

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**  
**Přírodovědecká fakulta**

katedra fyzické geografie a geoekologie

Studijní program: Geografie

Studijní obor: Fyzická geografie a geoekologie



Michal Růžek

**ZÁSoby A TOKY UHLÍKU A DUSÍKU VE DVOU LESNÍCH  
EKOSYSTÉMECH KRUŠNÝCH HOR**

**CARBON AND NITROGEN POOLS AND FLUXES OF TWO FOREST  
ECOSYSTEMS IN THE ORE MOUNTAINS**

*Diplomová práce*

Praha 2016

Vedoucí diplomové práce: Mgr. Filip Oulehle, PhD.

## **Zadání diplomové práce**

### **Téma práce:**

Zásoby a toky uhlíku a dusíku ve dvou lesních ekosystémech Krušných hor

### **Cíle práce:**

Cílem práce je stanovení zásob uhlíku (C) a dusíku (N) v biomase a půdě smrkového a bukového porostu, vyčíslení hlavních toků C a N v lesních ekosystémech a jejich srovnání.

### **Použité metody, zájmové území, datové zdroje:**

V rámci práce bude provedena rešerše literatury se zaměřením vlivu porostu na toky C a N v lesních ekosystémech.

Práce bude prováděna na výzkumné ploše Načetín v Krušných horách. Student se bude podílet na pravidelném odběru vzorků ze studovaných lokalit. Tato měření zahrnují:

- pravidelné odběry nadzemního opadu, podkorunových srážek a půdních vod z nadložního humusu a z minerální půdy (- 30 cm),
- měsíční jednorázové a kampaňové měření půdní respirace pomocí systému Li-COR,
- půlroční odběry nadložních organických horizontů.

Dále se student bude podílet na zpracování odebraných vzorků na pracovišti České geologické služby, vyhodnocení a interpretaci získaných dat. Mimo přímého sběru dat v terénu bude student dále využívat již dalších dat ČGS a klimatických dat z ČHMÚ. Výsledkem bude vyčíslení zásob a toků C a N v rámci dvou lesních ekosystémů.

Datum zadání: 15.12. 2014

Jméno studenta: Michal Růžek

Podpis studenta: .....

Jméno vedoucího práce: Filip Oulehle

Podpis vedoucího práce: .....

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem předkládanou diplomovou práci vypracoval samostatně a použil jen uvedené prameny a literaturu. Svoluji k zapůjčení této práce pro studijní účely a souhlasím s tím, aby byla řádně vedena v evidenci vypůjčovatelů.

V Praze dne 15. srpna 2016

.....

podpis

Zde bych chtěl poděkovat svému školiteli Mgr. Filipu Oulehlemu, PhD. za cenné rady, připomínky, pomoc a trpělivost, kterou mi věnoval. Dále pak Ing. Oldřichu Myškovi za pomoc s odběrem a analýzou vzorků a všem, kdo mě v průběhu práce podporovali. Bez nich by tato práce nevznikla.

Tato práce by také nevznikla bez podpory grantu PCIG13-GA-2013-618430 uděleného v rámci projektu EU 7FP - People Programme (Marie Curie Actions).

## **Abstrakt**

### **ZÁSObY A TOKY UHLÍKU A DUSÍKU VE DVOU LESNÍCH EKOSYSTÉMECH KRUŠNÝCH HOR**

S rostoucími koncentracemi CO<sub>2</sub> v atmosféře jsou v poslední době uvažovány lesní ekosystémy jako místo pro sekvestraci C. Existují však rozdíly mezi jehličnany a listnáči ve vlivu na toky C a N v rámci lesních ekosystémů, které ovlivňují i zásoby uhlíku (C) a dusíku (N) v půdě. V přirozené čisté bučině a hospodářské monokulturní smrčině na výzkumných plochách České geologické služby v Krušných horách byly zkoumány toky a zásoby C a N. Byly zkoumány jak vstupy (podkorunové srážky, nadzemní opad), tak i výstupy z ekosystémů (půdní respirace, odtok půdní vodou). Dále byly stanoveny zásoby C a N v živé biomase stromů a půdě. Ve vstupech byl ve smrčině zaznamenán signifikantně vyšší tok DOC z podkorunových srážek a v bučině tok C z nadzemního opadu, u výstupů pak ve smrku vyšší odtok DOC, DON a NH<sub>4</sub> z O horizontu a v buku odtok NO<sub>3</sub><sup>-</sup> z minerální půdy. Ačkoliv nebyl zaznamenán téměř žádný rozdíl v půdní respiraci, podíl dílčích zdrojů na celkové respiraci se liší. Větší zásoby C a N v biomase a půdě byly zjištěny v bukovém lese.

**Klíčová slova:** uhlík, dusík, druhové složení stromů, koloběh živin, půda, biogeochemie

## **Abstract**

### **CARBON AND NITROGEN POOLS AND FLUXES OF TWO FOREST ECOSYSTEMS IN THE ORE MOUNTAINS**

With increasing atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations, forest ecosystems are considered for their sequestration ability. However, there are differences between coniferous and deciduous tree species in their impact on the carbon (C) and nitrogen (N) fluxes within forest ecosystems, which influence soil carbon and nitrogen pools. In natural beech and monoculture spruce stands on research sites of Czech Geological Survey in the Ore Mountains, C and N fluxes and pools were investigated. There were investigated ecosystem inputs (C, N, in throughfall, litterfall) as well as outputs (soil respiration, concentrations of C, N in seepage water discharge). Further, C and N pools of living biomass and soils were determined. Throughfall DOC was significantly higher in the spruce stand, on the other hand litterfall C flux showed the opposite relationship. At output, DOC, DON and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> discharge fluxes from O horizon were significantly higher in the spruce stand whereas in the beech stand higher NO<sub>3</sub><sup>-</sup> flux from mineral soil was recorded. Soil respiration was quite similar in the both stands, however different parts of original sources of respiration among tree species were different. Beech stand has larger pools of carbon and nitrogen in biomass and soil.

