

Vliv akumulace dusíku na vřesoviště a suché trávníky v Národním parku Podyjí

Záhora, J., Chytrý, M., Holub, P., Fiala, K., Tůma, I., Vavříková, J., Fabšičová, M., Keizer, I., Filipová, L.: The Effect of Nitrogen Accumulation on Heathlands and Dry Grasslands in the české Podyjí National Park. *Životné prostredie*, 2016, 50, 2, p. 97 – 107.

The increasing availability of soil mineral nitrogen is often considered as a cause of expansion of nitrogen-demanding tall grasses into oligotrophic species-rich heathlands and dry grasslands dominated by Festuca ovina. Consequently these ecosystems tend to lose their biodiversity. This paper summarizes the main results of different studies focused on the soil nitrogen transformation and availability in the heathlands and dry grasslands in the Podyjí National Park (southern Czech Republic). Increasing soil mineral nitrogen availability accelerates expansion of competitive tall grasses Calamagrostis epigejos and Arrhenatherum elatius there. Subsequently, due to higher plant and microbial demands for soil mineral nitrogen, the soil nitrogen availability in the tall-grass sites decreases. At the same time, experimental addition of carbon in the form of cellulose into dry grassland decreased nitrogen availability, which indicates that such ecosystem needs more carbon to effectively use the current levels of available soil nitrogen. Substantial differences between A. elatius a C. epigejos were found in their capability to (i) accumulate nitrogen in plant tissues, (ii) resorb nitrogen from above-ground biomass during senescence and (iii) release nitrogen from plant litter during decomposition. These observations point out to different growth and nutrient use strategies of the studied grass species and associated microbial communities in the rhizosphere.

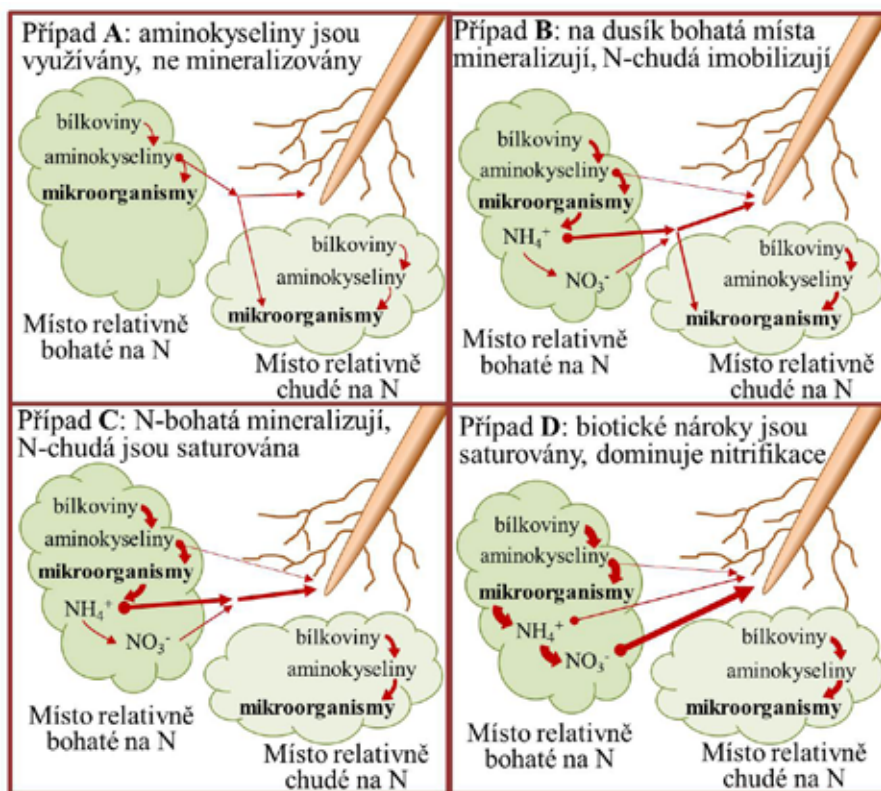
Key words: Arrhenatherum elatius, atmospheric nitrogen deposition, Calluna vulgaris, Calamagrostis epigejos, Festuca ovina, soil, české Podyjí National Park

Dusík je základní živina, kterou ke svému životu potřebují všechny organismy. V průběhu minulého století došlo činností člověka k výraznému zvýšení množství emisí dusíkatých látek do ovzduší. Nadbytek dusíku v ovzduší je příčinou kaskády nežádoucích reakcí v životním prostředí včetně změn druhového složení vegetace (Galloway, Cowling, 2002). Posun druhového složení rostlinných společenstev směrem k druhům nitrofilním je patrný zejména v ekosystémech, které byly donedávna dusíkem limitovány. Takové změny byly pozorovány i ve vřesovištích a v suchých trávnících Národního parku (NP) Podyjí (Sedláková, Chytrý, 1999a). Nicméně atmosférická zátěž vstupu dusíku je zde jednou z nejnižších v České republice (ČR), podle Petruše a kol. (1998) od 5,5 do 8,3 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹ a podle Křivákové (2007) dokonce méně než 4 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹. Otázkou tak je, zda i zde, v jedné z nejméně zatížených oblastí, hraje dusík nějakou roli. Naše pozornost byla zaměřena na půdu. Dlouho před tím, než dojde ke změně druhového složení vegetace, dochází totiž v půdě k postupným změnám dostupnosti dusíku (Schimel, Bennett, 2004).

Nejhůře dostupný dusík je v půdách boreálních lesů, tundry, časných fází primární sukcese našich ekosystémů nebo v půdách vřesovišť. Je rostlinami přijímán v rhizosféře, v těsné spolupráci s půdní mikroflórou v blízkosti kořenů. Po depolymerizaci půdních organických dusíkatých látek je přijímán rostlinami přímo,

ve formě malých fragmentů organických dusíkatých molekul, např. v podobě aminokyselin na rozhraních buněčných membrán hostitelské rostliny a mykorhizní houby. Rozkladná část koloběhu dusíku se v těchto ekosystémech zkracuje. Nedochozí k mineralizaci dusíku na amonnou a nitrátovou formu (obr. 1 – případ A).

Ekosystémy se vyvíjejí, mají tendenci „hromadit“ cenné živiny v půdní organické hmotě. Stále častěji se v půdních mikrostanovištích s bohatší nabídkou organických dusíkatých látek objevují nevyužívané mezi produkty rozkladu bílkovin a dochází k jejich mineralizaci. Nicméně amonný dusík je těžko měřitelný, protože je přítomnými mikroorganismy a rostlinami okamžitě využíván. Převažuje imobilizace dusíku v půdě (obr. 1 – případ B). Zvyšuje-li se dále množství dusíkatých látek vstupujících z nejrůznějších zdrojů do půdy, zvyšuje se mineralizace až do stádia, kdy ani stávající mikroorganismy, ani rostliny nejsou schopny nabízený amonný dusík imobilizovat. Převažuje mineralizace. Amonné formy dusíku se stávají trvale přítomnými a měřitelnými. Přežívající mikrobiální a rostlinná společenstva ztrácejí výhodu efektivního využívání obtížně dostupného dusíku. Zvýšení dostupnosti půdního dusíku je příležitostí pro expanzi jiných rostlinných druhů, které jsou náročnější na dusíkatou výživu. Zrychluje se obrát dusíkatých látek (obr. 1 – případ C). Zvyšuje-li se ještě více akumulace dusíkatých látek nebo postupuje-li sukcese do dalších stádií, dochází v půdních mikrostanovištích



Obr. 1. Dominance určité formy dusíku podél gradientu zvyšující se dostupnosti dusíku a předpokládané půdní procesy, které v různých případech A, B, C a D regulují dostupnost dusíku. Zdroj: upraveno podle Schimela, Bennettové (2004)

Vysvětlivky: Pojem „bílkoviny“ je zástupný, jsou jím označeny reprezentativní organické polymery obsahující dusík. Šířka šipek znázorňuje relativní velikost toků dusíkatých látek. Aktivními činiteli depolymerizace mohou být mykorrhizní houby (produkci extracelulárních enzymů) a ty mikroby, které přijímají aminokyseliny přímo.

s trvalejší nabídkou amonného dusíku k mikrobiální oxidaci tohoto energeticky bohatého substrátu, k nitrifikaci. Nitrátový dusík se stává nejprve nárazovité, posléze trvale součástí půdního roztoku (obr. 1 – případ D). Z hlediska ekosystému jako celku je to v prvních fázích výhodné, protože nitráty jsou, na rozdíl od amonného dusíku, v půdě velmi pohyblivé a mohou sloužit jako „homogenizátor“ nabídky dusíku v půdním profilu. Rozdílné množství nitrátů v půdě vyvolává navíc koordinovanou fyziologickou odpověď rostliny. Změnou hydraulické vodivosti je půdní voda odebírána kořeny přednostně z míst bohatších na nitráty (Gorska et al., 2008). Akumulace dusíku může pokračovat i dále až do závěrečné fáze, kdy se vyrovnají vstupy s výstupy, což může být doprovázeno zhoubnými projevy acidifikace půdy. Cílem popisovaného výzkumu v NP Podyjí bylo využít gradientu dostupnosti dusíku v půdě od aminokyselin přes amonný dusík k dusíku nitrátovému pro posouzení rovnováhy mezi nabídkou dusíku v půdě a schopností stávajícího rostlinného společenstva tuto nabídku využít.

