

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Tereza Husinecká

Význam hrabání opadu pro interakce mezi rostlinami a půdou

The effects of litter raking on the plant-soil interactions

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2020

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, dne 1.6.2020

Podpis

Poděkování

Ráda bych tímto poděkovala doc. RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph.D. za trpělivost, ochotu a cenné rady a komentáře, které mi pomohly k tvorbě této práce. Dále bych chtěla poděkovat mojí rodině za podporu, a především mamce, díky které jsem mohla studium v Praze realizovat.

Abstrakt

Rostlinný opad vytváří různě silnou vrstvu na povrchu půdy a je významným zdrojem živin, zejména uhlíku a dusíku, pro celý ekosystém. Dekompozice opadu tvoří hlavní zdroj organické půdní hmoty a je nezbytnou součástí globálního toku živin. Dále také poskytuje místo pro množství organismů, žijících na rozhraní půdy a ostatních sfér, či představuje fyzickou bariéru nepropouštějící světlo, které je klíčové pro přítomné společenstvo rostlin. Terestrické ekosystémy jsou ovlivňovány lidskou aktivitou a podléhají disturbancím, mezi které řadíme i odstraňování opadu. Odstraňování opadu bylo v minulosti po několik staletí nedílnou součástí lesního managementu, a významně tím ovlivnilo charakter vegetace a půdní prostředí. Cílem této práce je shrnout poznatky studií zabývajících se dopady odstraňování opadu na interakci mezi rostlinou a půdou. První část práce je věnována opadu, půdnímu prostředí a jeho složkám, které souvisí s opadem, a druhá část této práce ukazuje, že odstraňování opadu má vliv na koloběh živin a acidifikaci, na rostlinnou diverzitu a na klíčení rostlin.

Klíčová slova: hrabání opadu, listový opad, dekompozice, půda, interakce

Abstract

Plant litter creates variously sized layer on soil and provides significant source of nutrients, especially carbon and nitrogen, for the whole ecosystem. Decomposition of plant litter forms the main source of soil organic matter and is an essential part of the global nutrient cycle. It also provides habitat for many organisms living on the boundary of soil. Also, plant litter makes a barrier which the light is unable to penetrate. Terrestrial ecosystems are affected by human activity and are subject to disturbances, including litter raking. Litter raking has been an integral part of forest management for several centuries in the past, significantly affecting the character of vegetation and the soil environment. The aim of this work is to summarize the findings of studies dealing with the effects of litter raking on the interaction between plants and soil. The first part of the paper is devoted to the litter, soil environment and its components, which are connected to the litter and second part of the paper is devoted to the effect of litter raking on the nutrient cycle, acidification, plant diversity and seed germination.

Klíčová slova anglicky: litter raking, leaf litter, decomposition, soil, interaction

Obsah

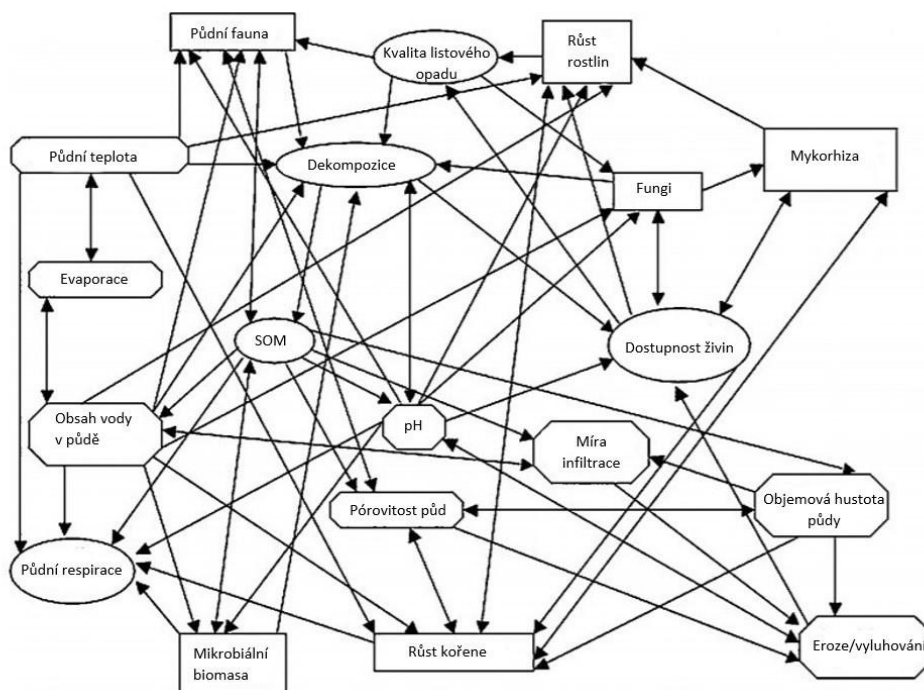
Úvod.....	1
Opad.....	2
Dekompozice	3
Půda	5
Fyzikální a chemické vlastnosti půdy.....	5
Struktura půdy.....	6
Půdní organická hmota.....	6
Voda	8
pH a acidifikace.....	8
Půdní biota.....	11
Bakterie	12
Houby	12
Ostatní organismy	15
Globální cyklus živin	16
Globální cyklus uhlíku.....	17
Role opadu v globálním cyklu uhlíku	17
Globální cyklus dusíku a jeho role v opadu.....	18
Vliv hrabání opadu.....	20
Důsledky hrabání opadu na koloběh živin a acidifikaci.....	21
Důsledky hrabání opadu na diverzitu.....	25
Důsledky hrabání na klíčení rostlin.....	25
Závěr	27
Seznam použité literatury	28

Úvod

Opad hraje zásadní roli v ekosystému. Díky dekompozici tvoří hlavní zdroj organické půdní hmoty a je nezbytnou součástí globálního toku živin. Jeho přítomnost na půdním povrchu představuje mechanickou bariéru, slouží jako ochrana před vnějšími faktory, ochrana proti erozi, mikroklimatické fluktuaci či ztuhnutí půdy.

Terestrické ekosystémy jsou výrazně ovlivňovány lidskou aktivitou a podléhají disturbancím, mezi které řadíme i odstraňování opadu. Komplexní a diverzifikovaná společenstva půdních organismů, která představují významný rezervoár globální biodiverzity, velmi snadno podléhají těmto disturbancím, které často vedou ke snížením jejich diverzity. Regenerace, tedy vrácení do počátečního stavu, často trvá i v řádech desítek let (Siepel, 1996). Biotické interakce mezi skupinami organismů jsou velice komplexní a zahrnujeme mezi ně trofické interakce mezi organismy, kteří žijí v půdě, a ty dále interagují s živočichy a rostlinami, které jsou součástí nadzemní skupiny organismů. Nezastupitelnou roli mají mikrobiální procesy, jako například mineralizace živin, jenž je pro rostliny zásadní. Pokud dochází ke snižování množství mikrobů, organismy mají k dispozici menší množství živin, a to následně může ovlivnit produktivitu ekosystému.

Z výše uvedených faktů vyplývá, že manipulace s opadem bude mít vliv na jednotlivé procesy v rámci celého ekosystému. Možné dopady způsobené odstraněním opadu jsou často ještě umocněny díky pozitivním zpětným vazbám mezi jednotlivými složkami půdy, a dopady tedy mohou být výraznější než se předpokládá (viz obrázek č.1). K prozkoumání této složité sítě interakcí jsou nutné dlouhodobé experimenty v řádech několika desítek let. K získání co nejpřesnějších výsledků experimentů je velmi důležité dobře porozumět výchozímu stavu a postupně odstraňovat jednotlivé faktory (Sayer, 2005).



Obrázek č.1- Zjednodušené schéma, které popisuje faktory ovlivněné odstraněním opadu a jejich nejdůležitější interakce. Obdélníky značí proměnné ovlivněné přítomným opadem prostřednictvím ochranné funkce či prostřednictvím úlohy v cyklu uhlíku a dusíku. Osmiúhelníky představují proměnné ovlivněné především přítomností opadu jakožto ochranné vrstvy. Ovály představují proměnné ovlivněné opadem v úloze cyklu uhlíku a dusíku. Zkratka SOM (soil organic matter) značí půdní organickou hmotu (převzato a přeloženo ze Sayer, 2005).

Cílem této práce je uvedení do problematiky zhodnocení vlivu odstraňování opadu na interakci mezi rostlinami a půdou. K popsání a pochopení procesu odstraňování opadu je z mého pohledu důležité se zabývat jak opadem, tak půdním prostředím a jeho jednotlivými složkami. Převážná část studií zkoumající dopady odstraňování opadu je situována do oblastí lesů mírného pásma (Vild et al, 2018; Hofmeister et al, 2008; Gimmi et al, 2013). Pouze několik málo dalších studií bylo provedeno v lesích subtropického a tropického pásma (Mo et al, 1995; Shao et al., 2003). V této práci se primárně zabývám opadem a jeho odstraněním obecně, a dále směřuji převážně ke studiím z oblasti mírného pásma.

Opad

Rostlinný opad tvoří směs listů, plodů, větví, borky a dalšího materiálu. Opad je bohatý na živiny a lidé jej proto v minulosti hojně využívali. Rostlinný opad byl využíván mnoha způsoby, například jako podestýlka pro zvěř či jako hnojivo pro rostliny, kdy se k opadu navíc přidávaly zvířecí exkrementy (Glatzel, 1991). Na některých místech byl během vegetačního období odstraňován lesní podrost, který v zimních měsících sloužil jako potrava pro skot (Kirby & Watkins, 1998). Opad listů tvoří 60-80% celkového opadu (Röhrig a Ulrich, 1991) a zprostředkovává pro terestrické ekosystémy návrat živin do půdy (Sayer, 2005).

Produkce opadu závisí na mnoha faktorech, jako například klima, zeměpisná šířka či herbivorie. Klimatické podmínky, konkrétně množství srážek a délka vegetačního období, významně ovlivňují rostlinu a listový opad. Herbivorie je významným faktorem v produkci opadu, neboť herbivoři mohou výrazně snížit i zvýšit množství přítomného opadu. Množství konzumované biomasy se liší v rámci jednotlivých ekosystémů, kdy například malé množství biomasy je zkonsumováno v temperátních opadavých či vždyzelených lesích. Například kobylka rozmělní mnohonásobně více listů na menší fragmenty, který se stane součástí opadu, než kolik zkonsumuje (Hättenschwiler, 2005).

Množství akumulovaného opadu se liší v závislosti na zeměpisné šířce a typu vegetace (Bray & Gorham, 1964). Například v ekvatoriálním deštném pralese je produkce po celý rok téměř vyrovnaná, a tudíž i množství akumulovaného opadu se výrazně nemění. Naopak v opadavých lesích dochází k reakci vegetace na střídání období (sezón). Jako příklad odlišné akumulace tedy můžeme zmínit opadavý a neopadavý strom. Rostliny se těmto změnám přizpůsobují morfologicky i fyziologicky. Opadavý strom vytváří asimilační aparát na jaře, na podzim jej shodí, a poté znovu musí investovat do vytvoření asimilačního aparátu. Tvoří tedy více opadu, který se ale snadněji rozkládá, oproti neopadavému stromu jako je například borovice, které tvoří dlouhověké jehličí, tím šetří energii na vytváření nového asimilačního aparátu, ale opadu je méně a je hůře rozložitelný (Townsend et. al, 2003).

Akumulace opadu, výška její vrstvy a souvislost pokryvu, ovlivňuje dynamiku a strukturu rostlinného společenstva (Facelli a Pickett, 1991). Je zřejmé, že přítomný opad na půdním povrchu mění mikroenvironmentální podmínky daného prostředí. Opad zachycuje vodu (déšť) a světlo, a tím ovlivňuje výměnu tepla a koloběh vody mezi půdou a atmosférou. Kvalita světla a změny ve světelném spektru mají důležitý ekologický význam. Na rostlinné společenstvo mají tyto faktory, kterými jsou přítomnost vody či kvalita světla, efekt přímý (klíčení a vývoj rostlin) a nepřímý (změny v dostupnosti zdrojů) (Fenner, 1985). Struktura opadu na daném místě ovlivňuje nejen rostliny, ale také diverzitu a velikost společenstev bezobratlých živočichů (Uetz, 1974), pro které opad tvoří jejich habitat (Kostel-Hughes et al., 1998).

Druhové zastoupení stromů v lesích je důležitým faktorem, který má vliv na chemické, fyzikální i biologické vlastnosti půdy. Každý druh má odlišný příjem živin, aktivitu kořenů či tvoří listový opad s rozdílnými chemickými vlastnostmi (Alriksson a Eriksson 1998). Přítomnost listového opadu na lesní půdě ovlivňuje lesní podrost, strukturu půdy (Graham et al., 1995), množství živin a proces mineralizace (Guckland et al., 2009), půdní acidifikaci (Reich et al., 2005) a složení a aktivitu půdní fauny (Saetre et al., 1999).

Kvalita opadu je ovlivněna úrodností půdy a strukturou společenstev rostlin. Tyto faktory pak ovlivňují míru dekompozice (Vesterdal, 1999; Sariyildiz & Anderson, 2003), přísun či odnos a následnou akumulaci uhlíku v půdě a hloubku vrstvy organického půdního horizontu (Cote et al., 2000; Giardina et al., 2001; Sayer, 2005). Listový opad zprostředkovává tok prvků do půdy díky jeho dekompozici. Těmi jsou hlavně bazické kationty vápníku, hořčíku, draslíku, fosforu a dusíku. Jednotlivé druhy stromů produkují opad lišící se zastoupením prvků, které jsou vyluhovány do půdy. Například habr obecný produkuje opad s vysokým množstvím Ca. Vstup těchto bazických kationtů do půdy zabraňuje acidifikaci půdy (Nordén U., 1994).

Listový opad často bývá spojován často pouze s cyklem živin v lesním ekosystému. Nicméně je důležité si uvědomit, že opad tvoří součást koloběhu živin mimo lesní ekosystém. Jako příklad můžeme uvést zvýšenou acidickou depozici či další polutanty, jako jsou těžké kovy, které interagují právě s opadem. Zde dochází ke vstupu těchto polutantů a dalších látek akumulovaných v rostlině z atmosféry do půdy, které následně ovlivňují další procesy, jako například vyluhování kationtů z listů (Adriano & Havas, 1989).

Dekompozice

Opad podléhá procesu dekompozice, kde komplexní organické látky vytvářejí pro mikrobiální organismy zdroj uhlíku a dusíku. Dusík je dále přeměněn na anorganický a vytváří amoniak, který je se stává dostupným pro rostliny. Při procesu dochází k přeměně komplexních organických sloučenin na anorganické látky (minerální látky, CO₂), které se následně dostávají do půdy a ovzduší, a mohou být znovu využity primárními producenty. Rozklad živin během dekompozice je zásadní pro globální procesy probíhající v rámci ekosystému (Swift et al., 1979), které regulují cyklus uhlíku, přítomnost dalších živin, a tím i růst rostlin a strukturu společenstev (Bardgett, 2005). Druhové složení rostlin ovlivňuje tok živin v ekosystému prostřednictvím jejich příjmu a následnému využití, interakcí v oblasti rhizosféry a produkcí opadu různé kvality (Chapin, 2003).

Dekompozice a následná mineralizace hraje zásadní roli v životním prostředí a v koloběhu živin napříč ekosystémy, neboť se díky ní uvolňují minerální živiny, jako např. fosfor, draslík, hořčík, vápník či železo, do půdy. Tyto prvky se pak stávají dostupnými pro rostliny (Koshila Ravi et al., 2019). Mineralizace je zprostředkována právě mikroorganismy, reducenty, díky nimž mohou být anorganické látky využity v koloběhu živin. V tropických a temperátních lesích dochází k silné mineralizaci, naopak v boreálních lesích dochází k mineralizaci jen minimálně, neboť uhlík a dusík jsou vázány v biomase (Bardgett, 2005). Půdní fauna zasahuje mnoha způsoby do procesu mineralizace, například fragmentací a mísením opadu, který je pak lépe dostupný pro mikroorganismy.

Proces dekompozice zahrnuje fyzikální rozklad opadu, přesun organických látek a živin do půdy, a také uvolňování oxidu uhličitého do atmosféry. Proces je regulován třemi významnými faktory, kterými jsou kvalita substrátu, přítomnost organismů a fyzikálně-chemické prostředí (Swift et al., 1979). Dekompozice opadu probíhá postupně díky živočišnému a mikrobiálnímu společenstvu a je limitován množstvím uhlíku a živin (Magill a Aber, 2000).

K úbytku hmotnosti opadu dochází díky chemické a fyzikální degradaci. Dekompozici můžeme rozdělit do dvou fází, přičemž časná fáze trvá 1-2 roky a pozdní fáze trvá od tří let výše (Melillo et al., 1989). V časně dochází k výraznému úbytku hmotnosti, rychlost dekompozice je ovlivňována především dostupností uhlíku, dusíku a dále například morfologickými vlastnostmi listu. V pozdní fázi rychlost rozkladu klesá a závisí především na obsahu ligninu (Berg et al., 1982).

Mezi faktory, které ovlivňují míru dekompozice, se řadí teplota, vodní režim a chemické složení dekompozovaného materiálu. Rychlost dekompozice závisí na chemickém složení rostlinného opadu, jelikož obsah ligninu, dusíku, celulózy, hemicelulózy a dalších látek jako např. fenolických kyselin, se liší. Jednoduché látky jako např. aminokyseliny či cukry jsou obsaženy v opadu opadavých stromů a jsou snadno rozložitelné. Opad jehlic z jedle je pro houby hůře rozložitelný, díky vyššímu obsahu komplexních molekul jako např. ligninu (Tian et al., 2000, Osono & Takeda, 2006). Obzvláště důležitá je dekompozice celulózy, která je nejhojněji zastoupeným polysacharidem v rostlinném opadu (Štursová et al., 2012).

Mezi důležité látky obsažené v rostlinném opadu patří fenolické sloučeniny, které tvoří meziprodukty při tvorbě huminových látek (Stevenson, 1994). Z jednoduchých nízkomolekulárních fenolů, proteinů a aminokyselin vznikají fulvonové kyseliny, huminové kyseliny a huminy (Higuchi, 1982). Fenoly se tedy podílejí významně na procesu humifikace (Duchaufour, 1976), proto také určují vlastnosti substrátu (Kuiters, 1990). Těmi jsou například produktivita substrátu, míra nitrifikace či stupeň mineralizace. Přítomnost fenolů v půdním prostředí ovlivňuje bakterie, klíčení spor saprotrofní hub, růst mycelií a klíčení semen vyšších rostlin (Hartley & Whitehead, 1985).

Kvalita listového opadu závisí na koncentraci živin a poměru C:N (Gessner et al., 2010). Obecně se rychlost dekompozice opadu zvyšuje se snižujícím se poměrem uhlíku a dusíku (Heal et al., 1997). Kvalitnější listový opad s nízkým poměrem C:N je tedy obvykle rychleji rozkládán, navíc se při tom uvolňují hořčnaté a vápenaté ionty, které zabraňují acidifikaci půdy (Nordén, 1994). Mezi stromy, jejichž opad přispívá k acidifikaci půd, patří zejména jehličnany.

