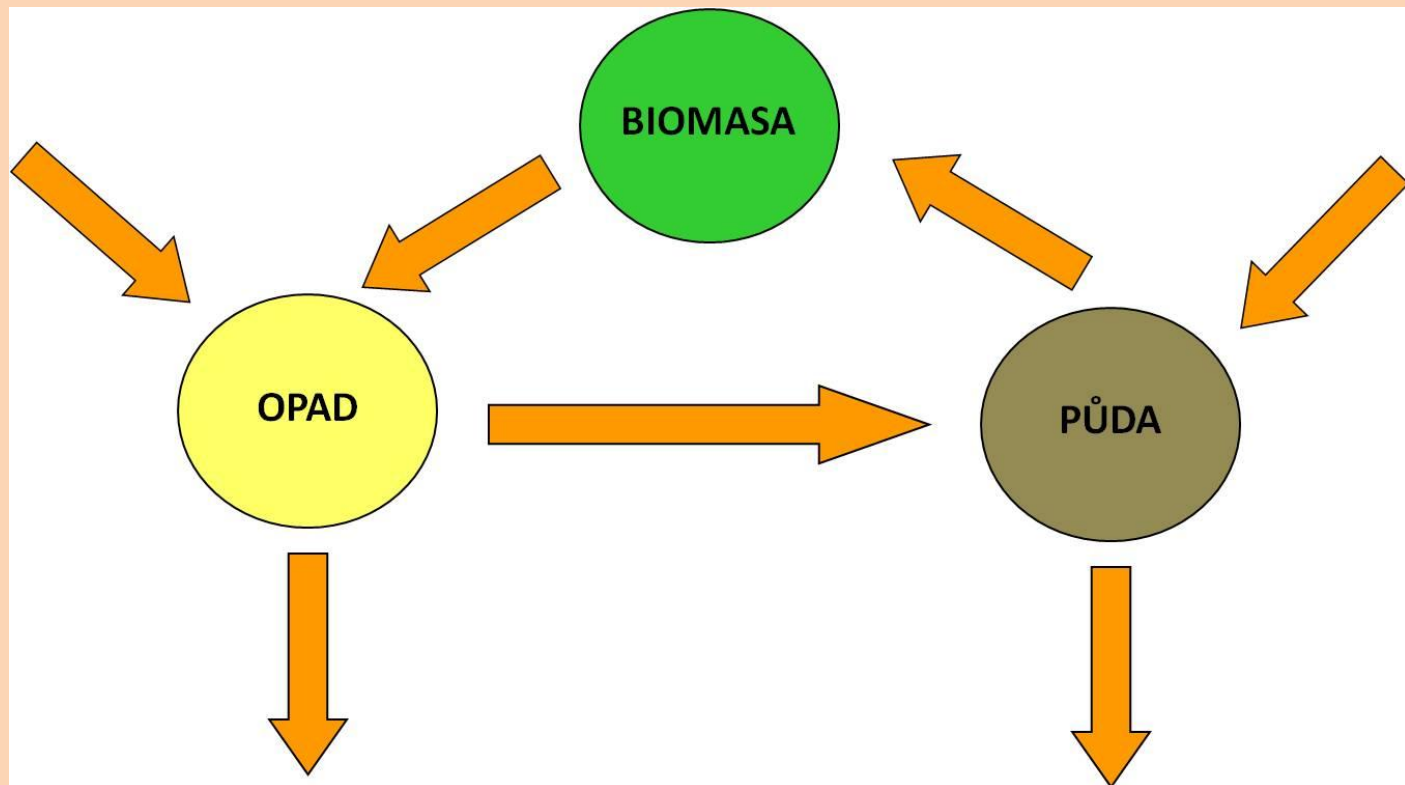


Cykly živin v ekosystémech

Mgr. Jan Mládek, Ph.D. (2013/2014)



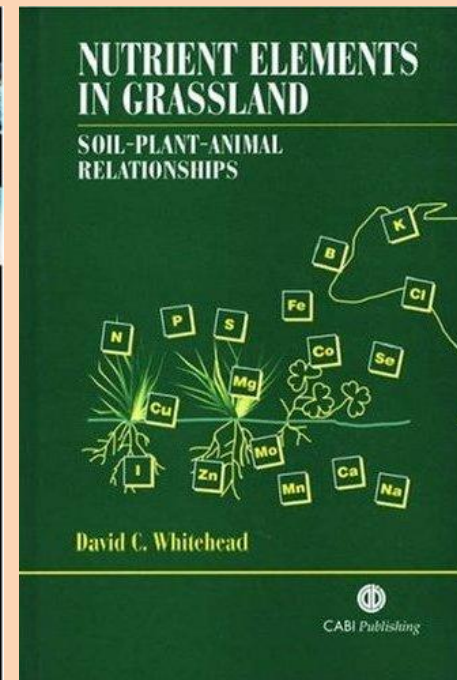
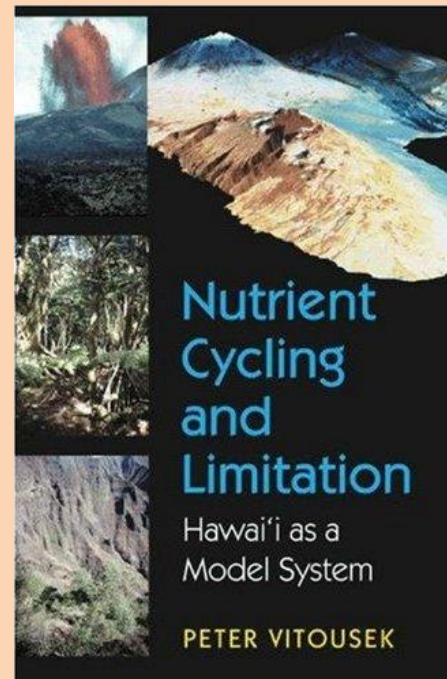
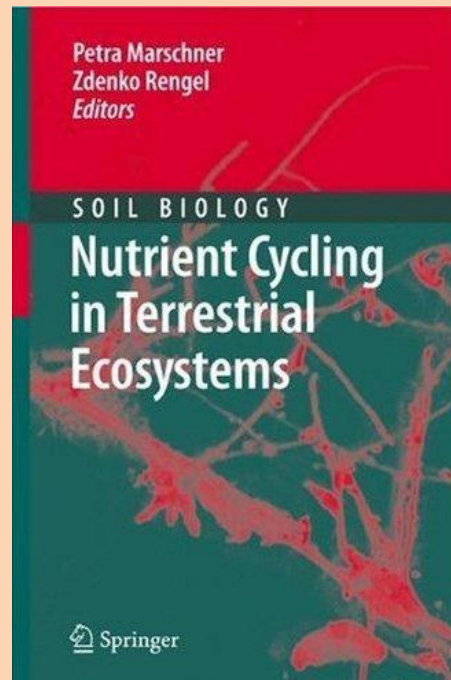
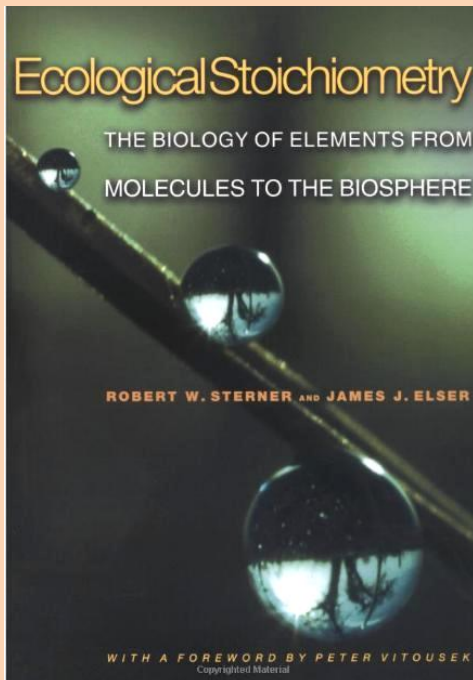
Základní literatura

Sterner RW, Elser JJ (2002) Ecological stoichiometry. Princeton University Press, Princeton.

Marschner P, Rengel Z (2007) Nutrient cycling in terrestrial ecosystems. Springer, Berlin.

Vitousek P (2004) Nutrient cycling and limitation: Hawai'i as a model system. Princeton University Press, Princeton.

Whitehead DC (2000) Nutrient elements in grassland. Soil-Plant-Animal relationships. CABI Publishing, Wallingford.



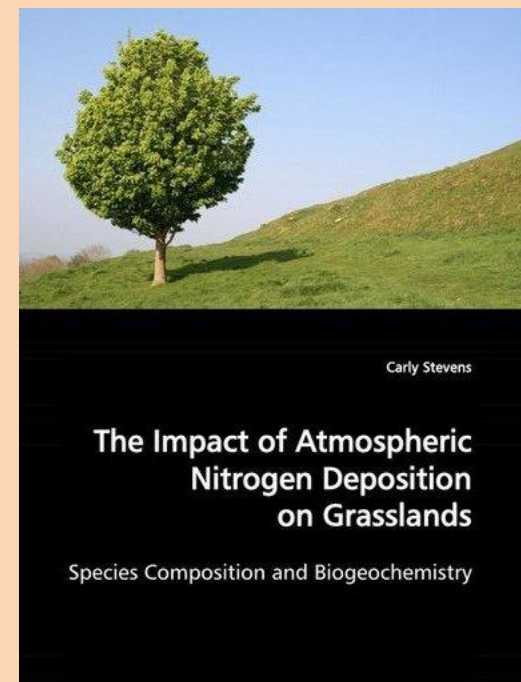
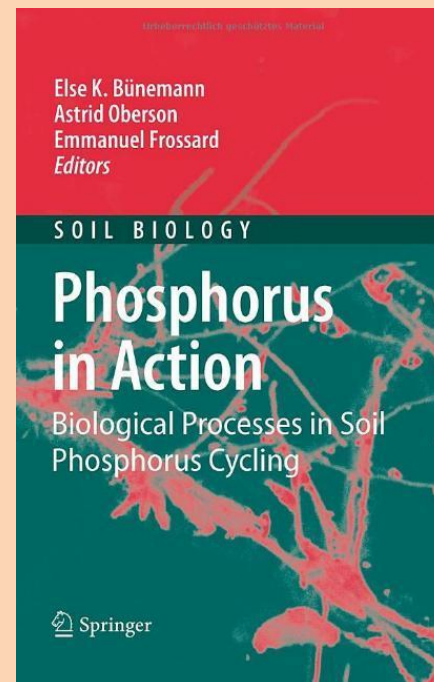
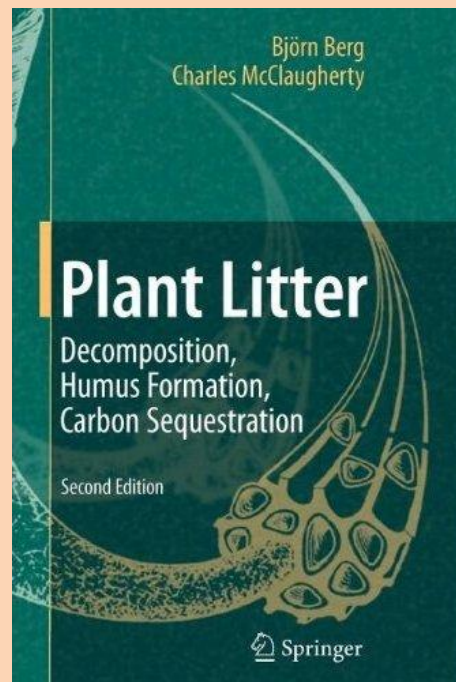
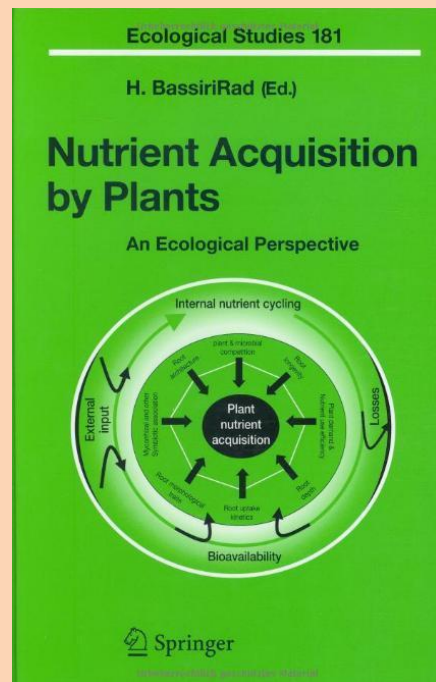
Rozšiřující literatura - 1

BassiriRad H (2005) Nutrient acquisition by plants: An ecological perspective. Springer, Berlin.

Berg B, McClaugherty C (2008) Plant litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. 2nd edition. Springer, Berlin.

Bünemann EK, Oberson A, Frossard E (2009) Phosphorus in Action. Springer, Berlin.

Stevens C (2009) The Impact of atmospheric nitrogen deposition on grasslands: species composition and biogeochemistry. VDM Verlag, Saarbrücken.

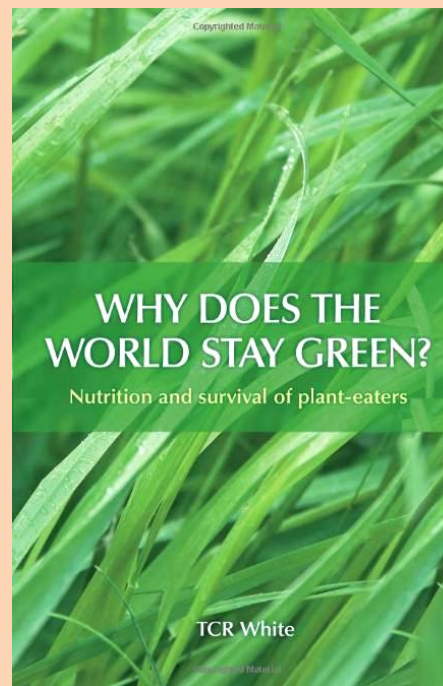
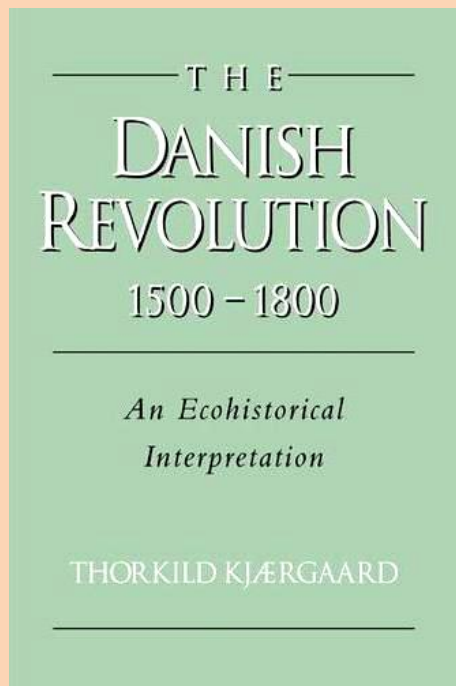
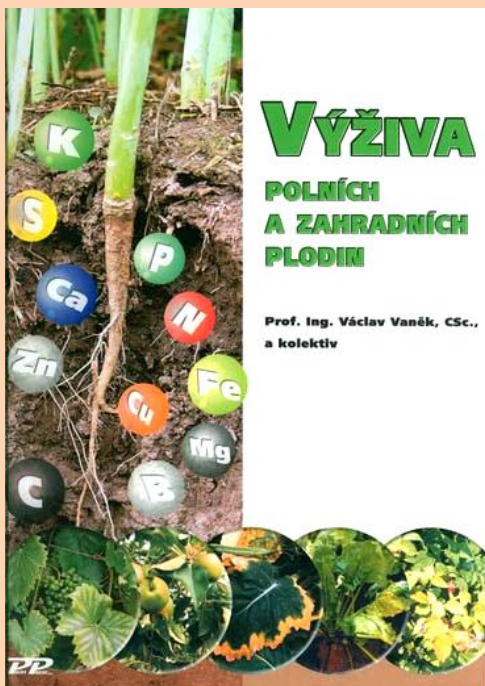


Rozšiřující literatura - 2

Vaněk V (2007) Výživa polních a zahradních plodin. Profi Press, Praha.

Kjærgaard T (2006) The Danish Revolution 1500 – 1800. An Ecohistorical Interpretation. Cambridge University Press, New York.

White TCR (2005) Why does the world stay green? Nutrition and survival of plant-eaters. CSIRO Publishing, Collingwood.



Na úvod několik témat k diskusi

- a) Proč dusík většinou limituje růst vegetace na geologicky mladých a fosfor na geologicky starých substrátech?**
- b) Kdy je fosfor pro rostliny nedostupný i na minerálně bohatém podloží? Adaptace rostlin – tzv. „cluster roots“**
- c) Dlouhodobé experimenty s hnojením – ideální pro studium limitace dusíkem, fosforem, draslíkem i efektu acidifikace**
- d) Megaherbivoři (např. žirafa, mamut) vyžadují velké množství minerálních živin v píci pro stavbu skeletonu. V případě nedostupnosti – ADAPTACE nebo EXTINKCE**

a) Proč dusík většinou limituje růst vegetace na geologicky mladých a fosfor na geologicky starých substrátech?

fosfor: element horninového původu (minerál) – postupně odčerpáván vegetací resp. herbivory, vyplavován srážkami, podloží převrstveno půdou (organickým materiálem)

dusík: element atmosférického původu – fixován do organické hmoty ze vzduchu (volně žijící bakterie a sinice, nodulující rostliny z osmi čeledí – např. *Fabaceae*, *Elaeagnaceae*, *Myricaceae*, *Rhamnaceae*, *Rosaceae*, *Betulaceae*)

→ limitace dusíkem

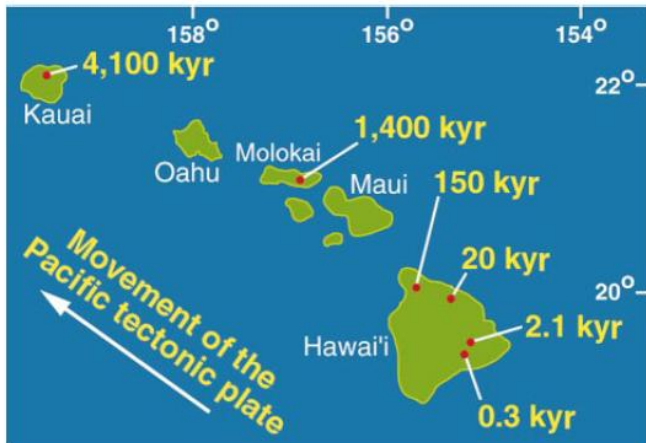


Figure 1 Location of the study sites. The youngest two sites are on the still-active Kilauea volcano; the 20,000-yr-old site is on Mauna Kea, the 150,000-yr-old site is on Kohala, the 1,400,000-yr-old site is on East Molokai, and the 4,100,000-yr-old site is on Kauai.

-nicméně chybějící minerální živiny (P, Ca, Mg, K) mohou být transportovány vzduchem na velké vzdálenosti (Chadwick et al. 1999)

review article

Changing sources of nutrients during four million years of ecosystem development

O. A. Chadwick, L. A. Derry, P. M. Vitousek, B. J. Huebert & L. O. Hedin

As soils develop in humid environments, rock-derived elements are gradually lost, and under constant conditions it seems that ecosystems should reach a state of profound and irreversible nutrient depletion. We show here that inputs of elements from the atmosphere can sustain the productivity of Hawaiian rainforests on highly weathered soils. Cations are supplied in marine aerosols and phosphorus is deposited in dust from central Asia, which is over 6,000 km away.

← limitace fosforem

a) Proč dusík většinou limituje růst vegetace na geologicky mladých substrátech ... Chadwick et al. 1999, Nature 397:491-497

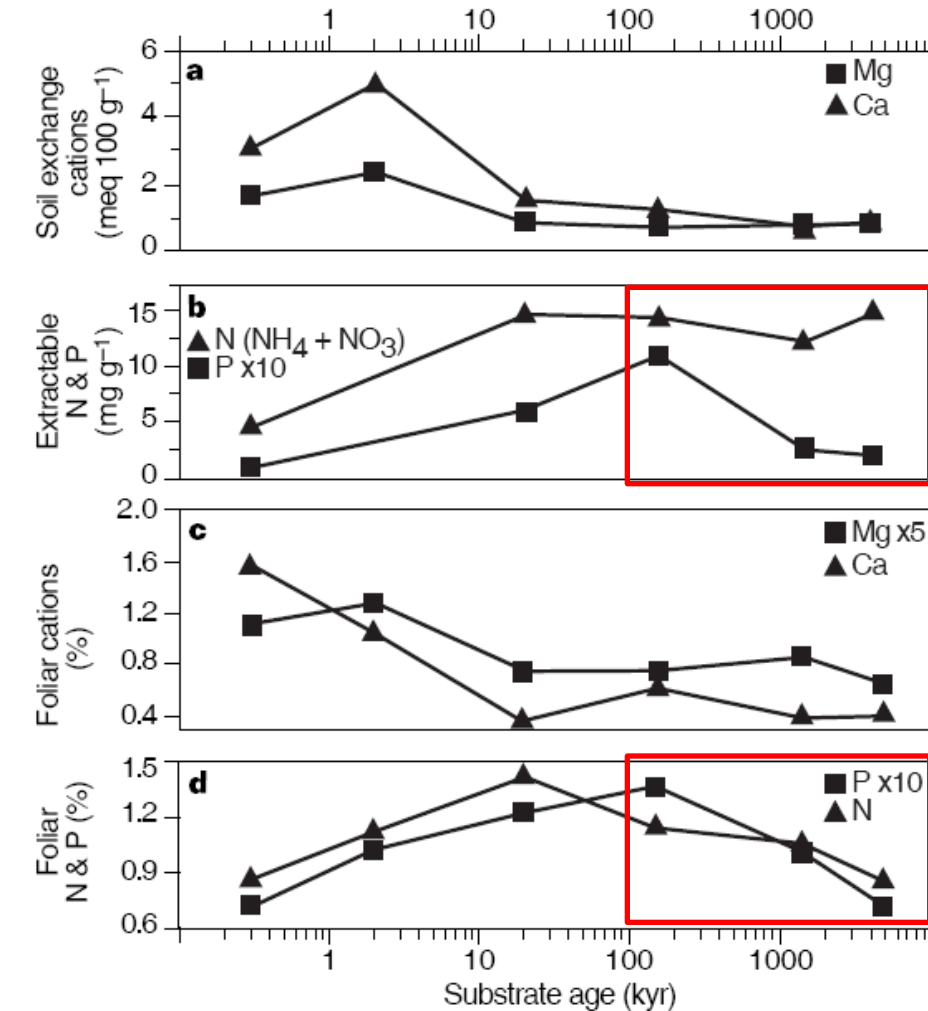


Figure 2 Plant-available nutrients in soil and nutrients in leaves. **a**, Ca and Mg exchangeably bound to soil colloids³⁶. **b**, Phosphate-P and ammonium-N plus nitrate-N in soil solution or exchangeably bound to colloids, forms that are readily available for plant uptake³⁹ (P. A. Matson, unpublished data). **c**, Ca and Mg in *Metrosideros* leaves⁴². **d**, P and N in *Metrosideros* leaves⁴².

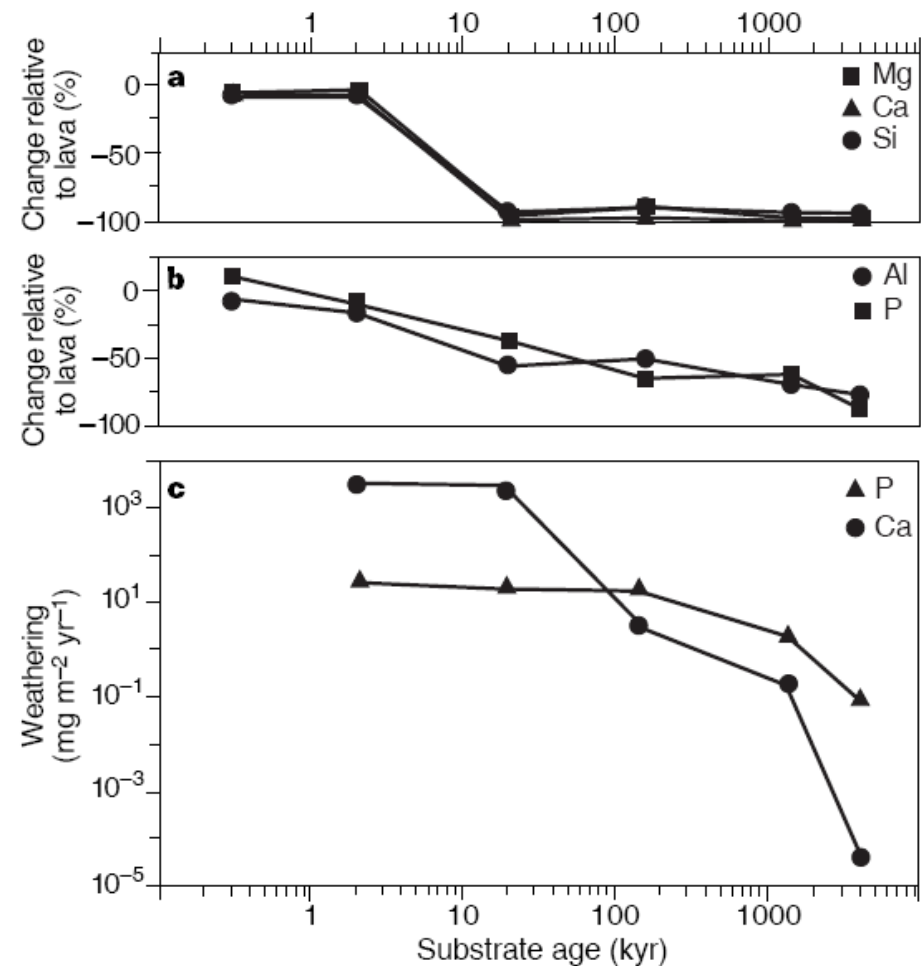


Figure 3 Change in soil element content integrated over the top metre of soil, compared with element contents in the lava parent material³⁸. Measured element concentrations (**a**, Mg, Ca, Si; **b**, Al, P) were corrected for changes in density and loss of mass during soil formation⁷¹. In **c**, the rates of loss of P and Ca are calculated using the mass of an element lost between two sites and the corresponding difference in age.

b) Kdy je fosfor pro rostliny nedostupný i na minerálně bohatém podloží? Adaptace rostlin - mykorrhiza nebo „cluster roots“

PŘÍČINY NEDOSTUPNOSTI FOSFORU

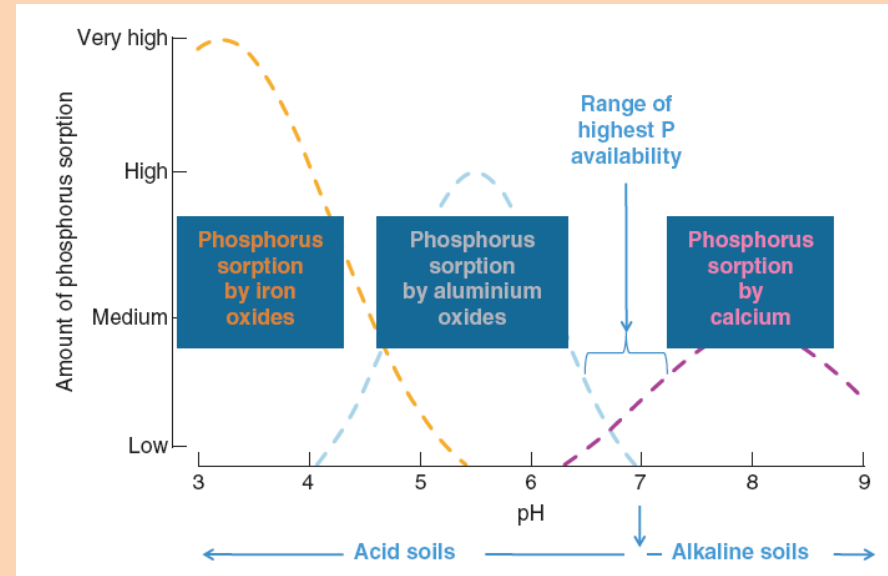
kyselý substrát: sorpce oxidy železa (strengit, vivianit)
a oxidy hliníku (variscit)

zásaditý substrát: sorpce vápníkem (apatit)

MOBILIZACE FOSFORU

mykorrhiza nebo kořenové exudáty

-unikátní adaptace rostlin z čeledi *Proteaceae* – tvorba tzv. cluster roots, které zajišťují vysoké koncentrace kořenových exudátů v malém objemu substrátu a uvolňují tím fosfor z těžko rozpustných minerálů



January 2010

PERSPECTIVES ON THE MODERN N CYCLE

Ecological Applications, 20(1), 2010, pp. 5–15
© 2010 by the Ecological Society of America

Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions

PETER M. VITOUSEK,^{1,5} STEPHEN PORDER,² BENJAMIN Z. HOULTON,³ AND OLIVER A. CHADWICK⁴

Annals of Botany 110: 329–348, 2012

doi:10.1093/aob/mcs130, available online at www.aob.oxfordjournals.org

ANNALS OF
BOTANY
Founded 1882

INVITED REVIEW: PART OF A SPECIAL ISSUE ON ROOT BIOLOGY

Phosphorus-mobilization ecosystem engineering: the roles of cluster roots and carboxylate exudation in young P-limited ecosystems

Hans Lambers^{1,*}, John G. Bishop², Stephen D. Hopper^{1,3}, Etienne Laliberté¹ and Alejandra Zúñiga-Feest⁴

Cluster roots of *Gevuina avellana*



b) Kdy je fosfor pro rostliny nedostupný ... Lambers et al. 2012, Annals of Botany 110: 329–348

- druhy rostlin vylučující kořenové exudáty – ‘carboxylates’
- z evropských druhů: olše (*Alnus*), ostřice (*Carex*) a rakytník (*Hippophaë*)
- často druhy schopné symbiotické fixace dusíku – ‘potentially diazotrophic’

TABLE 2. Species with specialized roots (cluster roots or dauciform roots), or without mycorrhizas or specialized roots that are known to be capable of exudation of large amounts of carboxylates, in young landscapes; their habitat characteristics and their geographical and taxonomic distribution

Species	Family	(Potentially) diazotrophic*	Habitat characteristics	Geographical origin	References for carboxylate exudation and either presence of cluster/dauciform roots, or habitat
<i>Alnus</i> species	Betulaceae	Yes	Poor soils, sand hills/dunes, glacial till, wet bogs, mine dumps, gravel, wasteland, volcanic ash	Europe, Siberia, North America, Japan, Andes	Torrey, 1978; Hurd and Schwintzer, 1996
<i>Carex flacca</i>	Cyperaceae	No	Wet dune slacks, with Ca- and Fe-rich dune seepage; calcareous grasslands	Europe	Willis, 1963; Davies <i>et al.</i> , 1973; Barbaro <i>et al.</i> , 2001; Bakker <i>et al.</i> , 2005
<i>Carex atrofusca</i>	Cyperaceae	No	Alpine and circumpolar distribution; nutrient-poor soils	Eurasia and Greenland	Schönschwetter <i>et al.</i> , 2006; Yano <i>et al.</i> , 2011
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	Elaeagnaceae	Yes	Calcareous sand dunes, coastal areas	Asia, Europe, from Himalayas to Arctic Circle	Oremus and Otten, 1981; Gardner <i>et al.</i> , 1984; Kallio <i>et al.</i> , 2002; Chen <i>et al.</i> , 2009
<i>Lupinus albus</i>	Fabaceae	Yes	Poor sandy soils	Mediterranean basin	Gardner <i>et al.</i> , 1981; White, 1990
<i>Lupinus angustifolius</i>	Fabaceae	Yes	Young volcanic ash deposits	Mediterranean basin	Clements <i>et al.</i> , 1993; Pearse <i>et al.</i> , 2007; Dimopoulos <i>et al.</i> , 2010
<i>Lupinus luteus</i>	Fabaceae	Yes	Sandy, acidic soils	Mediterranean basin	Hocking and Jeffery, 2004; Wolko <i>et al.</i> , 2011
<i>Lupinus mutabilis</i>	Fabaceae	Yes	Unknown, as natural populations no longer exist	Andes	Hocking and Jeffery, 2004; Wolko <i>et al.</i> , 2011
<i>Lupinus sericeus</i>	Fabaceae	Yes	Wide range of soils	Western North America	Welsh, 1978; Weir <i>et al.</i> , 2006
<i>Morella cordifolia</i>	Myricaceae	Yes	Calcareous sand dunes	South Africa	Cramer and Hawkins, 2009
<i>Morella</i> (formerly <i>Myrica</i>) species	Myricaceae	Yes	Acidic bogs, sand dunes, mine wastes	Many tropical, subtropical and temperate regions, extending nearly to Arctic Circle	Torrey, 1978; Crocker and Schwintzer, 1993
<i>Embothrium coccineum</i>	Proteaceae	No	Acid volcanic soil	Southern South America	Prance and Plana, 1998; Zúñiga-Feest <i>et al.</i> , 2010
<i>Gevuina avellana</i>	Proteaceae	No	Acid volcanic soil	Southern South America	Prance and Plana, 1998; Ramirez <i>et al.</i> , 2004
<i>Empodisma minus</i> , <i>Sporadanthus ferrugineus</i> , <i>Sporadanthus traversii</i>	Restionaceae	No	Ombotrophic bogs	New Zealand	Agnew <i>et al.</i> , 1993; Clarkson <i>et al.</i> , 2005; Hodges and Rapson, 2010

b) Kdy je fosfor pro rostliny nedostupný: případy limitace fosforem ... Vitousek et al. 2010, Ecological Applications 20: 5–15

TABLE 1. Pathways, mechanisms, and timescales of P limitation to primary production in terrestrial ecosystems.