K významu dusíku pro stabilitu společenstev vřesovišť a suchých krátkostébelných trávníků se pozornost badatelů začala obracet v rámci výzkumu rozmanitosti rostlinstva NP Podyjí a jeho dynamiky pod vlivem různých způsobů obhospodařování i výzkumu dynamiky živin v ekosystému a populační biologie expandujícího ovsíku vyvýšeného (*Arrhenatherum elatius*). Oba zmíněné výzkumy probíhaly v NP Podyjí od roku 1992 a byly podpořeny třemi projekty Grantové agentury ČR. Byl sledován vliv zvýšené dostupnosti dusíku a fosforu na mikrobiální aktivitu, nadzemní a podzemní produkci biomasy, dekompozici a druhové složení porostu acidofilního suchého trávníku a zkoumán vliv hnojení dusíkem a fosforem na konkurenční vlastnosti tří dominantních druhů trav: původní kostřavy ovčí (*Festuca ovina*), expandujících trav ovsíku vyvýšeného (*Arrhenatherum elatius*) a třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos*). Terénní pokusy byly doplněny experimentem v pokusné zahradě. Na tento projekt

navazoval v letech 2006 – 2008 další projekt zaměřený na reakci vegetace na snížení nebo zvýšení běžného množství srážek ve vztahu k potenciální změně klimatu. Problematika půdních mikrobiálních aktivit, vstupů, přeměn a dostupnosti dusíku ve vřesovištích a suchých trávnících NP Podyjí byla předmětem řešení celkem deseti diplomových prací na mikrobiologickém pracovišti Agronomické fakulty Mendelovy univerzity v Brně, které byly částečně podpořeny grantovými projekty. Získané výsledky umožňují formulovat dílčí závěry ohledně vlivu zvýšeného množství dusíku na vřesoviště a suché trávníky v NP Podyjí.

Vřesoviště a suché trávníky v Národním parku Podyjí a jejich management

NP Podyjí byl vyhlášen 1. července 1991 na místě bývalé chráněné krajinné oblasti na moravské straně údolí Dyje mezi Znojmem a Vranovem nad Dyjí u hranice s Rakouskem. Na rakouské straně údolí byl v roce 2000 vyhlášen NP Thayatal. NP Podyjí je nejmenším NP

v ČR. Má rozlohu pouhých 63 km². Jeho jihovýchodní okraj, kde se vyskytují vřesoviště a suché trávníky, patří mezi nejsušší oblasti ČR s průměrnou roční teplotou kolem 9 °C a průměrným ročním úhrnem srážek mírně pod 500 mm (Tolasz a kol., eds., 2007), přičemž většina (cca 65 %) srážek spadá v teplejším půlroce.

Plochy vřesovišť a stepních lad v jihovýchodní části parku jsou podmíněny dlouhodobou činností člověka. I když neexistují historické prameny dokumentující vznik vřesovištní vegetace, lze předpokládat, že hlavní příčinou bylo vykácení nebo pastevní přeměna původních doubrav ve středověku. Mírné terénní vyvýšeniny na silikátových horninách s mělkou půdou se nehodily pro obdělávání, a byly proto nejspíše využívány jako pastevní lesy a později jako nelesní pastviny (Sedláková, Chytrý, 1999b; Táborská, 1999).

Vřesoviště se táhnou v pruhu krajiny od Kraví hory jižně od Znojma směrem na jihojihozápad až po kopce západně od rakouského města Retz v nadmořské výšce 300 – 340 m.

Teplomilná vřesoviště (asociace *Euphorbio cyparissiae-Callunetum vulgaris*, svaz *Euphorbio cyparissiae-Callunetum vulgaris*) se zde vyskytují v mozaice se suchými stepními trávníky (*Potentillo heptaphyllae-Festucetum rupicola*, svaz *Koelerio-Phleion phleoidis*) na mělkých rankerových půdách (Ambrozek, Chytrý, 1990; Chytrý et al., 1997; Chytrý, Vicherek, 2003; Chytrý, ed., 2007). Vřesoviště jsou druhově bohatá s konstantním zastoupením keřů vřesu obecného (*Calluna vulgaris*, obrázek na str. 1 obálky) a kručinky chlupaté (*Genista pilosa*), travin psinečku tuhého (*Agrostis vinealis*), tomky vonné (*Anthoxanthum odoratum*), ostřice nízké (*Carex humilis*), ovsíře lučního (*Helictochloa pratensis*) a biky ladní (*Luzula campestris*) a dvouděložných bylin mařinky psí (*Asperula cynanchica*), hvozdíku Pontederova (*Dianthus cf. Pontederiae*), třezalky tečkované (*Hypericum perforatum*), jestřábníku chlupáčku (*Pilosella officinarum*), bedrníku obecného (*Pimpinella saxifraga*) a šťovíku menšího (*Rumex acetosella*).

Otázkou zůstává, zda v minulosti převládal na nelesních plochách suchý trávník nebo vřesoviště. V podobných lokalitách na jihovýchodním okraji Českého masívu vřes v současné době zcela chybí nebo je přítomen v ojedinělých trsech, zatímco v oblasti mezi Znoj-



Obr. 2. Regenerace vřesu 15 let po odstranění drnu v mozaikovitém porostu vřesoviště a suchého trávníku u obce Havraníky na úbočí kopce Staré vinice (srpen 2007). Foto: Jaroslav Záhora

Vysvětlivky: Vyznačena je původní plocha pokusného zásahu 4 x 4 m.

mem a Retzem se vyskytují rozsáhlé vřesovištní porosty (Chytrý et al., 1997). Přitom běžným terénním průzkumem nebyl zjištěn žádný výraznější stanovištní rozdíl mezi lokalitami s vřesem a bez vřesu, resp. vazba vřesu na půdy s mírně nižším pH nemusí být příčinou, ale následkem produkce organických kyselin při rozkladu obtížně rozložitelné odumřelé biomasy vřesu. Je proto na místě uvažovat o historických příčinách této diferenciace.

Nejrozsáhlejší a nejhustěji zapojené vřesovištní porosty jsou dnes na Kraví hoře u Znojma, kde bylo před druhou světovou válkou vojenské cvičiště a nelesní vegetace byla narušována vytvářením okopů, valů, pojezdy vojenské techniky apod. Šíření vřesu do suchých trávníků mohlo být podle Sedlákové, Chytrého (1999a) podpořeno narušováním drnu a následnou zvýšenou mineralizací organických látek spojenou s vyplavováním živin z obnažené minerální půdy.

Zmínění autoři potvrdili tuto hypotézu experimentálním odstraněním drnu na dvou pokusných plochách vřesovišť v NP Podyjí v roce 1992 a studiem následné sekundární sukcese. Hranice experimentální plochy byly krásně viditelné i po 15 letech od zásahu (obr. 2). S odstraněním drnu se z ekosystému odstranil i největší zásobník živin, což znevýhodnilo na živiny náročnější trávy a byliny. Naopak, pomalu rostoucí nenáročné keřůvky měly při absenci konkurence dost času vytvořit více či méně zapojený porost a stát se na mnoho let dominantou vegetace. Regenerace vřesovišť byla závislá na přítomnosti klíčivých semen vřesu. Pokud nebyla tato



Obr. 3. Zarůstání vřesovišť expanzivní třtinou křovištní (*Calamagrostis epigejos*) u obce Havraníky (srpen 2006). Foto: Jaroslav Záhora

podmínka splněna, obnovující se vegetace měla charakter krátkostébelného trávníku (Sedláková, Chytrý, 1999a, c).