**Key words:** carbon, nitrogen, tree species, nutrient cycling, soil, biogeochemistry

Obsah	
Seznam obrázků.....	8
Seznam tabulek.....	9
1 Úvod.....	10
2 Cykly C a N v lesních ekosystémech a vliv člověka.....	11
2.1 Přírozený cyklus C a N.....	11
2.2 Ovlivnění cyklů C a N lidskou aktivitou.....	12
2.3 Rozdíly mezi porosty.....	15
3 Vliv porostu na ekosystémy.....	16
3.1 Biomasa.....	16
3.2 Půdní organická hmota (SOM).....	17
4 Vliv porostu na látkové toky C a N v lesním ekosystému.....	19
4.1 Vstupy.....	19
4.2 Interní toky.....	21
4.3 Výstupy.....	24
5 Přírodní podmínky.....	30
5.1 Lokalizace místa.....	30
5.2 Historie lokality.....	31
5.3 Geologie.....	32
5.4 Geomorfologie a vývoj reliéfu.....	33
5.5 Klimatické podmínky.....	34
5.6 Hydrologie.....	36
5.7 Půdy.....	37
5.8 Biota.....	39
6 Metodika.....	40
6.1 Měření zásob.....	40
6.2 Měření toků v ekosystémech.....	41
6.3 Statistická.....	48
7 Výsledky.....	49
7.1 Zásoby C a N.....	49
7.2 Toky C a N.....	51
8 Diskuze.....	68
8.1 Toky C a N v porostech.....	68
8.2 Zásoby.....	73
9 Závěr.....	78
10 Použitá literatura a zdroje.....	79

10.1	Seznam použité literatury .....	79
10.2	Ostatní zdroje .....	92
10.3	Použitý software .....	92

## Seznam obrázků

Obrázek 1: Zjednodušený cyklus C a N v lesním ekosystému .....	11
Obrázek 2: Sada měnicích se procesů a ukazatelů při stupních saturace N .....	14
Obrázek 3: Formy unikajícího N z v závislosti na obsahu půdní vody .....	30
Obrázek 4: Lokalizace zkoumaných ploch. ....	31
Obrázek 5: Bukový porost na Načetíně.....	31
Obrázek 6: Smrkový porost na Načetíně.....	31
Obrázek 7: Geologická situace v okolí výzkumných ploch. ....	32
Obrázek 8: Měsíční teploty a srážky za období 2013 až 2015 pro meteorologickou stanici Nová Ves v Horách.....	34
Obrázek 9: Extremita srážek zájmové oblasti během studovaného období.....	35
Obrázek 10: Průměrné měsíční průtoky toku Černá/ Schwarze Pockau v obci Zöblitz za období 1938 - 2012. ....	36
Obrázek 11: Půdní profil pod bukovým porostem.....	37
Obrázek 12: Půdní profil pod smrkovým porostem.....	37
Obrázek 13: Odběrák podkorunových srážek .....	42
Obrázek 14: Terénní meteorologická stanice měřící teplotu a vzdušnou vlhkost.....	42
Obrázek 15: Odběrák nadzemního opadu. ....	42
Obrázek 16: Náhled na rozložení čtverců ve smrkové ploše. ....	43
Obrázek 17: Půdní lyzimetr typu RHIZON®. ....	43
Obrázek 18: Půdní lyzimetr typu PRENART®.....	43
Obrázek 19: Příklad instalovaných půdních lyzimetrů typu RHIZON® z odběrného čtverce. ....	44
Obrázek 20: Příklad sběru vzorků z půdních lyzimetrů typu PRENART® ze 4 odběrných čtverců.....	44
Obrázek 21: Přenosná komora s analyzátozem IRGA používaná při ručním měření.....	45
Obrázek 22: Průchod srážek jednotlivými patry ekosystémů a jejich ztráty. ....	51
Obrázek 23: Vztah mezi stokem po kmeni v bukovém porostu a volnými srážkami. ....	52
Obrázek 24: Roční úhrn srážek na volné, ve smrkové a v bukové ploše.....	53
Obrázek 25: Tok DOC ve srážkách.....	53
Obrázek 26: Tok forem N ve srážkách.....	53
Obrázek 27: Hmotnost ročního opadu v bukovém a smrkovém porostu.....	55
Obrázek 28: Hmotnost C v jednotlivých komponentách nadzemního opadu .....	55
Obrázek 29: Hmotnost N v listovém opadu .....	55
Obrázek 30: Koncentrace C v DOC z půdní vody v O horizontu .....	56
Obrázek 31: Koncentrace měřených forem N v půdní vodě smrkového O horizontu.....	57
Obrázek 32: Koncentrace měřených forem N v půdní vodě bukového O horizontu.....	57
Obrázek 33: Koncentrace DOC v půdní vodě z bukové a smrkové plochy minerálním horizontu.....	57
Obrázek 34: Koncentrace látek obsahujících N v minerálním bukovém horizontu.....	58
Obrázek 35: Koncentrace látek obsahujících N v minerálním smrkovém horizontu.....	58
Obrázek 36: Roční tok C ve formě DOC z O horizontu. ....	59
Obrázek 37: Roční tok měřených forem N z O horizontu. ....	59
Obrázek 38: Roční tok C v minerálním horizontu (-30 cm). ....	60
Obrázek 39: Roční tok N v měřených formách z minerálního horizontu v hloubce 30 cm.....	60
Obrázek 40: Teplota vzduchu a půdy v bukovém porostu.....	61
Obrázek 41: Teplota vzduchu a půdy ve smrkovém porostu.....	61



Obrázek 42: Objemová půdní vlhkost pro půdy v bukovém a smrkovém porostu.....	62
Obrázek 43: Měřená půdní respirace ze smrkového a bukového porostu .....	63
Obrázek 44: Vztah mezi půdní teplotou a půdní respirací. ....	63
Obrázek 45: Vztah mezi půdní vlhkostí a půdní respirací.....	63
Obrázek 46: Exponenciální funkce pro respiraci z bukového porostu .....	64
Obrázek 47: Exponenciální funkce pro respiraci ze smrkového porostu .....	64
Obrázek 48: Porovnání modelovaných funkcí na průměrech z jednotlivých měření. ....	64
Obrázek 49: Modelovaná půdní respirace pro smrkový a bukový porost.....	65
Obrázek 50: Měřené toky a zásoby C v bukovém a smrkovém ekosystému. ....	66
Obrázek 51: Měřené toky a zásoby N v bukovém a smrkovém ekosystému. ....	67