Pathway	Mechanism	Timescale
Depletion driven	loss of inorganic and dissolved organic P via leaching; exhaustion of primary minerals in soil	millions of years
Soil barrier	formation of soil layers that physically prevent/inhibit access by roots to potentially available P	hundreds to tens of thousands of years
Transactional	slow release of P from mineral forms, relative to the supply of other resources	decades to centuries
Low-P parent material	low inputs of P via weathering due to low concentrations of P in rock	all; develops quickly and persists
Sink driven	sequestration of available P in an accumulating pool within ecosystems	decades to millenia
Anthropogenic	enhanced supply of other resources (especially N) causes P limitation	years to decades

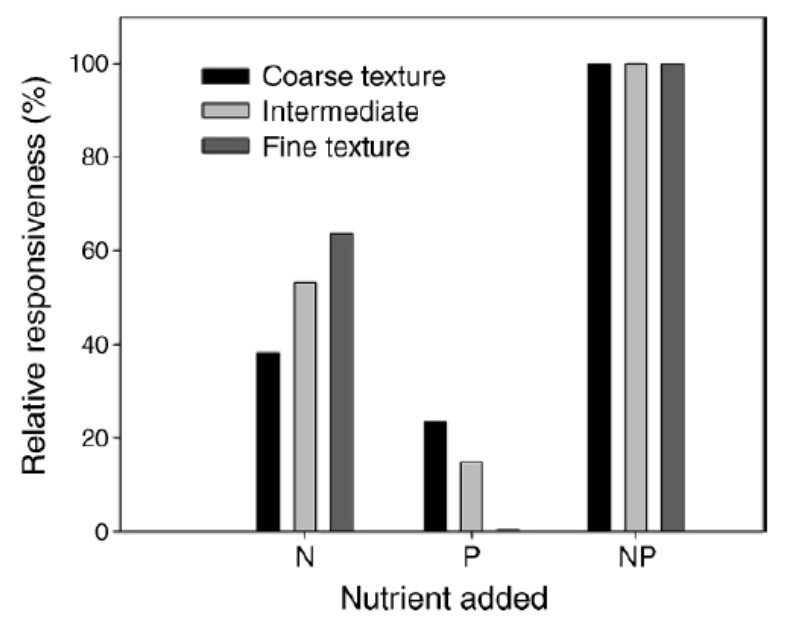


FIG. 2. The effect of the texture of parent material on the extent of P limitation to plant growth in young volcanic sites in Hawaii. Forests on coarse pahoehoe lava, intermediate-texture a'a lava, and fine volcanic cinder all respond most strongly to additions of N plus P, but the effect of added P (alone) is strongest in the coarse-textured site, where low surface area slows weathering; the effect of P is intermediate on the intermediate parent material texture, and absent in the finest-textured substrate. The fine-textured substrate supports the greatest particle surface area where weathering can take place.

- vliv textury (zrnitosti) substrátu na limitaci živinami
- hrubozrnné substráty zvětrávají (uvolňují živiny) pomaleji
- umělé dodání fosforu nejvíce relativně podpořilo růst na hrubozrnném substrátu - 'coarse texture'

c) Dlouhodobé experimenty na Rothamsted Research Station (1850's – dosud)

PARK GRASS EXPERIMENT – různé varianty hnojení N, P, K a gradient vápnění

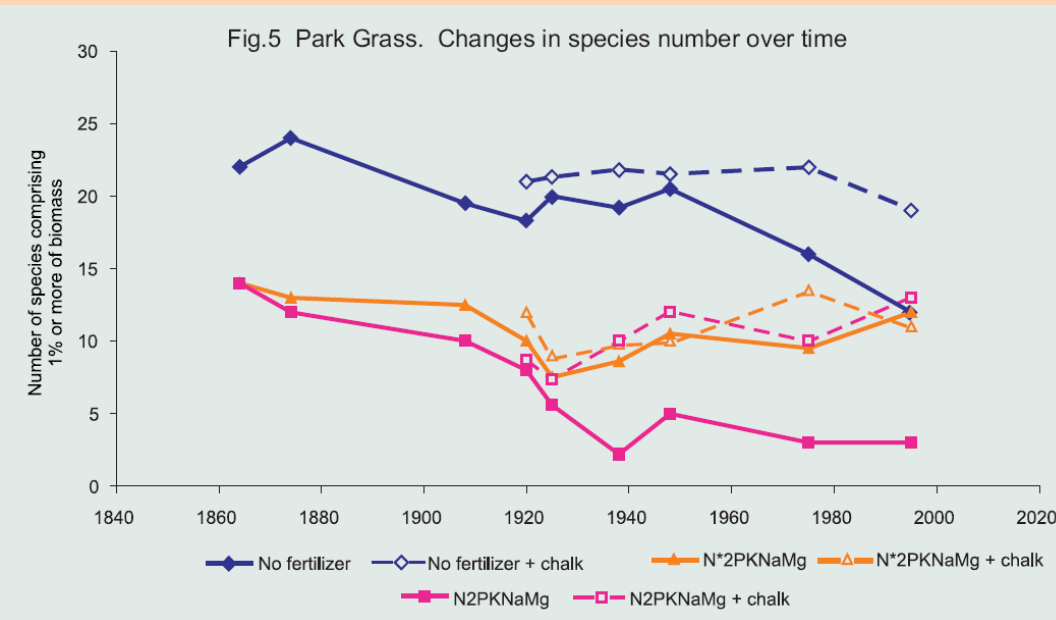


Fig. 1 An aerial view of the Park Grass Experiment looking due north, taken on 23 May 2005. Note the sharp plot boundaries, many of which are clearly demarcated by differences in vegetation.

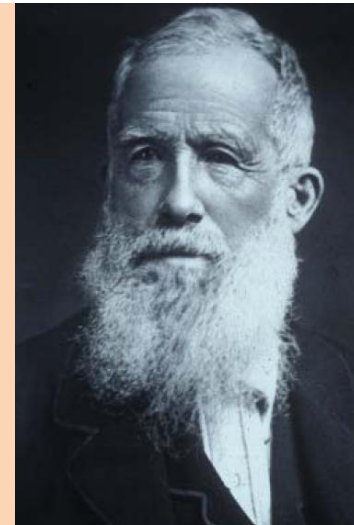
-aplikace dusíku v amonné formě (varianta N2PKNaMg v grafu) vedla k acidifikaci a největší redukci počtu druhů (tolerantní k silně kyselému substrátu – pH 3,7 – jen trávy: *Holcus lanatus*, *Anthoxanthum odoratum*)



-hranice mezi kontrolou (vlevo - 156 let bez hnojení) a plochou hnojenou fosforem (vpravo)

-výskyt *Trifolium pratense* (bobovitých obecně) omezen limitací fosforem (foto 22/08/2012 – otava)

zakladatel experimentu: John B. Lawes



c) Dlouhodobé experimenty na Rothamsted Research Station (1850's – dosud)

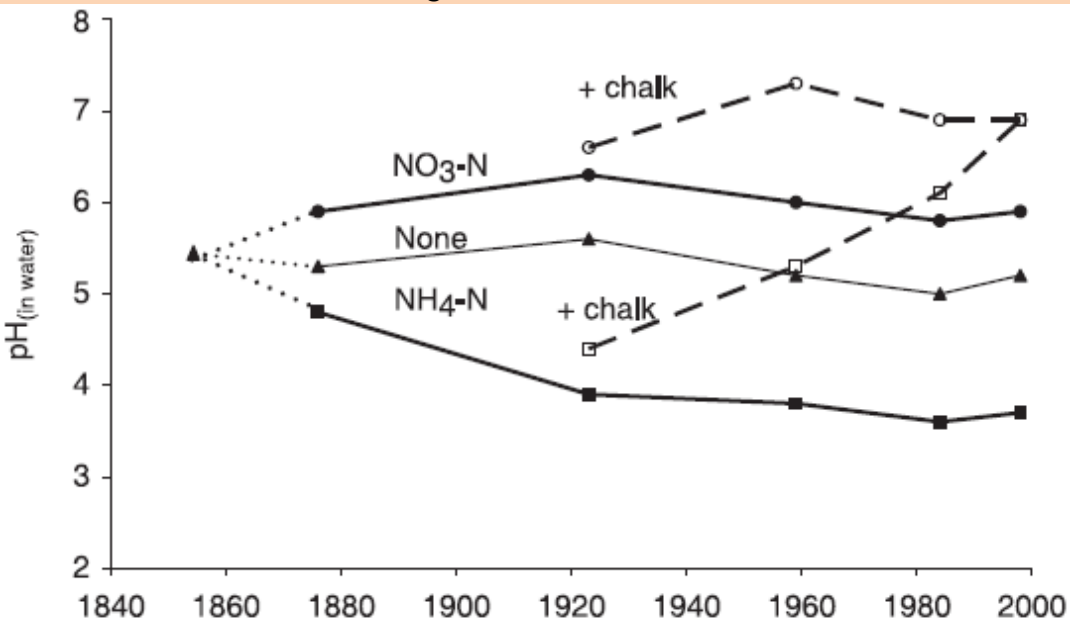
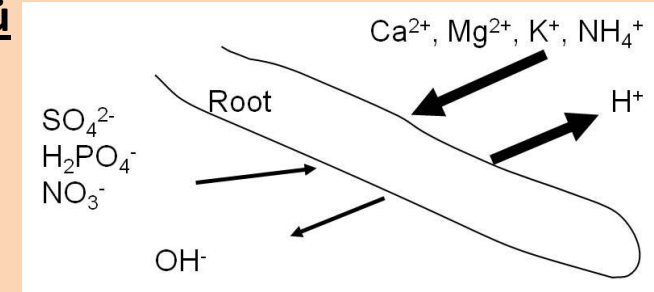
PARK GRASS EXPERIMENT (PGE) – různé varianty hnojení a gradient vápnění

Použitá dusíkatá hnojiva

- varianty (N1 – 48 kg čistého N; N2 – 96 kg N; N3 – 144 kg N)
ammonium sulphate (síran amonný) ... $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$... **skupina NH_4^+**
- varianty (N*1 – 48 kg čistého N; N*2 – 96 kg N)
sodium nitrate (dusičnan sodný) ... NaNO_3 ... **skupina NO_3^-**

Příjem živin rostlinou – udržení rovnováhy – výměna iontů

- příjem kationtů (NH_4^+) vede k uvolnění H^+ ... acidifikace
- příjem aniontů (NO_3^-) vede k uvolnění OH^- ... alkalizace



- pH půdy v hloubce 0-23 cm

- stejné pH po celou dobu při aplikaci dusíku ve formě dusičnanů (NO_3^-)

- výrazné snížení pH při aplikaci dusíku v amonné formě (NH_4^+)

(review PGE: Silvertown et al. 2006)

c) Dlouhodobé experimenty: PARK GRASS EXPERIMENT (PGE)

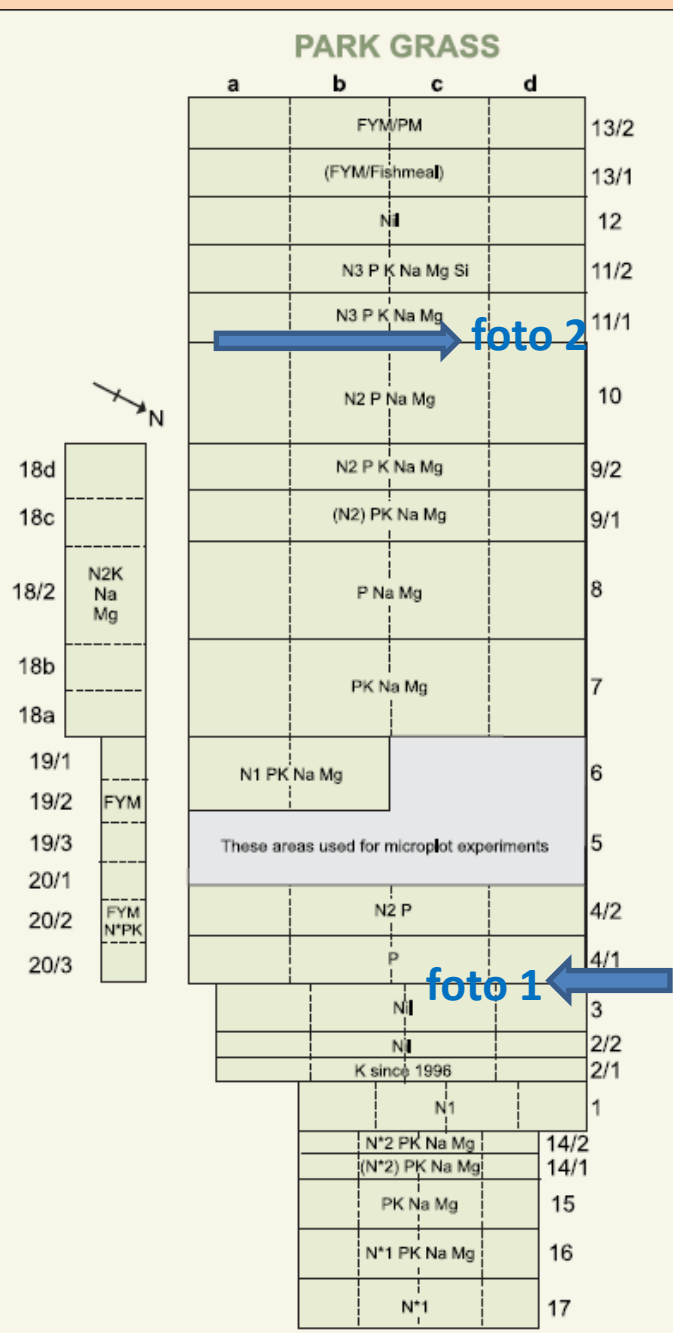
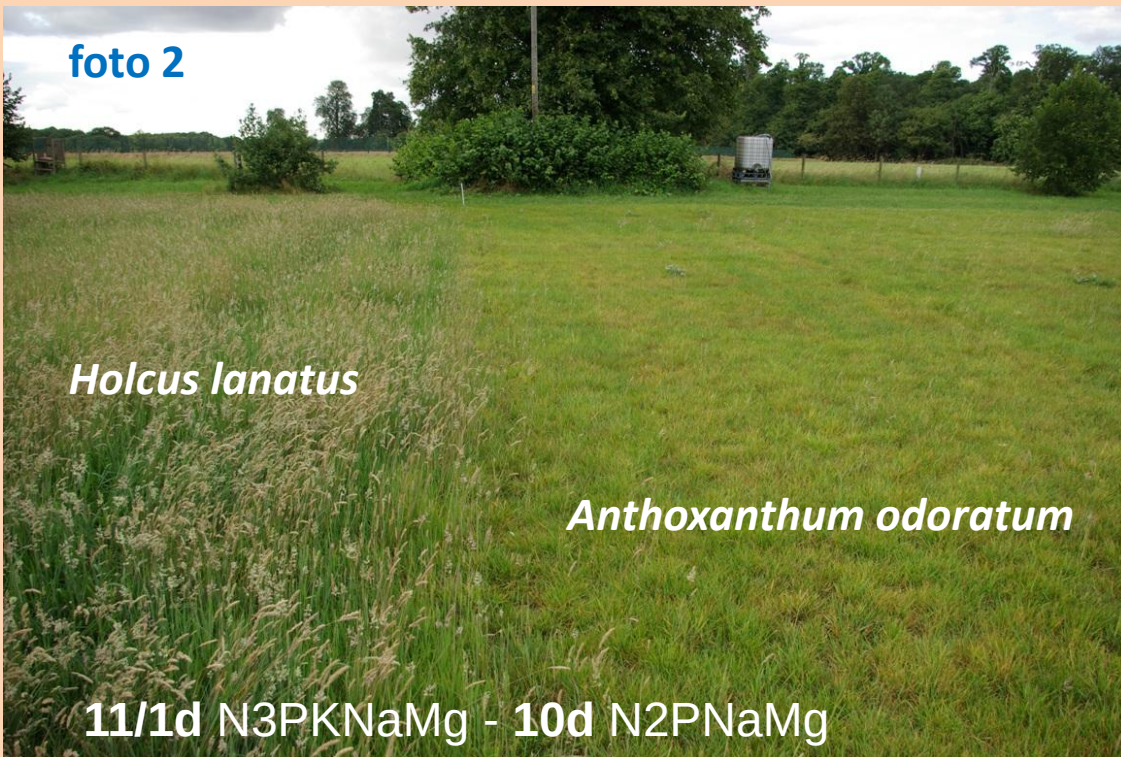


Table 4. The effects on three grass species of applying P and K with N where soil pH is 4.1 - 3.6.

Plot	Treatment ⁽¹⁾	Percentage of dry matter		
		<i>Agrostis capillaris</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Holcus lanatus</i>
1d	N1	67	32	0
4/2d	N2P	28	70	1
9/2d	N2PKNaMg	13	67	20
11/1d	N3PKNaMg	0	0	100

(1) See plan for details



c) Dlouhodobé experimenty s hnojením: PARK GRASS EXPERIMENT

nic
fosfor
dusík + fosfor

Species composition		1995-4										1996-5										1997-6										1998-7										1999-8										2000-9										2001-10										2002-11										2003-12										2004-13										2005-14										2006-15										2007-16										2008-17										2009-18										2010-19										2011-20										2012-21										2013-22										2014-23										2015-24										2016-25										2017-26										2018-27										2019-28										2020-29										2021-30										2022-31										2023-32										2024-33										2025-34										2026-35										2027-36										2028-37										2029-38										2030-39										2031-40										2032-41										2033-42										2034-43										2035-44										2036-45										2037-46										2038-47										2039-48										2040-49										2041-50										2042-51										2043-52										2044-53										2045-54										2046-55										2047-56										2048-57										2049-58										2050-59										2051-60										2052-61										2053-62										2054-63										2055-64										2056-65										2057-66										2058-67										2059-68										2060-69										2061-70										2062-71										2063-72										2064-73										2065-74										2066-75										2067-76										2068-77										2069-78										2070-79										2071-80										2072-81										2073-82										2074-83										2075-84										2076-85										2077-86										2078-87										2079-88										2080-89										2081-90										2082-91										2083-92										2084-93										2085-94										2086-95										2087-96										2088-97										2089-98										2090-99										2091-100										2092-101										2093-102										2094-103										2095-104										2096-105										2097-106										2098-107										2099-108										2100-109										2101-110										2102-111										2103-112										2104-113										2105-114										2106-115										2107-116										2108-117										2109-118										2110-119										2111-120										2112-121										2113-122										2114-123										2115-124										2116-125										2117-126										2118-127										2119-128										2120-129										2121-130										2122-131										2123-132					
Treatment		Plot	Soil pH		1995-4										1996-5										1997-6										1998-7										1999-8										2000-9										2001-10										2002-11										2003-12										2004-13										2005-14										2006-15										2007-16										2008-17										2009-18										2010-19										2011-20										2012-21										2013-22										2014-23										2015-24										2016-25										2017-26										2018-27										2019-28										2020-29										2021-30										2022-31										2023-32										2024-33										2025-34										2026-35										2027-36										2028-37										2029-38										2030-39										2031-40										2032-41										2033-42										2034-43										2035-44										2036-45										2037-46										2038-47										2039-48										2040-49										2041-50										2042-51										2043-52										2044-53										2045-54										2046-55										2047-56										2048-57										2049-58										2050-59										2051-60										2052-61										2053-62										2054-63										2055-64										2056-65										2057-66										2058-67										2059-68										2060-69										2061-70										2062-71										2063-72										2064-73										2065-74										2066-75										2067-76										2068-77										2069-78										2070-79										2071-80										2072-81										2073-82										2074-83										2075-84										2076-85										2077-86										2078-87										2079-88										2080-89										2081-90										2082-91										2083-92										2084-93										2085-94										2086-95										2087-96										2088-97										2089-98										2090-99										2091-100										2092-101										2093-102										2094-103										2095-104										2096-105										2097-106										2098-107										2099-108										2100-109										2101-110										2102-111										2103-112										2104-113										2105-114										2106-115										2107-116										2108-117										2109-118										2110-119										2111-120										2112-121										2113-122										2114-123										2115-124										2116-125										2117-126										2118-127										2119-128										2120-129										2121-130										2122-131										2123-132		
Treatment		Plot	Soil pH		1995-4										1996-5										1997-6										1998-7										1999-8										2000-9										2001-10										2002-11										2003-12										2004-13										2005-14										2006-15										2007-16										2008-17										2009-18										2010-19										2011-20										2012-21										2013-22										2014-23										2015-24										2016-25										2017-26										2018-27										2019-28										2020-29										2021-30										2022-31										2023-32										2024-33										2025-34										2026-35										2027-36										2028-37										2029-38										2030-39										2031-40										2032-41										2033-42										2034-43										2035-44										2036-45										2037-46										2038-47										2039-48										2040-49										2041-50										2042-51										2043-52										2044-53										2045-54										2046-55										2047-56										2048-57										2049-58										2050-59										2051-60										2052-61										2053-62										2054-63										2055-64										2056-65										2057-66										2058-67										2059-68										2060-69										2061-70										2062-71										2063-72										2064-73										2065-74										2066-75										2067-76										2068-77										2069-78										2070-79										2071-80										2072-81										2073-82										2074-83										2075-84										2076-85										2077-86										2078-87										2079-88										2080-89										2081-90										2082-91										2083-92										2084-93										2085-94										2086-95										2087-96										2088-97										2089-98										2090-99										2091-100										2092-101										2093-102										2094-103										2095-104										2096-105										2097-106										2098-107										2099-108										2100-109										2101-110										2102-111										2103-112										2104-113										2105-114										2106-115										2107-116										2108-117										2109-118										2110-119										2111-120										2112-121										2113-122										2114-123										2115-124										2116-125										2117-126										2118-127										2119-128										2120-129										2121-130										2122-131										2123-132		
Treatment		Plot	Soil pH		1995-4										1996-5										1997-6										1998-7										1999-8										2000-9										2001-10										2002-11										2003-12										2004-13										2005-14										2006-15										2007-16										2008-17										2009-18										2010-19										2011-20										2012-21										2013-22										2014-23										2015-24										2016-25										2017-26										2018-27										2019-28										2020-29										2021-30										2022-31										2023-32										2024-33										2025-34										2026-35										2027-36										2028-37										2029-38										2030-39										2031-40										2032-41										2033-42										2034-43										2035-44										2036-45										2037-46										2038-47										2039-48										2040-49										2041-50										2042-51										2043-52										2044-53										2045-54										2046-55										2047-56										2048-57										2049-58										2050-59										2051-60										2052-61										2053-62										2054-63										2055-64										2056-65										2057-66										2058-67										2059-68										2060-69										2061-70										2062-71										2063-72										2064-73										2065-74										2066-75										2067-76										2068-77										2069-78										2070-79										2071-80										2072-81										2073-82										2074-83										2075-84										2076-85										2077-86										2078-87										2079-88										2080-89										2081-90										2082-91										2083-92										2084-93										2085-94										2086-95										2087-96										2088-97										2089-98										2090-99										2091-100										2092-101										2093-102										2094-103										2095-104										2096-105										2097-106										2098-107										2099-108										2100-109										2101-110										2102-111										2103-112										2104-113										2105-114										2106-115										2107-116										2108-117										2109-118										2110-119										2111-120										2112-121										2113-122										2114-123										2115-124										2116-125										2117-126										2118-127										2119-128										2120-129										2121-130										2122-131										2123-132		
Treatment		Plot	Soil pH		1995-4										1996-5										1997-6										1998-7										1999-8										2000-9										2001-10										2002-11										2003-12										2004-13										2005-14										2006-15										2007-16										2008-17										2009-18										2010-19										2011-20										2012-21										2013-22										2014-23										2015-24										2016-25										2017-26										2018-27										2019-28										2020-29										2021-30										2022-31										2023-32										2024-33										2025-34										2026-35										2027-36										2028-37										2029-38										2030-39										2031-40										2032-41										2033-42										2034-43										2035-44										2036-45										2037-46										2038-47										2039-48										2040-49										2041-50										2042-51										2043-52										2044-53										2045-54										2046-55										2047-56										2048-57										2049-58										2050-59										2051-60										2052-61										2053-62										2054-63										2055-64										2056-65										2057-66										2058-67										2059-68										2060-69										2061-70										2062-71										2063-72										2064-73										2065-74										2066-75										2067-76										2068-77										2069-78										2070-79										2071-80										2072-81										2073-82										2074-83										2075-84										2076-85										2077-86										2078-87										2079-88										2080-89										2081-90										2082-91										2083-92										2084-93										2085-94										2086-95										2087-96										2088-97										2089-98										2090-99										2091-100										2092-101										2093-102										2094-103										2095-104										2096-105										2097-106										2098-107										2099-108										2100-109										2101-110										2102-111										2103-112										2104-113										2105-114										2106-115										2107-116										2108-117										2109-118										2110-119										2111-120										2112-121										2113-122										2114-123										2115-124										2116-125										2117-126										2118-127										2119-128										2120-129										2121-130										2122-131										2123-132		
Treatment		Plot	Soil pH		1995-4										1996-5										1997-6										1998-7										1999-8										2000-9										2001-10										2002-11										2003-12										2004-13										2005-14										2006-15										2007-16										2008-17										2009-18										2010-19										2011-20										2012-21										2013-22										2014-23										2015-24										2016-25										2017-26										2018-27										2019-28										2020-29										2021-30										2022-31										2023-32										2024-33										2025-34										2026-35										2027-36										2028-37										2029-38										2030-39										2031-40										2032-41										2033-42										2034-43										2035-44										2036-45										2037-46										2038-47										2039-48										2040-49										2041-50										2042-51										2043-52										2044-53										2045-54										2046-55										2047-56										2048-57										2049-58										2050-59										2051-60										2052-61										2053-62										2054-63										2055-64										2056-65										2057-66										2058-67										2059-68										2060-69										2061-70										2062-71										2063-72										2064-73										2065-74										2066-75										2067-76										2068-77										2069-78										2070-79										2071-80										2072-81										2073-82										2074-83										2075-84										2076-85										2077-86										2078-87										2079-88										2080-89										2081-90										2082-91										2083-92										2084-93										2085-94										2086-95										2087-96										2088-97										2089-98										2090-99										2091-100										2092-101										2093-102										2094-103										2095-104										2096-105										2097-106										2098-107										2099-108										2100-109										2101-110										2102-111										2103-112										2104-113																																																																																																																																																																																																

c) Dlouhodobé experimenty na Rothamsted Research Station: HOOSFIELD ACID STRIP ... vliv pH půdy na podíl zastoupení dekompozitorů

APPLIED AND ENVIRONMENTAL MICROBIOLOGY, Mar. 2009, p. 1589–1596
0099-2240/09/\$08.00+0 doi:10.1128/AEM.02775-08
Copyright © 2009, American Society for Microbiology. All Rights Reserved.

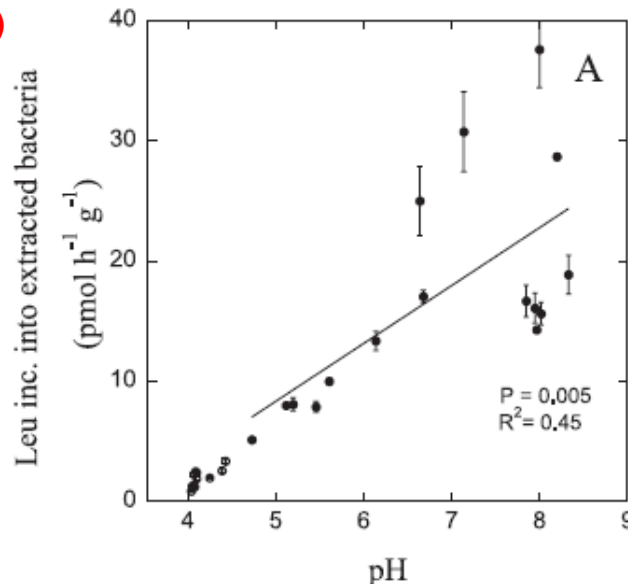
Vol. 75, No. 6

Contrasting Soil pH Effects on Fungal and Bacterial Growth Suggest Functional Redundancy in Carbon Mineralization^{▽†}

Johannes Rousk,^{1*} Philip C. Brookes,² and Erland Bååth¹

- na gradientu pH (od 4.5 do 8.3) se pětinasobně zvýšil růst bakterií (Fig. 2A) a naopak pětinasobně snížil růst hub (Fig. 2 B)

Bakterie
(více na zásaditém)



Houby
(více na kyselém)

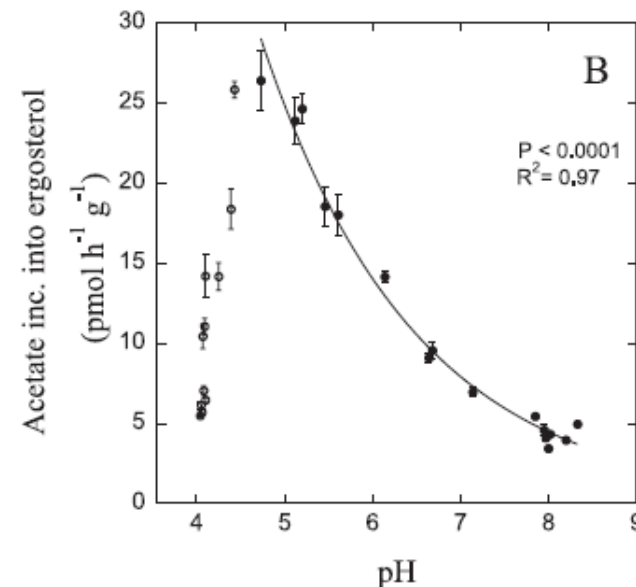


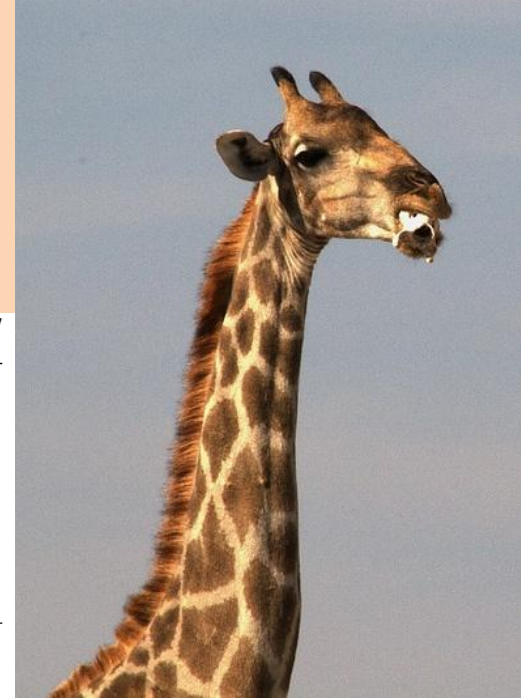
FIG. 2. Effect of pH on bacterial growth as measured by leucine incorporation (A) and on fungal growth as measured by acetate incorporation into ergosterol (B). Data for pHs less than pH 4.5 (open circles) were not used in the regression analyses (see Discussion). The error bars indicate ± 1 standard error ($n = 3$). inc., incorporation.

d) Megaherbivoři (např. žirafa, mamut) vyžadují velké množství minerálních živin v píci pro stavbu skeletu. V případě nedostupnosti: ADAPTACE nebo EXTINKCE

samec žirafy: hmotnost těla 1600 kg, hmotnost kostry 24 % - tj. 384 kg
... z toho cca 30 % sušina – 128 kg, obsah vápníku cca 20 % (25,6 kg)
a obsah fosforu cca 10 % (12,8 kg)

potřeba vápníku – preference Ca-bohatých dvouděložných rostlin

potřeba fosforu – často pozorovaná osteofagie (viz foto)



J. Zool., Lond. (2005) 267, 55–61 © 2005 The Zoological Society of London Printed in the United Kingdom doi:10.1017/S0952836905007247

The calcium and phosphorus content of giraffe (*Giraffa camelopardalis*) and buffalo (*Syncerus caffer*) skeletons

G. Mitchell^{1,2*}, O. L. van Schalkwyk² and J. D. Skinner²

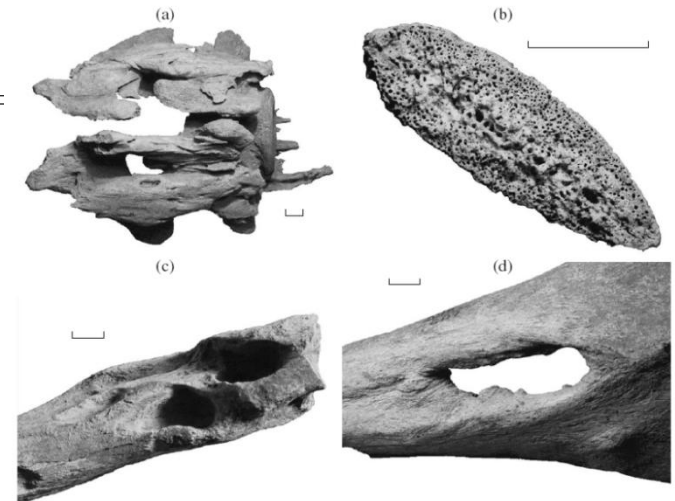
ISSN 0012-4966, *Doklady Biological Sciences*, 2009, Vol. 424, pp. 72–74. © Pleiades Publishing, Ltd., 2009.
Original Russian Text © S.V. Leshchinskiy, 2009, published in *Doklady Akademii Nauk*, 2009, Vol. 424, No. 6, pp. 840–842.

