

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Natalija LIBNIK

**RAZGRADNJA ORGANSKE SNOVI PRI
ZARAŠČANJU TRAVIŠČ PRIMORSKEGA KRASA**

MAGISTRSKO DELO

Ljubljana, 2016

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Natalija LIBNIK (KAMENŠEK)

**RAZGRADNJA ORGANSKE SNOVI PRI ZARAŠČANJU TRAVIŠČ
PRIMORSKEGA KRASA**

MAGISTRSKO DELO

**DECOMPOSITION OF ORGANIC MATTER IN THE SUCCESSION
OF KARST GRASSLANDS**

MASTER OF SCIENCE THESIS

Ljubljana, 2016

Na podlagi Statuta Univerze v Ljubljani ter po sklepu Senata Biotehniške fakultete z dne 2. 6. 2014 je bilo potrjeno, da kandidatka izpolnjuje pogoje za magistrski Univerzitetni podiplomski študij Varstva okolja ter opravljanje magisterija znanosti. Za mentorja je bil imenovan doc. dr. Klemen Eler.

Magistrsko delo je bilo opravljeno na Katedri za aplikativno botaniko, ekologijo in fiziologijo rastlin Oddelka za agronomijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani. Eksperimentalni del naloge je potekal na območju Podgorskega krasa med Črnotičami in Podgorjem.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik:	prof. dr. Franc BATIČ Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo
Član:	prof. dr. Mitja KALIGARIČ Univerza v Mariboru, Fakulteta za naravoslovje in matematiko, Oddelek za biologijo
Članica:	doc. dr. Marjetka SUHADOLC Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Datum zagovora: 14. 6. 2016

Delo je rezultat lastnega raziskovalnega dela. Podpisana se strinjam z objavo svojega dela na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je delo, ki sem ga oddala v elektronski obliki, identično tiskani verziji.

Natalija LIBNIK

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Md
DK	UDC 630*161.2:630*914(043.2)=163.6
KG	razgradnja organskih snovi/travišča/zaraščanje/spremembe rabe tal/Primorski kras/Submediteran
KK	
AV	LIBNIK, Natalija, univ. dipl. biol.
SA	ELER, Klemen (mentor)
KZ	SI – 1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Univerzitetni podiplomski študij Varstvo okolja
LI	2016
IN	RAZGRADNJA ORGANSKE SNOVI PRI ZARAŠČANJU TRAVIŠČ PRIMORSKEGA KRASA
TD	Magistrsko delo
OP	XI, 80 str., 4 pregl., 29 sl., 6 pril., 115 vir.
IJ	sl
JI	sl/en
AI	S tem magistrskim delom smo raziskovali zakonitosti razgradnje opada na tleh z različno rabo na območju Podgorskega krasa. V poskusu smo, z metodo in situ opadnih vrečk, spremljali razlike v hitrosti upada mase osmih različnih tipov rastlinskega materiala na dveh ploskvah: pašnik in površina v zaraščanju. Površina v zaraščanju je bila razdeljena na dve podploskvi: zaplate grmovne in drevesne zarasti, t.i. gozd, in vrzeli med njimi. Raziskava je trajala dve leti, v tem času smo izvedli osem vzorčenj vsakega posameznega materiala. Z raziskavo smo potrdili razlike med kemično sestavo opada in tudi razlike v abiotskih dejavnikih na različnih podploskvah. Prav tako smo potrdili razlike v hitrosti razgradnje materialov tako med podploskvami kot tudi med posameznimi materiali znotraj obravnavanih podploskev. V vrzeli in na pašniku so bila obdobja suše daljša, kar je zaviralno vplivalo na hitrost razgradnje opada. Za zeli se je izkazalo, da abiotski dejavniki ne predstavljajo bistvenega vpliva na hitrost razgradnje, večji vpliv na hitrost razgradnje teh materialov so imele kemijske lastnosti opada. Pomembna dejavnika razgradnje materiala drevesnih vrst sta bila tako lokacija (abiotski dejavniki) kot tudi kemijske lastnosti opada. Na podploskvi »pašnik« so bile prisotne samo zeli, na površini v zaraščanju (gozd, vrzel) pa tudi drevesne vrste s težje razgradljivimi tkivi, med njimi je bil zastopan predvsem puhasti hrast. Materiali puhastega hrasta so imeli v primerjavi z materiali zeli večjo vsebnost v kislem detergentu netopnega lignina, manjšo vsebnost dušika, širše razmerje C/N in širše razmerje lignin/N, zaradi česar je bila razgradnja materialov puhastega hrasta počasnejša. Izmed kemijskih lastnosti opada se je kot najustreznejši pokazatelj hitrosti izgradnje izkazala vsebnost lignina. Najhitreje se je razgrajeval material »ruj, listi« (<i>Cotinus coggygria</i> Scop.), ki je imel najmanjše vsebnosti lignina, najpočasneje so se razgrajevali materiali puhastega hrasta, ki so imeli največje vsebnosti lignina. Hitrost razgradnje obravnavanih materialov je bila največja v prvem mesecu po izpostavitvi razgradnji, kasneje je upadla, vendar limitne vrednosti ni dosegla, kar pomeni, da pri nobenem od obravnavanih materialov še ni prišlo do stabilizacije organske snovi.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Md
DC UDC 630*161.2:630*914(043.2)=163.6
CX decomposition of organic matter/grasslands/succession/land-use
change/Slovenia/Karst/Submediterranean
CC
AU LIBNIK, Natalija
AA ELER, Klemen (supervisor)
PP SI – 1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, University Postgraduate Study
Programme in Environmental Protection
PY 2016
TI DECOMPOSITION OF ORGANIC MATTER IN THE SUCCESSION OF KARST
GRASSLANDS
DT Master Of Science Thesis
NO XI, 80 p., 4 tab., 29 fig., 6 ann., 115 ref.
LA sl
AL sl/en
AB In this master thesis we studied the patterns of litter decomposition in different types of land use at the Podgorski kras plain. In this experiment, using litter bag *in situ* method, we investigated the differences in decomposition rates and chemical characteristics of eight different types of plant material at three research plots (forest, gap, and pasture), where also abiotic factors were assessed. During the two years period we had eight samplings. Decomposition of the plant material exposed at different plots was in relation with the species composition of a plot. We proved the differences between chemical composition of litter and differences in abiotic factors at different plots. We confirmed the differences in decomposition rates among plant materials and among plots and among individual materials inside the studied plots. In the forest, where humidity and temperature were more stable, the decomposition rates of most of the types of plant materials were faster. In the gaps and at the pasture the periods of drought were longer and that retarded the decomposition rates of litter. We ascertained that abiotic factors did not significantly influence the decomposition rates of herbal material types; chemical characteristics of litter had stronger influence. Both, abiotic factors and chemical composition of studied litter, influenced the decomposition rates of tree species material. Materials of pubescent oak (roots, twigs, leaves) had, in comparison with materials of herbs, higher content of acid detergent insoluble lignin (ADL), lower nitrogen content, higher C/N ratio and higher lignin/N ratio. These chemical properties were related to lower decomposition rates of pubescent oak materials. Amongst all chemical characteristics of litter the lignin content was the best indicator of decomposition rates. The leaves of Eurasian smoke tree (*Cotinus coggygria* Scop.), with the lowest lignin content, had the highest decomposition rate. The decomposition rate of studied materials was the highest between first and second sampling and decreased later on, but did not reach asymptotic value, indicating that decomposition of none of the studied materials progressed towards near-humus stage.

KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	III
KEY WORDS DOCUMENTATION	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO PREGLEDNIC	VII
KAZALO SLIK	VIII
KAZALO PRILOG	X
OKRAJŠAVE IN SIMBOLI	XI
1 UVOD	1
2 PREGLED OBJAV	3
2.1 RAZGRADNJA ORGANSKIH SNOVI.....	3
2.1.1 Dejavniki, ki vplivajo na potek razgradnje.....	4
2.1.2 Potek razgradnje	13
2.2 SPREMEMBE V RABI TAL IN VPLIV NA KROŽENJE OGLJIKA.....	18
2.3 METODE PRI PROUČEVANJU RAZGRADNJE OPADA	22
3 MATERIAL IN METODE	24
3.1 OBMOČJE RAZISKAVE.....	24
3.1.1 Razmere na raziskovalnih ploskvah	25
3.2 METODE DELA	28
3.2.1 Spremljanje abiotskih dejavnikov	28
3.2.2 Spremljanje sprememb mase in kemične sestave opada	29
3.2.3 Statistična obdelava podatkov	33
4 REZULTATI.....	35
4.1 ABIOTSKI DEJAVNIKI	35
4.1.1 Temperatura tal.....	35
4.1.2 Vsebnost vode v tleh	36
4.1.3 Lastnosti tal	37
4.2 SPREMEMBE MASE IN KEMIČNE SESTAVE OPADA V PROCESU RAZGRADNJE.....	38
4.2.1 Hitrost razgradnje opada.....	38
4.2.2 Kemične analize opada.....	47
5 RAZPRAVA IN SKLEPI.....	54
5.1 RAZPRAVA.....	54
5.1.1 Abiotski dejavniki in hitrost razgradnje upada	55

5.1.2	Izhodiščne kemijske lastnosti opada in hitrost razgradnje	59
5.1.3	Proces razgradnje in povezave med spremembami kemijskih lastnosti opada ter upadanjem hitrosti razgradnje skozi čas	61
5.2	SKLEPI.....	64
6	POVZETEK (SUMMARY)	66
6.1	POVZETEK	66
6.2	SUMMARY	68
7	LITERATURA	71

ZAHVALA

PRILOGE

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Termini vzorčenja opada	31
Preglednica 2: Karakteristike tal na raziskovalnih ploskvah.....	37
Preglednica 3: Upad mase in presečišče premice z y osjo za različne materiale na posameznih podploskvah.	40
Preglednica 4: Preizkus hipoteze o razliki v hitrosti razgradnje materialov drevesnih vrst med podploskvama	43

KAZALO SLIK

Slika 1: Dejavniki razgradnje na ekosistemski ravni	4
Slika 2: Nekateri značilni predstavniki talne favne, razvrščeni glede na njihovo telesno širino	12
Slika 3: Tri stopenjski model razgradnje	15
Slika 4: Vplivi spremembe rabe tal na vsebnost talne organske snovi.....	20
Slika 5: Površine v zaraščanju v Sloveniji po podatkih Kmetijske rabe tal v Sloveniji.....	21
Slika 6: Povprečne mesečne padavine in temperature na obravnavanem območju v času trajanja raziskave.....	26
Slika 7: Prikaz območja obravnave	27
Slika 8: Opad, pripravljen za vlaganje na izbranih podploskvah	30
Slika 9: Temperatura tal raziskovalnih podploskev	36
Slika 10: Vsebnost vode v tleh raziskovalnih podploskev	36
Slika 11: Izkopani profili tal.....	38
Slika 12: Upadanje mase rastlinskega materiala, primerjava med podploskvami	39
Slika 13: Upadanje mase rastlinskega materiala, primerjava med materiali	39
Slika 14: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje materiala zeli in celuloze, primerjava med podploskvami.....	41
Slika 15: Linearni model upadanja mase zeli in celuloze v procesu razgradnje materiala, primerjava med materiali	42
Slika 16: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje materiala drevesnih vrst in celuloze, primerjava med podploskvami	43
Slika 17: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje materiala drevesnih vrst v gozdu, primerjava med materiali	44

Slika 18: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje materiala drevesnih vrst v vrzeli, primerjava med materiali	45
Slika 19: Razgradnja materiala drevesnih vrst, delež preostale mase po izpostavitvi 720 dni.	46
Slika 20: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje beljene celuloze.	47
Slika 21: Razmerje ogljik/dušik v procesu razgradnje opada.....	48
Slika 22: Linearni model sprememb v C/N v procesu razgradnje materiala drevesnih vrst.....	48
Slika 23: Izhodiščno razmerje C/N v opadu.....	49
Slika 24: Preostala masa materialov po enoletnem obdobju izpostavitve razgradnji vs. izhodiščno razmerje C/N.....	49
Slika 25: Spremembe v vsebnosti lignina v procesu razgradnje opada.....	50
Slika 26: Izhodiščna vsebnost lignina v opadu.....	51
Slika 27: Izhodiščno razmerje lignin/N v opadu.	52
Slika 28: Preostala masa materialov po enoletnem obdobju izpostavitve razgradnji vs. izhodiščna vsebnost lignina in vs. izhodiščno razmerje lignin/N	52
Slika 29: Spremembe vrednosti $\delta^{13}\text{C}$ v procesu razgradnje opada	53

KAZALO PRILOG

- Priloga A: Preostanek mase materiala izpostavljenega razgradnji, glede na podatek o masi pred izpostavitvijo razgradnji.
- Priloga B: Rezultati analiz vsebnosti dušika v vzorcih opada.
- Priloga C: Rezultati izračuna C/N razmerja.
- Priloga D: Rezultati analiz vsebnosti v kislem detergentu netopnega lignina (KDL) v vzorcih opada.
- Priloga E: Rezultati izračuna lignin/N razmerja..
- Priloga F: Rezultati analiz $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti organskega ogljika v opadu.

OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

p	značilnost statističnega seta oz. verjetnost za napako prve vrste
n	število enot v vzorcu
r	koeficient korelacije
GLM	splošni linearni model
SN	standardna napaka srednje vrednosti (standardni odklon ulomljen z
C	ogljik
N	dušik
C/N	razmerje med vsebnostjo ogljika in dušika
lignin/N	razmerje med vsebnostjo lignina in dušika
P	fosfor
K	kalij
S	žveplo
pH	kislost tal, pH vrednost
SOM	talna organska snov (soil organic matter)
TOC	skupni organski ogljik (total organic carbon)
OC	organski ogljik (organic carbon)
KDL	v kislem detergentu netopen lignin
KDV	v kislem detergentu netopne vlaknine
CO ₂	ogljikov dioksid
¹³ C	izotopski ogljik
Pg	peta (10 ⁵) gram
MKGP	Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano
m.nm.v	metrov nadmorske višine
RL	ruj, listi
ST	kontrolni material, beljena celuloza
ZK	zeli, podzemni deli
ZN	zeli, nadzemni deli
HK	puhasti hrast, korenine
HL	puhasti hrast, listi
HV	puhasti hrast, vejice
JL	mali jesen, listi

1 UVOD

V današnjem času so zaradi delovanja človeka (spremembe v rabi tal, uporaba fosilnih goriv) povečane koncentracije CO₂ v atmosferi, kar naj bi po mnenju večine znanstvenikov prispevalo k podnebnim spremembam, ki smo jim priča v zadnjih letih. Poznavanje ogljikovega cikla zato dobiva vse večji pomen.

Tla kopenskih ekosistemov severne poloble naj bi poleg oceanov predstavljala ključni ponor ogljika. Da bi lahko ovrednotili njihovo dejansko vlogo, pa je potrebno dobro poznavanje značilnosti kroženja ogljika v različnih ekosistemih. Eden pomembnih členov ogljikovega cikla je razgradnja organske snovi, kar je tudi osrednja tema pričujočega magistrskega dela. Predvsem od hitrosti razgradnje in kvantitativnih ter kvalitativnih sprememb snovi skozi ta proces je odvisno, v kolikšni meri se bo ogljik skladiščil v tleh.

Na razgradnjo vpliva več dejavnikov: količina in kakovost organske mase podvržene razgradnji, temperaturne in vlažnostne razmere, razpoložljivost hranil v tleh ter dostopnost kisika. Način rabe tal vpliva na vse omenjene dejavnike. Velik vpliv na potek razgradnje ima predvsem intenzifikacija rabe tal, saj lahko močno pospeši naravno hitrost razgradnje in vpliva na akumulacijo humusa v tleh.

S tem magistrskim delom želimo raziskati zakonitosti razgradnje na različnih tipih rabe tal (pašnik, zaraščajoče se površine) na območju Krasa in tako oceniti pomen sprememb v rabi tal na značilnosti razgradnje organske snovi. Raziskati želimo koliko so spremenjeni vzorci razgradnje ob zaraščanju posledica spremenjenih kakovostnih parametrov organske snovi (pojavljanje lesnatih rastlin s težje razgradljivimi tkivi) in koliko posledica spremenjenih okoljskih razmer (temperature, vlažnosti), ki so posledica vdora lesnatih rastlin. Prostorsko gledano je bila večina tovrstnih raziskav izvedena v severnih in zmernih podnebnih območjih. Zelo malo tovrstnih raziskav obstaja za suha travnišča, kot so na primer submediteranska travnišča slovenskega Krasa, zato je pomembno, da jih vanje vključimo.

Delovne hipoteze

- Ob zaraščanju prihaja do sprememb v sestavi vegetacije, kar ima značilen vpliv na proces razgradnje organske mase, saj se spremeni količina in kemična sestava odmrle rastlinske mase ter nekateri abiotiki dejavniki (temperatura in vlaga tal).
- Rastlinski material na ploskvi v zaraščanju ima širše izhodiščno razmerje C/N in lignin/N ter se razgrajuje počasneje od tistega z ožjim razmerjem.

- Vsebnost ^{13}C v rastlinskem materialu, podvrženemu razgradnji s časom narašča. Na končni stopnji razgradnje je enaka vsebnosti ^{13}C tal.
- Na travnišču pojavljajoče se drevje in grmovje vpliva na okoljske razmere, ki določajo hitrost razgradnje; pod drevjem je nižja in bolj stabilna temperatura, spremenjene pa so tudi vlažnostne razmere. Hitrost razgradnje je pod drevjem značilno drugačna kot v vrzelih; pričakujemo, da je vpliv temperature večji kot vpliv vlage, s čimer pričakujemo hitrejšo razgradnjo v vrzelih.
- Zaradi spremenjenih kemičnih značilnosti opada ostaja v kasnejših fazah zaraščanja po razgradnji vse več na razgradnjo odporne (stabilizirane) talne organske snovi – humusa. Na pašniku je zaloga talnega organskega ogljika manjša kot v tleh zaraščenega travnišča.

2 PREGLED OBJAV

2.1 RAZGRADNJA ORGANSKIH SNOVI

Razgradnja oziroma dekompozicija odmrle organske snovi (odmrlega rastlinskega materiala - opada, živalskega materiala in odmrle mikrobne biomase) je kompleksen proces, ki igra poglavitno vlogo pri kroženju hranil ter omogoča tudi tvorbo humusa kakor tudi ostalih na razgradnjo odpornih talnih organskih snovi (Melillo in sod., 1989; Latter in sod., 1998; Neher in sod., 2003; Jastrow in sod., 2007). V tem procesu masa odmrle organske snovi upada, pri tem prihaja tudi do sprememb v njeni kemijski sestavi. V teku razgradnje se organske snovi pretvarjajo v anorganske snovi (mineralizacija) in kompleksne organske spojine, ki so odporne na nadaljnjo razgradnjo, pri tem prihaja tudi do sproščanja CO₂ (Chapin in sod., 2002). Nekatere sestavine se razgrajujejo zelo hitro (na primer celuloza, hemiceluloza), druge so na razgradnjo bolj odporne (na primer lignin) in njihova razgradnja poteka počasneje ali se začnejo razgrajevati po nekem določenem časovnem obdobju (Coleman in sod., 2004).

Tla v globalnem pogledu predstavljajo glavno zalogo različnih frakcij ogljika, v katerih se nahaja tako organski kot anorganski ogljik. Tla kopenskih ekosistemov severne poloble naj bi poleg oceanov predstavljala ključni ponor ogljika. Jobbágy in Jackson (2000) ter Eswaran in sod. (1993) navajajo, da je v tleh na kopnem 1500 Pg ogljika, v atmosferi 750 - 760 Pg in 650 Pg v rastlinski biomasi.

Iz tal prehaja ogljik v atmosfero preko procesov kot sta dihanje koreninskih sistemov in dihanje talnih mikroorganizmov v procesu razgradnje organske snovi tal. Ti pretvorijo organsko obliko ogljika, ki je rastlinam nedostopna, v anorgansko obliko. Respiracija talnih mikroorganizmov v procesu razgradnje je glavna pot izgube ogljika iz ekosistemov, ravno tako pa ne gre zanemariti respiracije živali (Raich in Schlesinger, 1992).

Proces razgradnje je odvisen od več abiotских (na primer kemijska sestava opada, temperatura, padavine,...) in biotskih dejavnikov, kot so dekompozitorski organizmi, ter interakcij med njimi (Neher in sod., 2003). Pomembno vlogo v prvih fazah razgradnje ima pedofavna, ki zagotavlja mehansko drobljenje in povečevanje aktivne površine opada, ki ga nato kolonizirajo mikrobne združbe. Te najprej izrabljajo enostavne sladkorje in druge komponente opada z majhno molekulsko maso, kasneje pa prično z razgradnjo bolj odpornih komponent opada. Bistveni del razgradnje kompleksnih molekul opada opravijo glive in bakterije (Wallman in sod., 2006; Jastrow in sod., 2007). Razgradnja je tako predvsem posledica prehranjevalne aktivnosti talnih živali

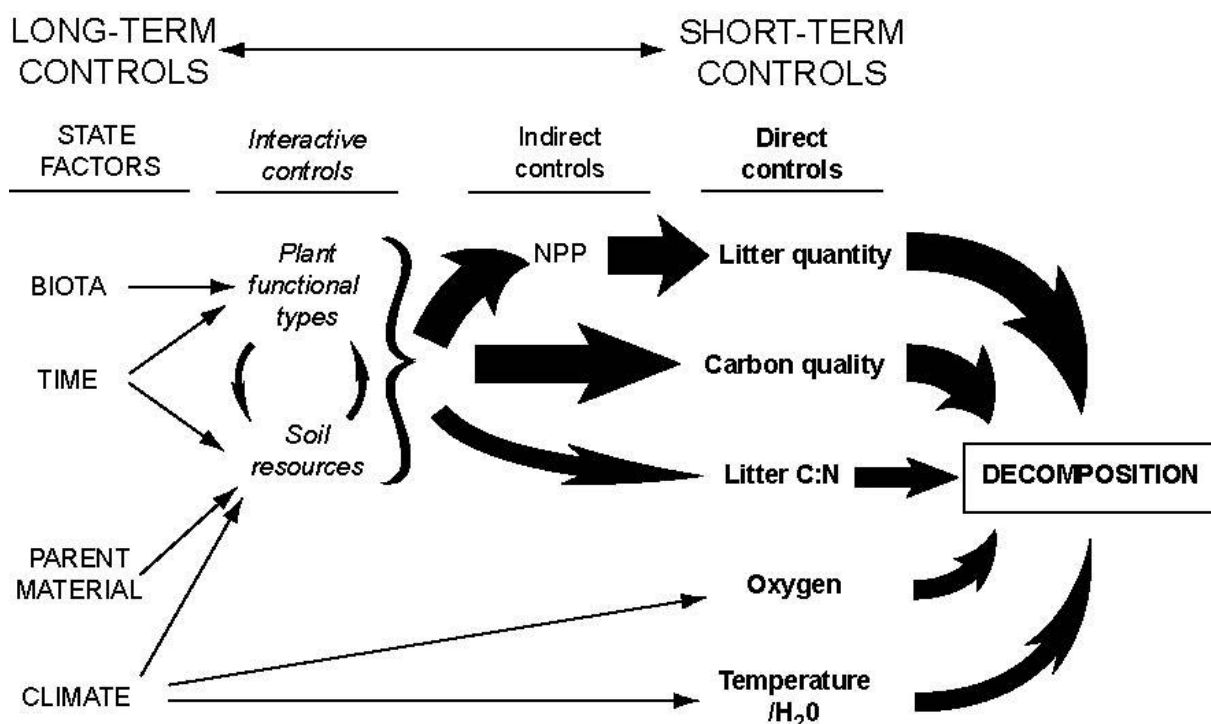
(fragmentacija), heterotrofnih mikrobov (biokemična razgradnja) in gliv. Tako vrstna sestava pedofavne, kot tudi mikroorganizmov se lahko značilno razlikuje glede na delovanje različnih dejavnikov okolja (Flanagan in Veum, 1974; D'Annunzio in sod., 2008).

Razgradnja se vrši v plasti opada in tudi v pod njo ležeči plasti tal. Temperaturni in vlažnostni režim obeh plasti se razlikujeta, zato tudi potek procesa razgradnje v tleh ni enak tistemu v opadu. Ko talni organizmi vdelajo organsko snov v tla, ta tvori komplekse z glinenimi delci ali pa potečejo neencimske kemijske reakcije, v okviru katerih se tvorijo kompleksnejše spojine. Ena od takšnih je na primer humus, v katerem prevladujejo organske spojine z aromatski obroči. Humus se v tleh kopiči zaradi svoje odpornosti na mikrobovno razgradnjo (Oades, 1988).

2.1.1 Dejavniki, ki vplivajo na potek razgradnje

Proces razgradnje je odvisen od več dejavnikov (Chapin in sod., 2002; Neher in sod., 2003; Schulze in sod., 2005; Berg in McClaugherty, 2008):

- abiotški dejavniki (temperatura, vlaga, dostopnost kisika ...);
- količina ter kemijska sestava opada in
- biotski dejavniki v tleh (združba dekompozitorjev, interakcije med njimi).



Slika 1: Dejavniki razgradnje na ekosistemski ravni (vir: Chapin in sod., 2002)

Kot je razvidno iz slike 1 je količina opada odvisna predvsem od neto primarne produkcije, prav tako je kakovost opada (kakovost ogljika, razmerje C/N) običajno največja v zelo produktivnih okoljih. Kakovost ogljika v opadu je večja, v kolikor je ogljik v obliki, ki je lahko dostopna dekompozitorskim organizmom (celuloza, sladkorji, aminolislina). Temperatura in vlaga v tleh ter dostopnost kisika vplivajo na sestavo in aktivnost dekompozitorske združbe.

Razgradnja praviloma poteka hitreje v tropih kot pa v arktičnih območjih in hitreje v tropskih gozdovih kot pa v puščavah. Arktična tundra in tropski pragozd predstavljata podobno velik ponor za ogljik, vendar je kroženje ogljika mnogo hitrejše v tropih (Trumbore, 1993). Za habitate, kjer dominirajo zelo produktivne vrste je značilna velika vsebnost ogljika iz lažje razgradljivih spojin in velika biomasa talnih mikroorganizmov (Zak in sod., 1994) zaradi česar je tam tudi razgradnja hitrejša.

2.1.1.1 Abiotiski dejavniki

Temperatura

Temperatura vpliva na razgradnjo neposredno z uravnavanjem mikrobne aktivnosti in posredno z vplivom na talno vlago in količino ter kvaliteto opada.

Z višanjem temperature eksponentno narašča tudi mikrobno dihanje, pospešena je pretvorba organskega ogljika v CO₂. V razmerah, ki so optimalne za nek dekompozitorski organizem se večina energije, pridobljene z dihanjem, pretvori v mikrobno rast. Z zviševanjem temperature v suboptimalno območje se več energije nameni za vzdrževanje osnovnih življenjskih funkcij mikrobov, zato ob prehodu v suboptimalno območje mikrobna produkcija ne sledi več naraščanju temperature (Barlow in sod., 2007). Z zvišanjem temperature se prav tako spremeni mikrobna združba, prevladajo vrste, ki so bolj tolerantne na visoke temperature (Flanagan in Veum, 1974).

Temperatura prav tako vpliva na razgradnjo preko procesa zmrzovanja in odtajanja. Zmrzali ubijejo veliko mikrobov, zaradi česar prihaja do sproščanja topnih organskih snovi v tla. Val lažje razgradljivih snovi vzpodbudi razgradnjo in mineralizacijo dušikovih spojin v obdobju otoplitve (Lipson in sod., 1999). Zmrzovanje in taljenje prav tako pospešuje razgradnjo zaradi fizikalnega procesa razbijanja talnih agregatov in celičnih struktur opada, pri čemer nastajajo nove površine, primerne za kolonizacijo z mikrobi (Hobbie in Chapin, 1996).

Dvig temperature ima lahko tudi posredni vpliv na razgradnjo, saj se zaradi transpiracije in evaporacije zmanjšuje vsebnost vode v tleh (Wallman in sod. 2006; Barlow in sod., 2007). V suhih klimatih se tla izdatneje izsušujejo, zato dvig temperature negativno vpliva na razgradnjo. V območjih z veliko talno vlago, kjer so zaradi slabe prezračенosti tal anaerobne razmere, je vpliv dviga temperature ravno obraten. Zaradi povečanega sproščanja hranil ob dvigu temperature se zveča prirast biomase, zaradi česar se spremeni tudi količina in kvaliteta opada v bodoče in s tem tudi proces razgradnje – povratna zanka (Chapin in sod., 2002).

Vlaga

Dekompozitorski organizmi so najbolj produktivni v vlažnem in toplem okolju, v kolikor so prisotne aerobne razmere. Bolj kot so tla nasičena z vodo, manj je dostopen kisik, zato je proces razgradnje upočasnen (upočasnjevati se začne, ko talna vlaga predstavlja 100 % - 150 % suhe mase substrata). V takšnih razmerah je seksvetracija ali kopičenje ogljika v tleh največje. V primeru, če talna vlaga predstavlja manj kot 30 % - 50 % suhe mase substrata, ta postane omejujoč dejavnik za aktivnost organizmov, ki sodelujejo pri razgradnji, zaradi česar hitrost razgradnje upade (Haynes, 1986, cit. po Chapin in sod., 2002; Almagro in sod., 2009). Kljub temu aktivnost mikroorganizmov upade kasneje kot aktivnost primarnih producentov (Raich in Schlesinger, 1992), zato se proces razgradnje nadaljuje tudi v tleh, ki so preveč suha za uspevanje rastlin.

Nihanje vlage (izmenjava sušnih in vlažnih obdobj) pospešuje razgradnjo lažje razgradljivih substratov, kot je npr. hemiceluloza. To razgrajujejo predvsem hitro deleče se bakterije. Razgradnjo bolj odpornih substratov, npr. lignina, ki jih razgrajujejo počasi rastoče glive, pa takšno nihanje v vlagi upočasnjuje (Haynes, 1986).

V sušnih razmerah se v celicah mikrobov kopičijo metaboliti, ki so osmotsko aktivni. Ob povečanju vlage se, zaradi osmotskega gradienta, mnoge celice razpočijo. Ob prvem dežju po daljšem sušnem obdobju zato pride do navala sproščenih hranil, kar vzpodbudi tudi razgradnjo (Jastrow in sod., 2007; Inglima in sod., 2009). Redna nihanja vlage pa nasprotno lahko zmanjšajo populacije mikrobov do te mere, da se razgradnja celo upočasni (Clein in Schimel, 1994).

Sestava in lastnosti tal

Vsebnost hranil v tleh je eden od dejavnikov, ki vplivajo na hitrost razgradnje (Camire in sod., 1991; Ostertag in Hobbie, 1999; Berg in sod., 2000). Gosz (1981, cit po. Ostertag in Hobbie, 1999) navaja, da rastline v podobnih klimatskih razmerah, ki rastejo na z dušikom bogatih tleh proizvajajo opad z večjo vsebnostjo dušika, ki je podvržen k hitrejši razgradnji v primerjavi s tistim iz z dušikom bolj revnih območij. V kasnejših

raziskavah je bilo potrjeno, da velika vsebnost dušika v tleh vzpodbuja hitrost razgradnje le za opad visoke kvalitete, ki ima veliko izhodiščno vsebnost dušika ter majhno izhodiščno vsebnost lignina (ozko razmerje lignin/N), razgradnja manj kvalitetnega materiala pa je upočasnjena (Carreiro in sod., 2000; Waldrop in sod., 2004; Knorr in sod., 2005). Vplivi vsebnosti dušika v tleh na razgradnjo opada so lahko tako neposredni kakor tudi posredni (Manning in sod., 2008). Med neposredne pozitivne učinke štejemo veliko dostopnost anorganskega dušika za dekompozitorske organizme in s tem veliko hitrost razgradnje opada v začetnji stopnji razgradnje. V kasnejših fazah, ko nastopi razgradnja lignina so opazni negativni neposredni vplivi velike vsebnosti dušika v tleh. Dušik v velikih koncentracijah namreč zavira tvorbo ligninaze, encima, ki omogoča razgradnjo lignina, dušik prav tako tvori kemijske vezi z lignini (Berg in Ekbohm, 1991), kar predstavlja bariero za mikroorganizme. Posredne pozitivne učinke velike vsebnosti dušika v tleh pa predstavljajo stimulacija proizvodnje rastlinske biomase ter spremembe v rastlinski združbi in z njimi povezana količina ter kakovost opada.

Eden izmed dejavnikov, ki vplivajo na proces razgradnje je tudi pH tal. V kislih tleh je razgradnja upočasnjena, med drugimi to ugotavljajo tudi Neher in sod. (2003). Nizek pH tal je povezan z zmanjšano sposobnostjo kationske izmenjevalne kapacitete tal, povečano topnostjo potencialno toksičnih kovin kot sta aluminij in mangan ter zmanjšano topnostjo fosforja in molibdena, kar lahko zaviralno vpliva na rast rastlin in tudi delovanje skupnosti organizmov, ki sodelujejo pri razgradnji (Kuperman in Edwards, 1997).

Minerali gline prav tako upočasnijo hitrost razgradnje, zaradi česar se v tleh večja vsebnost talne organske snovi. Glineni delci spremenijo fizikalne razmere v tleh – zveča se njena sposobnost za zadrževanje vode, omejen je dostop kisika, razgradnja se upočasni. Tudi če talna vlaga zaradi gline ni dovolj velika, da bi upočasnjevala dekompozicijo, se talna organska snov veže na delce gline, zaradi česar je manj dovzetna za nadaljnjo razgradnjo. Do vezave pride zaradi negativno nabitih mineralov v glini, ki privlačijo pozitivno nabite amino skupine talne organske snovi ali pa tvorijo povezave s polivalentnimi kationi (Ca^{2+} , Fe^{3+} , Al^{3+} , Mn^{4+}), ki se vežejo na karboksilne skupine organske snovi (Stevenson, 1994).