## Seznam tabulek

Tabulka 1: Zařazení studovaných lokalit do systému geomorfologických jednotek. ....	33
Tabulka 2: Průměrná roční teplota vzduchu a úhrn srážek na meteorologické stanici Nová Ves v Horách a na výzkumné ploše Načetín. ....	36
Tabulka 3: Popis půdních vlastností z půdních profilů studovaných ploch.....	38
Tabulka 4: Rovnice použité pro výpočet hmotnosti jednotlivých složek biomasy.....	40
Tabulka 5: Hmotnost jednotlivých komponent biomasy ve smrkovém a bukovém porostu. ....	49
Tabulka 6: Zásoby a koncentrace C a N a poměr C/N v biomase a půdních horizontech (do 40 cm) smrkového a bukového porostu. ....	50
Tabulka 7: Průměrná půdní teplota, parametr $Q_{10}$ , konstanty pro přimykání funkce a vypočtená respirace pro teplotu půdy 10 a 20 °C.....	65
Tabulka 8: Statistická významnost rozdílů měřených proměnných mezi porosty.....	67
Tabulka 9: Srovnání zásob C v biomase buku a smrku s dalšími studii.....	74
Tabulka 10: Srovnání zásob N v biomase buku a smrku s dalšími studii.....	75
Tabulka 11: Srovnání zásob C v půdách pod smrkem a bukem s dalšími studii.....	76
Tabulka 12: Srovnání zásob N v půdách pod smrkem a bukem s dalšími studii.....	77

# 1 Úvod

Uhlík (C) a dusík (N) jsou základními stavebními prvky veškerého života. Jejich vyvážený koloběh vytváří vhodné podmínky životního prostředí na planetě. V posledním století začala lidská aktivita výrazněji promlouvat do globálních koloběhů prvků a v důsledku toho dochází ke změnám v jejich ustálených tocích. Výsledkem jsou problémy zvyšování koncentrací skleníkových plynů v atmosféře vyvolávající změnu klimatu, růst koncentrací N v půdě a vodních ekosystémech způsobující eutrofizaci a ztrátu biodiverzity nebo v nedávné době pro střední Evropu aktuální acidifikace horských ekosystémů (Hruška a Cenciala 2005; Falkowski et al. 2000; Galloway et al. 2004).

Lesní ekosystémy, zaujímající velkou část rozlohy pevniny, představují významné zásobníky C a N jak v nadzemní biomase, tak v půdě. Proto jejich role v celkových cyklech, především C, je považována za významnou. Mohou totiž působit jako účinné místo sekvestrace C. Z tohoto pohledu je významnou složkou C obsažený v organické hmotě, především v půdě. Potenciál půdy při zmírňování následků vyvolané lidskou činností je v současnosti předmětem mnoha výzkumů. Další důležitou funkcí ekosystému je schopnost zadržovat N. Zásoby N a poměr C/N jsou v půdě důležitými parametry pro hodnocení vlivu porostů na fungování ekosystému. Jsou například považovány za indikátory potenciálu sekvestrace C anebo odtoku nitrátů ( $\text{NO}_3^-$ ) z půd. Z části může zadržování C a N v ekosystému záviset na typu porostu.

Buk lesní (*Fagus sylvatica*) a smrk ztepilý (*Picea abies*) jsou v současnosti dvě nejběžnější dřeviny v oblasti střední Evropy. Buk představuje dřevinu přirozeně se vyskytující v oblasti našich vrchovinných až podhorských pásem, zatímco smrk reprezentuje hospodářsky využívanou dřevinu uměle a monokulturně vysazovanou do míst mimo jejich přirozený výskyt, a to často právě na úkor bučin. Vysledování rozdílu v samotných cyklech prvků mezi porosty je přínosné jednak z důvodu porovnání přirozeného a člověkem navozeného stavu, ale také i za účelem stanovení vhodnosti dřeviny k účinnější sekvestraci C.

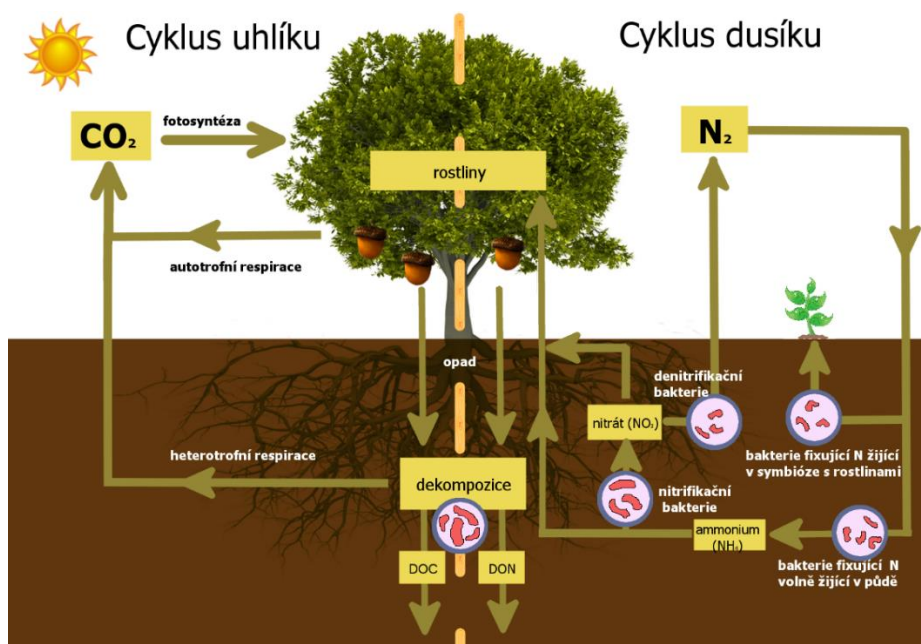
Tato práce je odborným vhledem do studia biogeochemických ale i pedologických a ekologických procesů horských lesů střední Evropy. Měla by tvořit základní bázi výzkumného záměru, který se zabývá studiem vlivu acidifikace na kvalitu organické hmoty v lesních ekosystémech střední Evropy. Klade si za cíl komplexně popsat formy uhlíku a dusíku v bukovém a smrkovém lesním ekosystému nacházející se na studovaných plochách České geologické služby, provést jejich bilanci, spočítat toky a kvantifikovat velikost jednotlivých zásobníků. Hlavní důraz bude však kladen na půdní složku ekosystémů.