GENERAL BIOLOGY

Mineral Deficiency, Enzootic Diseases and Extinction of Mammoth of Northern Eurasia

S. V. Leshchinskiy

- **osteoporóza kostí mamutů na konci jejich éry**
- příčiny extinkce (oteplení, vyhubení) – nová teorie?
- vývoj vegetace s nedostatkem živin pro stavbu skeletu



Které prvky se skrývají pod termínem „živiny“?

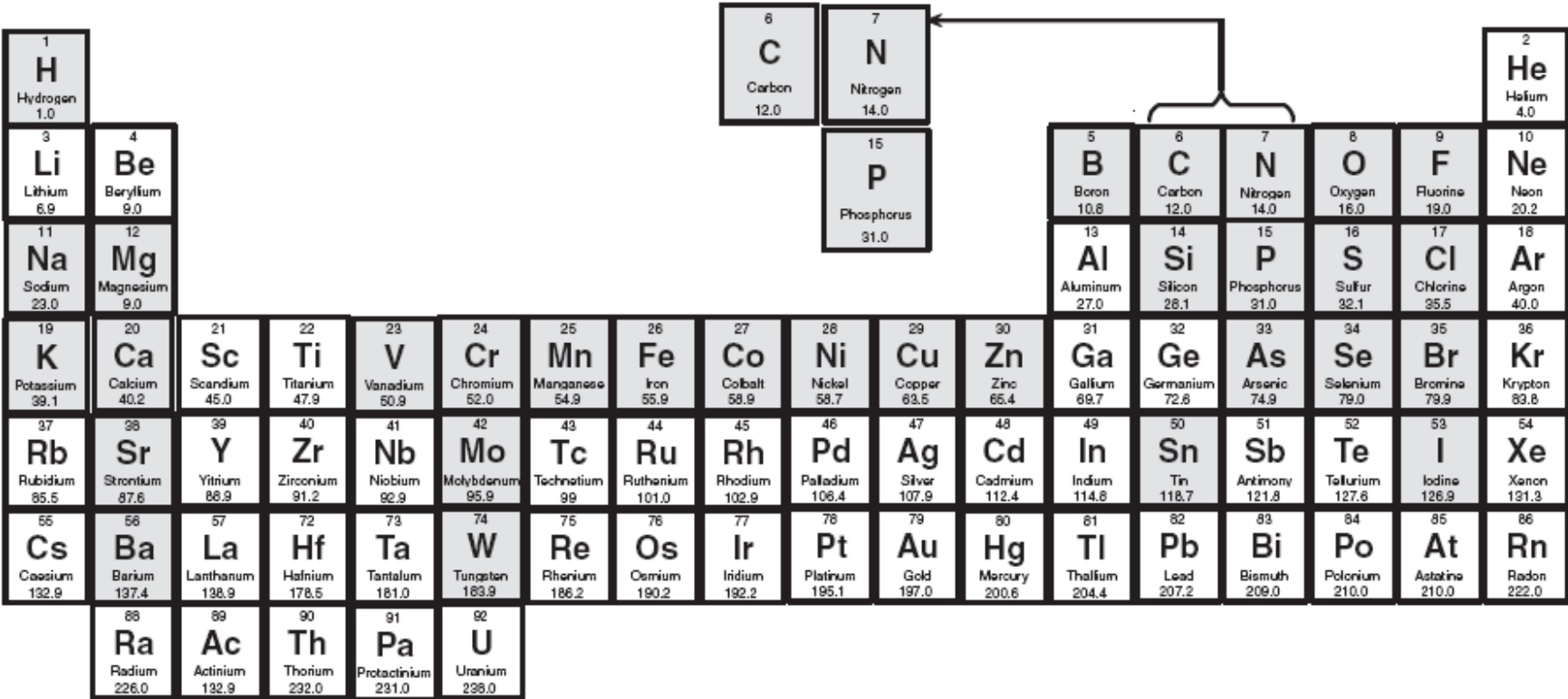


Fig. 1.1. Distribution in the periodic table of the elements known or believed to be essential for bacteria, plants, or animals (shaded) (from Williams and Frausto da Silva 1996). Ecological stoichiometry is much more advanced for the three elements C, N, and P than for the others, but its principles should be transportable throughout the periodic table.

(Sterner and Elser 2002)

Hladiny prvků v zemské kůře a v těle člověka

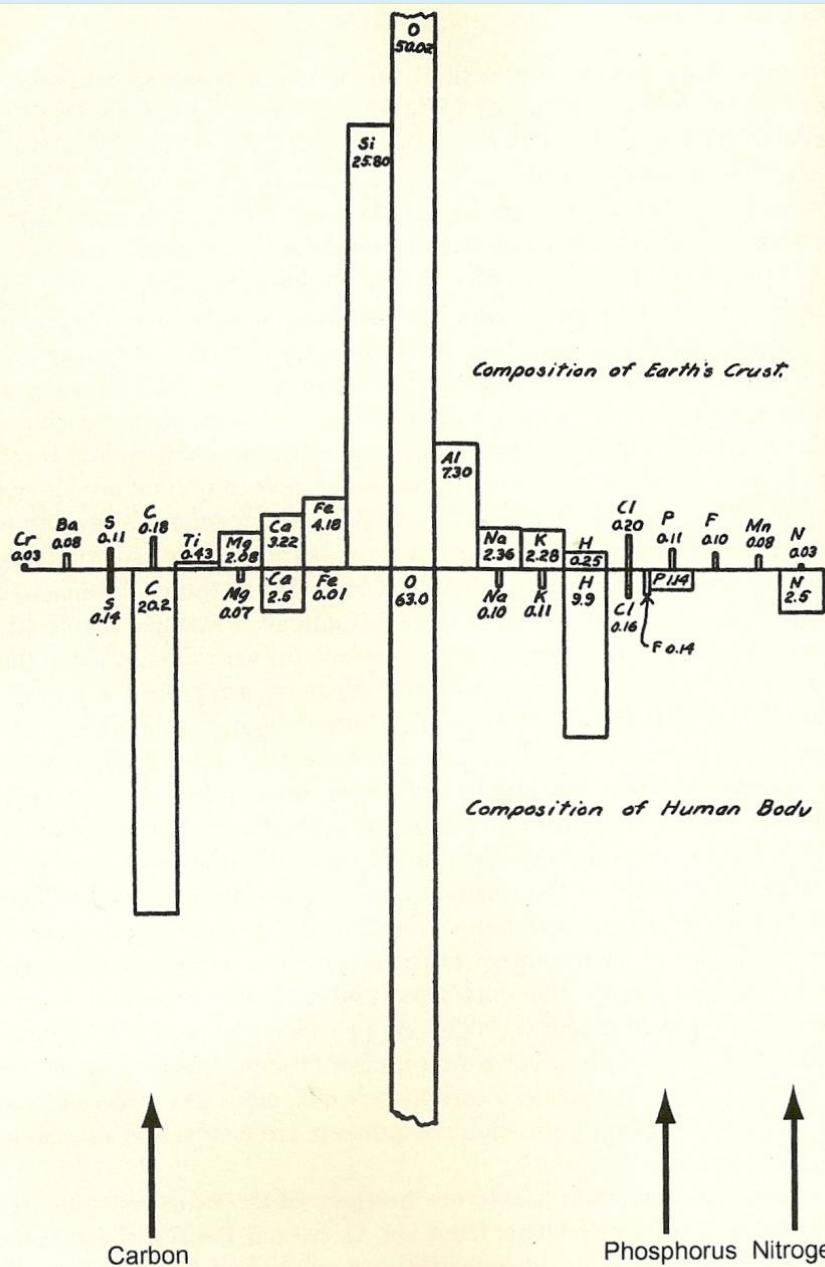


Fig. 2.1. A historical comparison of the elemental composition of the Earth's crust (upper bars) and of the human body (lower bars). The disproportionate abundance

Poměr prvků v těle člověka (Sterner and Elser 2002)

$$\begin{array}{ccccccccc} \text{H}_{375,000,000} & \text{O}_{132,000,000} & \text{C}_{85,700,000} & \text{N}_{6,430,000} & \text{Ca}_{1,500,000} & \text{P}_{1,020,000} & \text{S}_{206,000} \\ \text{Na}_{183,000} & \text{K}_{177,000} & \text{Cl}_{127,000} & \text{Mg}_{40,000} & \text{Si}_{38,600} & \text{Fe}_{2,680} & \text{Zn}_{2,110} & \text{Cu}_{76} & \text{I}_{14} & \text{Mn}_{13} \\ & & & & & & & \text{F}_{13} & \text{Cr}_7 & \text{Se}_4 & \text{Mo}_3 & \text{Co}_1 \end{array}$$

Primární funkce živin v organismech ...

TABLE 2.1

Primary functions and the chemical elements (or associated ions) involved in performing them for living things (modified from Table 6.2 of Fraústo da Silva and Williams 1991). Elements with a relatively minor role associated with a particular function are indicated in parentheses

<i>Function</i>	<i>Elements</i>	<i>Chemical Form</i>	<i>Examples</i>
Structural (biological polymers and support materials)	H, O, C, N, P, S, Si, B, F, Ca, (Mg), (Zn)	Involved in chemical compounds or sparingly soluble inorganic compounds	Biological molecules (Table 2.2); tissues; skeletons; shells; teeth; etc.
Electrochemical	H, Na, K, Cl, HPO_4^{2-} , (Mg), (Ca)	Free ions	Message transmission in nerves; cellular signaling; energy metabolism
Mechanical	Ca, HPO_4^{2-} , (Mg)	Free ions exchanging with bound ions	Muscle contraction
Catalytic (acid-base)	Zn, (Ni), (Fe), (Mn)	Complexed with enzymes	Digestion (Zn); hydrolysis of urea (Ni); PO_4 removal in acid media (Fe, Mn)
Catalytic (redox)	Fe, Cu, Mn, Mo, Se, (Co), (Ni), (V)	Complexed with enzymes	Reactions with O_2 (Fe, Cu); nitrogen fixation (Mo); reduction of nucleotides (Co)

(Sternner and Elser 2002)

Úložiště živin – vstupy – výstupy ...

- úložiště:
PŮDA (soil, zkratka v následujících diagramech: S)
BIOMASA (biomass, zkr. B)
OPAD (litter, zkr. L)
- vstupy:
srážky (precipitation, zkr. P), suché a mokré depozice (deposition)
zvětrávání hornin (weathering, zkr. W)
umělé vstupy (hnojiva)
- výstupy:
odtok (runoff, zkr. R)
vyplavení - vyluhování (leaching, zkr. Le)
umělé odstranění (sklizeň)

Kde je většina živin uložena závisí na:

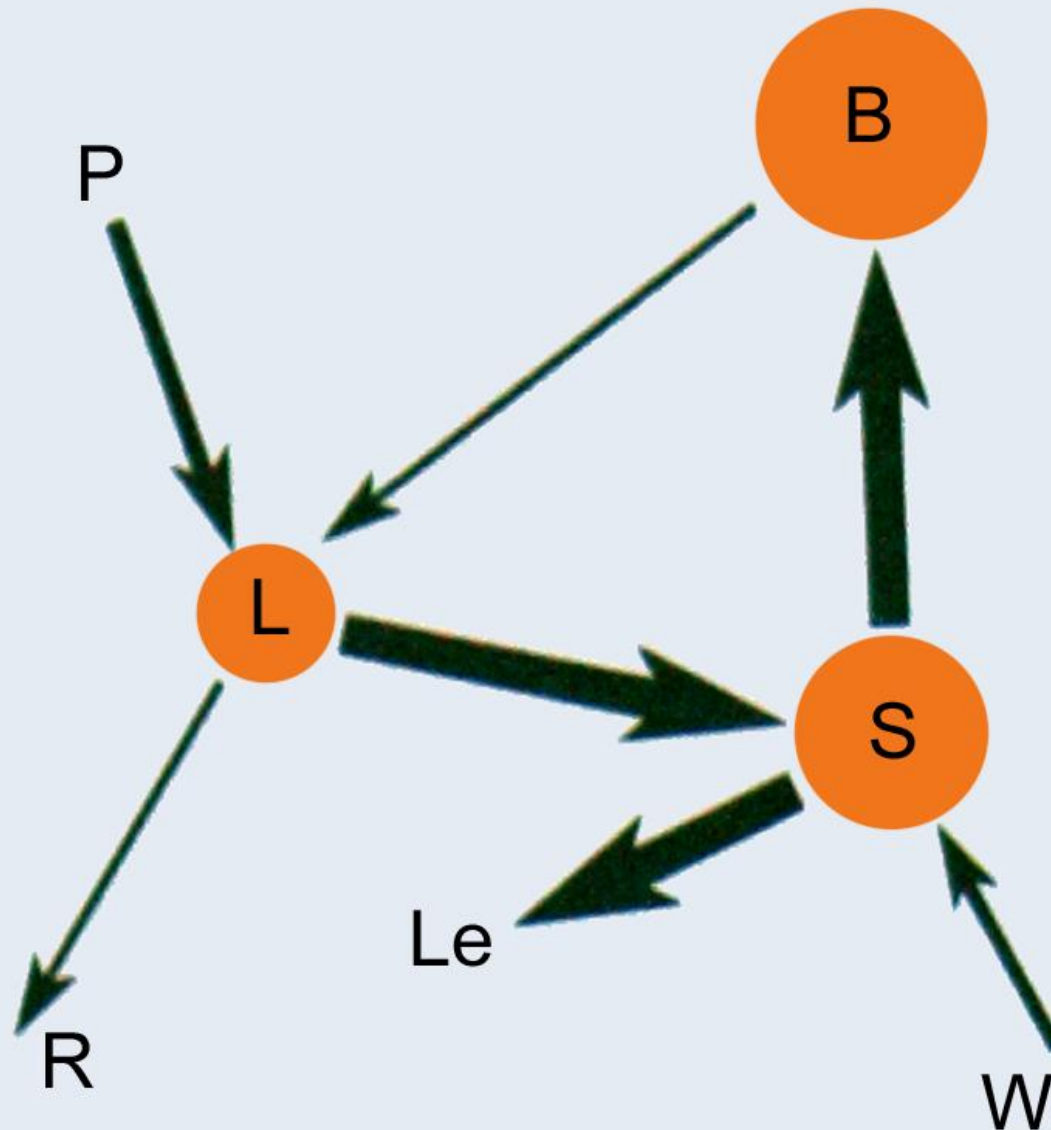
teplotě

srážkách

vegetačním typem (viz dále)

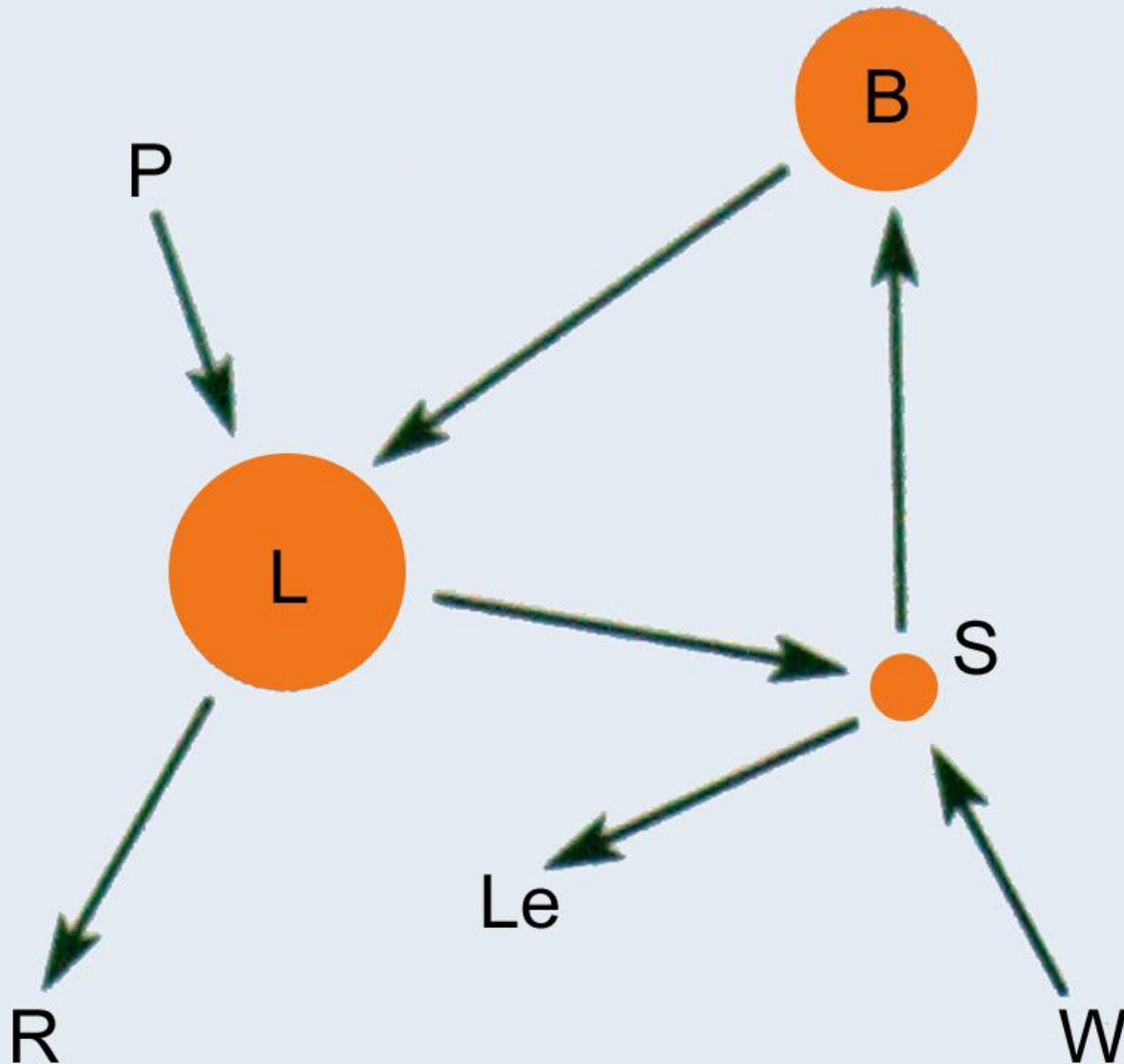
Opadavý listnatý les mírného pásu

- rovnováha mezi úložišti živin
- středně rychlý transfer živin



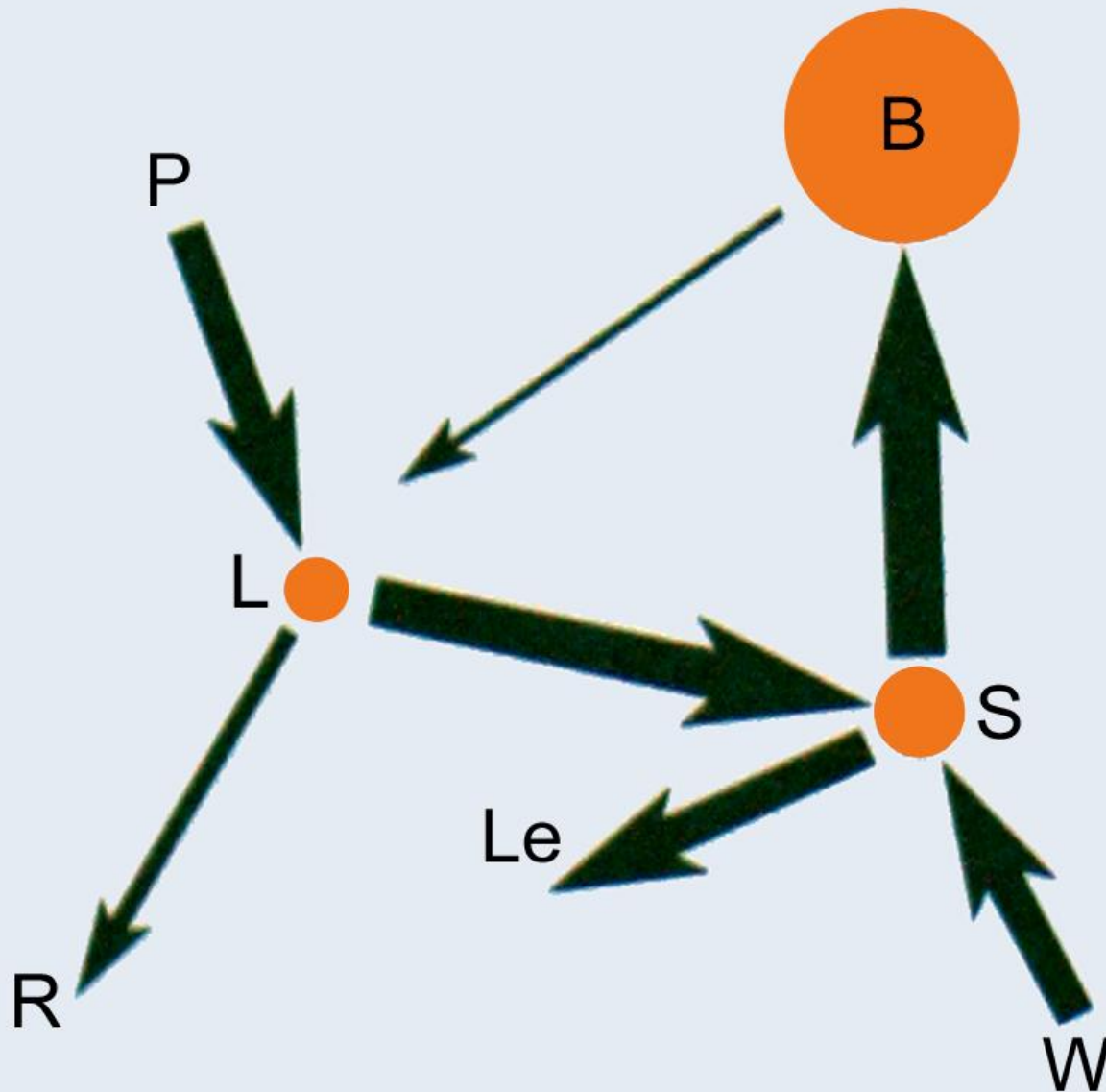
Boreální jehličnatý les

- opad (litter) je hlavní úložiště živin
- pomalý transfer živin

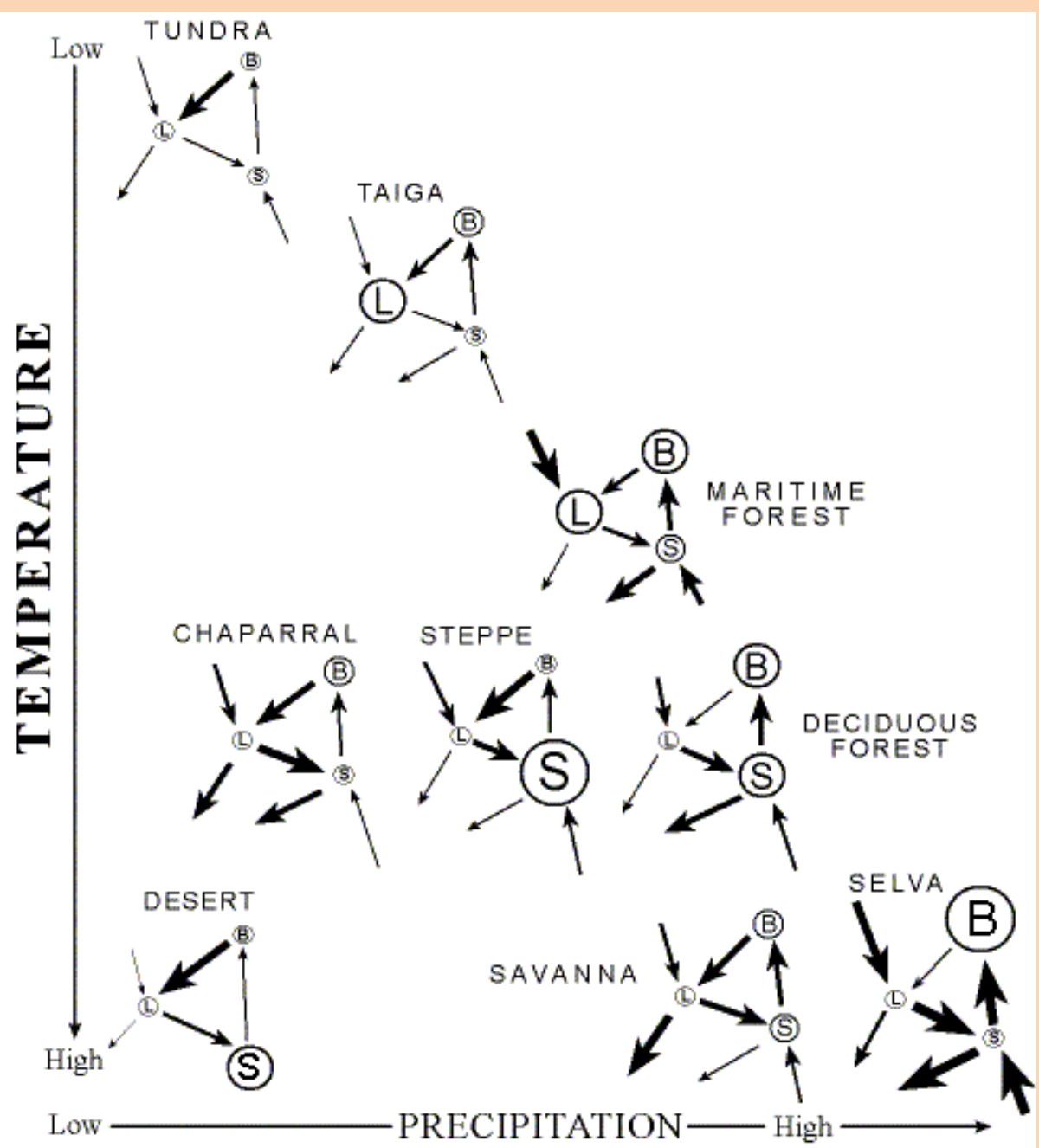


Tropický deštný les

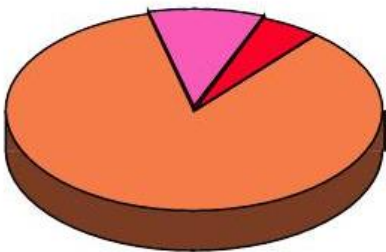
- biomasa (B) je hlavní úložiště živin
- rychlý transfer živin mezi úložišti



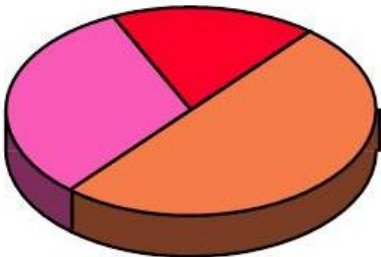
Velikost úložišť živin a transferů na gradientu teploty a srážek (biomy)



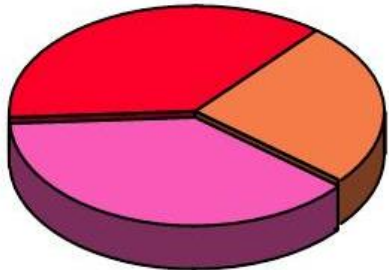
Rozdělení úložišť DUSÍKU - biomy



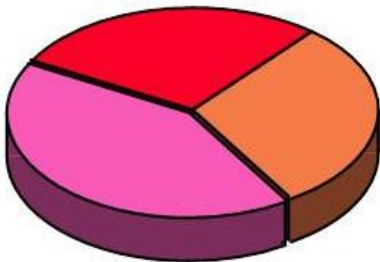
tundra



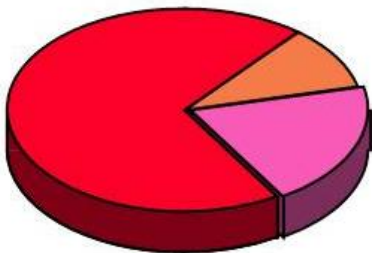
tajga



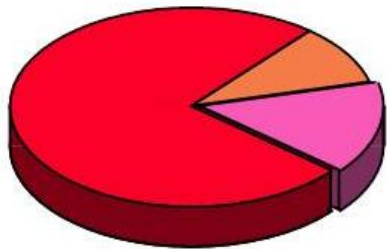
travní porost



opadavý listnatý les



savana



tropický deštný les

 půda

 nadzemní biomasa

 podzemní biomasa

Zastoupení živin v horninách ...

Table 2.2. Average concentrations (mg kg⁻¹) of nutrient elements in two igneous and three sedimentary rocks (data from Mason and Moore, 1982; Krauskopf and Bird, 1995).