2.1.1.2 Kakovost in količina opada

V različnih raziskavah je bilo potrjeno, da ima kemijska sestava substrata (rastlinski ostanki ali opad in živalska trupla) izjemno velik vpliv na potek razgradnje (npr. Camiré

in sod., 1991; Berg in sod., 2000; Liu in sod., 2007). V splošnem velja, da poteka razgradnja živalskih ostankov hitreje od rastlinskih; listi se razgrajujejo hitreje od olesenelih delov; listi listopadnih rastlin so podvrženi hitrejši razgradnji od listov vedno in zimzelenih; listi rastlin z rastišč, bogatih s hranili, so prav tako podvrženi hitrejši razgradnji v primerjavi z listi rastlin z revnih rastišč. Prav tako se spremembe v kemizmu razlikujejo za enak material pod različnimi zunanjimi dejavniki (Gholz in sod., 2000; Ludovici in Kress, 2006).

Glavne spojine, ki tvorijo opad lahko v grobem, glede na hitrost razgradnje, delimo v tri frakcije:

- lažje razgradljive snovi (sladkorji, aminoksline);
- zmerno razgradnji podvržene snovi (celuloza, hemiceluloza);
- na razgradnjo odporne snovi (lignin, kutin).

Na potek razgradnje močno vplivajo kemijske lastnosti opada, predvsem kompleksnost kemijskih vezi. Opad, ki je podvržen hitrejši razgradnji, običajno vsebuje večji delež lažje razgradljivih snovi.

Razmerje med ogljikom in dušikom, razmerje med ligninom in dušikom ter vsebnost lignina in polifenolov se pogosto izkazujejo kot dobri pokazatelji poteka razgradnje. V različnih študijah so bili opaženi slednji osnovni vzorci:

- za opad večine tipov rastlinskega materiala velja, da je izhodiščno razmerje C/N dober pokazatelj hitrosti razgradnje (Corbeels, 2001). Hitrost razgradnje je večja pri ožjem izhodiščnem razmerju C/N v opadu (vsebnost dušika je večja), to ugotavljajo v številni raziskovalci, med drugim tudi Gholz in sod. (2000), Moro in Domingo (2000), Cortez in sod. (2007), Liu in sod. (2007). Takšna kombinacija je običajno prisotna v produktivnih okoljih, kjer ni izrazitejših motenj. Rastline v takšnih okoljih proizvajajo liste večje specifične površine z manj obrambnimi snovmi proti herbivorom, kar ima tudi pozitivne učinke na razgradnjo (Cornelissen in sod., 1999). Navedeno pa ne velja za materiale z veliko vsebnostjo na razgradnjo odpornih snovi, npr. lignina (ne glede na morebitno veliko vsebnost dušika).
- lignin namreč ovira razgradnjo z vezavo na lažje razgradljive polisaharide. V težje razgradljivem opadu sta vsebnost lignina ali razmerje lignin/N dobra pokazatelja hitrosti razgradnje (Melillo in sod., 1982; Wedderburn in Carter, 1999; Ostertag in Hobbie, 1999). Hitrost razgradnje je manjša v opadu, ki ima širše izhodiščno razmerje med ligninom in dušikom (vsebnost lignina je večja) (Melillo in sod., 1982, Taylor in sod., 1989; Cornelissen, 1996).

- V nekaterih študijah poročajo o odklonu od tega vzorca, v katerem je hitrost razgradnje na začetni stopnji odvisna od vsebnosti glavnih hranil. Davey in sod. (2007) so potrdili značilno pozitivno zvezo med vsebnostjo mangana (Mn) in hitrostjo razgradnje ($p < 0,01$). Proučevali so material puhastega hrasta (*Quercus pubescens* Willd.), za katerega je bila sicer značilna tudi zveza s vsebnostjo dušika ($p < 0,05$), vendar manj kot zveza z Mn. Značilno pozitivno zvezo med vsebnostjo mangana in hitrostjo razgradnje so v študijah opada navadne smreke (*Picea abies* (L.) Karst.) potrdili tudi drugi raziskovalci. Med njimi npr. Berg in sod. (2000), ki so poleg vpliva mangana proučevali tudi vpliv klimatskih dejavnikov na razgradnjo opada navadne smreke. Vpliva klimatskih dejavnikov niso potrdili, prav tako ne vpliva vsebnosti dušika.
- pomemben vpliv na potek razgradnje naj bi imeli tudi polifenoli, vendar je v literaturi zaslediti informacije, ki si nasprotujejo. Polifenoli so vodotopne substance, zato se hitro sperejo iz opada. Hättenschwiler in Vitousek (2000) navajata, da iz opada sproščeni polifenoli tvorijo netopne komplekse z dušikom, ki imajo neposredne toksične učinke na dekompozitorske organizme. Palm in Sanchez (1991) navajata, da polifenoli motijo encimsko aktivnost dekompozitorjev, zaradi česar je hitrost razgradnje materiala z veliko vsebnostjo polifenolov zmanjšana (1991). Po drugi strani Valachovic in sod (2004) ter Osono in Takeda (2005) navajajo izsledke o pozitivni zvezi med vsebnostjo polifenolov in hitrostjo razgradnje lesnatih vrst. Sklepajo, da jih dekompozitorji uporabijo kot vir ogljika. Slednje je možno v okoljih z majhno vsebnostjo dušika, saj v nasprotnem pride do toksičnih učinkov kompleksov polifenolov in dušika.

Veliko je bilo izvedenih tudi raziskav, kjer so proučevali hitrost razgradnje posameznih rastlinskih vrst. V okviru teh raziskav so bile obravnavane povezave med razgradnjo in rastlinskimi funkcionalnimi tipi, torej ekološko podobnimi rastlinami (npr. Cornelissen, 1996; Dorrepaal in sod., 2007; Moro in Domingo, 2000; Cortez in sod., 2007) ali raziskave povezav med zaščito pred herbivori in razgradnjo (npr. Cornelissen in sod., 1999; Grime in sod., 1996). Cornelissen (1996) ugotavlja, da so nekateri rastlinski znaki (npr. življenjska oblika, značilnosti listov) lahko določljive značilnosti, ki jih je možno povezati s hitrostjo razgradnje. Nadalje so Cornelissen in sod. (1999) povezali strukturo listov in obrambne snovi listov z razgradnjo. Ugotovili so, da strukturne in kemijske lastnosti listov, ki za časa njihovega življenja učinkujejo proti herbivoriji, ohranijo pomembno vlogo tudi po odmrtnosti. Listi rastlinskih funkcionalnih tipov, ki so manj privlačni za herbivore imajo tudi počasnejšo razgradnjo. V primerjavi hitrosti razgradnje med listopadnimi in vednozelenimi drevesi so ugotovili, da opad slednjih počasnejši, ker imajo počasnejšo rast in dalj živeče liste. Cortez in sod. (2007) na

podoben način ugotavljajo značilno zvezo med hitrostjo razgradnje in nekaterimi značilnostmi listov, zlasti vsebnostjo suhe snovi ter specifično listno težo. Listi, ki imajo večja vlaganja v obrambo pred herbivori, se razgrajujejo počasneje.

2.1.1.3 Organizmi, ki sodelujejo pri razgradnji opada

Sveži opad ima relativno majhno površino dostopno za kolonizacijo mikroorganizmov. V začetni fazi razgradnje zato najprej nastopijo talne živali, ki so glavni nosilci fragmentacije. Talne živali vplivajo na potek razgradnje tudi preko prehranjevanja z bakterijami in glivami preko sprememb strukture tal. Nadaljnje spremembe v kemijski sestavi mrtve organske snovi so predvsem posledica aktivnosti mikroorganizmov: bakterij, arhej, gliv in praživali (Coleman in sod., 2004; Lavelle in sod., 2006; Culliney, 2013). V nadaljevanju na kratko predstavljamo glavne skupine organizmov, ki sodelujejo pri razgradnji organske snovi.

Glive

V terestričnih ekosistemih so glive, predvsem bazidiomicete oziroma prostotrošnice, bistvena skupina, ki je vključena v razgradnjo opada. Glive so glavni iniciatorji razgradnje in skupaj z bakterijami predstavljajo 80 do 90 % skupne biomase organizmov, ki sodelujejo pri razgradnji (Chapin in sod., 2002).

Glive izločajo ekstracelularne encime, ki jim omogočajo prodor v organski material znotraj zaščitnih plasti odmrle biomase. V opadu in humusu tako uspešno razgrajujejo polimerne molekule opada, vključno z ligninom (Steffen in sod., 2007). Sestavlja jih omrežje hif, ki jim zagotavlja daljinsko preskrbo s hranili. V kolikor je v substratu, ki ga razgrajujejo pomanjkanje nekega hranila, ga hife pridobijo od drugod (Mary in sod., 1996). Takšen primer je lahko razgrajevanje listnega opada na gozdnih tleh; glive iz opada pridobivajo ogljikove spojine, medtem ko dušik in druge minerale pridobijo tudi iz okolice. Zaradi takšnega sistema so glive na substratih z majhno vsebnostjo hranil v kompetitivni prednosti pred bakterijami.

Glavne skupine gliv, ki razgrajujejo odmrlo biomaso so (Coleman in sod., 2004; Janeš, 2008):

- glive bele trohnobe - skupina specializirana v razgrajevanju lignina, celuloza ostane manj razgrajena;
- glive rjave trohnobe - skupina cepi vezi v stranskih verigah lignina (razgrajujejo celulozo, hemicelulozo), fenolne enote ostanejo nedotaknjene;

- glive mehke trohnobe – spadajo v skupino zaprtotrošnic oziroma askomicet, hranijo se predvsem s celulozo in hemicelulozo, so pa sposobne tudi razgradnje lignina. Aktivne so kadar zaradi različnih dejavnikov (prevelika vlažnost, slabe zračne razmere) prevlada običajno bolj aktivnih in tekmovalnih prostotrošnic ni mogoča.

V gozdnih ekosistemih glive predstavljajo 60 – 90 % biomase talnih mikroorganizmov. Za rastlinski opad v takšnih ekosistemih je značilna velika vsebnost lignina in majhna vsebnost dušika. V traviščnih ekosistemih glive tvorijo približno polovico talne mikrobne biomase; tu je pH višji, lesne biomase ni. Večina gliv nima sposobnosti anaerobnega metabolizma, zato so v anaerobnih tleh dormantne ali jih tam sploh ni najti, prav tako niso prisotne v sedimentih vodnih ekosistemov (Chapin in sod., 2002).

Bakterije

Bakterije imajo veliko površino v primerjavi s prostornino celice, kar jim omogoča hiter privzem raztopljenih hranil ter hitro razmnoževanje v substratih bogatih s hranili. Bakterije so r-strategi, zato dominirajo povsod, kjer je velika vsebnost lahko dostopnih hranil. Zaradi majhnosti in slabe mobilnosti pa so popolnoma odvisne od substrata na katerem uspevajo (Coleman in sod., 2004). Večina bakterij je nemobilnih, skozi tla potujejo pasivno, prenašajo jih talna voda ali živali. Zaradi svoje nemobilnosti bakterijska kolonija sčasoma izčrpa substrat in neposredno okolico ter postane neaktivna. Ko v njeno območje ponovno prinese hrana, se je sposobna spet aktivirati. Bakterije privzemajo hrana, ki v njihovo bližino prehajajo z difuzijo po koncentracijskem gradientu, ki nastane zaradi aktivnosti eksoencimov in privzemom substrata v bakterije, kar zmanjšuje koncentracijo v njihovi neposredni bližini.

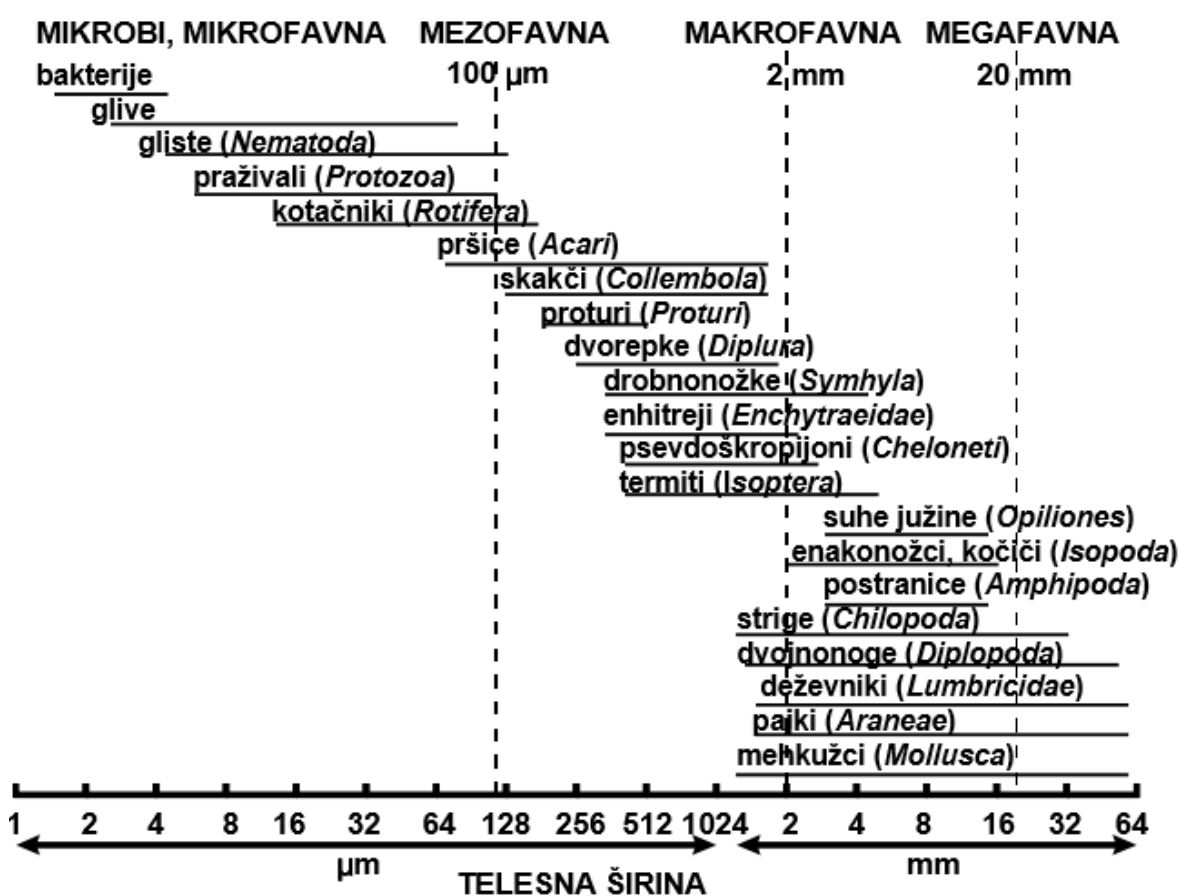
Bakterijske kolonije pogosto tvorijo biofilme, ki jih varujejo pred predatorskimi protozoi, zadržujejo vlažno okolje in večajo učinkovitost eksoencimov (jih ne spere v okolje). Bakterije v biofilmih pogosto delujejo kot konzorcij; skupino genetsko nepovezanih bakterij, vsaka od njih proizvaja določen tip eksoencimov. Med sabo delujejo usklajeno in so skupaj sposobne razgrajevati kompleksne makromolekule (Beare in sod., 1992).

Gram negativne bakterije so specializirane za razgradnjo nestabilnih snovi. Aktinomicete (gram pozitivne bakterije) tvorijo filamentne strukture, podobne glivnim hifam. Te bakterije so sposobne razgradnje bolj odpornih snovi, ker proizvajajo encime, ki razgrajujejo lignin. Velikokrat proizvajajo tudi fungicide, saj z glivami tekmujejo za hrano (Beare in sod., 1992).

Talne živali

Nekatere talne živali so sicer herbivori, predatorji ali zajedalci, večina jih je pa odvisnih od opada, oziroma dekompozitorskih mikroorganizmov ali kombinacije obojega. V prebavilih talnih žival so tudi simbiotski endofitski mikroorganizmi, ki omogočijo talnim živalim izkoriščanje hranil iz opada. Talne živali po velikosti delimo v tri skupine (Coleman in sod., 2004):

- mikrofavna;
- mezofavna in
- makrofavna.



Slika 2: Nekateri značilni predstavniki talne favne, razvrščeni glede na njihovo telesno širino (vir: Leštan, 2002)

Mikrofavno sestavljajo živali, velikosti do 0,2 mm. V to skupino spadajo manjše nematode, praživali (na primer ciliati in amebe), ki po funkcionalni klasifikaciji sicer sodijo med mikroorganizme, kotačniki in nekatere pršice. Praživali so mobilni enoceličarji, ki se prehranjujejo z bakterijami in ostalimi vrstami iz skupine mikrofavne (Lavelle in sod., 1997). Plen zaužijejo s pomočjo fagocitoze. Nematode so zelo pogosta in raznolika skupina, v kateri je vsaka vrsta prehranski specialist – ene se prehranjujejo

z bakterijami, spet druge z glivami ali koreninami ali drugimi talnimi živalmi. Mikrofavna je bolj občutljiva na pomanjkanje vlage od gliv, makrofavne in mezofavne (Beare in sod., 1992).

Mezofavno predstavlja taksonomsko raznolika skupina talnih živali (npr. večje nematode, pršice, skakači, proturi oz. tiponožci, dvorepke, termiti) velikosti od 0,2 do 2 mm. Ta skupina ima največji vpliv na razgradnjo, saj so se njeni predstavniki specializirali v fragmentacijo in prebavo opada, ki je obdan z mikrobno biomaso. Njihovi izločki so bolj razdrobljeni (večja površina) in imajo večjo sposobnost zadrževanja vlage v primerjavi z začetnim opadom (Lavelle in sod., 1997). Takšen predelan opad se v nadaljevanju hitreje razgrajuje.

Velike talne živali - makrofavna (tipični predstavniki so deževniki, pajki, mehkužci, suhe južine, enakonožci, postrance, dvojnonoge) vplivajo na dostopnost virov s spreminjanjem fizikalnih lastnosti tal in opada. Nekateri izmed njih fragmentirajo opad tako kot predstavniki mezofavne, spet drugi prebavljajo tla in tako razbijajo agregate, povečujejo prezračенost tal in pronicanje vode (Jones in sod., 1994).

2.1.2 Potek razgradnje

V začetni fazi razgradnje prično opad naseljevati mikroorganizmi. Del ogljika (C) iz opada se pretvori v mikrobno biomaso, del se ga v procesu respiracije kot CO₂ sprosti v ozračje. Pri tem se sproščajo hranila, predvsem dušik (N), fosfor (P) in žveplo (S) (Corbeels, 2001). V poteku razgradnje se dinamika dušika razlikuje od dinamike ogljika. Medtem ko vsebnost ogljika v procesu razgradnje upada (porabljajo se lahko razgradljive substance kot so sladkorji, celuloza in hemiceluloza), se vsebnost dušika povečuje. Melillo in sod. (1982) kot možne vzroke za ta pojav navajajo fiksacijo atmosferskega dušika, absorpcijo amonijaka iz atmosfere in privzem zaradi delovanja dekompozitorskih mikroorganizmov. Do danes še ni bila potrjena enotna razlaga tega fenomena, najpogosteje se kot vzrok navaja kolonizacija opada z mikroorganizmi (Schulze in sod., 2005) in imobilizacija dušika iz okolice opada (Osono in Takeda, 2004) v začetni fazi razgradnje, ko že poteka izguba ogljika iz lažje razgradljivih spojin. V kasnejših fazah se prične tudi razgradnja težje razgradljivih snovi (lignina), v katere je vezan dušik, in vsebnost dušika prične upadati, vendar je upad dušika relativno, glede na izgube ogljika, še vedno manjši, torej se razmerje C/N tudi v kasnejših fazah razgradnje oži, vendar počasneje (Osono in Takeda, 2004).

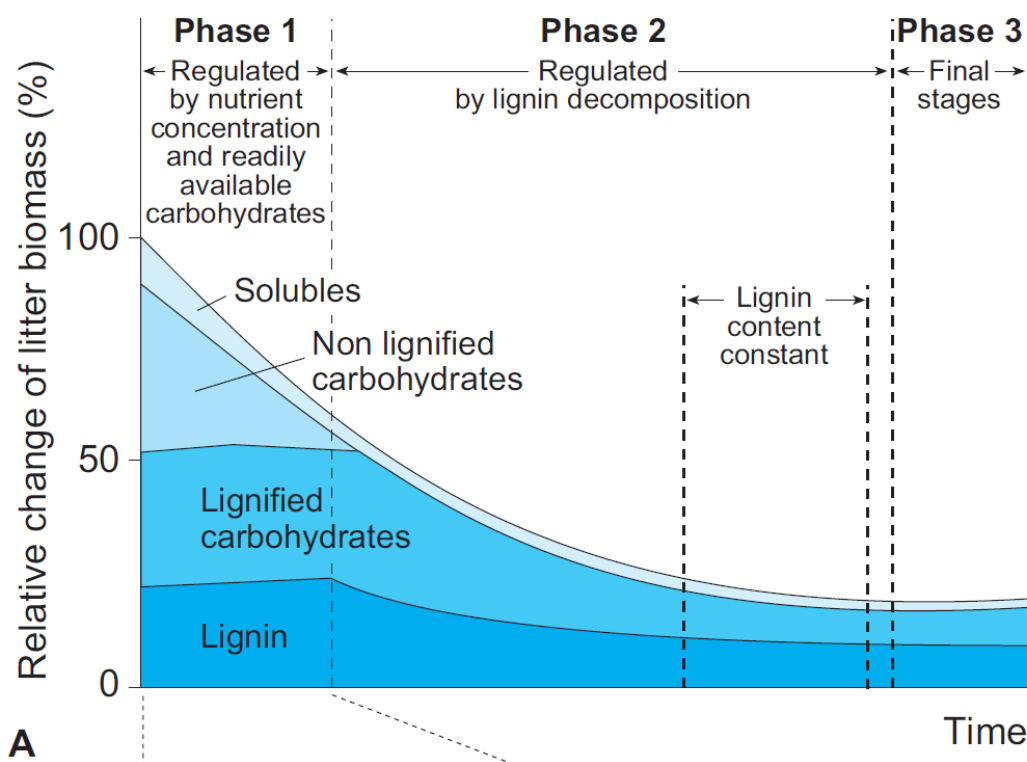
V začetni fazi razgradnje je upad mase opada predvsem posledica raztapljanja in izpiranja v vodi topnih organskih snovi (mono in oligo saharidi, nekateri fenoli, gliceridi) in nekaterih hranil. Opad različnih vrst lahko vsebuje zelo različne koncentracije vodotopnih snovi (na primer 25 % listi sive jelše, 16 % iglice rdečega bora) (Berg in Ekbohm, 1991). Del teh snovi se spere iz opada in te se vežejo v humusu ali v glinenih delcih nižje ležečih plasti tal (McClaugherty, 1983). Bistven upad mase v začetni fazi je prav tako posledica mikrobiološke aktivnosti. Takrat imajo mikrobi za rast in razmnoževanje na voljo dovolj lahko razgradljivih snovi. V tej fazi prihaja do imobilizacije hranil in lažje razgradljivih ogljikovih spojin. Če so v substratu aerobne razmere, se zaradi organizmov, ki sodelujejo pri razgradnji, sprošča CO₂, ob pomanjkanju kisika pa se tvorijo predvsem organske kisline.

Z napredovanjem razgradnje se spreminja kvaliteta opada, zato s časom hitrost razgradnje upada. V zgodnjih stopnjah razgradnje tako prevladuje razgradnja lažje razgradljivih ogljikovih hidratov, kasneje narašča delež lignina in ostalih, težje razgradljivih snovi, zato se proces upočasni. Kvaliteten opad zelo hitro izgubi ogljik iz lažje razgradljivih spojin, zato je lahko v na razgradnjo odpornem preostanku opada razgradnja manjša od tiste, ki jo ima manj kvaliteten opad, ki ima že v osnovi počasnejšo razgradnjo (Chapin in sod., 2002).

Poleg kakovosti na hitrost razgradnje vpliva tudi količina opada. Večja kot je količina opada večja je rast združb organizmov, ki sodelujejo pri razgradnji, in hitrejša je razgradnja. S časom se v opadu začno kopičiti težje razgradljive snovi, zaradi česar začne hitrost razgradnje eksponentno upadati (Corbeels, 2001). Mikroorganizmi najprej pričnejo z razgradnjo lažje dostopnih ogljikovih hidratov (celuloza, hemiceluloza), ko začne njihova zaloga upadati, se mikrobna združba prilagodi razgradnji lignina. S tem se prično sproščati tudi v lignin vezani ogljikovi hidrati in dušik. Hitrost njihove razgradnje je enaka hitrosti razgradnje lignina. Delež lignificiranih ogljikovih hidratov v opadu različnih rastlinskih vrst močno niha, kar je tudi eden od dejavnikov v hitrosti razgradnje opada.

V kasnejših fazah razgradnje je tako v substratu povečana vsebnost težje razgradljivih snovi (kopičijo se predvsem lignin in druge fenolne snovi), zaradi česar začne hitrost razgradnje upadati in se približa limitni vrednosti. Pomemben omejujoč dejavnik v zadnji stopnji razgradnje je tudi narasla vsebnost dušika. Glede na raziskave Berga in Ekbohma (1991) je zaviralni učinek na hitrost razgradnje, ki ga pripisujejo ligninu, v tesni povezavi s povečano vsebnostjo dušika. Dušik v velikih koncentracijah namreč zavira tvorbo ligninaze, encima, ki omogoča razgradnjo lignina, dušik prav tako predstavlja bariero za mikroorganizme zaradi kemijske vezi z lignini.

Na podlagi navedenega je bil izdelan tristopenjski model razgradnje (Berg in Matzner, 1997), ki je prikazan na sliki 3. Po mnenju številnih avtorjev (Schulze in sod., 2005; Berg in McClaugherty, 2008) model dobro opisuje potek razgradnje opada tako listopadnih vrst dreves kot tudi iglavcev, verjetno tudi opada zelnatih vrst. V prvi stopnji razgradnje prevladuje razgradnja v vodi topnih organskih snovi in organskih snovi z majhno molekulsko maso. Sledi razgradnja hemiceluloze in ostalih nelignificiranih ogljikovih hidratov. Razgradnja na prvi stopnji je odvisna predvsem od vremenskih razmer in od dostopnosti hranil v substratu. Za drugo stopnjo je značilna razgradnja lignina in lignificiranih organskih snovi. Omejujoč dejavnik na drugi stopnji je vsebnost dušika. Sledi tretja stopnja, v kateri proces razgradnje doseže limitirajočo vrednost. Organske snovi iz opada so tik pred tem, da postanejo humus. Prehod med drugo in tretjo stopnjo razgradnje je težko zaznaven. Čeprav je v tem modelu proces razdeljen v tri stopnje gre za kontinuum in ločnice med posameznimi fazami ni mogoče postaviti.



Slika 3: Tri stopenjski model razgradnje (vir: Schulze in sod., 2005, str. 431; prirejeno po Berg in Matzner, 1997)

Berg in McClaugherty (2008) sta navedeni model uporabila in nadgradila s predlogom razdelitve različnega listnega opada v skupine. Listni opad različnih iglavcev in

listavcev je razdeljen v tri skupine, glede na izhodiščne lastnosti opada in dogajanje v posameznih stopnjah razgradnje:

- v prvi skupini je material, za katerega je na prvi stopnji razgradnje značilna majhna vsebnost vodotopnih snovi, spiranje ni izrazito. Prva stopnja je dobro izražena, poteka hitra razgradnja lahko razgradljivih snovi. V drugi stopnji razgradnje postopno narašča vsebnost lignina, hitrost razgradnje se zmanjša. Opazna je negativna zveza med vsebnostjo lignina in hitrostjo razgradnje. Klimatski dejavniki imajo verjetno velik vpliv na razgradnjo. Primeri vrst, katerih opad se uvršča v navedeno skupino: vrste iz rodu *Pinus*.
- v drugi skupini je material, za katerega je na prvi stopnji razgradnje značilna velika vsebnost vodotopnih snovi, spiranje je veliko. Prva stopnja je zelo dobro izražena, hitrost razgradnje je velika. Maksimalna vsebnost lignina je dosežena zelo hitro. Med vsebnostjo lignina in hitrostjo razgradnje ni značilne povezave. Klimatski dejavniki imajo verjetno velik vpliv na razgradnjo. Primeri vrst, katerih opad se uvršča v navedeno skupino: siva jelša, breza.
- v tretjo skupino sodijo materiali za katere je značilna majhna vsebnost vodotopnih in hitro razgradljivih snovi. Izguba izhodiščne mase je majhna, začetna stopnja je neizrazita (ni hitrega upada mase v začetnem obdobju). Že na začetni stopnji razgradnje ima velik vpliv vsebnost lignina (ta je velika) in vsebnost mangana (ta je majhna), vpliv klimatskih dejavnikov ima verjetno manjšo vlogo. V drugi stopnji razgradnje postopno narašča vsebnost lignina. Primeri vrst, katerih opad se uvršča v navedeno skupino: navadna smreka, vrste iz rodu *Quercus*.

Odmrli rastlinski material (opad) in ostanki živali se sčasoma razgradijo do stopnje, ko njihov izvor ni več prepoznaven. Za takšen material se uporablja izraz talna organska snov ali angleško »soil organic matter« (SOM). Talno organsko snov tvori rastlinski material v transformaciji, mikrobnna biomasa, topne organske snovi in humus. Na zelo produktivnih rastiščih je kvaliteta in količina opada velika, zato je tudi v talni organski snovi majhna vsebnost lignina, zaradi česar se SOM s takšnih rastišč razgrajuje hitreje v primerjavi s tistimi iz neproduktivnih rastišč.

V talni organski snovi potekajo nadaljnje neencimatske reakcije pri katerih se tvori tudi humus. Humus nastaja s humifikacijo, ki je kombinacija biotskih in abiotskih procesov. Kemijska sestava humusa se močno razlikuje med različnimi ekosistemi. V gozdu nastajajo predvsem huminske kisline. V gozdovih so namreč pogoste rastline z veliko vsebnostjo fenolov, ki so prekurzorji huminskih kislin. Na travniščih je bolj uravnotežena mešanica fulvičnih in huminskih kislin. Humus je relativno inertna snov, zato se v tleh kopiči. Humus se razgrajuje počasi zaradi trdne zgradbe struktur in njihovih fizikalnih

lastnosti, zato je za razgradnjo potrebnih veliko različnih encimov. Prav tako ima večina struktur v humusu mesta za vezavo encimov slabo dostopna, humus se tudi veže z mineralnimi snovmi v tleh, kar nadalje onemogoča encimsko dejavnost (Stevenson, 1994). Humus je torej stabilizirana organska snov (Berg in Matzner, 1997; Latter in sod., 1998).

Novejše raziskave opozarjajo na neustreznost povezovanja hitrosti razgradnje opada s tvorbo humusa. Cotrufo s sod. (2013) je postavila hipotezo, da so lažje razgradljive komponente opada prevladujoči viri mikrobnih produktov in da so ti produkti glavni prekursorji humusa. To hipotezo podkrepi z ugotovitvami različnih raziskav, da se v starejših frakcijah SOM prednostno ne kopičijo bolj odporne komponente opada (npr. lignin in fenoli) temveč produkti mikrobne razgradnje (npr. ogljikovi hidrate, peptidi in lipidi). Na podlagi izsledkov raziskav iz zadnjih let so prišli do ugotovitev, da so huminske substance kompleksna mešanica mikrobnih in rastlinskih polimerov ter njihovih razgradnih produktov.

V mnogih študijah je bilo ugotovljeno, da z napredovanjem razgradnje in tudi z večanjem globine prihaja do obogatitve materiala z izotopom ^{13}C (Nadelhoffer in Fry, 1988), vendar razlogi za to še niso popolnoma jasni (Boström in sod., 2007). Delno je večjo vsebnost ^{13}C v globljih profilih tal možno pojasniti z upadanjem atmosferskega ^{13}C , saj je zaradi navedenega opazen gradient upadanja ^{13}C z bližanjem zemeljski površini (Boström in sod., 2007). Upadanje atmosferskega ^{13}C poteka že od začetka 18. stoletja, kot posledica deforestacije in rabe fosilnih goriv.

V zgodnjih fazah razgradnje je vzorec sprememb v $\delta^{13}\text{C}$ nekonsistenten, izsledki različnih raziskav so si nasprotujoči. V nekaterih tipih opada je opazen trend siromašnja z izotopom ^{13}C (Osono in sod., 2008), pri nekaterih je zaznaven trend bogatenja z izotopom ^{13}C (Nadelhoffer in Fry, 1988), spet pri tretjih so bili opaženi nelinearni vzorci (Melillo in sod., 1989; Connin in sod., 2001). V raznih študijah je lignin naveden kot omejujoč faktor razgradnje, vsebnost lignina v teku razgradnje narašča. Lignin je v primerjavi z matičnim opadom osiromašen z izotopom ^{13}C za 2 – 6 ‰ (Osono in sod., 2008), vendar, kakor navajajo Melillo in sod. (1989) ter Connin in sod. (2001) na sušnih, dobro prezračenih tleh povečanje frakcije lignina ne spremlja nujno tudi zmanjšanje $\delta^{13}\text{C}$. Možen razlog za razhajanja v ugotovitvah so kombinacije različnih mehanizmov, ki vplivajo na dinamiko C izotopov, te kombinacije se razlikujejo v različnih okoljih in materialih. Nadelhoffer in Fry (1988) navajata sledeče mehanizme:

- z razgradnjo se v opadu večja vsebnost lignina, ki pa je osiromašen z izotopom ^{13}C ,

- dekompozitorski organizmi prednostno porabljajo ^{12}C , zaradi česar material z razgradnjo bogati z ^{13}C ,
- v opad se v procesu razgradnje vgrajuje tudi biomasa iz okolice in
- iz opada se v globlje plasti tal spirajo v vodi topne organske snovi, ki so obogatene z ^{13}C .

2.2 SPREMEMBE V RABI TAL IN VPLIV NA KROŽENJE OGLJIKA

Človek s svojo dejavnostjo stalno spreminja površje, zaradi česar določeni ekosistemi izginjajo pri tem pa nastajajo novi. Velik vpliv na procese v ekosistemu, med ostalim tudi na razgradnjo, ima način rabe tal. Spremembe v rabi tal vplivajo na vlogo ekosistemov tako v regionalnih kot tudi globalnih ekoloških procesih. Za obdobje zadnjih sto let je značilna večja intenzivnost teh sprememb.