## 2 Cykly C a N v lesních ekosystémech a vliv člověka

### 2.1 Půrodní cyklus C a N

Cyklus prvku popisuje distribuci a pohyb prvku v daném systému. Každý cyklus se sestává ze zásobníků, kde se prvek v jisté formě zdržuje, a z toků, což jsou způsoby, jak se prvek mezi zásobníky může přesouvat. Důležitost koloběhu C a N tkví v provázanosti živého a neživého světa, protože oba prvky jsou základními konstituenty každého organismu na Zemi. Lesní ekosystémy, ve smyslu nadzemní biomasy i půdy, představují takovou příkladnou formu provázanosti. Lesy jsou jedním z nejrozšířenějších terestrických ekosystémů na Zemi, jejich vliv na cyklus C je tak veliký, že ovlivňují koncentrace  $\text{CO}_2$  na Zemi.

C vstupuje do lesních ekosystémů z atmosféry ve formě  $\text{CO}_2$  procesem fotosyntézy. V případě zabudování C do biomasy, pokud není C stromy zrespirován, je po odumření rozložen a odchází z lesa procesem respirace nebo odtokem z půdy v podobě rozpustných organických sloučenin (obr. 1). Poslední možností je jeho akumulace v půdě. Stejně jako v případě C i u N je hlavním anorganickým zásobníkem atmosféra. Vstup do biomasy je však daleko komplikovanější, je zprostředkováván skrze půdní fixátory. V půdě je forma  $\text{NH}_4^+$  půdní organismy postupně oxidována na  $\text{NO}_3^-$  a může být kdykoliv začleněna do rostlinné biomasy. N nakonec opouští systém opět v plynné formě při denitrifikačních procesech, nebo může jako organický N odtéct spolu s C z půdy (obr. 1). Přestože jsou tedy cykly C a N odlišné, jejich vzájemný poměr v biomase často determinuje rychlost dalších procesů (tvorba biomasy, rozklad organické hmoty) (Schlesinger a Bernhardt 2013).



Obrázek 1: Zjednodušený cyklus C a N v lesním ekosystému (vytvoreno podle Schlesinger a Bernhardt 2013).

## 2.2 Ovlivnění cyklů C a N lidskou aktivitou

V současnosti člověk svojí činností, často i nechtěně, zasahuje do koloběhu prvků, což má následky, které je často složité předvídat. V lesních ekosystémech je tomu nejinak. Na druhou stranu, při znalosti procesů a vztahů lze některé environmentální změny omezit nebo alespoň pufrovat. Mezi největší změny pozorované v lesích jsou spojené se změnami klimatu, zvyšování depozic N a lesním managementem.

### 2.2.1 Změna klimatu a růst koncentrací CO<sub>2</sub>

Člověkem způsobený růst koncentrací skleníkových plynů v atmosféře je považován za hlavní příčinu růstu teploty na Zemi a dalších souvisejících změn, reprezentovanou pojmem Globální změna klimatu. CO<sub>2</sub> patří, díky nárůstu koncentrací v atmosféře, mezi nejvýznamnější skleníkové plyny. Celosvětově je zaznamenána zvýšená míra přírůstu biomasy v lesních ekosystémech (Fang et al. 2001; de Vries et al. 2003), která je vysvětlována mimo jiné i zvýšenou teplotou a koncentrací CO<sub>2</sub>. Kirschbaum (2000) tvrdí, že přírůst biomasy je spíše závislý na koncentracích CO<sub>2</sub>, ale i zvyšování průměrné roční teploty vede, skrze prodlužování vegetačního období, k vyšším přírůstům biomasy (Myneni et al. 1997). Zvýšený přírůst biomasy není nekonečný, vedle věku je limitován i dostupností dalších prvků, především N. Takže po čase sekvestrační účinek biomasy klesá (Norby et al. 2010). Magnani et al. (2007) vidí příčinu zvýšeného růstu v podpoře rozkladu organické hmoty, jenž rychleji uvolňuje živiny nezbytné pro výživu stromů. Nicméně dekompozice je opět zdrojem CO<sub>2</sub>. Otázkou zůstává, který proces (fixace vs. respirace) je významnější. Raich a Schlesinger (1992) prokázali kladnou korelaci mezi čistou primární produkcí (NPP) a půdní respirací, kdy tok CO<sub>2</sub> z půdy je o 24% vyšší. Další autoři (Jenkinson et al. 1991; Kirschbaum 2000) ve stejném duchu tvrdí, že respirace může být více citlivá na oteplování než hrubá primární produkce (GPP), a proto by oteplování mohlo vést k čistému uvolňování C z terestrických ekosystémů.

### 2.2.2 Zvýšená depozice N

Cyklus N v lese je ovlivněn vyššími depozicemi atmosférického N. Ty mají na vitalitu lesa jak pozitivní, tak negativní vliv, v závislosti na velikosti a trvání depozice. V současnosti již mají vyšší depozice N vliv na skladbu podrostní vegetace, kdy jsou mírně upřednostňovány nitrofilní druhy (van Dobben a de Vries 2010). Protože N je přirozeně limitující živinou, jeho zvýšené dodávky zpočátku podporují produktivitu ekosystému. S tím, jak se N postupně stává méně vzácnou živinou, začíná být jeho efekt méně příznivý až negativní. Konceptu saturace ekosystému N se podrobně věnují studie Aber et al. (1989) a Aber et al. (1998) (obr. 2). Saturace N dle Abera et al. (1989) probíhá v několika stádiích:

### 1) Počáteční efekty chronické depozice N

V prvním stádiu dochází ke zvýšení obsahu listového N a dále k nárůstu listové biomasy. Vyšší listová biomasa podporuje růst stromu. Účinnost fixace se pohybuje mezi 15 až 40 kg C/ kg N (de Vries et al. 2009). Tento stav může trvat i několik let. Jak je ekosystém sycen N, rostlina více investuje do nadzemní než do kořenové biomasy a jejich symbiontů. Vysoký obsah listového N vede k vyšší kvalitě opadu a rychlejšímu rozkladu (Aber et al. 1989). Otázkou dlouho zůstávalo, zda zadržování N je řízeno rostlinami, nebo půdními organismy. Retence vstupujícího N je pravděpodobně způsobena mykorrhizními kořeny absorbující minerální N. Ty jsou však spojeny s rostlinami, a proto jsou za jejich aktivitu nepřímo zodpovědné rostliny, které jim poskytují produkty fotosyntézy (Aber et al. 1998).