	Granite	Basalt	Shale	Sandstone	Limestone
N	59	52	60	–	–
P	390	610	700	170	400
S	58	123	2,400	240	1,200
K	45,100	5,300	26,600	10,700	2,700
Na	24,600	16,000	9,600	3,300	400
Ca	9,900	78,300	22,100	39,100	302,300
Mg	2,400	39,900	15,000	7,000	47,000
Fe	13,700	77,600	47,200	9,800	3,800
Mn	195	1,280	850	10–100	1,100
Zn	45	86	95	16	20
Cu	13	110	45	1–10	4
Co	2.4	47	19	0.3	0.1
Cl	70	200	180	10	150
I	< 0.03	< 0.03	2.2	1.7	1.2
B	1.7	15	100	35	20
Mo	6.5	0.6	2.6	0.2	0.4
Se	0.007	0.3	0.6	0.05	0.08

Zastoupení živin v půdě, v rostlinách ... POMĚRY

Table 3.6. Typical plant : soil concentration ratios of nutrient elements for grassland in temperate regions.

	Typical concentration in soil DM	Typical concentration in herbage DM	Plant : soil concentration ratio (x : 1)
N (%)	0.28	2.8	10.0
P (%)	0.2	0.4	2.0
S (%)	0.10	0.35	3.5
K (%)	1.5	2.5	1.7
Na (%)	0.25	0.25	1.0
Ca (%)	1.8	0.6	0.33
Mg (%)	0.8	0.2	0.25
Fe (mg kg ⁻¹)	35,000	150	0.0004
Mn (mg kg ⁻¹)	1,600	165	0.10
Zn (mg kg ⁻¹)	150	37	0.25
Cu (mg kg ⁻¹)	30	9	0.3
Co (mg kg ⁻¹)	20	0.1	0.005
Cl (mg kg ⁻¹)	500	3,500	7.0
I (mg kg ⁻¹)	5	0.2	0.04
B (mg kg ⁻¹)	50	5	0.10
Mo (mg kg ⁻¹)	2.6	0.9	0.35
Se (mg kg ⁻¹)	0.4	0.05	0.12

(Whitehead 2000)

Zastoupení živin v rostlinách, v těle herbivorů ... POMĚRY

Table 4.6. Typical animal : plant concentration ratios, based on grass herbage and ruminant animals.

	Typical concentration in plant DM	Typical concentration in animal body DM ^a	Animal : plant concentration ratio (x : 1)
N (%)	2.8	9.00	3.2
P (%)	0.4	2.66	6.7
S (%)	0.35	0.50	1.4
K (%)	2.5	0.67	0.27
Na (%)	0.25	0.50	2.0
Ca (%)	0.6	4.66	7.8
Mg (%)	0.2	0.15	0.75
Cl (%)	0.35	0.33	0.94
Fe (mg kg ⁻¹)	150	133	0.89
Mn (mg kg ⁻¹)	165	1.2	0.007
Zn (mg kg ⁻¹)	37	83	2.2
Cu (mg kg ⁻¹)	9	9	1.0
Co (mg kg ⁻¹)	0.1	0.13	1.3
B (mg kg ⁻¹)	5	1.0	0.2
Mo (mg kg ⁻¹)	0.8	0.66	0.83
I (mg kg ⁻¹)	0.2	1.43	7.2
Se (mg kg ⁻¹)	0.05	1.2	24.0

^aDerived from data in Table 4.1 assuming live weight to contain 30% DM.

Cykly hlavních živin – kontrolní mechanismy a specifické vlastnosti

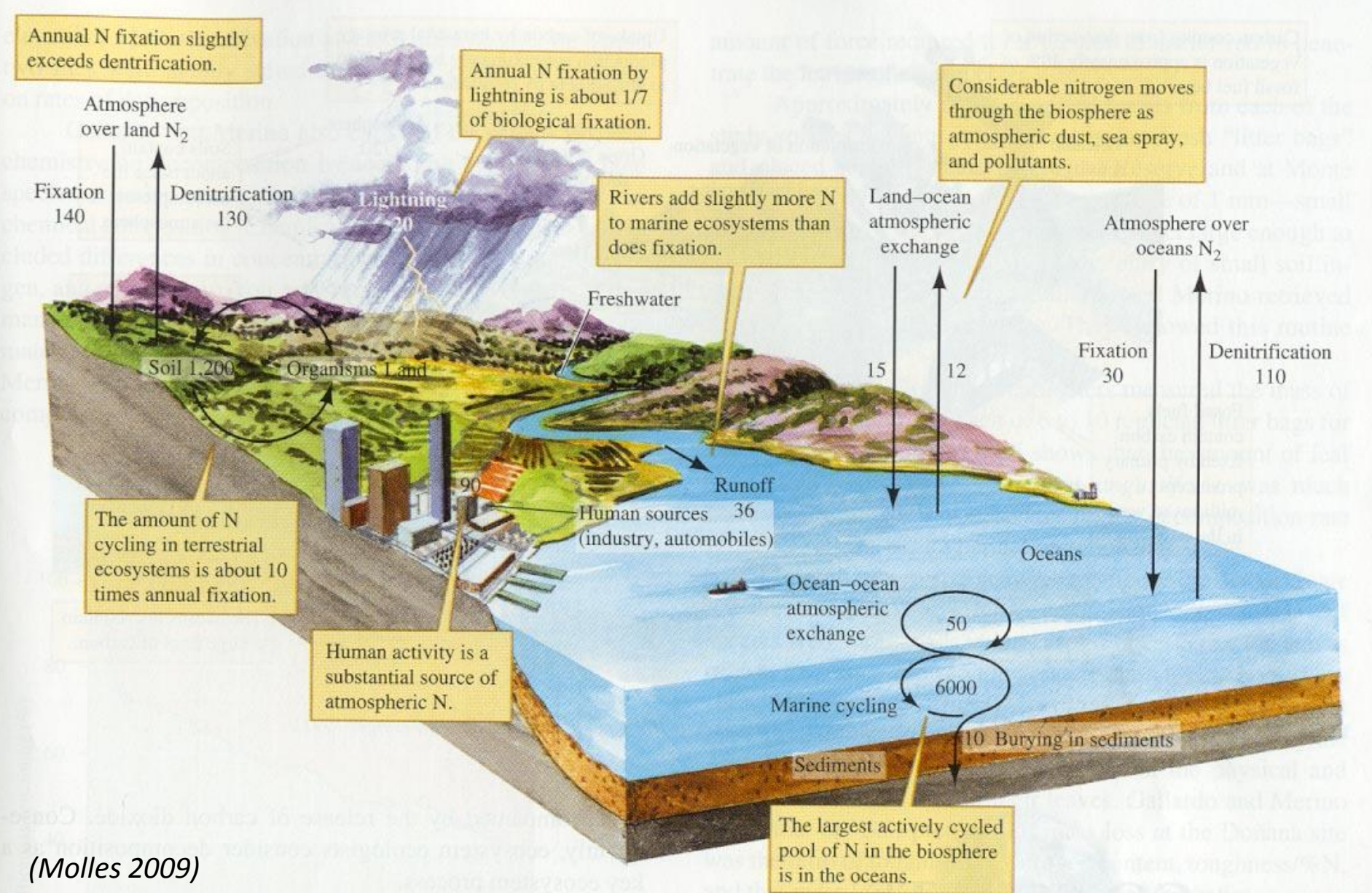
N	Biological	Gain	Never large inorganic accumulations in soils Usually limiting in N. hemisphere
P	Biological & Geochemical	Gain	High degree of soil adsorption Often limiting in sandy, old, or P-fixing soils (SE coastal plain, NW Coast, S. hemisphere)
S	Biological and/or Geochemical	Gain, 0, or loss	Inorganic (sulfate) form can be a major component of cycle Limiting only in pristine areas (Pac NW, Australia)
K	Biological & Geochemical	Loss	Foliar leaching is important pathway of return to forest floor Limiting in some sandy soils (New York, Cent. Europe)
Ca	Biological & Geochemical	Loss	No translocation Large variation between species Rarely limiting (only when soils are extremely acid and N is high; Smoky Mts, Cent. Europe)
Mg	Biological & Geochemical	Loss	Like Ca, but has translocation Limiting when bedrock is low and N is in excess (Sandy soils of E. US; Cent Europe)

(Johnson 2012)

Animal Waste Management

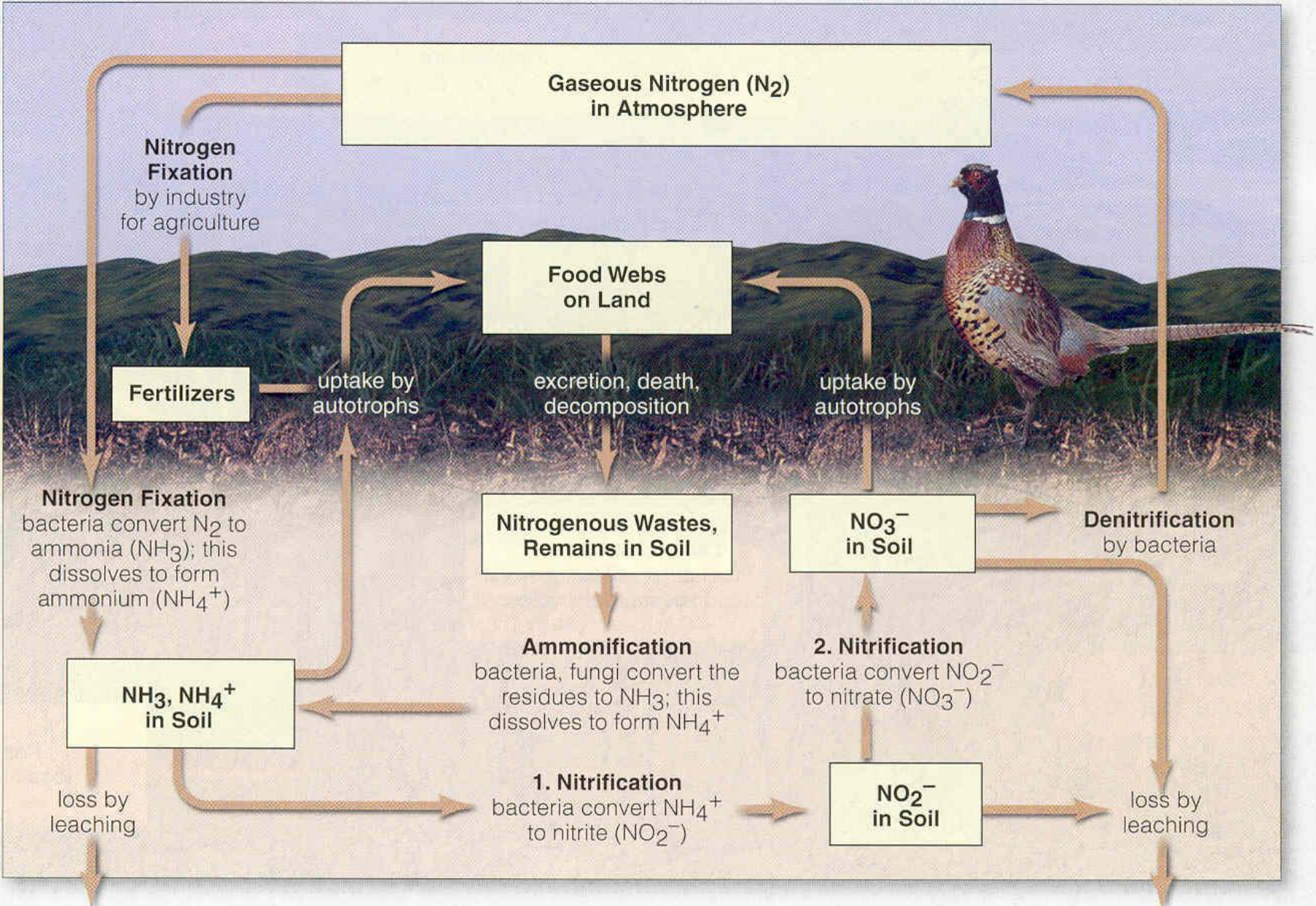


CYKLUS DUSÍKU – důležitá plynná fáze – globální c. (jednotky: megatuny ...10⁶ tun)



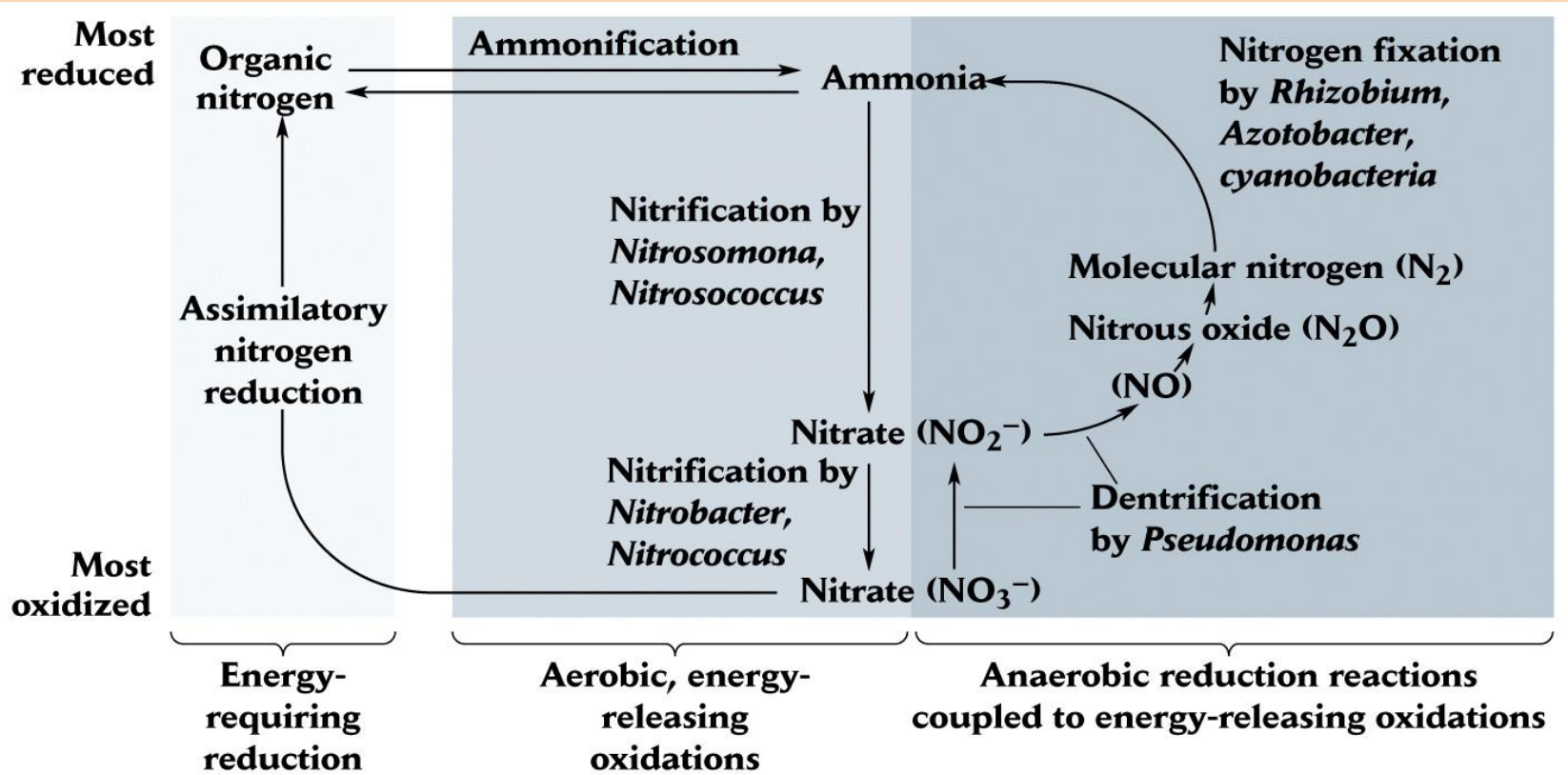
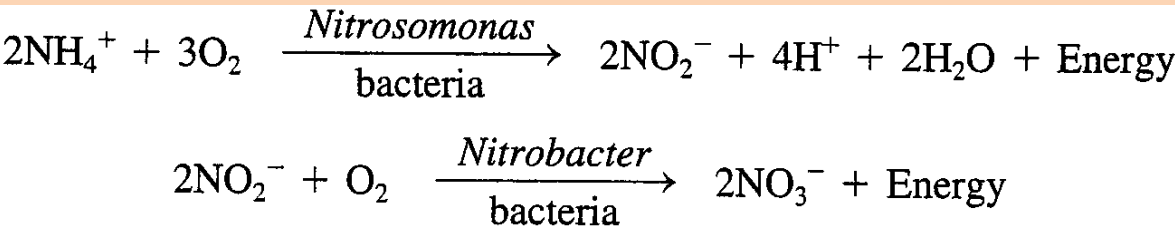
(Molles 2009)

CYKLUS DUSÍKU – přechod mezi jednotlivými fázemi – zejména BAKTERIE



CYKLUS DUSÍKU – aerobní (oxidace) a anaerobní (redukce) procesy přeměn dusíku

- 90% dusíku v půdě je v nedostupné formě (půdní organická hmota)
- asimilace NH_4^+ vyžaduje 2-5% rostl. energie, zatímco NO_3^- vyžaduje 15% energie



CYKLUS DUSÍKU – biochemické přeměny dusíku – OXIDACE a REDUKCE

NITROGEN OXIDATION STATE	-III	Ammonium NH ⁺ ₄	
	-II		
	-I	Hydroxylamine NH ₂ OH	
	0		Nitrogen Gas N ₂
	+I	Nitroxyl NOH	Nitrous Oxide N ₂ O
	+II		Nitric Oxide NO
	+III		Nitrite NO ⁻ ₂
	+IV		
	+V		Nitrate NO ⁻ ₃
		Aerobic	Anaerobic
		Nitrification	Denitrification

CYKLUS DUSÍKU NA PASTVINĚ ... Whitehead 2000

- cca 70% dusíku uvolněného z píče herbivory odchází **v moči (močovina)**

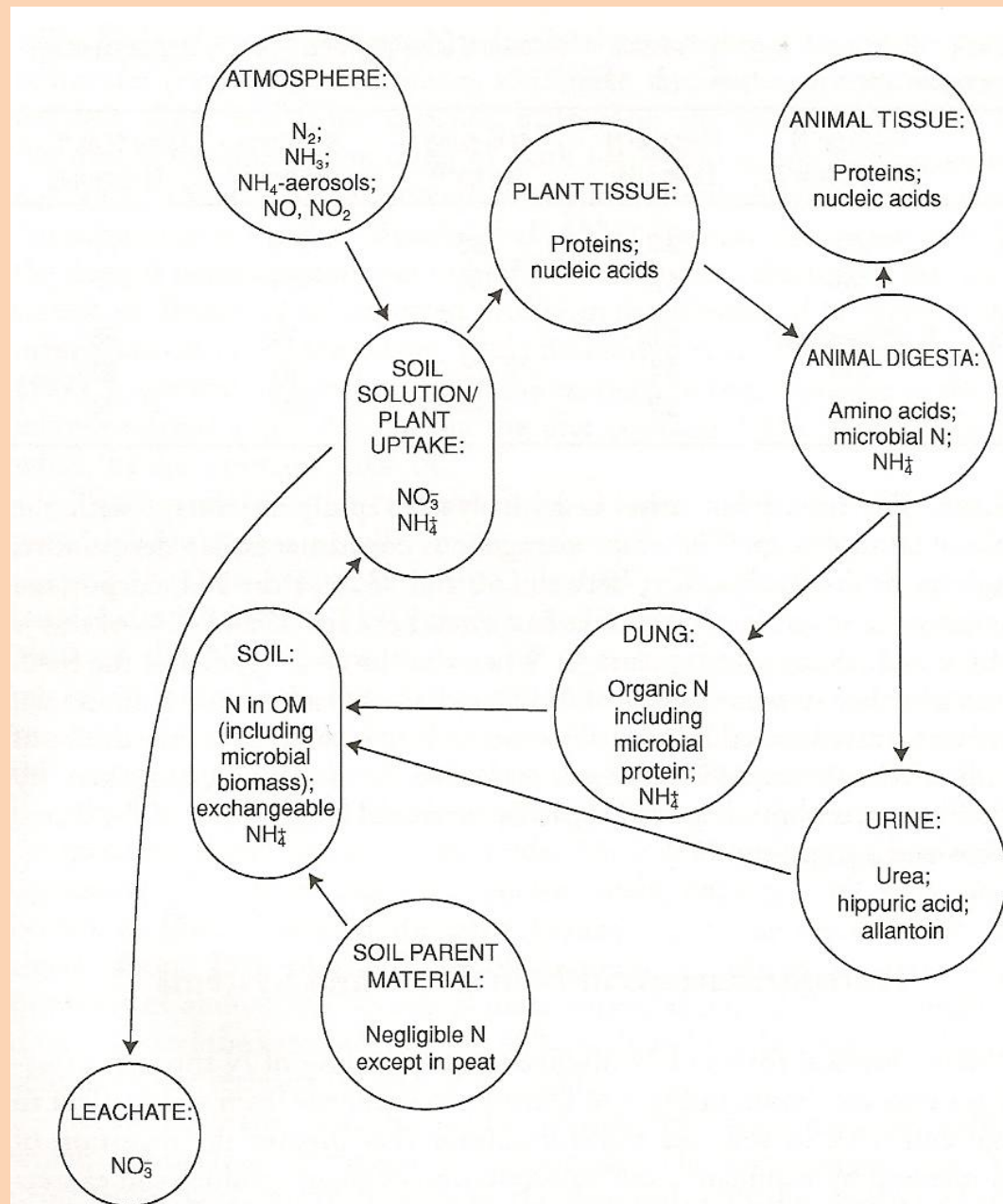
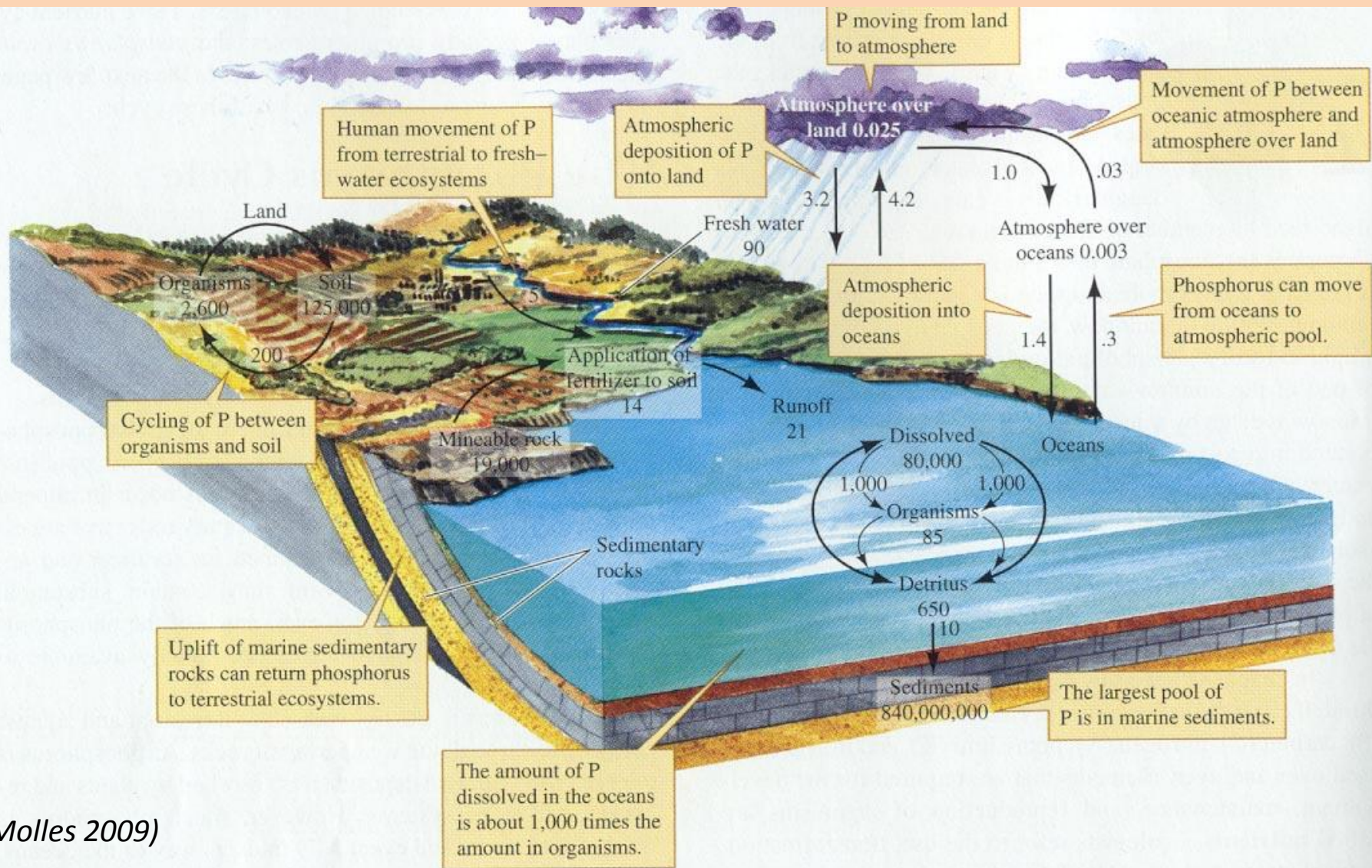


Fig. 5.6. Outline of the main forms of N involved in the cycling of N in grassland.

CYKLUS FOSFORU – bez plynné fáze – lokální cyklus – dlouhodobě glob. sedimentární (jednotky: megatuny ...10⁶ tun)



(Molles 2009)

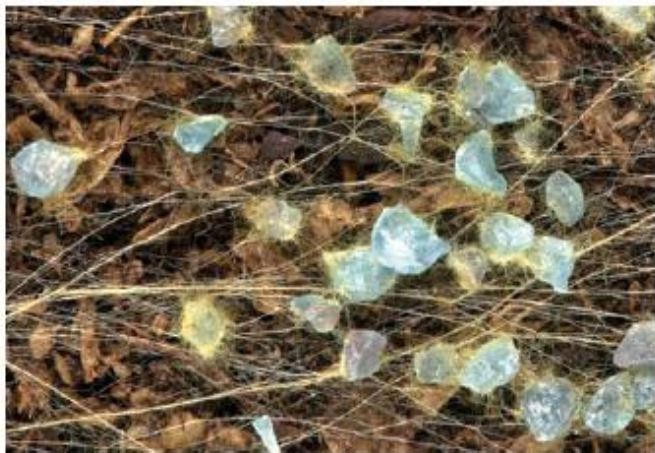


Fig. 6.2 Apatite grains (1 mm diameter) colonized by ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* in sterile microcosms. Reproduced from Smits et al. (2008), with permission

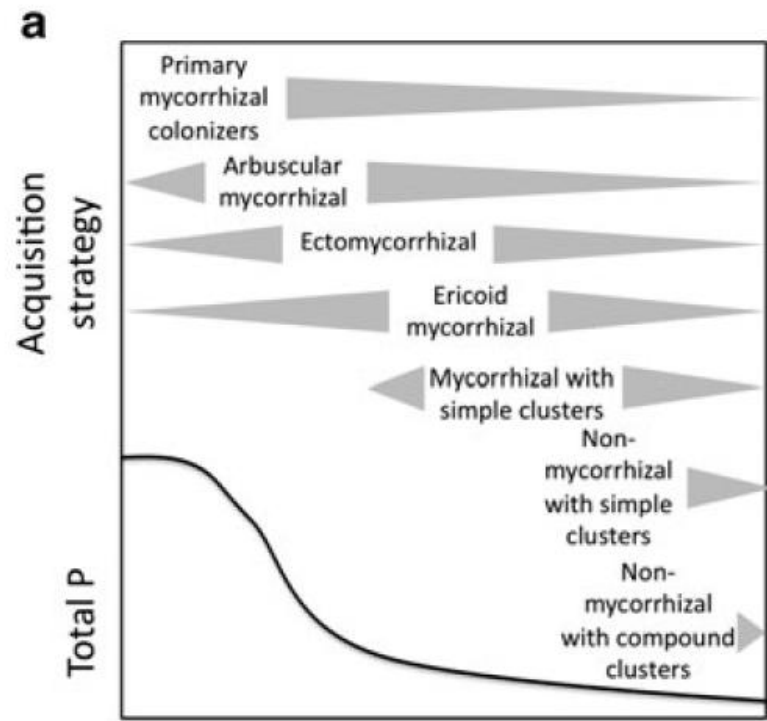


Fig. 14.7 Biological strategies for acquiring P.