Način rabe tal vpliva na razmerje med pojavljanjem in dominanco lesnate in zelnate vegetacije, kar vpliva na primarno produkcijo, razširjanje rastlin, združbe talnih organizmov (Jackson in sod., 2000) in s tem na procese, kot sta na kroženje hranil in skladiščenje ogljika (Jobbágy in Jackson, 2000) ter razgradnjo (Vitousek in sod., 1997). Zaradi sprememb v sestavi vegetacije so opazne tudi spremembe v razgradljivosti opada in količini organskega ogljika v tleh (Hibbard in sod., 2001; Jackson in sod., 2002). Spremembe v rabi tal vodijo v dve smeri:

- opuščanje rabe, ki vodi v zaraščanje in
- intenzifikacijo, ki vodi v deforestacijo in dezertifikacijo.

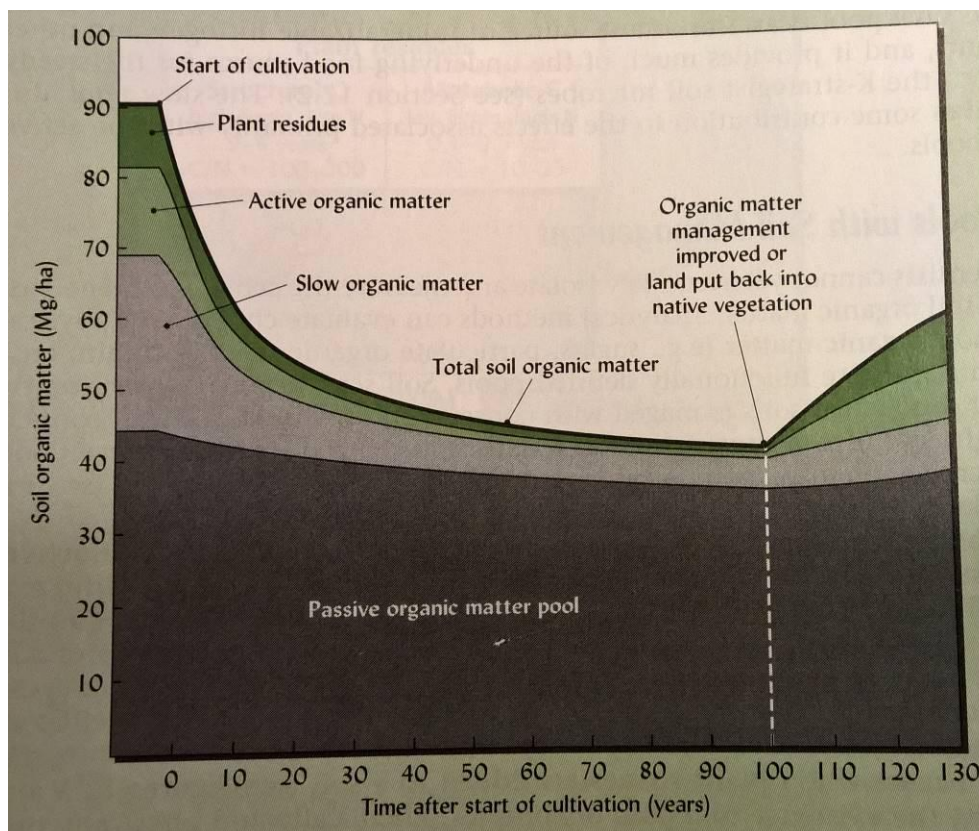
Na nivoju ekosistemskih raziskav razgradnje in bilance ogljika je bilo v zadnjih letih objavljenih več prispevkov, ki obravnavajo sekvestracijo (vezavo) ogljika v odvisnosti od rabe tal. Zaraščanje travnišč z lesnatimi vrstami naj bi po splošnem mnenju vodilo v povečanje količine ogljika v ekosistemu, do katerega naj bi prišlo predvsem zaradi povečane količine nadzemne rastlinske biomase. V tem smislu naj bi razvoj grmovne in drevesne vegetacije na zaraščajočih travniških predstavljal pomembno komponento ponora za ogljik (Jackson in sod., 2002, Schimel in sod., 2001). Tovrstne raziskave potekajo tudi na območju slovenskega krasa, kjer je bila na opuščanih, zaraščajočih travniških proučevana neto izmenjava ogljika (Ferlan in sod., 2011), dihanje tal (Eler in sod., 2013), prispevek biogenih in geogenih virov k sproščanju CO_2 (Plestenjak, 2013) in nekatere druge komponente ogljikovega cikla na opuščanih, zaraščajočih travniških slovenskega krasa.

Količina ogljika, ki je shranjen v tleh, je rezultat ravnotežja med vnosom organske snovi v tla in hitrostjo mineralizacije različnih delov talne organske snovi (Post in Kwon, 2000). Ob zaraščanju prihaja do sprememb količine talne organske snovi, pri čemer pogosto poročajo o porastih (npr. Grünzweig in sod., 2007). Za prerije v ZDA rezultati novjših modelov napovedujejo, da prihaja ob zaraščanju do sekvestracije ogljika v velikostnem redu 0,1 do 0,13 Pg C leto⁻¹, kar naj bi predstavljalo 20-40 % trenutne ponorne moči za ogljik v ZDA (Pacala in sod., 2001). Nasprotno pa nekatere študije navajajo, da se količina talne organske snovi ob zaraščanju ne spremeni (McCarron in sod., 2003) ali pa prihaja celo do njenega zmanjševanja. Guo in Gifford (2002) sta v svoji raziskavi ugotovila, da ob pogozditvi lahko v obdobju prirasti vegetacije pride do prehodnega zmanjšanja vsebnosti SOM, v kasnejših fazah, 30 – 40 let po pogozditvi, pa izgube SOM niso več prisotne. Berg in McClaugherty (2008) sta zbrala podatke devetih raziskav, ki so obravnavale vsebnost SOM v gozdnih sestojih različnih starosti. Enotna ugotovitev teh raziskav je bila, da z naraščanjem starosti gozdnih sestojev, ki niso podvrženi motnjam, narašča tudi vsebnost SOM. Cortez in sod. (2007) so proučevali razgradnjo opada na območjih v opuščanju rabe v mediteranski regiji južne Francije. Ugotovili so, da se hitrost razgradnje opada ne razlikuje značilno med območji zgodnje sukcesije in tistimi, ki so že dalj časa izpostavljena zaraščanju. Jackson in sod. (2002) v svoji raziskavi ugotavljajo, da je pomemben dejavnik, ki vpliva na shranjevanje organskega ogljika v tleh ob zaraščanju travnišč, vlaga tal. Na zaraščajočih se travniščih bolj sušnih predelov je vsebnost organskega ogljika v tleh z zaraščanjem naraščala, medtem ko je na bolj vlažnih območjih vsebnost organskega ogljika v tleh z zaraščanjem upadala. Avtorji te raziskave ugotavljajo, da je ponorna sposobnost površin v zaraščanju za ogljik verjetno precenjena. Vendar vsebnosti SOM ni možno enoznačno povezati s hitrostjo razgradnje, kajti prekursorji SOM so tako na razgradnjo odporne snovi, ki se inkorporirajo v talne agregate kot tudi mikrobní produkti, ki nastajajo ob razgradnji opada in tudi snovi, ki se iz opada sperejo v nižje profile tal. Po mnenju Cotrufove s sod. (2013) naj bi bili ravno mikrobní produkti glavni prekursorji stabilne SOM.

Intenzifikacijo pojmuje kot povečanje energetske vložitve na površino v obliki dela, gnojil, goriva, ipd, pri čemer so učinki na ekosisteme lahko načrtni (intenzifikacija kmetijske proizvodnje) ali nenačrtni (vezava dušika iz zraka).

Primer intenzifikacije v zmernih klimatih je preoravanje travnišč in izsekavanje gozdnih površin, ki vodi v pospešeno mineralizacijo tal. Pri tem pride, kot je prikazano na sliki 4, do pospešene izgube SOM. Vendar intenzifikacijo, vsaj v obliki pri kateri ni prisotno redno preoravanje tal, ni možno enoznačno povezovati s hitrejšo razgradnjo. Barlow in sod. (2007) so na območju brazilske Amazonije primerjali hitrost razgradnje opada v

primarnem in sekundarnem gozdu ter na gozdni plantaži in ugotovili, da je bila ta najmanjša na gozdni plantaži. Kot najverjetnejši razlog navaja bolj sušne razmere in višje temperature na plantaži, ki so zaviralno vplivale na razgradnjo.

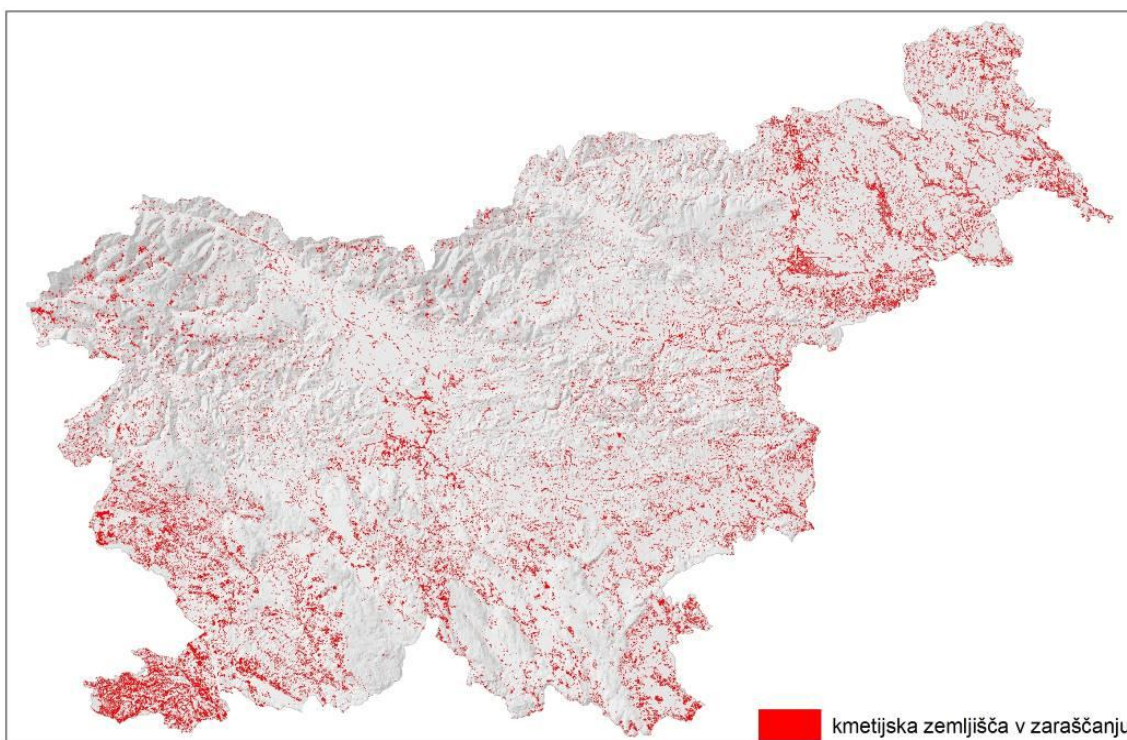


Slika 4: Vplivi spremembe rabe tal na vsebnost talne organske snovi (Vir: Brady in Weil, 2008, str. 520)

Drugi primer intenzifikacije rabe tal je gnojenje. Zaradi povečanega vnosa dušika v tla je načeloma tudi opad bolj bogat z dušikom. Ostertagova in Hobbiejeva (1999) sta preverili rezultate 13ih drugih študij, v katerih so proučevali vpliv gnojenja na hitrost razgradnje listja. Rezultati so si bili nasprotujoči, v treh študijah je hitrost razgradnje narasla, kar je bilo pričakovano, v štirih je hitrost razgradnje upadla, v preostalih ni bilo vpliva nanjo. V kasnejših raziskavah je bilo potrjeno, da gnojenje z dušikom vzpodbuja hitrost razgradnje le za opad visoke kvalitete, ki ima veliko izhodiščno vsebnost dušika ter majhno izhodiščno vsebnost lignina (ozko razmerje lignin/N), razgradnja manj kvalitetnega materiala pa je upočasnjena (Carreiro in sod., 2000; Waldrop in sod., 2004; Knorr in sod., 2005). Vplivi gnojenja na razgradnjo opada so lahko tako neposredni kakor tudi posredni (Manning in sod., 2008). Med neposredne pozitivne učinke štejemo povečanje dostopnosti anorganskega dušika za dekompozitorske organizme. Med neposredne negativne pa spremembe v kemizmu tal, ki lahko tudi zaviralno vplivajo na hitrost razgradnje. Dušik v velikih koncentracijah namreč zavira tvorbo ligninaze, encima, ki omogoča razgradnjo lignina, dušik prav tako predstavlja bariero za

mikroorganizme zaradi kemijske vezi z lignini (Berg in Ekbohm, 1991). Posredne učinke pa predstavljajo stimulacija proizvodnje rastlinske biomase ter spremembe v rastlinski združbi in z njimi povezana količina ter kakovost opada.

Obsežnim spremembam v rabi tal smo priča tudi v Sloveniji. Slovenija se po eni strani srečuje z zaraščanjem manj kvalitetnih kmetijskih zemljišč na območjih z večjimi strminami, plitvimi tlemi ali drugačnimi neugodnimi razmerami za kmetovanje in po drugi strani urbanizacijo in intenzifikacijo bolj kvalitetnih kmetijskih zemljišč v ravninskih predelih. V zadnjem času je zaradi okoljevarstvenih prizadevanj in direktiv Evropske unije, ki se kažejo tudi v obliki subvencij za kmetovalce, opaziti ponovno širjenje ekstenzivne kmetijske rabe na že opuščena območja. Kraško območje je tipičen primer regije, kjer prevladujejo slabe razmere za intenzivno kmetovanje, zato na tem območju že od začetka 20. stoletja poteka opuščanje rabe in spontano zaraščanje kraških travnišč (Eler, 2007).



Slika 5: Površine v zaraščanju v Sloveniji po podatkih Kmetijske rabe tal v Sloveniji (MKGP, 2015). Relativno velika gostota teh površin je vidna v JZ delu države.

2.3 METODE PRI PROUČEVANJU RAZGRADNJE OPADA

Raziskav, ki se ukvarjajo s hitrostjo razgradnje in kvalitativnimi ter kvantitativnimi spremembami opada v procesu razgradnje je razmeroma veliko. Raziskave o vplivu teh dejavnikov potekajo bodisi v kontroliranih razmerah (npr. Wickland in Neff, 2008; Manning in sod., 2008; Dorrepaal in sod., 2007) bodisi *in situ* (npr. King in sod., 1997; Ostertag in Hobbie, 1999; Cornelissen in sod., 2007; Moro in Domingo, 2000; Cortez in sod., 2007). Večina raziskav proučuje razgradnjo nadzemnih delov, še posebej neolesenelih delov rastlin, ki predstavljajo večji delež opada (Ostertag in Hobbie, 1999). Bolj redke so raziskave, ki obravnavajo tudi olesenele nadzemne dele ali korenine. Takšen primer so raziskave Kinga in sod. (1997), Gholza in sod. (2000) ter Silverja in Miye (2001), ki obravnavajo razgradnjo korenin in raziskave Harmona in sod. (1995), Neherja in sod (2003) ..., ki obravnavajo olesenele nadzemne dele.

V večini navedenih raziskav je bila uporabljena metoda opadnih vrečk. Po tej metodi vstavijo rastlinski material v mrežaste najlonske vrečke in ga podvržejo razgradnji *in situ*. Določeno število vrečk v primernih intervalih vzorčijo in ugotavljajo spremembe v spremljanih parametrih. Ta metoda je uporabna predvsem za listni opad, drobne korenine, vejice in lesne sekance.

Metoda opadnih vrečk ni primerna za spremljanje razgradnje olesenelih nadzemnih delov kot so debla in veje. Pri tovrstnih raziskavah prevladuje določanje izgube mase s pomočjo merjenja gostote lesa. Harmon in Sexton (1996) kot bolj pogoste metode navajata *in situ* izpostavitve lesa na površini tal ter merjenje izhodiščne gostote materiala. Sledi odvzem vzorcev materiala v določenih časovnih obdobjih in meritve upadanja gostote vzorcev, ter preračun v izgubi mase.

Za spremljanje razgradnje pozemnih delov rastlin so, poleg najpogostejše uporabljene metode opadnih vrečk, v literaturi opisane še druge metode. Silver in Miya (2001) sta opravila pregled metod in navajata še metodo jarkov (»trench plots«), pri kateri se izkoplje jarek dimenzij 2 m x 2 m, globine 60 cm, ki se ga obda z mrežo s premerom odprtin manj kot 1 mm, da se doseže izolacija. Takšen jarek se ponovno napolni z materialom (tla in mrtve korenine) ter ob sprotne odstranjevanju plevela meri dihanje tal iz katerega je možno, zaradi eliminacije drugih dejavnikov, sklepati na hitrost razgradnje. V prispevku Silverja in Miye (2001) je omenjena tudi metoda zakopanih loncev »buried pots«, pri kateri v tla zakopljejo lonce, prekrte z mrežo, ki dopušča prehajanje nevretenčarjev in drugih organizmov, ki sodelujejo pri razgradnji, ter metoda »tethered roots oz. tethered branch«, kjer se na vrvico oz. žico naveže debelejšo

korenine oz. veje in izpostavi razgradnji. Vse navedene metode so primerne za začetne faze razgradnje opada, medtem ko sta, kakor navajata Trumbore in Harden (1997), za oceno hitrosti razgradnje v finalni stopnji pogosto uporabljeni metoda meritev dihanja tal ali metoda z izotopskimi markerji.

Raziskave razgradnje gredo tudi v smeri modeliranja tega ekološkega procesa. V grobem so modeli dveh vrst: tisti, ki opisujejo samo kinetiko razgradnje in tisti, ki vrednotijo razgradnjo kot enega od segmentov ogljikovega cikla. Kinetiko razgradnje oz. upad mase opisujemo z različnimi matematičnimi funkcijami, zlasti z negativno eksponentno funkcijo. V raziskavah se potem primerjajo krivulje, pridobljene po metodi opadnih vrečk, v različnih okoljskih razmerah ali za različen rastlinski material (Berg in McClaugherty, 2008). Pri drugem tipu modelov razgradnje gre za različne statične ali dinamične bilančne modele, ki so bodisi samostojni bodisi del splošnejših modelov, ki obravnavajo cikel ogljika v ekosistemu ali dinamiko talne organske snovi. Samostojni modeli so npr. naslednji: DECOMP (Wallman in sod., 2006), YASSO (Liski in sod., 2005) in GENDEC (Moorhead in Reynolds, 1991); gre za dinamične modele z različnim časovnim korakom od enega meseca do enega leta. Vhodni parametri so različni okoljski dejavniki (klima, tla) ter količina in kakovost odmrle organske snovi. Opad je v teh modelih razdeljen na več frakcij glede na kvaliteto opada, t.j. glede na kemično sestavo. Razgradnja je kot proces, ki zmanjšuje količino ogljika v ekosistemu, nujno sestavni del obsežnejših biogeokemičnih modelov, posebej modelov ogljika npr. CENTURY (Parton in sod., 1987), RothC (Coleman in Jenkinson, 1996 cit. po Liski in sod., 2005), PnET (Aber in Federer, 1992), ForSAFE (Wallman, 2005). Ti modeli se znatno razlikujejo po kompleksnosti in po količini vhodnih podatkov.

3 MATERIAL IN METODE

3.1 OBMOČJE RAZISKAVE

Raziskava je bila izvedena na območju Podgorskega krasa (400 – 430 m.nm.v.) v submediteranski regiji Slovenije. Gre za obsežen kraški ravnik med Kraškim robom in Slavniškim pogorjem (Repolusk, 1998). Gradijo ga paleogeni apneneci, na območju Kraškega roba pa se v apnenec zarivajo jeziki eocenskega fliša. Prevladujoči tip tal na območju je sprsteninasta rendzina. V manjših depresijah, vrtačah in pod pobočji so se ponekod izoblikovala rjava pokarbonatna tla v tipični obliki (Repolusk, 1998).

V preteklih stoletjih je bil vegetacijski pokrov območja skoraj popolnoma uničen. Vzroki za to so predvsem pretirana paša in v manjši meri tudi krčenje gozdov za potrebe obdelovalnih površin in prekomerno izsekavanje za lastne potrebe in za prodajo v obdobju med 16. in 18. stoletjem v povezavi s klimatskimi faktorji (burja). Navedeno je vodilo v intenzivne erozijske procese, zaradi česar je območje ogolelo. Kasneje je, zaradi prehoda iz pašniške v hlevsko živinorejo, prišlo do spontanega zaraščanja območja. Prav tako je prišlo do opuščanja rabe zaradi izseljevanja prebivalstva v mesta. V 19. stoletju se je pričelo tudi z načrtnim pogozdovanjem območja s črnim borom (*Pinus nigra* Arnold). Danes se obsežna območja krasko zaraščajo z avtohtonimi listavci in tako tvorijo dokaj mozaično krajino z različnimi sukcesijskimi stadiji, od golih kamnitih tal, vzdrževanih suhih travnikov in pašnikov, opuščenih travnišč, do z grmovjem porasle kraške gmajne, vključno s sekundarnimi gozdnimi površinami (Trontelj, 2000). Naveden mozaik je posledica človekovega delovanja in specifičnih klimatskih in geoloških razmer.

Od gozdne vegetacije je na območju Podgorskega krasa najpogostejša združba submediteranskih toploljubnih gozdov črnega gabra in puhastega hrasta (*Querco-Ostryetum carpinifoliae* Horvat 1938) velika območja pa pokrivajo tudi drugotni gozdovi črnega bora (Čarni in sod., 2002). Od negozdne vegetacije prevladujejo suha travnišča iz zveze *Satureion subspicatae* Horvat 1962 (Kaligarič, 1997), ki se pojavljajo na plitvih kamnitih tleh z bazično kemijsko reakcijo in suhimi in toplimi razmerami. Navedena zveza je značilna za kraške pašnike. Za kraške travnike je značilna zveza *Scorzonerion villosae* Horvatic 1949, ki je razvita na globljih in bolj hranilnih tleh z več vlage, kemijska reakcija tal pa je nevtralna do zmerno kislja (Pipenbaher in sod., 2011).

Na Podgorskem krasu se združujejo značilnosti sredozemskih in celinskih podnebnih vplivov, kar se odraža v kombinaciji razmeroma obilnih padavin, njihove neenakomerne porazdelitve skozi leto (dve sušni obdobji: zgodaj spomladi in poleti), razmeroma ostrih

zim in vročih poletij. Povprečna letna temperatura območja je 10,5°C. Najhladnejši mesec je januar s povprečno temperaturo 1,8°C, najtoplejši pa julij s povprečno temperaturo 19,9°C. Padavine so razmeroma obilne, povprečno na območju pade 1370 mm letno. Snežna odeja se na območju pojavi le občasno. Rastna sezona traja od aprila do oktobra (Eler in sod., 2013).

Ožje območje obravnave je bilo določeno v okviru raziskovalnega projekta z naslovom »Zaraščanje kraških travnišč in spremembe njihove ponorne aktivnosti za ogljik« Skupine za aplikativno botaniko, fiziologijo rastlin, ekologijo in informatiko, Oddelka za agronomijo, Biotehniške fakultete UL. Osnovni cilj projekta je opredeliti bilanco ogljika za rastišča (ekosisteme) v različnih sukcesijskih stadijih (pašnik, opuščen pašnik, zaraščajoč pašnik, gozd) ter ovrednotiti ali in koliko so zaraščajoče površine pomembne za zmanjševanje koncentracije CO₂ v atmosferi. V okviru projekta je bila proučevana neto izmenjava ogljika (Ferlan in sod., 2011), dihanje tal (Eler in sod., 2013), prispevek biogenih in geogenih virov k sproščanju CO₂ (Plestenjak, 2013) in nekatere druge komponente ogljikovega cikla na opuščenih, zaraščajočih travniščih slovenskega krasa.

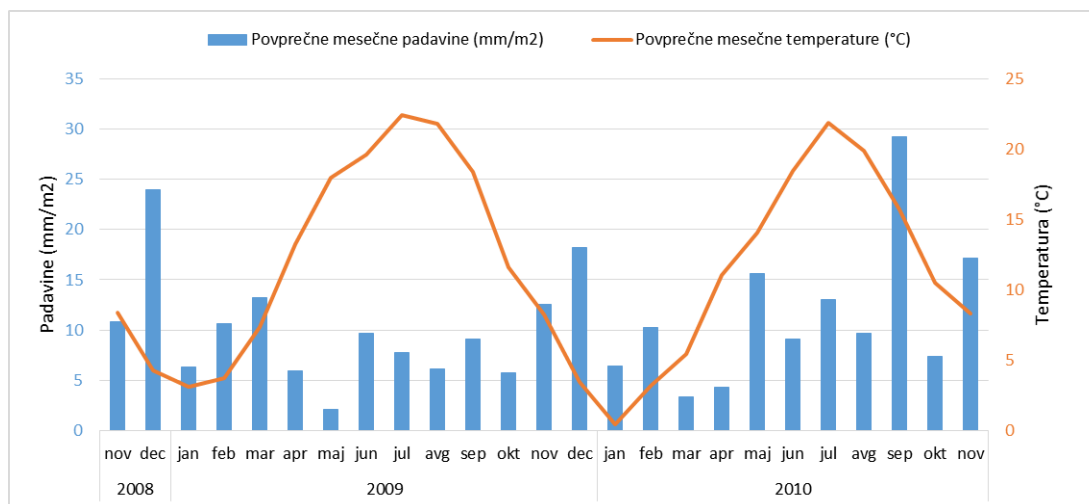
3.1.1 Razmere na raziskovalnih ploskvah

Med Črnotičami in Podgorjem sta bili izbrani dve raziskovalni ploskvi: travnišče (ekstenzivno rabljen pašnik), v nadaljnjem besedilu poimenovana »pašnik«, in površina v zaraščanju (opuščen pašnik, ki se zarašča). Slednja ploskev je bila razdeljena na dve podploskvi: »gozd« in »vrzel«. Podploskev »gozd« predstavlja zaplate grmovne in drevesne zarasti. Na podploskvi »vrzel« prevladuje zeljnata vegetacija. Ploskvi »pašnik« in »površina v zaraščanju« sta med sabo oddaljeni 1 km. Raziskovalni ploskvi sta bili izbrani na podlagi tipa vegetacije, tipa tal, zgodovine rabe in reliefa. Na obeh ploskvah so bile opravljene preliminarne raziskave vegetacije. Raziskave vegetacije je opravil dr. Klemen Eler, Biotehniška fakulteta. Nomenklturni vir za vse vrste rastlin v tem delu je Mala flora Slovenije (Martinčič in sod., 2007), zaradi tega v besedilu ne navajamo imen avtorjev posameznih taksonov. Imena rastlin navajamo z latinskim imenom.

3.1.1.1 Klimatske razmere

Povprečna letna temperatura v obravnavanem dvoletnem obdobju, med decembrom 2008 in novembrom 2010, je bila 11,8°C. Obdobje december 2008 do november 2009 je bilo v povprečju topleje od enoletnega obdobja december 2009 do november 2010 za

1,5°C. Najhladnejši mesec je bil januar, najtoplejši pa julij. Povprečne januarske temperature v obravnavanem dvoletnem obdobju so znašale 1,8°C, povprečne julijske pa so bile 22,2°C. Povprečno je v obravnavanem dvoletnem obdobju, med decembrom 2008 in novembrom 2010, na območju padlo 1285 mm padavin letno. Obdobje december 2008 do november 2009 je imelo v povprečju manj padavin od enoletnega obdobja december 2009 do november 2010, in sicer za 305 mm.

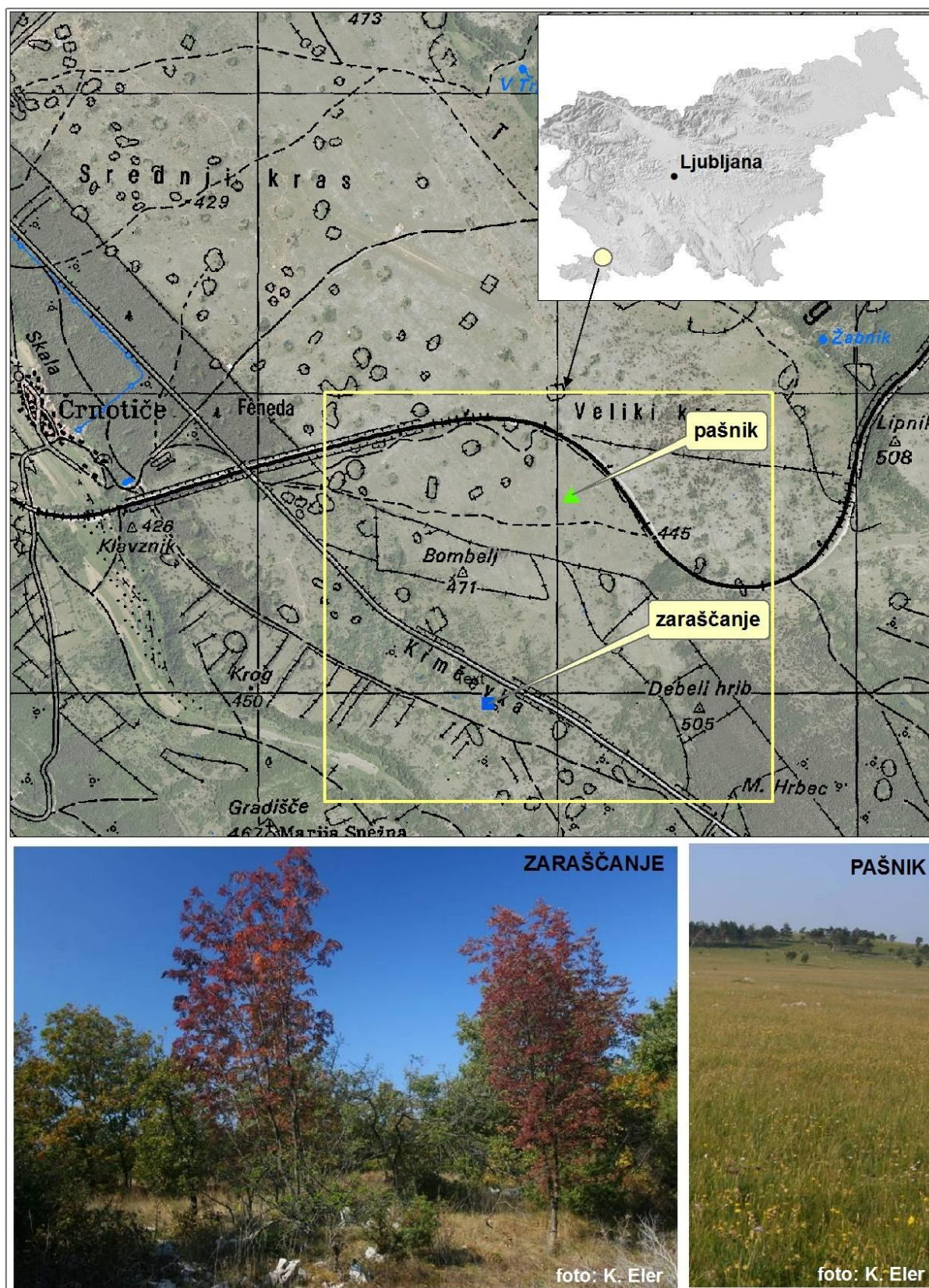


Slika 6: Povprečne mesečne padavine in temperature na obravnavanem območju v času trajanja raziskave.

3.1.1.2 Vegetacija

Pašnik je bil v zadnjih desetletjih in tudi danes v rabi kot ekstenzivni pašnik (konji, osli, ovce, obtežba terena manj kot 0,25 glave živine/ha). Prekritost raziskovalne ploskve z drevesi je manj kot 5 %. Drevesa in grmičevje se pojavljajo predvsem ob vrtačah.

Na površini v zaraščanju predstavljajo drevesa in grmičevje 40 % celotne površine raziskovalne ploskve. Povprečna višina drevesna plasti, ki je zastopana predvsem z puhastim hrastom (*Quercus pubescens*), znaša 7 m, nadzemna lesna biomasa je 96 m³/ha. Zaplate grmovne in drevesne zarasti so neenakomerno razporejene po celotni ploskvi. Lesne vrste srednjih in poznih sukcesijskih stadijev, ki jih zastopajo puhasti hrast (*Quercus pubescens*), črni gaber (*Ostrya carpinifolia*) in mali jesen (*Fraxinus ornus*) se razširjajo iz grmovnih žarišč, v katerih prevladujejo navadni brin (*Juniperus communis*), rešeljka (*Prunus mahaleb*), rdeči dren (*Cornus sanguinea*) in navadni ruj (*Cotinus coggygria*). Žarišča lesnate vegetacije se predvidoma nahajajo na območjih, kjer je debelina tal večja, vmesne zaplate so zaraščene z zeljnatiimi rastlinami (Eler, neobjavljeno).



Slika 7: Prikaz območja obravnave

Sestava zeliščne plasti vegetacije je podobna na obeh raziskovalnih ploskvah, v njej prevladujejo pokončni stoklasec (*Bromopsis erecta*), nizki šaš (*Carex humilis*) in peresasta bodalica (*Stipa eriocaulis*), značilne vrste so še Tommasinijev petoprstnik (*Potentilla tommasiniana*), pravi ranjak (*Anthyllis vulneraria*), ozkolistna lakota (*Galium corrudifolium*) in gorski vrednik (*Teucrium montanum*) (Eler, neobjavljeno).