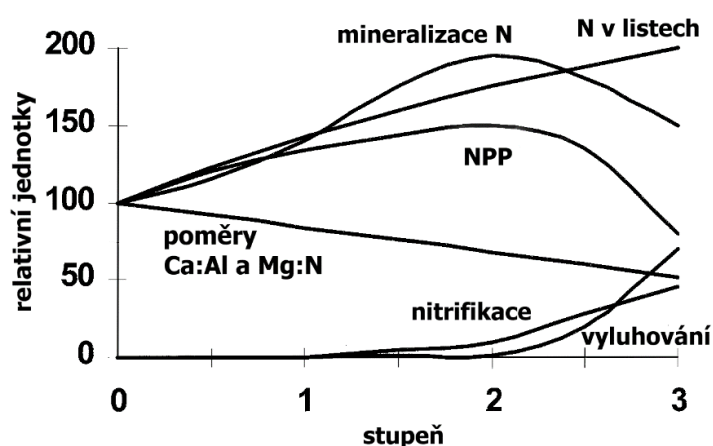
### 2) Saturace dusíkem

Při dlouhodobém vstupu N do půd se začne kapacita půdních organismů zpracovat dostupný N naplňovat a dochází k saturaci. Důvodem saturace je často limitace dalšími faktory jako voda či fosfor (Aber et al. 1989). K v půdě již přítomnému  $\text{NO}_3^-$  z depozice se navíc začne nitrifikovat dostupný  $\text{NH}_4^+$  a to i při nízkém pH ( $\text{pH} \approx 3.5$ ). Postupně začne mít nitrifikace hlavní podíl na mineralizaci N v půdě (Ollinger et al. 2002). Při zamokření se zvyšuje i míra denitrifikace (Mohn et al. 2000). Jelikož další možnosti retence aniontů není mnoho (kromě příjmu organismy nebo vazbou na organickou hmotu), vyvolává nitrifikace vážné změny v ekosystému: a) vyluhování dusičnanů z půd způsobuje acidifikaci, b) zvýšené emise  $\text{N}_2\text{O}$ , c) redukci v kořenové biomase (Aber et al. 1989). Nitrifikace a vyluhování nitrátů byly negativně korelovány s poměrem C/N v O horizontu (Gundersen et al. 1998a), přičemž při C/N poměru  $<25$  bylo již pozorováno zvýšené vyluhování dusičnanů (Gundersen et al. 1998b). Jak ale nové výzkumy (Cools et al. 2014) uvádějí, poměr C/N více než s vyplavováním dusičnanů z půd souvisí s nadzemním vegetačním složením. Proto by se dle nich měla hraniční hodnota C/N pro vyluhování stanovovat pro každý druh porostu zvlášť. Dalším empirickým kritériem může být například obsah N v listech (Ollinger et al. 2002).

### 3) Odumírání lesa

Možností, jak může docházet k chřadnutí lesa, je popisováno vícero. Nízká míra investice stromů do kořenové biomasy, vyvolaná dostatkem N v půdě, může vyústit v nedostatečný příjem dalších živin. Jindy může být zvýšená koncentrace dusičnanů pro některé stromy stresující. Rostliny si potřebují pro zabudování N do aminokyselin redukovat dusičnany na amonium, k čemuž využívají enzym nitrát-reduktázu. Nadbytek přijatých dusičnanů může

způsobovat vyčerpání dostupného enzymu a vést tak ke stresu rostliny. Tyto faktory mohou omezit produktivitu a vést až k odumírání lesa (Aber et al. 1989). V této fázi dochází ke snížení mineralizace N (Aber et al. 1998). Je popisováno omezení rozkladu organické hmoty (Janssens et al. 2010), ale projevy jsou různé a často selektivní, kdy dochází buď k omezování rozkladu starší organické hmoty (Hagedorn et al. 2003) nebo té s vyšším obsahem ligninu (Knorr et al. 2005a). Diskutovanými mechanismy při přítomnosti zvýšených koncentrací minerálního N je omezení činnosti mikrobů produkující enzymy rozkládající organickou hmotu (Fog 1988).



Obrázek 2: Sada měnících se procesů a ukazatelů při stupních saturace N (upraveno podle Aber et al. 1998).

Přestože je koncept dusíkové saturace hojně využíván, v posledních letech je stále více zřejmé, že lesní ekosystémy se jen málokdy pohybují po takto vymezené trajektorii. Zejména ve stádiu 2 mohou lesy fungovat po dlouhou dobu, aniž by docházelo ke zjevným problémům s vyluhováním dusičnanů a jejich produktivitou (Gundersen et al. 1998a). Navíc se ukazuje, že druhové složení porostu má vliv na míru imobilizace N v ekosystému a ovlivňuje stav, kdy se ekosystém stane plně saturovaným N (Magill et al. 2000). V České republice se lesy dostaly ze stádia 3 a 2 do stádia 1, přestože C/N poměr půd se významně nezměnil. Z příkladu chování lesních ekosystémů na našem území je zřejmé, že další faktory ovlivňující vitalitu lesa – zejména regenerace z acidifikace – může mít vliv na hospodaření s dusíkem.