Table 7.2 Stability constants of some organic acid–metal complexes determined at a 1:1 metal–ligand ratio at 25°C and zero ionic strength

Organic anion	Number of carboxylic groups	Fe ³⁺	Al ³⁺	Ca ²⁺
Citrate	3	11.5	7.9	4.9
Malate	2	7.1	6.0	2.7
Oxalate	2	7.5	6.1	4.9
Gluconate	1	37.2	2.0	1.2

Adapted from Martell and Smith (1977) and Jones (1998)

ZMĚNY FRAKČÍ FOSFORU BĚHEM PEDOGENEZE

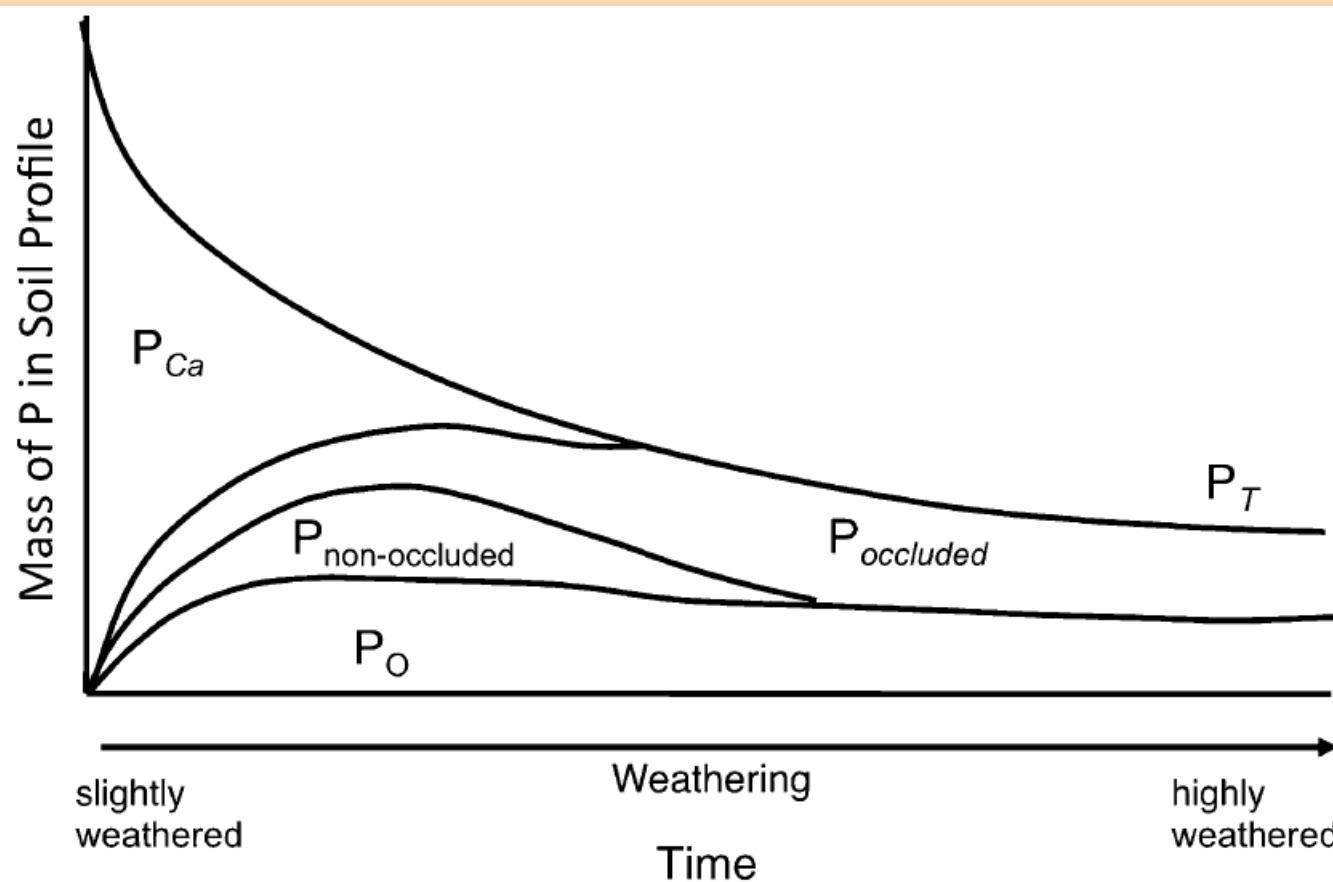


Fig. 14.1 Conceptual model modified from Walker and Syers (1976) showing variations in soil P pools during pedogenesis: P_T total soil P; P_{Ca} calcium phosphates; P_O organic matter P; $P_{occluded}$ sorbed P (relatively unavailable to organisms); $P_{nonoccluded}$ P in the soil solution (relatively available to organisms; often called “labile” P). The model suggests that the highly weathered soils (Ultisols and Oxisols) of many tropical forests have less total P, higher relative proportions of $P_{occluded}$ and P_O , and very little available P ($P_{nonoccluded}$) relative to soils at earlier stages of soil development

LIMITACE FOSFOREM – v pozdních stádiích vývoje ekosystémů

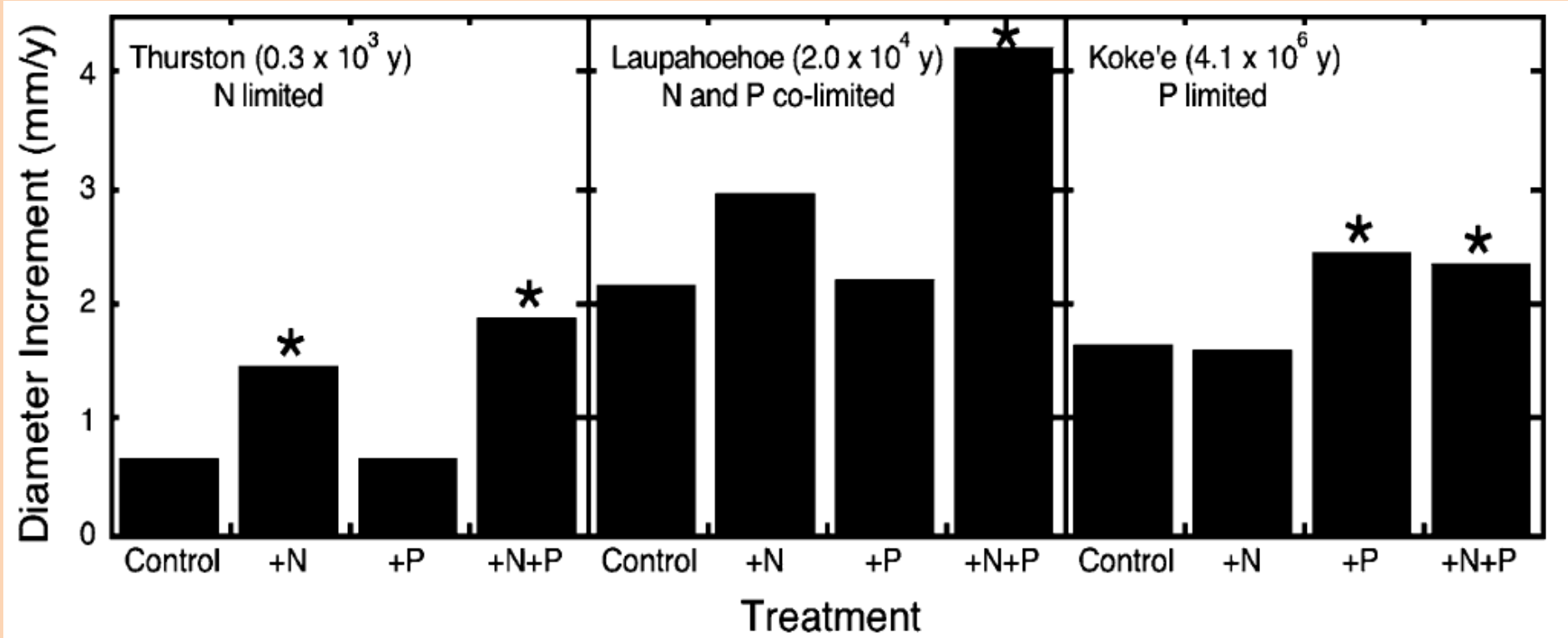


Fig. 14.2 Tree growth rates from a fertilization study along 4.1 million year substrate age gradient (modified from Vitousek and Farrington 1997). Bars show the means of tree growth (diameter increment) of *Metrosideros polymorpha* (the dominant tree species) for trees in control plots and in plots fertilized with N, P, and N + P. Within each site, treatment effects that were significantly different from the control are represented by *asterisks*. Data show that tree growth at the youngest site was N-limited, tree growth at the intermediate-aged site was colimited by N and P, and tree growth at the oldest site was P-limited

SCHOPNOST MOBILIZOVAT FOSFOR ... invazní druhy (Bünemann et al. 2009)

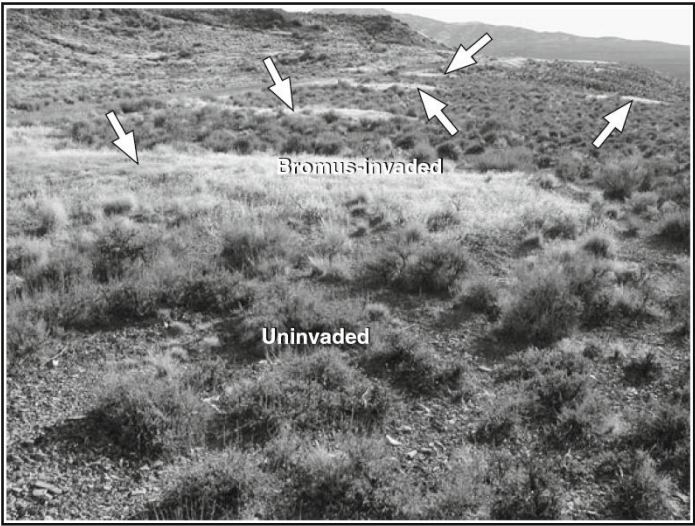


Fig. 15.6 An illustration of the patchy nature of *Bromus tectorum* invasion in many parts of the western USA (arrows mark the light-colored *Bromus* patches)

Bromus tectorum – svěřep střešní
... produkce kořenových exudátů

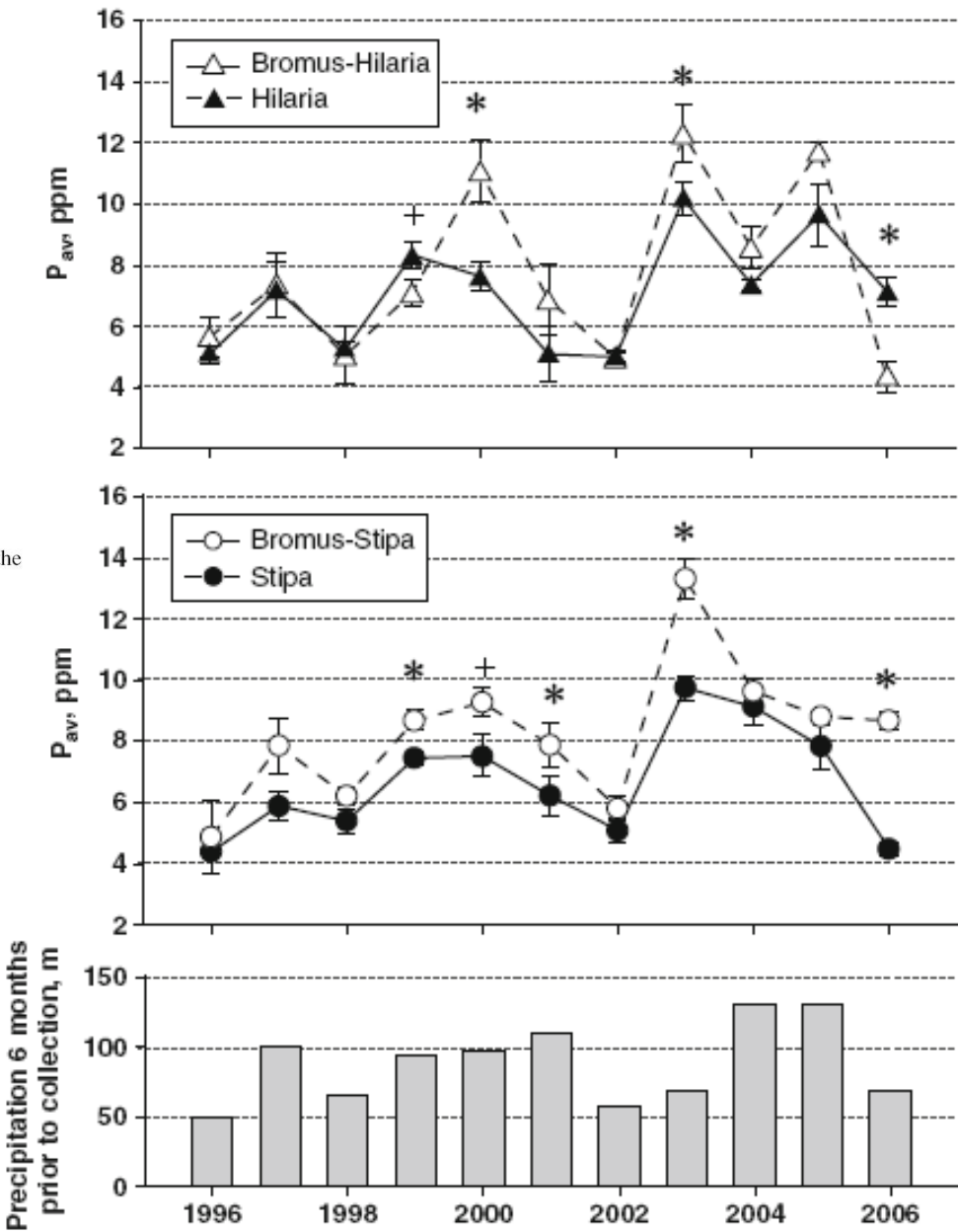


Fig. 15.9 Annual spring measures (May 1996–Apr 2006) of bicarbonate-extractable (available P) in a grassland never grazed by livestock (Canyonlands National Park) in SE Utah, USA. Upper

CYKLUS FOSFORU NA PASTVINĚ ... Whitehead 2000

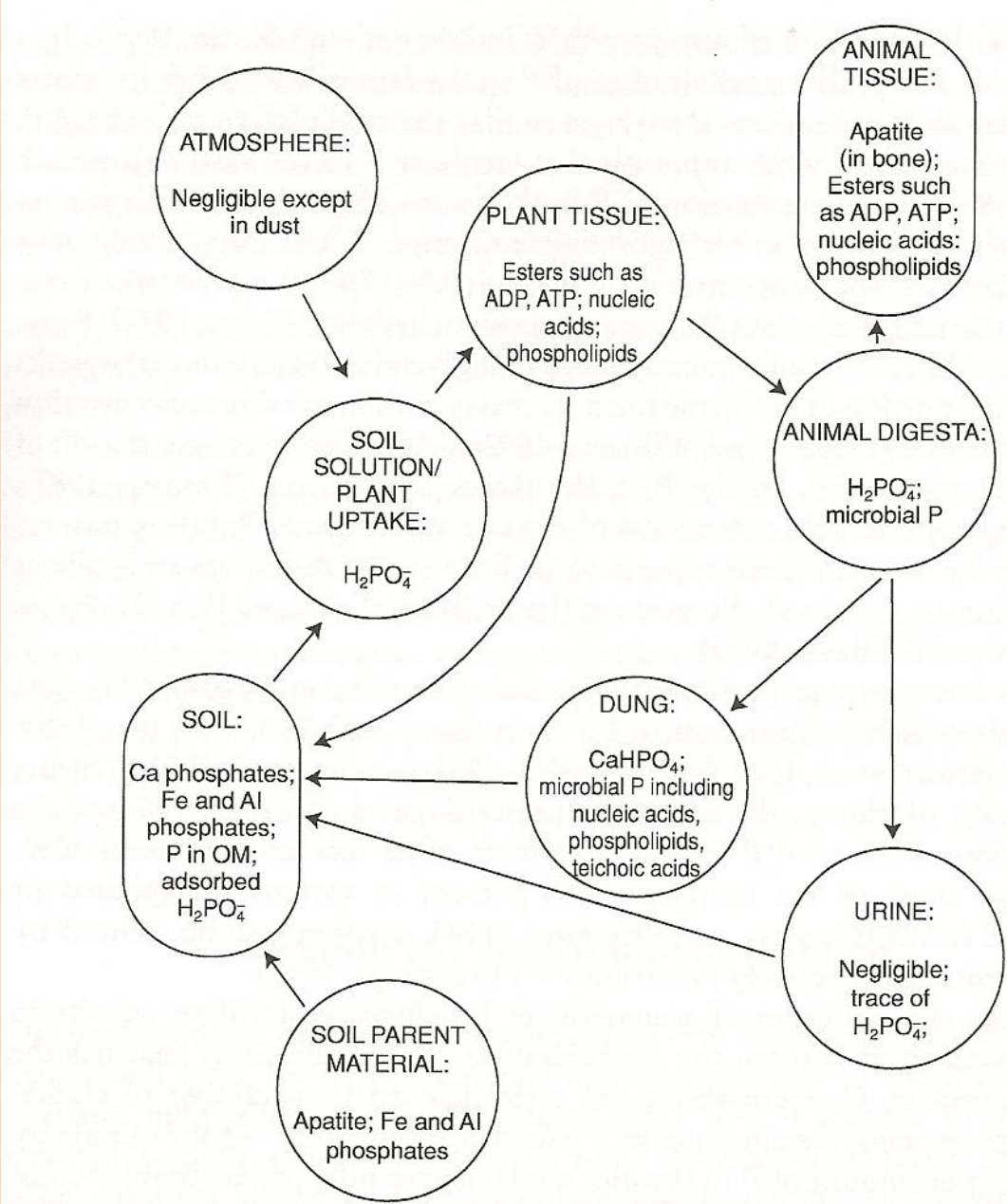
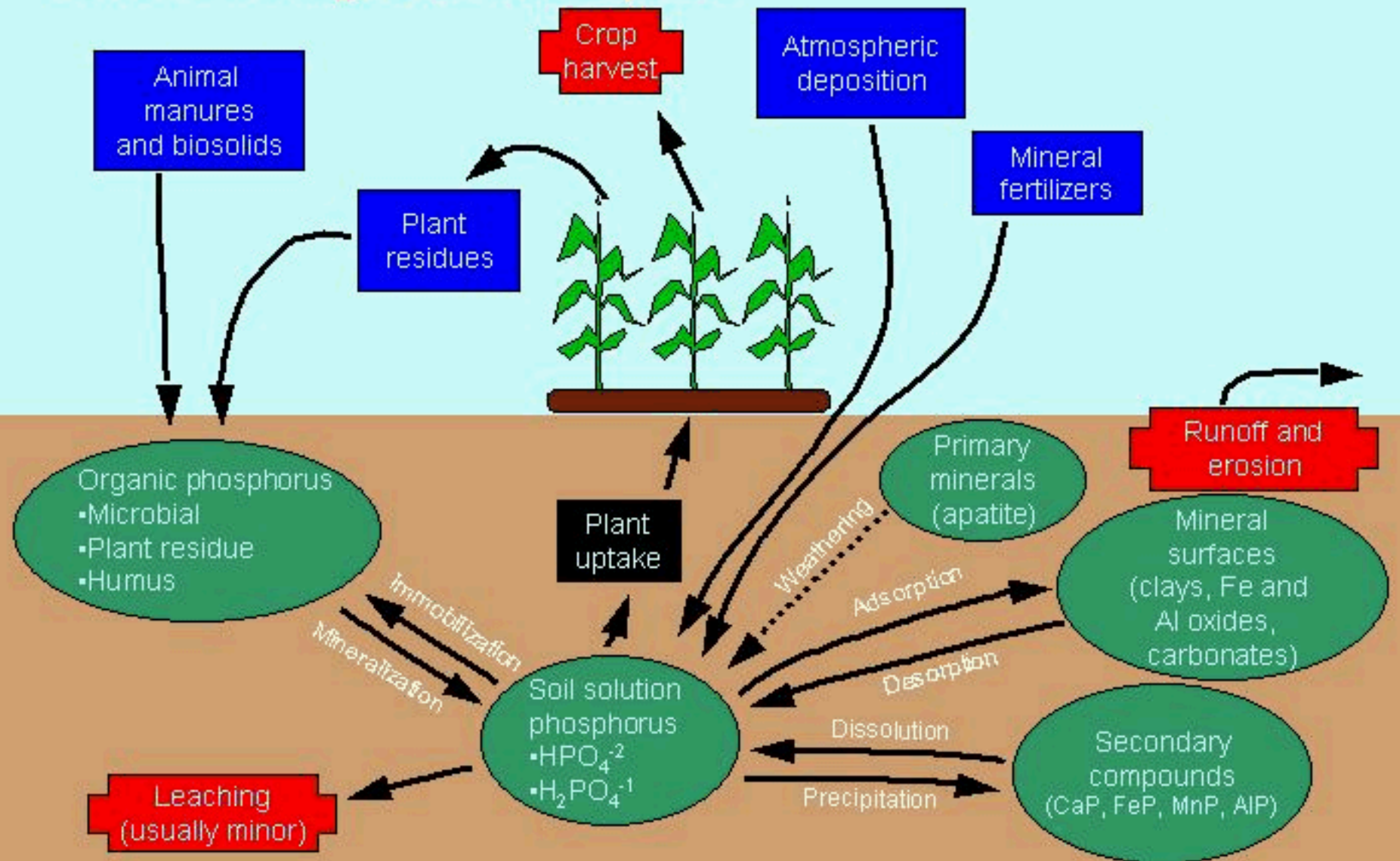


Fig. 6.4. Outline of the main forms of P involved in the cycling of P in grassland.

The Phosphorus Cycle



Koncentrace živin v hnoji (exkrementy) a kejďě (exkrementy + moč) ... rozdíly

Table 2.7. Some reported average concentrations of nutrient elements in cattle manures and slurries (% or mg kg⁻¹ in DM): (i) 400 samples, Maryland (Brady and Weil, 1999); (ii) monthly samples, 1 year, seven farms, North Carolina (Safley *et al.*, 1984); (iii) samples from six farms (Levi-Minzi *et al.*, 1986); (iv) average values (Van Dijk and Sturm, 1983); and (v) 13 farms, north-west Spain (Diaz-Fierros *et al.*, 1987).

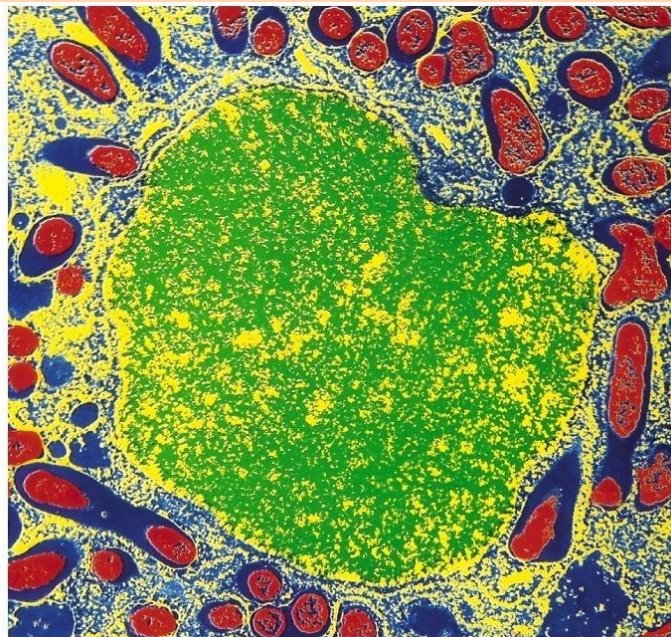
	(i) Manure, dairy cow, USA	(ii) Manure, dairy cow, USA	(iii) Manure, beef cattle, Italy	(iv) Slurry, cattle, The Netherlands	(v) Slurry, dairy cattle, Spain
N (%)	2.4	4.7	2.70	5.00	4.00
P (%)	0.7	0.95	0.88	1.05	0.70
S (%)	0.3	—	—	—	—
K (%)	2.1	2.18	3.37	5.67	4.15
Na (%)	—	0.41	—	—	0.98
Ca (%)	1.4	1.17	1.4	1.86	1.71
Mg (%)	0.8	0.60	0.6	0.90	0.70

Table 8.4. Estimated amounts (kg ha⁻¹ year⁻¹) of K, Na, Ca and Mg returned to the soil in the excreta of dairy cattle grazing at a density of 700 cow-days ha⁻¹ year⁻¹, assuming 25 l urine and 3.8 kg faecal DM cow⁻¹ day⁻¹, and typical concentrations derived from Tables 8.21 and 8.22.

	K	Na	Ca	Mg
Assumed concentration in urine (g l ⁻¹)	6.0	0.98	0.27	0.51
Return in urine (kg ha ⁻¹)	105	17	4.7	8.9
Assumed concentration in dung (% in DM)	0.86	0.20	1.65	0.55
Return in dung (kg ha ⁻¹)	23	5.3	44	14.6
Total return in urine + dung (kg ha ⁻¹)	128	22	49	24

Biologická fixace dusíku

- vyžaduje hodně energie (12 g asimilovaného uhlíku za 1 g fixovaného dusíku)
- energie ve formě ATP ... potřeba fosforu
- anaerobní podmínky - enzym **NITROGENÁZA** – vyžaduje Mo, Fe, S
- nesymbioticky fixovaný dusík – do 5 kg/ha/rok (heterotrofní bakterie *Azotobacter*, *Bacillus*)
- množství symbioticky fixovaného dusíku:
 - 1-2 kg/ha/rok ... lišejníky v lese
 - 300 kg/ha/rok ... olše
 - 400 kg/ha/rok ... vojtěška (Whitehead 2000)



-noduly
(hlízký na kořenech)

-řez hlízkou

Olše s hlízkami aktinomycety *Frankia*



Přehled symbiotických fixátorů dusíku (prokaryota) a jejich hostitelů

Table 2.1 Examples of some N₂-fixing bacteria and some of the possible plant symbiotic partners [see Sprent and Sprent (1990) and Sprent (2001) for a full discussion]

Bacterial group	Microsymbionts	Some possible host plant genera
Actinomycetes	<i>Frankia</i> gram-positivní	<i>Alnus</i> , <i>Casuarina</i> , <i>Myrica</i> , <i>Gymnostoma</i>
Cyanobacteria	<i>Nostoc</i> , <i>Anabaena</i>	Cycads, most li- chens and <i>Azolla</i>
Eubacteria (symbiotic)	<i>Azorhizobium</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Mesorhizobium</i> , <i>Rhizobium</i> gram-negativní	Woody perennial legumes – <i>Acacia</i> , <i>Calliandra</i> , <i>Chamaecrista</i> , <i>Erythrina</i> , <i>Leucaena</i> , <i>Robinia</i>
	<i>Sinorhizobium</i>	Herbaceous legume species – <i>Arachis</i> , <i>Cicer</i> , <i>Glycine</i> , <i>Lotus</i> , <i>Lupinus</i> , <i>Medicago</i> , <i>Pisum</i> , <i>Trifolium</i> , <i>Vicia</i>
	<i>Blastobacter</i> , <i>Burkhold- eria</i> , <i>Devosia</i> , <i>Ralstonia</i>	See Chen et al. 2003
Eubacteria (asymbiotic)	<i>Acetobacter</i> , <i>Azospirillum</i> , <i>Beijerinckia</i> , <i>Herbaspirillum</i> , <i>Klebsiella</i> , <i>Pseudomonas</i>	See James 2000

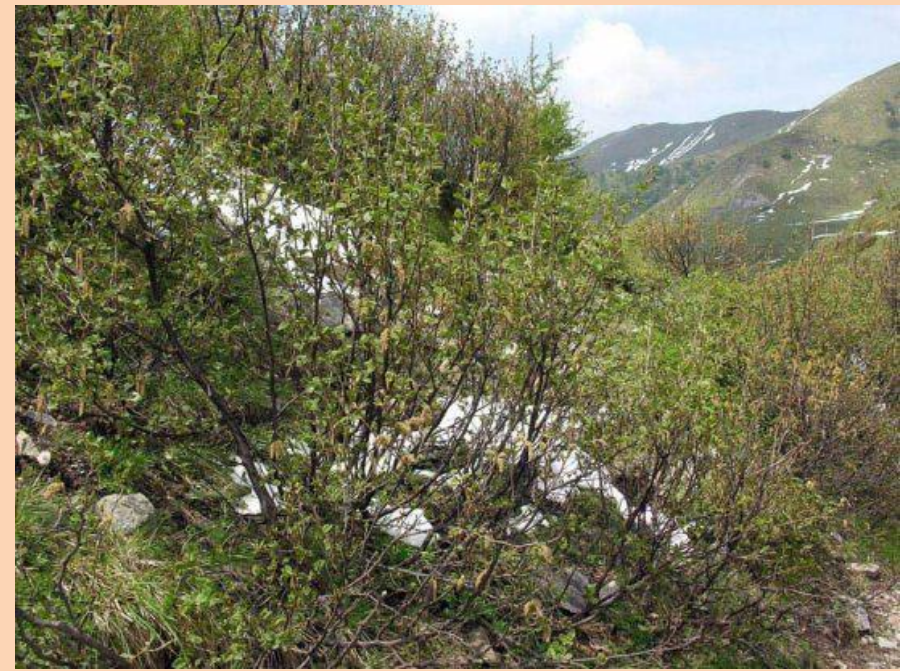


rýžové pole s azolou

Kde najdeme převážně rostliny fixující dusík – první stádia sukcese, po požárech



lišejníky



Alnus viridis



Ceanothus fendleri – latnatec
Rhamnaceae – řešetlákovité

- sukcese pro požáru
- Oregon, USA

MINERALIZACE DUSÍKU závislá na poměru C:N (při hodnotách < 20-30, nad tyto hodnoty imobilizace)

- pouze 1-5% dusíku v půdě v minerální formě
- amonné ionty adsorbují na jílové minerály (pouze vzácně volatilizace – při vysokém pH, např. hnojení močovinou)
- nitrifikace amonných iontů na dusičnany je předpokladem vyplavování (při hnojení močovinou použití látek zabraňujících nitrifikaci)

MINERALIZACE FOSFORU závislá na poměru C:P (při hodnotách <200, nad 300 imobilizace)

- fosfor se nevyplavuje (při nadměrném hnojení budování zásoby na desítky let)

Table 5.2. Typical C : N ratios of plant residues, animal excreta and the biomass of soil microorganisms and earthworms decomposing in grassland soils.

	C (% in DM)	N (% in DM)	C : N ratio	Reference
Dead grass herbage, little or no fertilizer N	48.4	1.1	44 : 1	Whitehead, 1995
Dead grass herbage, high rate of fertilizer N	48.4	2.5	19 : 1	Whitehead, 1995
Dead clover herbage	48.4	2.7	18 : 1	Whitehead, 1995
Grass roots, little or no fertilizer N	49.4	1.07	46 : 1	Whitehead, 1970
Grass roots, high rate of fertilizer N	48.5	1.64	30 : 1	Whitehead, 1970
White clover roots	50.2	3.77	13 : 1	Whitehead, 1970
Faeces of cattle or sheep	48	2.4	20 : 1	See p. 122
Urine of cattle or sheep	43	11.0	3.9 : 1	See p. 122
Farmyard manure	37	2.8	13 : 1	Jenkinson, 1981
Bacteria	50	15.0	3.3 : 1	Jenkinson, 1981
Actinomycetes	50	11.0	4.5 : 1	Jenkinson, 1981
Fungi	44	3.4	13 : 1	Jenkinson, 1981
Earthworms	46	10.0	4.6 : 1	Jenkinson, 1981

C : N poměr rozhodující pro rychlost dekompozice organického materiálu

Odumřelá organická hmota (litter types)

vojtěška (alfa-alfa)	13:1
jetel (clover)	20:1
sláma (straw)	80:1
opad listnatých dřevin (deciduous)	40:1 to 80:1
opad listnatých dřevin (coniferous)	60:1 to 130:1
dřevo	250:1 to 600:1
Půdní organická hmota	12:1 to 50:1

- mikroflóra potřebuje nejdříve inkorporovat dusík z půdy do většiny druhů opadu, aby mohla být nastartovaná dekompozice ($C:N < 20-30$)
- opad s vysokým C:N může způsobovat deficienci dusíku v půdním roztoku
- během dekompozice dochází k uvolňování uhlíku ve formě CO_2 , C:N tak postupně klesá
- lignin:N poměr také dobrý prediktor dekompozice (více ligninu – pomalejší rozklad)
...lignin imobilizuje dusík chemicky (podobně vliv taninů)

Příklad 1

- C:N poměr organického materiálu (opadu) = 48:1
- C:N mikroflóry = 6:1
- účinnost využití uhlíku mikroflórou (C use efficiency) = 50%
- ze 48 jednotek spotřebovaného uhlíku:
 - 24 jednotek unikne jako CO_2
 - 24 jednotek je inkorporováno do mikrobiální biomasy
- pro inkorporaci 24 jednotek uhlíku, mikroflóra potřebuje $24/6 = 4$ jednotky dusíku
- nicméně pouze 1 jednotka dusíku pochází z dekompozice 48 jednotek uhlíku
- **3 jednotky dusíku jsou imobilizované v mikrobiální biomase na rozklad 48 jednotek uhlíku**

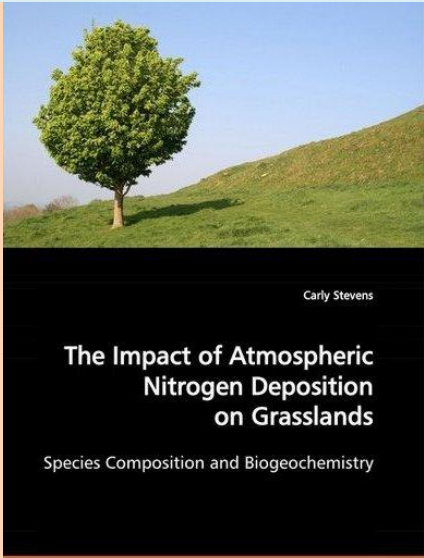
Table 2.4. Deposition of nutrient elements at three rural sites in the UK: average annual amounts (kg or g ha⁻¹ year⁻¹) during the period 1972–1981 (Cawse, 1987).

	Range for three sites	Mean
N (nitrate only) (kg)	36–44	40
S (sulphate only) (kg)	43–58	52
K (kg)	9–20	15
Na (kg)	21–41	29
Ca (kg)	15–19	17
Mg (kg)	5–11	7.2
Cl (kg)	42–74	54
Fe (g)	1400–5700	3100
Mn (g)	90–200	135
Zn (g)	480–1000	660
Cu (g)	170–250	220
Co (g)	1.6–6.0	3.3
I (g)	< 30–< 70	< 50
Mo (g)	< 10	< 10
Se (g)	2.8–5.2	4.0

Vliv atmosférické depozice dusíku na travní porosty ... Stevens 2009

Variable (Units) (direction/significance of correlation)	Abbreviation	Range
Total nitrogen deposition ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$) (-)	Ndep	6.2 – 36.3
Total deposition $\text{NH}_3 + \text{NH}_4^+$ ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$) (-)	N-red	2.8 – 31.2
Total deposition $\text{NO} + \text{NO}_2 + \text{NO}_3^-$ ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$) (-)	N-ox	2.2 – 12.6
Sulphate deposition ($\text{kg SO}_4^{2-} \text{ S ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$) (-)	Sdep	6.6 – 28.7
Acid deposition (total N + total S, $\text{kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$) (-)	Aciddep	13.0 – 61.4
Mean annual temperature ($^{\circ}\text{C}$) (-)	Temp	6.6 – 10.6
Mean annual precipitation (mm) (+)	MAP	594 - 3038
Mean annual actual evapotranspiration (mm) (-)	AE	35.7 – 49.3
Mean annual potential evapotranspiration (mm) (-)	PE	35.8 – 54.3
Mean annual soil moisture deficit (mm) (-)	SMD	3.4 – 51.4
Altitude (m) (-)	Altitude	15- 692
Litter cover (%) NS	Litter	0 - 24
Slope ($^{\circ}$) NS	Slope	0 - 60
Aspect ($^{\circ}$) NS	Aspect	0 - 315
Grazing intensity (visual inspection, scale 1-3) NS	Grazing	1 - 3
Enclosure (presence or absence) NS	Enclosure	Presence/absence

Table 3.1. Variables examined for relationships to plant species richness (number of species per quadrat). All variables were significantly correlated with plant species richness ($p < 0.05$), except where marked NS for not significant. + shows a positive correlation and – a negative correlation.