Další managementové pokusy provedené v 90. letech 20. století ukázaly, že vřesoviště se poměrně dobře obnovuje po vypálení. Je však rozdíl mezi vypálením hustého vřesoviště se starými keři vřesu, které obsahují hodně suchého dřeva a podporují intenzivnější oheň, a vypálením porostu s menším podílem vřesu. V prvním případě shoří i mechové polštáře a surový humus na povrchu půdy, čímž se obnaží minerální půda vhodná pro klíčení semenáčů vřesu. Ty na těchto místech skutečně vyklíčily a obnova vřesoviště byla podpořena i vegetativní regenerací ohořelých vřesových keříčků z přeživších přízemních větví. Naopak, v případě méně intenzivního ohně se minerální půda neobnažila, obnova vřesu ze semen neprobíhala a vřesoviště se obnovovalo pomaleji pouze vegetativně (Sedláková, Chytrý 1999a, c).

Dalším zkoumaným managementem bylo posečení porostů. To mělo podobný účinek jako vypálení slabým ohněm. Mechové polštáře a vrstva surového humusu nebyly narušeny, klíčení vřesu neprobíhala a obnova vřesoviště byla pomalá. Díky prosvětlení porostu se brzy po pokosení rozšířily trávy, stonkové báze vřesu zůstaly zachovány a keříky pomalu regenerovaly (Sedláková, Chytrý, 1999a, c).

Kromě údržby vřesovišť je cílem ochranného managementu v území také udržování diverzity flóry, protože vřesoviště a navazující suché trávníky jsou druhově poměrně bohatým společenstvem s výskytem mnoha

ohrožených druhů (Chytrý et al., 1997; Grulich, 1997). Managementové pokusy ukázaly, že počet druhů cévnatých rostlin v porostu se během 3 – 4 let po pokusném zásahu zvýšil, a to tím víc, čím bylo narušení při zásahu intenzivnější a čím víc minerální půdy se při něm obnažilo. Zdaleka největší nárůst počtu rostlinných druhů tak byl zaznamenán na plochách s odstraněnými drny, ke slabšímu nárůstu došlo i na plochách vypálených a posečených (Sedláková, Chytrý, 1999a; Chytrý et al., 2001). V dalších letech pak došlo ke stabilizaci nebo mírnému poklesu počtů druhů. Zvýšily se také počty druhů mechorostů a lišejníků. Z ochranného hlediska bylo významné, že se po narušení na plochy dostávaly pouze druhy původního

společenstva, ne druhy invazní nebo expanzní.

Nejzávažnějším ochranným problémem na vřesovištích a suchých trávnících ve východní části NP Podyjí se však stalo expanzivní šíření konkurenčně silné trávy ovsíku vyvýšeného (*Arrhenatherum elatius*), které začalo v roce 1995 a nabylo masivních rozměrů v letech 1996 a 1997. Podobně agresivně se na mělkých a suchých půdách začala šířit třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*). Sedláková, Chytrý (1999a) považovali za pravděpodobnou příčinu eutrofizaci půdy v důsledku atmosférického spadu dusíku, přičemž vlastní expanze mohla být urychlena nadprůměrnými srážkami v letních obdobích v letech 1996 a 1997. Zajímavé bylo, že na experimentální plochu s odstraněným drnem založenou v roce 1992 se nerozšířil expanzivní ovsík z okolí, kde tvořil hustý porost a končil ostře na hranici plochy. Třtina křovištní se na tyto plochy také nerozšířila, jak ukázaly pozdější výzkumy, byla to patrně jen náhoda, protože třtina má ve zkoumaném území schopnost pronikat na plochy s odstraněnou svrchní vrstvou půdy.

Dostupnost dusíku v půdě vřesovišť a suchých trávníků v Národním parku Podyjí

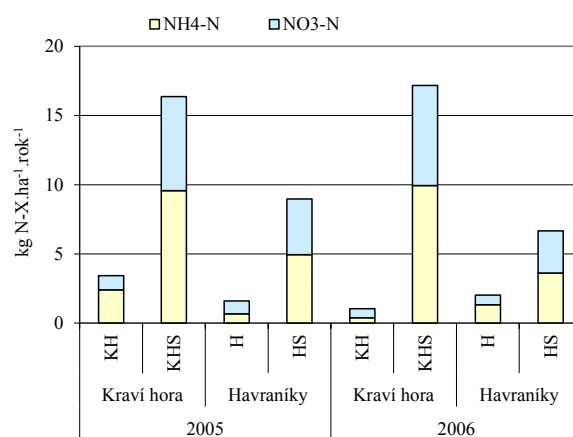
Zarůstání vřesovišť a druhově bohatých suchých trávníků v NP Podyjí vysokými travami *Calamagrostis epigejos* (obr. 3) a *Arrhenatherum elatius* je doprovázeno úbytkem druhů a je pravděpodobně spojeno se zvýšenou dostupností klíčových živin v půdě. Akumulace živin v ekosystému je zapříčiněna jednak ústupem od tradičního managementu a jednak depozicemi atmosfé-

rického dusíku. Významnou roli může hrát i globální změna klimatu projevující se četnějšími klimatickými výkyvy. Prodlužující se období sucha následovaná přívalovými dešti jsou pro vřesovištní ekosystémy s extrémně mělkým půdním horizontem určujícím faktorem mezidruhové konkurence a mohou maskovat existující zvýšenou nabídku klíčových živin, která je hlavní příčinou odumírání západoevropských vřesovišť.

Atmosférická zátěž vstupů minerálního dusíku v NP Podyjí je nízká v porovnání s úrovní těchto depozic v jiných částech ČR a neměla by být příčinou zvýšené dostupnosti dusíku v půdě. Přímo na vřesovištích byl proto v přízemní vrstvě vegetace v roce 2002 a poté opakovaně v letech 2005 a 2006 monitorován vstup dusíku se srážkami. Měření probíhalo na dvou lokalitách, jednak na Kraví hoře cca 1 km od Znojma a jednak u obce Havraníky 6 km od Znojma, kde se vliv města projevoval méně, zato se mohl více projevit vliv zemědělství. Pro odhad vstupu minerálního dusíku záchytem na vegetaci byla polovina sběrných nádob opatřena svazkem nylonové síťoviny, napodobujícím povrch rostlin. Vstup minerálního dusíku byl mnohonásobně vyšší u sběrných nádob se síťovinou než u nádob bez ní (obr. 4), přičemž převažoval záchyt amonného dusíku nad nitrátovým. Na obr. 4 jsou uvedeny pouze výsledky z let 2005 a 2006 (výsledky získané v roce 2002 byly více méně identické; Fabšičová a kol., 2003).

Ukázalo se, jak velký význam má zachycování dusíku z horizontálních srážek. Celkové množství srážek naměřené v jednoduchých nádobách na obou lokalitách bylo shodné, ale množství vody v nádobách se síťovinou bylo o 60 % vyšší na Kraví hoře a pouze o 30 % vyšší u Havraníků. Důvodem pro více než dvojnásobný záchyt dusíku v nádobách se síťovinou na Kraví hoře může být častější výskyt situací umožňujících kondenzaci vody na povrchu vegetace. Kraví hora je blíž říčnímu údolí, ze dvou stran má řeku, navíc s vodní plochou Znojenské přehrady, ze které se vypařuje více vody. To může způsobovat větší vzdušnou vlhkost ve srovnání s Havranickým vřesovištěm, které má říční údolí jen z jedné strany a je exponováno do suché nížiny Dyjsko-svrateckého úvalu. Jiným možným vysvětlením je větší množství kondenzačních jader ve formě polévatého prachu na Kraví hoře kvůli blízkosti města Znojma. Paradoxně však to, co pomáhá vřesu překonávat období sucha záchytem horizontálních srážek na bohatě větvené nadzemní části a jejich stékáním ke kořenům, urychluje v atmosféře bohaté na dusíkaté látky obohacování kořenové sféry vřesu o dusík, což zvýhodňuje vysokostébelné trávy.