### 2.2.3 Lesnický management

Ačkoliv předešlé případy lze obtížně zvrátit, lesnickým hospodařením může člověk účinně zmírnit problémy, které jinde vyvolal. Míra akumulace C je v půdách nižší a pomalejší oproti akumulaci v nadzemní biomase. Hospodářské zásahy pravidelně nadzemní biomasu z lesa odnášejí, což posléze vede i ke zrychlené mineralizaci labilní organické hmoty v půdách. Proto je snahou zvýšit podíl sekvestrace C v minerálních

půdách, kde bude C uložen v dlouhodobé stabilní formě. K tomu je potřeba převést co nejvíce rozložitelné organické hmoty do formy humusu (Prescott 2010). Lesnické mechanismy hospodaření jako volba vhodných dřevin, probírka, doba obmýtí, péče o lesní porost či zlepšení místních podmínek (hnojení, vápnění, odvodnění) ovlivňují vlastnosti porostu a půdy (Jandl et al. 2007). Například velkoplošná těžba vede ke zrychlené dekompozici a mineralizaci organické hmoty, což má za následek vyluhování dusičnanů (Káňa et al. 2013). Ale při výběrovém mýcení a vytvoření malých mezer nedochází ke ztrátám N, protože stihne být přijat okolním porostem (Prescott 2002). Vhodný lesnický management dokáže vedle zlepšených hospodářských výnosů také zvýšit podíl C v lesních ekosystémech (Jandl et al. 2007). Dnes jsou lesy Evropy celkově považovány za čistý sink C (Valentini et al. 2000; Luysaert et al. 2010). Avšak existuje zde latitudinální gradient, kdy s rostoucí zeměpisnou šířkou se uhlíková bilance postupně vyrovnává, až jsou boreální lesy považovány za zdroj C (Valentini et al. 2000).

### 2.3 Rozdíly mezi porosty

Rozdíly v zásobách a tocích C a N se mohou lišit i v rámci porostů. Specifické znaky každé skupiny stromů mohou ovlivnit fungování ekosystému (Binkley a Giardina 1998). Rozdíly ale mohou být také způsobeny abiotickými (klíma, nadmořská výška či podloží) i ekologickými faktory (adaptace daného druhu na příslušné podmínky) na nichž je závislý výskyt i produktivita samotných druhů stromů. Proto mohou být rozdíly mezi porosty spíše výsledkem rozdílů v těchto jednotlivých faktorech. Za základní úroveň taxonomického třídění, na které je pozorováno nejvíce rozdílů, je považován rozdíl mezi jehličnany a listnáči (Augusto et al. 2015), i když někteří autoři spíše navrhují třídění na opadavé a stálezelené porosty (Cools et al. 2014). Hlavní rozdíly ve fungování mezi jehličnany a listnáči se projevují především v a) množství produkovaného opadu, b) množství listové plochy (LAI index), c) ročním přírůstu biomasy, d) množství nadložního humusu, e) míře nitrifikace a f) mineralizace N (Augusto et al. 2015). Nicméně, existují také rozdíly v rámci každé skupiny dřevin, ale nejsou tak veliké. Jejich specifické funkční rysy mohou stromům pomáhat v konkurenci s dalšími dřevinami (Binkley a Giardina 1998). Pro středoevropský region jsou buk lesní a smrk ztepilý hlavními zástupci z obou skupin druhu stromů. I když níže v rešerši uváděné informace jsou citovány práce zaměřující se na studované dřeviny, některé práce měly obecnější charakter a popisovaly vztah jehličnanů a listnáčů.

**Smrk ztepilý** (*Picea abies*) je stálezelený jehličnatý strom dosahující výšky 55 m. Taxonomicky patří do oddělení nahosemenných (*Pinophyta*), semena jsou produkována v šiškách. Přirozené rozšíření smrku je v boreálních oblastech Evropy od Uralu po jižní Norsko. Dále je jeho rozšíření od Alp přes střední Evropu, Karpaty až po Balkán v JV

Evropě. Tam se přirozeně vyskytuje ve vyšších nadmořských výškách (horské a podhorské oblasti) nebo též v inverzních údolích a na podmáčených rašeliništích. Díky vhodným produkčním schopnostem je od 18. století hojně využíván k hospodářské produkci dřeva (The Gymnosperm database).

**Buk lesní** (*Fagus sylvatica*) je opadavý listnatý strom temperátních evropských lesů s výškou až 45 m. Řadí se mezi krytosemenné (*Magnoliophyta*), plodem jsou bukvice. Přirozená oblast výskytu pro buk je oblast mírného podnebného pásma Evropy od Francie po Balkán, kde se mísí s bukem východním (*Fagus orientalis*). Ve středoevropském prostoru se přirozeně vyskytuje v nadmořských výškách od 300 do 1000 m n. m., postupně v asociacích s dubem, jedlím a v horních polohách se smrkem. V Česku je dnes jeho výskyt výrazně omezen na úkor smrku (Hejný a Slavík 1988).

### 3 Vliv porostu na ekosystémy

V lesním ekosystému se nacházejí dva velké zásobníky živin: živá biomasa rostlin, a půda, která zahrnuje mikroorganismy, půdní organickou hmotu či odumřelou biomasu.

#### 3.1 Biomasa

Tato zásoba zahrnuje v sobě živou biomasu rostlin, jak nadzemní tak i podzemní část. Protože je tento zásobník reprezentován živými organismy, je jeho velikost kromě typu porostu závislá také na jeho stáří, ekologických a fyziologických predispozicích podporující růst (NPP).

Při dodání všech potřeb nezbytných pro růst (laboratorní podmínky), mají listnáče vyšší míru růstu než jehličnany. V realitě je však pozorována opačná situace (Augusto et al. 2015), jehličnany jsou navíc i kompetičně silnější (Kozovits et al. 2005). V přírodě totiž druhy většinou nejsou vystaveny ideálním podmínkám. Pak hraje roli schopnost stromů vypořádat se s nedostatkem potřebných zdrojů. A ačkoliv jehličnany mají nižší míru růstu než listnáče, jsou schopny se lépe vypořádat s nedostatkem zdrojů. Navíc listnáče mají díky absenci listů kratší vegetační sezónu než neopadavé jehličnany, a proto u nich fotosyntetická aktivita neprobíhá tak dlouho. Následkem toho mají listnáče nižší produkci biomasy než jehličnany, především proto, že jejich vyšší růstový potenciál je snižován nepříznivými podmínkami (Augusto et al. 2015). Na druhou stranu, bukové dřevo má vyšší hustotu ( $585 \text{ kg/m}^3$ ) než dřevo smrkové ( $400 \text{ kg/m}^3$ ), a tak objem dřevní hmoty u kmene má mírně vyšší buk ( $346 \text{ vs. } 342 \text{ m}^3/\text{ha}$ ) (de Vries et al. 2003; IPCC 2003).