-na celkové depozici dusíku se nejvíce podílejí NH_3 a NH_4^+

- depozice dusíku snižují pH půdy

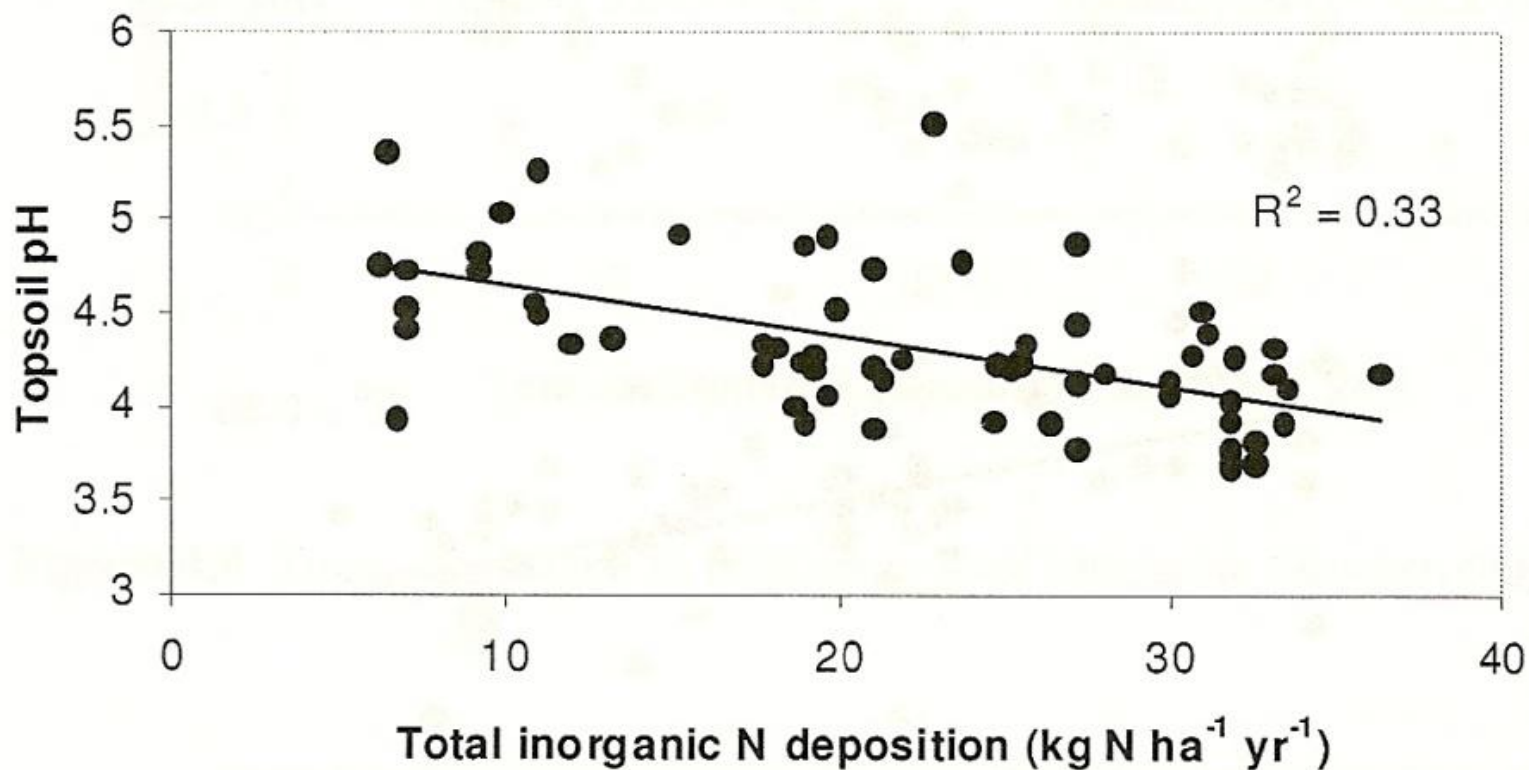
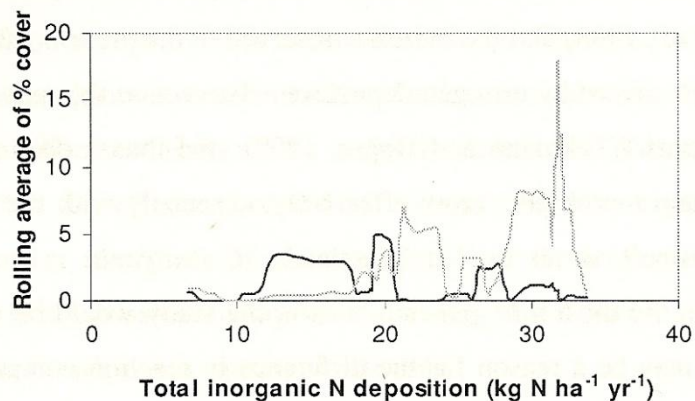
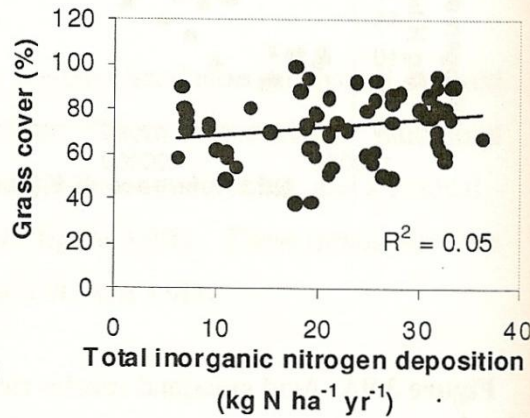
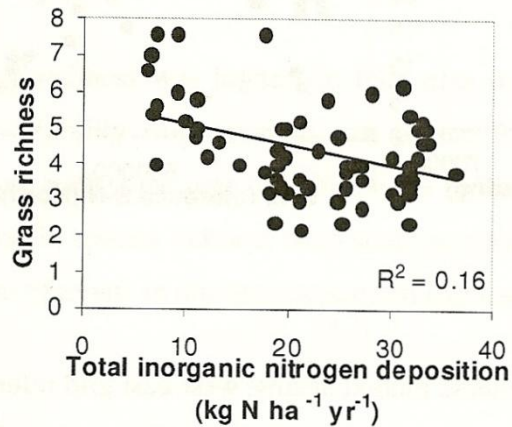
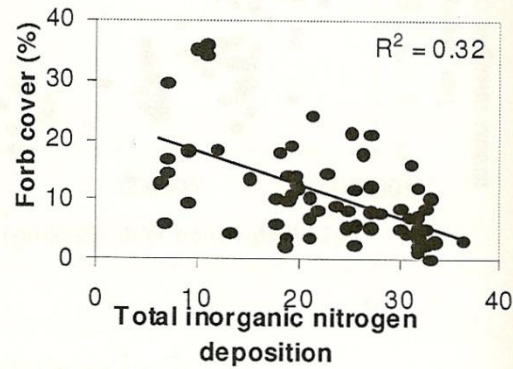
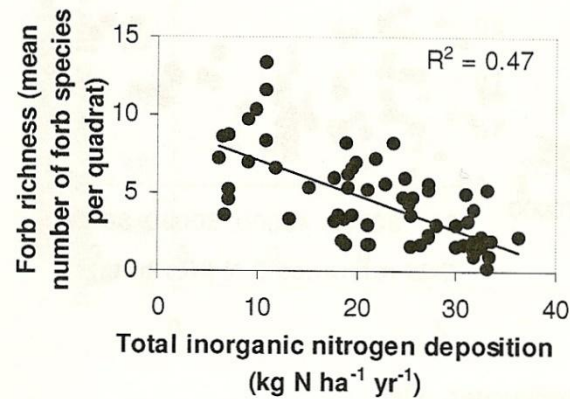


Figure 4.1 Decline in topsoil pH with increasing N deposition.

Vliv atmosférické depozice dusíku na travní porosty ... Stevens 2009



vřes – *Calluna vulgaris*, Anglie

smilka – *Nardus stricta*, Skotsko



Vliv atmosférické depozice dusíku na travní porosty ... Stevens 2009

Metal	Topsoil		Subsoil	
	Total N deposition	Topsoil pH	Total N deposition	Subsoil pH
Lithium	** (-)	** (+)	** (-)	** (+)
Sodium	** (-)	** (+)	** (-)	* (+)
Magnesium	** (-)	** (+)	* (-)	
Aluminium	* (+)		** (+)	** (-)
Calcium				* (+)
Chromium	** (-)			
Manganese		* (+)		
Iron				
Nickel	** (-)			
Copper				
Arsenic	** (+)	** (-)	** (+)	** (-)
Barium	* (-)			** (+)
Lead	** (+)	** (-)	** (+)	** (-)

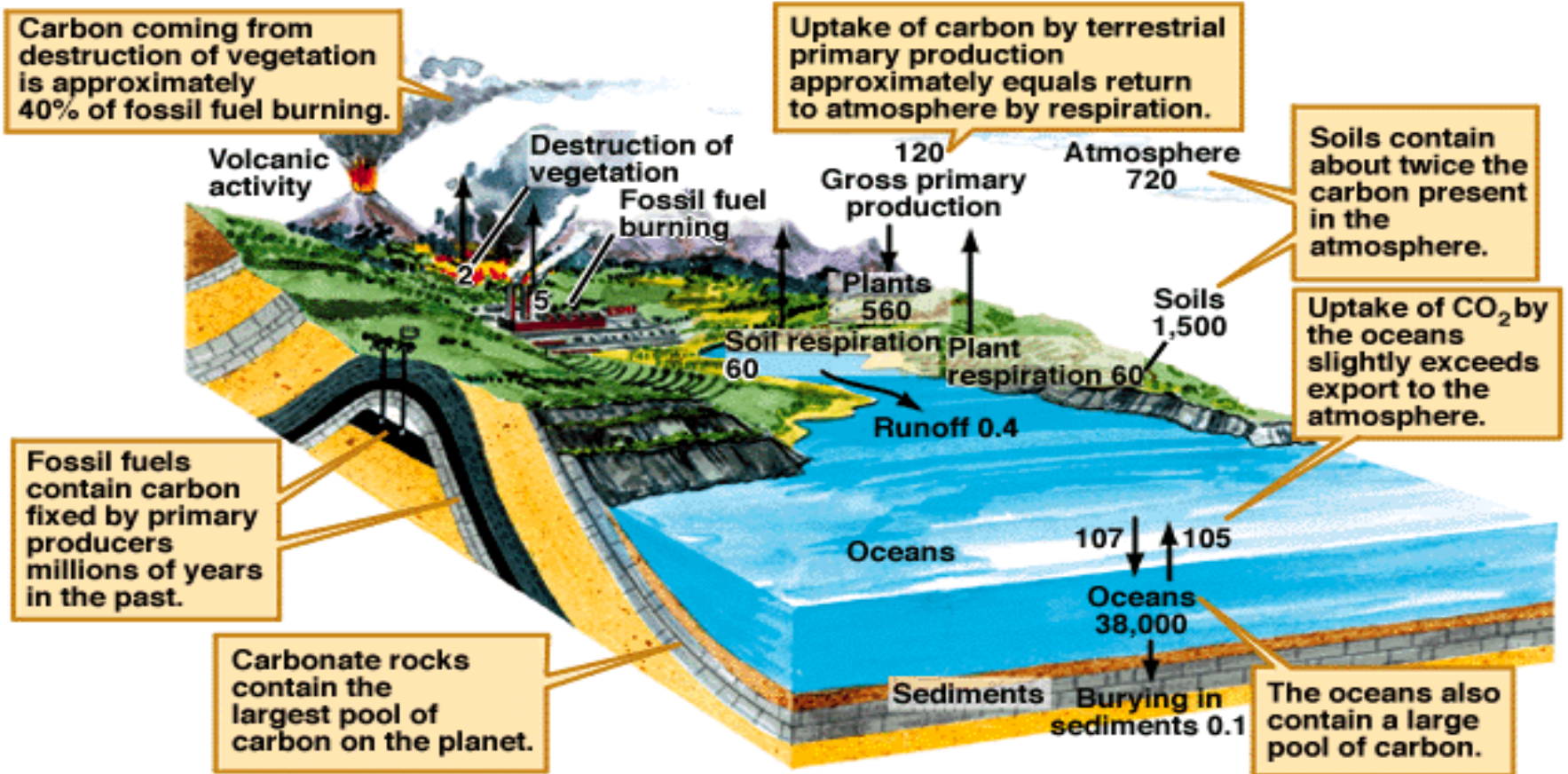
hliník:
silně toxický pro
většinu rostlin

Table 4.1 Relationships between metals and total inorganic N deposition and soil pH
(* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$; -/+ indicates the direction of change).

CYKLUS UHLÍKU – důležitá plynná fáze – ale půda obsahuje cca 2-krát více uhlíku než atmosféra (jednotky: gigatuny ...10⁹ tun)

Manuel C. Molles, Jr., *Ecology: Concepts and Applications*, © 1999 The McGraw-Hill Companies, Inc. All rights reserved.

The carbon cycle.



Marek MV et al. (2011) Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu. Academia, Praha.



Cyklus uhlíku – vazba na dusík: akumulace organického materiálu v půdě

- akumulace uhlíku a dusíku v půdě na sukcesním gradientu Havajských ostrovů (Vitousek 2004)
- nejmladší ostrov (300 let): akumulace 500 kg uhlíku a 30 kg dusíku ha⁻¹ rok⁻¹
- zásoba uhlíku a dusíku (org. hmoty) v půdě se nejdříve během sukcese zvětšuje, ale poté zase klesá (Fig. 4.3) ... **proč?**

- organickou hmotu v půdě stabilizuje adsorpce na vysoce reaktivní minerály (non-crystalline)
- později zvětřáváním stoupá podíl krystalických minerálů (Fig. 3.10), ty nestabilizují org. hmotu

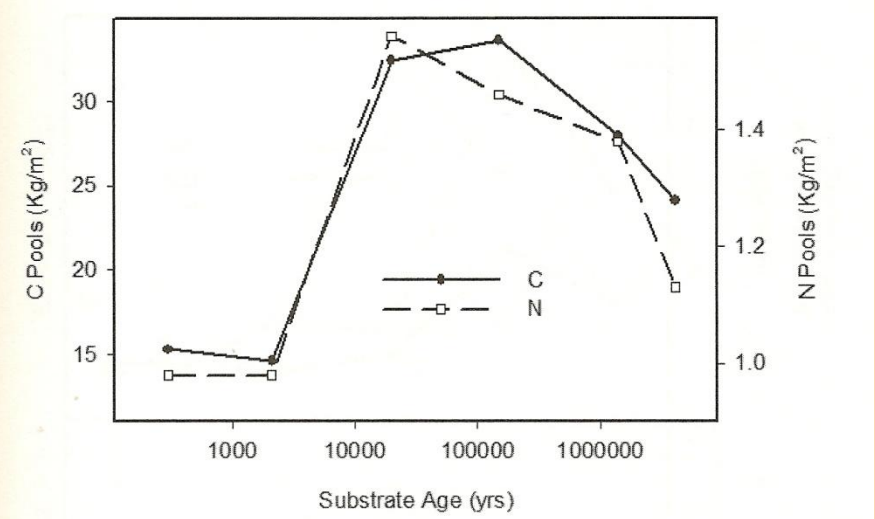
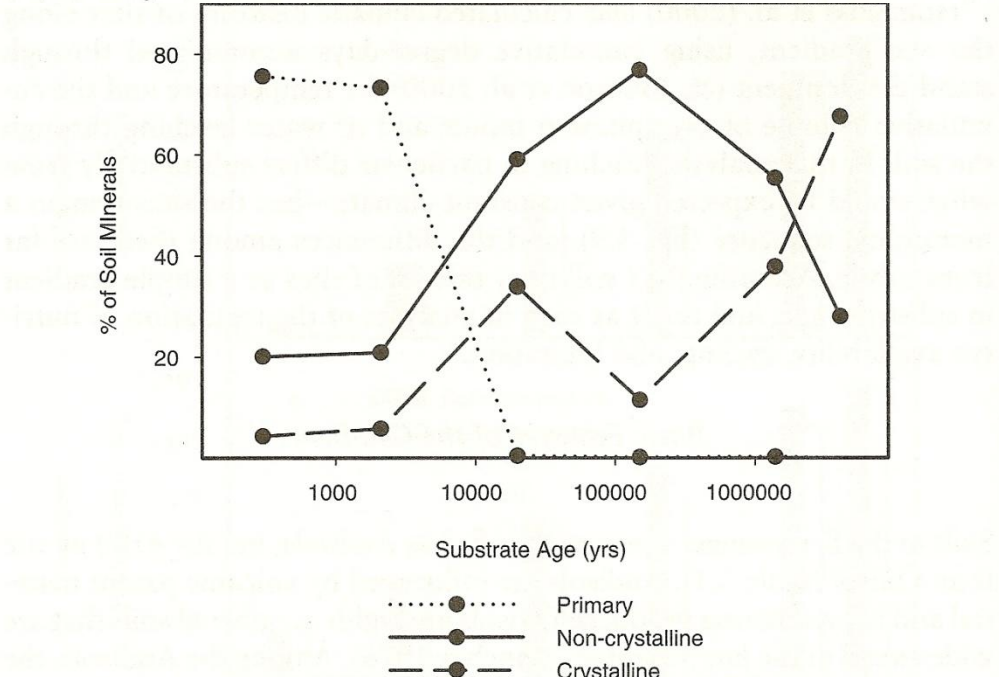


FIGURE 4.3. The pools of organic C and N to a depth of 50 cm in soils across the Hawaiian age gradient, from information in Crews et al. (1995).

FIGURE 3.10. Changes in the relative contributions of different soil minerals along the substrate age gradient, revised from Vitousek et al. (1997b). Primary minerals (the original minerals that were inherited from parent material) dominate the youngest sites, followed by an assemblage of pedogenic non-crystalline and poorly-crystalline minerals (allophane, imogolite, ferrihydrite) in intermediate-aged sites; these in turn are replaced by crystalline minerals and hydroxides (kaolinite, gibbsite) in the oldest sites.



Stabilizace organického materiálu (uhlíku) v půdě minerály – pokračování

Mineral control of soil organic carbon storage and turnover

Margaret S. Torn*, Susan E. Trumbore*,
Oliver A. Chadwick†, Peter M. Vitousek‡
& David M. Hendricks§

Nature 389:170-173

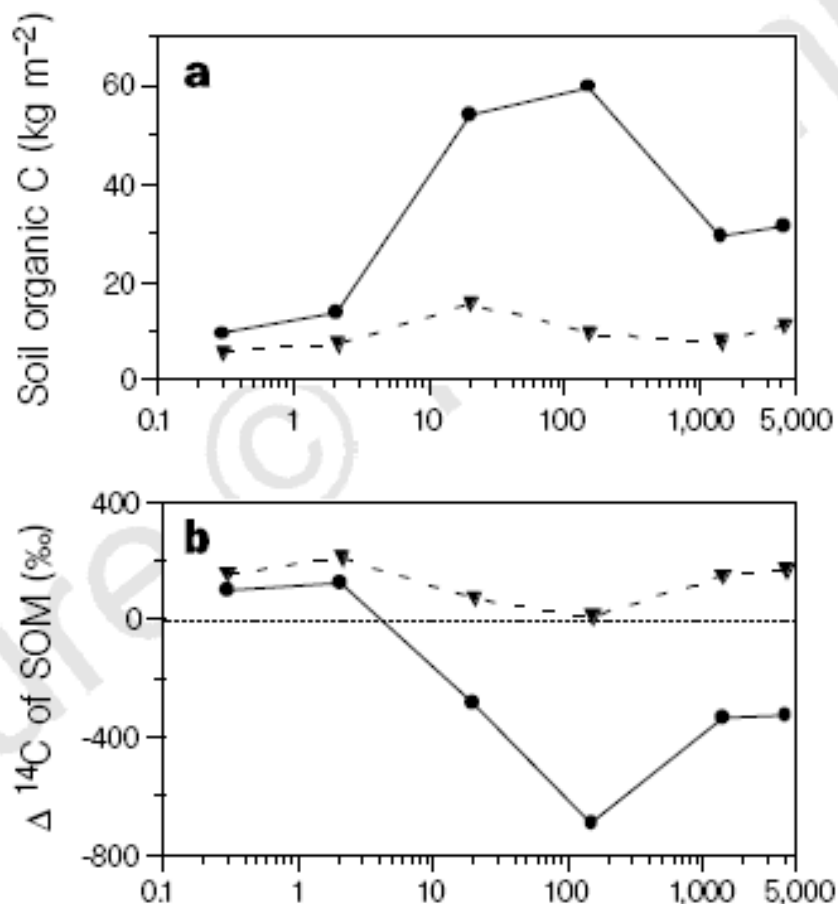


Figure 2 Soil inventory of carbon in soil organic matter (SOM; a), $\Delta^{14}\text{C}$ of SOM (b), celý půdní profil, povrchové horizonty

- zásoba uhlíku v půdě se během sukcese zvětšuje, ale poté zase klesá (Fig.2a)

- nejpomalejší rozklad org. hmoty na ostrově 150 ky (Fig.2b), má nejnižší $\Delta^{14}\text{C}$

- neobvykle vysoké pozitivní hodnoty $\Delta^{14}\text{C}$ na ostrovech s rychlým koloběhem uhlíku z důvodu testů atmosférických nukleárních bomb (u Havajských ostrovů)

- čím vyšší % nekrytal. minerálů tím více negativní $\Delta^{14}\text{C}$ (Fig. 3) – stabiliz. „staré“ zásoby uhlíku“, radioaktivní ^{14}C se rozpadl

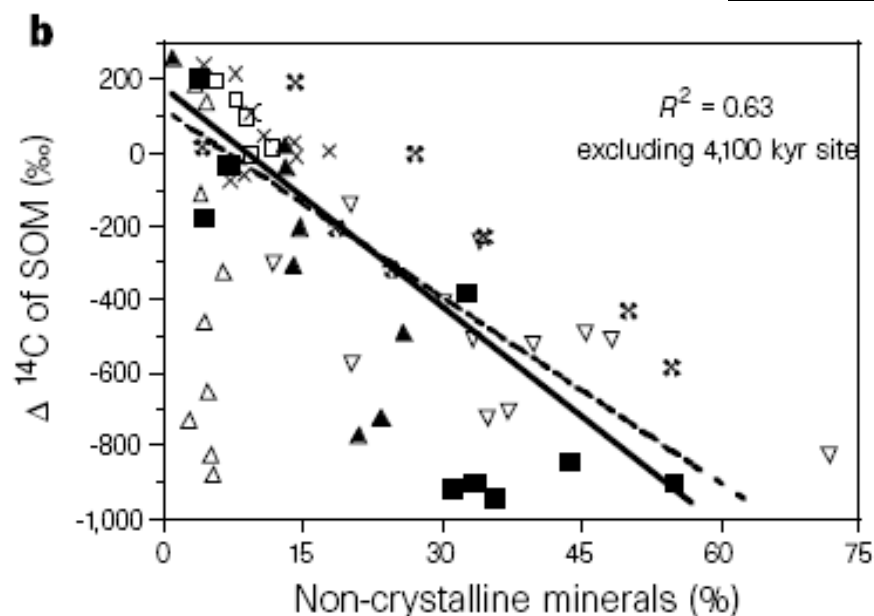
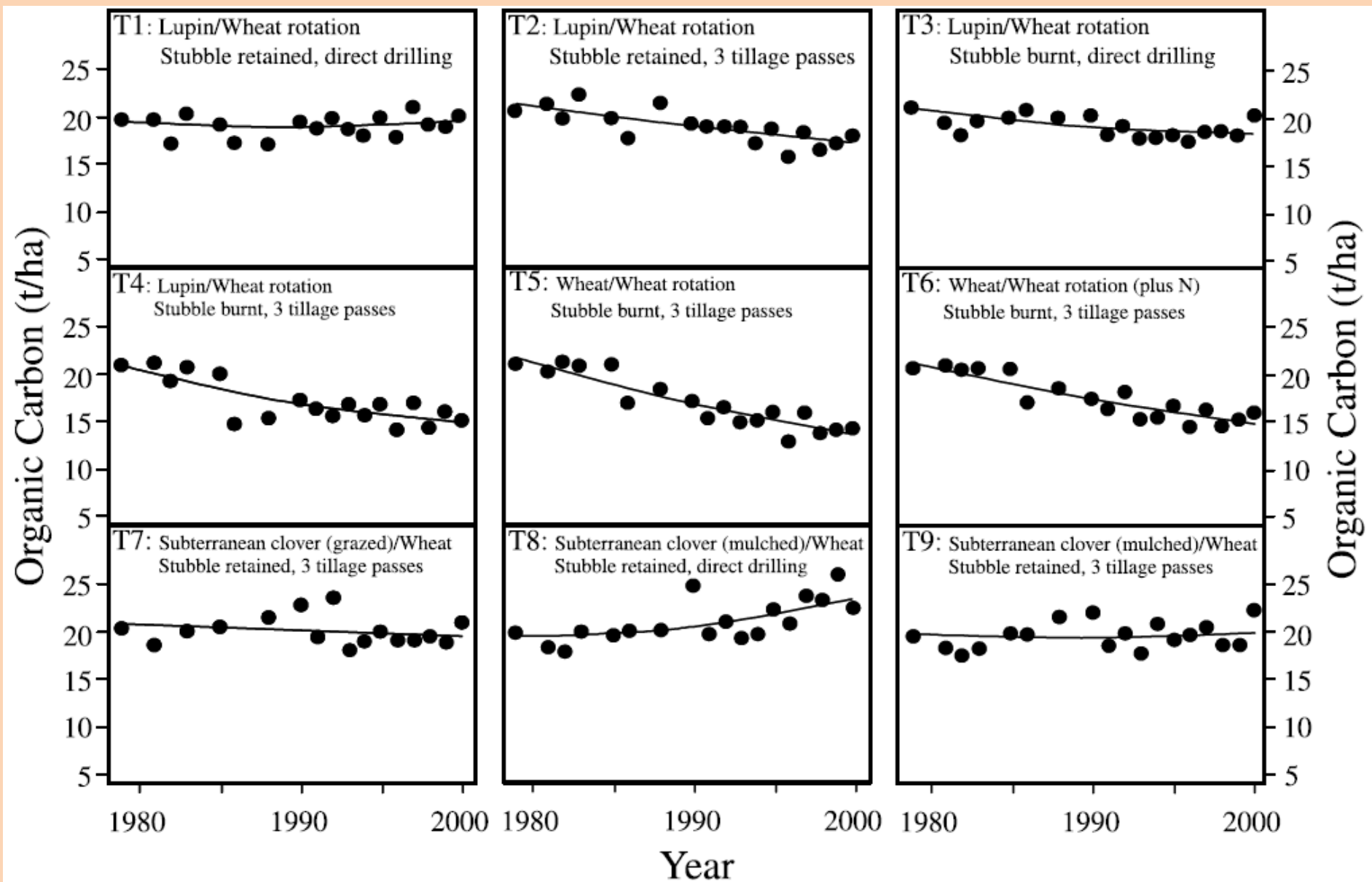


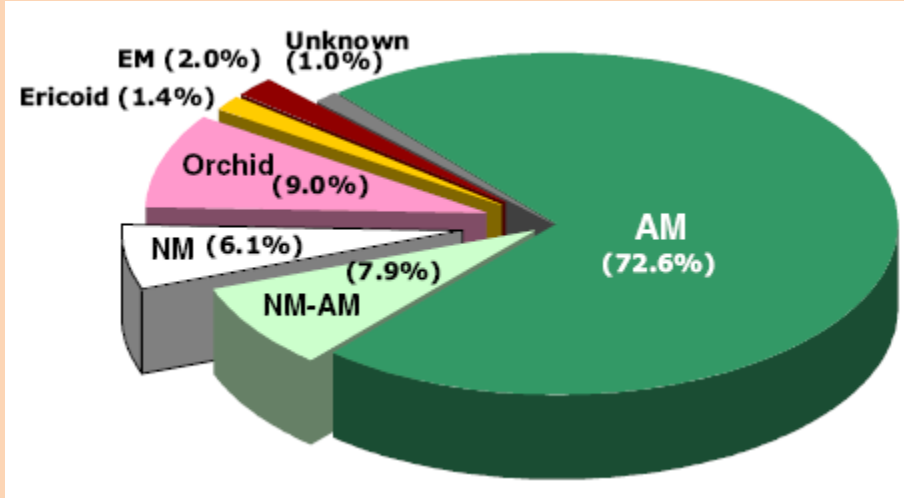
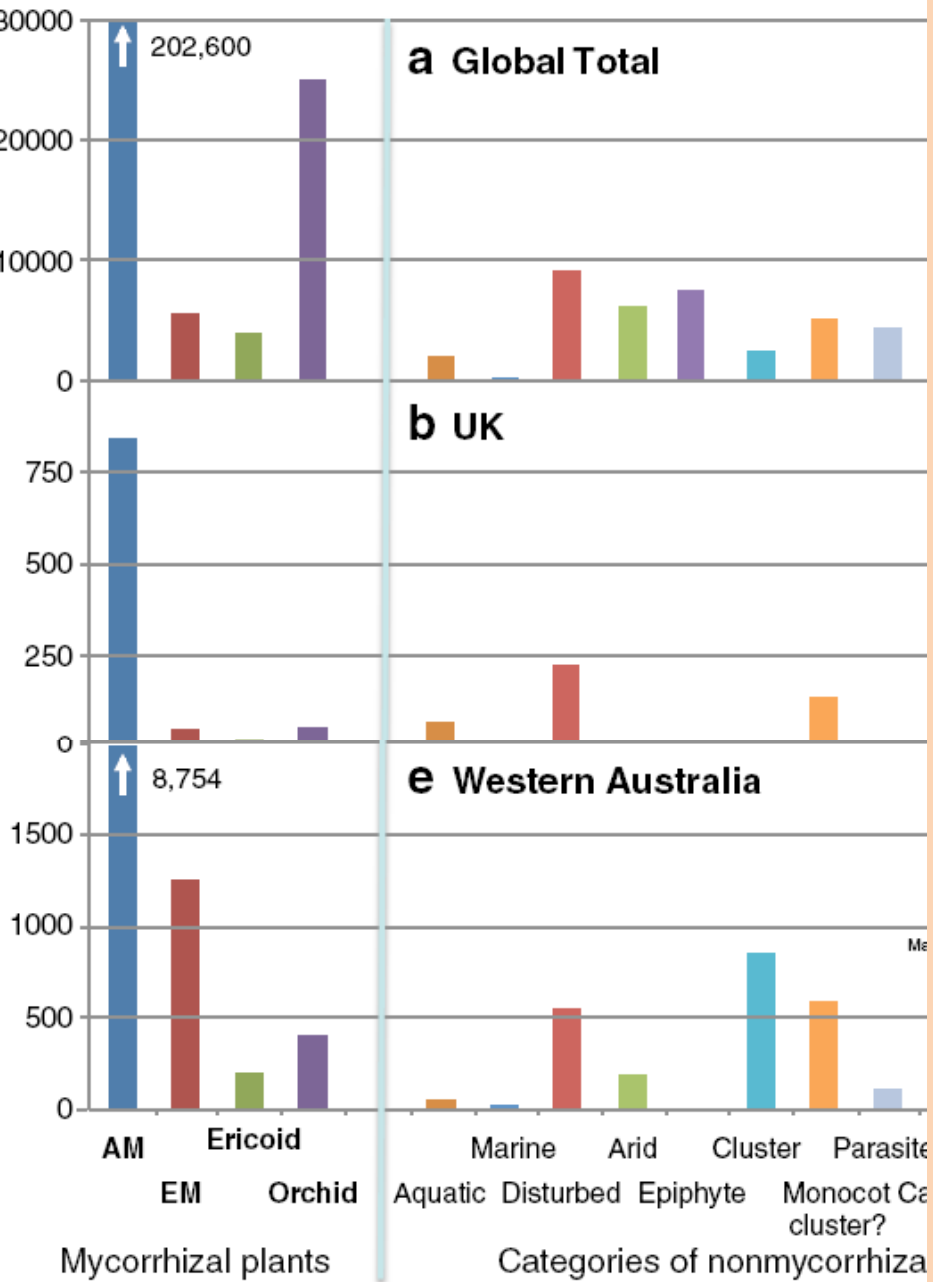
Figure 3 The quantity and turnover of soil C versus non-crystalline mineral