3.2 METODE DELA

Med Črnotičami in Podgorjem sta bili izbrani dve raziskovalni ploskvi: travnišče (ekstenzivno rabljen pašnik), v nadaljnjem besedilu poimenovana »pašnik«, in površina v zaraščanju (opuščen pašnik, ki se zarašča). Slednja ploskev je bila razdeljena na dve podploskvi: »gozd« in »vrzel«. Gozd predstavlja zaplate grmovne in drevesne vegetacije. Ploskvi sta med sabo oddaljeni 1 km. Raziskovalni ploskvi sta bili izbrani na podlagi tipa vegetacije, tipa tal, zgodovine rabe in reliefa.

3.2.1 Spremljanje abiotских dejavnikov

3.2.1.1 Temperatura in vlaga tal

Raziskovalne podploskve (gozd, vrzel, pašnik) smo opremili z merilno opremo, s katero smo merili temperaturo in vlago tal, skupaj devet merilnih mest, na vsaki podploskvi tri. Temperaturo (s serijsko vezanimi temperaturnimi senzorji (termocouple)) in vlago tal (senzorji za talno vlago (Theta Probe Soil moisture senzor)) smo merili v tleh na 10 cm globine. Na ploskvi v zaraščanju smo izvedli meritve vzporedno pod drevjem ter v vrzelih. Omenjene meritve so tekale samodejno in kontinuirano s polurnim intervalom, shranjevale so se na hranilnike podatkov (dataloger HOBO MicroStation Data Logger).

3.2.1.2 Analize tal

Na vsakem od devetih merilnih mest je bilo odvzetih po pet vzorcev tal na globini 0 - 5 cm, 5 - 10 cm, 10 - 20 cm in 20 - 40 cm. V vodnem ekstraktu (razmerje tla : voda =1:2) je bil izmerjen pH tal. Tekstura tal je bila določena s pripravo vzorcev z natrijevim pirofosfatom in s sedimentacijsko pipetno metodo z ameriško teksturno klasifikacijo (ISO 11277, 1998). Preostanek vzorcev je bil posušen pri sobni temperaturi in homogeniziran ter podvržen nadaljnjim analizam, ki so jih izvedli na Gozdarskem inštitutu v Ljubljani. Skupna vsebnost ogljika in dušika v tleh je bila določena z elementarnim analizatorjem LECO CNS-2000. Po tretiranju vzorcev z 4 M HCl so z

uporabo kalcimetra Eijlkamp (Giesbeek) ocenili vsebnost karbonatov v tleh, na podlagi tega je bila izračunana vsebnost organskega ogljika v tleh.

Analize izotopske sestave organskega ogljika ($\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ (‰)). so bile opravljene na Inštitutu Jožefa Stefana v Ljubljani. Vzorce so najprej nakisali z 1 M HCl, da so odstranili karbonatni material. Vzorce so nato sežgali in v ostanku določili $\delta^{13}\text{C}$ vrednost organskega ogljika z IRMS masnim spektrometrom (Europa 20-20), opremljenim s pripravljeno enoto ANCA SL. Rezultati so izraženi kot $\delta^{13}\text{C}$ (‰) vrednosti glede na standard (Vienna Pee Dee Belemnite).

3.2.2 Spremljanje sprememb mase in kemične sestave opada

Razgradnjo smo spremljali po metodi z opadnimi vrečkami. Po tej metodi nastavimo rastlinski material v mrežaste najlonske vrečke in ga podvržemo razgradnji *in-situ*. Določeno število vrečk v primernem intervalu nato jemljemo v laboratorij in ugotavljamo zmanjšanje mase. Poleg spremljanja spremembe mase smo ugotavljali tudi spremembe kemične sestave materiala.

3.2.2.1 Vložitev in vzorčenje opada

Na raziskovalnih ploskvah smo 29. 9. 2008 nabrali rastlinski material, ki na teh dveh ploskvah predstavlja večino biomase. Na pašniku je to biomasa zelnatih rastlin, pri čemer smo ločili:

- biomaso korenin in
- biomaso nadzemnih delov.

Na ploskvi v zaraščanju je frakcij več, saj gre tam za večjo prostorsko heterogenost in večjo funkcionalno pestrost vegetacije; nabrali smo:

- korenine zelnatih rastlin,
- nadzemne dele zelnatih rastlin,
- korenine puhastega hrasta,
- liste puhastega hrasta,
- vejice puhastega hrasta,
- liste ruja in
- liste malega jesena.

Zaradi prostorske heterogenosti smo na ploskvi v zaraščanju ves rastlinski material izpostavili v dveh obravnavanjih (dve podploskvi): pod drevjem in grmovjem

(podploskev »gozd«) ter v vrzelih, kjer površina še ni prekrita drevjem ali grmovjem (podploskev »vrzel«). Na vseh raziskovalnih podploskvah, smo razgradnji izpostavili tudi kontrolni rastlinski material – beljeno celulozo.

Priprava materiala za vložitev v opadne vrečke je potekala na sledeč način:

- na raziskovalnih podploskvah smo v septembru 2008 nabrali rastlinski material,
- nabran material smo še isti dan vložili v sušilnik in sušili 48 ur na 45°C,
- korenine in vejice puhastega hrasta ter material zelnatih rastlin smo narezali na kose dolžine cca 2 cm, liste drevesnih vrst smo pustili cele,
- na posamezni podploskvi nabran posamezen tip materiala smo premešali,
- tako pripravljen opad smo zaprli v številsko označene mrežaste najlonske vrečke dimenzije 10 x 10 cm, premer mrežastih odprtin 1mm, in stehtali
- v številsko označene mrežaste najlonske vrečke dimenzije 10 x 10 cm, premer mrežastih odprtin 1mm, smo zaprli tudi 5 x 5 cm velike kose kontrolnega rastlinskega materiala . beljene celuloze, in stehtali.



Slika 8: Opad, pripravljen za vlaganje na izbranih podploskvah (foto: K. Eler)

Opadne vrečke z rastlinskim materialom, ki izvira iz nadzemnih delov rastlin, smo namestili pod plast opada na površini tal (horizont Ol, na pašniku Ol praktično ni bilo, tam so bile vrečke vstavljene med šope trave), podzemne dele, t.j. korenine, pa smo vložili globlje v tla (vertikalno, do globine 10 cm). Prav tako smo pod plast opada na površini tal namestili kontrolni rastlinski material – beljeno celulozo. Vse vrečke smo namestili hkrati in sicer 26. 11. 2008. Skupaj smo namestili 665 opadnih vrečk. Vzorčenja vložnih vrečk smo izvedli v osmih časovnih intervalih. Termini vzorčenja se glede na frakcijo rastlinskega materiala razlikujejo. Časovni intervali za materiale drevesnih vrst so bili daljši zaradi pričakovane počasnejše razgradnje tega materiala. Ob vsakem vzorčenju smo odvzeli po 5 vrečk posameznega materiala na posamezni podploskvi (5 ponovitev).

Preglednica 1: Termini vzorčenja opada

Material zelnatih rastlin (nadzemni deli zeli, podzemni deli zeli) in standard							
<i>Lokacije vzorčenja: gozd, vrzel, pašnik</i>							
0 dni	45 dni	90 dni	135 dni	180 dni	270 dni	360 dni	540 dni
26.11.2008	10.1.2009	24.2.2009	10.4.2009	25.5.2009	23.8.2009	21.11.2009	20.5.2010
Material drevesnih vrst (puhasti hrast listi, puhasti hrast vejice, puhasti hrast korenine, ruj listi, mali jesen listi)							
<i>Lokacije vzorčenja: gozd, vrzel</i>							
0 dni	60 dni	120 dni	240 dni	360 dni	480 dni	600 dni	720 dni
26.11.2008	25.1.2009	26.3.2009	24.7.2009	21.11.2009	21.3.2010	19.7.2010	16.11.2010

3.2.2.2 Analize opada

Izračun izgube mase

V zgoraj navedenih terminih pobrane vzorce smo:

- še isti dan vložili v sušilnik in sušili 48 ur na 45°C, nato
- stehali in izračunali preostanek mase glede na podatek o masi pred izpostavitvijo razgradnji,
- stehane vzorce smo nato zmleli z laboratorijskim mlinom in jih, za namen nadaljnjih analiz, shranili v nepredušno zaprtih posodah pri temperaturi - 18°C.

Kemijske analize opada

Skupna vrednost C in N

Analize vsebnosti ogljika in dušika, na podlagi katerih smo določili razmerje C/N, so bile izvedene na vzorcih opada (brez celuloze) za vse obravnavane podploskve, in sicer za časovne intervale 0 dni, 120 dni, 360 dni in 720 dni za materiale drevesnih vrst ter v časovnih intervalih 0 dni, 90 dni, 270 dni, 360 dni in 540 dni za materiale zeli.

Analize skupne vrednosti C in N smo opravili na Gozdarskem inštitutu v Ljubljani. V vzorcih so skupni ogljik (C) in dušik (N) določili s suhim sežigom (ISO 10694, ISO 13878, ISO 15178). S sežigom pri visoki temperaturi 1350 °C v čistem kisiku dosežemo, da mineralne in organske snovi popolnoma oksidirajo. Z analizatorjem Leco CNS-2000 so na osnovi IR spektroskopije in toplotne prevodnosti določili CO₂ in N₂. Glede na količino teh plinov so bile v vzorcu vsebovane ustrezne količine ogljika in dušika.

Lignin (KDL)

Analize vsebnosti lignina so bile izvedene na vzorcih opada (brez celuloze) za vse obravnavane podploskve, in sicer za časovne intervale 0 dni, 360 dni in 720 dni za materiale drevesnih vrst ter v časovnih intervalih 0 dni, 360 dni in 540 dni za materiale zeli.

Analize vsebnosti lignina v rastlinskem opadu so merili na Biotehniški fakulteti, Oddelku za zootehniko. Gre za dvostopenjsko analizo, ki je potekala na ANKOM analizatorju. Na prvi stopnji se izvede metoda za določanje vlaken, netopnih v kislem detergentu, oziroma KDV (ANKOM Technology- 05/03). Vlakna so frakcija vzorca, ki jo dobimo po enournem kuhanju s kislim detergentom (2 % raztopina cetiltrimetilamonijevega bromida v 1 N H₂SO₄). Vsebuje celulozo, lignin, kutin in v kislini netopni pepel (Lavrenčič, 2003). Na drugi stopnji se izvede metoda za meritev v kislem detergentu netopnega lignina, oziroma KDL (ANKOM Technology FSA 72 (07/02)). V kislem detergentu netopni lignin je frakcija vzorca, ki jo izmerimo kot organski ostanek po triurni obdelavi KDV (vlakna, netopna v kislem detergentu) z 72 % žveplovo (VI) kislino (H₂SO₄). V kislem detergentu netopni lignin je frakcija vzorca, ki vsebuje predvsem lignin in kutin (Lavrenčič, 2003). Tudi Osono (2004) navaja, da KDL vsebuje tudi ostale ligninu podobne substance (sekundarne metabolite, huminske substance), zato so vrednosti KDL večje v primerjavi z spektrofotometričnimi metodami določanja lignina. Rezultat KDL nam torej poda oceno vsebnosti lignina v materialu, ki zaradi prisotnosti drugih substanc v izmerjenem ostanku KDL, preceni dejansko vsebnost lignina v materialu.

Izotopski ¹³C

Analize $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti organskega ogljika v opadu so bile izvedene na vzorcih iz vseh obravnavanih podploskev, v časovnih intervalih 0 dni, 120 dni, 360 dni in 720 dni za materiale drevesnih vrst ter v časovnih intervalih 0 dni, 90 dni, 270 dni in 540 dni za materiale zeli in celuloza.

Analize izotopskega ogljika so bile opravljene na Inštitutu Jožefa Stefana v Ljubljani. Vzorce so sežgali in v ostanku določili $\delta^{13}\text{C}$ vrednost organskega ogljika z IRMS masnim spektrometrom (Europa 20-20), opremljenim z pripravljalno enoto ANCA SL. Rezultati so izraženi kot $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$ vrednosti glede na standard (Vienna Pee Dee Belemnite).

3.2.3 Statistična obdelava podatkov

Rezultate smo analizirali in statistično obdelali s programoma Microsoft Excel 2013 in R i386 3.2.0 (R Core Team, 2015). Na podlagi grafičnih izrisov se je izkazalo, da je možno za dobljene podatke uporabiti model linearne regresije in sicer od vključno drugega vzorčenja dalje. Začetna faza (material v času 0) je bila zato izločena iz te analize.

Učinek tipa rastlinskega materiala in podploskve na razgradnjo smo vrednotili z uporabo splošnega linearnega modela (GLM), natančneje faktorske analize kovariance, v katerem je bil čas (št. dni izpostavitve) zvezna neodvisna spremenljivka oz. kovariabla, podploskev in rastlinski material pa sta bili kategorični neodvisni spremenljivki.

Analizirani odvisni spremenljivki sta bili dve: delež preostale mase po izpostavitvi in C/N razmerje. Za analizo deleža preostale mase smo morali narediti več linearnih modelov, saj zaradi zasnove poskusa ni bilo možno vseh podatkov ovrednotiti v enem modelu (npr. ni podatkov za nekatere kombinacije podploskve in materiala, saj lesni material ni bil izpostavljen na pašniku).

Rezultat posameznega GLM so pravzaprav linearne regresijske premice ($y = \alpha + \beta x$) za vsako kombinacijo dejavnikov rastlinski material in podploskev. Koeficienta regresijske premice α in β imata naslednji pomen:

- koeficient α - presečišče z ordinatno osjo, ki teoretično kaže začetni delež nerazgrajene mase, praktično pa je povezan z upadom mase od izpostavitve, ki šteje kot prvo vzorčenje, dodrugega vzorčenja,
- koeficient β - hitrost upadanja mase oz. delež mase, ki se materialu zmanjša v enem dnevu.

GLM modele smo preverili za osamelce in grafično (graf ostankov modela) tudi za normalnost porazdelitve. Za ugotavljanje specifičnih razlik med materiali in podploskvami smo uporabili linearne kontraste.

Značilnost korelacije med hitrostjo razgradnje opada in izhodiščnim razmerjem C/N ter izhodiščno vsebnostjo lignina smo preverili s Pearsonovim koeficientom korelacije in testom korelacije.

Poleg analize sprememb v času smo statistično ugotavljali tudi razlike v končnih vrednostih preostanka mase po dvoletni razgradnji materialov, za kar smo uporabili

faktorsko ANOVA z materialom in podploskvijo kot dejavnikoma. S Tukeyevimi post-hoc testi smo ugotovili specifične razlike med ravnmi obeh dejavnikov.

Vse teste smo izvajali pri stopnji značilnosti $p < 0,05$.

4 REZULTATI

Na območju Črnotič na Podgorskem krasu smo s pomočjo in situ metode opadnih vrečk na treh raziskovalnih ploskvah (gozd, vrzel, pašnik) proučevali hitrost razgradnje osmih različnih tipov rastlinskega materiala:

- korenine zelnatih rastlin,
- nadzemni deli zelnatih rastlin,
- korenine puhastega hrasta,
- listi puhastega hrasta,
- vejice puhastega hrasta,
- listi ruja,
- listi malega jesena in
- beljena celulozo.

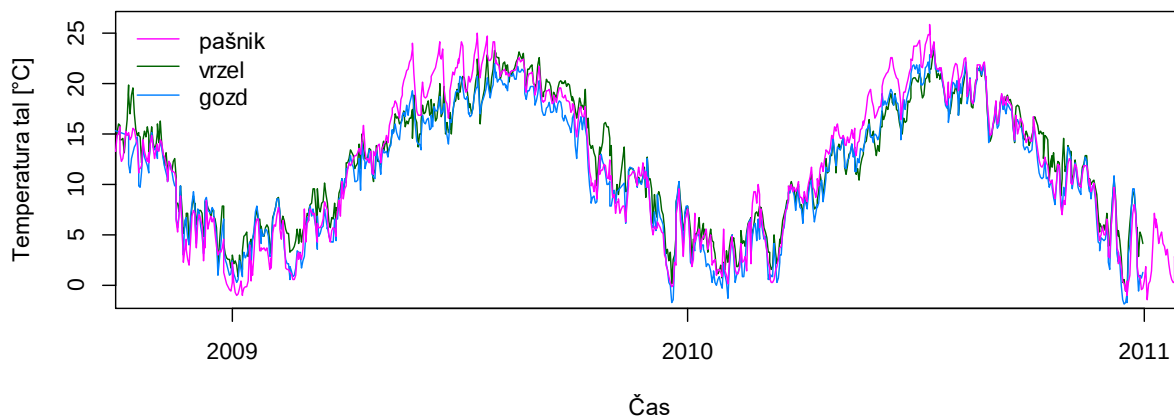
V nadaljevanju najprej navajamo abiotske dejavnike, ki smo jih spremljali v času raziskave; temperaturo in vlago tal ter pedološke parametre vzorcev tal, odvzetih na raziskovalnih ploskvah. Sledijo rezultati spremljanja sprememb mase opada v procesu razgradnje, primerjalno tako med ploskvami kot tudi med materiali. Nadaljujemo s predstavitvijo kemičnih analiz opada in ugotovitvami glede povezav med hitrostjo upadanja mase in izhodiščnimi kemičnimi značilnostmi opada.

4.1 ABIOTSKI DEJAVNIKI

4.1.1 Temperatura tal

Na sliki 9 so prikazani rezultati meritev temperature tal na globini 10 cm. Prikazane so povprečne dnevne temperature tal za posamezno podploskev. Povprečna letna temperatura tal v obravnavanem dvoletnem obdobju, med decembrom 2008 in novembrom 2010, je bila za podploskev »gozd« 11,6°C, za podploskvah »vrzel« in »pašnik« pa 12,5°C. Najvišje temperature tal so bile izmerjene v poletnih mesecih, najnižje pa januarju. V poletnih mesecih so bile temperature na pašniku višje od temperatur v gozdu in vrzeli, pozimi pa nižje. Dnevna temperaturna nihanja so bila največja na pašniku in najmanjša v gozdu. Ne glede na lokacijo so bila dnevna temperaturna nihanja večja v poletnih mesecih. V obdobju med decembrom 2008 in novembrom 2010 je bila najnižja temperatura v tleh zabeležena na dan 19. 12. 2009. Najnižje izmerjene vrednosti tega dne so bile – 1,7°C na podploskvi »gozd«, 0,2°C na podploskvi »vrzel« in – 0,2°C na podploskvi »pašnik«. Najvišja temperatura tal je bila

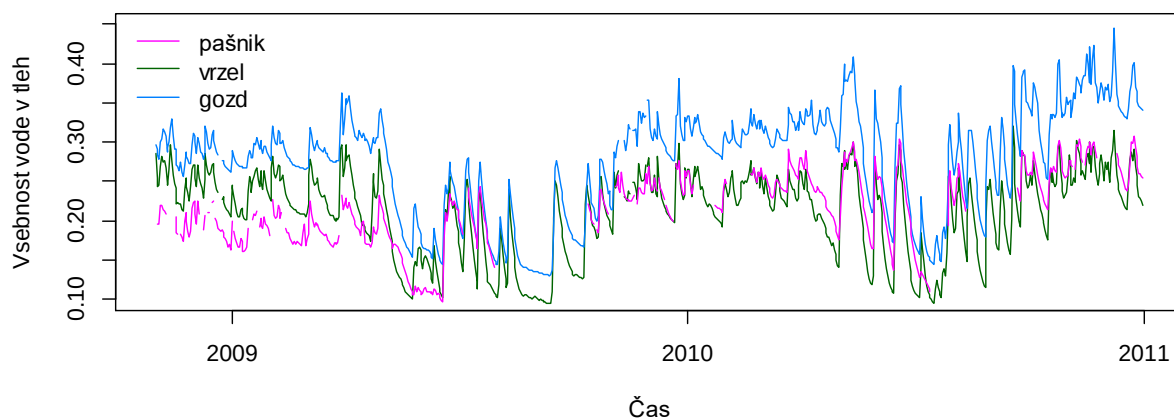
izmerjena 17. 7. 2010. Najvišje izmerjene vrednosti tega dne so bile 24,1°C na podploskvi »gozd«, 23,4°C na podploskvi »vrzel« in 24,2°C na podploskvi »pašnik«.



Slika 9: Temperatura tal raziskovalnih podploskev

4.1.2 Vsebnost vode v tleh

Na sliki 10 so prikazani rezultati meritev vsebnosti vode v tleh na globini 10 cm. Prikazane so povprečne dnevne vsebnosti vode v tleh za posamezno podploskev. Povprečne letne vrednosti v obravnavanem dvoletnem obdobju so bile za podploskev »gozd« 27,3 %, za podploskev »vrzel« 20,8 % in za podploskev »pašnik« 21,7 %. Najbolj sušni so bili poletni meseci, v zimskih mesecih je vsebnost vode v tleh večja. Na podploskvi »pašnik« je bilo v obravnavanem dvoletnem obdobju 227 dni s povprečno dnevno vsebnostjo vode manjšo od 15 %, na podploskvi »vrzel« je bilo takšnih 149 dni, na podploskvi »gozd« 41 dni. Povprečne mesečne vrednosti vsebnosti vode v tleh so bile večje v letu 2010.



Slika 10: Vsebnost vode v tleh raziskovalnih podploskev

4.1.3 Lastnosti tal

Z analizami tal smo ocenili teksturo tal, delež skeleta, zalogo ogljika v tleh, vsebnost organskega ogljika in dušika v tleh, njuno razmerje in pH tal.

Na vseh treh lokacijah je v teksturi tal v globini 0 – 20 cm v največjem deležu zastopana glina. V zgornjih 20 cm talnega profila predstavlja skelet (delci > 2mm) med 19,3 % in 73 % materiala. Največji delež skeleta je v vrzeli, najmanjši v gozdu. Največja zaloga organskega ogljika je v gozdu, sledi pašnik, nato vrzel.

Največja vsebnost dušika v tleh v globini 0 – 20 cm je bila izmerjena na podploskvi pašnik ($0,82 \pm 0,05$ %), najmanjša na podploskvi »gozd« ($0,47 \pm 0,07$ %). Na podploskvi »pašnik« je bila izmerjena tudi največja vsebnost organskega ogljika, zaradi česar razmerje organskega ogljika in dušika tam ni bistveno ožje v primerjavi s preostalima dvema pod ploskvama.

Vrednosti $\delta^{13}\text{C}_{\text{SOM}}$ z globino naraščajo. Na površju so povprečne vrednosti med $-29,1$ ‰ v gozdu in $-28,4$ ‰ na pašniku, na globini 20 – 40 cm povprečne vrednosti znašajo med $-26,3$ ‰ v vrzeli in $-25,8$ ‰ v gozdu.

Preglednica 2: Karakteristike tal na raziskovalnih ploskvah (prikaz povprečij $\pm$ SE, $n=3$, vsi parametri razen $\delta^{13}\text{C}_{\text{SOM}}$ in zaloga organskega ogljika so navedeni za sloj 0 – 20 cm, zaloga organskega ogljika je navedena za sloj 0 – 40 cm)

Parameter	Površina v zaraščanju		Pašnik
	Gozd	Vrzel	
Delež skeleta (>2mm, vol. %)	$19,3 \pm 4,7$	$73 \pm 8,1$	$53,3 \pm 8,4$
Tekstura tal	pesek 5,7 % grobi melj 8,1 % fini melj 28 % glina 58,3 %	pesek 6 % grobi melj 9,9 % fini melj 31,2 % glina 52,9 %	pesek 3,4 % grobi melj 7,1 % fini melj 31,3 % glina 58,4 %
Zaloga organskega ogljika (t/ha)	$116 \pm 13,1$	$78,8 \pm 11,6$	$101,1 \pm 15,6$
Vsebnost SOM (%)	$10,9 \pm 1,6$	$12,5 \pm 0,5$	$15,7 \pm 0,8$
Vsebnost OC (%)	$6,9 \pm 0,9$	$7,8 \pm 0,3$	$8,8 \pm 0,5$
$\delta^{13}\text{C}_{\text{SOM}}$ (‰)			
površje	$-29,1 \pm 0,2$	$-28,9 \pm 0,3$	$-28,4 \pm 0,2$
globina tal 0 - 5 cm	$-27,4 \pm 0,3$	$-27,5 \pm 0,2$	$-26,7 \pm 0,2$
globina tal 5 - 10 cm	$-26,8 \pm 0,4$	$-27,2 \pm 0,1$	$-26,2 \pm 0,3$
globina tal 10 - 20 cm	$-26,8 \pm 0,2$	$-26,8 \pm 0,2$	$-26,3 \pm 0,3$
globina tal 20 - 40 cm	$-25,8 \pm 0,3$	$-26,3 \pm 0,5$	$-25,9 \pm 0,3$
Vsebnost dušika (%)	$0,47 \pm 0,07$	$0,62 \pm 0,03$	$0,82 \pm 0,05$
Razmerje med OC in dušikom	$13 \pm 0,2$	$11,6 \pm 0,2$	$11,2 \pm 0,1$
pH (H₂O)	$6,4 \pm 0,2$	$7,5 \pm 0,1$	$7,3 \pm 0,1$



Slika 11: Izkopani profili tal. Leva fotografija prikazuje profil tal na podploskvi »pašnik« do globine 1 m. Desni fotografiji prikazujeta izkop materiala za analize tal na območju zaraščanja. Desna zgoraj je iz podploskve »vrzel«, desna spodaj iz podploskve »gozd«. (foto: K. Eler)

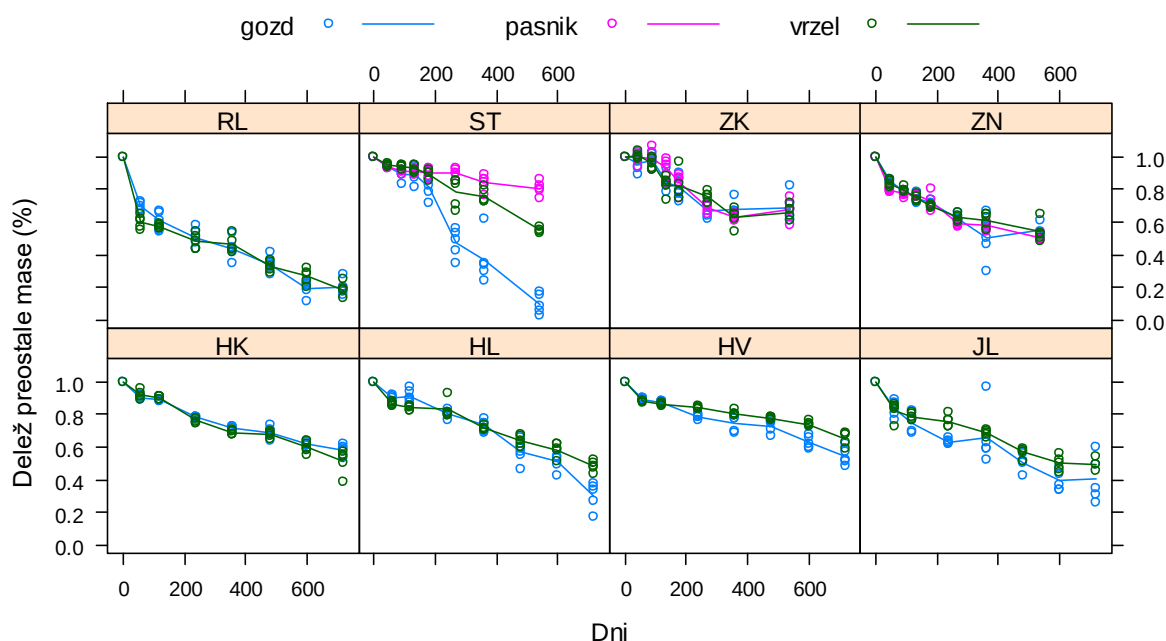
4.2 SPREMEMBE MASE IN KEMIČNE SESTAVE OPADA V PROCESU RAZGRADNJE

Razgradnjo rastlinskega materiala smo spremljali v dvoletnem obdobju, med novembrom 2008 in novembrom 2010 v naravnih razmerah na območju Podgorskega Krasa. Vzorčenja vloženih vrečk smo izvedli v osmih časovnih intervalih.

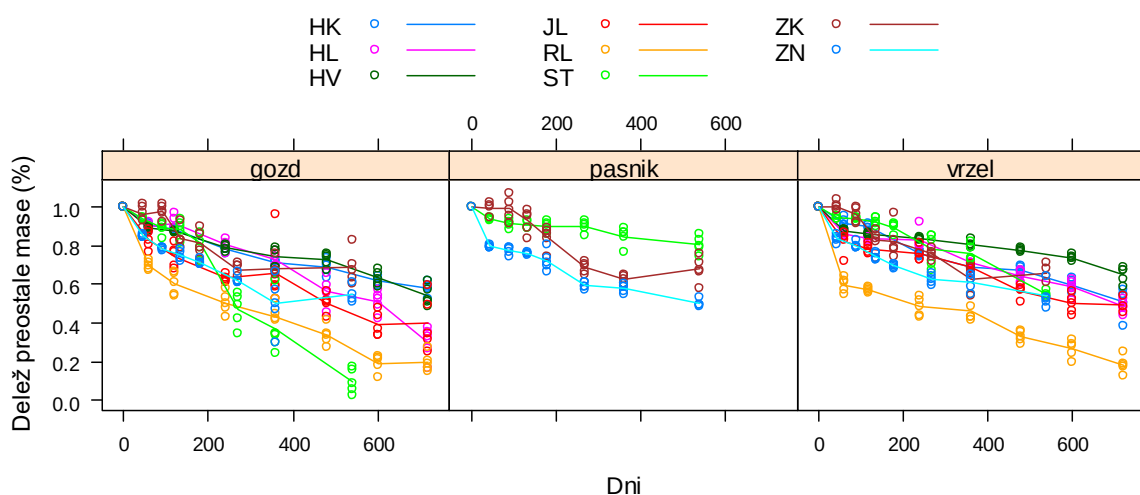
4.2.1 Hitrost razgradnje opada

V poskusu smo spremljali razlike v hitrosti upada mase osmih materialov na treh različnih podploskvah. Iz slik 12 in 13 je razvidno, da so bile opažene razlike v hitrosti razgradnje materialov, tako med podploskvami kot tudi med posameznimi materiali znotraj obravnavanih podploskev. Najbolj izrazite so bile razlike v hitrosti razgradnje kontrolnega materiala – beljene celuloze. Ta je najhitreje izgubljal maso v gozdu in

najpočasneje na pašniku. Pri ostalih materialih razlike niso bile tako izrazite. V primerjavi med osmimi materiali so maso najhitreje izgubljali listi ruja.



Slika 12: Upadanje mase rastlinskega materiala, primerjava med podploskvami. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije povprečja po terminih vzorčenja za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: RL = ruj, listi; ST = kontrolni material, beljena celuloza; ZK = zeli, podzemni deli; ZN = zeli, nadzemni deli; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi; HV = puhasti hrast, vejice; JL = mali jesen, listi.



Slika 13: Upadanje mase rastlinskega materiala, primerjava med materiali. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije povprečja po terminih vzorčenja za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: RL = ruj, listi; ST = kontrolni material, beljena celuloza; ZK = zeli, podzemni deli; ZN = zeli, nadzemni deli; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi; HV = puhasti hrast, vejice; JL = mali jesen, listi.

Preglednica 3: Upad mase in presečišče premice z y osjo za različne materiale na posameznih podploskvah. Upad mase je naveden v 10^{-3} g /kg/dan, vrednosti presečišča premice z y osjo so navedene v oklepajih.

Material	Površina v zaraščanju		Pašnik
	Gozd	Vrzel	
beljena celuloza (ST)	1,85 (1,07)	0,81 (1,02)	0,25 (0,95)
zeli, nadzemni deli (ZN)	0,7 (0,84)	0,6 (0,83)	0,66 (0,83)
zeli, podzemni deli (ZK)	0,63 (0,95)	0,75 (0,98)	0,78 (1,00)
Skupaj zeli in beljena celuloza (povprečje)	1,06 (0,95)	0,72 (0,94)	0,56 (0,93)
puhasti hrast, listi (HL)	0,9 (1,01)	0,58 (0,92)	/
puhasti hrast, korenine (HK)	0,5 (0,92)	0,6 (0,94)	/
puhasti hrast, vejice (HV)	0,51 (0,93)	0,31 (0,91)	/
mali jesen, listi (JL)	0,66 (0,84)	0,56 (0,86)	/
ruj, listi (RL)	0,78 (0,71)	0,63 (0,65)	/
Skupaj materiali drevesnih vrst (povprečje)	0,67 (0,88)	0,54 (0,86)	

V nadaljevanju smo preverjali, katere od teh razlik so statistično značilne. Med prvim in drugim vzorčenjem je masa materialov močno upadla, med vzorčenji 2 in 8 je zmanjševanje mase možno opisati z linearno enačbo. Na podlagi grafičnih izrisov upadanja mase smo se zato odločili, da za statistično analizo podatkov uporabimo linearno zvezo med časom in deležem preostale mase in sicer od vključno drugega vzorčenja dalje. Prvo vzorčenje (material v času 0) je bilo zato izločeno iz te analize.

Za interpretacijo rezultatov smo izdelali splošni linearni model ($y = \alpha + \beta x$), s katerim smo za vsak tip materiala na posameznih lokacijah izračunali koeficient hitrosti upadanja mase (koeficient beta, ki je pojasnljiv kot delež mase, ki se materialu v zmanjša v enem dnevu) in premik v smeri osi y (presečišče premice z y osjo oz. koeficient α). Iz podatka o presečišču premice z y osjo je mogoče razbrati hitrost upada mase pred drugim vzorčenjem (g/dan). Nižje kot je presečišče, hitrejši je bil upad mase pred drugim vzorčenjem. Rezultati so navedeni v preglednici 3.