Ačkoliv koncentrace prvků v komponentách biomasy jsou závislé na klimatu, míře ovlivnění porostu znečištěním či hnojením (McClaugherty a Berg 2009), rozdíl mezi druhy porostů je v případě některých prvků patrný. Výjimkou jsou koncentrace C, které jsou bez rozdílu druhu stromů ve všech komponentách biomasy poměrně neměnné. Schlesinger a Bernhardt (2013) uvádí, že podíl C v biomase se většinou pohybuje mezi 45 – 50% suché biomasy. Ale díky rozdílné hustotě dřeva jsou výsledné zásoby C v dřevní biomase buku vyšší (118 t C/ha) než ve smrku (65 t C/ha) (de Vries et al. 2003; Jandl et al. 2007). Koncentrace N se v jednotlivých částech biomasy liší. Jacobsen et al. (2003) sumarizováním několika studií uvádějí průměrné koncentrace hlavních prvků pro jednotlivé části stromů. Ze srovnání koncentrací N se ukazuje, že oba porosty mají největší koncentrace N v listech, tedy v asimilačních orgánech bohatých na aminokyseliny. V buku je to průměrně 26 mg N/g a ve smrku 13 mg N/g. S nárůstem podílu podpůrných pletiv chudých na N se snižuje jeho obsah ve větvích a kmeni. Ve srovnání se smrkem jsou ale koncentrace N v kmeni a ve větvích vyšší. Komponentami, kde má smrk vyšší obsah N než buk, jsou kořeny, obzvláště jemné kořeny (< 2 mm). V nich má smrk více N (11 mg N/g) než buk (7 mg N/g).

### **3.2 Půdní organická hmota (SOM)**

Organické zbytky v nejrůznějším stadiu rozkladu, půdní organismy a látky jimi produkované tvoří tzv. půdní organickou hmotu (SOM). SOM vzniká rozkladem opadu během dekompozičních procesů. Na povrchu půdy se akumulací a postupnou transformací organické hmoty vytváří tzv. O horizont, jenž lze podle mocnosti a struktury členit na relativně mocné a zároveň kyselé opadové horizonty (mor) a na méně mocné a méně kyselé horizonty (mull). Jejich přechodový typ se nazývá moder.

Složení porostu má vliv na chemické, fyzikální a biologické vlastnosti půdy (Schrijver et al. 2007; Augusto et al. 2002). Jejich vliv je výraznější ve svrchních horizontech než v minerální půdě, kde se tento rozdíl projevuje až po delším čase (Augusto et al. 2002; Vesterdal et al. 2013). Kromě porostu se na zásobách organické hmoty v půdě podílí také kvalita minerální půdy. Podle Vesterdala a Raulund-Rasmussena (1998) se obsah C v O horizontu snižuje s rostoucími proměnnými v minerální půdě (koncentrace P a Ca, pH a půdní textura). V poslední době je vztahu druhů stromů a množství organické hmoty v půdě je věnována velká pozornost, především s ohledem na klimatickou změnu a potenciálu porostů sekvestrovat C v půdě (Jandl et al. 2007).

*O horizont.* Tím, že je O horizont tvořen především nadzemním opadem, je jeho kvalita závislá především na porostu, ze kterého opad pochází (Vesterdal a Raulund-Rasmussen 1998; Oostra et al. 2006; Vesterdal et al. 2008). Mezi hlavní ukazatele kvality O horizontu

podle Vesterdala a Raulund-Rasmussena (1998) patří poměry C/živina a pH, přičemž opadavé stromy mají nižší poměry C/živina, zatímco jehličnany vykazují vyšší variabilitu pH a poměrů C/živina. Dále je moderový O horizont pod listnáči z důvodu horší struktury méně kompaktní než pod jehličnany, kde se obvykle nachází typ mor. Výsledně je pod smrkem v O horizontu uloženo více C a N (Oostrá et al. 2006; Vesterdal a Raulund-Rasmussen 1998; Vesterdal et al. 2008), kdy hlavní rozdíl se vyskytuje v množství C a N pocházející z listů, nelistová frakce je podobná (Vesterdal et al. 2008). Poměry listového C/N jsou také podobné ( $\approx 27$ ), u nelistové frakce v buku je poměr C/N vyšší ( $\approx 60$ ) než ve smrku ( $\approx 50$ ) (Vesterdal et al. 2008).

*Minerální půda.* Vliv porostu na minerální půdu je menší než na O horizont, a s hloubkou půdy se ještě snižuje (Vesterdal et al. 2013). V minerální půdě však porost ovlivňuje i distribuci organické hmoty, přestože se rozdíly v celkových zásobách C a N nemusí moc lišit (Vesterdal et al. 2008). Možnostmi, jak se organická hmota dostává a začleňuje do minerální půdy, jsou dle Vesterdala et al. (2013): a) tok DOM z O horizontu, b) vstupy z kořenových exudátů a kořenové biomasy a c) činnost půdních organismů. Z půdní fauny je nejčastěji uváděným příkladem četnost a druhové složení žížal, které svojí činností (zatahováním organické hmoty do hloubky a promícháváním půdy) přispívají k větším zásobám a stabilizaci OH v půdě (Frouz et al. 2013). A i když na výskyt žížal mají vliv i jiné faktory (koncentrace Ca, pH), pod bukem byla zaznamenána jejich větší biomasa než pod smrkem (Reich et al. 2005).

Sumárně vzato, zásoby C a N se pod porosty liší, na což mají vliv i další faktory, a proto je variabilita dat velká. Studie provedené v Dánsku (Ladegaard-Pedersen et al. 2005; Vesterdal et al. 2008) ukazují schopnost smrkového porostu zadržet větší množství C v půdě než v buku (65 – 138 t C/ha vs. 49 – 85 t C/ha). Na druhou stranu, z evropské inventarizace půd je střední hodnota zásoby C pod bukem uváděna vyšší (144 t C/ha), než pod smrkem (130 t C/ha) (de Vries et al. 2003). Dle Vesterdala et al. (2008) jsou zásoby N pod smrkem (4.6 t N/ha) prakticky totožné jako pod bukem (4.5 t N/ha). Obecně jsou údaje o zásobách C a N z obou porostů velmi variabilní a přímé srovnání je obtížné.

