A., & Wander, M. M. (2006). Regulation of carbon mineralization rates by soil structure and water in an agricultural field and a prairie-like soil. *Geoderma*, *135*, 16-25.
- Zarch, M. A. A., Sivakumar, B., & Sharma, A. (2015). Droughts in a warming climate: A global assessment of Standardized precipitation index (SPI) and Reconnaissance drought index (RDI). *Journal of Hydrology*, *526*, 183-195.
- Zhang, H. Z., Shi, L. L., Lu, H. B., Shao, Y. H., Liu, S. R., & Fu, S. L. (2020). Drought promotes soil phosphorus transformation and reduces phosphorus bioavailability in a temperate forest. *Science of the Total Environment*, *732*, Article 139295.
- Zhang, Y., Hartemink, A. E., Huang, J., & Minasny, B. (2021). Digital Soil Morphometrics. In *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier.
- Zhao, C., Brissette, F., Chen, J., & Martel, J. L. (2020). Frequency change of future extreme summer meteorological and hydrological droughts over North America. *Journal of Hydrology*, *584*, Article 124316.
- Zia, R., Nawaz, M. S., Siddique, M. J., Hakim, S., & Imran, A. (2021). Plant survival under drought stress: Implications, adaptive responses, and integrated rhizosphere management strategy for stress mitigation. *Microbiological Research*, *242*, Article 126626.
- Zwart, R. S., Thudi, M., Channale, S., Manchikatla, P. K., Varshney, R. K., & Thompson, J. P. (2019). Resistance to Plant-Parasitic Nematodes in Chickpea: Current Status and Future Perspectives. *Frontiers in Plant Science*, *10*, Article 966.