Chemické složení listového opadu se ale také liší dle druhů, ročního období, genotypu či orgánu rostliny (Muller et al., 1987). Rostlinné orgány, které mají delší životnost, obsahují větší množství ligninu a fenolických látek, proto se pomalu rozkládají, naproti tomu rostlinné orgány s kratší

životností obsahují malé množství ligninu, tudíž dekompozice probíhá rychleji. Chemické složení opadu se také mění například díky mrznutí, herbivorii či kompetici (Nicholas V.C., 1984). Nepříznivé podmínky jako například nízká úrodnost půdy zvyšují koncentraci taninu a fenolických látek obsažených v listech (Muller et al., 1987).

Organické látky jsou odlišnou rychlostí akumulovány v různých půdních typech a může se také lišit poměr minerálního obsahu půdy a organické složky. Jako příklad můžeme uvést trvale zamokřenou půdu či kyselé horniny, kde je dekompozice organických látek markantně zpomalená (Townsend et al., 2010). Oproti tomu rozklad opadu v tropickém deštném lese je důležitou součástí biologické aktivity v půdě. Proces probíhá mnohem rychleji než v jiných biomech, dochází k silné mineralizaci a uvolnění jednoduchých živin. Na pouštích je limitující nedostatek vody, tudíž je zde dekompozice téměř zanedbatelná.

Jakékoliv disturbance postihují mikrobiální organismy a jejich aktivitu a v důsledku toho se mění i míra dekompozice organické hmoty a s tím i dostupnost a koloběh většiny důležitých živin v ekosystému, jako jsou uhlík, dusík, síra a fosfor. Znalost míry dekompozice a její průběh je tedy nezbytná k porozumění koloběhu a dostupnosti živin (Winding, 2002). Jednou z možných metod, jak měřit míru dekompozice, je umístění opadu do speciálních sáčků. Ty jsou vyrobeny z inertního nylonu a s přesně určenou velikostí děr, které umožňují průchod vzduchu, vody, živin a organismů. Otvory v těchto sáčcích přesně definují organismy, které mohou projít skrz a mohou tedy přispívat k dekompozici. Rychlost dekompozice opadu je dána úbytkem hmotnosti za daný časový úsek (Crossley a Hoglund, 1962).

Půda

Půda tvoří tenký plášť na zemském povrchu a nachází se na rozhraní litosféry a atmosféry. Nelze ale opomenout průnik dalších sfér, jako je hydrosféra a biosféra. Půdní složky lze obecně rozdělit na abiotické a biotické. Za abiotické činitele považujeme neživé složky půdy, jako jsou minerální látky, voda (půdní vlhkost), plyny (půdní vzduch) a organické látky v různých stádiích rozkladu. Půda poskytuje domov pro mnoho organismů, a také je pro ně zdrojem energie. Souhrnně jej můžeme nazývat půdní edafon, tedy biotická (živá) složka půdy. Mezi ně například řadíme bakterie, houby, sinice, řasy, bezobratlí atd. Tyto organismy se podílejí na formování půdy, na jejich fyzikálních a chemických vlastnostech (Bardgett, 2005). Důležité je si uvědomit, že půda není izolovaný systém. Jako příklad můžeme uvést kořeny rostlin, prostřednictvím kterých získávají rostliny živiny z půdy. Obecně tedy dochází k výměně látek mezi půdou a prostředím.

Fyzikální a chemické vlastnosti půdy

Velké množství různých půdních typů nacházejících se v krajině odráží půdotvorné procesy a další faktory ovlivňující tvorbu půd (Jenny, 1994). Mezi důležité vlastnosti, které ovlivňují půdní biotu, ekosystém a například procesy jako tok živin či dekompozice, patří struktura půdy, půdní organická hmota, pH a půdní voda. Tyto vlastnosti jsou klíčové, neboť určují schopnost půdy zadržet vodu, ovlivňují přítomnost živin, přístup vzduchu či mnoho dalších důležitých procesů, které jsou pro půdní organismy a v neposlední řadě pro růst rostlin zásadní.

Struktura půdy

Půdní struktura je zásadním determinantem pro úrodnost, neboť reguluje obsah vody a plynů přítomných v půdě. To je určující i pro přítomnost půdních živočichů i rostlin. Textura půd je dána variabilitou různě velkých částic. Půdy mohou být písčité (obsahuje částice o velikosti 0,05-2,00 mm), hlinité (0,002-0,005 mm) a jílovité (<0,002 mm) či vytváří různé kombinace. Tato vlastnost je velmi důležitá, neboť určuje schopnost půdy zadržet vodu a živiny (Bardgett, 2005). Jílovité částice mají větší povrch k objemu než částice hlinité a částice písku, proto lépe zadržují kationty na jejich povrchu. Půdy s vysokým podílem jílu také lépe zadržují vodu díky adsorpci pomocí částic. Schopnost půdy vázat částice nazýváme kationtovou výměnnou kapacitou. Ta vyjadřuje kapacitu jílovitých částic zadržet kationty na jejich negativně nabitém povrchu. Takto zadržované živiny jsou hlavním krátkodobým zdrojem živin pro mikroorganismy a rostliny (Sumner a Miller, 1996).

Jednotlivé částice se váží do větších agregátů, a to také odráží půdní texturu. Vytváření stabilních částic je ovlivněno mnoha faktory, a to fyzikálními, biologickými i chemickými. Například déšť či orba mění strukturu částic v půdě. Fyzikální faktory jako tání či mrznutí ovlivňují vznik půdních agregátů (Badgett, 2005). Dále také půdní organismy, díky kterým se mísí organická hmota s minerální a vytváří se stabilní komplexní částice. Organismy často tvoří v půdě makropóry, čímž ovlivňují například zadržování vody v půdě (Pearse, 1943). Organické výkaly bioty či houbové hyfy také napomáhají k soudržnosti půdních agregátů. Mezi chemické faktory ovlivňující tvorbu půdních částic může zařadit například látky produkované kořeny či mikrobiálními organismy. Často jsou to polysacharidové sloučeniny, které slouží jako pojivo pro tyto částice (Badgett, 2005).

Půdní struktura vytváří fyzikální podmínky prostředí, ve kterém žije půdní biota. Agregace částic určuje schopnost půdy zadržovat vodu, ale také to, které organismy mohou v půdě být přítomni. Pro organismy je klíčové rozměry půdních pórů. Například houby a bakterie jsou velmi malé a mohou tak osidlovat malé póry o velikosti 1-6 mikrometrů. Oproti tomu hlístice mají v průměru například <30 mikrometrů, tudíž se nemohou pohybovat v půdě s menšími částicemi. Vhodné prostředí pro hlístice tvoří například částice o velikosti 150-250 mikrometrů (Bouwman a Arts, 2000). To může být výhodné pro mikroorganismy, pro které se toto prostředí stává refugiem, neboť tvoří primární zdroj potravy mnoho hlístic. V důsledku tedy půdní textura zasahuje i do trofických vztahů v ekosystému (Bardgett, 2005).

Půdní organická hmota

Půdní organická hmota (SOM; soil organic matter) je primární zdroj živin a uhlíku pro půdní biotu. SOM tvoří všechnu organickou část půdy, která zahrnuje živočišné a rostlinné zbytky těl v různých stádiích rozkladu, dále půdní organismy a jejich metabolity (Gregorich et al., 2001). Dále je také složkou, která váže minerální částice do větších agregátů a pomáhá zabraňovat půdní erozi.

Půdní organismy rozkládají organické látky obsažené v SOM, jako jsou např. celulóza, lignin, na jednoduché organické látky, které poté využívají jako zdroj energie (Li et al., 2017). Komplexní velké molekuly jsou depolymerizovány díky extracelulárním mikrobiálním enzymům. Například celulóza je štěpena enzymem celulóza do glukózových jednotek, které pak mikroorganismy mohou využít jako zdroj uhlíku. Některé solubilní organické kyseliny produkované těmito enzymy, jako jsou například aminokyseliny, jsou přímo využitelné pro rostliny či mykorrhizní houby (Stursova et al., 2012).

Důležitou součástí půdní organické hmoty (SOM) je rozpuštěná organická hmota (DOM- dissolved organic matter), která tvoří menší část produktů dekompozice, avšak je velmi mobilní a reaktivní (Gmach et al., 2018). Většina půdních organismů jsou heterotrofní organismy, a tedy využívají organický uhlík vázaný v nadzemní biomase, který je následně převeden do půdy při procesu dekompozice (Bardgett, 2005). Rozpuštěný organický uhlík ovlivňuje například denitrifikaci, acidobazické reakce v půdním roztoku či translokaci kationtů (Zech et al., 1997).

Množství organických látek, které vstupují do půdy, závisí na materiálu, který je rozkládán. Například listový opad opadavých stromů nebo živočišné výkaly obsahují snadno rozložitelné látky jako jsou aminokyseliny a cukry, naproti tomu opad jehličnanů obsahuje komplexní sloučeniny jako je lignin nebo polyfenoly, které jsou pro půdní faunu těžce rozložitelné a zpomalují proces dekompozice (Bardgett, 2005).

Povrchový organický horizont můžeme dělit na tři typy- mor, moder či mul. Mor (surový humus) vzniká při zpomalení procesu dekompozice, např. na kyselých půdách v chladnějších oblastech, kde převládá opad z jehličí nebo opad částí acidofilních druhů rostlin. Zásoby moru v těchto oblastech tvoří 80-100 tun sušiny na hektar. Tvoří se zde další vrstvy: vrstva opadu, drť a měl. Moder vzniká v klimaticky příznivějších podmínkách, spíše v listnatých porostech a od moru se liší tím, že je zde výraznější aktivita půdní bioty a vrstva drtě a opadu není oddělená. Zásoby moderu tvoří okolo 30 tun sušiny na hektar. Mul vzniká pod listnatými lesy v mírném až teplém klimatu a je pro něj charakteristická přítomnost opadové vrstvy. Dochází zde k mísení opadu s minerálním půdním povrchem díky činnosti zoedafonu. Zásoby tohoto typu horizontu zpravidla tvoří do 10 tun sušiny na hektar (Sáňka a Materna, 2004). Opadavé lesy mírného pásu jsou tvořeny hnědými lesními půdami. Každý rok se opad listů snadno rozloží (rozklad probíhá i během zimy pod vrstvou sněhu), a díky tomu mají rostliny živiny k dispozici. Tyto živiny se často nevymývají půdním profilem. Jako výjimku lze považovat srážkově bohaté části Evropy, kde k promývání půdního profilu dochází (Řehounek, Řehouňková & Prach, 2009). Půdní profil v těchto lesích lze rozdělit na 3 části. L- horizont představuje svrchní vrstvu tvořenou opadem, H- horizont tvoří organické látky z již částečně rozloženého opadu a minerální horizont, který obsahuje nejméně organických látek (Voříšková et al., 2013; viz obrázek č.2).



Obrázek č. 2- Profil půdy dubového lesa tvoří vrstva opadu, pod ní tmavý organický horizont a hlouběji vrstva minerální půdy (Baldrian a Mašínová, 2017).

Voda

Voda je součástí půdního roztoku, který tvoří kapalnou fázi půdy. Zdroje vody pro půdní prostředí poskytují například srážky, kapilární zdvih či kondenzace vodních par. Naopak půda ztrácí vodu díky odtoku, transpiraci či evaporaci. Bez přítomnosti vody by půda nebyla obyvatelná pro organismy. Všechny půdní mikroorganismy jsou závislé na přítomnosti vody v půdě. Pro život těchto organismů je distribuce a objem vody klíčový faktor. Voda obsažená v půdě tvoří spolu s minerálními látkami roztok, který obsahuje rozpuštěné ionty. Rostliny tak mohou pomocí kořenů z půdy získat minerální výživu, která je esenciální pro jejich růst. Různé skupiny členovců, jako například roztoči, kteří žijí v půdních pórech, jsou velmi náchylné k desikaci a při extrémním vysychání migrují z půdy. V místech, kde voda tvoří tenký film, se nachází hlavně skupiny jako jsou hlístice a protozoa společně s bakteriemi, kterými se živí (Bardgett, 2005).

Pokud je přítomný opad na půdním povrchu, je voda zadržována, a to může následně zabránit erozi půdy (Walsh & Voigt, 1977; Marshall et al., 1996). Voda je vázána na půdní částice nebo tvoří tenký film v prostorech (půdních pórech) mezi částicemi, kde se také nachází půdní vzduch. V případě extrémního vysychání půdy, rostliny nepřijímají dostatečné množství vody a dochází k jejich vadnutí. Tento stav, kdy nízký obsah vody v půdě způsobuje vadnutí rostlin, nazýváme bod vadnutí. Naopak termín plná vodní kapacita vyjadřuje stav, kdy je půda plně saturovaná vodou. Dostupná vodní kapacita je dána rozdílem mezi plnou vodní kapacitou a bodem vadnutí a největší je v půdách, které obsahují velké množství jílu a/nebo organické hmoty. Tyto půdní částice mají totiž velký povrch, který lehce vodu zadržuje (Strahler, 1999).

pH a acidifikace

Půdní pH je klíčový faktor, který ovlivňuje mikrobiální aktivitu v půdě, přítomnost živin a společně s tím i růst a vývoj přítomných rostlin (Zhang Wu a Liu, 2019). pH vyjadřuje koncentraci H^+ iontů přítomných v půdním roztoku a určuje kyselost či zásaditost půdy (Tu et al., 2018). V globálním měřítku se pH půdy liší v závislosti na klimatických podmínkách. Významnou roli hraje množství srážek a evapotranspirace. V aridních oblastech jsou půdy často alkalické, naproti tomu vlhké oblasti mají spíše kyselé půdy (Slessarev et al., 2016). Velká část půd na Zemi je kyselá a pH se pohybuje okolo hodnoty 4 nebo méně, typicky jsou to tropické ekosystémy, boreální lesy či vřesoviště (Bardgett, 2005).

Hodnoty pH mají vliv na rostlinu a nízké hodnoty v závislosti na druhu mohou narušit růst a vývoj, a tedy způsobit poškození. Často dochází k projevu deficitu živin, které se liší u jednotlivých prvků. Minerální výživa rostlin je zásadní a rozdělujeme ji na makroživiny (C, H, O, N, S, P, K, Ca, Mg) a mikroživiny (Fe, Zn, Mn, Cu, Cl, Si, Na). Dostupnost živin je také limitována hodnotami pH. Prvky jako např. Al, Fe, Mn, Zn jsou lépe dostupné na kyselých půdách, naopak prvky N, P, Ca, Mg jsou nejdostupnější na neutrálních a alkalických půdách.

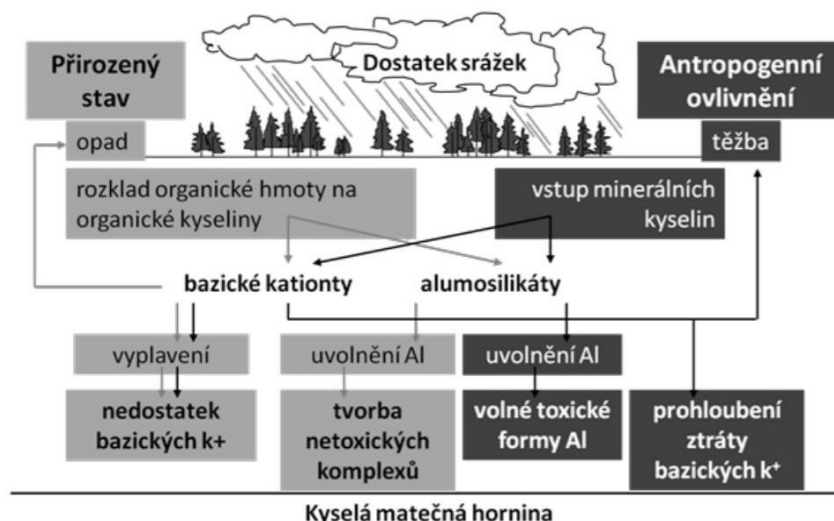
pH půdy ovlivňuje nejen rostliny, ale i půdní biotu. Většina mikrobiálních organismů má optimální růst při hodnotách pH 4-9, avšak existují i acidofilní bakterie přítomné v horkých pramenech či

gejírech, které jsou v prostředí s pH okolo 1. Silně zásadité prostředí, jako jsou například slaná jezera či pouště mající pH okolo 9-11, je omezené pouze na některé skupiny hub a bakterií. Organismy jsou citlivé k půdní kyselosti, například žížaly se v těchto půdách málo vyskytují, až se zvyšujícím se pH jsou v půdách více zastoupeny (Edwards a Bohlen, 1996).

Půdy se okyselují v návaznosti na vyluhování bazických iontů, které jsou vázané na povrchu půdních koloidů. Těmi jsou např. Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ a jsou nahrazovány ionty H^+ a Al^{3+} . Díky acidifikaci klesá hodnota pH, to se následně negativně projeví například na výnosu pěstovaných plodin, zhoršení kvality humusu či zvýšením pravděpodobnosti půdní eroze (Bardgett, 2005). Kyselé půdy často obsahují vysoký podíl Al^{3+} a mohou být toxické pro rostliny i mikrobiální organismy, neboť při nižším pH se formy hliníku, které jsou součástí půdních jílových částic, stávají nestabilní a uvolňují se do půdního roztoku (Pierzynski, Sims a Vance, 2005). Takto mobilní toxický hliník vzniká zejména při antropogenní činnosti, která může způsobit intenzivnější a dlouhodobější mobilizaci. Mobilní forma hliníku přestává být toxická při navázání hliníku na organické komplexy. Dále je s acidickými půdami spojená nízká dostupnost fosforu díky tvorbě železitých a hlinitých fosfátů. Pro rostliny je fosfor nejlépe dostupný při pH 6 - 7, neboť se při zvyšování pH fosfor uvolňuje z fosfátu do roztoku (Kennedy, 1992).

Acidifikace je přirozený degradační proces, který je ale velmi často urychlován činností člověka. Zvyšování kyselosti půd má různé příčiny, které jsou buď přirozené či antropogenně podmíněné (viz obrázek č.3). K antropogenně podmíněnému zvyšování kyselosti půd dochází při nevhodném způsobu obhospodařování půd, kam řadíme odstraňování opadu. Na mnoha místech je acidifikace půd zvyšována díky používání průmyslových hnojiv, působením kyselých dešťů (slabé kyseliny síry a dusíku) při spalování fosilních paliv a při sopečné činnosti (Kennedy, 1992).

Přirozený přísun H^+ iontů do půdy je realizován prostřednictvím půdní bioty a kořenů rostlin, které produkují CO_2 , který se rozpouští v půdním roztoku a vytváří se tak kyselina uhličitá. Rostliny asimilují minerály z půdy a odebírají více bazických iontů než kyselých, pokud se v ekosystému zvýšila zásoba biomasy. V takovém případě se prohlubuje acidifikace, která je v přirozených podmínkách vyrovnána při dekompozici organické hmoty (Glatzel, 1991). Do půd vstupují dále např. oxidací sulfanu při mikrobiálním procesu dekompozice nebo prostřednictvím zvětrávání minerálů. K přirozené acidifikaci dochází také v lesích v důsledku vytváření organických kyselin při dekompozici organických látek, zejména pak při dekompozici opadu. Tyto organické kyseliny váží bazické kationty, jako např. Ca, Mg či K, které jsou vysoce mobilní a neutralizují organické kyseliny (Hruška, 2003).