Půdní organická hmota – vliv manag. polních kultur (Marschner and Rengel 2007)

- změny v obsahu org. uhlíku v půdě (Luvisol, Austrálie): *stubble* - strniště

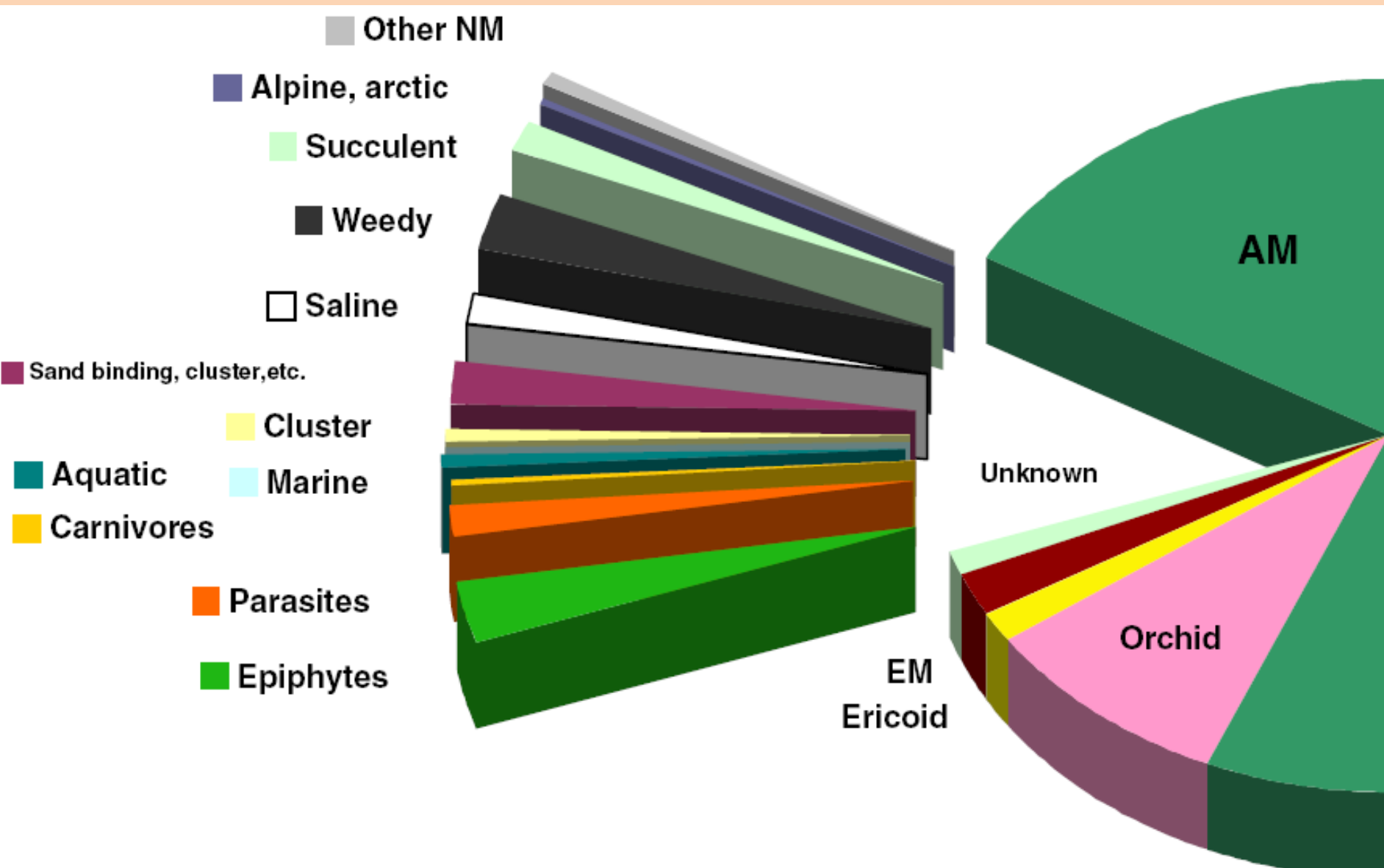


Získávání živin rostlinami (Brundrett 2009, Lambers et al. 2010)



- 93% všech krytos. rostlin využívá mykorhizu
 - AM: arbuskulární
 - EM: ektomykorhiza
 - Ericoid: erikoidní
 - Orchid: orchideová
- další mají spec. strategie (NM):
 - masožravé
 - parazitické
 - „cluster roots“ (Australia)
- jiné rostou v úživném prostředí (NM, disturbed), více např. v Británii ... UK

Rostliny bez mykorrhizy (Brundrett 2009)



Mykorhiza vs kořenové exudáty (Lambers et al. 2008)

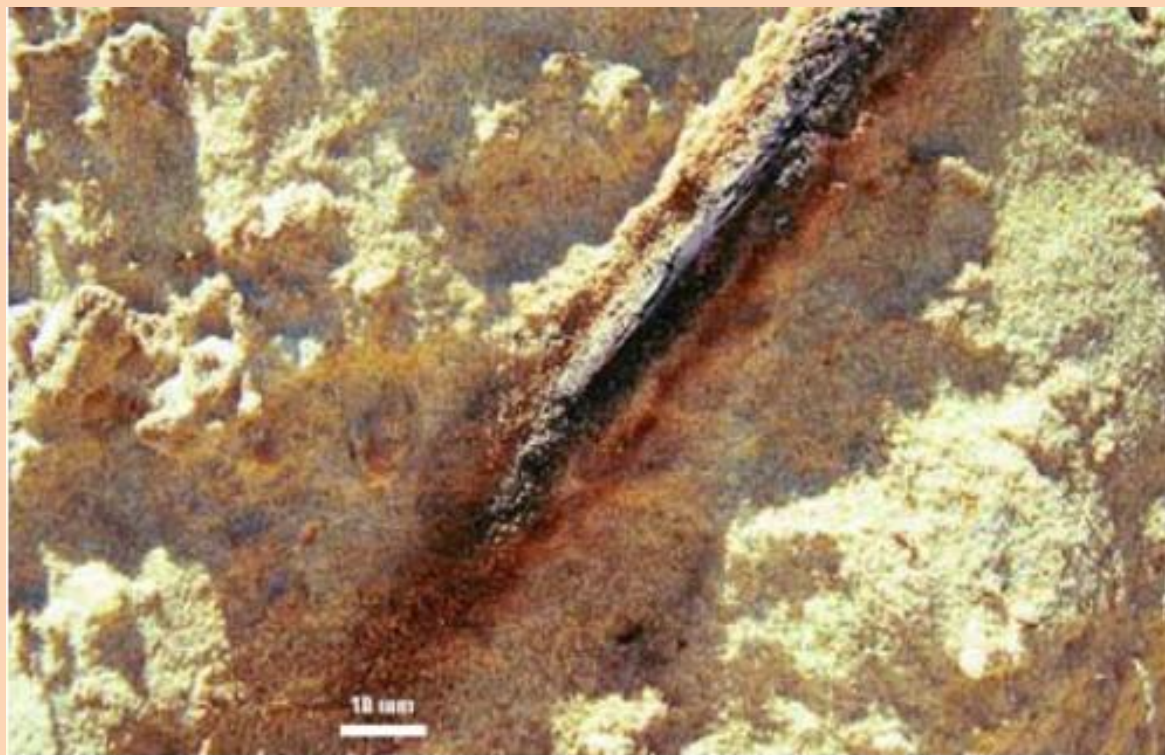


Fig. 10 Biogenic ferricrete around a root of *Eucalyptus* sp. growing vertically, several meters below the soil surface in a deep podzolic soil developed in a sandy parent material at Jandakot, Western Australia. Note iron oxide precipitation in the rhizosphere (photo by Philippe Hinsinger)

- mykorhizou získává rostlina živiny z většího objemu půdy (*scavengers*)

- kořenovými exudáty získává rostlina živiny z malého objemu půdy – mobilizace živin chemicky (*miners*)

Získávání fosforu kořenovými exudáty (Lambers et al. 2006)

- bobovité (*Lupinus* spp., *Pisum*), lipnicovité (*Triticum*), brukvovité (*Brassica* – řepka olejka)

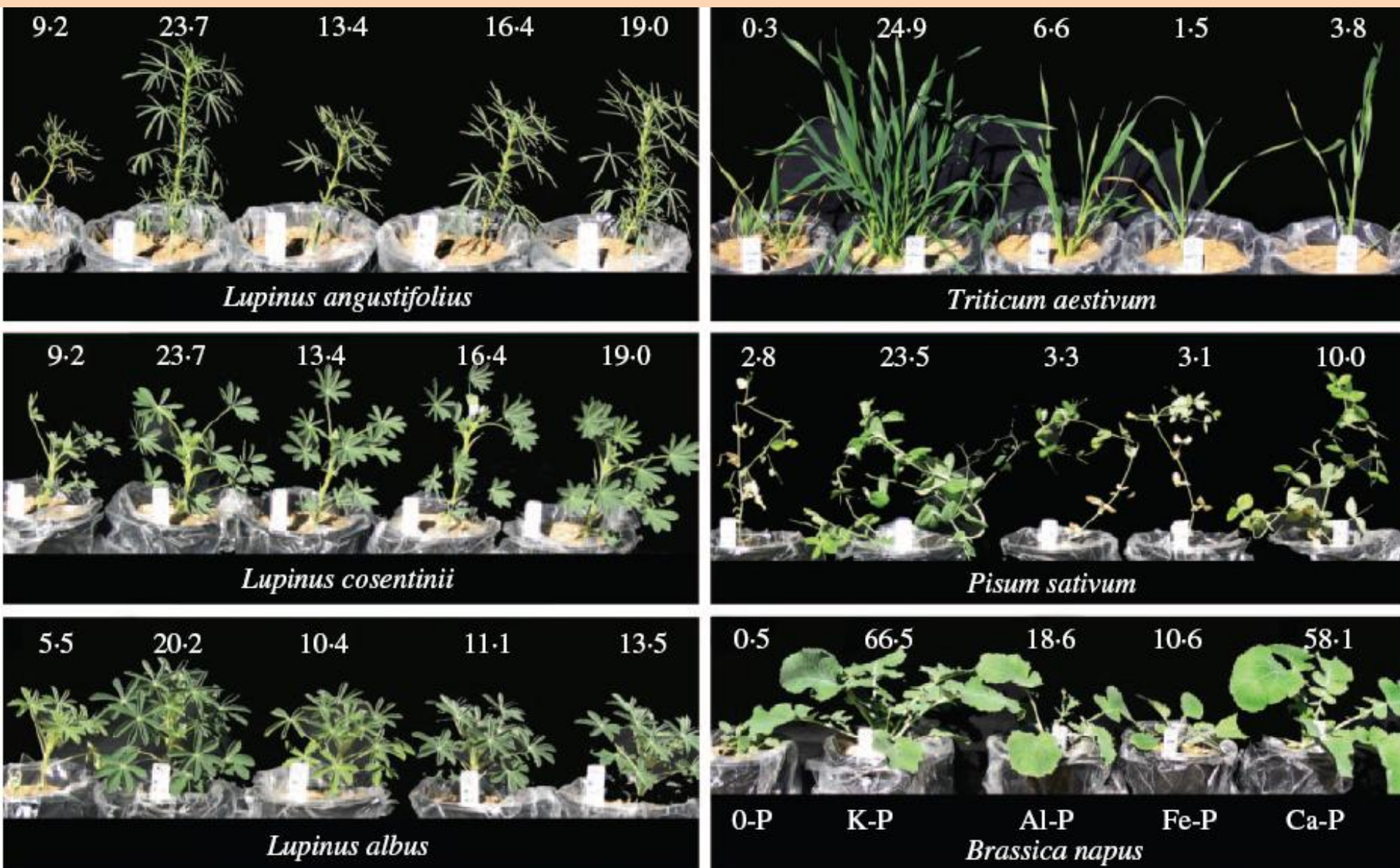


FIG. 6. Shoot fresh weights (g) of several crop species grown for 7.5 weeks supplied with basal nutrients and 0 (0-P) or 40 mg P kg⁻¹ dry sand in the form of soluble KH₂PO₄ (K-P), or sparingly soluble AlPO₄ (Al-P), FePO₄ (Fe-P), or Ca₅OH(PO₄)₃ (Ca-P) (n = 14). When P_i is supplied in sparingly soluble forms, *Lupinus albus* and *L. cosentinii*, which combine high carboxylate release with the formation of cluster roots, performed best.

Kořenové exudáty (Lambers et al. 2009)

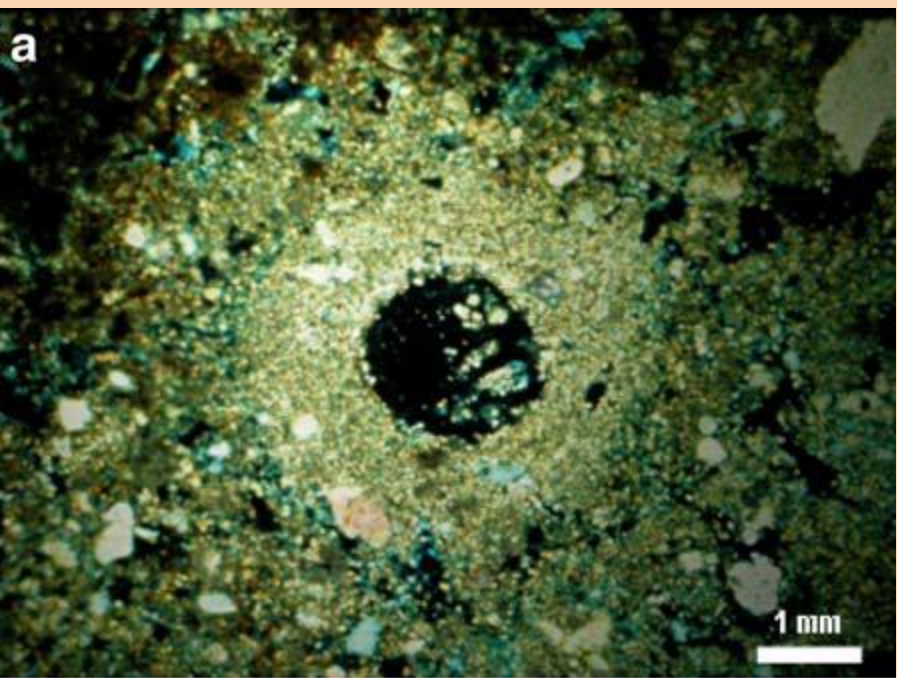


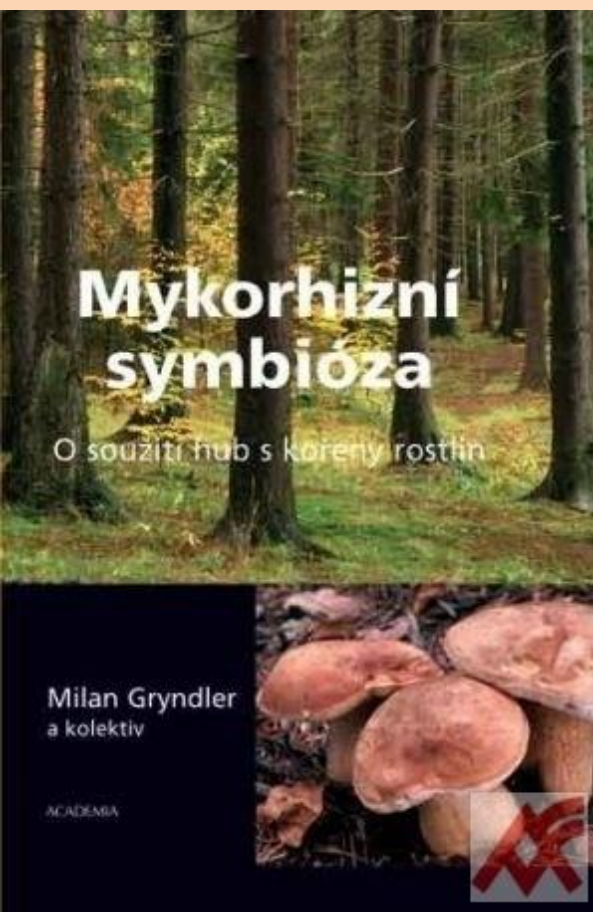
Fig. 9 Root-induced calcrite appearing as calcified roots forming as a result of calcium carbonate (calcite) precipitation in the cortical cells of perennial grasses growing in the ‘garrigues’ Mediterranean bush North of Montpellier in calcareous soils developed on a calcareous marl parent material

Fig. 8 Root-induced calcrite formation as a result of calcium carbonate (calcite) precipitation around a peach (*Prunus persica*) root biopore (reproduced from Callot et al. 1983, with kind permission of INRA Publishers) as a consequence of mass-flow and increased concentration of Ca ions in the rhizosphere (a) and remnant calcrite formations presumably formed around tree roots after the soil was blown away following a bushfire, exposing the so-called ‘Pinnacles’ in Nambung National Park (b), 200 km north of Perth in Western Australia (photo by Philippe Hinsinger)

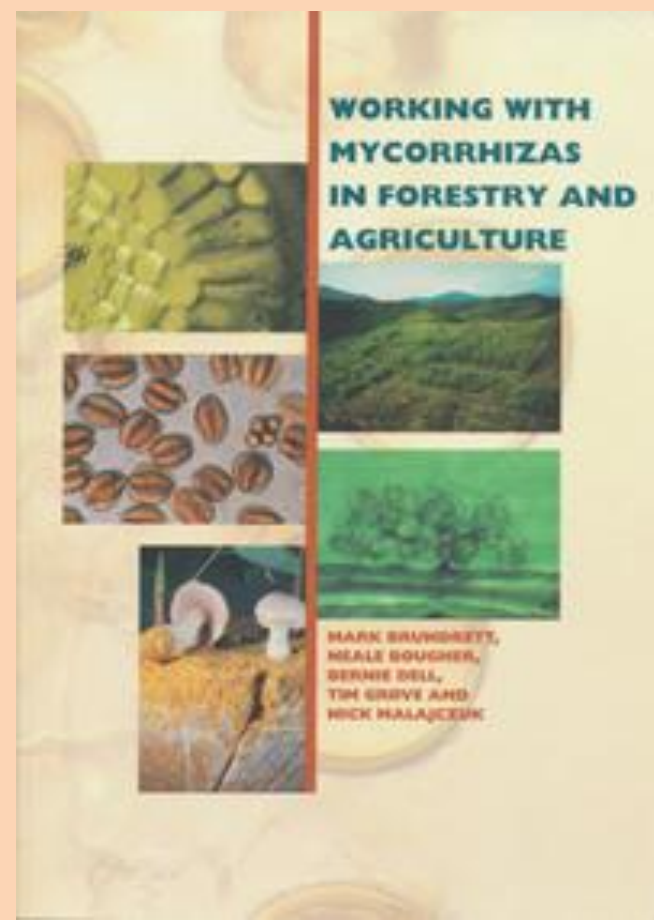
Rozšiřující literatura - mykorhiza

Gryndler M et al. (2004) Mykorhizní symbióza. Academia, Praha.

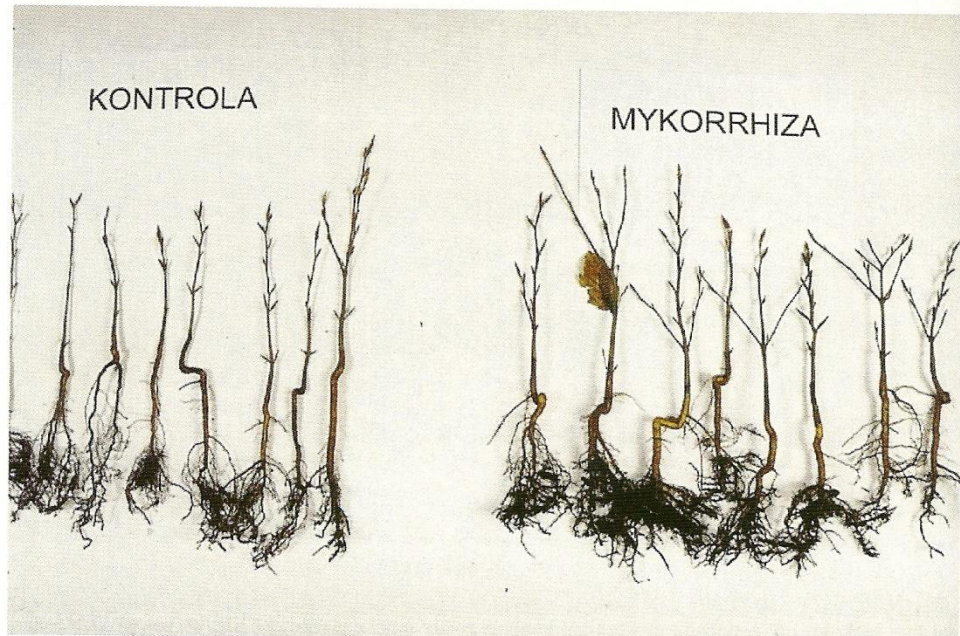
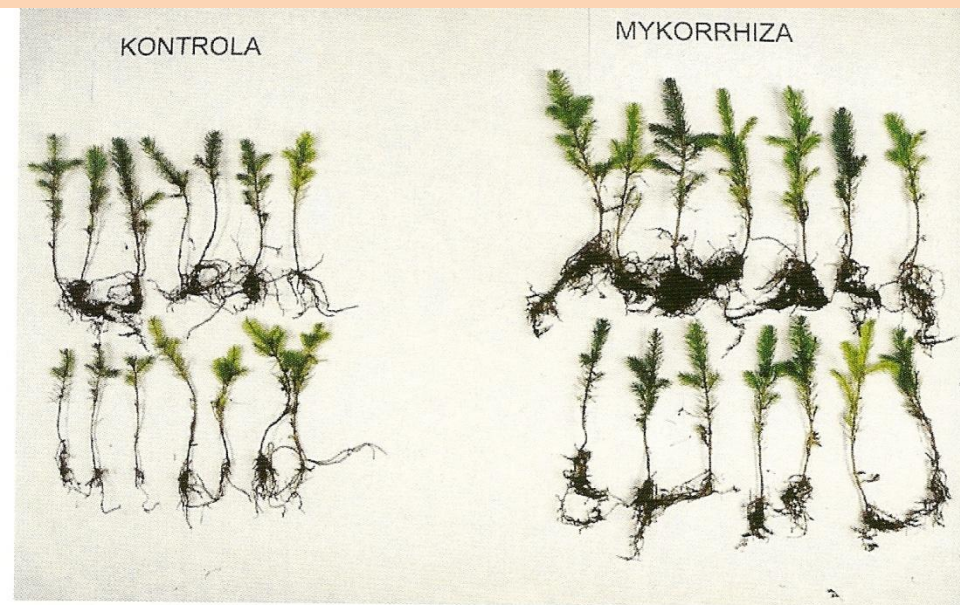
Brundett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N (1996) Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. ACIAR.



<http://www.mycorrhizas.info>



Vliv mykorrhizy - růst (Gryndler et al. 2004)

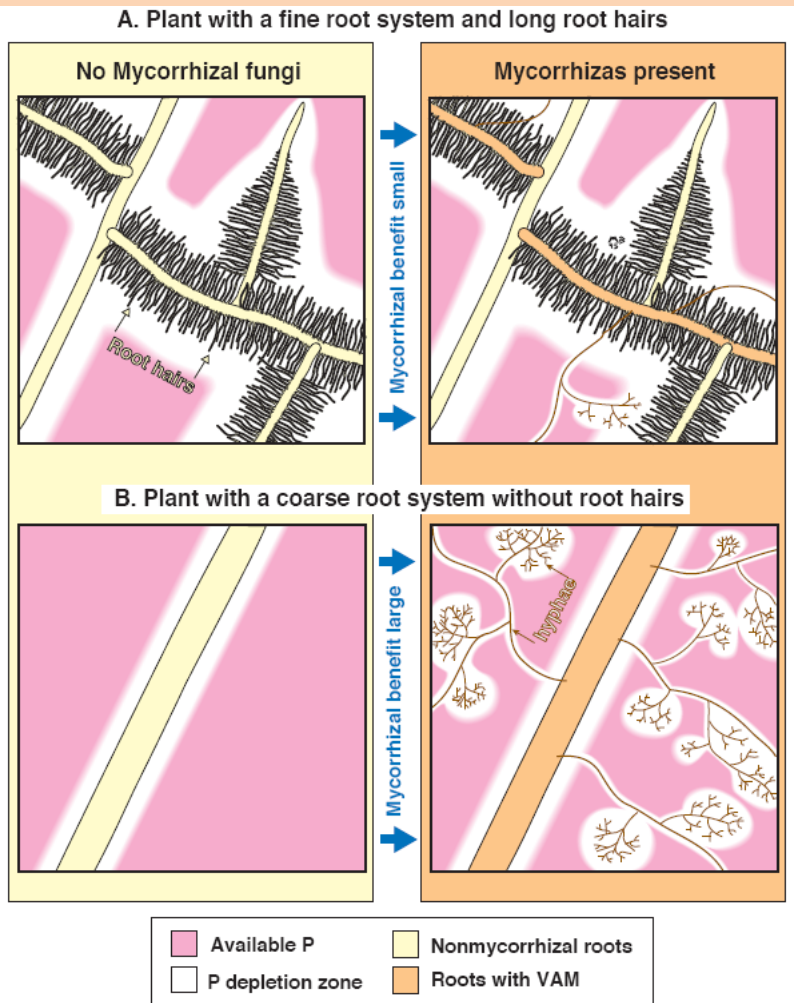


23 Vliv inokulace ektomykorrhizními houbami u dřevin v lesních školkách. Rostliny smrku (nahore) i buku (dole) měly bohatší kořenový systém a větší a více větvenou nadzemní část.



11 Srovnání kořenového systému rostliny *Romulea* sp. (kvetoucí rostliny vlevo; nepatří mezi orchideje) a orchideje *Ophrys tenthredinifera* (vpravo). Jde o druhy, které se často vyskytují na lokalitách ve Středomoří současně. Kořenový systém rostlin rodu *Romulea* je bohatě rozvinut. Naproti tomu orchideje vytvářejí jen několik málo tlustých kořenů. Tyto rostliny byly společně pěstovány po dobu čtyř měsíců, aniž byly na rostlinách *Romulea* shledány známky patogenity orchideoidní mykorrhizní houby *Rhizoctonia* sp., která velmi silně kolonizovala kořeny *Ophrys tenthredinifera*.

Vliv mykorrhizy na příjem živin (Brundrett et al. 1996, Read and Perez-Moreno 2003)



- mykorrhiza zlepšuje příjem fosforu zejména u rostlin bez jemného kořenového vlášení (orchideje)

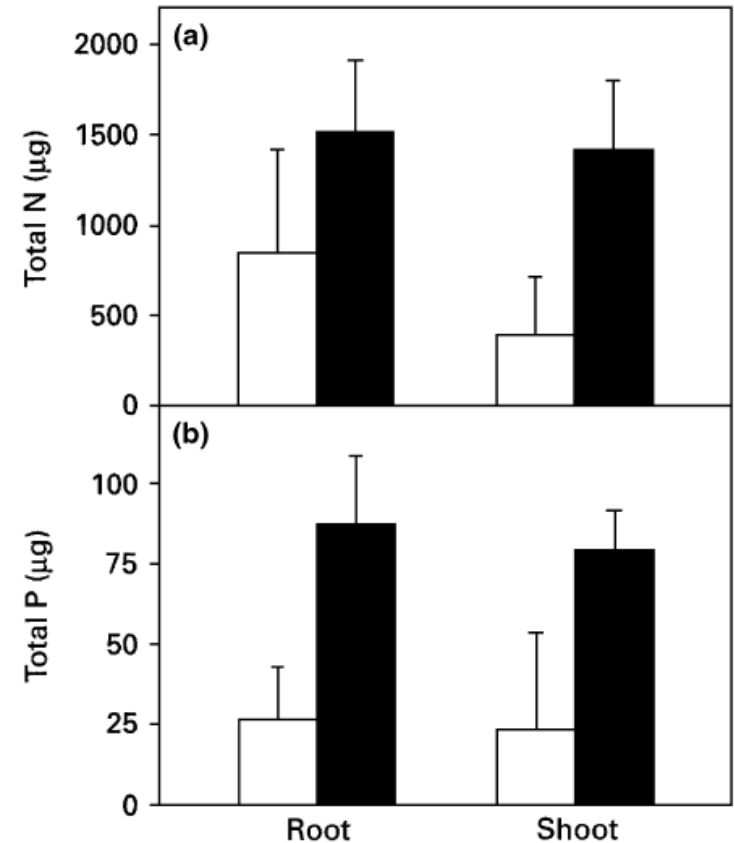


Fig. 5 Total nitrogen (a) and phosphorus (b) contents of *Betula pendula* plants grown in the ectomycorrhizas (ECM) condition with *P. involutus* in microcosms with (closed bars) and without (open bars) litter and harvested 90 d after litter addition. Vertical bars indicate 95% confidence limits. (From Perez-Moreno & Read, 2000.)