Na základě empirických sledování a experimentů byly v Nizozemsku stanoveny hodnoty kritické zátěže dusíku pro suchá vřesoviště v rozmezí cca 15 – 20 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹ (Bobbink, Roelofs, 1995). Kritickou zátěží rozumí tito autoři takovou hodnotu atmosférických depozic dusíku, pod kterou nedochází k viditelným



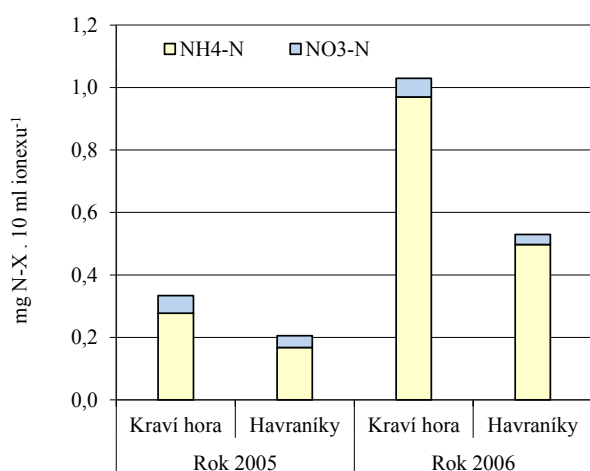
Obr. 4. Souhrnný záchyt amonného a nitrátového dusíku z atmosférického spadu v letech 2005 a 2006 na lokalitách Kraví hora a Havraníky

Vysvětlivky: KH, H – v jednoduchých nádobách v úrovni vegetace, KHS, HS – v nádobách opatřených svazkem nylonové síťoviny



Obr. 5. Znárodnění přípravy iontoměničových sond, jejich obalování surovým hedvábím a zapravování do půdy, do otvoru vytvořeného po vpichu kovovým bodcem. Foto: Jaroslav Záhora

změnám druhového složení rostlinného společenstva a nezvyšuje se vyplavování dusíku z půdy. Na základě dalších experimentů s redukovanými a oxidovanými plynnými sloučeninami dusíku posunuli později Bobbink et al. (2003) hodnoty kritické zátěže na rozmezí 10 – 15 kg N.ha⁻¹.rok⁻¹. Podle jiných autorů lépe koreluje s přeměnou vřesovišť na travinná společenstva kumulativní zátěž za několik posledních desetiletí, nikoliv úroveň aktuální roční depozice dusíku (Duprè et al., 2010). Hodnoty atmosférické zátěže zachycené na síťovině na Kraví hoře zapadají do sníženého rozmezí kritické zátěže. Navíc je nutno brát v potaz, že v relativně kontinen-



Obr. 6. Dostupnost amonného a nitrátového dusíku v půdě vřesovišť na lokalitách Kraví hora a Havraníky v letech 2005 – 2006 stanovená prostřednictvím iontoměničů

tálním klimatu střední Evropy dosahuje vřes (*Calluna vulgaris*) hranice svých ekologických možností, je méně vitální a pravděpodobně trpí letním suchem nebo zimním vymrzáním (Gimingham, 1960). Je také známo, že zvýšená dostupnost dusíku umocňuje citlivost vřesu vůči suchu a mrazu (Bobbink et al., 1998). Vřes více trpí herbivory, listy bohaté dusíkem jsou atraktivnější pro brouka *Lochmaea suturalis* (Aerts, Heil, 1993).

Velké vstupy dusíku se srážkami nemusí bezprostředně znamenat zvýšení dostupnosti dusíku v půdě. Kristensen, McCarty (1999) uvádějí, že kapacita krátkodobého biologického vstřebávání (imobilizace) amonného dusíku do buněk půdních organismů a do kořenů rostlin v půdě zdravých vřesovišť je obrovská, dosahující až stovek mg NH₄⁺-N v 1 kg vřesovištní půdy během jednoho dne. Takto mohou být viditelné účinky zvýšených atmosférických depozic dusíku oddáleny. Proto byla měřena současně i dostupnost minerálních forem dusíku v půdě. V mělkých půdách vřesovišť a suchých trávníků NP Podyjí bylo možno použít v podstatě jedinou možnost terénního měření, a to pomocí iontoměničových zrn vložených do válcovitých (cigaretových) pouzder z polyamidové síťoviny (obr. 5; blíže Záhora, 2001). Aplikace iontoměničů má mnoho výhod. V popisovaných pouzdrech dochází k minimálnímu narušení půdy, nemění se interakce mezi živými a neživými půdními složkami, pouzdra je možno používat dlouhodobě (např. po celý rok) a jsou schopny podat informaci, zda v průběhu měření byl v půdním prostředí nějaký minerální dusík nadbytečný a pokud ano, tak v jaké formě. Množství zachycených amonných nebo nitrátových iontů ilustruje schopnosti biotických složek půdního prostředí nenávratně uvolnit (ztratit) dusík z víceméně uzavřených vnitřních cyklů. Jinými slovy, čím více

zachyceného minerálního dusíku v iontoměničích, tím horší hospodaření s dusíkem v půdě.

Výsledky výzkumu získané v rámci zmíněných dílčích projektů prostřednictvím přímých měření z terénních a laboratorních inkubací a z iontoměničových sond shrnujeme v následujícím přehledu:

Výsledek 1

Nelze srovnávat vstupy dusíku z atmosférických depozic na lokalitách Kraví hora a Havraníky, ve kterých je zastoupení amonného a nitrátového dusíku téměř vyrovnané, s dostupností obou forem dusíku v půdě, stanovenou pomocí iontoměničů, kde podíl amonného dusíku dosahuje až 80 – 90 % (obr. 4 a 6). Množství a poměr dusíkatých látek v atmosférických depozicích je určován zejména zdrojem emisí a poté fyzikálně-chemickými jevy a procesy v atmosféře. Po dopadu atmosférických depozic dusíku na vegetaci může být část oxidovaných forem dusíku (převládají nitráty) asimilována formou listové výživy. Další část může být využívána kořeny, další denitrifikována nebo asimilována mikroorganismy, část se může pohybovat v půdním roztoku hlouběji do půdního profilu a homogenizovat nabídku dusíku v půdě, případně může být nakonec vyplavena. Amonný dusík není v půdním profilu tak pohyblivý. Množství a poměr dusíkatých látek v půdě je určován hlavně biochemickými reakcemi zjednodušeně popsanými v úvodu (Schimel, Bennett, 2004). 80 – 90 % podíl amonného dusíku v půdě vřesovišť byl potvrzen přímým měřením aktuálního množství celkového minerálního dusíku, které bylo relativně vysoké, v rozmezí od 2,1 do 19,1 (průměrně 12,4) mg N.kg⁻¹ (Záhora, 2001). Jenom pro porovnání, v letech 1998 a 1999 bylo v měsíčních intervalech stanovováno množství celkového minerálního dusíku v půdě zaplavovaných luk v okolí Lednice na Moravě v nivě řeky Dyje. V blízkosti Nejdku, v půdě louky svazu *Deschampsion caespitosae* bylo zjištěno maximálně 7,2 (průměrně 1,7) mg N.kg⁻¹; v půdě louky svazu *Molinion caeruleae* na lokalitě Obelisk, 2 km severně od Lednice, maximálně 5,7 (průměrně 1,9) mg N.kg⁻¹, přičemž podíl amonného a nitrátového dusíku byl vyrovnaný. Trvale nevyužitelný nadbytek amonného dusíku zařazuje půdu vřesovišť podle tohoto schématu dostupnosti dusíku do případu C na obr. 1; dusíku v půdě je akumulováno příliš mnoho, tolik, že to není stávající společenstvo schopno využít.

Výsledek 2

Větší vstupy amonného a nitrátového dusíku na lokalitě Kraví hora než na lokalitě Havraníky se projevují větší dostupností minerálních forem dusíku v půdě.

Výsledek 3

Dostupnost dusíku v půdě těchto lokalit nemusí odpovídat míře atmosférické zátěže v daném roce, ale je určována nedávnou historií místa, průběhem minulého

a aktuálního počasí nebo různými interakcemi živých a neživých složek v ekosystému (viz prokazatelně nižší dostupnost minerálního dusíku v roce 2005 při srovnatelné velikosti depozic v roce 2005 a 2006; obr. 4 a 6).