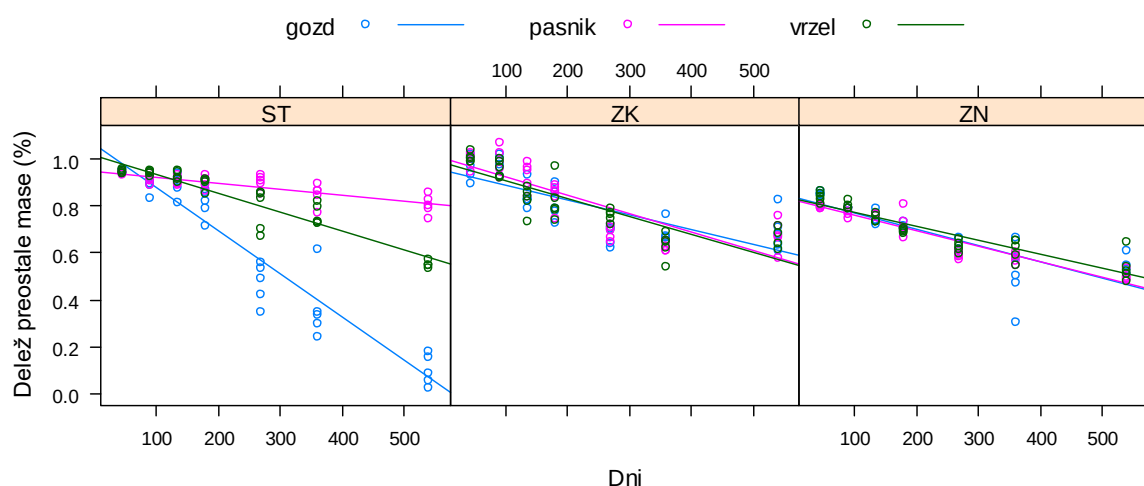
V povprečju je bila hitrost upadanja mase $0,67 \times 10^{-3}$ g/dan. Gledano primerjalno podploskve, je razgradnja najhitreje potekala v gozdu ($1,06 \times 10^{-3}$ g/dan povprečno zeli in celuloza, $0,67 \times 10^{-3}$ g/dan povprečno materiali drevesnih vrst). Najhitrejši upad mase pred drugim vzorčenjem je bil na obeh podploskvah opazen pri listih ruja. Vsi ostali materiali so bili v prvem časovnem intervalu spremljanja, ki za zeli in celulozo znaša 45 dni za materiale drevesnih vrst pa 60 dni, manj podvrženi hitremu upadu mase.

V nadaljevanju podajamo rezultate statistične primerjave variance linearnih modelov. Namen primerjav je bil ugotoviti ali je možno hitrost razgradnje različnih materialov na različnih podploskvah povezati z okoljskimi dejavniki ali kemijskimi lastnostmi materiala. Glede na to, da so se materiali drevesnih vrst obravnavali le na podploskvah gozd in vrzel, smo analizo izvedli v dveh delih:

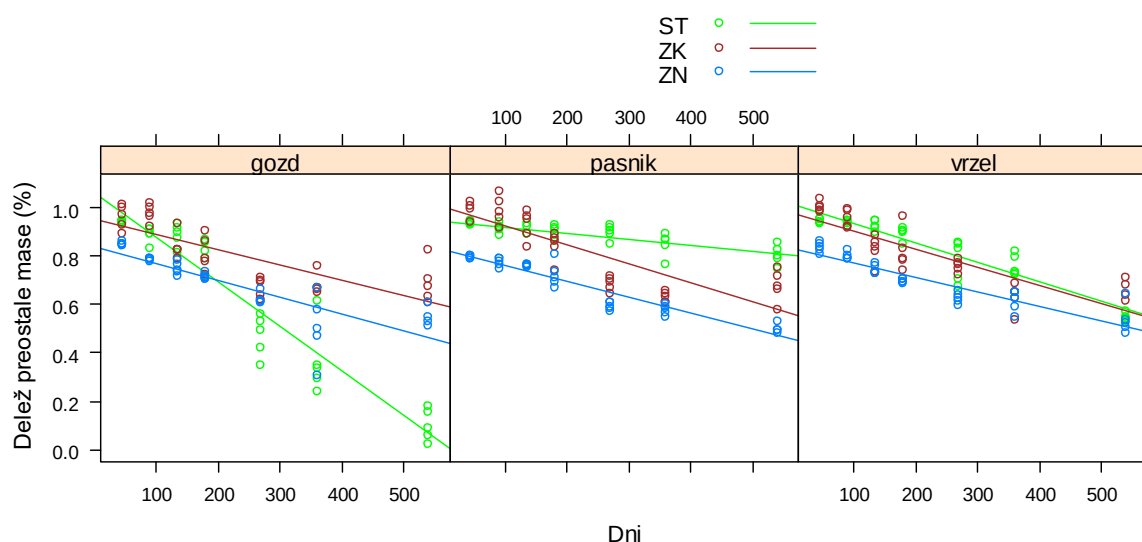
- primerjava materialov zelnatih rastlin in kontrolnega materiala,
- primerjava materialov drevesnih vrst in kontrolnega materiala.

4.2.1.1 Zeli in kontrolni material

Vsi dejavniki (tip materiala, podploskve) in interakcije med njimi so statistično značilno ($p < 0,001$) vplivali na razlike v hitrosti razgradnje različnih materialov. Glede na grafe in značilnosti komponent modela je bilo opazno, da se material »beljena celuloza«, razlikuje v razgradnji od preostalih dveh materialov (zeli, nadzemni deli in zeli, podzemni deli). V nadaljevanju smo zato preverili model brez materiala »beljena celuloza«. Hitrost razgradnje se ni razlikovala niti med materialoma ($p > 0,1$), niti med podploskvami ($p > 0,1$). »Zeli, nadzemni deli« imajo presečišče premice z y osjo na vseh treh podploskvah značilno nižje ($p < 0,000$) od materiala »zeli, podzemni deli«, kar je povezano s hitrejšim upadom mase materiala »zeli, nadzemni deli« pred drugim vzorčenjem. Ob upoštevanju prve faze razgradnje, ki je potekala med prvim in drugim vzorčenjem ugotavljamo, da je razgradnja materiala nadzemnih delov zeli značilno hitrejša od razgradnje podzemnih delov zeli.



Slika 14: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje materiala zeli in celuloze, primerjava med podploskvami. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije so modelni prikaz upadanja mase za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: ST = kontrolni material, beljena celuloza; ZK = zeli, podzemni deli; ZN = zeli, nadzemni deli.



Slika 15: Linearni model upadanja mase zeli in celuloze v procesu razgradnje materiala, primerjava med materiali. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije so modelni prikaz upadanja mase za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: ST = kontrolni material, beljena celuloza; ZK = zeli, podzemni deli; ZN = zeli, nadzemni deli.

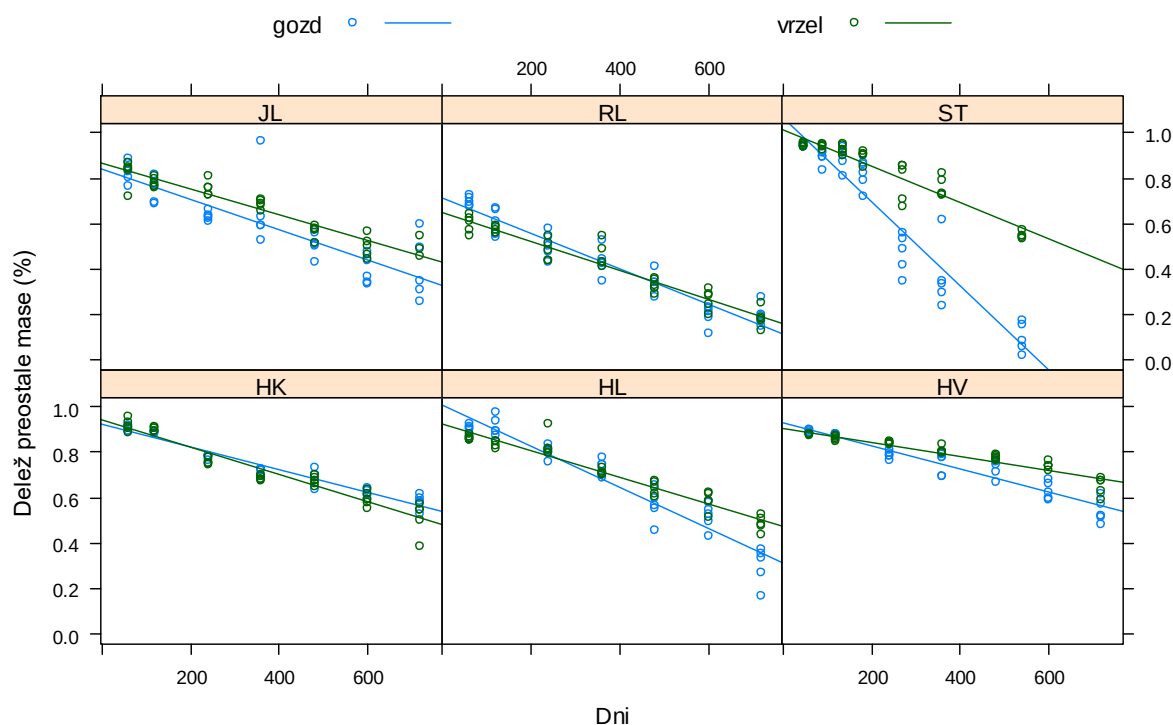
4.2.1.2 Drevesne vrste in kontrolni material

Vsi dejavniki (tip materiala, podploskve) in interakcije med njimi so statistično značilno ($p < 0,001$) vplivali na razlike v hitrosti razgradnje različnih materialov. Glede na grafe in značilnosti komponent modela je bilo opazno, da se material »celuloza«, v razgradnji razlikuje od materialov drevesnih vrst. V nadaljevanju smo zato preverili model brez materiala »celuloza«. Tudi po izločitvi »celuloze« so bile statistično značilne razlike tako med ploskvama ($p < 0,001$), kot tudi med materiali ($p < 0,001$) in interakcijami med njimi ($p < 0,001$).

Razlika v hitrosti razgradnje materialov drevesnih vrst na obeh podploskvah

V nadaljevanju smo s kontrasti preverili, ali k razliki v hitrosti razgradnje na obeh podploskvah prispevajo vsi materiali, ali samo nekateri, in sicer tako, da smo preverjali ali so razlike v hitrosti razgradnje nekega materiala na eni ali drugi podploskvi statistično značilne. Grafični prikaz rezultatov je na sliki 16.

Ugotovili smo, da, v primerjavi hitrosti razgradnje korenin hrasta, med obema podploskvama ni bilo statistično značilnih razlik. Za vse ostale materiale drevesnih vrst velja, da se je hitrost razgradnje statistično značilno razlikovala med podploskvama. Hitrost razgradnje vseh materialov drevesnih vrst, razen korenin hrasta, je bila večja na raziskovalni podploskvi gozd.



Slika 16: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje materiala drevesnih vrst in celuloze, primerjava med podploskvami. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije so modelni prikaz upadanja mase za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: RL = ruj, listi; ST = kontrolni material, beljena celuloza; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi, HV = puhasti hrast, vejice, JL = mali jesen, listi.

Preglednica 4: Preizkus hipoteze o razliki v hitrosti razgradnje materialov drevesnih vrst med podploskvama (primerjava razlik po posameznih materialih, * = razlika je značilna)

Material	Stopnja zaupanja
hrast, korenine (HK)	$p > 0,05$
hrast, listi (HL)	$p < 0,001^*$
hrast, vejice (HV)	$p < 0,05^*$
jesen, listi (JL)	$p < 0,01^*$
ruj, listi (RL)	$p < 0,001^*$

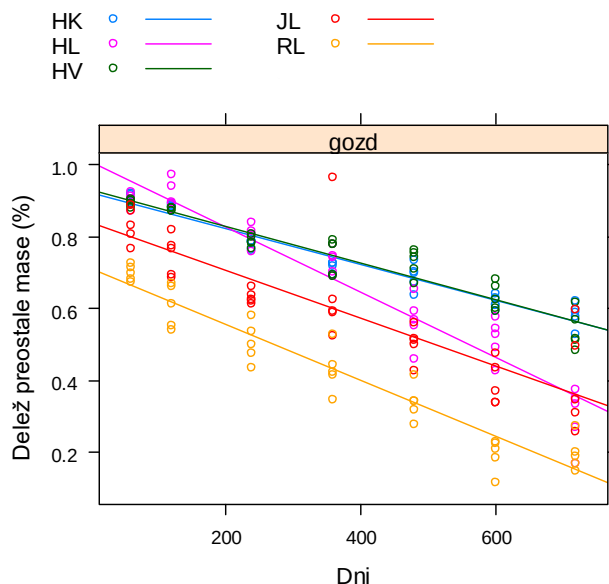
Razlika v hitrosti razgradnje materialov drevesnih vrst znotraj posamezne podploskve

V nadaljevanju smo preverili razlike v hitrosti razgradnje materialov znotraj posamezne podploskve.

1. Primerjava hitrosti razgradnje materialov drevesnih vrst v gozdu

Različni tipi materiala so statistično značilno ($p < 0,001$) vplivali na razlike v hitrosti razgradnje na podploskvi »gozd«. Glede na grafični izris modela je nakazano, da ima

premica, ki označuje upadanje mase materiala »hrast, listi« najvišje presečišče z osjo y (1,01), sledita materiala vejice in korenine hrasta, nato listi jesena, najnižje presečišče ima material listi ruja (0,71).



Slika 17: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje materiala drevesnih vrst v gozdu, primerjava med materiali. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije so modelni prikaz upadanja mase za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: RL = ruj, listi; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi, HV = puhasti hrast, vejice, JL = mali jesen, listi.

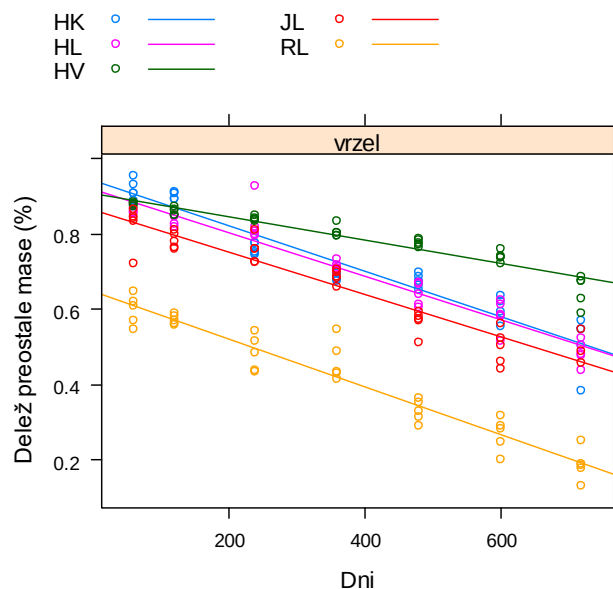
S kontrasti smo potrdili, da je presečišče z y za ruj statistično značilno nižje v primerjavi s preostalimi materiali ($p < 0,001$), presečišče z y za liste hrasta pa statistično značilno višje v primerjavi s preostalimi materiali ($p < 0,01$). Listi ruja so tako imeli največjo izgubo mase pred drugim vzorčenjem, listi hrasta pa najmanjšo.

Kasneje se je ta vzorec obrnil. Glede na naklon premic linearnih modelov so imeli največje dnevne izgube mase listi hrasta ($0,9 \times 10^{-3}$ g/dan), najmanjše pa listi jesena ($0,66 \times 10^{-3}$ g/dan). S kontrastom smo potrdili, da je hitrost razgradnje listov hrasta v gozdu značilno večja od hitrosti razgradnje ostalih materialov ($p < 0,001$).

2. Primerjava hitrosti razgradnje materialov drevesnih vrst v vrzeli

Različni tipi materiala so statistično značilno ($p < 0,001$) vplivali na razlike v hitrosti razgradnje na podploskvi »vrzel«. Glede na grafični izris modela je bilo nakazano, da ima premica, ki označuje upadanje mase materiala »ruj, listi« najnižje presečišče z osjo y (0,65), nekoliko višje presečišče ima material »jesen, listi«, sledijo ostali trije materiali. S kontrasti smo potrdili, da je presečišče z y za ruj statistično značilno nižje v

primerjavi s preostalimi materiali ($p < 0,001$). Listi ruja so tako imeli največjo izgubo mase pred drugim vzorčenjem.



Slika 18: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje materiala drevesnih vrst v vrzeli, primerjava med materiali. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije so modelni prikaz upadanja mase za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: RL = ruj, listi; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi; HV = puhasti hrast, vejice; JL = mali jesen, listi.

Glede na naklon premic linearnih modelov so imele najmanjše dnevne izgube vejice hrasta ($0,31 \times 10^{-3}$ g/dan), največje pa listi ruja ($0,63 \times 10^{-3}$ g/dan). S kontrastom smo potrdili, da je hitrost razgradnje vejic hrasta v vrzeli značilno manjša od hitrosti razgradnje ostalih materialov ($p < 0,001$).

Primerjava razlik v preostanku mase v zadnjem vzorčenju drevesnih vrst

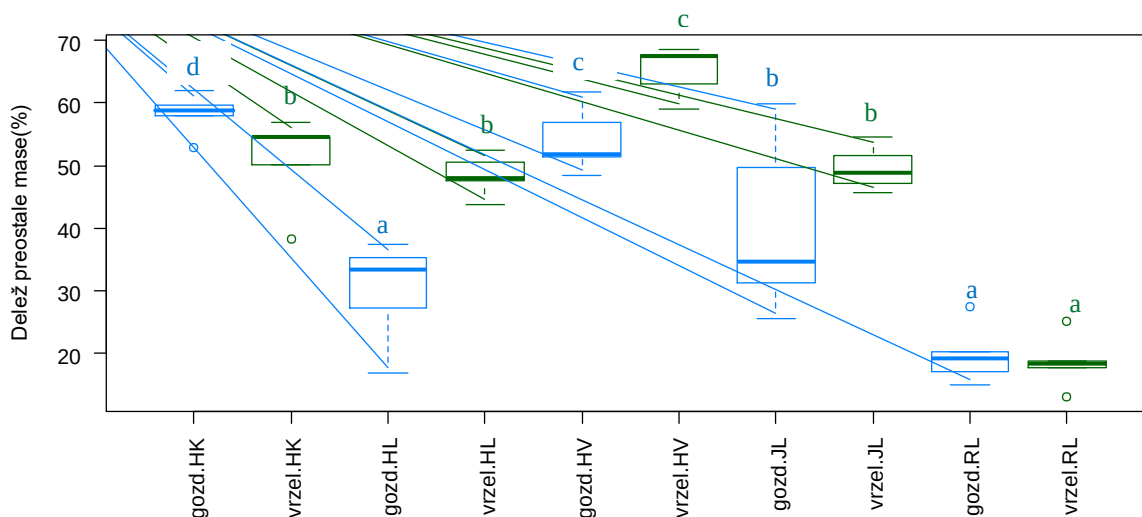
Na podlagi modela, ki je grafično prikazan na slikah 16, 17 in 18 ni mogoče narediti zanesljive primerjave hitrosti razgradnje materialov. Različni materiali so med prvim in drugim vzorčenjem namreč izgubili različne količine mase, kar pa v modelu ni zajeto. Primer: Iz grafov je možno sklepati, da se ruj razgrajuje hitreje od ostalih materialov, vendar je, upoštevajoč koeficient modela, hitrost njegove razgradnje statistično značilno počasnejša od hitrosti razgradnje listov hrasta. Večja izguba mase po dvoletni izpostavitvi, ki je razvidna iz grafa, je na račun izgube znatnega deleža mase ruja že pred drugim vzorčenjem, kar potrjuje tudi značilno nižje presečišče premice z y osjo v primerjavi z drugimi materiali. Zaradi navedenega smo naredili še primerjavo končnih

vrednosti preostanka mase materialov drevesnih vrst po dvoletni razgradnji materialov, grafični prikaz je na sliki 19.

V gozdu so listi ruja izgubili statistično značilno več mase v primerjavi z listi jesena ter vejicami in koreninami hrasta ($p < 0,001$), med hitrostjo razgradnje listov ruja in listov hrasta pa ni bilo značilne razlike ($p > 0,5$). Podatki za liste jesena na podploskvi »gozd« imajo zelo širok razpon, kar kaže na to, da je ocena hitrosti razgradnje jesena nezanesljiva. Ob neupoštevanju podatkov za jesen, je v gozdu značilno najmanj mase izgubil material korenin in vejic hrasta ($p < 0,5$).

V vrzeli so listi ruja izgubili statistično značilno več mase od preostalih materialov ($p < 0,001$). Značilno najpočasneje so se razgrajevale vejice hrasta ($p < 0,01$). Med hitrostjo razgradnje listov in korenin hrasta ter listov jesena v vrzeli ni bilo značilnih razlik ($p > 0,5$).

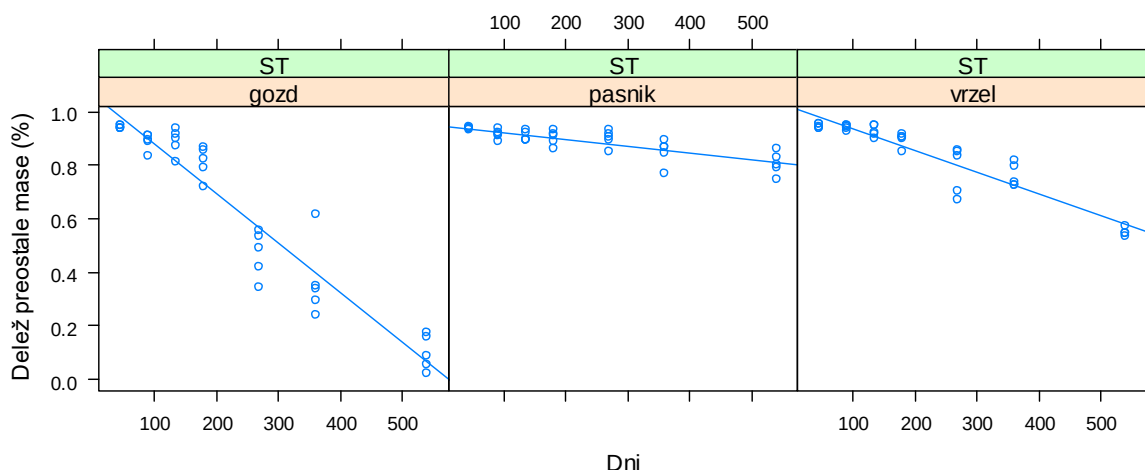
V nadaljevanju smo preverili še ali so razlike v izgubi mase za posamezen material, v primerjavi med obema podploskvama, statistično značilne. Ugotovili smo, da je le za material »hrast, listi« statistično značilna razlika v izgubi mase med obema podploskvama ($p < 0,05$). Vsi ostali materiali so ob zadnjem vzorčenju imeli izgubo mase, ki se ni značilno razlikovala med obema podploskvama.



Slika 19: Razgradnja materiala drevesnih vrst, delež preostale mase po izpostavitvi 720 dni. Okrajšave: RL = ruj, listi; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi, HV = puhasti hrast, vejice, JL = mali jesen, listi.. Homogene skupine obravnavanj pri $p < 0,05$ za primerjavo materialov znotraj posamezne podploskve so prikazane z malimi črkami, modra barva označuje primerjave znotraj podploskve gozd, zelena barva označuje primerjave znotraj podploskve vrzel.

4.2.1.3 Razgradnja kontrolnega materiala – beljene celuloze

Najhitrejši potek razgradnje celuloze je bil v gozdu ($1,85 \times 10^{-3}$ g/dan), najpočasnejši na pašniku ($0,25 \times 10^{-3}$ g/dan). Razlike v hitrosti razgradnje so bile med vsem tremi raziskovalnimi ploskvami statistično značilne ($p < 0,001$).



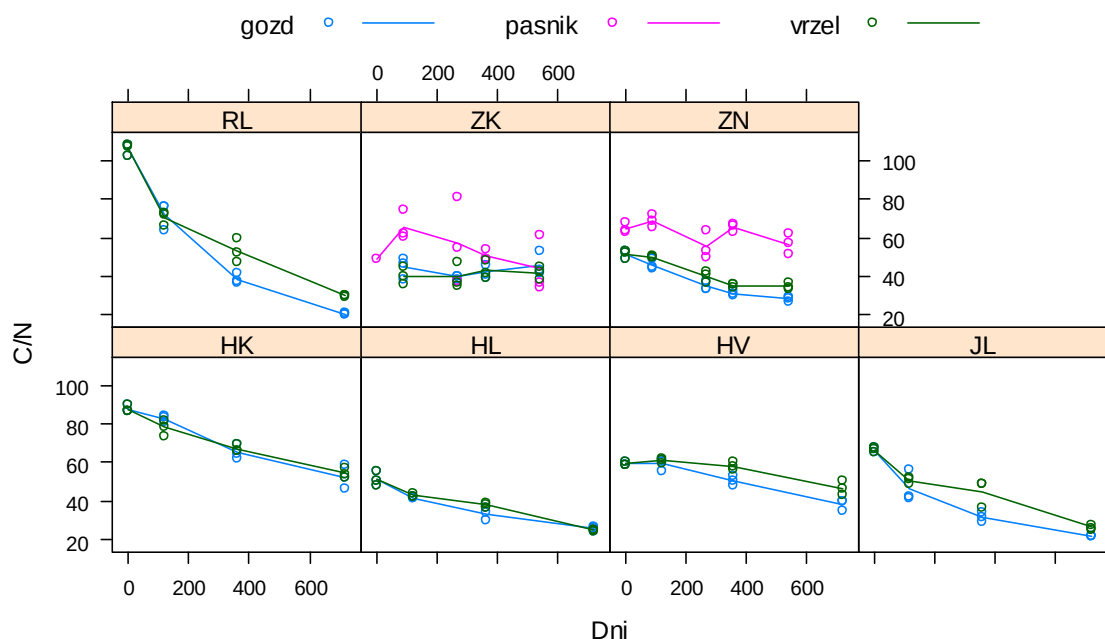
Slika 20: Linearni model upadanja mase v procesu razgradnje beljene celuloze. Okrajšava: ST = beljena celuloza.

4.2.2 Kemične analize opada

4.2.2.1 Razmerje med ogljikom in dušikom

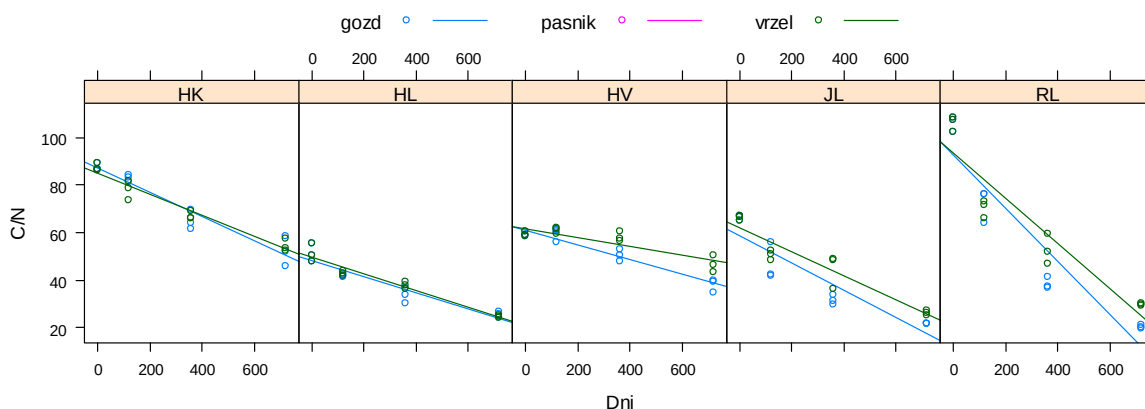
Kot je razvidno iz slike 21 je bil pri vseh materialih drevesnih vrst je opazen trend oženja razmerja C/N. Pri materialih nadzemnih in podzemnih delov zeli je na podploskvi pašnik prišlo do nihanja v razmerju, medtem ko se je pri materialu podzemnih delov zeli na podploskvah vrzel in gozd razmerje celo širilo.

V nadaljevanju smo preverjali ali so statistično značilne razlike v hitrosti oženja C/N razmerja za materiale drevesnih vrst, grafični prikaz modelaje na sliki 22. Med prvim in drugim vzorčenjem se je C/N razmerje materialov močno zožilo, med vsemi naslednjimi vzorčenji je oženje C/N razmerja možno opisati z linearno enačbo. Na podlagi grafičnih izrisov smo se zato odločili, da za statistično analizo podatkov uporabimo splošni linearni model in sicer od vključno drugega vzorčenja dalje. Prvo vzorčenje (material v času 0) je bilo zato izločeno iz te analize. Iz analize smo prav tako izločili materiale zelnatih vrst, ker ne bi ustrezali linearnemu modelu za preverjanje razlike v hitrosti oženja C/N razmerja.



Slika 21: Razmerje ogljik/dušik v procesu razgradnje opada. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije povprečja C/N po terminih vzorčenja za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: RL = ruj, listi; ZK = zeli, podzemni deli; ZN = zeli, nadzemni deli; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi; HV = puhasti hrast, vejice; JL = mali jesen, listi.

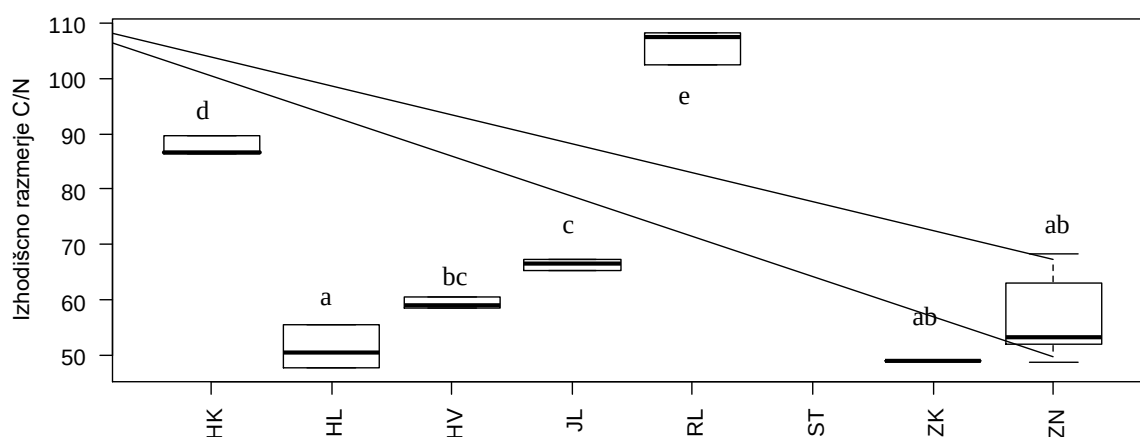
Razlike v spremembi razmerja C/N v procesu razgradnje različnih materialov so bile statistično značilne ($p < 0,001$), ni pa bilo statistično značilnih razlik med obema podploskvama ($p > 0,5$). C/N razmerje na obeh obravnavanih podploskvah se je najhitreje ožilo pri ruju ($p < 0,05$), najpočasneje pa pri vejicah hrasta ($p < 0,05$). Pri listih ruja, jesena in vejicah hrasta se je razmerje hitreje ožilo na podploskvi gozd, pri materialih »hrast, korenine« in »hrast listi« med podploskvama ni bilo razlik.



Slika 22: Linearni model sprememb v C/N v procesu razgradnje materiala drevesnih vrst. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije so modelni prikaz hitrosti sprememb v razmerju C/N za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: RL = ruj, listi; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi; HV = puhasti hrast, vejice; JL = mali jesen, listi.

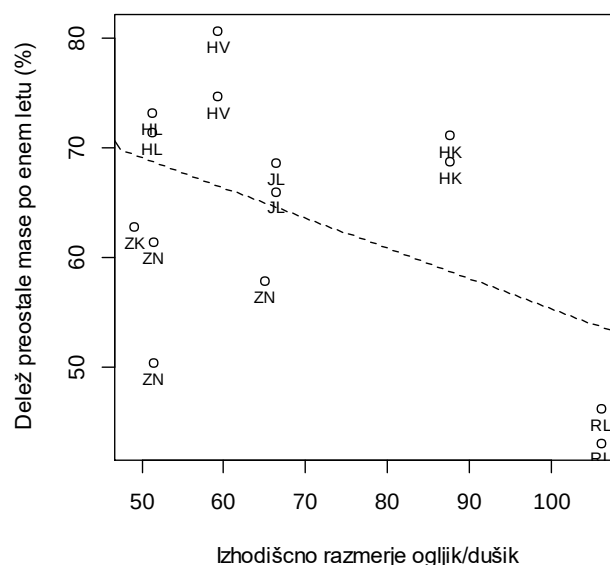
Razlike v izhodiščnem razmerju C/N v opadu

Izhodiščna razmerja med ogljikom in dušikom so se značilno razlikovala med posameznimi materiali ($p < 0,001$). Najširše izhodiščno razmerje C/N so imeli listi ruja ($106,1 \pm 1,9$), sledile so korenine hrasta ($87,5 \pm 1$). Najožje izhodiščno razmerje med ogljikom in dušikom so imeli listi in vejice hrasta ter nadzemni in podzemni deli zeli (49 do $65 \pm 1,6$), med slednjimi ni bilo statistično značilnih razlik ($p > 0,05$).



Slika 23: Izhodiščno razmerje C/N v opadu (HK = korenine hrasta, HL = listi hrasta, HV = vejice hrasta, JL = listi jesena, RL = listi ruja, ZK = korenine zeli, ZN = nadzemni deli zeli). Homogene skupine obravnavanj pri $p < 0,05$ so prikazane z malimi črkami.