Obrázek č.3- Schéma zobrazuje přirozené (světle šedé rámce) a antropogenní (tmavé rámce) procesy vedoucí k acidifikaci půd. Při zásahu člověka dochází ke vstupu minerálních kyselin, díky kterým dochází k uvolnění toxických forem hliníku a odnosu bazických iontů z půdy. U procesu přirozené acidifikace dochází hlavně k zvětrávání matečné horniny, dochází k vyplavování bazických iontů, které jsou však nahrazeny přísunem z rozkladu opadu. Hliník pak tvoří nerozpustné netoxické komplexní sloučeniny (Pavlů, 2018).

Existují různá opatření a mechanismy, jak snižovat míru acidifikaci půd. Může to být například střídání druhů plodin na zemědělských plochách, změna způsobu lesního managementu, vynechání kypření půdy či zvyšování množství organické půdní hmoty. Při ponechání odumřelých částí rostlin na půdě zajistíme přísun organické hmoty, a tedy i přísun bazických kationtů. V důsledku toho dochází k vázání hliníku do komplexních sloučenin a hliník tak není pro rostliny toxický. Navíc je udržována vysoká hladina výměnné kationtové kapacity a například fosfor se stává lépe přístupný (Pavlů, 2018). Dalšími z metod je používání hnojiv a vápnění půd. Vápněním můžeme buď udržovat nebo zvyšovat hodnotu pH a obsah živin. V lesích je často využíván dolomitický vápenec, který zvyšuje množství hořčíku v půdě, jež je nezbytným prvkem pro přítomnou vegetaci. Při jeho nedostatku se projeví žloutnutím jehlic. Avšak vápnění je pouze dočasný způsob potlačení acidifikace, neboť často vede ke snížení mineralizace, a tím k úbytku humusu v půdě (Meiwes, 1995). Dále může dojít k úbytku prvků jako je dusík či bor nebo může docházet ke změně lokace kořenového systému rostlin. Kořenový systém je mělký, zhoršuje se stabilita porostů a snadněji tak dochází k půdní erozi (Pavlů, 2018).

pH je také ovlivněno přítomností organické půdní hmoty. Například opad z javoru či buku zvyšuje zásaditost půdy či ji udržuje okolo hodnoty pH 7. Naopak při dekompozici opadu z jehličí borovice či smrku hodnoty pH klesají, neboť při dekompozici vznikají fulvokyseliny a dochází k vyluhování minerálních látek (Bardgett, 2005). Opad jehlic se špatně rozkládá, a tím vzniká vrstva kyselého humusu, který je zdrojem huminových kyselin, které vyvazují z půdy bazické kationty a jsou vyplavovány do půdních a povrchových vod. Jehlice mají oproti listu vysoký specifický povrch a z atmosféry absorbují dusík a síru, které se dostávají do půdy a reagují s kationty při neutralizační reakci (Hofmeister et al., 2008).

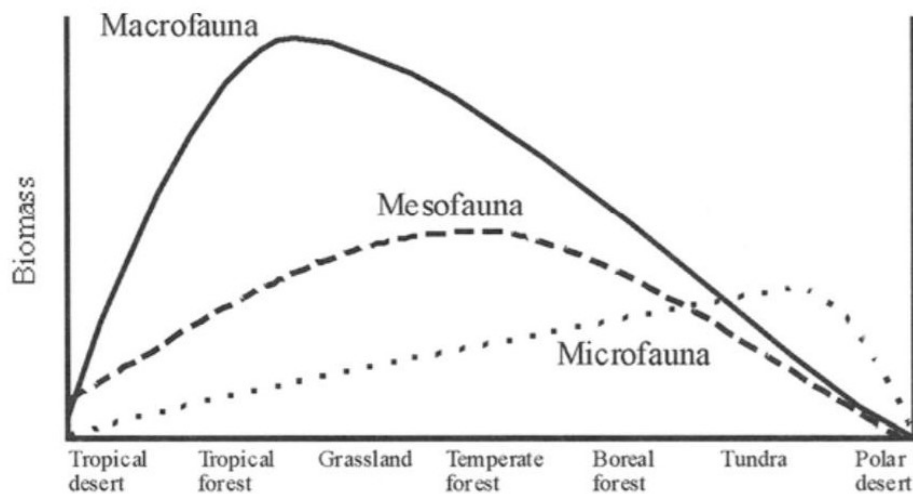
Půdní biota

Půdní mikroorganismy, ať už dekompozitoři, symbionti nebo patogeny, jsou nedílnou součástí biogeochemických cyklů (např. uhlíku či dusíku). Nadzemní rostlinný opad v terestrických ekosystémech tvoří hlavní přísun energie pro různorodá společenstva půdních organismů, zejména pak pro některé skupiny hub a bakterií (Scherer-Lorenzen et al., 2005).

Opad je pro organismy nejen potravou, ale poskytuje habitat a ochranu proti predátorům, a pomáhá udržovat stabilní mikroklima na povrchu půdy. Přítomnost půdní bioty zvyšuje porozitu, a tím aeraci půdy (Pearse, 1943). Kvantitativní změny opadu mění dynamiku populací a strukturu společenstev půdních organismů, kteří ovlivňují následný rozklad organické hmoty a její přísun do půdního prostředí (Sayer, 2005).

Mezi půdní mikrofaunu (1-100 μm) řadíme skupiny organismů jako například protozoa, hlísti, vířníky, želvušky či strunovce. Do půdní mesofauny (100 μm až 2 mm) zahrnujeme např. roztoče, termity a stejnonožce. Makrofaunu (2 mm a výš) tvoří organismy jako stonožky, mnohonožky, brouci, pavouci či měkkýši (Swift et al., 1979). Organismy jsou řazeny do funkčních skupin a tvoří potravní řetězec. Ten se skládá z producentů, primárních konzumentů, sekundárních konzumentů a konzumentů vyšších řádů. Detritovoři se živí mikrobiální biomasou a opadem, herbivoři konzumují rostlinnou biomasu a karnivoři konzumují ostatní živočichy (Sayer, 2005). Skupinu primárních konzumentů tvoří mikrobiální organismy, jako jsou bakterie, houby, aktinomycety a řasy a jsou zodpovědní za mineralizaci komplexních organických látek. Sekundární a vyšší skupiny konzumentů zahrnují organismy, které dělíme nejčastěji právě na mikrofaunu, mezofaunu a megafaunu.

Množství a bohatost skupin půdních organismů se mění se zeměpisnou šířkou (viz graf č.1). Například půdní mikrofauna je více zastoupená v temperátních lesích než v tropických oblastech, zatímco půdní makrofauna je zastoupena více v tropických oblastech než v temperátních lesích. V tropických ekosystémech jsou klimatické podmínky méně klíčové pro dekompozici než v temperátních oblastech, kde má klima charakter sezónnosti a hraje významnější roli v dekompozici než přítomnost půdních organismů (Gonzalez a Seastedt, 2002).



Graf č.1- Graf zobrazuje závislost přítomnosti mikrofauny, mesofauny a makrofauny na zeměpisné šířce, která je zde znázorněna prostřednictvím jednotlivých typů biotů (Gonzalez a Seastedt, 2002).

Bakterie

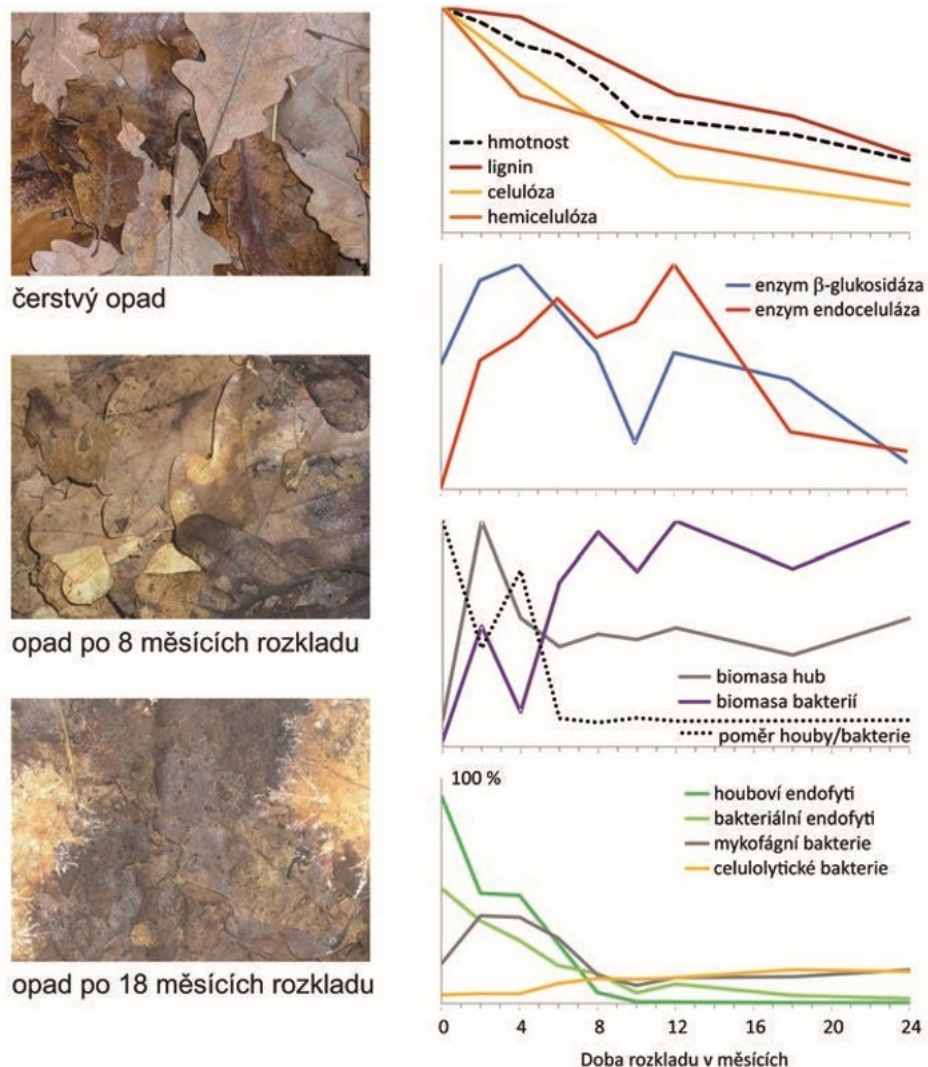
Bakterie jsou nezbytnou součástí půdní bioty. Bakterie řadíme mezi primární producenty, tudíž je pro ně rostlinný opad primárním zdrojem uhlíku (Lladó, López-Mondéjar a Baldrian, 2017). Některé studie ukazují, že bakterie mají geny, které kódují enzymy degradující rostlinnou buněčnou stěnu (Berlemont a Martiny, 2015) a významně tím přispívají k rozkladu organických látek (López-Mondéjar et al., 2016). Kromě toho mají také nezastupitelnou roli v ekosystému v podobě fixace dusíku.

Mezi nejzastoupenější kmene v listovém opadu patří Acidobacteria, Actinobacteria, Proteobacteria, Bacteroidetes a Firmicutes (Rousk et al., 2010). Jejich přítomnost závisí na mnoha faktorech jako například pH půdy, klimatické podmínky, dostupnost živin nebo biotické interakce (např. vliv přítomné vegetace) (Chemidlin Prevost-Boure et al., 2011). Například v opadavých lesích mírného pásma převažují Proteobacteria a Bacteroidetes (Žifčáková et al., 2017), zatímco v jehličnatých lesích s kyselými půdami se převážně vyskytují bakterie z kmene Acidobacteria a Actinobacteria (Baldrian et al., 2012). Přítomnost těchto bakteriálních společenstev je především ovlivněna půdní chemií (substrátem), kdy se u různých stromů kvalita opadu liší, a to zejména množstvím živin či poměrem C/N, a to se odráží v rychlosti dekompozice (Gessner et al., 2010).

Houby

Houby produkují velké množství extracelulárních enzymů a proto jsou považovány za klíčové rozkladače rostlinné biomasy (Eichlerová et al., 2015). Extracelulární enzymy, jako například endoceluláza či beta-glukosidáza, jim umožňují rozkládat celulosu a lignin, čehož jiní živočichové nejsou schopni (Boer et al., 2005). Substrát je při dekompozici nejdříve osidlován houbami, poté jejich množství klesá a začínají je nahrazovat mykofágní a celulólytické bakterie (viz obrázek č.4). Kromě toho jsou důležitým zdrojem živin pro další organismy, neboť jejich houbové hyfy se při

rozkladu stávají součástí organické hmoty. Houby mění vlastnosti půdy, a to chemické i fyzikální. Například hyfy agregují půdní částice, vylučují různé látky a váží prvky. Dále vytvářejí mikropóry či se podílejí na zvětrávání podloží (Gadd et al., 2004).



Obrázek č.4- Na fotografiích vidíme dekompozici opadu dubu letního v temperátním opadavém lese. Listy jsou postupně kolonizovány mikroorganismy, které je rozkládají. První graf shora ukazuje postupný úbytek hmotnosti rozkládaného opadu. Na dalším grafu jsou znázorněny dva enzymy, z nichž beta-glukosidáza rozkládá snadno dostupné látky, následně je nahrazena endocelulázou, která rozkládá komplexní sloučeniny. Třetí graf ilustruje v jakém množství biomasy hub a bakterií kolonizují opad. Houby kolonizují opad jako první, zatímco množství bakterií stoupá v průběhu dekompozice. Poslední graf ukazuje, jaká společenstva organismů osidlují opad v rámci časového rozmezí (0-24 měsíců) (Baldrian a Mašíňová, 2017).

Houby v lesním ekosystému hrají nezastupitelnou roli v dekompozici organické hmoty, dřeva a při vzniku humusu (Sayer, 2005). Růst a diverzitu hub především ovlivňuje změna množství opadu na lesní půdě, neboť je pro ně množství a také kvalita dostupného substrátu jako pro dekompozitory zásadní (Tyler, 1991). Dále mezi faktory ovlivňující růst hub můžeme řadit změnu makroklimatu na

půdní povrchu či uvolňování organických sloučenin do okolí při dekompozici (Cullings et al., 2003).

Mezi jedny z nejlépe prozkoumaných organismů patří saprotrofní a mykorrhizní houby, vyskytující se především v lesních půdách (Voříšková et al., 2013). Vertikální distribuce hub odráží stratifikaci půdy. Saprotrofní druhy se vyskytují blíže povrchu půdy, kde rozkládají opad, zatímco mykorrhizní houby najdeme ve hlubších vrstvách půdy, kde pomáhají rostlinám přijímat dusík (Lindahl et al., 2007). Mezi typické saprotrofní houby přítomné v opadu zejména v jehličnatých lesích řadíme například rod sypavka (*Lophodermium* - viz obrázek č.5), ze stopkovýtrusných hub rod penízovka (*Collybia* sp.) či špička žiněná (*Gymnopus androsaceus*).



Obrázek č.5- Obrázek vlevo ukazuje přítomný opad borovice lesní (*Pinus sylvestris*) v NP České Švýcarsko. Obrázek vpravo zobrazuje detailní fotografii jehlice borovice s plodnicemi vřeckovýtrusné houby sypavka borová (*Lophodermium pinastri*). Houba vytváří černé přepážky a černé oválné plodnice (Koukol, 2006).

Ektomykorhiza a vliv odstraňování opadu na diverzitu hub

Mykorrhizní stav dělíme na dva základní typy, a to ektomykorhizu a endomykorhizu. Pro endomykorhizu je typické proniknutí houbových hyf do buněk rostliny, zatímco u ektomykorhizy dochází k proniknutí hyf do mezibuněčných prostor. Ektomykorhizu nacházíme hlavně u stromů v lesních ekosystémech. Endomykorhizu dělíme dále na tři podtypy. Těmi jsou arbuskulární mykorrhiza (hlavně u terestrických rostlin), erikoidní mykorrhiza (např. vřesoviště) a orchideoidní mykorrhiza (Allen et al. 1995).

Ektomykorhizní houby žijí se svými hostitelskými stromy v úzkém symbiotickém vztahu, neboť je to pro houbu i strom výhodné. Tyto houby pozitivně ovlivňují lesní ekosystémy, neboť zvyšují příjem živin a vody, chrání své hostitele před patogeny (Kling et al. 1998) a zvyšují odolnost svých hostitelů proti nedostatku vody či vysokým koncentracím těžkých kovů (Marx a Krupa, 1978). Velmi důležité je, že zprostředkovávají stromu nepřístupné živiny - dusík a fosfor. Mykorrhizní houby mají enzymy fosfatázy, které uvolňují fosfáty z nedostupných forem, následně je váží do komplexnějších sloučenin a skrze Hartigovu síť jsou předány stromu. Mykorrhizní houby získávají uhlík z látek, které produkují stromy během fotosyntézy (Hobbie, 2006), čímž mimo jiné přispívají k obohacování půdy o uhlík (Clemmensen et al., 2013).

Pro zdravé lesní ekosystémy je typická vysoká diverzita ektomykorhizních hub (Smith, Read a

Harley, 1997). Druhová bohatost a počet plodnic ektomykorhizních hub výrazně klesá v oblastech s vysokou depozicí dusíku (Termorshuizen, 1991). To může mít negativní vliv na lesní ekosystém (Arnolds, 1991). Mnoho studií ukazuje, že díky zvýšené atmosférické depozici dusíku, se zvyšuje koncentrace dusíku v jehličí borovice lesní, dochází ke snížení pH opadu a humusu (Ohtonen a Markkola, 1991). To má za následek zpomalení procesu dekompozice.

Studií, které se zaměřují na vliv odstranění opadu na diverzitu hub je velice málo a jako příklad můžeme zmínit experiment (Baar & Kuyper, 1998), který proběhl v eutrofizovaných lesích. Zde bylo hrabání opadu použito jako druh lesního managementu k obnově ektomykorhizální diverzity hub. V místech, kde byl odstraněn opad z borovice lesní, se zvyšovala diverzita hub, množství plodnic ektomykorhizních hub a dále byla zaznamenána zvýšená míra infekce semen houbami. Nejvíce se zvýšila diverzita a hojnost druhů hub, které jsou charakteristické pro rané fáze sukcese. To naznačuje, že hrabání opadu a odnos svrchní části půdy způsobuje její návrat do raných sukcesních stádií (De Vries et al., 1995). Podle studie Termorshuizen (1991) bylo zjištěno, že odstranění opadu způsobuje zvýšenou tvorbu plodnic ektomykorhizních hub. To by mohlo být způsobeno díky zvýšené aktivitě ektomykorhizních hub, což může být pro stromy asociované s houbami výhodné. Naopak studie De Vries et al., 1995 se zabývala akumulací opadu, kde bylo zjištěno, že dochází k redukci tvorby plodnic.

Ostatní organismy

Mezi nejčastější půdní bezobratlí organismy patří členovci jako například stonožky či stejnonožci (Cárcamo, 2000), kteří zpracovávají velké množství opadu. Organismy při konzumaci opadu zpracují rostlinné orgány na různě velké částice. Organismy často dávají přednost opadu, který má vysoký obsah dusíku a vápníku, dobře rozpustné karbohydráty a malé množství polyfenolů (Satchell, 1967). Výhodou rozmělněného opadu na menší fragmenty je rychlejší vyluhování fenolických látek. Velikost částic ovlivňuje a určuje, který dekompozitor materiál následně osídlí. Dekompozice probíhá pomaleji, pokud v půdě nejsou přítomné žížaly nebo jiní bezobratlí (Furniss & Ferrar, 1982).