Výsledek 4

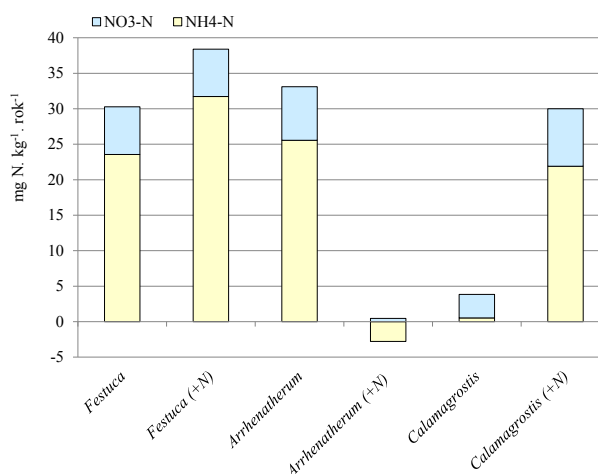
Množství minerálního dusíku zachyceného iontoměničivými v půdě pod porostem vřesu na lokalitě Havraníky v době od října 2000 do května 2001 bylo asi čtyřikrát větší než v půdě pod porostem ovsíku. To odráží jednak vysokou dostupnost dusíku ve vřesovištích a jednak malou schopnost vřesu využít mikrobiálně uvolňovaný dusík v půdě stejně efektivně jako ovsík. Tím dochází k omezení jedné z podmínek konkurenční úspěšnosti vřesu, totiž limitace ekosystému nedostatkem dusíku. Berendse (1990) a Kristensen, Henriksen (1998) uvádějí, že vysoké hodnoty minerálního dusíku v půdě jsou charakteristické pro ekosystémy s probíhající změnou druhového složení porostu a zvýšenou atmosférickou depozicí dusíku.

Výsledek 5

Dále jsme se na lokalitě Havraníky zabývali transformacemi dusíkatých látek v půdě pod porosty s dominantní *Festuca ovina* a pod porosty s dominantním expandujícím *Arrhenatherum elatius* na plochách experimentálně hnojených dusíkem v letech 2002 – 2004 dávkou $50 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ a na kontrolních nehnojených plochách. Z měření provedených během vegetačních sezón 2002 a 2003 vyplývá, že průměrná aktuální koncentrace minerálních forem dusíku byla v půdě s dominantní kostřavou $4,9 \text{ mg N} \cdot \text{kg}^{-1}$, po přihnojení dusíkem $9,7 \text{ mg N} \cdot \text{kg}^{-1}$, v půdě s ovsíkem $3,6 \text{ mg N} \cdot \text{kg}^{-1}$, po přihnojení dusíkem $3,9 \text{ mg N} \cdot \text{kg}^{-1}$. Porost s ovsíkem byl tedy schopen využít (imobilizovat) dodaný dusík, aniž by došlo ke zvýšení množství minerálního dusíku v půdě (Fiala et al., 2004).

Výsledek 6

Čistá mineralizace půdních dusíkatých látek poskytuje informaci o nabídce minerálního dusíku uvolněného během určitého období z vnitřních půdních zdrojů. Tato nabídka je výsledkem mikrobiálního rozkladu organické hmoty s obsahem dusíku (celková mineralizace dusíku) sníženého o odběr minerálního dusíku půdními mikroorganismy (celková imobilizace dusíku) s vyloučením kořenů rostlin. Hodnoty průměrné čisté mineralizace půdních dusíkatých látek zjištěné měsíčními terénními inkubacemi neporušených půdních vzorků v letech 2002 až 2004 jsou na obr. 7. V půdě pod porostem s kostřavou došlo ke zvýšení čisté mineralizace po přihnojení dusíkem o $8,1 \text{ mg N} \cdot \text{kg}^{-1}$, naopak, pod porostem s ovsíkem byly po přihnojení zaznamenány záporné hodnoty ($-2,3 \text{ mg N} \cdot \text{kg}^{-1}$, což se označuje jako čistá imobilizace). Přesně opačná situace byla u druhé vysoké trávy *Calamagrostis epigejos*, pod jejímž poros-

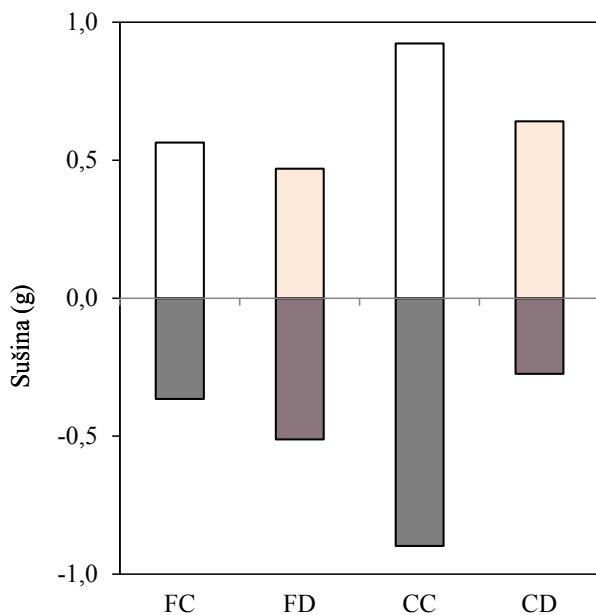


Obr. 7 Průměrná kumulativní čistá mineralizace (v případě *Arrhenatherum* (+N) čistá imobilizace) půdních dusíkatých látek (v $\text{mg N} \cdot \text{kg}^{-1}$ za vegetační období) v půdě suchého trávníku s dominantní *Festuca ovina*, *Arrhenatherum elatius* a *Calamagrostis epigejos* ve variantě kontrolní a ve variantě přihnojené dusíkem v dávce $50 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$, (označeno (+N)) stanovená inkubací neporušených půdních vzorků během tří po sobě jdoucích vegetačních období 2002 – 2004 (pro *A. elatius* byla dostupná data pouze v letech 2002 a 2003)

tem se po přihnojení čistá mineralizace značně zvýšila až o $27,1 \text{ mg N} \cdot \text{kg}^{-1}$ (Holub, Záhora, 2008). Obtížně rozložitelná sašina třtiny snižuje imobilizaci dusíku po přihnojení. Ani půdní mikroorganismy v původním porostu s kostřavou nedokázaly účinně vstřebat přídavek dusíku na rozdíl od mikrobů v porostu s ovsíkem.

Výsledek 7

Omezená schopnost využití dodatečné nabídky dusíku v původním porostu s dominantní kostřavou může být způsobena nedostatkem snadno rozložitelných organických látek. K testování této hypotézy bylo v letech 2002 a 2003 využito obalených iontoměničivých sond. Před aplikací do půdy byly obaleny přírodním materiálem dvojího druhu: jednak celulózu (pouze nabídka uhlíku a energie) a jednak surovým hedvábím (kromě nabídky uhlíku a energie jde také o materiál bohatý na dusík – obr. 5). Přídavky obou substrátů neměly vliv na dostupnost nitrátové formy dusíku, která představovala jen asi 10 % z celkového dostupného minerálního dusíku, podobně jako v předcházejících experimentech. Pro dostupnost minerálního dusíku v těchto půdách je určující amonná forma dusíku. Přídavek pouhého uhlíkatého zdroje, celulózy, silně zredukoval dostupnost amonného dusíku v porostu s kostřavou a naopak znásobil ji v porostu s ovsíkem. To znamená, že nedostatek uhlíku a energie v obtížně rozložitelné biomase porostu s kostřavou neumožňuje využít dostupný dusík. V porostu s ovsíkem se dostupnost dusíku po přidání uhlíkaté lát-



Obr. 8. Sušina nadzemní (nad osou x) a podzemní (pod osou x) biomasy semenáčků kostravy ovčí (*Festuca ovina*). Zdroj: Sárazová (2014)

Vysvětlivky: Semenáčky kostravy ovčí pěstované po dobu jednoho roku v nádobovém pokusu v půdě odebrané z původního krátkostébelného trávníku (FC a FD) a v půdě degradované třtinou křovištní (CC a CD). Stres suchem byl navozen polovičním množstvím vody při závlivě (FD a CD).