Povezava med hitrostjo razgradnje opada in izhodiščno vrednostjo C/N

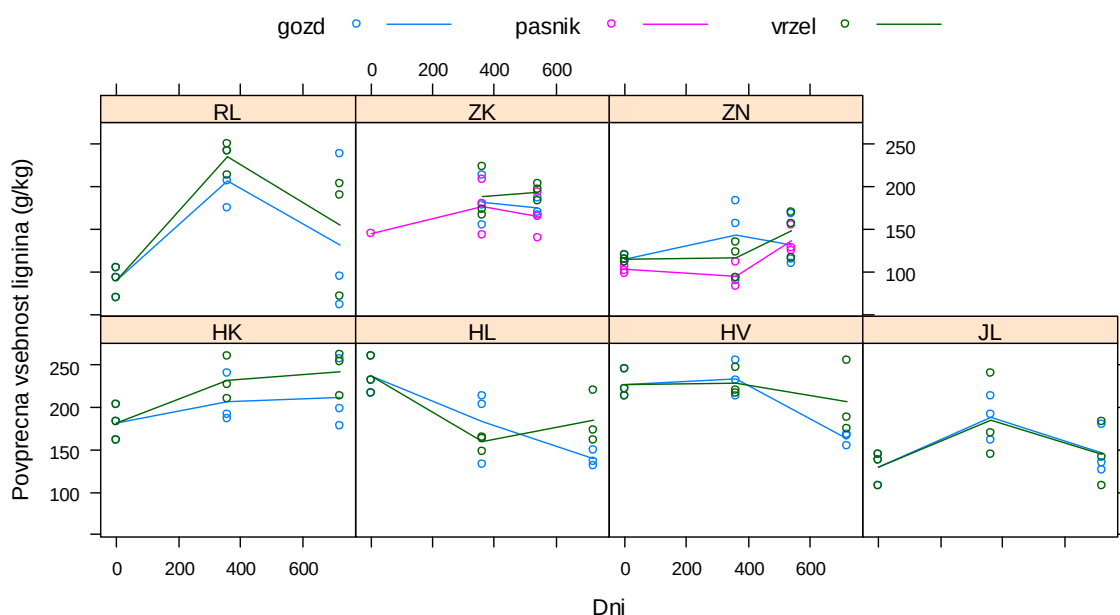


Slika 24: Preostala masa materialov po enoletnem obdobju izpostavitve razgradnji vs. izhodiščno razmerje C/N

V materialih, ki smo jih proučevali v okviru naše raziskave ni bilo značilne zveze med hitrostjo razgradnje opada in izhodiščnim razmerjem C/N. Glede na Pearsonov koeficient korelacije je bila celo nakazana negativna zveza med navedenima dejavnikoma (slika 24); pri nekaterih materialih s širšim razmerje C/N je razgradnja potekala hitreje. Navedena negativna zveza ni bila statistično značilna ($\text{cor} = 0,59$, $n = 12$, $p < 0,05$). Izhodiščno razmerje C/N se, v okviru raziskave razgradnje opada na Podgorskem Krasu, ni izkazalo kot ustrezen pokazatelj hitrosti razgradnje, v nadaljevanju bomo preverili še ustreznost izhodiščne vsebnosti lignina ali razmerja lignin/N.

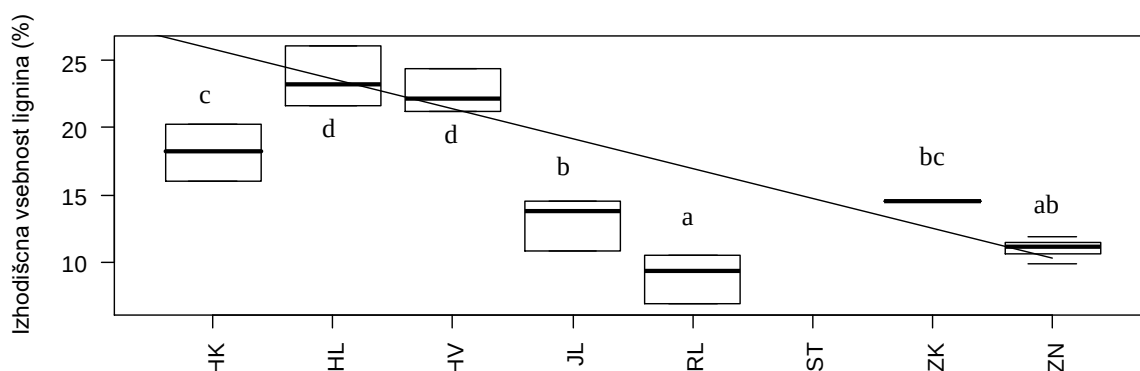
4.2.2.2 Vsebnost v kislem detergentu netopnega lignina (KDL)

V nadaljevanju je prikaz rezultatov analiz vsebnosti KDL v sedmih spremljanih rastlinskih materialih. Izvedene so bile analize KDL v izhodiščnih materialih in tudi tistih, izpostavljenih razgradnji. Vrednosti vsebnosti KDL obravnavanih materialov so v procesu razgradnje nihale, zato ni možno sklepati na trend naraščanja ali upadanja njegove vsebnosti v procesu razgradnje upada ali delati zaključkov o značilnih razlikah med materiali ali podploskvami.



Slika 25: Spremembe v vsebnosti lignina v procesu razgradnje opada. Točke predstavljajo posamezne vzorce, linije povprečne vrednosti vsebnosti lignina (g/kg) po terminih vzorčenja za posamezen material na posamezni podploskvi. Okrajšave: RL = ruj, listi; ZK = zeli, podzemni deli; ZN = zeli, nadzemni deli; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi, HV = puhasti hrast, vejice, JL = mali jesen, listi.

Razlike v izhodiščnih vrednostih lignina v opadu

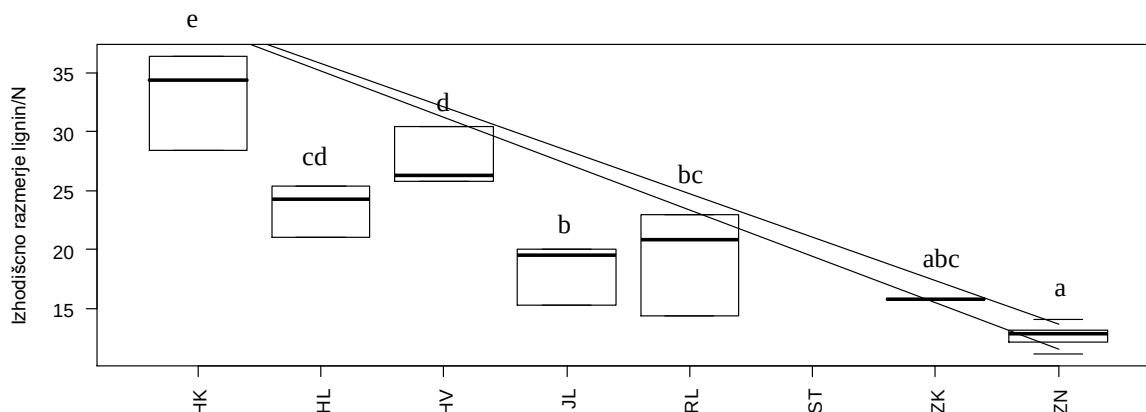


Slika 26: Izhodiščna vsebnost lignina v opadu. Okrajšave: RL = ruja, listi; ST = kontrolni material, beljena celuloza; ZK = zeli, podzemni deli; ZN = zeli, nadzemni deli; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi, HV = puhasti hrast, vejice, JL = mali jesen, listi. Homogene skupine obravnavanj pri $p < 0,05$ so prikazane z malimi črkami.

Izhodiščne vsebnosti lignina so se značilno razlikovale med posameznimi materiali ($p < 0,001$). Največje izhodiščne vrednosti lignina so imeli listi in vejice hrasta ($23,64 \pm 1,23$ % in $22,62 \pm 0,94$ %), te so se statistično značilno razlikovale od vrednosti ostalih materialov ($p < 0,05$). Najmanjšo izhodiščno vsebnost lignina je imel material ruja ($8,88 \pm 1,07$ %), vendar ta ni bila statistično značilno manjša od tiste pri nadzemnih delih zeli ($p > 0,5$).

Razlike v izhodiščnih vrednostih razmerja lignin/N v opadu

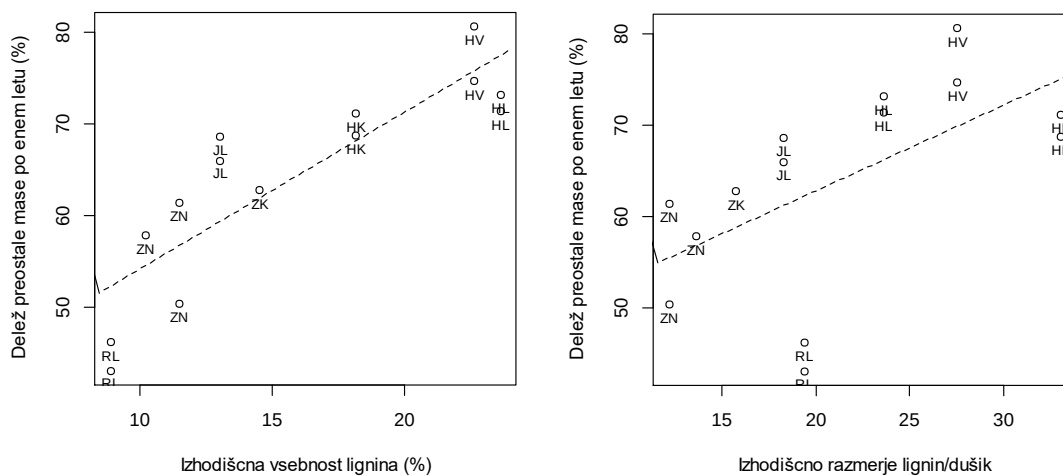
Izhodiščna razmerja lignin/N so se značilno razlikovala med posameznimi materiali ($p < 0,001$). Najbolj široki izhodiščni razmerji lignin/N sta imela materiala »hrast, korenine« in »hrast, vejice« ($33 \pm 4,2$ % in $27,5 \pm 2,5$ %), ti sta bili statično značilno širši od razmerij določenih za materiale zeli ($p < 0,001$). Najnižje izhodiščno razmerje lignin/N je imel material nadzemnih delov zeli ($12,2 \pm 1$ %).



Slika 27: Izhodiščno razmerje lignin/N v opadu. Okrajšave: RL = ruj, listi; ST = kontrolni material, beljena celuloza; ZK = zeli, podzemni deli; ZN = zeli, nadzemni deli; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi, HV = puhasti hrast, vejice, JL = mali jesen, listi. Homogene skupine obravnavanj pri $p < 0,05$ so prikazane z malimi črkami.

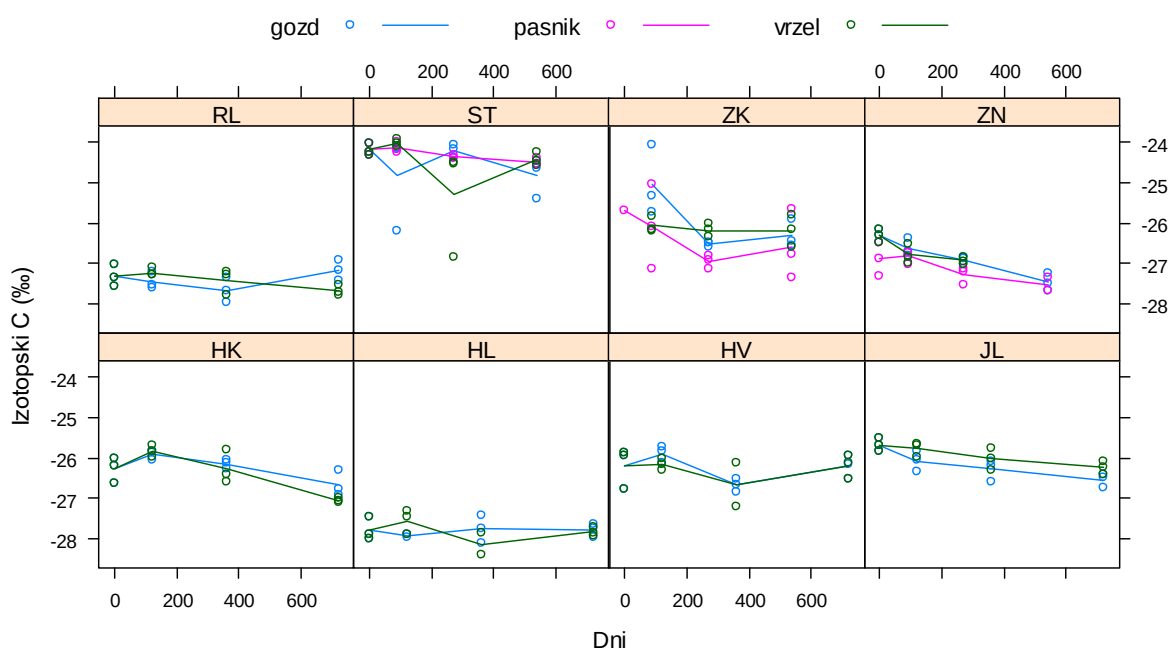
Povezava med hitrostjo razgradnje opada in izhodiščno vrednostjo lignina ter izhodiščno vrednostjo razmerja lignin/N

Glede na Pearsonov koeficient korelacije se izhodiščna vsebnost lignina ($cor = 0,86$, $n = 12$, $p < 0,001$) izkazuje kot boljši pokazatelj od izhodiščnega razmerja lignin/N ($cor = 0,59$, $n = 12$, $p < 0,05$). Z izhodiščno vsebnostjo lignina je možno pojasniti 74,2 % variabilnosti hitrosti upadanja mase ($R^2 = 0,742$), z izhodiščnim razmerjem lignin/N pa 34,9 % variabilnosti ($R^2 = 0,349$).



Slika 28: Preostala masa materialov po enoletnem obdobju izpostavitve razgradnji vs. izhodiščna vsebnost lignina in vs. izhodiščno razmerje lignin/N

4.2.2.3 Izotopski ^{13}C



Slika 29: Spremembe vrednosti $\delta^{13}\text{C}$ v procesu razgradnje opada. Okrajšave: RL = ruj, listi; ST = kontrolni material, beljena celuloza; ZK = zeli, podzemni deli; ZN = zeli, nadzemni deli; HK = puhasti hrast, korenine; HL = puhasti hrast, listi; HV = puhasti hrast, vejice; JL = mali jesen, listi.

Najbolj osiromašen z izotopom ^{13}C pred izpostavitvijo razgradnji je bil material listov hrasta (-27,79 ‰), sledijo mu listi ruja (-27,31 ‰), nadzemni deli zeli (-26,5 ‰), korenine hrasta (-26,28 ‰), vejice hrasta (-26,2 ‰), korenine zeli (-25,7 ‰) in listi jesena (-25,67 ‰). Najmanj osiromašen z izotopom ^{13}C je bil kontrolni material (-24,18 ‰), ki po poreklu ni iz območja raziskave. Z razgradnjo se $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti niso bistveno spreminjale. Pri materialih »zeli, nadzemni deli« in »jesen, listi« je bil na vseh raziskovalnih podploskvah sicer nakazan trend upadanja, pri ostalih materialih pa so vrednosti med zaporednimi meritvami nihale.

5 RAZPRAVA IN SKLEPI

5.1 RAZPRAVA

V tej raziskavi smo proučili zakonitosti razgradnje različnih rastlinskih materialov na različnih tipih rabe tal (pašnik, zaraščajoče se površine) na območju Krasa. Med Črnotičami in Podgorjem sta bili izbrani dve raziskovalni ploskvi: ekstenzivno rabljen pašnik in površina v zaraščanju (opuščen pašnik, ki se zarašča). Slednjo smo razdelili na dve podploskvi: vrzel in gozd. Gozd predstavlja zaplate grmovne in drevesne vegetacije. V poskusu smo spremljali razlike v hitrosti upada mase osmih materialov na navedenih treh podploskvah.

Pred izvedbo raziskave smo predpostavili, da imajo spremembe v sestavi vegetacije, ki so posledica zaraščanja, vpliv na proces razgradnje organske mase. Zaradi zaraščanja se namreč spremeni kemična sestava odmrle rastlinske mase (pojavljanje lesnatih rastlin s težje razgradljivimi tkivi) ter nekateri abiotski dejavniki (temperatura in vlaga tal, pedološke značilnosti tal), ki so posledica vdora lesnatih rastlin. Z raziskavo smo potrdili razlike med kemično sestavo opada na različnih podploskvah, kakor tudi razlike v abiotskih dejavnikih. Prav tako smo potrdili razlike v hitrosti razgradnje materialov tako med podploskvami kot tudi med posameznimi materiali znotraj obravnavanih podploskev. V nadaljevanju predstavljamo ugotovitve o razlikah v hitrosti razgradnje različnih rastlinskih materialov na različnih podploskvah in vzrokih za te razlike. Osredotočimo se na:

- razlike med abiotskimi dejavniki na različnih podploskvah in na povezave med abiotskimi dejavniki in hitrostjo razgradnje opada,
- razlike v izhodiščnih kemijskih lastnostih opada ter na povezave med kvaliteto opada in hitrostjo razgradnje in
- spremembe kemijskih lastnosti opada v procesu razgradnje in povezave med temi spremembami ter upadanjem hitrosti razgradnje skozi čas.

Na podlagi grafičnih izrisov upadanja mase in spreminjanja C/N razmerja smo se zato odločili, da za statistično analizo podatkov uporabimo splošni linearni model in sicer od vključno drugega vzorčenja dalje. Prvo vzorčenje (material v času 0) je bila zato izločeno iz te analize. Različni materiali so med prvim in drugim vzorčenjem izgubili različne količine mase, kar je v modelu možno razbrati iz presečišča z osjo y; nižje ko je presečišče, večji je bil upad mase do drugega vzorčenja.

5.1.1 Abiotski dejavniki in hitrost razgradnje upada

Pred pričetkom raziskave smo predpostavili, da zaradi sprememb v vegetaciji, ki so posledica zaraščanja, pride do sprememb v abiotskih dejavnikih in v raziskavi to predpostavko tudi potrdili.

V raziskavi smo spremljali spremembe v dveh dejavnikih, ki pomembno vplivata na potek razgradnje opada, in sicer temperature tal in vlage v tleh. V nadaljevanju navajamo ključne razlike med podploskvami v teh dveh dejavnikih:

- V gozdu je bila povprečna letna temperatura tal nekoliko nižja od tiste v vrzeli in pašniku, na tej podploskvi so bila prav tako opažena manjša dnevna temperaturna nihanja in večja povprečna letna vsebnost vode v primerjavi s pašnikom in vrzeljo. Te razmere lahko opišemo kot bolj stabilne.
- V poletnih mesecih so bile dnevne temperature tal na pašniku višje od temperatur v gozdu in vrzeli, pozimi pa nižje. Na tej podploskvi so bila opazna tudi večja dnevna nihanja temperature in večji del obdobja spremljanja tudi manjše dnevne vsebnosti vode v tleh. Te razmere lahko opišemo kot manj stabilne in bolj sušne.

Navedena opažanja je možno v večji meri pripisati vplivom vegetacije, delno tudi razlikam v prisotnost skeleta v tleh. V gozdu je zaradi lesnate vegetacije namreč večja zastrtost tal, zaradi česar so ta manj izpostavljena sončnemu sevanju in vetru, posledično je manjša evaporacija in nižje povprečne dnevne temperature. V poletnih mesecih lesnata vegetacija tla bolj ščiti pred sončnim obsevanjem (in s tem povezanimi visokimi temperaturami in evaporacijo) v primerjavi z zelnatimi rastlinami. Učinek lesnate vegetacije je opazen tudi pozimi, saj puhasti hrast ne odvrže vseh listov v jeseni, kar zmanjša izgubo toplote v zimskih mesecih. V gozdu je bila tudi določena najmanjša vsebnost skeleta v tleh ($19,3 \pm 4,7$ %), zaradi česar je zadrževalna sposobnost tal za vodo večja kot na ostalih dveh podploskvah, ki sta imeli večjo vsebnost skeleta ($73 \pm 8,1$ % vrzel in $53,3 \pm 8,4$ % pašnik).

Pred izvedbo raziskave smo predpostavili, da bo zaradi višjih temperatur razgradnja potekala hitreje v vrzeli in na pašniku, vendar z rezultati tega nismo potrdili. Ob primerjavi hitrosti razgradnje kontrolnega materiala smo ugotovili, da je razgradnja najhitreje potekala v gozdu, v vrzeli počasneje, najpočasneje pa na pašniku. Podobno so ugotavljali tudi Barlow in sod. (2007), ki so na območju brazilske Amazonije potrdili hitrejšo razgradnjo v primarnih in sekundarnih gozdovih ter počasnejšo na gozdni plantaži. Kot najverjetnejši razlog so navedli bolj sušne razmere in višje temperature na plantaži, ki so zaviralno vplivale na razgradnjo. Višje temperature imajo namreč lahko

posredni negativni vpliv na razgradnjo, saj se zaradi transpiracije in evaporacije tla izdatneje izsušujejo in omejujejo mikrobo aktivnost (Wallman in sod., 2006; Barlow in sod., 2007). Na podlagi rezultatov naše raziskave domnevamo, da so imele višje temperature na podploskvah »vrzel« in »pašnik« in z njimi povezana daljša obdobja suše zaviralni vpliv na razgradnjo. Na podploskvi »pašnik« je bilo namreč v obravnavanem dvoletnem obdobju 227 dni s povprečno dnevno vsebnostjo vode v tleh manjšo od 15 %, na podploskvi »vrzel« je bilo takšnih 149 dni, na podploskvi »gozd« le 41 dni.

Na vseh treh raziskovalnih podploskvah smo spremljali hitrost razgradnje materiala zeli. Primerjava hitrosti razgradnje na različnih podploskvah je pokazala, da značilnih razlik ni. Izsledki naše raziskave kažejo, da abiotiski dejavniki niso imeli vpliva na hitrost razgradnje zeli. Glede na to, da pa so bile opazne razlike v hitrosti razgradnje nadzemnih in podzemnih delov zeli, sklepamo, da je poglavitni dejavnik, ki vpliva na hitrost razgradnje zeli, kakovost opada. Slednje obravnavamo nekoliko kasneje, v nadaljevanju razprave. Podobna raziskava, v kateri so bili obravnavani vzorci zeli, je bila izvedena na območju Bohinja in Uskovnice (Kotnik, 2010), kjer je bilo prav tako ugotovljeno, da abiotiski dejavniki niso predstavljali pomembnega vpliva na hitrost razgradnje opada. Ob zadnjem vzorčenju v raziskavi Kotnikove (2010), ki je bilo izvedeno 17 – 18 mesecev po izpostavitvi razgradnji, je masa opada v Bohinju znašala 42,9 % in na Uskovnici 42 % začetne mase opada. Ob zadnjem vzorčenju nadzemnih delov zeli v okviru naše raziskave, ki je bilo izvedeno 18 mesecev po izpostavitvi razgradnji, je preostala masa vzorcev nadzemnih delov zeli znašala med 49 % (pašnik) in 56,9 % (gozd). Razgradnja na območju Podgorskega krasa je torej potekala nekoliko počasneje. Možen vzrok za počasnejšo razgradnjo na območju Podgorskega krasa so abiotiski dejavniki, tako klimatske razmere kot tudi tekstura tal. Na območju Podgorskega krasa je v tleh prisotno veliko skeleta, zaradi česar imajo takšna tla slabšo sposobnost zadrževanja vode. Prav tako je bilo na tem območju v času izvajanja poskusa manj padavin kot na območju Bohinja in Uskovnice in višje povprečne letne temperature. Kombinacija teh dejavnikov je povzročila bolj sušne razmere, kar se je odražalo v manjši aktivnosti organizmov, ki sodelujejo pri razgradnji opada, in posledično počasnejši razgradnji.

Na podploskvah gozd in vrzel smo spremljali tudi razgradnjo materiala drevesnih vrst. Tega materiala na podploskvi »pašnik« nismo izpostavili razgradnji, ker se drevesna zarast tam ni pojavljala. Hitrost razgradnje večine materialov drevesnih vrst je bila, glede na splošni linearni model, večja na raziskovalni podploskvi »gozd«. Le za material »hrast, korenine« med podploskvama ni bilo razlik. Rezultat je bil pričakovan, zato ker je razgradnja materiala »hrast, korenine« potekala pod površjem, kjer klimatski

vplivi niso tako izraziti. Tudi v mnogih drugih raziskavah je bilo ugotovljeno, da imajo večji vpliv na hitrost razgradnje foliarnega materiala klimatski dejavniki, na hitrost razgradnje podzemnih delov pa imajo večji vpliv kemijske lastnosti materiala (Camiré in sod., 1991; Silver in Miya, 2001). Razgradnja je torej hitreje potekala na podploskvi gozd. Na podlagi tega domnevamo, enako kot za kontrolni material, da so imele višje temperature na podploskvi »vrzel« in z njimi povezana daljša obdobja suše zaviralni vpliv na razgradnjo. Ob primerjavi ostanka mase po zadnjem vzorčenju se ta sicer pri večini materialov (razen listih hrasta) ni značilno razlikovala med obema podploskvama. Glede na to, da je primerjava modela hitrosti razgradnje za večino materialov pokazala, da je bila hitrost razgradnje večja v gozdu, lahko rezultat, dobljen z analizo preostanka mase pripišemo veliki razpršenosti podatkov v zadnjem vzorčenju.

Navedene lokacije se, poleg vsebnosti skeleta, razlikujejo tudi glede na druge lastnosti tal. Vse tri podploskve na globini tal 0 – 20 cm vsebujejo 10 % – 16 % talne organske snovi in 7 % – 9 % talnega organskega ogljika. Največja vsebnost organskega ogljika in tudi talne organske snovi na globini tal 0 – 20 cm je bila ugotovljena na podploskvi »pašnik«, najmanjša pa na podploskvi »gozd«. Možni razlog za navedeno je hitra razgradnja opada v povezavi z rastjo drevesne vegetacije na površini v zaraščanju, zaradi katere se sproti črpajo hranila iz tal in ne prihaja do večanja vsebnosti organskega ogljika v zgornji plasti tal (0 - 20 cm). Tudi Guo in Gifford (2002) sta v svoji raziskavi ugotovila, da ob pogozditvi lahko v obdobju prirasti vegetacije pride do prehodnega zmanjšanja vsebnosti SOM (spremljala sta vsebnost v globini do 100 cm), v kasnejših fazah, 30 – 40 let po pogozditvi, pa izgube SOM niso več prisotne.

Vsekakor ni možno povezovati vsebnost SOM v tleh s hitrostjo razgradnje opada. Novejše raziskave namreč opozarjajo na neustreznost povezovanja hitrosti razgradnje opada s tvorbo stabilne SOM. Cotrufo s sod. (2013) je na primer postavila zelo verjetno hipotezo, da so lažje razgradljive komponente opada prevladujoči viri mikrobnih produktov in da so ti produkti glavni prekursorji stabilne SOM. To hipotezo je podkrepila z ugotovitvami različnih raziskav, da se v starejših frakcijah SOM prednostno kopičijo produkti mikrobne razgradnje in ne odporne komponente opada.

Nesporno je, da razvoj grmovne in drevesne vegetacije na zaraščajočih travniščih predstavlja pomembno komponento ponora za ogljik (Jackson in sod., 2002; Schimel in sod., 2001), ob ugotavljanju ponorne sposobnosti tal površin v zaraščanju pa prihaja do ugotovitev, ki si nasprotujejo. Ob zaraščanju prihaja do sprememb količine talne organske snovi, pri čemer pogosto poročajo o porastih zaloge organskega ogljika (npr. Grünzweig in sod., 2007). Tudi Berg in McClaugherty (2008) sta zbrala podatke devetih raziskav, ki so obravnavale zalogo SOM (t/ha) v gozdnih sestojih različnih starosti.

Enotna ugotovitev teh raziskav je bila, da z naraščanjem starosti gozdnih sestojev, ki niso podvrženi motnjam, narašča tudi zaloga SOM. Ta pojav je bil opazen tudi v naši raziskavi, kjer je bila največja zaloga organskega ogljika in s tem tudi SOM v tleh, na globini 0 – 40 cm, na podploskvi »gozd«. Vendar je potrebno izpostaviti, da je bila na podploskvi gozd mnogo manjša vsebnost skeleta v tleh kot na preostalih dveh podploskvah, kar je odločilno vplivalo na rezultat zaloge ogljika.

Na podploskvah, kjer je potekala naša raziskava, je bila z metodo »eddy covariance« izmerjena tudi neto ekosistemska izmenjava ogljika (NEE) (Ferlan in sod., 2011). Izkazalo se je, da površina v zaraščanju predstavlja ponor za ogljik in sicer se letno tam shrani $126 \pm 9 \text{ g C/m}^2$ na leto, medtem ko pašniška površina emitira $353 \pm 72 \text{ g C/m}^2$ letno. Domnevamo, da ta ponor na površini v zaraščanju predstavlja predvsem lesna biomasa, saj je vsebnost organskega ogljika v tleh na globini 0 – 20 cm površine v zaraščanju celo manjša od tiste na pašniku, razlika v zalogi organskega ogljika med površino v zaraščanju in pašnikom pa ni bistvena.

Ena od pomembnih komponent neto ekosistemske izmenjave ogljika je dihanje tal. Ta predstavlja, za fotosintetsko asimilacijo ogljika, drugi največji pretok ogljika med kopnimi ekosistemi in atmosfero (Raich in Schlesinger, 1992). Na podploskvah, kjer je potekala naša raziskava, so potekale tudi meritve dihanja tal (Eler in sod., 2013). Dihanje tal je dober indikator za metabolno aktivnost organizmov, ki sodelujejo pri razgradnji (Guner in sod., 2010) in s tem tudi dober indikator hitrosti razgradnje. Eler in sod. (2013) so v svoji raziskavi ugotovili, da je bilo dihanje tal na podploskvi gozd večje, kar se sklada z rezultati naše raziskave, kjer je bila na podlagi materialov drevesnih vrst in beljene celuloze ugotovljena večja hitrost razgradnje.

Največja vsebnost dušika v tleh je bila izmerjena na podploskvi pašnik ($0,82 \pm 0,05 \%$), najmanjša v gozdu ($0,47 \pm 0,07\%$). Na pašniku je bila izmerjena tudi največja vsebnost organskega ogljika, zaradi česar razmerje organskega ogljika in dušika na pašniku ni bistveno ožje v primerjavi s preostalima dvema ploskvama. Rastline, v podobnih klimatskih razmerah, ki rastejo na z dušikom bogatih tleh proizvajajo opad z večjo vsebnostjo dušika, ki je podvržen k hitrejši razgradnji v primerjavi s tistim iz z dušikom bolj revnih območij (Gosz, 1981, cit po. Ostertag in Hobbie, 1999), vendar le v primeru, če ima opad majhno vsebnost lignina. Dognovanje lahko celo upočasni razgradnjo z ligninom bogatega upada (Carreiro in sod., 2000; Waldrop in sod., 2004; Knorr in sod., 2005). Ne glede na to, da je bila na pašniku izmerjena največja vsebnost dušika, so tla še vedno revna s tem hranilom, zato ni pričakovati, da bi bila zaradi večje vsebnosti dušika v tleh pašnika razgradnja tam hitrejša. Zeli na obravnavanih lokacijah imajo zaradi abiotских dejavnikov (sušne razmere, visoke poletne temperature) razmeroma

veliko vsebnost lignina; razmerje lignin/N v nadzemnih delih zeli na pašniku je $13,6 \pm 0,6$, razmerje na zaraščajoči se ploskvi pa $12,2 \pm 1$.

Kljub nekoliko večji vsebnosti dušika v tleh pašnika pa nadzemni deli zeli tam proizvajajo opad z manjšo vsebnostjo dušika ($0,75 \pm 0,03$ %) v primerjavi s tistim na območju zaraščanja ($0,95 \pm 0,04$ %). Razlog za navedeno je mogoče iskati v rabi tal na pašniku. Zaradi paše je zaznaven pritisk herbivorov na travinje, zato lahko prihaja do alokacije hranil v koreninski sistem zeli. To potrjujejo tudi rezultati naše raziskave, saj je bila vsebnost dušika v podzemnih delih zeli na podploskvi »pašnik« ($0,92$ %) večja v primerjavi z vsebnostjo v nadzemnih delih. Tudi Semmartinova in sod. (2008) navajajo, da paša lahko vpliva tako na prevzem kot tudi na alokacijo hranil v rastlini in s tem tudi na kvaliteto opada. Ob pritisku herbivorov so lahko v kompetitivni prednosti na pašo odporni genotipi, ki nosijo lastnosti za alokacijo dušika v korenine (Painter in sod., 1993).

5.1.2 Izhodiščne kemijske lastnosti opada in hitrost razgradnje

Pred pričetkom raziskave smo predpostavili, da zaradi sprememb v vegetaciji, ki so posledica zaraščanja, pride do sprememb v kemijskih lastnostih opada in v raziskavi to predpostavko tudi potrdili. Na podploskvi »pašnik« so bile prisotne samo zeli, na površini v zaraščanju pa tudi drevesne vrste, med njimi je bil zastopan predvsem puhasti hrast. Materiali puhastega hrasta so imeli v primerjavi z materiali zeli:

- večjo vsebnost v kislem detergentu netopnega lignina (KDL),
- manjšo vsebnost dušika in,
- širše razmerje lignin/N.

Za opad večine vrst velja, da je izhodiščno razmerje C/N dober pokazatelj hitrosti razgradnje. Številni raziskovalci, npr. Gholz in sod. (2000), Moro in Domingo (2000), Cortez in sod. (2007), ugotavljajo, da je hitrost razgradnje večja pri ožjem izhodiščnem razmerju C/N v opadu (vsebnost dušika je večja). Navedeno ne velja za manj kvaliteten opad, ki vsebuje težje razgradljive snovi kot npr. lignin. V takšnem opadu sta izhodiščna vsebnost lignina ali izhodiščno razmerje lignin/N boljša napovednika hitrosti razgradnje (Melillo in sod., 1982; Wedderburn in Carter, 1999; Ostertag in Hobbie, 1999). Hitrost razgradnje je večja v opadu, ki ima ožje izhodiščno razmerje med ligninom in dušikom (vsebnost lignina je manjša).