Odstranění opadu obecně způsobuje úbytek populace členovců. Podle studie David et al., 1991 došlo k úbytku i dalších populací napříč všemi trofickými skupinami, jako například hub a bakterií, neboť byla snížena dostupnost jejich potravinových zdrojů. Dále došlo k úbytkům predátorů, díky snížení počtu kořistí. Výrazný pokles počtu jedinců zaznamenali u saprofágních mnohonožek a stejnonožců, přičemž následoval i pokles populací zoofágních stonožek. Dalším důsledkem díky odstranění opadu je změna teploty a vlhkosti, které způsobují pokles populací chvostoskoků či roztočů (Reynolds, Crossley & Hunter, 2003).

U pavouků byly při odstranění opadu zaznamenány sezónní změny jejich početnosti, a to díky změnám obsahu vody v půdě, teploty půdy nebo díky vlivu tloušťky opadové vrstvy na velikosti populací kořisti (Uetz, 1979). Na jaře je hlavní období pro vývoj pavouků a je vysoká jejich druhová bohatost. V létě během nejsušších letních měsíců byly pro přítomnost pavouků klíčové suché a vlhké mikrostanoviště. Komplexní a souvislá vrstva opadu poskytuje stanoviště a hraje významnou roli v hustotě populací pavouků (Uetz, 1979). Příliš tenká vrstva opadu není pro predátory atraktivní a představuje málo refugií (Gill, 1969; Uetz, 1979).

Žížaly

Žížaly jsou velmi důležité při tvorbě a udržování úrodnosti půdy, hrají významnou roli v lesních půdách a také půdu provzdušňují. Radíme je mezi tzv. ekosystémové inženýry (Blouin et al., 2013). Díky jejich činnosti je organická hmota promíchána s minerální půdou. Žížaly radíme mezi saprofágní organismy, které tvoří jednu z nejdůležitějších částí makrofauny v půdě.

Žížaly můžeme rozdělit do tří skupin podle jejich místa výskytu v půdě. Epigeické žížaly žijí na svrchní části půdy v opadu, jimž se živí a přispívají k jeho fragmentaci a následné dekompozici. Endogeické žížaly žijí pod povrchem v horních vrstvách minerální půdy, kde tvoří chodby v horizontálním směru. Na povrch vylézají jen zřídka. Tyto druhy nejsou ovlivňovány přítomným opadem, neboť se živí starší půdní organickou hmotou. Třetí typ tvoří anektické žížaly (např. *Lumbricus terrestris*), které vytváří hluboké chodby ve vertikálním směru, avšak potravu získávají na povrchu. Epigeické a anektické žížaly jsou tedy závislé na přítomnosti opadu (Sayer, 2005).

Počet anektických a epigeických druhů klesá při odstraňování opadu, jelikož opad pro tyto dvě skupiny tvoří hlavní potravní zdroj. V rámci studie se snížila početnost epigeických žížal po jednom roce o 40% (Judas, 1990) a po pěti letech o 83% (Pearse, 1943). U všech studií anektických žížal se počet snížil minimálně o 50 % (Nielsen & Hole, 1964; Judas, 1990, 1990; David et al., 1991).

Přítomnost opadu je důležitý faktor pro udržení vlhkosti a klimatických podmínek příznivých pro všechny tři skupiny žížal. Největší úbytek těchto populací byl zaznamenán během letních suchých dnů na plochách, kde byl opad odstraněn. Následkem výrazných výkyvů teplot a vlhkosti v blízkosti povrchu půdy, byl zaznamenán pokles endogeických žížal na plochách, kde byl odstraněn opad, ačkoli jsou tyto žížaly téměř permanentně pod povrchem a nekonzumují opad (Judas, 1990).

Globální cyklus živin

Opad tvoří nedílnou součást globálního toku živin. Studie ukazují, že v místech, kde bylo hrabání opadu dlouhodobě praktikováno v řádech desítek let, je úbytek živin výrazný (Sayer, 2005). To, jaký dopad bude mít odstranění opadu na cyklus živin, záleží na mnoha faktorech, jako například na úrodnosti půdy, přítomnosti vegetace a její kvalitě opadu. Například smíšené listnaté lesy mají kvalitní opad, a tedy vyšší přísun živin do lesních půd oproti jehličnatým porostům, které mají málo kvalitní opad a tedy nízký přísun živin do půdy (Ebermayer, 1876).

Odstraňování opadu snižuje koncentraci živin v půdě, a to hlavně v půdách chudé na živiny, kterými jsou např. písčité půdy (Sayer, 2005). Často také v důsledku toho bývá snižována výměnná kationtová kapacita půdy (Dzwonko a Gawroński, 2002). V případě, že na půdě není přítomný opad vytvářející pokrývnou vrstvu, zvyšuje se míra vyluhování kationtů. Na místech, kde dochází k odstraňování opadu se blíže k povrchu nachází vrstva nízkou koncentrací živin, v hlubších vrstvách je koncentrace živin vyšší, což je pravděpodobně způsobeno vyluhováním kationtů přes půdní profil v důsledku dešťových srážek (Lunt, 1951). Velké ztráty živin v důsledku vyluhování, zejména dusíku, se mohou projevit v lesích, kde dochází k odstraňování opadu (Mo et al., 1995)

Nepřímý vliv na množství živin v půdě má obsah vody v půdě, pH a půdní teplota. Tyto podmínky a celkové prostředí ovlivňují dekompozici, při které dochází právě k uvolňování živin v půdním prostředí. Odstraňování opadu ovlivňuje množství živin v půdě dvěma způsoby. Nepřímo snížením dostupnosti živin v půdě a přímo odebráním opadu a s ním i živiny (Sayer, 2000).

Globální cyklus uhlíku

Uhlík je nejdůležitější biogenní prvek a je součástí organických sloučenin, všech organismů a jeho koloběh je naprosto zásadní pro život na Zemi. Globální cyklus uhlíku je velice komplexní a můžeme ho rozdělit na tři rezervoáry - pevnina, oceány a atmosféra.

Tok uhlíku mezi atmosférou, hydrosférou a organismy probíhá prostřednictvím oxidu uhličitého. Mezi terestrickými ekosystémy a atmosférou dochází k výměně CO₂ díky významným procesům - fotosyntéza a respirace. Pro fotosyntézu suchozemských rostlin je zdrojem atmosférický oxid uhličitý a limitujícím faktorem je množství dopadajícího světla. Naproti tomu vodní rostliny využívají při fotosyntéze rozpuštěné uhličitany (Townsend et al., 2003). Při fotosyntéze dochází k zabudování CO₂ do organických sloučenin, které se ukládají do rostlinné biomasy. Při odumření rostlinné biomasy dochází k dekompozici, uhlík se ukládá v půdě či se je uvolňován v podobě CO₂ zpět do atmosféry (Heimann & Reichstein, 2008). Uhlík se také uvolňuje z rostlin zpět do atmosféry respirací (Falkowski et al., 2000). Půda obsahuje asi třikrát více uhlíku oproti atmosféře a množství vyprodukovaného oxidu uhličitého díky půdním organismům je asi desetkrát větší než při spalování fosilních paliv (De Vries et al., 2013).

K výměně oxidu uhličitého ve vodních ekosystémech dochází na přechodu atmosféry a hydrosféry. Množství CO₂ v atmosféře ovlivňuje například teploty oceánu a jeho schopnosti absorbovat CO₂. Studený oceán pohlcuje více CO₂ oproti teplým oceánům, které CO₂ uvolňují. Rozpuštěný CO₂ se pak může dále vázat zejména na vápník a v podobě karbonátových sedimentů se dlouhodobě ukládat. Uhlík se do vody dostává prostřednictvím zvětráváním vápence a křídly ve formě hydrogenuhličitánů (Townsend et al., 2003).

Důležitou součástí globálního cyklu uhlíku je půda. V rámci terestrických ekosystémů je velká část uhlíku obsažena v půdní organické hmotě, která tvoří významný podíl v lesních půdách (Dixon et al., 1994). Pokud se zaměříme pouze na lesy mírného pásu, obsah uhlíku v půdě je dvakrát větší než obsah uhlíku v lesní vegetaci (Malhi et al. 1999). Lesní ekosystém se řadí mezi největší a nejdůležitější ekosystémy na Zemi a pokrývá více než 40 mil km², což je přibližně 30 % pevniny (Keenan et al., 2015). Odhaduje se, že ročně se na lesní půdě nahromadí až 10 na 11 tun listového opadu, což významně přispívá a ovlivňuje cyklus uhlíku (Castro et al., 2010). V rámci opadavých lesů produkce opadu není po celý rok stálá, je zkrácena pouze na podzimní období. Tento aspekt sezónnosti (v mírných a boreálních zónách) je považován za klíčový faktor ovlivňující vstup uhlíku do půdy (Lladó, López-Mondéjar, a Baldrian, 2017).

Role opadu v globálním cyklu uhlíku

Manipulace s opadem ovlivňuje úbytek či přísun uhlíku do půdy, a tím i množství organických látek a formování lesní půdy, a také rychlost dekompozice a míru respirace (Sayer, 2005). Například v lesích střední Evropy se odhaduje úbytek uhlíku při odstranění opadu na 1,4-2,8 t/ha/rok (Tschermak, 1926; Kriapfenbauer 1983; Ellenberg, 1988). Tyto hodnoty závisí také na typu a produktivitě lesního ekosystému (Tschermak, 1926).

Díky odstraňování opadu často bývá ztečována vrstva organického horizontu v půdě. V lesích, kde dominovali druhy borovice (*Pinus sylvestris*) a buk (*Fagus sylvatica*), byl zjištěn úbytek hloubky

organického horizontu o 50% (Ramann, 1883; Němec, 1929). Avšak studie na odlišných místech vykazují velkou variabilitu co se týče ztenčování organického horizontu. To můžeme do značné míry přičítat rozdílům v délce trvání odstraňování opadu (Wittich, 1951). Dzwonko & Gawronski (2002) ve své studii zaznamenali, že k výraznému ztenčení vrstvy dochází až po 10 letech pravidelného hrabání opadu. Studie Ponge et al. (1993) a Ross et al. (2001) po pěti a sedmi letech hrabání opadu nezaznamenali ztenčení vrstvy organického horizontu.

Časový horizont pro regeneraci půdní organické hmoty může být v řádech desítek let (Baar & Ter Braak, 1996). Studií zabývajících se naopak přidáváním opadu na lesní půdy je málo. Při experimentu Mao et al. (1992) bylo zaznamenáno zvýšení obsahu uhlíku po 10 až 15 letech. V další studii Ponge et al. (1993) po pěti letech přísunu opadu byl zaznamenán nárůst poměru C/N a zvýšené množství uhlíku v minerálním horizontu lesní půdy

Opad vytváří přísun čerstvé biomasy, a tedy organických látek do půdy. Jeho odstranění má tedy vliv na přítomnost mikrobiálních společenstev a dochází k poklesu půdní respirace (Bowden et al., 1993; Jandl & Sollins, 1997). Ve smíšených listnatých lesích ukazují naměřená data opadu a koncentrace uhlíku, že vstup čerstvé biomasy do půdy přispívá okolo 11% k celkové respiraci půdy (Edwards & Harris, 1977). Dlouhodobé odstraňování opadu vedlo u studie v Číně k poklesu půdní respirace o 40-68% (Mao et al., 1992). Změny způsobené odstraňováním opadu mohou ovlivnit půdní respiraci i dalšími, sekundárními faktory, jakými jsou například změna pH půdy, změna teploty a obsahu vody v půdě či dostupnost živin (Schlentner & Van Cleve, 1985; Singh & Gupta, 1977). Tyto sekundární faktory komplikují predikci důsledků a změn způsobených při manipulaci s opadem (Sayer, 2005).

Při manipulaci s opadem dochází ke změně množství přítomné mikrobiální biomasy a změně množství dostupného substrátu. Pomocí měření půdní respirace je možné zjistit bilanci uhlíku v ekosystému. Půdní respirace odpovídá aktivitě půdní mikrobiální biomasy, tedy množství vyprodukovaného CO₂ za jednotku času (Anderson & Domsch, 1978). Mineralizace dostupných organických látek, které jsou součástí dekompozitovaného odpadu, je vyjádřena právě produkcí CO₂, respektive spotřebou O₂. Jako měřítko aktivity mikrobiální biomasy se často používá substrátem indukovaná respirace (SIR), která vyjadřuje míru respirace půdních mikroorganismů při dodání organických látek jako např. glukosa, které tvoří snadno dostupné živiny. Po devíti letech odstraňování opadu, klesla SIR v organickém horizontu půdy o 17% v opadavých lesích mírného pásma (Fisk & Fahey, 2001). Další studie po dvou letech v boreálních lesích, kde převažovala borovice lesní, zaznamenala pokles SIR o 7% (Nilsson, Wardle & Dahlberg, 1999). Naopak jiná studie nezaznamenala žádný pokles SIR, z čehož lze usuzovat, že v některých půdách může být delší dobu organická hmota dostatečným substrátem pro mikrobiální růst bez přísunu čerstvého opadu (Park & Matzner, 2003).

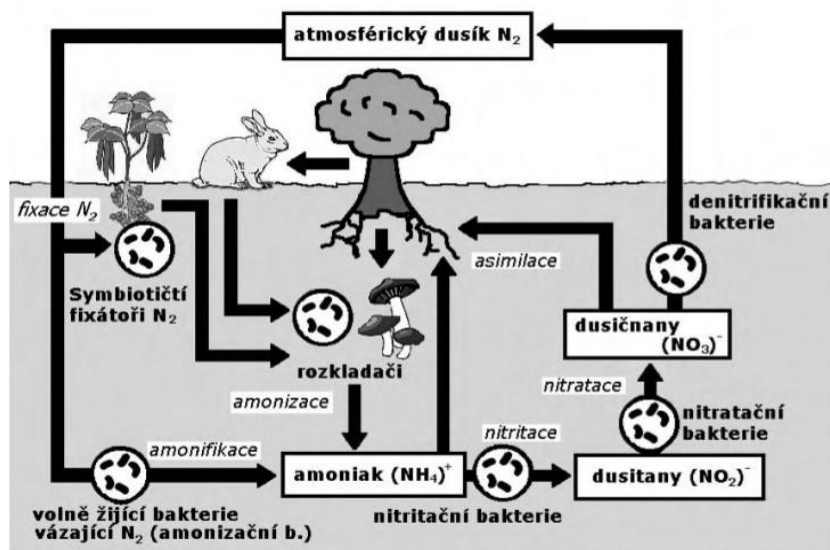
Globální cyklus dusíku a jeho role v opadu

Plynný dvouatomový dusík je procentuálně nejvíce zastoupen v atmosféře. Pro většinu organismů je dusík v této formě nedostupný a jeho koloběh mezi atmosférou a biosférou je zprostředkované mikrobiální aktivitou. Před objevením Haber-Bosch syntézy byl plynný dusík fixován hlavně pomocí mikroorganismů. Ačkoli po objevu syntézy a průmyslové výroby amoniaku z plynného dusíku došlo ke čtyřnásobnému zvýšení produktivity zemědělských plodin, chemická hnojiva a další antropogenní zásahy způsobily zvýšený přínos dusíku do globálního cyklu (Stein & Klotz, 2016).

Dusík je čtvrtým nejzastoupenějším prvkem v rostlinné biomase a je na mnoha místech zemského povrchu limitující živinou, která určuje produktivitu biosféry. Člověk svou aktivitou do přirozeného cyklu zasahuje a mění ho (Foster et al. 2003). Jeho zvýšená hladina může narušit metabolismus rostlin a klíčové ekosystémové procesy, dále může ovlivnit druhové složení lesa či přejít do podzemních vod nebo vodních ekosystémů, a způsobit eutrofizaci (Aber et al., 1989).

Obecně cyklus dusíku můžeme rozdělit mezi tři základní procesy - fixace N_2 , nitrifikace a denitrifikace. Amonifikace zahrnuje fixaci N_2 bakteriemi. Reakce je citlivá na kyslík, a proto vyžaduje, aby si mikroorganismy vyvinuly ochranné mechanismy, jako například kompartmentalizace buněk, rychlejší respirace či maximalizace procesu syntézy nitrogenázy (Winding et al., 2002). Nitrogenáza tvoří enzymový komplex diazotrofních organismů, který katalyzuje reakci nezbytný pro fixaci dusíku. Při procesu nitrifikace dochází k oxidaci amoniaku na nitrit a také k přeměně nitritu na nitrát (Stein & Klotz, 2016). Chemolitotrofní bakterie jako např. Proteobacteria využívají nitrit a amoniak jako jediný zdroj energie pro buněčný růst. Naproti tomu methanotrofní bakterie oxidují amoniak na nitrát, avšak nemohou využít energii pro svůj růst (Madigan, 2012). Nitrit a nitrát vznikající nitrifikačním procesem, může být anaerobně prodýchán či amoniak může být zpětně asimilován. Denitrifikace popisuje proces anaerobní respirace nitritu na plynný dusík N_2 (procesy znázorněny na obrázku č.6). Kromě bakterií, známe i některá eukaryota zahrnující houby či foraminifera, které jsou schopné denitrifikačních procesů (Stein & Klotz, 2016). Jako příklad půdních bakterií můžeme uvést *Azotobacter* či *Rhizobium*, které jsou symbionty bobovitých rostlin.

Plynný dusík je produkován anaerobní denitrifikací nitrátu a je buď uvolňován do atmosféry nebo je fixován N-fixujícími bakteriemi např. rodu *Rhizobium* nebo cyanobakteriemi díky aktivitě nitrogenázy (Winding et al., 2002). Bakterie rodu *Rhizobium* jsou hojně zastoupené v půdě, kde tvoří symbiózu s kořeny bobovitých rostlin. V hlízkách na kořenech dochází k fixaci dusíku a bakterie jej tak zprostředkovávají pro rostliny. Rostliny za to poskytují bakteriím organický substrát pro jejich růst. Symbióza bakterií s kořeny bobovitých rostlin se vyznačuje vysokou hostitelskou specifitou. Cyanobakterie netvoří na rozdíl od bakterií rodu *Rhizobium* symbiózu. Jsou to fotoautotrofní řasy, které vytváří tenký film na povrchu půdy a kromě fixace dusíku například přispívají ke stabilizaci půdy jako ochrana proti erozi (Eldridge et al. 1994).



Obrázek č. 6- Obecné schéma cyklu dusíku v ekosystému. Jednotlivé procesy jsou popsány výše v textu (Čepička et al., 2007).

Převážná část dusíku v půdě je obsažena v mrtvé organické hmotě a je součástí komplexních sloučenin jako jsou proteiny, nukleové kyseliny či chitin. Mikrobiální organismy produkují extracelulární enzymy tyto molekuly štěpí na menší molekuly. Tuto formu dusíku nazýváme jako rozpuštěný organický dusík DON, který může tvořit významnou část rozpustného dusíku v půdě, především v neúrodných půdách, které jsou např. v boreálních lesích či arktické tundře (Jones, 2002). Koncentrace DON může být stejná či dokonce vyšší na zemědělských půdách, které mají pravidelný přísun anorganického dusíku v podobě hnojiva (Bardgett et al., 2005).