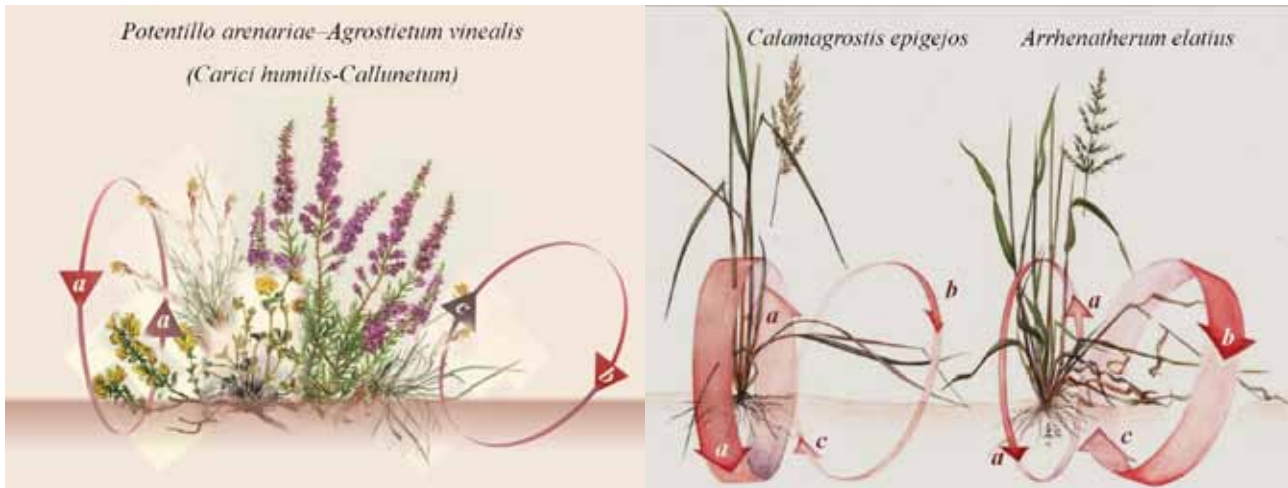
ky zvýšila. Snadno rozložitelná odumřelá biomasa ovsíku (zde nahrazena celulózou) stimuluje pravděpodobně rychlejší mikrobiální rozklad organických látek, který nemusí být limitován dusíkem. To zvyšuje dostupnost minerálního dusíku pro novou generaci rostlin, protože koloběh dusíku je určen tvorbou a rozkladem stařiny. Totéž nebylo možno potvrdit v půdě pod porostem třtiny, kde přírůstek celulózy mírně snížil dostupnost minerálního dusíku podobně jako v případě porostu s kostravou. Příčiny budou pravděpodobně u kostravy i třtiny shodné – obtížně rozložitelná stařina a nedostatek snadno dostupných uhlíkatých látek a energie pro rychlý koloběh dusíkatých látek. Přírůstek hedvábí, materiálu bílkovinného původu s velmi úzkým poměrem uhlíku a dusíku (od 2,9 do 3,4), měl otestovat osud dusíku pocházejícího z přírodního materiálu nepokryvajícího při rozkladu nároky rozkladačů na energii a uhlík. Po jeho přidání se dostupnost dusíku v porostu s kostravou zvýšila proti kontrolním plochám šestkrát, ale v porostu s ovsíkem pouze dvakrát, tj. stejně jako v případě přírůstku celulózy. Dostupnost minerálního dusíku po přidání hedvábí byla v půdě se třtinou pravidelně nejnižší, což by mohlo znamenat, že dusík pocházející z rozkladu organického materiálu bohatého na dusík je v půdě využíván velmi efektivně.

Výsledek 8

V roce 2003 bylo z vysokostébelných trávníků s ovsíkem a třtinou v blízkosti Havraníků odebráno větší množství půdy s cílem zjistit během roční laboratorní inkubace potenciál půdní respirace a mineralizace organických dusíkatých látek s ohledem na budoucí možné uplatnění tohoto materiálu po odstraňování drnů, které bylo zamýšleno jako metoda ochranného managementu. Inkubace probíhala v podmínkách 60 % vlhkosti a při teplotě 22 – 24 °C, tedy v podmínkách nepřírodně ideálních pro půdní mikroorganismy. V první třetině experimentu byly půdní vzorky opakovaně promyty destilovanou vodou a v průsacích bylo stanoveno množství vyplavených uhlíkatých a dusíkatých látek. Za dobu inkubace bylo prodýcháno nebo vyplaveno 4,5 – 7,2 g uhlíku z 1 kg sušiny půdy (nejvíce po přidání stimulační dávky sacharózy v kombinaci s alkalizací půdního vzorku dolomitickým vápencem a nejméně pouze po alkalizaci). Při přepočtu na plochu povrchu půdy by toto množství představovalo výdej uhlíku v rozmezí 513 – 821 g C.m⁻².rok⁻¹. Srovnatelné množství ztráty uhlíku půdní respirací uvádí Kopittke (2013) pro různě stará nizozemská vřesoviště v rozmezí 435 – 650 g C.m⁻².rok⁻¹. Za celou dobu inkubace bylo z půdních vzorků vyplaveno relativně málo minerálního dusíku (30 – 48 mg N.kg⁻¹). Toto množství odpovídá potenciálu čisté mineralizace (viz výsledek 6), přičemž podíl nitrátového dusíku v perkolátech představoval minimálně trojnásobek množství amonného dusíku. Navzdory značné kyselosti půd (pH 3,9) lze tedy během určitých stabilních podmínek očekávat i jistý potenciál nitrifikace.

Výsledek 9

V roce 2006 bylo pomocí konstrukce plastových stříšek experimentálně omezeno množství srážek dopadajících do porostu s dominantní kostravou. Cílem pokusu bylo zjistit, jaká bude odezva vegetace tohoto travního společenstva při omezení nebo zvýšení množství srážek ve vztahu k potenciální změně klimatu (Fiala a kol., 2015). Pokus nastavil tři různé intenzity srážek na třech plochách: (i) kontrolní plocha otevřená (bez stříšky) a přístupná běžné srážkové dotaci ve sledovaném období, (ii) plocha tvořící suchou variantu se stříškou z plastových pruhů na kovové konstrukci zajišťující přesně poloviční množství vertikálních srážek kontrolní varianty a (iii) plocha se srážkovou dotací o 50 % vyšší, zajištěnou srážkovou vodou z plastových stříšek suché varianty. Průměrná aktuální koncentrace minerálního dusíku v roce 2006 byla v půdě kontrolního porostu 3,9 mg N.kg⁻¹, v půdě varianty s omezenými srážkami 4,8 mg N.kg⁻¹ a v půdě varianty se zvýšenými srážkami 4,4 mg N.kg⁻¹. Průměrná čistá měsíční amonifikace a nitrifikace byla u všech variant nízká, menší než 3 mg N.kg⁻¹. Rozkolísání srážkového režimu nepřineslo významné změny procesů přeměn půdního dusíku (Holub et al., 2013).



Obr. 9. Rozdílné strategie koloběhu dusíku u původního suchého trávníku nebo vřesoviště, třtiny křovištní a ovsíku vyvýšeného. Zdroj: upraveno podle Holuba et al. (2012)

Vysvětlivky: Šíře šipek nepředstavuje absolutní hodnoty, pouze ilustruje malou náročnost na dusík u původních společenstev a rozdíly v tocích dusíkatých látek u vysokých trav; a – retranslokace dusíku ze stárnoucích pletiv do přežívajících zásobních orgánů, b – tok dusíku v průběhu senescence, c – uvolňování dusíku do půdy v průběhu rozkladu stařiny včetně jeho příjmu rostlinou

Výsledek 10

Součástí experimentu s rozdílnými srážkovými režimy bylo v roce 2007 stanovení vlivu rozdílného množství srážek na mykorhizní kolonizaci kořenů kostřavy ovčí (*Festuca ovina*), neboť dosud není k dispozici mnoho informací o vztahu mykorhizních rostlin ke změnám vodního režimu. Bylo zjištěno, že v kontrolní variantě s normálním množstvím srážek bylo arbuskulární mykorhizou (AM) kolonizováno 37,2 % kořenů, u varianty s navýšeným množstvím srážek 35,5 % a u varianty s redukováním množstvím srážek bylo kolonizováno pouhých 13,6 % kořenů. Předpokládáme, že omezení srážek je pro rostlinu i houbu stresující: kostřava nemá dostatek asimilátů pro podporu spolupracujícího houbového partnera, který není schopen během přísušků udržet celou síť houbových vláken životaschopnou. To bylo potvrzeno při hodnocení závislosti AM kolonizace na šířce kořenu. Pouze v kontrolní variantě a variantě s navýšeným množstvím srážek se kolonizace kořenů zvyšovala přímo úměrně se zvětšováním průměru kořenů. Za předpokladu, že širší kořeny jsou starší a že jsou více kolonizovány AM houbami, byla mykorhiza za normálního a zvýšeného vlhkostního režimu přínosná pro oba symbiotické partnery (Kabrhelová, 2008).