V materialih, ki smo jih proučevali v okviru naše raziskave ni bilo značilne korelacije med hitrostjo razgradnje opada in izhodiščnim razmerjem C/N. Izhodiščna razmerja med ogljikom in dušikom so se značilno razlikovala med posameznimi materiali. Najširše izhodiščno razmerje C/N so imeli listi ruja, najožje izhodiščno razmerje med

ogljikom in dušikom so imeli listi in vejice hrasta ter nadzemni in podzemni deli zeli. Glede na navedeno bi pričakovali, da bo razgradnja listov ruja počasnejša od razgradnje materialov hrasta, vendar značilne korelacije med hitrostjo razgradnje opada in izhodiščnim razmerjem C/N ni bilo. Glede na Pearsonov koeficient korelacije je bila celo nakazana negativna korelacija med navedenima dejavnikoma, vendar ta ni statistično značilna ($\text{cor} = 0,59$, $n = 12$, $p < 0,05$). Kot je razvidno v nadaljevanju so se materiali hrasta, kljub večji vsebnosti dušika, v primerjavi z rujem, razgrajevali počasneje, domnevno zaradi večje vsebnosti lignina. Izhodiščno razmerje C/N se, v okviru raziskave razgradnje opada na Podgorskem Krasu, ne izkazuje kot ustrezen pokazatelj hitrosti razgradnje.

Upoštevač podatke o veliki vsebnosti lignina v obravnavanih materialih, naj bi bil boljši pokazatelj hitrosti razgradnje opada vsebnost lignina ali izhodiščno razmerje lignin/N, kar smo v naši raziskavi tudi potrdili. Največje izhodiščne vrednosti lignina so imeli materiali hrasta ($18,17 \pm 1,22 \%$ - $23,64 \pm 1,23 \%$). Najmanjšo izhodiščno vsebnost lignina je imel material ruja ($8,88 \pm 1,07 \%$). V materialih, ki so imeli večjo izhodiščno vsebnost lignina ali širše izhodiščno razmerje lignin/dušik, to so materiali hrasta, je razgradnja potekala počasneje, delež preostale mase po zadnjem vzorčenju je bil večji. Materiali zeli, ki so imeli manjše izhodiščne vrednosti lignina in ožja razmerja lignin/N so se razgrajevali hitreje. Pri ruju, ki je imel najmanjšo izhodiščno vsebnost lignina je razgradnja potekala najhitreje. Glede na Pearsonov koeficient korelacije se je izhodiščna vsebnost lignina za obravnavane materiale na obravnavanih lokacijah izkazovala kot boljši pokazatelj od izhodiščnega razmerja lignin/N. Z izhodiščno vsebnostjo lignina je bilo možno pojasniti 74,2 % variabilnosti v hitrosti upadanja mase, z izhodiščnim razmerjem lignin/N pa 34,9 % variabilnosti.

Nepričakovan je bil rezultat o večji izhodiščni vsebnosti lignina v listih hrasta ($23,64 \pm 1,23 \%$) v primerjavi s tisto, izmerjeno v koreninah ($18,17 \pm 1,22 \%$) in vejicah hrasta ($22,62 \pm 0,94\%$). V koreninah in vejah drevesnih vrst je namreč večji delež lignificiranih prevodnih tkiv kot pa v listih. Za analizo vsebnosti lignina v opadu smo izbrali gravimetrično metodo v kislem detergentu netopnega lignina (KDL). Do podobnih nepričakovanih ugotovitev, ob rabi enake metode, so prišli tudi Brinkmann in sod. (2002). Ti so z nadaljnjimi analizami ugotovili, da so bili vzrok za večje izmerjene vrednosti lignina v listih proteini, saj tudi do 14 % (pri analizi listov) in do 3 % (pri analizi olesenelih delov) KDL predstavljajo na lignin vezani proteini.

Čeprav mnogi raziskovalci uporabljajo KDL zaradi preprostosti in dostopnosti, pa Brinkmann in sod. (2002) izpostavijo, da metoda ni najbolj primerna za primerjavo vsebnosti lignina med različnimi materiali (ker k rezultatu KDL prispevajo tudi proteini

in to različno v različnih materialih). Vendar se v raziskavah iz zadnjih let izkazuje, da ni samo lignin (v ožjem pomenu besede) tista komponenta opada, s katero je možno napovedovati hitrost razgradnje opada, ampak so to tudi lignoproteini (Cotrufo in sod., 2013). Glede na izsledke teh raziskav naj bi bil KDL, ki izmeri tudi lignoproteine, dober indikator za napovedovanje hitrosti razgradnje materiala.

5.1.3 Proces razgradnje in povezave med spremembami kemijskih lastnosti opada ter upadanjem hitrosti razgradnje skozi čas

Hitrost razgradnje obravnavanih materialov je bila največja med prvim in drugim vzorčenjem, kasneje je hitrost razgradnje upadla, vendar limitne vrednosti ni dosegla, kar pomeni, da pri nobenem od obravnavanih materialov še ni prišlo do stabilizacije organske snovi.

Tudi v drugih raziskavah je bil opazen enak vzorec upadanja hitrosti razgradnje npr. (Berg in Matzner, 1997; Osono in Takeda, 2004). Razlog za veliko hitrost razgradnje v začetni fazi je velika dostopnost lahko razgradljivih snovi, ki jih potrebujejo dekompozitorski organizmi za rast in razmnoževanje. S časom se v opadu začno kopičiti težje razgradljive snovi, zaradi česar začne hitrost razgradnje upadati. Chapin in sod. (2002) navajajo, da kvaliteten opad ob izpostavitvi razgradnji zelo hitro izgubi ogljik iz lažje razgradljivih spojin, nakar se prične razgradnja težko razgradljivih substanc, kar močno zavre hitrost razgradnje. Zaradi navedenega je lahko ob razgradnji v nadaljevanju hitrost celo manjša od tiste, ki jo ima manj kvaliteten opad, ki ima sicer že v osnovi počasnejšo razgradnjo. V naši raziskavi se je enako izkazalo za material ruja, ki je zelo hitro izgubil velik delež mase, kasneje se je hitrost razgradnje upočasnila in celo zmanjšala pod hitrost razgradnje nekaterih materialov hrasta, ki so sicer imeli že v osnovi počasnejšo razgradnjo.

Berg in McClaugherty (2008) sta predlagala, glede na izhodiščne lastnosti opada in dogajanje v posameznih stopnjah razgradnje, razdelitev različnega listnega opada v tri skupine. V naši raziskavi obravnavani materiali se razvrščajo v vse tri skupine:

- v prvo skupino, za katero je na začetni stopnji razgradnje značilna majhna vsebnost vodotopnih snovi in hitri potek razgradnje lahko razgradljivih snovi, na drugi stopnji pa hitrost razgradnje postopno upada, sodijo materiali zeli in listi malega jesena.
- v drugo skupino, za katero je na začetni stopnji značilno veliko spiranje in hitri potek razgradnje lahko razgradljivih snovi ter je maksimalna vsebnost lignina dosežena zelo hitro, sodijo material listi ruja.

- v tretjo skupino, za katero je značilna majhna vsebnost vodotopnih in hitro razgradljivih snovi ter velika vsebnost lignina, zaradi česar ni hitrega upada mase v začetnem obdobju, sodijo vsi materiali puhastega hrasta.

C/N razmerje

V poteku razgradnje materialov v okviru naše raziskave se je dinamika dušika razlikovala od dinamike ogljika. Za materiale drevesnih vrst in nadzemne dele zeli v vrzeli in v gozdu se je razmerje C/N ožilo. Tudi v drugih raziskavah poročajo o oženju C/N razmerja (Osono in Takeda, 2004). Vsebnost ogljika v procesu razgradnje upada (porabljajo se lahko razgradljive substance, kot so sladkorji, celuloza in hemiceluloza), medtem ko se vsebnost dušika povečuje, posledično se C/N razmerje oži. Pri materialih zeli na pašniku so bila zaznavna nihanja v razmerju, pri materialu podzemnih delov zeli na podploskvah vrzel in gozd pa se je razmerje celo širilo. Razlage za ta pojav nismo uspeli najti, prav tako nismo zasledili takšnega pojava v literaturi. Razmerje C/N se je v naši raziskavi najhitreje ožilo pri ruju, kar sovпада tudi z največjo hitrostjo razgradnje materiala ruja. Hitrost razgradnje materialov hrasta je bila manjša, kar tudi sovпада s počasnejšim oženjem razmerja C/N pri teh materialih.

Lignin

Glede na vire iz literature (Berg in Ekshöbm, 1991; Berg in Matzner, 1997; Corbeels, 2001, Osono in Takeda, 2004) bi pričakovali naraščanje vsebnosti lignina v materialu podvrženem razgradnji, vendar tega na podlagi rezultatov naše raziskave ni bilo možno potrditi. Vrednosti lignina v procesu razgradnje v naši raziskavi nihajo, zato ni bilo možno sklepati na trend naraščanja ali upadanja njegove vsebnosti v procesu razgradnje upada ali delati zaključkov o značilnih razlikah v spremembah vsebnosti lignina skozi čas med materiali ali podploskvami.

Izotopski ^{13}C

Vrednost $\delta^{13}\text{C}$ opada je enaka vrednosti $\delta^{13}\text{C}$ izvirnega rastlinskega materiala. Povprečne $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti C_3 rastlin se gibljejo okoli -27 ‰ (Deines, 1980, cit. po Plestenjak, 2013), kar se sklada z rezultati naše raziskave. Najbolj osiromašen z izotopom ^{13}C pred izpostavitvijo razgradnji je bil material listov hrasta (-27,79 ‰), sledijo mu listi ruja (-27,31 ‰), nadzemni deli zeli (-26,5 ‰), korenine hrasta (-26,28 ‰), vejice hrasta (-26,2 ‰), korenine zeli (-25,7 ‰) in listi jesena (-25,67 ‰). Najmanj osiromašen z izotopom ^{13}C je bil kontrolni material, beljena celuloza (-24,18 ‰), ki po poreklu ni iz območja raziskave. Z razgradnjo se $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti niso bistveno spreminjale. Pri materialih »zeli, nadzemni deli« in »jesen, listi« je bil na vseh raziskovalnih podploskvah sicer nakazan trend upadanja. Tudi pri ostalih materialih je bil nakazan trend upadanja, vendar so vrednosti med zaporednimi meritvami nihale.

Glede na podatek, da je talna organska snov (SOM) običajno obogatena z izotopom ^{13}C v primerjavi z rastlinskim opadom (Nadelhoffer in Fry, 1988) smo predvidevali, da bo v procesu razgradnje $\delta^{13}\text{C}$ vrednost naraščala, saj se razgradnjo opada večja delež talne organske snovi v vzorčenem materialu.

Ko pa smo povezali podatke o $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti SOM in $\delta^{13}\text{C}$ materialov, podvrženih razgradnji, smo ugotovili, da se $\delta^{13}\text{C}$ vrednost SOM na naših raziskovalnih ploskvah niso večje v primerjavi z $\delta^{13}\text{C}$ opada. Vrednosti na raziskovalnih ploskvah na globini 0 – 10 cm, kjer je potekala razgradnja vzorcev podzemnih delov rastlin (korenine hrasta, zeli) so se gibale med -26,2 ‰ (pašnik) in -27,5 ‰ (vrzel). Vrednosti na površju, kjer je potekala razgradnja preostalih vzorcev so se gibale med -28,4 ‰ (pašnik) in -29,1 ‰ (gozd). Zaradi navedenega v procesu razgradnje opada ni prihajalo do bogatenja organske snovi z ^{13}C .

Tudi v nekaterih drugih študijah je bilo ugotovljeno, da je v začetnih fazah razgradnje vzorec sprememb v $\delta^{13}\text{C}$ nekonsistenten, izsledki različnih raziskav si nasprotujejo. V nekaterih tipih opada je bil opazen trend siromašenja z izotopom ^{13}C (Osono in sod., 2008), pri nekaterih je bil zaznaven trend bogatenja z izotopom ^{13}C (Nadelhoffer in Fry, 1988), spet pri tretjih so bili opaženi nelinearni vzorci (Melillo in sod., 1989; Connin in sod., 2001). Upoštevajoč izsledke navedenih študij in dejstvo, da SOM na raziskovalnih ploskvah Podgorskega krasa ni obogatena z izotopom ^{13}C v primerjavi z opadom so rezultati pričakovani. V kolikor bi razlika med vrednostmi $\delta^{13}\text{C}$ opada in SOM obstajala bi lahko sklepali tudi o nastopu zadnje faze razgradnje, ko je večina opada v obliki SOM in se hitrost razgradnje približa limitni vrednosti.

5.2 SKLEPI

Razpravo zaključujemo s sledečimi sklepi:

Z raziskavo smo potrdili razlike med kemično sestavo opada in tudi razlike v abiotskih dejavnikih na različnih podploskvah. Prav tako smo potrdili razlike v hitrosti razgradnje materialov tako med podploskvami kot tudi med posameznimi materiali znotraj obravnavanih podploskev.

Zaradi sprememb v vegetaciji, ki so posledica zaraščanja, je prišlo do sprememb v temperaturi in vlagi tal. V gozdu, kjer so bile bolj stabilne vlažnostne in temperaturne razmere je razgradnja večine tipov opada potekala hitreje. V vrzeli in na pašniku so bile sicer temperature v vegetacijskem obdobju višje, vendar obdobja suše daljša, kar bi lahko zaviralno vplivalo na hitrost razgradnje opada. Ugotovitve naše raziskave podkrepijo tudi rezultati meritev dihanja tal (Eler in sod., 2013), kjer je bilo ugotovljeno, da je dihanje tal na podploskvi gozd največje. Navedeno ne potrjuje naše predpostavke, da je vpliv temperature večji kot vpliv vlage, zaradi česar smo pričakovali hitrejšo razgradnjo v vrzelih.

Zaradi vdora lesnatih rastlin v procesu zaraščanja je prišlo tudi do sprememb v kemijskih lastnostih opada. Na podploskvi »pašnik« so bile prisotne samo zeli, na površini v zaraščanju pa tudi drevesne vrste s težje razgradljivimi tkivi, med njimi je bil zastopan predvsem puhasti hrast. Materiali puhastega hrasta so imeli v primerjavi z materiali zeli večjo vsebnost v kislem detergentu netopnega lignina (KDL), manjšo vsebnost dušika in širše razmerje lignin/N.

Hitrost razgradnje obravnavanih materialov je bila največja takoj po izpostavitvi, kasneje je hitrost razgradnje upadla, vendar limitne vrednosti ni dosegla, kar pomeni, da pri nobenem od obravnavanih materialov še ni prišlo do stabilizacije organske snovi.

Za materiale zeli se je izkazalo, da abiotski dejavniki ne predstavljajo bistvenega vpliva na hitrost razgradnje. Večji vpliv na hitrost razgradnje teh materialov so imele kemijske lastnosti opada. Pomembna dejavnika razgradnje nadzemnih delov drevesnih vrst sta bila tako lokacija (abiotski dejavniki) kot tudi kemijske lastnosti opada, na razgradnjo materiala »hrast, korenine« abiotski dejavniki niso imeli vpliva. Rezultat je bil pričakovan, zato ker je razgradnja materiala »hrast, korenine« potekala pod površjem, kjer klimatski vplivi niso tako izraziti. Ne glede na lokacijo je najhitreje potekala

razgradnja materiala »ruj, listi«, ki je imel najmanjše vsebnosti lignina, najpočasneje so se je razgrajevali materiali puhastega hrasta, ki so imeli največje vsebnosti lignina.

Izhodiščno razmerje C/N se, v okviru raziskave razgradnje opada na Podgorskem Krasu, ni izkazalo kot ustrezen pokazatelj hitrosti razgradnje. Kot dober pokazatelj hitrosti razgradnje opada sta se izkazali vsebnost lignina in izhodiščno razmerje lignin/N. V materialih, ki so imeli večjo izhodiščno vsebnost lignina ali širše izhodiščno razmerje lignin/dušik je razgradnja potekala počasneje.

V poteku razgradnje materialov v okviru naše raziskave se je dinamika dušika razlikovala od dinamike ogljika. Pri vseh materialih drevesnih vrst se je razmerje C/N ožilo. Hitrost razgradnje opada drevesnih vrst je sovpadala s hitrostjo oženja razmerja C/N.

Z razgradnjo se $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti niso značilno spreminjale. Glede na to, da SOM na raziskovalnih ploskvah Podgorskega krasa ni obogatena z izotopom ^{13}C v primerjavi z opadom, so rezultati pričakovani.

Pred pričetkom raziskave smo predpostavili, da je na pašniku zaloga organskega ogljika manjša kot v zaraščenem travnišču. Z našo raziskavo smo to potrdili; zaloga organskega ogljika je bila največja na podploskvi »gozd«, vendar tega rezultata ni možno povezati s hitrostjo razgradnje opada. Večji vpliv na določitev zaloge SOM je imela vsebnost skeleta v tleh, ki je bila na pašniku največja.

Ferlan in sod. (2011) so na podploskvah, kjer je potekala naša raziskava, izmerili neto ekosistemsko izmenjava ogljika (NEE): površina v zaraščanju predstavlja ponor za ogljik, medtem ko pašniška površina emitira ogljik. Na podlagi naše raziskave domnevamo, da ta ponor na površini v zaraščanju predstavlja predvsem lesna biomasa, saj je vsebnost organskega ogljika v tleh na globini 0 – 20 cm površine v zaraščanju celo manjša od tiste na pašniku.

Eler in sod. (2013) so v svoji raziskavi ugotovili, da je bilo dihanje tal na podploskvi gozd večje, kar se sklada z rezultati naše raziskave, kjer je bila na podlagi materialov drevesnih vrst in beljene celuloze na podploskvi gozd potrjena večja hitrost razgradnje.

6 POVZETEK (SUMMARY)

6.1 POVZETEK

V današnjem času so zaradi delovanja človeka povečane koncentracije CO₂ v atmosferi, kar prispeva k podnebnim spremembam, ki smo jim priča v zadnjih desetletjih. Poznavanje ogljikovega cikla zato dobiva vse večji pomen. Eden od pomembnih členov ogljikovega cikla je razgradnja organske snovi, kar je tudi osrednja tema pričujočega magistrskega dela. Predvsem od hitrosti razgradnje in kvantitativnih ter kvalitativnih sprememb snovi skozi ta proces je odvisno, v kolikšni meri se bo ogljik skladiščil v tleh. Namen raziskave je bil preveriti razlike v hitrosti razgradnje opada na ploskvah v različnih sukcesijskih stadijih in povezati hitrost razgradnje z kemično sestavo opada in abiotskimi dejavniki, za katere smo predpostavili, da se na različnih podploskvah razlikujejo.

Raziskava je bila izvedena na območju Podgorskega krasa (400 – 430 m.nm.v.) v submediteranski regiji Slovenije. Med Črnotičami in Podgorjem sta bili izbrani dve raziskovalni ploskvi: ekstenzivno rabljen pašnik, v nadaljnjem besedilu poimenovan podploskev »pašnik«, in površina v zaraščanju. Slednja ploskev je bila razdeljena na dve podploskvi: »gozd« in »vrzel«. Podploskev »gozd« predstavlja zaplate grmovne in drevesne zarasti.

Razgradnjo opada smo spremljali z metodo opadnih vrečk. Pri tem smo nastavili rastlinski material (760 vzorcev) v mrežaste najlonske vrečke in ga podvrgli razgradnji *in-situ*. Določeno število vrečk (po pet ponovitev za vsak material) smo nato v primernih intervalih jemali v laboratorij in ugotavljali zmanjšanje mase. Poleg spremljanja spremembe mase smo ugotavljali tudi spremembe kemične sestave materiala: razmerje C/N, v kislem detergentu netopen lignin oz. KDL, izotopski ¹³C; in abiotske dejavnike okolja: lastnosti tal, temperatura tal, vsebnost vode v tleh. Proučevali smo osem različnih tipov rastlinskega materiala: korenine zelnatih rastlin (ZK), nadzemne dele zelnatih rastlin (ZN), korenine puhastega hrasta (HK), liste puhastega hrasta (HL), vejice puhastega hrasta (HV), liste ruja (RL), liste malega jesena (JL) in beljeno celulozo (ST). Raziskava je trajala 2 leti, v tem času smo izvedli osem vzorčenj vsakega posameznega materiala.

Z raziskavo smo potrdili razlike med kemično sestavo opada in tudi razlike v abiotskih dejavnikih na različnih podploskvah. Prav tako smo potrdili razlike v hitrosti razgradnje materialov tako med podploskvami kot tudi med posameznimi materiali znotraj obravnavanih podploskev.

Zaradi sprememb v vegetaciji, ki so posledica zaraščanja, je prišlo do sprememb v temperaturi in vlagi tal. V gozdu, kjer so bile bolj stabilne vlažnostne in temperaturne razmere, je razgradnja večine tipov materiala drevesnih vrst potekala hitreje. V vrzeli in na pašniku so bile sicer temperature v vegetacijskem obdobju višje, vendar obdobja suše daljša, kar je domnevno zaviralno vplivalo na hitrost razgradnje opada.

Za materiale zeli se je izkazalo, da abiotiski dejavniki ne predstavljajo bistvenega vpliva na hitrost razgradnje, hitrost razgradnje se ni značilno razlikovala med podploskvami. Večji vpliv na hitrost razgradnje teh materialov so imele kemijske lastnosti opada. Pomembna dejavnika razgradnje drevesnih vrst sta bila tako lokacija (abiotiski dejavniki) kot tudi kemijske lastnosti opada.

Zaradi vdora lesnatih rastlin v procesu zaraščanja je prišlo tudi do sprememb v kemijskih lastnostih opada. Na podploskvi »pašnik« so bile prisotne samo zeli, na površini v zaraščanju (gozd, vrzel) pa tudi drevesne vrste s težje razgradljivimi tkivi, med njimi je bil zastopan predvsem puhasti hrast. Materiali puhastega hrasta so imeli v primerjavi z materiali zeli večjo vsebnost v kislem detergentu netopnega lignina (KDL), manjšo vsebnost dušika in širše razmerje lignin/N, zaradi česar je bila razgradnja materialov puhastega hrasta počasnejša. Izmed kemijskih lastnosti opada se je kot najustreznejši pokazatelj hitrosti izgradnje izkazala vsebnost lignina. V materialih, ki so imeli manjšo izhodiščno vsebnost lignina ali ožje izhodiščno razmerje lignin/dušik je razgradnja potekala hitreje, najhitreje je potekala pri materialu »ruj, listi«, ki je imel najmanjše vsebnosti lignina.

Hitrost razgradnje obravnavanih materialov je bila največja takoj po izpostavitvi, med prvim in drugim vzorčenjem, kasneje je hitrost razgradnje upadla, vendar limitne vrednosti ni dosegla, kar pomeni, da pri nobenem od obravnavanih materialov še ni prišlo do stabilizacije organske snovi.

Povprečne $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti C3 rastlin se gibljejo okoli -27 ‰, kar se sklada z rezultati naše raziskave, kjer je bil določen razpon $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti med -27,79 ‰ in -25,67 ‰. Z razgradnjo se $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti niso značilno spreminjale. Glede na to, da SOM na raziskovalnih ploskvah Podgorskega krasa, v primerjavi z opadom, ni obogatena z izotopom ^{13}C , so rezultati pričakovani.

Z raziskavo smo tako potrdili, da se hitrost razgradnje z zaraščanjem spreminja. Z raziskavo smo prav tako potrdili razlike med kemično sestavo opada in tudi razlike v abiotiskih dejavnikih na različnih podploskvah in povezali hitrost razgradnje opada s

temi razlikami. Prav tako smo potrdili razlike v hitrosti razgradnje tudi med posameznimi materiali znotraj obravnavanih podploskev.

6.2 SUMMARY

Nowadays, due to human activities, the concentration of CO₂ in the atmosphere is increasing, which contributes to climate changes that we are facing in the last decades. The knowledge on carbon cycle becomes more and more important in the period of increased emissions of greenhouse gasses. One of the important parts of carbon cycle is the decomposition of organic matter, which is also the main topic of the present master thesis. Carbon sequestration in the ground depends mainly on the decomposition rate and the quantitative and qualitative changes of organic substances through the process of decomposition. The aim of this study was to compare decomposition rate on plots in different succession stages and to relate decomposition rate with chemical composition of litter and abiotic factors, which were hypothesized to be different on different plots.

The study took place at the Podgorski kras plain (400-430 m above sea level) in the sub-Mediterranean region of Slovenia (Southwest Slovenia). Between Črnotiče and Podgorje two study sites were chosen: low-intensity pasture, later on named plot “pasture”, and invaded site. The latter was divided into two plots: forest patch and gap, which corresponds to heterogeneous distribution of vegetation types in this mid-successional ecosystem.

The litter decomposition was monitored using litter bag technique. According to this method the plant material, collected at the investigated sites, was set in a nylon mesh bags (760 samples), weighted and subjected to decomposition *in-situ*. In a specific time intervals the litter bags (5 replicates) were taken to the laboratory and weight loss of individual litterbags was determined. During the two years period we had eight samplings. Additionally, we also investigated different factors theoretically influencing decomposition: the chemical alteration of material (C/N ratio, acid detergent insoluble lignin (ADL), isotopic ¹³C), abiotic factors of the environment (soil characteristics, soil temperature, soil water content). We studied eight different types of plant material: the roots of herbaceous plants (ZK), aboveground parts of herbaceous plants (ZN), the roots of pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.) (HK), the leaves of pubescent oak (HL), branches of pubescent oak (HV), the leaves of Eurasian smoke tree (*Cotinus coggygria* Scop.) (RL), the leaves of manna ash (*Fraxinus ornus* L.) (JL) and bleached cellulose (ST).

With the study we confirmed the differences between chemical composition of litter and also the differences in abiotic factors at different plots. We also confirmed the

differences in decomposition rates of materials among plots and among individual materials inside the studied plots.

Because of changes in vegetation, which are the consequence of grassland succession, the changes in soil temperature and moisture occurred. In the forest, where humidity and temperature were more stable, the decomposition rates of most types of materials were higher. In vegetation season the temperatures in the gap and in the pasture were higher, but the periods of drought were longer, which probably decreased the litter decomposition rates. We showed that abiotic factors did not significantly influence the decomposition rate of herb materials; the decomposition rates among plots were not significantly different. Chemical characteristics of litter were more important factor of decomposition rates of aboveground and belowground material of herbaceous plants. Furthermore, both abiotic factors and chemical composition of studied litter influenced the decomposition rates of tree species material.

In the process of succession, seen at our site as woody-plant encroachment, has caused changes in chemical characteristics of litter. In plot "pasture" only the herbaceous plants were present, while at succession site (forest, gap) there were also tree species present, mainly pubescent oak. Materials of pubescent oak had, in comparison with materials of herbaceous plants, higher content of acid detergent insoluble lignin (ADL), lower content of nitrogen, higher C/N ratio and higher lignin/N ratio. All that caused lower decomposition rates of pubescent oak. Amongst all chemical characteristics of the litter the lignin content was the best indicator of decomposition rate. The material of Eurasian smoketree leaves with the lowest lignin content had the highest decomposition rate. The lowest decomposition rates was observed for materials of pubescent oak, which had the highest content of lignin.

The weight loss of the studied plant material types was the highest between first and second sampling and had decreased later on, but did not reach limit value, which means that none of the studied materials progressed to near-humus stage of decomposition.

According to the literature, average $\delta^{13}\text{C}$ values of C_3 plants are around -27 ‰, which is in accordance with the results of our research, where $\delta^{13}\text{C}$ values were in range between -27,79 ‰ and -25,67 ‰. The $\delta^{13}\text{C}$ values did not change significantly during the decomposition. According to the fact that soil organic matter (SOM) in the studied plots of Podgorski kras plain, compared to litter, is not enriched in isotope ^{13}C , the results are expected.

With the study we confirmed the differences in decomposition rate among plots in different succession stages. We also confirmed differences in chemical composition of

litter and also the differences in abiotic factors at different plots and related decomposition rates with both, biotic and abiotic, factors. We also confirmed the differences in decomposition rates of individual materials inside the studied plots.

7 LITERATURA

- Aber J. D., Federer C. A. 1992. A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia*, 92, 4: 463-474
- Archer S., Schimel D. S., Holland, E. A. 1995. Mechanisms of shrubland expansion – land use, climate or CO₂. *Climatic Change*, 29, 1: 91-99
- Beare M. H., Parmelee R. W., Hendrix P. F., Cheng W., Coleman D. C., Crossley D. A. ml. 1992. Microbial and faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 4: 569-591
- Berg B., Ekbohm G. 1991. Litter mass loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VII *Canadian Journal of Botany*, 69, 7: 1449-1456
- Berg B., Johansson M. B., Meentemeyer V. 2000. Litter decomposition in a transect of Norway spruce forests: substrate quality and climate control. *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 7: 1136-1147
- Berg B., Matzner E. 1997. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Reviews*, 5, 1: 1-25
- Berg B., McClaugherty C. 2008. Plant Litter. Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. 2. ed. Springer: 338 str.
- Boström B., Comstedt D., Ekblad A. 2007. Isotope fractionation and ¹³C enrichment in soil profiles during the decomposition of soil organic matter. *Oecologia*, 153, 1: 89-98
- Brady N. C., Weil R. R. 2008. The Nature and Properties of Soils. 14. izdaja. Pearson Education Inc., Upper Saddle River, New Jersey, ZDA. 975. str
- Brinkmann K., Blaschke L., Polle A. 2002. Comparison of different methods for lignin determination as a basis for calibration of near-infrared reflectance spectroscopy and implications of lignoproteins. *Journal of Chemical Ecology*, 28, 12: 2483-2501
- Camiré C., Côté B., Brulotte S. 1991. Decomposition of roots of black alder and hybrid poplar in short-rotation plantings: Nitrogen and lignin control. *Plant and Soil*, 138, 1: 123-132

- Carreiro M. M., Sinsabaugh R. L., Repert D. A., Parkhurst D. F. 2000. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology*, 81, 9: 2359-2365
- Chapin F. S., Matson P. A., Mooney H. A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York, Springer: 436 Str.
- Clein, J. S., Schimel. J. P. 1994. Reduction in microbial activity in birch litter due to drying and rewetting events. *Soil Biology and Biochemistry*, 26, 3: 403-406
- Coleman D. C., Crossley Jr. D. A., Hendrix F. P. 2004. *Fundamentals of Soil Ecology*. Second edition. Elsevier Academic Press: 386 str.
- Connin S. L., Feng X., Virginia R. A. 2001. Isotopic discrimination during long-term decomposition in an arid land ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 1: 41-51
- Corbeels M. 2001. Plant Litter and Decomposition: general concepts and model approaches. V: NEE workshop proceedings:18. – 20. april 2001: 124-129
- Cornelissen J. H. C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, 84, 4: 573-583
- Cornelissen J. H. C., Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Grime J. P., Marzano B., Cabido M., Vendramini F., Cerabolini B. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras of two continents. *New Phytologist*, 143, 1: 191-200
- Cornelissen J. H. C., van Bodegom P. M., Aerts R., Callaghan T. V., van Logtestijn R. S. P., Alatalo J., Stuart C. F., Gerdol R., Gudmundsson J., Gwynn-Jones D., Hartley A. E., Hik D. S., Hofgaard A., Jónsdóttir I. S., Karlsson S., Klein J. A., Laundre J., Magnusson B., Michelsen A., Molau U., Onipchenko V.G., Quested H.M., Sandvik S. M., Schmidt I. K., Shaver G. R., Solheim B., Soudzilovskaia N. A., Stenström A., Tolvanen A., Totland, Ø., Wada N., Welker J. M., Zhao X. 2007. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, 10, 7: 619-627
- Cortez J., Garnier E., Perez-Harguindeguy N., Debussche M., Gillon D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil*, 296, 1: 19-34

- Cotrufo M. F., Wallenstein M. D., Boot C. M., Denef K., Paul E. 2013. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19, 4: 988-995
- Culliney T. 2013. Role of arthropods in maintaining soil fertility. *Agriculture*, 3, 4: 629-659
- Čarni A., Marinček L., Seliškar A., Zupančič M. 2002. Vegetacijska karta gozdnih združb Slovenije 1: 400.000. Ljubljana, Biološki inštitut Jovana Hadžija, ZRC SAZU, CD-ROM
- D'Annunzio R., Zeller B., Nicolas M., Dhote J. F., Saint Andre L. 2008. Decomposition of European beech (*Fagus sylvatica*) litter: Combining quality theory and ¹⁵N labelling experiments. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2: 322-333
- Davey M., Berg B., Emmett B. A., Rowland P. 2007. Decomposition of oak leaf litter is related to initial litter Mn concentrations. *Canadian Journal of Botany*, 85, 1: 16-24
- Dorrepaal E., Cornelissen J. H. C., Aerts R. 2007. Changing leaf litter feedbacks on plant production across contrasting sub-arctic peatland species and growth forms. *Oecologia*, 151, 2: 251-261
- Ehleringer J. R., Buchmann N., Flanagan L. B. 2000. Carbon isotope ratios in belowground carbon cycle processes. *Ecological Applications*, 10, 2: 412-422
- Eler K. 2007. Dinamika vegetacije travnišč v slovenskem Submediteranu: vzorci in procesi ob spremembah rabe tal: doktorska disertacija. (Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta). Ljubljana: 169 str.
- Eswaran H. E., Van Den Berg E., Reich P. 1993. Organic carbon in soils of the world. *Soil Science Society of America Journal*, 57, 1: 192-194
- Ferlan M. 2013. The use of micro-meteorological methods for the monitoring of the carbon fluxes in karst ecosystems: doctoral dissertation. (University of Ljubljana, Biotechnical Faculty). Ljubljana: 102 str.
- Ferlan M., Alberti G., Eler K., Batič F., Peressotti A., Miglietta F. 2011. Comparing carbon fluxes between different stages of secondary succession of a karst grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 140, 1-2: 199-207
- Flanagan P. W., Veum A. K. 1974. Relationships between respiration, weight loss, temperature, and moisture in organic residues on tundra. V: *Soil Organisms and*

- Decomposition in Tundra. Holding A. J., Heal O. W., Maclean S. F., Flanagan P. W. (ur.). Stockholm. Tundra Biome Steering Committee: 249-277
- Fog K. 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biological Review*, 63, 3: 433-462
- Follett R. F. 2000. Organic carbon pools in grazing land soils. V: *The Potential of U.S. Grazing Lands to Sequester Carbon and Mitigate the Greenhouse Effect*. Follett R.F., Kimble J.M., Lal R. (ur.). Boca Raton, CRC Press: 65-86
- Gholz H. L., Wedin D. A., Smitherman S. M., Harmon M. E., Parton W. J. 2000. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: Toward a global model of decomposition. *Global Change Biology*, 6, 7: 751-765
- Grime J. P., Cornelissen J. H. C., Thompson K., Hodgson J. G. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defense and the decomposition rate of leaves. *Oikos*, 77, 3: 489-494
- Grünzweig J. M., Gelfand I., Fried Y., Yakir, D. 2007. Biogeochemical factors contributing to enhanced carbon storage following afforestation of a semi-arid shrubland. *Biogeosciences*, 4, 5: 891-904
- Guner S., Tufekcioglu A., Gulenay S., Kucuk, M. 2010. Land-use type and slope position effects on soil respiration in black locust plantations in Artvin, Turkey. *African Journal of Agricultural Research*, 5, 8: 719-724
- Guo L. B., Gifford R. M. 2002. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology*, 8, 4: 345-360
- Guo L. B., Wang M., Gifford R. M. 2007. The change of soil carbon stocks and fine root dynamics after land use change from a native pasture to pine plantation. *Plant and Soil*, 299, 1: 251-262
- Harmon M. E., Sexton J. 1996. Guidelines for Measurements of Woody Detritus in Forest Ecosystems. (Publication, No. 20). US Long Term Ecological Research Network, Washington: 73. str.
- Harmon M. E., Whigham D. F., Sexton J., Olmsted I. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the northeastern Yucatan peninsula, Mexico. *Biotropica*, 27, 3: 305-316
- Hättenschwiler S, Vitousek P. M. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 1: 238-243

- Hibbard K. A., Archer S., Schimel D.S., Valentine D. W. 2001. Biogeochemical changes accompanying woody plant encroachment in a subtropical savanna. *Ecology*, 82, 7: 1999-2011
- Hobbie S. E., Chapin F. S. 1996. Winter regulation of tundra litter carbon and nitrogen dynamics. *Biogeochemistry*, 35, 2: 327-338
- Inglisma I., Alberti G., Bertolini T., Vaccari F. P., Gioli B., Miglietta F., Cotrufo M. F., Peressotti A. 2009. Precipitation pulses enhance respiration of Mediterranean ecosystems: the balance between organic and inorganic components of increased soil CO₂ efflux. *Global Change Biology*, 15, 5: 1289-1301
- ISO 11277. Soil Quality – Determination of particle size distribution in mineral soil material – Method by sieving and sedimentation. 1998. 30 str.
- Jackson R. B., Banner J. L., Jobbágy E. G., Pockman W. T., Wall D. H. 2002. Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature*, 418: 623-626
- Jackson R. B., Schenk H. J., Jobbágy E. G., Canadell J., Colello G. D., Dickinson R. E., Field C. B., Friedlingstein P., Heimann M., Hibbard K., Kicklighter D. W., Kleidon A., Neilson R. P., Parton W. J., Sala O. E., Sykes M. T. 2000. Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models. *Ecological Applications*, 10, 2: 470-483
- Janeš D. 2008. Odkrivanje novih protimikrobnih učinkovin v lesnih glivah. *Farmacevtski vestnik*, 59: 239-244
- Janssens F., Peeters A., Tallowin J. R. B., Bakker J.P., Bekker R.M., Fillat F., Oomes M. J.M. 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil*, 202, 1: 69-78
- Jastrow J. D., Amonette J. E., Bailey V. L. 2007. Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration. *Climatic Change*, 80, 1: 5-23
- Jobbágy E. G., Jackson J. B. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10, 2: 423-436
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 3: 373-386
- Kaligarič M. 1997. Rastlinstvo primorskega Krasa in slovenske Istre: travniki in pašniki. Koper, Zgodovinsko društvo za južno Primorsko: 111 str.