Kvalita listového opadu má přímý vliv na cyklus dusíku a půdní podmínky. V listnatých lesích, kde dominují druhy s tvrdým dřevem, byla pozorována zvýšená míra mineralizace a nitrifikace v důsledku produkce kvalitnějšího opadu (Jerabkova et al., 2006). Jako jiný příklad můžeme zmínit studii Guckland, Corre & Flessa, 2010, jejíž výsledky ukazují, že zvýšení druhové diverzity stromů zrychluje koloběh dusíku v rámci půdy.

Vliv hrabání opadu

Změny způsobené v důsledku hrabání opadu ovlivňují důležité procesy v celém ekosystému (Dukes et al., 2005). Lesní management je aplikován již několik stovek až tisíce let a jednou z nejrozšířenějších technik je právě hrabání listového opadu (Leuschner & Ellenberg, 2017). Této techniky se hojně využívalo v evropských lesích v posledních několika staletích (Bürgi, Gimmi, 2013). Během 19. století v rámci střední Evropy (převážně v Německu, Rakousku, Švýcarsku, České republice a na Slovensku) probíhalo odstraňování opadu ve velkém měřítku. To se týkalo především opadu ze smrku (*Picea abies*), borovice (*Pinus sylvestris*), buku (*Fagus sylvatica*) a dubu (*Quercus petraea*)

(Hofmeister et al., 2008).

V druhé polovině 20. století bylo hrabání opadu zakázáno v mnoha evropských zemích kvůli nepříznivému efektu na úrodnost půdy. Humusové vrstvy půdy byly ochuzovány, často pak docházelo ke snížení produktivity těchto míst a prosvětlování lesů. Mnoho autorů také spojuje hrabání lesního opadu se vznikem acidofilních doubrav. V poslední době se hrabání opadu ve velkém měřítku praktikuje zřídka, například v některých oblastech jižní Evropy (Šilc et al., 2008).

I v současné době můžeme pozorovat důsledky hrabání opadu, které probíhalo v minulém století. To se týká například druhové diverzity a složení společenstev rostlin, biogeochemických cyklů či vlastností půdy (Gimmi et al. 2013). Předpokládá se, že dopad hrabání opadu bude ovlivňovat funkce a procesy v ekosystému ještě další desítky let (Perring et al., 2016). Experimentů, které zkoumají vliv hrabání opadu, bylo dosud provedeno málo a převážně se zabývají dopadem na rostlinnou diverzitu, na koloběh látek či na acidifikaci (Vild et al., 2015; Glatzel, 1991; Prietzel & Kesier, 2005; Dzwonko a Gawroński, 2002).

Důsledky hrabání opadu na koloběh živin a acidifikaci

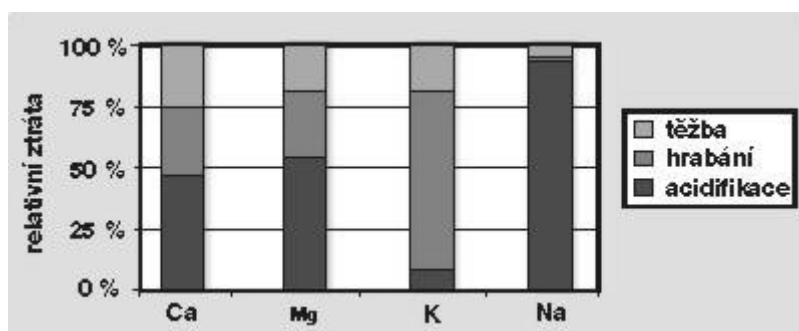
Listový opad má významný vliv na lesní ekosystém, neboť chrání půdu proti erozi, tlumí mikroklimatické fluktuace a je důležitou součástí koloběhu živin (Vild et al., 2015; Glatzel, 1991; Sayer, 2005). Hlavním zdrojem uhlíku, který vstupuje do půdy, je pro lesní ekosystémy právě listový opad (Berg & McLaugherty, 2008). V temperátních opadavých lesích vzniká čerstvý opad na podzim, který obsahuje lehce dostupné živiny akumulované na povrchu lesní půdy (Šnajdr et al., 2011). Množstvím živin či poměr C/N je důležitý faktor, který ovlivňuje rychlost dekompozice (Gessner et al., 2010). Kvalitnější listový opad je obvykle rychleji rozkládán a díky tomu se uvolňují hořečnaté a vápenaté ionty, které zabraňují acidifikaci půdy (Nordén, 1994). Mezi stromy, jejichž opad přispívá k acidifikaci půd, patří zejména jehličnany, a dále buk, dub či bříza. Naopak javor nebo habr půdu téměř neokyselují (Augusto et al., 2002).

Hrabání opadu v minulosti způsobilo úbytek C v půdě (Gimmi et al., 2013) a dále také přesun velkého množství N z lesní půdy na zemědělské plochy (McGrath et al., 2015). Dále docházelo k exportu bazických kationtů z lesního ekosystému, a to pravděpodobně zapříčinilo acidifikaci půdy (Glatzel, 1991). Například stromové listy z lípy či jasanu obsahují zvýšené množství vápníku, který se při rozkladu snadno uvolňuje a nedochází tak k výrazné acidifikaci půdy, jako při úplném shrabání opadu (Wäreborn, 1969). Podle studie Glatzel (1991) mělo hrabání opadu v rakouských lesích podobný dopad na půdní prostředí, jako acidická depozice. Vysoká míra depozice látek znečišťujících ovzduší v dnešní době zabraňuje regeneraci lesů ve střední Evropě, které se potýkají s úbytkem živin.

Dzwonko a Gawroński, 2002 testovali hypotézu, zda opuštění od hrabání opadu způsobuje obohacení půdy a také eutrofizaci lesů. Jejich pokus probíhal v acidofilním ve smíšeném dubovo-borovicovém lese v Jižním Polsku a trval 16 let. Bylo zjištěno, že půda byla ochuzena při odstraňování opadu o prvky P, Mg a Ca. Acidifikace, stejně jako eutrofizace, byla v posledních desetiletích zaznamenána v lesních ekosystémech mnoha evropských zemí (Bobbink et al., 1998) a podle Brunet et al. (1997) došlo také k nárůstu počtu nitrofilních druhů rostlin. Prietzel & Kesier (2005) provedli experiment v německých lesích, kde borovice lesní podléhaly zvýšené atmosférické depozici dusíku, a došli k závěru, že nařízené odstraňování opadu je rychlý a efektivní způsob k dosažení vyváženějšího stavu živin dostupného pro konkrétní porost a také pomáhá ke snížení množství transportovaného N do

půdní vody. Avšak vzhledem k ekonomickým a legislativním omezením, je nařízené odstraňování opadu pouze pro konkrétní a vymezené oblasti, kde je vyžadována rychlá deeutrofizace například k ochraně zdroje pitné vody nebo k zabránění extinkce ohroženému druhu rostliny adaptované na nízký obsah dusíku. Pokud bychom se na tento problém dívali z dlouhodobého hlediska, pak jediný udržitelný způsob, jak zlepšit stav eutrofizace lesů střední Evropy, je snížit atmosférickou depozici dusíku (Prietzl & Keiser, 2005).

Hofmeister et al., (2008) v rámci tříletého experimentu, konkrétně ve smrkovém lese v České republice, zaznamenali při pravidelném hrabání opadu úbytek bazických živin - Ca, Mg, K a Na. Výsledné hodnoty výrazně převýšily přísun kationtů do lesní půdy. Podobný účinek na ochuzování půd má kromě hrabání opadu také v poslední době vstup kyselých aniontů z atmosférické depozice, při které dochází k vyluhování bazických kationtů (Johnson & Lindberg, 1992). Důležité je ale zmínit, že existuje více mechanismů, které způsobují, že ekosystém přichází o bazické živiny (viz graf č. 2). Výsledky experimentů a snaha jejich autorů o vysvětlení, které zkoumají vliv hrabání listového opadu, se v některých případech liší. Jedním z důvodů může být například to, že většina experimentů se provádí na ploše několika metrů čtverečních až několik hektarů, avšak v minulosti byl tento druh lesního managementu praktikován na regionální úrovni (Vild et al., 2018).



Graf č. 2- Graf ukazuje ztrátu čtyř prvků- zleva vápníku, hořčíku, draslíku a sodíku (uvedených v %) za posledních 200 let způsobených těžbou, hrabání opadu a antropogenní acidifikací. Význam těchto mechanismů je uvažován pro smrkový les v České republice v nadmořské výšce od 700 m n.m. do 900 m n.m (Hofmeister et al., 2008).

Důsledky hrabání opadu na koncentraci dusíku

Převážná většina dlouhodobých studií ukázala, že při odstranění opadu dochází k úbytku dostupného dusíku i jeho celkového množství v půdách (viz tabulka č.1; Sayer, 2005). Výsledky první studie ukazují, že množství dusíku kleslo o 43%, navíc byl zaznamenán pokles téměř 90% v hloubce cca 0,5 m (Ebermayer, 1876). Další studie vykazují méně výrazný pokles, avšak stále znatelný, o 18% celkového dusíku ve horních vrstvách půdy do 10 cm (Němec, 1929) a dále pokles dostupného dusíku až o 78% (Wittich, 1951). Studie Ramann (1883) a Ganter (1914) trvaly 12 a 15 let a ve vrstvách do 15 cm zaznamenaly úbytek 13-18%. Mezi jednotlivými studiemi jsou velké rozdíly (5-78%), které jsou způsobené především rozdílnými typy půd a také úrodností půd. Studie ukazují, že půdy s vysokým obsahem dusíku ztrácejí výrazně větší množství dusíku při odstranění opadu oproti půdám, kde je dusíku nedostatek (Sayer, 2005). To potvrzuje teorii účinnosti využívání živin, podle

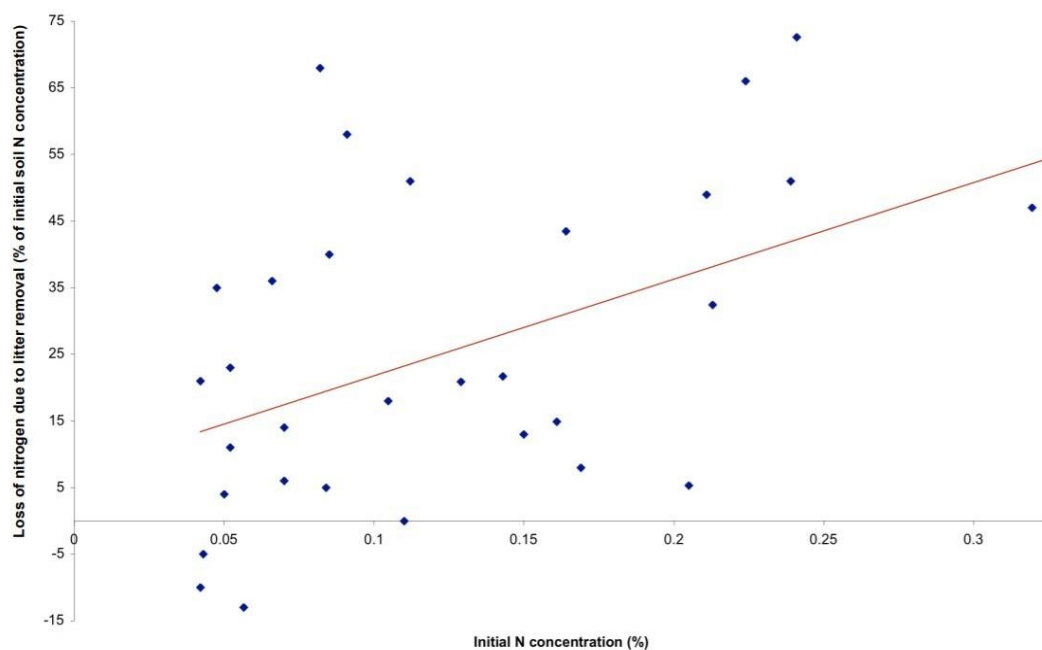
kteří je efektivnější koloběh živin v místech s nižší produktivitou (Vitousek, 1982). Regresní analýza studovaných ploch ukázala, že relativní ztráta dusíku z půdy v horní vrstvě do 10 cm stoupá se zvyšující se počáteční koncentrací dusíku v půdě (viz graf č. 3; Sayer, 2005). Studie v Číně rovněž ukázaly úbytek dusíku okolo 40 % (Peng et al., 2013). Naproti tomu studie, které bylo krátkodobé, výrazný úbytek dusíku nezaznamenaly (McLeod et al., 1979; Dzwonko & Gawronski, 2002). Jedno z možných vysvětlení se nabízí, že k pozorování změn v bilanci dusíku v lesích nebyla dostatečně dlouhá doba experimentu (Sayer, 2005).

Odstraňování opadu řadíme mezi typ lesního managementu a této metodiky se v některých případech využívá při zlepšování stavu vysoce eutrofizovaných lesů (Baar & Kuyper, 1998). K eutrofizaci lesů dochází při zvýšené kyselé depozici, kdy může dojít až k vyrovnání úbytku dusíku, který byl způsoben odnosem opadu (Fahey et al., 1998, Stevens et al., 2004). Z toho bychom mohli usuzovat, že depozice dusíku vyrovná stav dusíku v půdě po jeho odstranění v důsledku hrabání (Prietz et al., 1997).

Při odstraňování opadu v lesích dochází nejen k odnosu opadu, ale také k disturbancím v rámci lesního podrostu a svrchní vrstvy půdy. Organický horizont se formuje v řádech desítek až stovek let a ztráty živin z této vrstvy jsou nahrazovány velmi pomalu (Sayer, 2005). Například v časovém horizontu tří let při odstraňování opadu v borovicových lesích v Nizozemsku došlo ve svrchní vrstvě moru k úbytku dostupného dusíku o 8 % , z toho koncentrace dusičnanů klesla o 31 % (Baar & Ter Braak, 1996). V podobném prostředí proběhla kontrola organického horizontu a koncentrace dusíku na místech, kde docházelo k odstraňování opadu před cca 50 lety. I přesto vykazovaly místa tenčí organický horizont a nižší koncentrace dusíku než kontrolní plochy (Fiedler et al., 1962). Lze tedy usuzovat, že zotavení se ekosystému je velmi dlouhý proces. Pro srovnání, studie zabývající se změnou koncentrace dusíku při přidávání opadu nejsou téměř žádné. Dostupná studie Park & Matzner, 2003 zaznamenala při přidávání opadu ve smíšených lesích mírného pásma zvýšenou koncentraci organického dusíku o 38%.

Treatment duration (years)	N		P		K	Mg	Ca	Mn	S	Fe	Sampling depth (cm)	Source
	T	A	T	A	T	T	T	T	T	T		
> 50	43	-	-	30	30	73	32	-	-	-	0 – 47	Ebermayer (1876)
> 50	47	44	41	48	37	-	45	-	-	16	0 – 10	Němec (1929)
> 50	6 - 44	7 - 62	-	-	-	-	-	-	-	-	0 – 10 & 0 – 15	Němec (1931)
> 50	-	5 - 78	-	47	-	-	69	-	-	-	0 – 10 & 0 – 15	Wittich (1951)
34	40	-	37	-	-	-	-	-	-	-	?	Peng <i>et al.</i> (2003)
25	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 – 5	Lindholm & Nummelin (1983)
20	No effect	-	21	-	-	-	75	-	-	-	0 – 3	Lunt (1951)
16	13	-	-	53	64	22	-	28	73	19	0 – 15	Ramann (1883)
16	No effect	-	-	No effect	-	-	65	-	-	-	0 – 13	Dzwonko & Gawronski (2002a)
15	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0 – 10	Ganter (1914)
12	41	-	17	-	32	60	-	-	41	-	0 – 15	Hanamann (1881) cited in Ramann (1883)
4	-	-	-	67	-	-	-	-	-	-	0 – 5	Lopez-Zamora <i>et al.</i> (2001)
3	No effect	-	-	No effect	24	-	No effect	-	-	-	0 – 20	McLeod <i>et al.</i> (1979)
-*	-	8	-	52	26	-	-	-	-	-	0 – 5	Baar & Ter Braak (1996)

Tabulka č. 1- Jednotlivé studie, zabývající se úbytkem živin (N, P, K, Mg, Ca, Mn, S, Fe) z půdy v důsledku hrabání opadu, ukazují procentuální ztráty jednotlivých prvků. T značí změnu celkové koncentrace prvku, A značí změnu dostupného prvku v půdě (Sayer, 2005).



Graf č. 3- Podíl množství úbytku dusíku díky odstranění opadu v závislosti na počáteční koncentraci dusíku v půdě (%). Data jsou převzata z tabulky č.1 (Sayer, 2005).

Důsledky hrabání opadu na diverzitu

V lesích mírného pásma je velice důležité bylinné patro, neboť se zde kumuluje největší rostlinná diverzita (Gilliam, 2007). Hrabání opadu považujeme za významný stresový faktor (Kadavý et al., 2019). Při odstranění opadu se mění světelné podmínky, které ovlivňují lesní podrost a bylinné patro podléhá mechanické disturbanci. To způsobuje zvýšenou vlhkost a kolísání teplot mezi vnějším prostředím a půdou, a následně ovlivňuje procesy jako jsou dekompozice a mineralizace půdní organické hmoty (Xu a Hirata, 2005).

Experimentů, které zkoumají dopad hrabání opadu na diverzitu rostlinného společenstva, je pouze několik. Jedním z nich je např. 5-letá studie, která byla provedena v nížinném teplomilném dubovém lese a popisuje dopad na vývoj druhové diverzity a složení lesního podrostu po pravidelném hrabání opadu a sekání trávy (Douda et al., 2017). Tyto evropské nížinné lesy jsou považovány za stabilní klimaxové habitaty a některé z nich jsou součástí přírodních rezervací, tedy bez jakýchkoliv zásahů (Paillet et al., 2010). I přesto studie ukazují snižování diverzity rostlin a také dalších různých organismů, například motýlů či brouků (Hédl et al., 2010).

Douda et al. (2017) zjistili, že tyto disturbance, způsobily zvyšující se bohatost cílových druhů rostlin v dubových lesích. Jedním z možných vysvětlení může být fakt, že na místech bez přítomného rostlinného opadu vzrůstá úspěšnost rostlin kolonizovat místa a/nebo zvýšená klíčivost semen (Sayer 2005). Urychlení klíčení může být způsobeno i díky skarifikaci či snižující se teplotě v zimním období. Tento faktor (chlad) je totiž nezbytný pro přerušování dormance (Sayer 2005). Vrstva opadu tvoří bariéru nepropouštějící světlo, které je nezbytné pro klíčení semen.

Důsledky hrabání na klíčení rostlin

Semena rostlin a jejich další fáze vývoje jsou pro většinu rostlin obdobím největší úmrtnosti (Kostel-Hughes et al., 1998). Pro vývoj semen je zásadní místo, které poskytuje specifické podmínky pro klíčení a další vývoj rostliny (Harper, 1977). U jednotlivých druhů rostlin se příznivé podmínky pro jejich klíčení liší, avšak obvykle zahrnují podmínky světla, vlhkosti a teploty (Kostel-Hughes et al., 1998).