Výsledek 11

V posledním pokusu s kostřavou rostoucí v nádobách v půdě odebrané jednak z původního porostu s dominantní kostřavou a jednak z porostu se třtinou byla testována reakce kostřavy na kombinaci vlivu dlouhodobého stresu suchem a vlivu rhizosférických organismů adaptovaných buď na kostřavu, nebo na tři-

nu. Semenačky kostřavy byly po dobu jednoho roku (2011 – 2012) pěstovány v kontrolovaných laboratorních podmínkách a zalévány tak, aby byl v polovině nádob opakovaně nastolován stres suchem. Kultivační nádoby byly dvojité: pod výtokovým otvorem vnitřní nádoby bylo pouzdro s iontoměničím pro kontrolu vyplavovaného minerálního dusíku. Mezi vnitřní a vnější nádobou byl křemenný písek pro stabilizaci teploty a vlhkosti. Množství záливkové vody pro navození stresu suchem bylo stanoveno podle vadnutí semenáčků salátu (*Lactuca sativa*), které byly zpočátku pěstovány společně se semenáčky kostřav ve stejných nádobách a později byly odstraněny. Varianty kontrolní byly následně zalévány dvojnásobným množstvím záливkové vody. Stres suchem vyvolal v systému rostlina – mikroorganismy – půda rozdílné změny, které se projevily v nárůstu uvolněného minerálního dusíku a ve změně množství nadzemní a podzemní biomasy (obr. 8). Semenačky kostřav rostoucí v půdě odebrané pod třtinou měly mnohem vyšší produkci nadzemní biomasy, přičemž vyplavování dusíku bylo zanedbatelné a nelišilo se od kontroly. Stimulace jejich růstu je pravděpodobně vyvolaná změnami zdrojů organické hmoty a souvisejícími změnami ve společenstvech mikroorganismů v půdě po expanzi třtiny křovištní do původního krátkostébelného trávníku. Zajímavé bylo porovnání odlišné reakce kostřavy na stres suchem. V půdě s původní organickou hmotou a původními mikrobiálními společenstvy vyprodukovaly semenačky kostřav více kořenové biomasy a částečně redukovaly biomasu nadzemní, zatímco v půdě degradované třtinou s pozmeněnými zdroji organické hmoty a na ně adaptovanými mikroorganismy

byla podzemní biomasa v reakci na stres suchem silně zredukována. Vyplavování minerálního dusíku dosahovalo v obou suchem stresovaných variantách asi sedminásobku hodnot zjištěných v nádobách kontrolních. Výkyvy vlhkosti a snížený odběr minerálního dusíku rostlinami zvýšily shodně vyplavování minerálního dusíku. Z výsledků vyplývá, že po úspěšném odstranění třtiny mohou organické zbytky ze třtiny a na ně navázaná mikrobiální společenstva zkomplikovat půdní poměry pro regeneraci původního suchého trávníku. Mohou indukovat odlišné reakce semenáčků původních rostlin, které mohou redukovat vlastní kořeny (Sárázová, 2014).

Výsledek 12

Předmětem výzkumu byla také různá růstová strategie ovsíku a třtiny. Efektivnější retranslokace dusíku ze stárnocích nadzemních částí *Calamagrostis epigejos* do přežívajících zásobních orgánů, oddenků, může hrát důležitou roli při rychlosti tvorby biomasy na začátku dalšího vegetačního období. Z tohoto důvodu lze pozorovat menší koncentrace dusíku ve stáří třtiny a jeho pomalejší uvolňování. Naopak, u ovsíku můžeme pozorovat menší retranslokaci dusíku, ale jeho podstatně větší uvolňování do půdního prostředí při rozkladu stáří, která je bohatší na dusík. I přes různé strategie mohou proto tyto rostliny přijmout a udržet více dusíku, který podporuje jejich rychlý expanzivní růst (Holub et al., 2012). Výsledky výzkumu jsme se pokusili zobrazit graficky (obr. 9).

* * *

Vstupy dusíku zvyšované záchytem suchých a mokřých atmosférických depozic na vegetaci urychlují vyčerpání akumulační kapacity pro dusík v půdě vřesoviště a suchých trávníků v NP Podyjí. Dochází k postupným změnám ve vztazích živých a neživých složek půdy, které umožňují déletrvající přítomnost většího množství minerálního dusíku v půdním roztoku. Dlouhodobá nabídka amonného dusíku zvyšuje i v takto kyselých půdách aktivitu nitrifikace. Oligotrofním druhům rostlin se přestávají vyplácet dodávky asimilátů do kořenů pro stimulaci růstu rhizosférických mikroorganismů. Ty jim zprostředkovávaly dusíkatou výživu a pomáhaly překonat nepříznivé klimatické podmínky, např. zvýšením kořenové biomasy nebo znásobením povrchu kořenů prostřednictvím sítě houbových vláken symbiotické mykorhizy. Větší a déletrvající nabídka půdního dusíku urychluje rozklad organické hmoty a zvyšuje také nabídku ostatních živin. Klimatické výkyvy popisované děje ještě urychlují. Konkurenční schopnost původních druhů je malá, zatímco zvýšená nabídka minerálního dusíku v půdě urychluje expanzi konkurenčně silných trav třtiny křovištní a ovsíku vyvýšeného. Efektivnější využití dostupného dusíku expandujícími druhy snižuje jejich aktuální nabídku v půdě a rostlinné spole-

čenstvo s dominancí expanzivních druhů se stabilizuje. Přítomnost jiných skupin půdních mikroorganismů, které jsou vázány na druhy vysokých trav, může měnit reakce původních rostlin při pokusech o regeneraci původních trávníků nebo vřesovišť. Při stresu suchem může docházet ke snížení tvorby podzemní biomasy, čímž se životaschopnost původních druhů dále oslabuje. Výsledky představených experimentů lze využít pro návrh vhodných způsobů obhospodařování na suchých trávnících, jejichž existence je ohrožena expanzí vysokých trav, zejména třtiny křovištní a ovsíku vyvýšeného.

Děkujeme Správě NP Podyjí za povolení a všestrannou podporu výzkumu v chráněném území, jmenovitě Martinu Škorpičkovi, Janě Táborské a Lence Reiterové. Výzkumy byly realizovány s podporou projektů Grantové agentury České republiky GA ČR 206/02/0581 a GA ČR 526/06/0556. Tento příspěvek vznikl s podporou Národní agentury pro zemědělský výzkum (NAZV): QJ1220007 Možnosti zadržení reaktivního dusíku ze zemědělství ve vodohospodářsky nejzranitelnější oblasti.

Poznámka: Nomenklatura rostlinných taxonů je uvedena podle Danihelky et al. (2012) a nomenklatura syntaxonů podle Chytrého ed. (2007).

Literatura

- Aerts, R., Heil, G. W.: Heathlands: Patterns and Processes in a Changing Environment. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 1993, 224 p.
- Ambrozek, L., Chytrý, M.: Die Vegetation der Zwergstrauchheiden im xerothermen Bereich am Südostrand des Böhmisches Massivs. Acta Musei Moraviae Scientiae Naturales, 1990, 75, p. 169 – 184.
- Berendse, F.: Organic Matter Accumulation and Nitrogen Mineralization during Secondary Succession in Heathland Ecosystems. Journal of Ecology, 1990, 78, p. 413 – 427.
- Bobbink, R., Roelofs, J. G. M.: Nitrogen Critical Loads for Natural and Semi-Natural Ecosystems: The Empirical Approach. Water, Air, and Soil Pollution, 1995, 85, p. 2413 – 2418.
- Bobbink, R., Hornung, M., Roelofs, J. G. M.: The Effects of Air-Borne Nitrogen Pollutants on Species Diversity in Natural and Semi-Natural European Vegetation. Journal of Ecology, 1998, 86, p. 717 – 738.
- Bobbink, R., Ashmore, M., Braun, S., Flückiger, W., van der Wyngaert, I. J. J.: Empirical Nitrogen Critical Loads for Natural and Semi-Natural Ecosystems: 2002 Update. In: Acherman, B., Bobbink, R. (eds.): Empirical Critical Loads for Nitrogen. Berne: Swiss Agency for Environment, Forest and Landscape SAEFL, 2003, p. 43 – 170.
- Danihelka, J., Chrtek, J. Jr., Kaplan, Z.: Checklist of Vascular Plants of the Czech Republic. Preslia, 2012, 84, p. 647 – 811.
- Duprè, C., Stevens, C. J., Ranke, T., Bleeker, A., Peppeler-Lisbach, C., Gowing, D. J. G., Dise, N. B., Dorland, E., Bobbink, R., Diekmann, M.: Changes in Species Richness and Composition in European Acidic Grasslands over the Past 70 Years: The Contribution of Cumulative Atmospheric Nitrogen Deposition. Global Change Biology, 2010, 16, 1, p. 344 – 357.
- Fabšičová, M., Sedláková, I., Holub, P., Tůma, I., Chytrý, M., Zá-