- Kaligarič M., Culiberg M., Kramberger B. 2006. Recent vegetation history of the North Adriatic grasslands: expansion and decay of an anthropogenic habitat. *Folia Geobotanica*, 41: 241-258
- King J. S., Allen H. L., Dougherty P., Strain B. R. 1997. Decomposition of roots in loblolly pine: Effects of nutrient and water availability and root size class on mass loss and nutrient dynamics. *Plant and Soil*, 195 1: 171-184
- Knorr M., Frey S. D., Curtis P. S., 2005. Nitrogen additions and litter decomposition: a meta analysis. *Ecology*, 86, 12: 3252-3253
- Kuperman, R. G., Edwards, C. A., 1997. Effects of acidic deposition on soil invertebrates and microorganisms. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, 148: 35-137
- Latter F. M., Howson G., Howard D. M., Scott W. A. 1998. Longterm study of litter decomposition on a Pennine peat bog: which regression? *Oecologia*, 113, 1: 94-103
- Lavelle P., Bignell D., Lepage M. 1997. Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33, 4: 159-193
- Lavelle P., Decaëns T., Aubert M., Barot S., Blouin M., Bureau F., Margerie P., Mora P., Rossi J. 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42, 1: 3-15
- Lavrenčič A. 2003. Vaje pri predmetu Prehrana domačih živali. Ljubljana, Veterinarska fakulteta: 115 str.
- Leštan. D. 2002. Ekopedologija.
<http://web.bf.uni-lj.si/cpvo/Novo/PDFs/TalniOrganizmi.pdf> (27. april 2016)
- Lipson D. A., Schmidt S. K., Monson R. K. 1999. Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. *Ecology*, 80, 5: 1623-1631.
- Liski J., Palosuo T., Peltoniemi M., Sievänen R. 2005. Carbon and decomposition model Yasso for forest soils. *Ecological modelling*, 189 1-2: 168-182
- Liu P., Sun O. J., Huang J., Linghao L., Han X. 2007. Nonadditive effects of litter mixtures on decomposition and correlation with initial litter N and P concentrations in grassland plant species of northern China. *Biology and Fertility of Soils*, 44, 1: 211-216

- Ludovici K. H., Kress L. W. 2006. Decomposition and nutrient release from fresh and dried pine root under two fertilizer regimes. *Canadian journal of forest research*, 36, 1: 105-111
- Manning P., Saunders M. Bardgett R. D., Bonkowski M., Bradford M. A., Ellis R. J., Kandeler E., Marhan S., Tscherko D. 2008. Direct and indirect effects of nitrogen deposition on litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, 3: 688-698
- Martinčič A., Wraber T., Jogan N., Podobnik A., Ravnik V., Turk B., Vreš B., Frajman B., Strgulc-Krajšek S., Trčak B., Bačič T, Fischerm M. A., Eler K. 2007. Mala flora Slovenije: ključ za določanje praprotnic in semenk. 4. izdaja. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 967 str.
- Mary B., Recous S., Darwis D., Robin D. 1996. Interactions between decomposition of plant residues and nitrogen cycling in soil. *Plant and Soil*, 181, 1: 71-82
- McCarron J. K., Knapp A. K., Blair J. M. 2003. Soil C and N responses to woody plant expansion in a mesic grassland. *Plant and Soil*, 257, 1: 183-192
- McClaugherty C. A. 1983. Soluble polyphenols and carbohydrates in throughfall and leaf litter decomposition. *Acta Oecologica* 4: 375-385
- Melillo J. M., Aber J. D., Linkins A. E., Ricca A., Fry B., Nadelhoffer K. J. 1989. Carbon and nitrogen dynamics along the decay continuum - plant litter to soil organic matter. *Plant Soil*, 115, 2: 189-198
- Melillo J. M., Aber J. D., Muratore J. F. 1982. Nitrogen and Lignin Control of Hardwood Leaf Litter Decomposition Dynamics. *Ecology*, 63, 3: 621-626
- Moiser A. R. 1998. Soil processes and global change. *Biology and Fertility of Soils*, 27, 3: 221-229
- Moorhead D. L., Reynolds J. F. 1991. A general model of litter decomposition in the northern Chihuahuan Desert. *Ecological Modelling*, 56, 1-4: 197-219
- Moro M.J., Domingo F. 2000. Litter decomposition in four woody species in a Mediterranean climate: weight loss, N and P dynamics. *Annals of Botany*, 86, 6: 1065-1071
- Neher D. A., Barbercheckb M. E., El-Allaf S. M., Ana O. 2003. Effects of disturbance and ecosystem on decomposition. *Applied Soil Ecology*, 23, 2: 165-179
- Oades J. M. 1988. The retention of organic matter in soils. *Biogeochemistry*, 5, 1: 35-70

- Osono T., Takeda H. 2004. Accumulation and release of nitrogen and phosphorus in relation to lignin decomposition in leaf litter of 14 tree species. *Ecological research*, 19, 6: 593-602
- Osono T., Takeda H., Azuma J. 2008. Carbon isotope dynamics during leaf litter decomposition with reference to lignin fractions. *Ecological research*, 23, 1: 51-55
- Pacala, S. W., Hurtt G. C., Houghton R. A., Birdsey R. A., Heath L., Sundquist E. T., Stallard R. F., Baker D., Peylin P., Moorcroft P., Caspersen J., Shevliakova E., Harmon M. E., Fan S. M., Sarmiento J. L., Goodale C., Field C. B., Gloor M., Schimel D. 2001. Consistent Land- and Atmosphere-Based U.S. Carbon Sink Estimates. *Science* 292, 5525: 2316-2320
- Painter E. L., Detling J. K., Steingraeber D. A. 1993. Plant morphology and grazing history: relationships between native grasses and herbivores. *Vegetation*, 106, 1 :37-62
- Palm C. A., Sanchez P. A. 1991. Nitrogen release from the leaves of some tropical legumes as affected by their lignin and polyphenolic contents. *Soil Biology and Biochemistry*, 23, 1: 83-88
- Parton W. J., Schimel D. S., Cole C. V., Ojima D. S. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Science Society of America Journal*, 51, 5: 1173-1179
- Pipenbaher N., Kaligarič M., Škornik S. 2011. Floristic and functional comparison of karst pastures and karst meadows from the North Adriatic Carst.Postojna. *Acta Carsologica*, 40, 3: 515-525
- Plestenjak G. 2013. Prispevek biogenih in geogenih virov k sproščanju CO² iz tal zaraščajočih kraških pašnikov. Doktorska disertacija. (Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta). Ljubljana: 93 str.
- Plestenjak G., Eler K., Vodnik D., Ferlan M., Čater M., Kanduč T., Simončič P., Ogrinc N. 2012. Sources of soil CO² in calcareous grassland with woody plant encroachment. *Journals of Soils and Sediments*, 12, 9: 1327-1338
- Post W. M., Kwon K. C. 2000. Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential. *Global Change Biology*, 6, 3: 317-327
- Quested H. M., Callaghan T. V., Cornelissen J. H. C., Press M. C. 2005. The Impact of Hemiparasitic Plant Litter on Decomposition: Direct, Seasonal and Litter Mixing Effect. *Journal of Ecology*, 93, 1: 87-98

- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/> (15. 5. 2015)
- Raich J. W., Schlesinger, W. H. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus Series B*, 44, 2: 81-99
- Repolusk, P. 1998. Podgorski kras, Čičarija in Podgrajsko podolje. V: Slovenija - pokrajina in ljudje. Perko D., Orožen Adamič M. (ur.). Ljubljana, Mladinska knjiga: 258-267
- Scherer-Lorenzen M., Palmborg C., Prinz A., Schulze E. D. 2003. The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands. *Ecology*, 84, 6: 1539-1552
- Schimel D. S., House J. I., Hibbard K. A., Bousquet P., Ciais P., Peylin P., Braswell B. H., Apps M. J., Baker D., Bondeau A., Canadell J., Churkina G., Cramer W., Denning A. S., Field C. B., Friedlingstein P., Goodale C., Heimann M., Houghton R. A., Melillo J. M., Moore B., Murdiyarso D., Noble I., Pacala S. W., Prentice I. C., Raupach M. R., Rayner P. J., Scholes R. J., Steffen W. L., Wirth C. 2001. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 414: 169-172
- Schnitzer M. 1991. Soil organic matter-the next 75 years. *Soil Science*, 151, 1: 41-58
- Schulze E. D, Beck E. Müller-Hohenstein K. 2005. *Plant Ecology*. Berlin, Heidelberg, Springer: 702 str.
- Semmartin M., Garibaldi L. A., Chaneton E. J. 2008. Grazing history effects on above- and below-ground litter decomposition and nutrient cycling in two co-occurring grasses. *Plant and Soil*, 303, 1: 177-189
- Silver W. L., Miya R. K. 2001. Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia*, 129, 3: 407-419
- Steffen K. T., Cajthaml T., Šnajdr J., Baldrian P. 2007. Differential degradation of oak (*Quercus petraea*) leaf litter by litterdecomposing basidiomycetes. *Research in Microbiology*, 158, 5: 447- 455
- Stevenson F. J. 1994. *Humus Chemistry: Genesis, Composition Reactions*. II. izdaja. New York, John Wiley and Sons: 496. str.
- Taylor B. R., Parkinson D., Parsons W. F. J. 1989. Nitrogen and lignin as predictors of litter decay rates: A microcosm test. *Ecology*, 70, 1: 97-104

- Trontelj P. 2000. Kras. V: Mednarodno pomembna območja za ptice v Sloveniji. Polak S. (ur.). Ljubljana, DOPPS: 51-64
- Trumbore S. E. 1993. Comparison of carbon dynamics in tropical and temperate soils using radiocarbon measurements. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 2: 275-290
- Trumbore S. E., Harden J. W. 1997. Accumulation and turnover of carbon in organic and mineral soils of the BOREAS northern study area. *Journal of Geophysical Research*, 102, D24: 28817-28830
- Valachovic Y. S., Caldwell B. A., Cromack K. Jr., Griffiths R. P. 2004. Leaf litter chemistry controls on decomposition of Pacific Northwest trees and woody shrubs. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 10:2131-2147
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenko J., Melillo J. M. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 277, 5325: 494-499
- Waldrop M. P., Zak D. R., Singsabaugh R. L., Gallo M., Lauber C. 2004. Nitrogen deposition modifies soil carbon storage through changes in microbial enzymatic activity. *Ecological Applications*, 14, 4: 1172-1177
- Wallman P., Belyazid S., Svensson M. G. E., Sverdrup H. 2006. DECOMP - a semi-mechanistic model of litter decomposition. *Environmental Modelling & Software*, 21, 1: 33-44
- Wallman P., Svensson M.G.E., Sverdrup H., Belyazid S. 2005. ForSafe - an integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments, *Forest Ecology and Management*, 207, 1-2: 19-36
- Wedderburn M. E., Carter J. 1999. Litter decomposition by four functional tree types for use in silvopastoral systems. *Soil Biology and Biochemistry*, 31, 3: 455-461
- Wickland K. P., Neff J. C. 2008. Decomposition of soil organic matter from boreal black spruce forest: environmental and chemical controls. *Biogeochemistry*, 87, 1: 29-47
- Zak D. R., Tilman D., Parmenter R. R., Rice C. W., Fisher F. M., Vose J., Milchunas D., Martin C. W. 1994. Plant production and soil microorganisms in late-successional ecosystems: a continental-scale study. *Ecology*, 75, 8: 2333-2347

ZAHVALA

Zahvaljujem se vsem, ki ste mi pomagali pri načrtovanju in izvedbi raziskave.

Posebna zahvala gre mentorju, doc. dr. Klemnu Elerju, za usmerjanje proti cilju, izčrpne razprave, pomoč pri raziskavi in poglobljen pregled magistrskega dela. Hvala tudi vsem članom komisije za komentarje in predloge, zaradi katerih je to magistrsko delo kvalitetnejše.

Dr. Levartovi in dr. Lavrenčiču iz Oddelka za zootehniko na BF se zahvaljujem za konstruktivno razpravo ob rezultatih analize vsebnosti lignina. Dr. Aniti Jug pa za osvežitev znanja statistike.

Za pomoč pri obdelavi vzorcev se zahvaljujem Urši Kačar in Evi Pavlovič.

Hvala tudi vsem iz Aquariusu, ker so me razbremenili, ko sem potrebovala čas da spišem tole nalogo.

Neskončna hvala družini, ki me je vseskozi podpirala, še posebej Roku, ki mi je pomagal ob zagatah s podatki. Hvala tudi staršem za občasno »špikanje«, kar je bilo dodatna motivacija, da zaključim to nalogo ☺.

PRILOGA A

Preostanek mase materiala izpostavljenega razgradnji, glede na podatek o masi pred izpostavitvijo razgradnji.

LOKACIJA	ČAS	PREOSTANEK MASE (%±SE)												
	MATERIAL	45 dni	60 dni	90 dni	120 dni	135 dni	180 dni	240 dni	270 dni	360 dni	480 dni	540 dni	600 dni	720 dni
GOZD	standard	94,2 ± 0,3		88,9 ± 1,4		88,8 ± 2,1	81,1 ± 2,7		47 ± 3,9	36,8 ± 6,5		10 ± 2,9		
	zeli, nadzemno	85 ± 0,3		78,6 ± 0,3		75 ± 1,2	71,4 ± 0,6		62,2 ± 1	50,3 ± 6,1		54,8 ± 2,1		
	zeli, podzemno	96,4 ± 2,3		97,8 ± 1,6		84,1 ± 2,4	81,2 ± 3,1		67,3 ± 1,8	68,3 ± 2		69,1 ± 3,8		
	hrast, listi		90,2 ± 0,9		91,6 ± 1,8			80,5 ± 1,3		73,1 ± 1,6	56,6 ± 3,2		51,3 ± 2,5	30 ± 2,5
	hrast, korenine		90,5 ± 0,5		88,7 ± 0,2			78 ± 0,4		71,2 ± 0,7	68,9 ± 1,6		61,6 ± 0,8	58,2 ± 0,8
	hrast, vejice		89,3 ± 0,4		87,6 ± 0,2			78,7 ± 0,7		74,6 ± 2,2	72,9 ± 1,7		63,2 ± 1,7	54 ± 1,7
	jesen, listi		83,2 ± 2,2		74,8 ± 2,5			63,2 ± 0,8		66 ± 7,8	50,3 ± 2,1		39,2 ± 2,8	40,2 ± 2,8
	ruj, listi		69,9 ± 1		60,8 ± 2,7			50,6 ± 2,5		43,1 ± 2,9	34 ± 2,2		19,4 ± 2,1	19,8 ± 2,1
VRZEL	standard	94,6 ± 0,4		94 ± 0,4		92,7 ± 1	89,6 ± 1,2		78,4 ± 3,9	76,1 ± 2		54,9 ± 0,9		
	zeli, nadzemno	83,7 ± 0,9		80 ± 0,7		74,5 ± 0,9	69,6 ± 0,4		62,7 ± 1,1	61,4 ± 2		53,8 ± 2,8		

Se nadaljuje...

LOKACIJA	ČAS	PREOSTANEK MASE (%±SE)												
	MATERIAL	45 dni	60 dni	90 dni	120 dni	135 dni	180 dni	240 dni	270 dni	360 dni	480 dni	540 dni	600 dni	720 dni
VRZEL	zeli, podzemno	100,4 ± 0,9		95,9 ± 1,6		82,7 ± 2,6	82,3 ± 3,9		75,8 ± 1,1	63,1 ± 2,5		66,2 ± 2,2		
	hrast, listi		86,3 ± 0,5		83,8 ± 0,7			83 ± 2,5		71,4 ± 0,5	64 ± 1,4		58,5 ± 1,9	48,5 ± 1,5
	hrast, korenine		91,9 ± 1,2		90,4 ± 0,4			76,1 ± 0,7		68,7 ± 0,5	67,5 ± 0,9		59,6 ± 1,4	50,9 ± 3,3
	hrast, vejice		87,9 ± 0,2		86 ± 0,4			84 ± 0,3		80,6 ± 0,8	77,7 ± 0,4		74 ± 0,7	65,1 ± 1,8
	jesen, listi		82,3 ± 2,6		78,3 ± 1			75,7 ± 1,5		68,6 ± 0,8	56,7 ± 1,4		49,9 ± 2,2	49,7 ± 2,6
	ruj, listi		59,9 ± 1,8		57,3 ± 0,6			48,4 ± 2,1		46,2 ± 2,4	33 ± 1,3		26,7 ± 2	18,6 ± 1,9
PAŠNIK	standard	93,8 ± 0,2		91,5 ± 0,8		90,7 ± 0,9	90,2 ± 1,2		90 ± 1,4	84,7 ± 2,1		80,6 ± 1,9		
	zeli, nadzemno	79,6 ± 0,3		77,4 ± 0,8		76,1 ± 0,2	72,3 ± 2,4		59,3 ± 0,7	57,8 ± 1		50,1 ± 1,1		
	zeli, podzemno	99,5 ± 1,8		99,2 ± 2,6		92,8 ± 2,7	84,2 ± 2,6		68,7 ± 1,3	62,8 ± 1		67,8 ± 2,9		

PRILOGA B

Rezultati analiz vsebnosti dušika v vzorcih opada. Analize so bile izvedene na vzorcih opada (brez beljene celuloze) za vse obravnavane podploskve, in sicer za časovne intervale 0 dni, 120 dni, 360 dni in 720 dni za materiale drevesnih vrst ter za časovne intervale 0 dni, 90 dni, 270 dni, 360 dni in 540 dni za materiale zeli.

LOKACIJA	ČAS MATERIAL	DUŠIK (% ± SE)						
		0 dni	90 dni	120 dni	270 dni	360 dni	540 dni	720 dni
GOZD	zeli, nadzemno	0,95 ± 0,04	1,06 ± 0,04		1,38 ± 0,09	1,43 ± 0,17	1,45 ± 0,01	
	zeli, podzemno		0,95 ± 0,04		1,21 ± 0,08	1,04 ± 0,03	0,95 ± 0,1	
	hrast, listi	1 ± 0,08		1,18 ± 0,05		1,37 ± 0,06		1,54 ± 0,11
	hrast, korenine	0,55 ± 0,02		0,56 ± 0,02		0,71 ± 0,04		0,87 ± 0,1
	hrast, vejice	0,82 ± 0,02		0,83 ± 0,05		0,97 ± 0,05		1,2 ± 0,11
	jesen, listi	0,71 ± 0,01		1,07 ± 0,15		1,5 ± 0,1		1,9 ± 0,04
	ruj, listi	0,46 ± 0,01		0,68 ± 0,08		1,21 ± 0,12		1,49 ± 0,3
VRZEL	zeli, nadzemno	0,95 ± 0,04	0,99 ± 0,01		1,23 ± 0,06	1,35 ± 0,11	1,41 ± 0,06	
	zeli, podzemno		0,93 ± 0,19		1,04 ± 0,11	1,04 ± 0,11	1,04 ± 0,08	
	hrast, listi	1 ± 0,08		1,16 ± 0,02		1,33 ± 0,04		1,94 ± 0,04
	hrast, korenine	0,55 ± 0,02		0,58 ± 0,02		0,69 ± 0,01		0,88 ± 0,05
	hrast, vejice	0,82 ± 0,02		0,8 ± 0,02		0,83 ± 0,03		1,04 ± 0,1
	jesen, listi	0,71 ± 0,01		0,96 ± 0,04		1,07 ± 0,16		1,7 ± 0,06
	ruj, listi	0,46 ± 0,01		0,69 ± 0,04		0,92 ± 0,1		1,46 ± 0,01
PAŠNIK	zeli, nadzemno	0,75 ± 0,03	0,72 ± 0,05		0,9 ± 0,12	0,76 ± 0,01	0,91 ± 0,07	
	zeli, podzemno	0,92 ± 0	0,7 ± 0,08		0,89 ± 0,3	0,88 ± 0,03	1,06 ± 0,25	

PRILOGA C

Rezultati izračuna C/N razmerja. Izračun je bil izveden za vzorce opada (brez beljene celuloze) za vse obravnavane podploskve, in sicer za časovne intervale 0 dni, 120 dni, 360 dni in 720 dni za materiale drevesnih vrst ter za časovne intervale 0 dni, 90 dni, 270 dni, 360 dni in 540 dni za materiale zeli.

LOKACIJA	ČAS MATERIAL	RAZMERJE C/N (povprečna vrednost ± SE)						
		0 dni	90 dni	120 dni	270 dni	360 dni	540 dni	720 dni
GOZD	zeli, nadzemno	51,4 ± 1,4	45,9 ± 1,5		34,8 ± 1,2	31,1 ± 0,7	28,3 ± 0,7	
	zeli, podzemno		44,5 ± 3,3		39,6 ± 0,5	42 ± 2	46,1 ± 3,7	
	hrast, listi	51,2 ± 2,3		41,8 ± 0,2		33,7 ± 1,9		25,7 ± 0,8
	hrast, korenine	87,5 ± 1		82,9 ± 1		65,2 ± 2,3		52,2 ± 3,5
	hrast, vejice	59,3 ± 0,6		59,2 ± 1,7		50,5 ± 1,5		38,2 ± 1,6
	jesen, listi	66,4 ± 0,6		46,8 ± 4,7		31,7 ± 1,3		21,7 ± 0,1
	ruj, listi	106,1 ± 1,9		72,3 ± 4,1		38,5 ± 1,4		20,5 ± 0,4
VRZEL	zeli, nadzemno	51,4 ± 1,4	50,2 ± 0,1		39,8 ± 1,5	35,3 ± 0,4	34,7 ± 1	
	zeli, podzemno		40,1 ± 2,8		39,8 ± 3,7	42,9 ± 2,7	41,8 ± 2,1	
	hrast, listi	51,2 ± 2,3		43 ± 0,6		37,9 ± 0,8		24,8 ± 0,3
	hrast, korenine	87,5 ± 1		78,1 ± 2,5		67,2 ± 1		54,6 ± 1,5
	hrast, vejice	59,3 ± 0,6		60,9 ± 0,7		58,3 ± 1,3		46,7 ± 2
	jesen, listi	66,4 ± 0,6		50,7 ± 1,1		44,7 ± 4		26,4 ± 0,5
	ruj, listi	106,1 ± 1,9		70,4 ± 2,1		53 ± 3,7		29,8 ± 0,2
PAŠNIK	zeli, nadzemno	65 ± 1,6	68,7 ± 1,8		55,6 ± 4,3	65,3 ± 1,1	56,7 ± 3,2	62,3 ± 1,7
	zeli, podzemno	49 ± 0	65,7 ± 4,4		57,6 ± 12,6	50,5 ± 1,5	43,9 ± 8,5	54 ± 3,9

PRILOGA D

Rezultati analiz vsebnosti v kislem detergentu netopnega lignina (KDL) v vzorcih opada. Analize so bile izvedene na vzorcih opada (brez celuloze) za vse obravnavane podploskve, in sicer za časovne intervale 0 dni, 360 dni in 720 dni za materiale drevesnih vrst ter v časovnih intervalih 0 dni, 360 dni in 540 dni za materiale zeli.

LOKACIJA	ČAS MATERIAL	V KISLEM DETERGENTU NETOPEN LIGNIN (%±SE)			
		0 dni	360 dni	540 dni	720 dni
GOZD	zeli, nadzemno	11,48 ± 0,22	14,29 ± 2,78	13,04 ± 1,89	11,48 ± 0,23
	zeli, podzemno	/	18,18 ± 1,66	17,47 ± 0,62	
	hrast, listi	23,64 ± 1,23	18,29 ± 2,5		13,93 ± 0,54
	hrast, korenine	18,17 ± 1,22	20,63 ± 1,69		21,12 ± 2,34
	hrast, vejice	22,62 ± 0,94	23,33 ± 1,22		16,29 ± 0,4
	jesen, listi	13,02 ± 0,11	18,86 ± 1,51		14,64 ± 1,7
	ruj, listi	8,88 ± 1,07	20,73 ± 1,93		13,16 ± 5,43
VRZEL	zeli, nadzemno	11,48 ± 0,22	11,7 ± 1,22	14,79 ± 1,62	
	zeli, podzemno	/	18,77 ± 1,79	19,39 ± 0,61	
	hrast, listi	23,64 ± 1,23	15,89 ± 0,53		18,48 ± 1,81
	hrast, korenine	18,17 ± 1,22	23,2 ± 1,46		24,22 ± 1,5
	hrast, vejice	22,62 ± 0,94	22,76 ± 0,97		20,6 ± 2,44
	jesen, listi	13,02 ± 0,11	18,45 ± 2,86		14,4 ± 2,17
	ruj, listi	8,88 ± 1,07	23,52 ± 1,12		15,49 ± 4,18
PAŠNIK	zeli, nadzemno	10,21 ± 0,24	9,51 ± 0,82	13,55 ± 0,94	
	zeli, podzemno	14,5 ± 0	17,69 ± 0,19	16,53 ± 1,54	

PRILOGA E

Rezultati zračuna lignin/N razmerja. Izračun je bil izveden za vzorce opada (brez beljene celuloze) za vse obravnavane podploskve, in sicer za časovne intervale 0 dni, 360 dni in 720 dni za materiale drevesnih vrst ter v časovnih intervalih 0 dni, 360 dni in 540 dni za materiale zeli.

LOKACIJA	ČAS MATERIAL	RAZMERJE LIGNIN : DUŠIK (povprečna vrednost ± SE)			
		0 dni	360 dni	540 dni	720 dni
GOZD	zeli, nadzemno	12,2 ± 1	9,9 ± 2,9	9 ± 2,3	
	zeli, podzemno		17,5 ± 2,4	18,5 ± 1,7	
	hrast, listi	23,6 ± 2,3	13,4 ± 3,4		9,1 ± 0,2
	hrast, korenine	33 ± 4,2	29,2 ± 3,9		24,2 ± 2,4
	hrast, vejice	27,5 ± 2,5	24 ± 1		13,6 ± 1,7
	jesen, listi	18,3 ± 2,6	12,6 ± 2		7,7 ± 1,4
	ruj, listi	19,4 ± 4,5	17,1 ± 1,5		8,3 ± 4,3
VRZEL	zeli, nadzemno	12,2 ± 1	9,9 ± 2,9	9 ± 2,3	
	zeli, podzemno		17,5 ± 2,4	18,5 ± 1,7	
	hrast, listi	23,6 ± 2,3	13,4 ± 3,4		9,1 ± 0,2
	hrast, korenine	33 ± 4,2	29,2 ± 3,9		24,2 ± 2,4
	hrast, vejice	27,5 ± 2,5	24 ± 1		13,6 ± 1,7
	jesen, listi	18,3 ± 2,6	12,6 ± 2		7,7 ± 1,4
	ruj, listi	19,4 ± 4,5	17,1 ± 1,5		8,3 ± 4,3
PAŠNIK	zeli, nadzemno	13,6 ± 0,6	12,6 ± 1,9	15,1 ± 2,9	
	zeli, podzemno	15,8 ± 0	20 ± 3	16,7 ± 6,9	

PRILOGA F

Rezultati analiz $\delta^{13}\text{C}$ vrednosti organskega ogljika v opadu. Analize so bile izvedene na vzorcih iz vseh obravnavanih podploskev, v časovnih intervalih 0 dni, 120 dni, 360 dni in 720 dni za materiale drevesnih vrst ter v časovnih intervalih 0 dni, 90 dni, 270 dni in 540 dni za materiale zeli in celulozo.

LOKACIJA	ČAS MATERIAL	$\delta^{13}\text{C}$ (‰±SE)						
		0 dni	90 dni	120 dni	270 dni	360 dni	540 dni	720 dni
GOZD	standard	-24,18 ± 0,08	-24,83 ± 0,68	/	-24,21 ± 0,1	/	-24,82 ± 0,29	/
	zeli, nadzemno	-26,31 ± 0,1	-26,62 ± 0,13	/	-26,92 ± 0,06	/	-27,48 ± 0,13	/
	zeli, podzemno	/	-25,04 ± 0,51	/	-26,52 ± 0,03	/	-26,29 ± 0,2	/
	hrast, listi	-27,79 ± 0,17	/	-27,93 ± 0,03	/	-27,77 ± 0,2	/	-27,79 ± 0,1
	hrast, korenine	-26,28 ± 0,18	/	-25,92 ± 0,06	/	-26,15 ± 0,07	/	-26,66 ± 0,18
	hrast, vejice	-26,2 ± 0,28	/	-25,89 ± 0,12	/	-26,68 ± 0,1	/	-26,21 ± 0,18
	jesen, listi	-25,67 ± 0,09	/	-26,08 ± 0,14	/	-26,29 ± 0,15	/	-26,54 ± 0,09
	ruj, listi	-27,31 ± 0,16	/	-27,45 ± 0,13	/	-27,67 ± 0,18	/	-27,17 ± 0,14
VRZEL	standard	-24,18 ± 0,08	-24,01 ± 0,06	/	-25,29 ± 0,78	/	-24,42 ± 0,1	/
	zeli, nadzemno	-26,31 ± 0,1	-26,78 ± 0,13	/	-26,93 ± 0,06	/	/	/

Se nadaljuje...

LOKACIJA	ČAS MATERIAL	$\delta^{13}\text{C}$ (‰±SE)						
		0 dni	90 dni	120 dni	270 dni	360 dni	540 dni	720 dni
VRZEL	zeli, podzemno	/	-26,05 ± 0,11	/	-26,18 ± 0,1	/	-26,18 ± 0,22	/
	hrast, listi	-27,79 ± 0,17	/	-27,57 ± 0,17	/	-28,14 ± 0,26	/	-27,83 ± 0,06
	hrast, korenine	-26,28 ± 0,18	/	-25,83 ± 0,08	/	-26,26 ± 0,24	/	-27,05 ± 0,03
	hrast, vejice	-26,2 ± 0,28	/	-26,16 ± 0,09	/	-26,66 ± 0,55	/	-26,2 ± 0,16
	jesen, listi	-25,67 ± 0,09	/	-25,77 ± 0,1	/	-26,02 ± 0,15	/	-26,24 ± 0,1
	ruj, listi	-27,31 ± 0,16	/	-27,23 ± 0,06	/	-27,42 ± 0,18	/	-27,67 ± 0,07
PAŠNIK	standard	-24,18 ± 0,08	-24,13 ± 0,08	/	-24,36 ± 0,02	/	-24,49 ± 0,05	/
	zeli, nadzemno	-26,89 ± 0,24	-26,82 ± 0,1	/	-27,29 ± 0,13	/	-27,53 ± 0,15	/
	zeli, podzemno	/	-26,08 ± 0,6	/	-26,95 ± 0,1	/	-26,6 ± 0,5	/