Přítomnost opadu ovlivňuje klíčení a vývoj rostliny, reguluje fyzikální vlastnosti prostředí, ve kterém se rostlina nachází a může mít následně vliv na úspěšnost reprodukce rostlin (Facelli a Pickett, 1991). Důležité je zmínit, že množství opadu se liší a to například v závislosti na topografii území, rozmístění rostlin nebo redistribuci opadu díky větrným podmínkám (Beatty & Sholes, 1988).

Klíčivost semen závisí na přístupu a kvalitě světla, a také na tloušťce vrstvy opadu (Dzwonko et al., 2002). Nejlepší světelné podmínky v listnatých a smíšených lesích jsou na jaře, kdy klíčí semena většiny lesních rostlin (Grime, 1979). Semenáčky stromů, které se vyvíjí na začátku jara zpravidla vytváří větší biomasu v prvním roce a spíše přežijí, než sazenice, která se vyvíjí později, jelikož dřívější sazenice mají větší přísun světla do doby, než se začne formovat vrstva opadu (Seiwa, 2000). Obecně se také předpokládá, že semenáček rostliny s většími semeny spíše přežije environmentální rizika jako je sucho či přikrytí rostlinným opadem (Kidson a Westoby, 2000). Středně silná vrstva opadu může být ale výhodná pro stínomilné rostliny, které chrání před intenzivním zářením a před potencionálním suchem (Guzman-Grajales & Walker, 1991).

To, jak vrstva opadu ovlivní růst nových semenáčků, závisí i na velikosti (hmotnosti) semen rostliny.

Opadová vrstva totiž významně brání klíčení mechorostům a rostlinám s malými semeny. Oproti tomu rostliny s velkými semeny, jako jsou například buk lesní (*Fagus sylvatica*) nebo dub letní (*Quercus robur*), mají semenáčky schopné proniknout vrstvou opadu díky rychlému počátečnímu růstu kořene a prýtu (Dzwonko et al., 2002). Velikost semen souvisí s energetickými zásobami. Čím větší je semeno, tím větší má zásoby. Tyto zásoby umožňují rostlinám s většími semeny déle snášet stín a mají proto reprodukční výhodu oproti rostlinám s malými semeny (Walters a Reich, 2000).

Semenáčky různých druhů rostlin reagují na přítomnost opadu odlišně. Pro některé druhy vytváří více či méně výhodné podmínky pro klíčení, na jiné však nemusí mít žádný vliv (Cintra, 1997). Přísun živin z opadu může zvýšit růst a přežití semenáčků (Brearley, Press & Scholes, 2003). Klíčivost rostlin a další životní stádia rostliny mohou být ovlivněny prostřednictvím biotických interakcí jako například herbivory či houbové patogeny (Fowler, 1988). Silnější vrstva opadu může vytvořit vlhké a stinné prostředí, které je výhodné pro houbové patogeny. Tyto patogeny pak často zvyšují mortalitu semenáčků (Benitez-Malvido & Kossmann-Ferraz, 1999). Naopak se zvětšující se vrstvou opadu klesá pravděpodobnost objevu semen herbivory (Cintra, 1997).

Závěr

Cílem této práce bylo zhodnotit, jaký dopad má proces hrabání opadu na přítomné rostlinné společenstvo a na půdu. Z toho důvodu jsem se v první části práce zabývala opadem, půdním prostředím a jednotlivými složkami jako jsou voda, pH, struktura půdy či půdní organická hmota, neboť odstranění opadu má vliv na všechny tyto složky. Opad tvoří fyzickou bariéru na půdě a mění tak fyzikální a chemické podmínky půdního prostředí, zadržuje vodu a prostřednictvím jeho dekompozice ovlivňuje množství živin, které vstupují do půdy. Nezastupitelnou roli zde hraje půdní biota, pro kterou opad tvoří nejen habitat, ale také je klíčová v procesu dekompozice. Pro dekompozici a mineralizaci jsou důležité půdní mikroorganismy, především bakterie a houby, které zprostředkovávají tok živin napříč celým ekosystémem.

Rešerše literatury ukázala, že odstraněním opadu se zabývají studie převážně jen v lesích mírného pásma. Opad v těchto lesích hraje zásadní roli v globálním cyklu živin, a to především v globálním cyklu uhlíku, neboť prostřednictvím dekompozice rostlinného opadu se do půdy dostávají organické sloučeniny, které jsou následně znovu využity. Při odstranění opadu dochází k úbytku množství uhlíku, který vstupuje do půdy, a tím se snižuje množství organických látek, a dále také rychlost dekompozice a míra respirace. Dochází ke ztenčování vrstvy organického horizontu v půdě. Opad tvoří přísun čerstvé biomasy a odstranění má vliv na přítomnost mikrobiálních společenstev.

Dostupné studie na odstraňování opadu jsem rozdělila do tří podkapitol. Vliv hrabání opadu na koloběh živin, diverzitu rostlin a klíčení rostlin.

Důležité je zde si uvědomit, z jakého druhu rostliny opad pochází. Například listový opad z lípy, javoru, buku či jasanu obsahují zvýšené množství vápníku, a tedy zvyšují zásaditost půdy, naproti tomu u opad z jehličí borovice či smrku hodnoty pH klesají, neboť se opad špatně rozkládá a dochází k vyvazování bazických kationtů z půdy. Tento faktor v prováděných studiích následně ovlivňuje, k jakému úbytku množství jednotlivých prvků dojde. Studie zaznamenali při odstraňování opadu úbytek prvků v půdě, a to především u N, Ca, Mg, K, Na, P a Ca. Půda je ochuzována o bazické živiny (především Ca, Mg, K a Na), a to je příčinou následné acidifikace půdy. Převážná většina dlouhodobých studií ukázala, že dochází k výraznému úbytku dostupného dusíku. To, jak je vysoký procentuální úbytek dusíku v půdě také záleží na počáteční koncentraci dusíku v půdě. Půdy s vysokým obsahem dusíku ztrácejí výrazně větší množství dusíku při odstranění opadu oproti půdám, které mají výchozí množství dusíku nízké.

Při studiích rostlinné diverzity bylo zjištěno, že na místech bez přítomného rostlinného opadu vzrůstá úspěšnost rostlin kolonizovat tato místa, a dále také dochází k urychlení klíčení, což může být způsobeno i díky skarifikaci semen. Tudíž může docházet ke zvyšování rostlinné diverzity cílových druhů rostlin.

Dále bylo zjištěno, že hrabání opadu může být výhodné pro rostliny s malými semeny, které by v případě přítomné vrstvy opadu byly znevýhodněny. Naopak pro stínomilné rostliny odstranění opadu může být nevýhodné. Při hrabání opadu dochází k odnosu živin, což může potlačit vývoj semen. Další důsledkem hrabání opadu může být odstranění houbových patogenů, které mohou napadat semena rostlin.

Seznam použité literatury

- Aber, John D., Knute J. Nadelhoffer, Paul Steudler, and Jerry M. Melillo. "Nitrogen Saturation in Northern Forest Ecosystems." *BioScience* 39, no. 6 (June 1989): 378–86. <https://doi.org/10.2307/1311067>.
- Adriano, D. C., and M. Havas. *Acidic Precipitation: Case Studies*. New York, NY: Springer New York, 1989. <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4612-3616-0>.
- Alriksson, Agnetha, and Hillevi M. Eriksson. "Variations in Mineral Nutrient and C Distribution in the Soil and Vegetation Compartments of Five Temperate Tree Species in NE Sweden." *Forest Ecology and Management* 108, no. 3 (August 1998): 261–73. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00230-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00230-8).
- Anderson, J.P.E., and K.H. Domsch. "A Physiological Method for the Quantitative Measurement of Microbial Biomass in Soils." *Soil Biology and Biochemistry* 10, no. 3 (January 1978): 215–21. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90099-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90099-8).
- Arnolds, Eef. "Decline of Ectomycorrhizal Fungi in Europe." *Agriculture, Ecosystems & Environment* 35, no. 2–3 (April 1991): 209–44. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(91\)90052-Y](https://doi.org/10.1016/0167-8809(91)90052-Y).
- Augusto, Laurent, Jean-Luc Dupouey, and Jacques Ranger. "Effects of Tree Species on Understory Vegetation and Environmental Conditions in Temperate Forests." *Annals of Forest Science* 60, no. 8 (December 2003): 823–31. <https://doi.org/10.1051/forest:2003077>.
- Baar, J., and Th. W. Kuyper. "Restoration of Aboveground Ectomycorrhizal Flora in Stands of Pinus Sylvestris (Scots Pine) in The Netherlands by Removal of Litter and Humus." *Restoration Ecology* 6, no. 3 (September 1998): 227–37. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1998.00635.x>.
- Baar, J., and C.J.F. Ter Braak. "Ectomycorrhizal Sporocarp Occurrence as Affected by Manipulation of Litter and Humus Layers in Scots Pine Stands of Different Age." *Applied Soil Ecology* 4, no. 1 (July 1996): 61–73. [https://doi.org/10.1016/0929-1393\(96\)00097-2](https://doi.org/10.1016/0929-1393(96)00097-2).
- Baldrian, Petr, Miroslav Kolařík, Martina Štursová, Jan Kopecký, Vendula Valášková, Tomáš Větrovský, Lucia Žifčáková, et al. "Active and Total Microbial Communities in Forest Soil Are Largely Different and Highly Stratified during Decomposition." *The ISME Journal* 6, no. 2 (February 2012): 248–58. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.95>.
- Baldrian, Petr, and Tereza Mašínová. *Mikroorganismy v Lesních Ekosystémech: Diverzita, Dynamika a Funkce: Výzkumný Program Rozmanitost Života a Zdraví Ekosystémů*. Vydání 1. Strategie AV21. Rozmanitost Života a Zdraví Ekosystémů. Praha: Středisko společenských činností AV ČR, v.v.i. pro Kancelář Akademie věd ČR, 2017.
- Bardgett, Richard. *The Biology of Soil*. Oxford University Press, 2005. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198525035.001.0001>.
- Beatty, Susan W., and Owen D. V. Sholes. "Leaf Litter Effect on Plant Species Composition of Deciduous Forest Treefall Pits." *Canadian Journal of Forest Research* 18, no. 5 (May 1, 1988): 553–59. <https://doi.org/10.1139/x88-080>.
- Benitez-Malvido, Julieta, and Isolde D. Kossmann-Ferraz. "Litter Cover Variability Affects Seedling Performance and Herbivory 1." *Biotropica* 31, no. 4 (December 1999): 598–606. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00407.x>.
- Berg, Björn, Kai Hannus, Thomas Popoff, and Olof Theander. "Changes in Organic Chemical Components of Needle Litter during Decomposition. Long-Term Decomposition in a Scots Pine Forest. I." *Canadian Journal of Botany* 60, no. 8 (August 1, 1982): 1310–19. <https://doi.org/10.1139/b82-167>.
- Berg, Björn, and Charles McClaugherty. *Plant Litter*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2008. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-74923-3>.
- Berlemont, Renaud, and Adam C. Martiny. "Genomic Potential for Polysaccharide Deconstruction in Bacteria." Edited by M. Kivisaar. *Applied and Environmental Microbiology* 81, no. 4 (February 15, 2015): 1513–19. <https://doi.org/10.1128/AEM.03718-14>.
- Blouin, M., M. E. Hodson, E. A. Delgado, G. Baker, L. Brussaard, K. R. Butt, J. Dai, et al. "A Review of Earthworm Impact on Soil Function and Ecosystem Services: Earthworm Impact on Ecosystem Services." *European Journal of Soil Science* 64, no. 2 (April 2013): 161–82. <https://doi.org/10.1111/ejss.12025>.

- Bobbink, Roland, Michael Hornung, and Jan G. M. Roelofs. "The Effects of Air-Borne Nitrogen Pollutants on Species Diversity in Natural and Semi-Natural European Vegetation." *Journal of Ecology* 86, no. 5 (1998): 717–38.
- Boer, Wietse de, Larissa B. Folman, Richard C. Summerbell, and Lynne Boddy. "Living in a Fungal World: Impact of Fungi on Soil Bacterial Niche Development." *FEMS Microbiology Reviews* 29, no. 4 (September 2005): 795–811. <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2004.11.005>.
- Bouwman, L.A., and W.B.M Arts. "Effects of Soil Compaction on the Relationships between Nematodes, Grass Production and Soil Physical Properties." *Applied Soil Ecology* 14, no. 3 (June 2000): 213–22. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00055-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00055-X).
- Bowden, Richard D., Knute J. Nadelhoffer, Richard D. Boone, Jerry M. Melillo, and Jason B. Garrison. "Contributions of Aboveground Litter, Belowground Litter, and Root Respiration to Total Soil Respiration in a Temperate Mixed Hardwood Forest." *Canadian Journal of Forest Research* 23, no. 7 (July 1, 1993): 1402–7. <https://doi.org/10.1139/x93-177>.
- Bray, J. Roger, and Eville Gorham. "Litter production in forests of the world." *Advances in Ecological Research* 2 (1964): 101–57.
- Brearley, Francis Q., Malcolm C. Press, and Julie D. Scholes. "Nutrients Obtained from Leaf Litter Can Improve the Growth of Dipterocarp Seedlings." *New Phytologist* 160, no. 1 (July 28, 2003): 101–10. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00851.x>.
- Brunet, Jörg, Ursula Falkengren-Grerup, Åke Rühling, and Germund Tyler. "Regional Differences in Floristic Change in South Swedish Oak Forests as Related to Soil Chemistry and Land Use." *Journal of Vegetation Science* 8, no. 3 (June 1997): 329–36. <https://doi.org/10.2307/3237321>.
- Bürgi, Matthias, Urs Gimmi, and Martin Stuber. "Assessing Traditional Knowledge on Forest Uses to Understand Forest Ecosystem Dynamics." *Forest Ecology and Management* 289 (February 2013): 115–22. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.012>.
- Castro, H. F., A. T. Classen, E. E. Austin, R. J. Norby, and C. W. Schadt. "Soil Microbial Community Responses to Multiple Experimental Climate Change Drivers." *Applied and Environmental Microbiology* 76, no. 4 (February 15, 2010): 999–1007. <https://doi.org/10.1128/AEM.02874-09>.
- Chapin, F. S. "Effects of Plant Traits on Ecosystem and Regional Processes: A Conceptual Framework for Predicting the Consequences of Global Change." *Annals of Botany* 91, no. 4 (March 1, 2003): 455–63. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg041>.
- Chemidlin Prévost-Bouré, Nicolas, Richard Christen, Samuel Dequiedt, Christophe Mougel, Mélanie Lelièvre, Claudy Jolivet, Hamid Reza Shahbazkia, Laure Guillou, Dominique Arrouays, and Lionel Ranjard. "Validation and Application of a PCR Primer Set to Quantify Fungal Communities in the Soil Environment by Real-Time Quantitative PCR." Edited by Jae-Hyuk Yu. *PLoS ONE* 6, no. 9 (September 8, 2011): e24166. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024166>.
- Cintra, Renato. "Leaf Litter Effects on Seed and Seedling Predation of the Palm *Astrocaryum Murumuru* and the Legume Tree *Dipteryx Micrantha* in Amazonian Forest." *Journal of Tropical Ecology* 13, no. 5 (September 1997): 709–25. <https://doi.org/10.1017/S0266467400010889>.
- Clemmensen, K. E., A. Bahr, O. Ovaskainen, A. Dahlberg, A. Ekblad, H. Wallander, J. Stenlid, R. D. Finlay, D. A. Wardle, and B. D. Lindahl. "Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest." *Science* 339, no. 6127 (March 29, 2013): 1615–18. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>.
- Copeland, L. O., and Miller B McDonald. *Principles of Seed Science and Technology*. Boston, MA: Springer US : Imprint : Springer, 2001.
- Côté, L., S. Brown, D. Paré, J. Fyles, and J. Bauhus. "Dynamics of Carbon and Nitrogen Mineralization in Relation to Stand Type, Stand Age and Soil Texture in the Boreal Mixedwood." *Soil Biology and Biochemistry* 32, no. 8–9 (August 2000): 1079–90. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00017-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00017-1).
- Crossley, D. A., and Mary P. Hoglund. "A Litter-Bag Method for the Study of Microarthropods Inhabiting Leaf Litter." *Ecology* 43, no. 3 (July 1962): 571–73. <https://doi.org/10.2307/1933396>.
- Cullings, K. W., M. H. New, S. Makhija, and V. T. Parker. "Effects of Litter Addition on Ectomycorrhizal Associates of a Lodgepole Pine (*Pinus contorta*) Stand in Yellowstone National Park." *Applied and Environmental Microbiology* 69, no. 7 (July 1, 2003): 3772–76. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.7.3772-3776.2003>.