-potřeba organické hmoty pro získání živin mykorrhizou

-nádobový experiment

Mykorhiza napříč biomy – gradient P:N (Read and Perez-Moreno 2003)

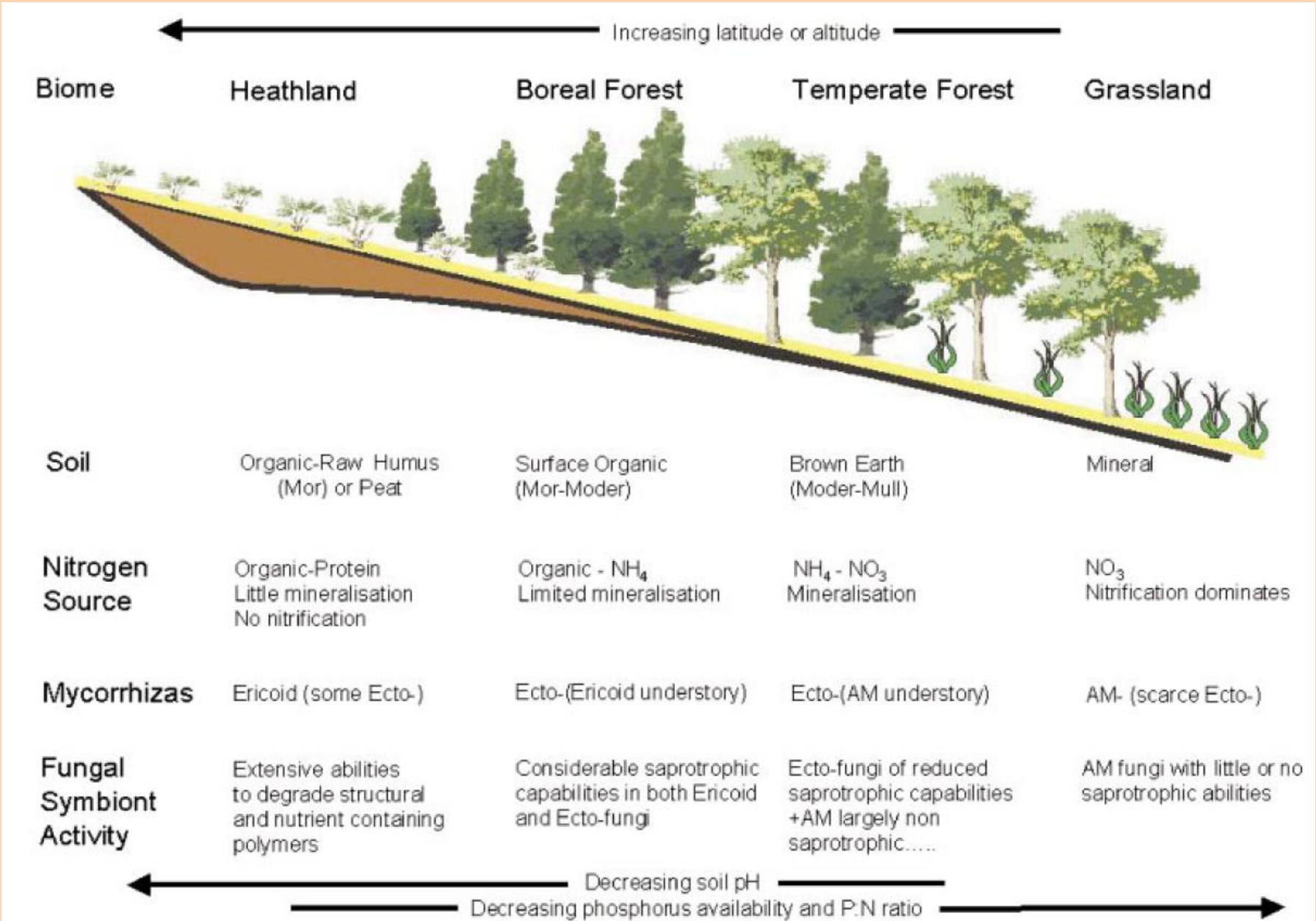
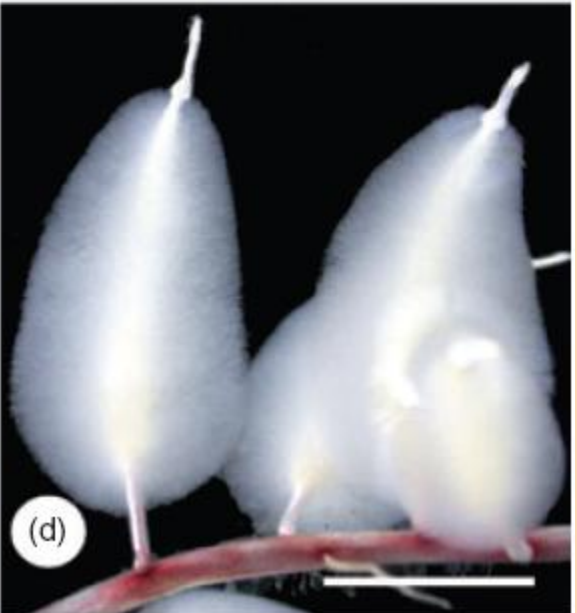


Fig. 10. The proposed relationships, on a northern hemisphere based global scale, between the distribution of biomes along environmental gradients and the roles of the prevailing mycorrhizal association in facilitation of N and P capture by the characteristic functional groups of plant.

Kořenové exudáty – šáchorovité (Shane et al. 2006)



Kořenové exudáty – šachorovitě (Shane et al. 2006)

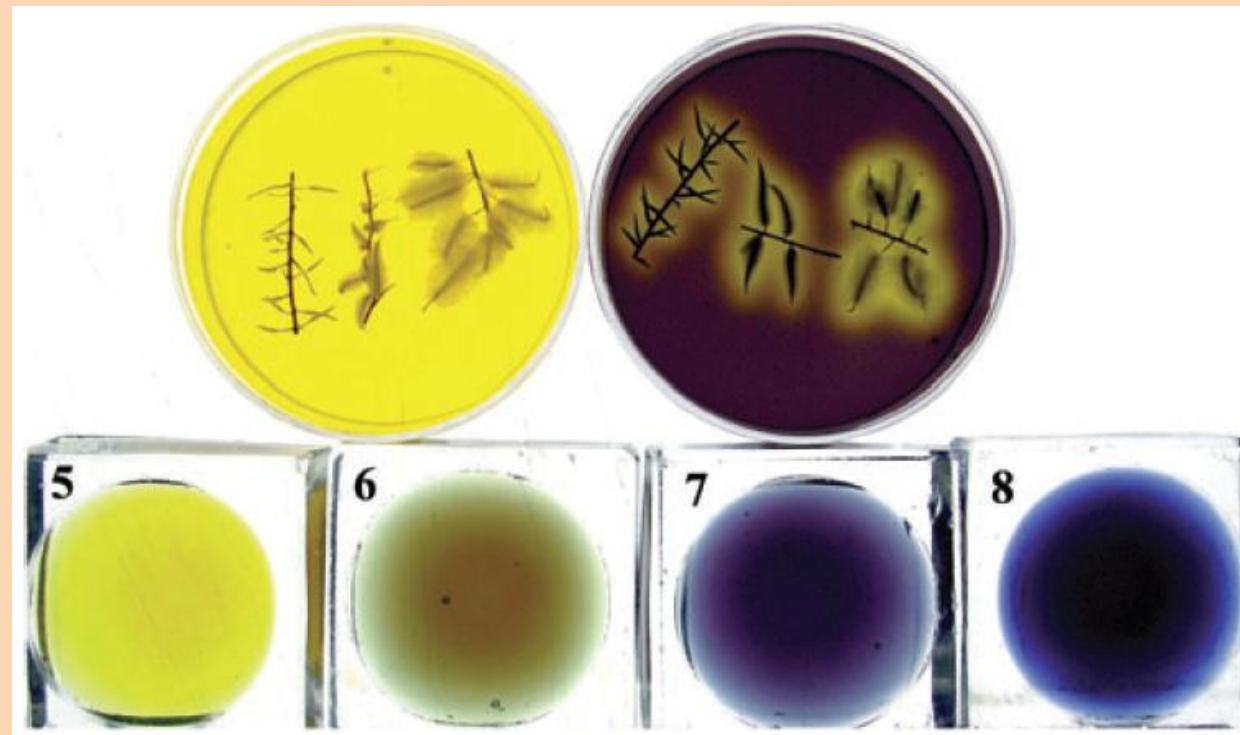
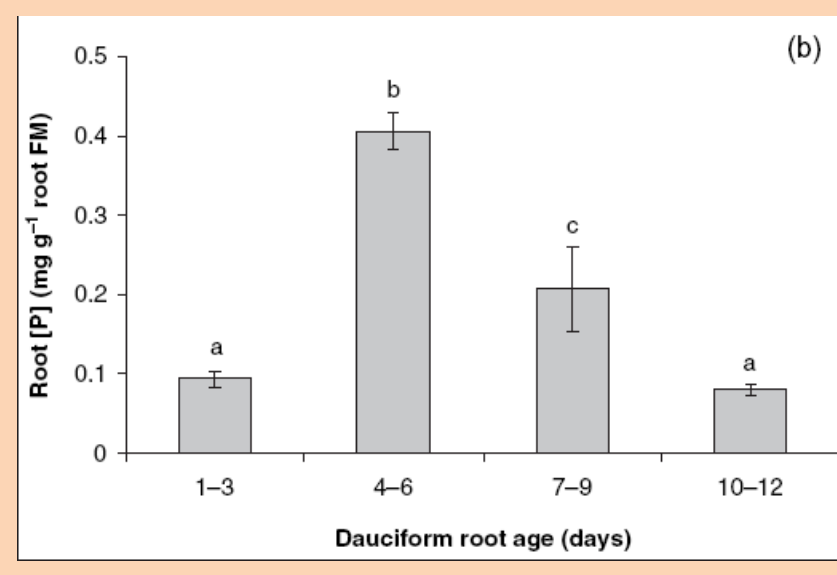
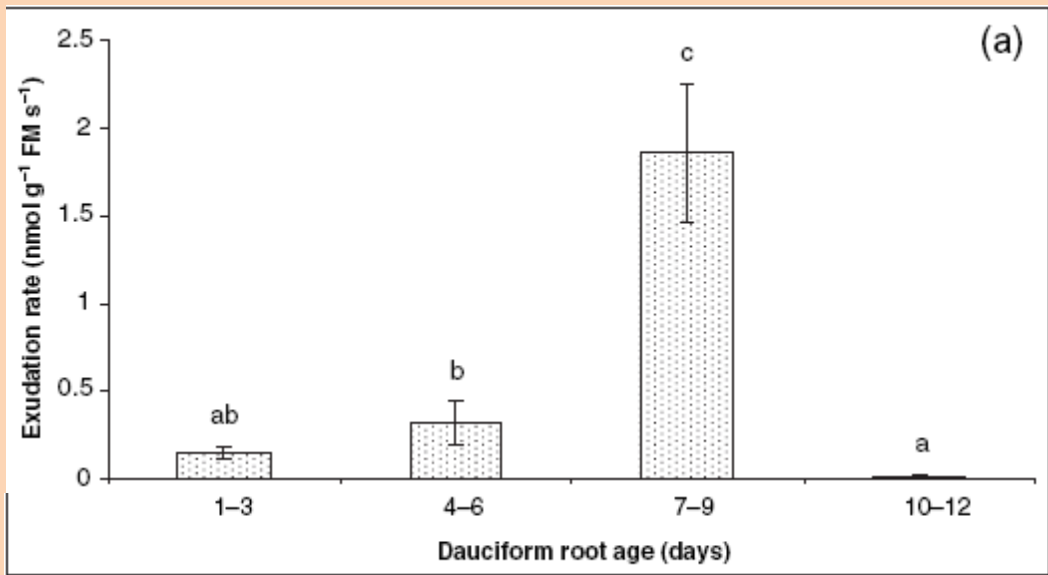
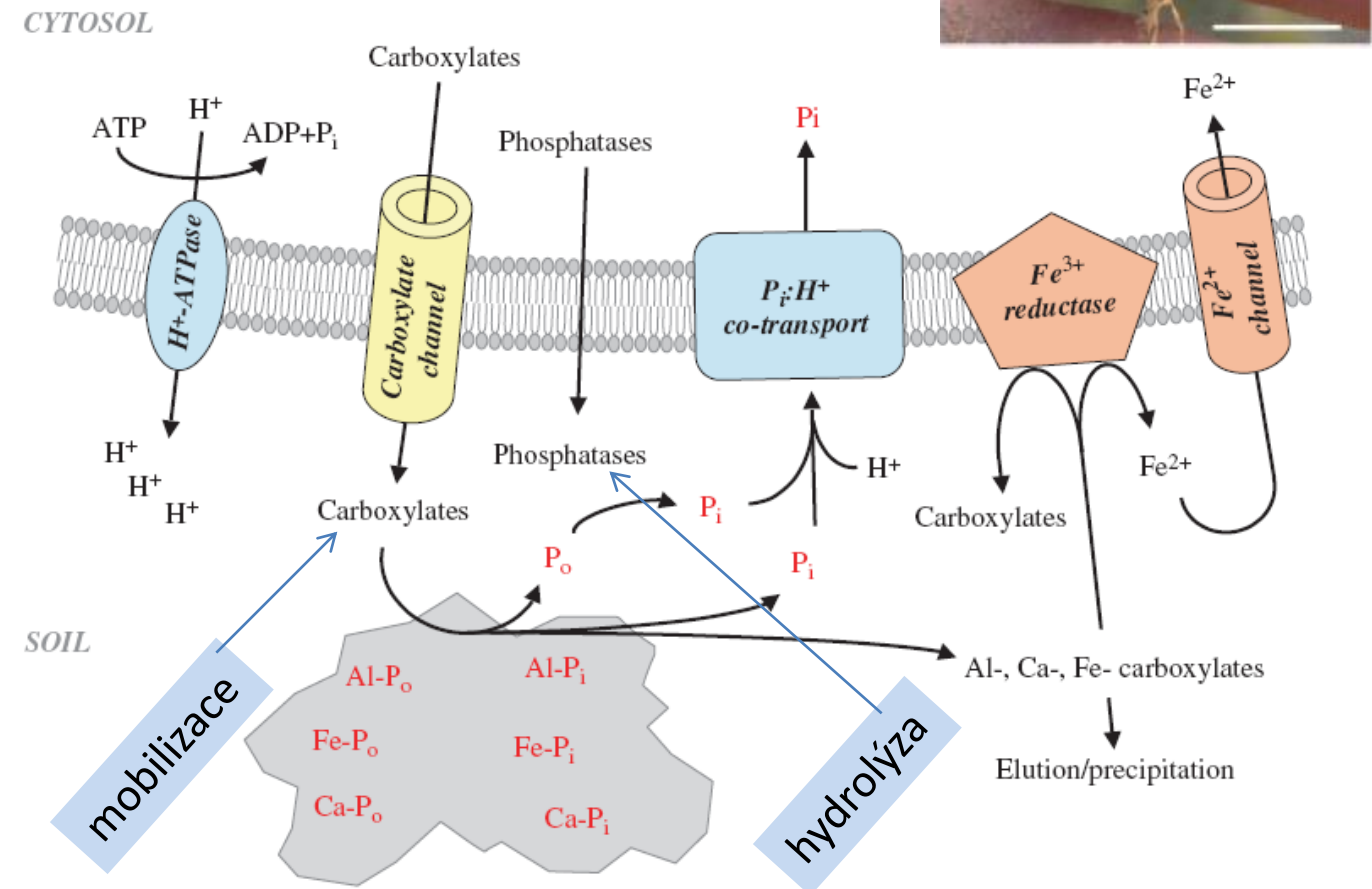
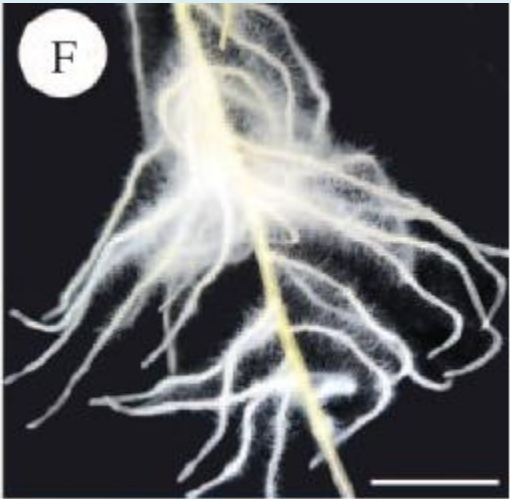


Figure 5. Dauciform root-induced changes in pH after *ca.* 10–20 min. The initial pH of agar was 5.0 (Petri dish on left) or 6.5 (Petri dish on right). In each Petri dish, from left to right: very young dauciform roots (1–3 days old), young dauciform roots (4–6 days old) and mature dauciform roots (7–9 days old). All ages of dauciform roots were associated with a pH decrease (to less than pH 5.0) when initial pH was 6.5. No alkalization was observed when the initial pH was 5.0. Reference standards of pH values and associated colour in agar are shown across the bottom of the image.

Kořenové exudáty – mechanismus (Lambers et al. 2006, Shane et al. 2006)

- kořenové exudáty jsou produkovány tzv.
„cluster roots“ - širší skupina více typů

proteoid – *Proteaceae*, *Fabaceae* (*Lupinus*)
dauciform – *Cyperaceae*
capillaroid – *Restionaceae*



kořeny i keř: *Aspalathus linearis*
čajovníkovec kapský (rooibos)
čeleď: *Fabaceae*

Koncept stoichiometrie živin ... Sterner and Elser (2002)

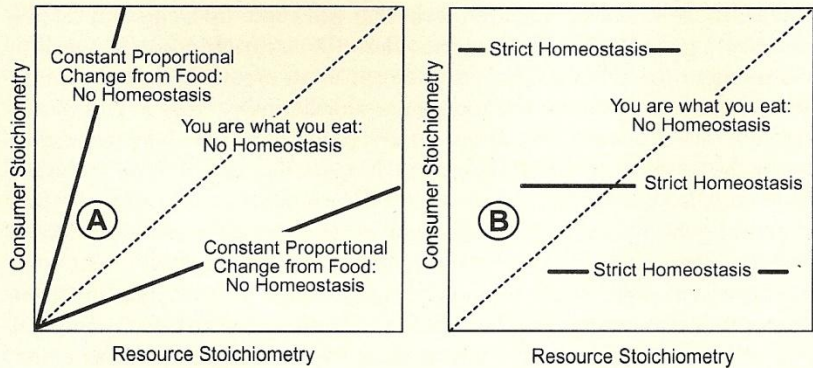


Fig. 1.3. Generalized stoichiometric patterns relating consumer stoichiometry to resource stoichiometry. Horizontal and vertical axes are any single stoichiometric measure, such as N content or C:P ratio. A. Points on the 1:1 line (slope 1, intercept 0) represent identical stoichiometry in consumer and resources. This dashed line represents a consumer with stoichiometry that always matches the stoichiometry of its resources. This is the “you are what you eat” model. The solid lines represent consumers that perform constant differential nutrient retention. These represent the “constant proportional model.” B. Strict homeostasis is defined as any horizontal line segment (slope 0, intercept > 0).

homeostáze: schopnost udržovat stab. vnitř. prostředí
typická pro živočichy

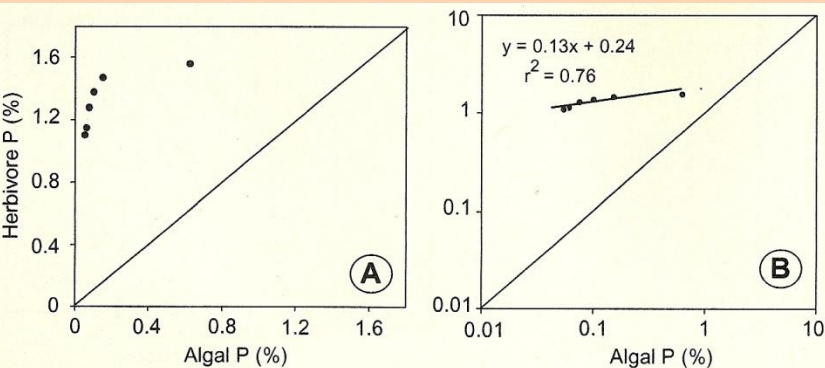


Fig. 1.9. Phosphorus content in *Daphnia* and algal food on linear (A) and logarithmic (B) axes. Although the linear plot makes it appear that there is a break-down in homeostatic regulation at low food P content, a close to strict homeostasis is evident on the logarithmic axes. The regulatory coefficient H is 7.7, a strong but not strict homeostasis. Based on DeMott et al. (1998).

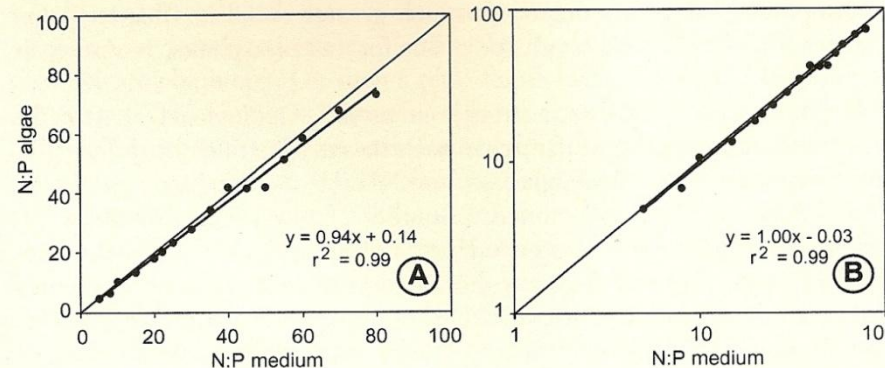


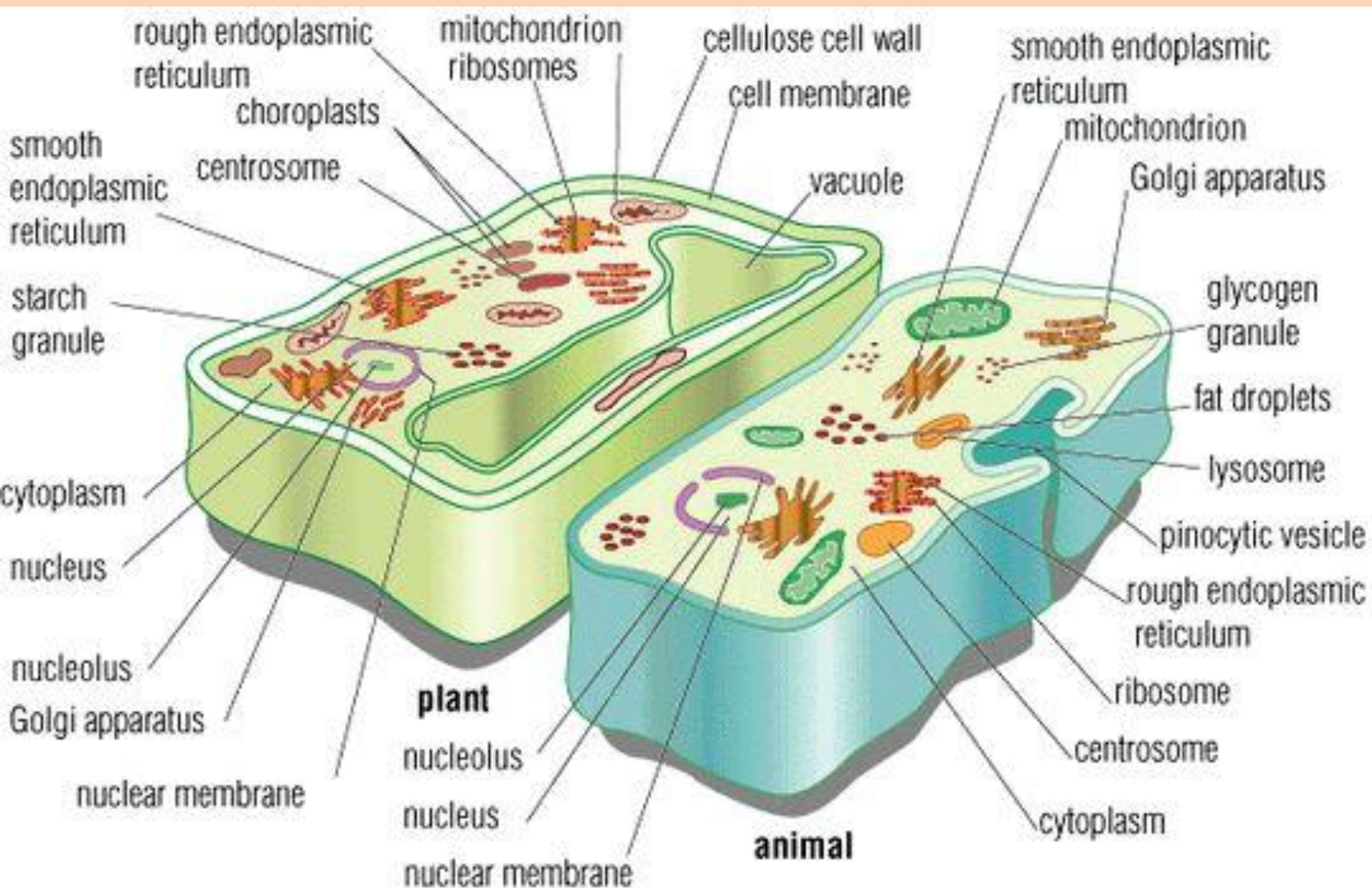
Fig. 1.5. Absence of homeostasis as seen in the N:P of *Scenedesmus* algae at growth rate equilibrium as a function of the N:P in the medium supplied. Cellular nutrient ratios are almost identical to the ratio in the surrounding environment (slope is near 1, intercept is near zero), which is apparent both in the plot with linear axes (A) and in the plot with logarithmic axes (B). Both the regression line and the 1:1 line are plotted. The regulatory coefficient H from Equation (1.3) is the inverse of the slope fitted to the log-log plot, which in this case is 1.00, indicating an absence of homeostasis. Based on Rhee (1978)

absence homeostáze: poměr živin v těle
organismu odpovídá poměru živin potravy
(substrátu)
-záleží na škále studovaného gradientu
typická pro rostliny

Proč?

**rozdílné složení rostlinných a
živočišných buněk**

Základní rozdíly mezi rostlinnou a živočišnou buňkou ... Sterner and Elser (2002)



u rostlinné buňky přítomnost:

- vakuol**
- buněčné stěny (vyšší poměr C : N u rostlin)
- chloroplastů

Vakuoly v rostlinných buňkách jako rezervoár živin ... Sterner and Elser (2002)

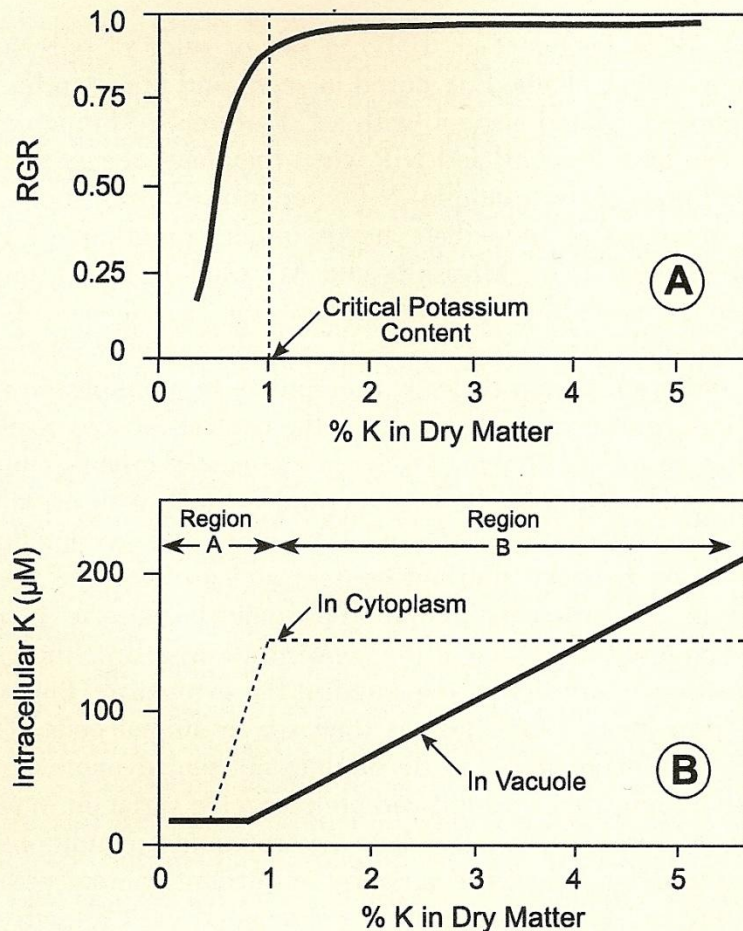


Fig. 3.1. The cellular basis of variation in biomass production as a function of tissue nutrient content in oats. A. Production (as measured by RGR) increases hyperbolically with increasing tissue potassium content. B. During the onset of K limitation (moving from the right to the left), first vacuolar K is depleted, resulting in little change in plant production (region B). However, at a critical K content, vacuolar K is totally depleted and cytoplasmic content then begins to decline (region A). Reduction of cytoplasmic K results in a reduction in production, as K is critically involved as a cofactor in enzyme activation. Based on Leigh and Wyn-Jones (1985).

Rychlost růstu (RGR) závisí na koncentraci živin v biomase rostliny.

Rychlost růstu často neklesá kontinuálně s poklesem živin, ale náhle skokově.

Proč?

- pro rychlost metabolismu je rozhodující koncentrace živin v cytoplasmě
- vakuoly slouží jako rezervoár živin při luxusním (nadbytečném) příjmu
- limitace (omezení růstu) nedostatkem daného prvku se projeví později než je vyčerpán z prostředí (čerpán z vakuol)
- zejména u minerálů (např. draslíku)

Rostliny – retranslokace živin do míst aktivního růstu ... Sterner and Elser (2002)

TABLE 3.1

N content and C:N of different tissues in apple trees. C:N was calculated from % N assuming 48% C in biomass. Information is also presented for wood and roots as a function of age. Data from Murneek (1942) as reported in Kramer and Kozlowski (1979)

<i>Tissue</i>	<i>Age (y)</i>	<i>% N</i>	<i>C:N</i>
Leaves		1.23	45
Spurs		1.04	54
Wood aged	1	0.93	60
	2	0.67	84
	3	0.54	104
	4–6	0.35	160
	7–10	0.27	207
	11–18	0.16	350
Main stem		0.14	400
Total above ground		0.33	170
Root stump		0.26	215
Roots aged	1–6	1.24	45
	7–13	0.6	93
	14–18	0.32	175
Total below ground		0.4	140
Entire tree		0.34	165

-význam polysacharidů (např. celulózy) jako strukturní komponenty rostl. pletiv tkví v úspoře často limitujících živin:

-dusíku

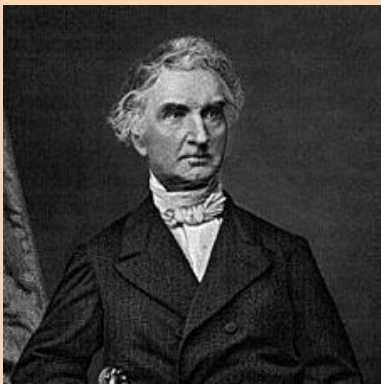
-fosforu

Limitace růstu rostlin živinami - „Sprengel - Liebigův zákon minima“



Carl Sprengel (1787 –1859)

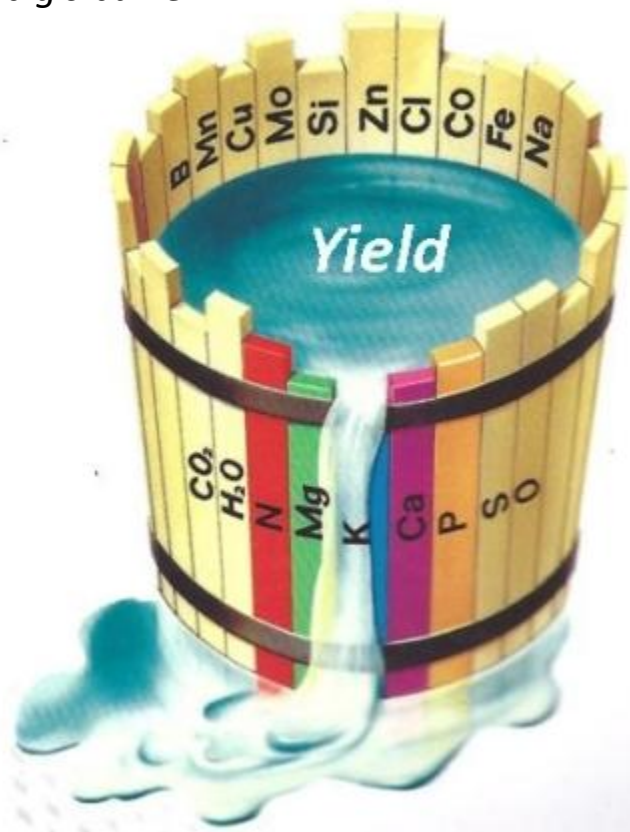
Justus von Liebig (1803 –1873)



TEORIE MINIMA (ZÁKON MINIMA)

- princip formuloval prvně C. Sprengel (1828) – později jej popularizoval J. von Liebig (paradoxně často pouze: *Liebigův zákon minima*)
- růst jedince (nebo populace jedinců stejného druhu) je omezen celkovým množstvím zdrojů, nejvíce je však limitován tím prvkem, jehož je relativně (vzhledem k potřebě) nejméně

Liebig's barrell



- společenstva přizpůsobují svoje poměry živin v biomase prostředí (díky změně poměru druhů)
- společenstvo není limitováno jedním prvkem ale spíše více prvky (*co-limitation*)



Oikos 117: 1741–1751, 2008
doi: 10.1111/j.1600-0706.2008.16793.x,
© 2008 The Authors. Journal compilation © 2008 Oikos
Subject Editor: Owen Petchey, Accepted 27 June 2008

Does Liebig's law of the minimum scale up from species to communities?