- hora, J.: Dynamika dusíku a expanze ovsíku vyvýšeného (*Arrhenatherum elatius*) na vřesovištích v Národním parku Podyjí. In: Pivničková, M. (ed.): Sborník dílčích zpráv z grantového projektu VaV 610/10/00 Vliv hospodářských zásahů na změnu v biologické rozmanitosti ve zvláště chráněných územích. Příroda – supplementum. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 2003, s. 255 – 263.
- Fiala, K., Záhora, J., Tůma, I., Holub, P.: Importance of Plant Matter Accumulation, Nitrogen Uptake and Utilization in Expansion of Tall Grasses (*Calamagrostis epigejos* and *Arrhenatherum elatius*) into an Acidophilous Dry Grassland. *Ekológia (Bratislava)*, 2004, 23, 3, p. 225 – 240.
- Fiala, K., Holub, P., Tůma, I., Záhora, J., Fabšičová, M.: Poznatky z manipulativních experimentů využitelné v managementu horských, vlhkých a suchých luk. *Zprávy České botanické společnosti, Materiály* 26, 2015, 50, s. 65 – 71.
- Galloway, J. N., Cowling, E. B.: Reactive Nitrogen and the World: 200 Years of Change. *Ambio*, 2002, 31, p. 64 – 71.
- Gimingham, C. H.: Biological Flora of the British Isles: *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Journal of Ecology*, 1960, 48, p. 455 – 483.
- Gorska, A., Ye, Q., Holbrook, N. M., Zwieniecki, M. A.: Nitrate Control of Root Hydraulic Properties in Plants: Translating Local Information to Whole Plant Response. *Plant Physiology*, 2008, 148, p. 1159 – 1167.
- Grulich, V.: Atlas rozšíření cévnatých rostlin Národního parku Podyjí. *Verbreitungsatlas der Gefäßpflanzen im Nationalpark Podyjí/Thayatal*. Brno: Masarykova univerzita, 1997, 297 s.
- Holub, P., Záhora, J.: Effects of Nitrogen Addition on Nitrogen Mineralization and Nutrient Content of Expanding *Calamagrostis epigejos* in the Podyjí National Park, Czech Republic. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171, p. 795 – 803.
- Holub, P., Tůma, I., Záhora, J., Fiala, K.: Different Nutrient Use Strategies of Expansive Grasses *Calamagrostis epigejos* and *Arrhenatherum elatius*. *Biologia*, 2012, 67, p. 673 – 680.
- Holub, P., Fabšičová, M., Tůma, I., Záhora, J., Fiala, K.: Effects of Artificially Varying Amounts of Rainfall on Two Semi-Natural Grassland Types. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24, 3, p. 518 – 529.
- Chytrý, M. (ed.): Vegetace České republiky 1. Travninná a keříčková vegetace. Praha: Academia, 2007, 525 s.
- Chytrý, M., Vicherek, J.: Travninná, keříčková a křovinná vegetace Národního parku Podyjí/Thayatal. *Thayensia*, 2003, 5, s. 11 – 84.
- Chytrý, M., Mucina, L., Vicherek, J.: Die Pflanzengesellschaften der westpannonischen Zwergstrauchheiden und azidophilen Trockenrasen. *Dissertationes Botanicae*, 1997, 277, p. 1 – 108.
- Chytrý, M., Sedláková, I., Tichý, L.: Species Richness and Species Turnover in a Successional Heathland. *Applied Vegetation Science*, 2001, 4, 1, p. 89 – 96.
- Kabrhelová, Z.: Vliv sucha na kolonizaci rostlin mykorrhizními houbami a na mykoparazitické houby. Diplomová práce. Brno: Mendelova univerzita v Brně, 2008, 68 s.
- Kopittke, G. R., van Loon, E. E., Tietema, A., Asscherman, D.: Soil Respiration on an Aging Managed Heathland: Identifying an Appropriate Empirical Model for Predictive Purposes. *Biogeosciences*, 2013, 10, 5, p. 3007 – 3038.
- Kristensen, H. L., Henriksen, K.: Soil Nitrogen Transformations along a Successional Gradient from *Calluna* Heathland to *Quercus* Forest at Intermediate Atmospheric Nitrogen Deposition. *Applied Soil Ecology*, 1998, 8, p. 95 – 109.
- Kristensen, H. L., McCarty, G. W.: Mineralization and Immobilization of Nitrogen in Heath Soil under Intact *Calluna*, after Heather Beetle Infestation and Nitrogen Fertilization. *Applied Soil Ecology*, 1999, 3, p. 187 – 198.
- Křiváková, P.: Vliv zvýšeného vstupu dusíku záchytem na vegetaci na mikrobiální přeměny a dostupnost dusíku v půdě. Diplomová práce. Brno: Mendelova univerzita v Brně, 2007, 64 s.
- Petruš, J., Kalus, Č., Edessa, S.: Monitoring celkové atmosférické depozice na plochách bazálního monitoringu půd v NP Podyjí. *Thayensia*, 1998, 1, s. 59 – 66.
- Sárazová, L.: Rozdílné mikrobiální aktivity v rhizosféře trav *Festuca ovina* a *Calamagrostis epigejos*. Diplomová práce. Brno: Mendelova univerzita v Brně, 2014, 69 s.
- Sedláková, I., Chytrý, M.: Sekundární sukcese vřesoviště v Národním parku Podyjí po vypálení a pokosení: využití pro management. *Příroda (Praha)*, 1999a, 14, s. 51 – 72.
- Sedláková, I., Chytrý, M.: Mohla být disturbance příčinou změny jihomoravského suchého trávníku ve vřesoviště? *Zprávy České botanické společnosti, Materiály* 17, 1999b, 34, s. 25 – 36.
- Sedláková, I., Chytrý, M.: Regeneration Patterns in a Central European Dry Heathland: Effects of Burning, Sod-Cutting and Cutting. *Plant Ecology*, 1999c, 143, p. 77 – 87.
- Schimel, J., Bennett, J.: Nitrogen Mineralization: Challenges of a Changing Paradigm. *Ecology*, 2004, 85, p. 591 – 602.
- Táborská, J.: Historický vývoj krajiny východní části Národního parku Podyjí v různých časových horizontech 19. a 20. století. *Thayensia*, 1999, 2, s. 61 – 73.
- Tolasz, R. et al. (eds.): Atlas podnebí Česka. Praha: Český hydro-meteorologický ústav, Olomouc: Univerzita Palackého, 2007.
- Záhora, J.: Dostupnost dusíku v půdě vřesovišť Národního parku Podyjí. *Thayensia*, 2001, 4, s. 169 – 181.

Ing. Jaroslav Záhora, CSc., zahora@mendelu.cz

Ing. Ivan Tůma, Ph.D., tuma@mendelu.cz

Ing. Jana Vavříková, vavrikov@mendelu.cz

Ing. Lenka Filipová, xsarazov@mendelu.cz

Ústav agrochemie, půdoznalství, mikrobiologie a výživy rostlin Agronomické fakulty Mendelovy univerzity v Brně, Zemědělská 1, 613 00 Brno, Česká republika

prof. RNDr. Milan Chytrý, Ph.D., chytry@sci.muni.cz

Ústav botaniky a zoologie Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity v Brně, Kotlářská 2, 611 37 Brno, Česká republika

Mgr. Petr Holub, Ph.D., holub.p@czechglobe.cz

Laboratoř ekologické fyziologie rostlin Ústavu výzkumu globální změny AV ČR, v. v. i., Bělidla 986/4a, 603 00 Brno, Česká republika

RNDr. Karel Fiala, CSc., karel.fiala@ibot.cas.cz

Mgr. Martina Fabšičová, martina.fabsicova@ibot.cas.cz

Botanický ústav AV ČR, v. v. i., Zámek 1, 252 43 Průhonice, Česká republika

Mgr. Iva Keizer, Ph.D., sedlakovai@centrum.cz

Alterra, P. O. Box 47, 6700 AA Wageningen, Nizozemsko