- Čepička, Ivan, Filip Kolář, Petr Synek, Česko, mládeže a tělovýchovy Ministerstvo školství, Národní institut dětí a mládeže, and Biologická olympiáda. *Mutualismus: vzájemně prospěšná symbióza : přípravný text pro kategorie A, B*. Praha: Národní Institut dětí a mládeže MŠMT ČR, 2007.
- David, Jean-François, Jean-François Ponge, Pierre Arpin, Guy Vannier, Jean-Francois David, and Jean-Francois Ponge. "Reactions of the Macrofauna of a Forest Mull to Experimental Perturbations of Litter Supply." *Oikos* 61, no. 3 (September 1991): 316. <https://doi.org/10.2307/3545239>.
- De Vries, B. W. L., E. Jansen, H. F. Van Dobben, and Th. W. Kuyper. "Partial Restoration of Fungal and Plant Species Diversity by Removal of Litter and Humus Layers in Stands of Scots Pine in the Netherlands." *Biodiversity and Conservation* 4, no. 2 (March 1995): 156–64. <https://doi.org/10.1007/BF00137782>.
- Ding Ming Mao, Yi Wei Min, Liao Lan Yu, R. Martens, and H. Insam. "Effect of Afforestation on Microbial Biomass and Activity in Soils of Tropical China." *Soil Biology and Biochemistry* 24, no. 9 (September 1992): 865–72. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(92\)90007-K](https://doi.org/10.1016/0038-0717(92)90007-K).
- Dixon, R. K., A. M. Solomon, S. Brown, R. A. Houghton, M. C. Trexler, and J. Wisniewski. "Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems." *Science* 263, no. 5144 (January 14, 1994): 185–90. <https://doi.org/10.1126/science.263.5144.185>.
- Douda, Jan, Karel Boublík, Jana Doudová, and Michal Kyncl. "Traditional Forest Management Practices Stop Forest Succession and Bring Back Rare Plant Species." Edited by Jörg Müller. *Journal of Applied Ecology* 54, no. 3 (June 2017): 761–71. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12801>.
- Duchaufour, P. "Dynamics of Organic Matter in Soils of Temperate Regions: Its Action on Pedogenesis." *Geoderma* 15, no. 1 (January 1976): 31–40. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(76\)90068-9](https://doi.org/10.1016/0016-7061(76)90068-9).
- Dukes, Jeffrey S., Nona R. Chiariello, Elsa E. Cleland, Lisa A. Moore, M. Rebecca Shaw, Susan Thayer, Todd Tobeck, Harold A. Mooney, and Christopher B. Field. "Responses of Grassland Production to Single and Multiple Global Environmental Changes." *PLOS Biology* 3, no. 10 (September 8, 2005): e319. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030319>.
- Dzwonko, Z. "Influence of Litter and Weather on Seedling Recruitment in a Mixed Oak-Pine Woodland." *Annals of Botany* 90, no. 2 (August 1, 2002): 245–51. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf178>.
- Dzwonko, Zbigniew, and Stefan Gawroński. "Effect of Litter Removal on Species Richness and Acidification of a Mixed Oak-Pine Woodland." *Biological Conservation* 106, no. 3 (August 2002): 389–98. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00266-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00266-X).
- Ebermayer, E. *Die Gesamte Lehre Der Waldstreu Mit Rücksicht Auf Die Chemische Statik Des Waldbaues*. Julius Springer Verlag, Berlin, 1876.
- Edwards, Clive A., and Patrick J. Bohlen. *Biology and Ecology of Earthworms*. 3. ed. London: Chapman & Hall, 1996.
- Edwards, N. T., and W. F. Harris. "Carbon Cycling in a Mixed Deciduous Forest Floor." *Ecology* 58, no. 2 (March 1977): 431–37. <https://doi.org/10.2307/1935618>.
- Eichlerová, Ivana, Ladislav Homolka, Michal Tomšovský, and Ludmila Lisá. "Long Term Storage of *Pleurotus Ostreatus* and *Trametes Versicolor* Isolates Using Different Cryopreservation Techniques and Its Impact on Laccase Activity." *Fungal Biology* 119, no. 12 (December 2015): 1345–53. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2015.10.004>.
- Eldridge, Dj, and Rsb Greene. "Microbiotic Soil Crusts - a Review of Their Roles in Soil and Ecological Processes in the Rangelands of Australia." *Soil Research* 32, no. 3 (1994): 389. <https://doi.org/10.1071/SR9940389>.
- Ellenberg, Heinz H. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, 1988.
- Facelli, José M., and Steward T. A. Pickett. "Plant Litter: Its Dynamics and Effects on Plant Community Structure." *The Botanical Review* 57, no. 1 (January 1991): 1–32. <https://doi.org/10.1007/BF02858763>.
- Fahey, Timothy J., John J. Battles, and Geoffrey F. Wilson. "RESPONSES OF EARLY SUCCESSIONAL NORTHERN HARDWOOD FORESTS TO CHANGES IN NUTRIENT AVAILABILITY." *Ecological Monographs* 68, no. 2 (May 1998): 183–212. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1998\)068\[0183:ROESNH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1998)068[0183:ROESNH]2.0.CO;2).
- Falkowski, P. "The Global Carbon Cycle: A Test of Our Knowledge of Earth as a System." *Science* 290, no. 5490 (October 13, 2000): 291–96. <https://doi.org/10.1126/science.290.5490.291>.

- Fisk, Melany C., and Timothy J. Fahey. "Microbial Biomass and Nitrogen Cycling Responses to Fertilization and Litter Removal in Young Northern Hardwood Forests." *Biogeochemistry* 53, no. 2 (2001): 201–23. <https://doi.org/10.1023/A:1010693614196>.
- Fiedler HJ, Fiedler E, Hoffmann F, Hohne H, Sauer G, Thomasius H (1962) Auswertung eines Streunutzungsversuches von H. VATER aus dem Jahre 1912. *Arch f Forstw* 11:1
- Foster, David, Frederick Swanson, John Aber, Ingrid Burke, Nicholas Brokaw, David Tilman, and Alan Knapp. "The Importance of Land-Use Legacies to Ecology and Conservation." *BioScience* 53, no. 1 (2003): 77. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0077:TIOLUL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0077:TIOLUL]2.0.CO;2).
- Fowler, Norma L. "What Is a Safe Site?: Neighbor, Litter, Germination Date, and Patch Effects." *Ecology* 69, no. 4 (August 1988): 947–61. <https://doi.org/10.2307/1941250>.
- Frouz, Jan. "Ekologie půdních organismů," n.d., 50.
- Furniss, P.R., P. Ferrar, J.W. Morris, and J.J. Bezuidenhout. "A Model of Savanna Litter Decomposition." *Ecological Modelling* 17, no. 1 (September 1982): 33–51. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(82\)90085-0](https://doi.org/10.1016/0304-3800(82)90085-0).
- Gadd, Geoffrey M. "Microbial Influence on Metal Mobility and Application for Bioremediation." *Geoderma* 122, no. 2–4 (October 2004): 109–19. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.01.002>.
- Ganter, K. "Bodenuntersuchungen Über Die Rotbuchen-Streulflächen Im Forstbezirk Philippsburg in Baden." *Dissertation, Technische Hochschule Karlsruhe*, 1914.
- Gessner, Mark O., Christopher M. Swan, Christian K. Dang, Brendan G. McKie, Richard D. Bardgett, Diana H. Wall, and Stephan Hättenschwiler. "Diversity Meets Decomposition." *Trends in Ecology & Evolution* 25, no. 6 (June 2010): 372–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.010>.
- Giardina, Christian P., Michael G. Ryan, Robert M. Hubbard, and Dan Binkley. "Tree Species and Soil Textural Controls on Carbon and Nitrogen Mineralization Rates." *Soil Science Society of America Journal* 65, no. 4 (July 2001): 1272–79. <https://doi.org/10.2136/sssaj2001.6541272x>.
- Gill, R.W. "Soil Microarthropod Abundance Following Old-Field Litter Manipulation." *Ecology* 50, 1969, 805–816.
- Gilliam, Frank S. "The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems." *BioScience* 57, no. 10 (November 1, 2007): 845–58. <https://doi.org/10.1641/B571007>.
- Gimmi, Urs, Benjamin Poulter, Annett Wolf, Hanspeter Portner, Pascale Weber, and Matthias Bürgi. "Soil Carbon Pools in Swiss Forests Show Legacy Effects from Historic Forest Litter Raking." *Landscape Ecology* 28, no. 5 (May 2013): 835–46. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9778-4>.
- Glatzel, Gerhard. "The Impact of Historic Land Use and Modern Forestry on Nutrient Relations of Central European Forest Ecosystems." *Fertilizer Research* 27, no. 1 (January 1991): 1–8. <https://doi.org/10.1007/BF01048603>.
- Gmach, Maria-Regina, Bruno O. Dias, Carlos A. Silva, Júlio C.A. Nóbrega, José F. Lustosa-Filho, and Marcos Siqueira-Neto. "Soil Organic Matter Dynamics and Land-Use Change on Oxisols in the Cerrado, Brazil." *Geoderma Regional* 14 (September 2018): e00178. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2018.e00178>.
- González, Grizelle. "Soil Organisms and Litter Decomposition." In *Modern Trends in Applied Terrestrial Ecology*, edited by R. S. Ambast and Navin K. Ambast, 315–29. Boston, MA: Springer US, 2002. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0223-4_16.
- Graham, R. C., J. O. Ervin, and H. B. Wood. "Aggregate Stability under Oak and Pine after Four Decades of Soil Development." *Soil Science Society of America Journal* 59, no. 6 (November 1995): 1740–44. <https://doi.org/10.2136/sssaj1995.03615995005900060033x>.
- Gregorich, E G, C F Drury, and J A Baldock. "Changes in Soil Carbon under Long-Term Maize in Monoculture and Legume-Based Rotation." *Canadian Journal of Soil Science* 81, no. 1 (February 1, 2001): 21–31. <https://doi.org/10.4141/S00-041>.
- Grime, J. P. "Plant Strategies and Vegetation Processes." *Plant Strategies and Vegetation Processes.*, 1979. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19790790102>.
- Guckland, Anja, Marife D. Corre, and Heiner Flessa. "Variability of Soil N Cycling and N₂O Emission in a Mixed Deciduous Forest with Different Abundance of Beech." *Plant and Soil* 336, no. 1–2 (November 2010): 25–38. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0437-8>.
- Guckland, Anja, Mascha Jacob, Heiner Flessa, Frank M. Thomas, and Christoph Leuschner. "Acidity, Nutrient Stocks, and Organic-Matter Content in Soils of a Temperate Deciduous Forest with Different

- Abundance of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.).” *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 172, no. 4 (August 2009): 500–511. <https://doi.org/10.1002/jpln.200800072>.
- Guzman-Grajales, Sandra M., and Lawrence R. Walker. “Differential Seedling Responses to Litter After Hurricane Hugo in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico.” *Biotropica* 23, no. 4 (December 1991): 407. <https://doi.org/10.2307/2388259>.
- Hartley, R. D., and D. C. Whitehead. “Phenolic Acids in Soils and Their Influence on Plant Growth and Soil Microbial Processes.” In *Soil Organic Matter and Biological Activity*, edited by D. Vaughan and R. E. Malcolm, 109–49. Dordrecht: Springer Netherlands, 1985. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5105-1_4.
- Hättenschwiler, S. “Effects of Tree Species Diversity on Litter Quality and Decomposition.” In *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*, edited by Michael Scherer-Lorenzen, Christian Körner, and Ernst-Detlef Schulze, 149–64. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2005. https://doi.org/10.1007/3-540-26599-6_8.
- Hawes, Cathy. “Essentials of Ecology. 3rd Edition. By C. R. Townsend, M. Begon and J. L. Harper. Oxford: Blackwell Publishing (2008), Pp. 510, £29.99 (Paperback). ISBN 978-1-4051-5658-5.” *Experimental Agriculture* 45, no. 1 (January 2009): 128–128. <https://doi.org/10.1017/S001447970800714X>.
- Heal, O. W., J. M. Anderson, Michael John Swift, and G Cadisch. “Plant Litter Quality and Decomposition: An Historical Overview.” *Wallingford: CAB International*, 1997, 3–33.
- Hédli, Radim, Martin Kopecký, and Josef Komárek. “Half a Century of Succession in a Temperate Oakwood: From Species-Rich Community to Mesic Forest.” *Diversity and Distributions* 16, no. 2 (March 2010): 267–76. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00637.x>.
- Heimann, Martin, and Markus Reichstein. “Terrestrial Ecosystem Carbon Dynamics and Climate Feedbacks.” *Nature* 451, no. 7176 (January 2008): 289–92. <https://doi.org/10.1038/nature06591>.
- Higuchi, Takayoshi. “Biodegradation of Lignin: Biochemistry and Potential Applications.” *Experientia* 38, no. 2 (February 1982): 159–66. <https://doi.org/10.1007/BF01945069>.
- Hobbie, Erik A. “CARBON ALLOCATION TO ECTOMYCORRHIZAL FUNGI CORRELATES WITH BELOWGROUND ALLOCATION IN CULTURE STUDIES.” *Ecology* 87, no. 3 (March 2006): 563–69. <https://doi.org/10.1890/05-0755>.
- Hofmeister, Jeňýk, Filip Oulehle, Pavel Krám, and Jakub Hruška. “Loss of Nutrients Due to Litter Raking Compared to the Effect of Acidic Deposition in Two Spruce Stands, Czech Republic.” *Biogeochemistry* 88, no. 2 (April 2008): 139–51. <https://doi.org/10.1007/s10533-008-9201-z>.
- Hruška, Jakub, Emil Cenciala, and Český Geologický Ústav, eds. *Long-term acidification and nutrient degradation of forest soils: limiting factors of forestry today*. Prague: Czech Ministry of Environment, 2003.
- Jandl, R., and P. Sollins. “Water-Extractable Soil Carbon in Relation to the Belowground Carbon Cycle.” *Biology and Fertility of Soils* 25, no. 2 (August 5, 1997): 196–201. <https://doi.org/10.1007/s003740050303>.
- Jenny, Hans. *Factors of Soil Formation: A System of Quantitative Pedology*. New York: Dover, 1994.
- Jerabkova, Lucie, Cindy E Prescott, and Barbara E Kishchuk. “Nitrogen Availability in Soil and Forest Floor of Contrasting Types of Boreal Mixedwood Forests.” *Canadian Journal of Forest Research* 36, no. 1 (January 1, 2006): 112–22. <https://doi.org/10.1139/x05-220>.
- Johnson, Dale W., and Steven E. Lindberg, eds. *Atmospheric Deposition and Forest Nutrient Cycling: A Synthesis of the Integrated Forest Study*. Vol. 91. Ecological Studies. New York, NY: Springer New York, 1992. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2806-6>.
- Jones, D. “Soil Amino Acid Turnover Dominates the Nitrogen Flux in Permafrost-Dominated Taiga Forest Soils.” *Soil Biology and Biochemistry* 34, no. 2 (February 2002): 209–19. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00175-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00175-4).
- Judas, M. (Universitaet Goettingen (Germany) II Zoologisches Institut). “The Development of Earthworm Populations Following Manipulation of the Canopy Leaf Litter in a Beechwood on Limestone.” *Pedobiologia (German D.R.)*, 1990. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=DE91D0356>.
- Kadavý, Jan, Zdeněk Adamec, Barbora Uherková, Michal Kneifl, Robert Knott, Aleš Kučera, Michal Friedl, Eva Dařenová, Jiří Skládanka, and Karel Drápela. “Growth Response of Sessile Oak and

- European Hornbeam to Traditional Coppice-with-Standards Management.” *Forests* 10, no. 6 (June 19, 2019): 515. <https://doi.org/10.3390/f10060515>.
- Keenan, Rodney J., Gregory A. Reams, Frédéric Achard, Joberto V. de Freitas, Alan Grainger, and Erik Lindquist. “Dynamics of Global Forest Area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015.” *Forest Ecology and Management* 352 (September 2015): 9–20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.014>.
- Kennedy, I. R. *Acid Soil and Acid Rain*. 2nd ed. Research Studies in Botany and Related Applied Fields 10. Taunton, Somerset, England : New York: Research Studies Press ; J. Wiley, 1992.
- Kidson, R., and M. Westoby. “Seed Mass and Seedling Dimensions in Relation to Seedling Establishment.” *Oecologia* 125, no. 1 (October 2000): 11–17. <https://doi.org/10.1007/PL00008882>.
- Kirby, K. J., and C. Watkins, eds. *The Ecological History of European Forests*. Oxon, UK ; New York: CAB International, 1998.
- Kling, M., and I. Jakobsen. “Arbuscular Mycorrhiza in Soil Quality Assessment.” *Ambio* 27, no. 1 (1998): 29–34.
- Koshila Ravi, R., S. Anusuya, M. Balachandar, and T. Muthukumar. “Microbial Interactions in Soil Formation and Nutrient Cycling.” In *Mycorrhizosphere and Pedogenesis*, edited by Ajit Varma and Devendra K. Choudhary, 363–82. Singapore: Springer Singapore, 2019. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6480-8_21.
- Kostel-Hughes, Faith, Truman P. Young, and Margaret M. Carreiro. “Forest Leaf Litter Quantity and Seedling Occurrence along an Urban-Rural Gradient.” *Urban Ecosystems* 2, no. 4 (1998): 263–78. <https://doi.org/10.1023/A:1009536706827>.
- Koukol, Ondřej. “Kompetice hub v labyrintu lesního opadu.” *ŽIVA*, 4, 2006, 153–54.
- Kriapfenbauer, A. “Von Der Streunutzung Zur Ganzbaumnutzung.” *Von Der Streunutzung Zur Ganzbaumnutzung* 100, no. 2–3 (1983): 143–74.
- Kuiters, A. T. “Role of Phenolic Substances from Decomposing Forest Litter in Plant-Soil Interactions.” *Acta Botanica Neerlandica* 39, no. 4 (December 1990): 329–48. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1990.tb01412.x>.
- Leuschner, Christoph, and Heinz Ellenberg. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Translated by Laura Sutcliffe. Revised and Extended version of the 6th German edition. Cham: Springer International, 2017.
- Lin, Q., and P.C. Brookes. “An Evaluation of the Substrate-Induced Respiration Method.” *Soil Biology and Biochemistry* 31, no. 14 (December 1999): 1969–83. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00120-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00120-0).
- Lindahl, Björn D., Katarina Ihrmark, Johanna Boberg, Susan E. Trumbore, Peter Högberg, Jan Stenlid, and Roger D. Finlay. “Spatial Separation of Litter Decomposition and Mycorrhizal Nitrogen Uptake in a Boreal Forest.” *New Phytologist* 173, no. 3 (February 2007): 611–20. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01936.x>.
- Lladó, Salvador, Rubén López-Mondéjar, and Petr Baldrian. “Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change.” *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 81, no. 2 (June 2017): e00063-16, /mmb/81/2/e00063-16.atom. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00063-16>.
- López-Mondéjar, Rubén, Daniela Zühlke, Dörte Becher, Katharina Riedel, and Petr Baldrian. “Cellulose and Hemicellulose Decomposition by Forest Soil Bacteria Proceeds by the Action of Structurally Variable Enzymatic Systems.” *Scientific Reports* 6, no. 1 (July 2016): 25279. <https://doi.org/10.1038/srep25279>.
- Lunt, Herbert A. “Liming and Twenty Years of Litter Raking and Burning under Red (and White) Pine.” *Soil Science Society of America Journal* 15, no. C (1951): 381–90. <https://doi.org/10.2136/sssaj1951.036159950015000C0087x>.
- Madigan, Michael T., ed. *Brock Biology of Microorganisms*. 13th ed. San Francisco: Benjamin Cummings, 2012.
- Magill, Alison H., and John D. Aber. “Dissolved Organic Carbon and Nitrogen Relationships in Forest Litter as Affected by Nitrogen Deposition.” *Soil Biology and Biochemistry* 32, no. 5 (May 2000): 603–13. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(99\)00187-X](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00187-X).
- Malhi, Y., D. D. Baldocchi, and P. G. Jarvis. “The Carbon Balance of Tropical, Temperate and Boreal Forests.” *Plant, Cell and Environment* 22, no. 6 (June 1999): 715–40. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00453.x>.

- Marshall, T. J., J. W. Holmes, and C. W. Rose. *Soil Physics*. 3rd ed. Cambridge [England] ; New York: Cambridge University Press, 1996.
- Marx, D.H., and S.V. Krupa. "A. Ectomycorrhizae." In *Developments in Agricultural and Managed Forest Ecology*, 4:373–400. Elsevier, 1978. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-41638-4.50016-9>.
- McGrath, Joshua M., J. Thomas Sims, Rory O. Maguire, William W. Saylor, C. Roselina Angel, and Benjamin L. Turner. "Broiler Diet Modification and Litter Storage: Impacts on Phosphorus in Litters, Soils, and Runoff." *Journal of Environmental Quality* 34, no. 5 (September 2005): 1896–1909. <https://doi.org/10.2134/jeq2004.0413>.
- Meiwes, K. J. "Application of Lime and Wood Ash to Decrease Acidification of Forest Soils." *Water, Air, & Soil Pollution* 85, no. 1 (1995): 143–52. <https://doi.org/10.1007/BF00483696>.
- Melillo, Jerry M., John D. Aber, Arthur E. Linkins, Andrea Ricca, Brian Fry, and Knute J. Nadelhoffer. "Carbon and Nitrogen Dynamics along the Decay Continuum: Plant Litter to Soil Organic Matter." *Plant and Soil* 115, no. 2 (April 1989): 189–98. <https://doi.org/10.1007/BF02202587>.
- Ministerstvo zemědělství. "Situační a Výhledová Zpráva Půda," 2018, 146.
- Mo, Jiangming, Sandra Brown, Melanie Lenart, and Guohui Kong. "Nutrient Dynamics of a Human-Impacted Pine Forest in a MAB Reserve of Subtropical China." *Biotropica* 27, no. 3 (September 1995): 290. <https://doi.org/10.2307/2388915>.
- Muller, Ru, and JI Kubie. "The Effects of Changes in the Environment on the Spatial Firing of Hippocampal Complex-Spike Cells." *The Journal of Neuroscience* 7, no. 7 (July 1, 1987): 1951–68. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.07-07-01951.1987>.
- Němec, A. "Der Einfluss Des Streurechens Auf Die Chemische Zusammensetzung Des Bodens, Der Nadeln Und Des Holzes Eines Kiefernbestandes." *Allgemeine Forst Und Jagdzeitung* 109, 1929, 214–19.
- Nicholas V.C., Polunin. "Do Traditional Marine 'Reserves' Conserve? A View of Indonesian and New Guinean Evidence," November 30, 1984. <https://doi.org/10.15021/00003299>.
- Nielsen, G.A., and F.D. Hole. "Earthworms and the Development of Coprogenous A1 Horizons in Forest Soils of Wisconsin." *Soil Science Society of America Proceedings* 28, 1964, 426–430.
- Nilsson, Marie-Charlotte, David A. Wardle, and Anders Dahlberg. "Effects of Plant Litter Species Composition and Diversity on the Boreal Forest Plant-Soil System." *Oikos* 86, no. 1 (1999): 16–26. <https://doi.org/10.2307/3546566>.
- Nordén, Ullmar. "Leaf Litterfall Concentrations and Fluxes of Elements in Deciduous Tree Species." *Scandinavian Journal of Forest Research* 9, no. 1–4 (January 1994): 9–16. <https://doi.org/10.1080/02827589409382807>.
- Nordén, Ullmar. "Influence of Tree Species on Acidification and Mineral Pools in Deciduous Forest Soils of South Sweden." *Water, Air, & Soil Pollution* 76, no. 3–4 (August 1994): 363–81. <https://doi.org/10.1007/BF00482713>.
- Ohtonen, Rauni, and AnnaMari Markkola. "Biological Activity and Amount of FDA Mycelium in Mor Humus of Scots Pine Stands (*Pinus Sylvestris* L.) in Relation to Soil Properties and Degree of Pollution." *Biogeochemistry* 13, no. 1 (April 1991). <https://doi.org/10.1007/BF00002874>.
- Osono, Takashi, and Hiroshi Takeda. "Fungal Decomposition of *Abies* Needle and *Betula* Leaf Litter." *Mycologia* 98, no. 2 (March 2006): 172–79. <https://doi.org/10.1080/15572536.2006.11832689>.
- Paillet, Yoan, Laurent Bergès, Joakim Hjältén, Péter Ódor, Catherine Avon, Markus Bernhardt-Römermann, Rienk-Jan Bijlsma, et al. "Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe." *Conservation Biology* 24, no. 1 (February 2010): 101–12. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x>.
- Park, Ji-Hyung, and Egbert Matzner. "Controls on the Release of Dissolved Organic Carbon and Nitrogen from a Deciduous Forest Floor Investigated by Manipulations of Aboveground Litter Inputs and Water Flux." *Biogeochemistry* 66, no. 3 (December 2003): 265–86. <https://doi.org/10.1023/B:BI0G.0000005341.19412.7b>.
- Pavlů, Ing Lenka. "Základy pedologie a ochrany půdy." *Česká zemědělská univerzita v Praze*, no. 1 (2018): 78.
- Pearse, A.S. "Effects of Burning-over and Raking-off Litter on Certain Animals in the Duke Forest." *American Midland Naturalist* 29, 1943, 406–424.
- Perring, Michael P., Rachel J. Standish, Jodi N. Price, Michael D. Craig, Todd E. Erickson, Katinka X. Ruthrof, Andrew S. Whiteley, Leonie E. Valentine, and Richard J. Hobbs. "Advances in Restoration

- Ecology: Rising to the Challenges of the Coming Decades.” *Ecosphere* 6, no. 8 (August 2015): art131. <https://doi.org/10.1890/ES15-00121.1>.
- Pierzynski, Gary M., J. T. Sims, and George F. Vance. *Soils and Environmental Quality*. 3rd ed. Boca Raton, FL: Taylor & Francis, 2005.
- Ponge, Jean-François, Pierre Arpin, and Guy Vannier. “Collembolan Response to Experimental Perturbations of Litter Supply in a Temperate Forest Ecosystem.” *European Journal of Soil Biology* 29, no. 3–4 (1993): 141–53.
- Prietzl, J., E. Kolb, and K. E. Rehfuess. “Langzeituntersuchung ehemals streugennutzter kiefernökosysteme in der oberpfalz: Veränderungen von bodenchemischen eigenschaften und der nährlementversorgung der bestände.” *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 116, no. 1–6 (December 1997): 269–90. <https://doi.org/10.1007/BF02766904>.
- Prietzl, Jörg, and Kyrill O. Kaiser. “De-Eutrophication of a Nitrogen-Saturated Scots Pine Forest by Prescribed Litter-Raking.” *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 168, no. 4 (August 2005): 461–71. <https://doi.org/10.1002/jpln.200421705>.
- Ramann, E. “Die Einwirkung Der Streuentnahme Auf Sandboden.” *Zeitschrift Fur Forst- Und Jagdwesen* 12, 1883, 577–663.
- Řehounek, Jiří, Klára Řehouňková, and Karel Prach. *Ekologická obnova území narušených těžbou nerostných surovin a průmyslovými deponiemi*. České Budějovice: Calla, 2010.
- Reich, Peter B., Jacek Oleksyn, Jerzy Modrzyński, Paweł Mrozinski, Sarah E. Hobbie, David M. Eissenstat, Jon Chorover, Oliver A. Chadwick, Cynthia M. Hale, and Mark G. Tjoelker. “Linking Litter Calcium, Earthworms and Soil Properties: A Common Garden Test with 14 Tree Species.” *Ecology Letters* 8, no. 8 (August 2005): 811–18. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x>.
- Reynolds, Barbara C., D.A. Crossley, and Mark D. Hunter. “Response of Soil Invertebrates to Forest Canopy Inputs along a Productivity Gradient.” *Pedobiologia* 47, no. 2 (January 2003): 127–39. <https://doi.org/10.1078/0031-4056-00176>.
- Röhrig, Ernst, and B. Ulrich, eds. *Temperate Deciduous Forests*. Ecosystems of the World 7. Amsterdam ; New York: Elsevier, 1991.
- Ross, Sharon M., William H. McKee, and Michele Mims. “LOBLOLLY AND LONGLEAF PINE RESPONSES TO LITTER RAKING, PRESCRIBE BURNING AND NITROGEN FERTILIZATION1.” In *Proceedings for the Eight Biennial Southern Silvicultural Research Conference*, 10:220. DIANE Publishing, 2001.
- Rousk, Johannes, Erlend Bååth, Philip C Brookes, Christian L Lauber, Catherine Lozupone, J Gregory Caporaso, Rob Knight, and Noah Fierer. “Soil Bacterial and Fungal Communities across a PH Gradient in an Arable Soil.” *The ISME Journal* 4, no. 10 (October 2010): 1340–51. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>.
- Saetre, P., P.-O. Brandtberg, Heléne Lundkvist, and J. Bengtsson. “Soil Organisms and Carbon, Nitrogen and Phosphorus Mineralisation in Norway Spruce and Mixed Norway Spruce - Birch Stands.” *Biology and Fertility of Soils* 28, no. 4 (February 8, 1999): 382–88. <https://doi.org/10.1007/s003740050508>.
- Sáňka, Milan, and Jan Materna. “Indikátory kvality zemědělských a lesních půd ČR,” n.d., 84.
- Sariyildiz, T, and J.M. Anderson. “Interactions between Litter Quality, Decomposition and Soil Fertility: A Laboratory Study.” *Soil Biology and Biochemistry* 35, no. 3 (March 1, 2003): 391–99. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00290-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00290-0).
- Satchell, J. *Earthworm Ecology: From Darwin to Vermiculture*. Place of publication not identified: Springer, 1967.
- Sayer, Emma J. “Using Experimental Manipulation to Assess the Roles of Leaf Litter in the Functioning of Forest Ecosystems.” *Biological Reviews* 81, no. 01 (September 7, 2005): 1. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006846>.
- Scherer-Lorenzen, Michael, Christian Körner, and Ernst-Detlef Schulze. *Forest Diversity and Function Temperate and Boreal Systems*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2005. <http://0-dx.doi.org.fama.us.es/10.1007/b137862>.
- Schlentner, Robert E., and Keith Van Cleve. “Relationships between CO₂ Evolution from Soil, Substrate Temperature, and Substrate Moisture in Four Mature Forest Types in Interior Alaska.” *Canadian Journal of Forest Research* 15, no. 1 (February 1, 1985): 97–106. <https://doi.org/10.1139/x85-018>.

- Seiwa, K. "Effects of Seed Size and Emergence Time on Tree Seedling Establishment: Importance of Developmental Constraints." *Oecologia* 123, no. 2 (May 3, 2000): 208–15. <https://doi.org/10.1007/s004420051007>.
- Shao, PENG, Hai REN, Hong-fang LU, and Jiang-guo WU. "Effects of Litter Removal on Plant Species Diversity : A Case Study in Tropical Eucalyptus Forest Ecosystems in South China." *Journal of Environmental Sciences* 15, no. 3 (2003): 367–71.
- Siepel, Henk. "Biodiversity of Soil Microarthropods: The Filtering of Species." *Biodiversity and Conservation* 5, no. 2 (February 1996): 251–60. <https://doi.org/10.1007/BF00055834>.
- Šilc, Urban, Andraž Čarni, Petra Košir, Aleksander Marinšek, and Igor Zelnik. "Litter-Raking Forests in Se Slovenia and In Croatia." *Hacquetia* 7, no. 1 (January 1, 2008): 71–88. <https://doi.org/10.2478/v10028-007-0008-4>.
- Singh, J. S., and S. R. Gupta. "Plant Decomposition and Soil Respiration in Terrestrial Ecosystems." *The Botanical Review* 43, no. 4 (October 1977): 449–528. <https://doi.org/10.1007/BF02860844>.
- Slessarev, E. W., Y. Lin, N. L. Bingham, J. E. Johnson, Y. Dai, J. P. Schimel, and O. A. Chadwick. "Water Balance Creates a Threshold in Soil PH at the Global Scale." *Nature* 540, no. 7634 (December 2016): 567–69. <https://doi.org/10.1038/nature20139>.
- Smith, S. E., D. J. Read, and J. L. Harley. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2nd ed. San Diego, Calif: Academic Press, 1997.
- Šnajdr, Jaroslav, Tomáš Cajthaml, Vendula Valášková, Věra Merhautová, Mirka Petránková, Peter Spetz, Kaisu Leppänen, and Petr Baldrian. "Transformation of Quercus Petraea Litter: Successive Changes in Litter Chemistry Are Reflected in Differential Enzyme Activity and Changes in the Microbial Community Composition: Transformation of Quercus Petraea Litter." *FEMS Microbiology Ecology* 75, no. 2 (February 2011): 291–303. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00999.x>.
- Stein, Lisa Y., and Martin G. Klotz. "The Nitrogen Cycle." *Current Biology* 26, no. 3 (February 2016): R94–98. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.021>.
- Stevens, C. J. "Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands." *Science* 303, no. 5665 (March 19, 2004): 1876–79. <https://doi.org/10.1126/science.1094678>.
- Stevenson, F. J. *Humus Chemistry: Genesis, Composition, Reactions*. 2nd ed. New York: Wiley, 1994.
- Strahler, Alan H. *Introducing Physical Geography*. Place of publication not identified: John Wiley, 1999.
- Stursová, Martina, Lucia Zifčáková, Mary Beth Leigh, Robert Burgess, and Petr Baldrian. "Cellulose Utilization in Forest Litter and Soil: Identification of Bacterial and Fungal Decomposers." *FEMS Microbiology Ecology* 80, no. 3 (June 2012): 735–46. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01343.x>.
- Sumner, Malcolm E., and William P. Miller. "Cation Exchange Capacity and Exchange Coefficients." *Methods of Soil Analysis: Part 3 Chemical Methods* 5 (1996): 1201–1229.
- Swift, Michael John, O. W. Heal, Jonathan Michael Anderson, and J. M. Anderson. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. University of California Press, 1979.
- Termorshuizen, A. J. "Succession of Mycorrhizal Fungi in Stands of *Pinus Sylvestris* in the Netherlands." *Journal of Vegetation Science* 2, no. 4 (August 1991): 555–64. <https://doi.org/10.2307/3236038>.
- Tian, Xingjun, Hiroshi Takeda, and Jun-ichi Azuma. "Dynamics of Organic-Chemical Components in Leaf Litters during a 3.5-Year Decomposition." *European Journal of Soil Biology* 36, no. 2 (April 2000): 81–89. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)01049-9](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)01049-9).
- Townsend, Colin R., Michael Begon, and John L. Harper. *Essentials of Ecology*. 2nd ed. Malden, MA: Blackwell Pub, 2003.
- Tschermak, L. "Buchenlaubstreunutzung Im Lande Salzburg." *Centralblatt Für Das Gesamte Forstwesen* 52, 1926, 336–49.
- Tu, Chenglong, Tengbing He, Xiaohui Lu, Ya Luo, and Pete Smith. "Extent to Which PH and Topographic Factors Control Soil Organic Carbon Level in Dry Farming Cropland Soils of the Mountainous Region of Southwest China." *CATENA* 163 (April 2018): 204–9. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.12.028>.
- Tyler, Germund. "Effects of Litter Treatments on the Sporophore Production of Beech Forest Macrofungi." *Mycological Research* 95, no. 9 (September 1991): 1137–39. [https://doi.org/10.1016/S0953-7562\(09\)80561-3](https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80561-3).
- Uetz, G. W. "A Method for Measuring Habitat Space in Studies of Hardwood Forest Litter Arthropods." *Environmental Entomology* 3, 1974, 313–15.

- Uetz, George W. "The Influence of Variation in Litter Habitats on Spider Communities." *Oecologia* 40, no. 1 (1979): 29–42. <https://doi.org/10.1007/BF00388808>.
- Vesterdal, Lars. "Influence of Soil Type on Mass Loss and Nutrient Release from Decomposing Foliage Litter of Beech and Norway Spruce." *Canadian Journal of Forest Research* 29, no. 1 (January 1, 1999): 95–105. <https://doi.org/10.1139/x98-182>.
- Vild, Ondřej, Jesse M. Kalwij, and Radim Hédl. "Effects of Simulated Historical Tree Litter Raking on the Understorey Vegetation in a Central European Forest." Edited by Monika Wulf. *Applied Vegetation Science* 18, no. 4 (October 2015): 569–78. <https://doi.org/10.1111/avsc.12180>.
- Vild, Ondřej, Jan Šipoš, Péter Szabó, Martin Macek, Markéta Chudomelová, Martin Kopecký, Silvie Suchánková, Jakub Houška, Martin Kotačka, and Radim Hédl. "Legacy of Historical Litter Raking in Temperate Forest Plant Communities." Edited by Sara Cousins. *Journal of Vegetation Science* 29, no. 4 (July 2018): 596–606. <https://doi.org/10.1111/jvs.12642>.
- Vitousek, Peter. "Nutrient Cycling and Nutrient Use Efficiency." *The American Naturalist* 119, no. 4 (1982): 553–72.
- Voříšková, Jana, and Petr Baldrian. "Fungal Community on Decomposing Leaf Litter Undergoes Rapid Successional Changes." *The ISME Journal* 7, no. 3 (March 2013): 477–86. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.116>.
- Voříšková, Jana, Vendula Brabcová, Tomáš Cajthaml, and Petr Baldrian. "Seasonal Dynamics of Fungal Communities in a Temperate Oak Forest Soil." *New Phytologist* 201, no. 1 (2013): 269–78. <https://doi.org/10.1111/nph.12481>.
- Vries, F. T. de, E. Thebault, M. Liiri, K. Birkhofer, M. A. Tsiafouli, L. Bjornlund, H. Bracht Jorgensen, et al. "Soil Food Web Properties Explain Ecosystem Services across European Land Use Systems." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, no. 35 (August 27, 2013): 14296–301. <https://doi.org/10.1073/pnas.1305198110>.
- Walsh, R. P. D., and P. J. Voigt. "Vegetation Litter: An Underestimated Variable in Hydrology and Geomorphology." *Journal of Biogeography* 4, no. 3 (September 1977): 253. <https://doi.org/10.2307/3038060>.
- Walters, M. B., and P. B. Reich. "Trade-Offs in Low-Light CO₂ Exchange: A Component of Variation in Shade Tolerance among Cold Temperate Tree Seedlings." *Functional Ecology* 14, no. 2 (April 2000): 155–65. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00415.x>.
- Wäreborn, Ingvar, and Ingvar Wareborn. "Land Molluscs and Their Environments in an Oligotrophic Area in Southern Sweden." *Oikos* 20, no. 2 (1969): 461. <https://doi.org/10.2307/3543209>.
- Wilke, B., Bogenrieder, Arno, and Wilmanns, Otti. "Differenzierte Streuverteilung Im Walde Ihre Ursachen Und Folgen Mit 3 Tabellen - B Wilke ; A Bogenrieder ; O Wilmanns - Detailseite - LEO-BW," 1993.
- Winding, Anne, Mette Neiendam Nielsen, Danmark, and Danmarks Miljøundersøgelser. *Microorganisms as indicators of soil health*. Roskilde: National Environmental Research Institute, 2002.
- Wittich, W. "Der Einfluß der Streunutzung auf den Boden: Untersuchungen an diluvialem Sandboden." *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 70, no. 2 (February 1951): 65–92. <https://doi.org/10.1007/BF01815954>.
- Xu, Xiaoniu, and Eiji Hirata. "Decomposition Patterns of Leaf Litter of Seven Common Canopy Species in a Subtropical Forest: N and P Dynamics." *Plant and Soil* 273, no. 1–2 (June 2005): 279–89. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-8069-5>.
- Zech, Wolfgang, Nicola Senesi, Georg Guggenberger, Klaus Kaiser, Johannes Lehmann, Teodoro M. Miano, Anja Miltner, and Götz Schroth. "Factors Controlling Humification and Mineralization of Soil Organic Matter in the Tropics." *Geoderma* 79, no. 1–4 (September 1997): 117–61. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(97\)00040-2](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00040-2).
- Zhang, Yun-Yi, Wei Wu, and Hongbin Liu. "Factors Affecting Variations of Soil PH in Different Horizons in Hilly Regions." Edited by João Canário. *PLOS ONE* 14, no. 6 (June 19, 2019): e0218563. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218563>.
- Žifčáková, Lucia, Tomáš Větrovský, Vincent Lombard, Bernard Henrissat, Adina Howe, and Petr Baldrian. "Feed in Summer, Rest in Winter: Microbial Carbon Utilization in Forest Topsoil." *Microbiome* 5, no. 1 (December 2017): 122. <https://doi.org/10.1186/s40168-017-0340-0>.