## 4 Vliv porostu na látkové toky C a N v lesním ekosystému

Látkové toky prvků v ekosystému se dají rozdělit do tří skupin: vstupy, interní látkové toky a výstupy.

### 4.1 Vstupy

#### 4.1.1 Fotosyntéza

Fotosyntéza je základním biogeochemickým procesem, který využívá energie slunečního záření k transformaci C z jeho oxidované formy  $CO_2$  do redukované. Fotosyntéza poskytuje energii pro všechny další formy života na Zemi. Celková rovnice fotosyntézy se dá zjednodušeně vyjádřit následujícím způsobem:



U většiny druhů stromů je fotosyntéza úzce korelována s obsahem N v listech. Především díky vyššímu obsahu pro fotosyntézu nezbytného enzymu *RUBISCO*, který se podílí z 20 – 30% na obsahu N v listech (Schlesinger a Bernhardt 2013).

Buk má vyšší fotosyntetickou kapacitu v listech než smrk. Celkové množství přijatého  $CO_2$  závisí kromě fyziologických faktorů také na periodě opadání listů ze stromu. Konec podzimu, zima a brzké jaro jsou období, kdy stálezelené stromy mohou na rozdíl od opadavých stromů provádět fotosyntézu. Buk má tedy o 30 % kratší vegetační sezónu v porovnání se smrkem. Ačkoliv je roční produkce listů v buku o 16 % vyšší, množství listové biomasy na stromě je o 84 % vyšší ve smrku a to kvůli dlouhé životnosti jehlic. Proto výsledné množství fotosyntézou přijímaného C za rok má zhruba o 60 % vyšší smrk (Schulze et al. 1977).

#### 4.1.2 Fixace N

Nejpřirozenějším procesem vstupu N do půdy je fixace atmosférického dusíku, která je zprostředkována bakteriemi redukující  $N_2$  pomocí enzymu nitrogenázy v anoxickém prostředí svých buněk. Fixace je uskutečňována buď volně žijícími organismy v půdě, nebo organismy tvořící symbiotické vztahy s kořeny vyšších rostlin. Symbiotická fixace atmosférického N je v temperátních lesích často velice malá. Uplatňuje se, když je porost mladý či disturbovaný, postupem času její vliv klesá. Zbývá nesymbiotická fixace obecně dosahuje nízkých hodnot (méně než 5 kg N/ha/rok) (Son 2001; Schlesinger a Bernhardt 2013).

### 4.1.3 Depozice

Srážky vstupující do ekosystému a dopadající na zemský povrch obsahují látky, které srážka nashromáždila při průchodu atmosférou. Srážka při svém průchodu atmosférou vymývá plyny a částice procesem mokré depozice (mokrou depozici dobře reprezentuje tzv. srážka na volné ploše). Další úrovní jsou srážky, které při dopadu na zemský povrch procházejí stromovým patrem (podkorunové srážky - THF a srážky steklé po kmeni - STEM). Podkorunové srážky se na celkových srážkách pod vegetací podílejí větší měrou než stoky po kmeni. Ten se v porostech uplatňuje v odlišné míře. Jedná se o vodu volně dopadající na půdu skapávající především z listů a jehlic stromů. Koncentrace látek v podkorunových srážkách jsou vyšší, než ve srážkách na volné ploše. Hlavními důvody pro to jsou: intercepce srážek korunami stromů, evaporace vody z korun stromů, vymytí deponovaných aerosolů na porostu (suchá depozice), záchyt horizontální depozice a vyluhování prvků z rostlin (Balestrini a Tagliaferri 2001, Reynolds a Henderson 1967). Některé prvky mohou naopak být porostem přijaty, a tudíž může být depozice těchto prvků pod stromy nižší než na volné ploše (Kopáček et al. 2009). Kapacita stromů zachytit atmosférickou depozici závisí na výšce stromů, LAI (leaf area index), stáří listů, struktuře porostu, tvaru listů či jehlic, pozici v terénu a vzdálenosti od okraje lesa (Balestrini a Tagliaferri 2001). Stok po kmeni představuje bodový vstup vody do půdy. Obecně pro lesy temperátní oblasti představuje okolo 11 % úhrnu srážek z volné plochy, ale měření vykazují velkou míru variability, která je dána rozdílností porostů i místním klimatem (Lavia a Frost 2003).

Při stejných okolních podmínkách jehličnany dosahují větších výšek než listnáče a jejich jehlice vydrží na stromě celoročně (Augusto et al. 2002). Díky jehlicím mají daleko větší povrch v listové ploše než listnáče, dokáží účinněji vyčesávat z atmosféry částice a plyny. Rovněž intercepce smrkového porostu je vyšší (Beier et al. 1993; Rothe et al. 2002). Proto jsou koncentrace látek v podkorunových srážkách pod jehličnatým lesem u většiny prvků vyšší, než pod listnatými stromy (Augusto et al. 2002; Bergkvist a Folkesson 1995; Schrijver et al. 2007; Berger et al. 2009). Mezi porosty je zaznamenána vysoká variabilita v prostorovém rozložení srážek. Ty podstatně ovlivňují chemické vlastnosti půd v rozsahu malého měřítká. Pod smrkem se úhrn srážek se vzdáleností od kmenu podstatně zvyšuje. Ale na druhou stranu koncentrace látek byly spíše vyšší v blízkosti kmene (Beier et al. 1993). Pod bukem se výrazně uplatňuje stok po kmeni, který dosahuje okolo 15 % srážek z volné plochy (Cepel 1967). Navíc chemické složení stoku po kmeni je odlišné od podkorunových srážek - stok po kmeni má vyšší koncentrace prvků a nižší pH. To významně ovlivňuje chemické vlastnosti půd v blízkém okolí kmenu buků a zapříčiňuje tak zvýšenou acidifikaci (Falkengren-Grerup 1989; Koch a Matzner 1993). Ve výsledku je tak

prostorová heterogenita srážek prošlých vegetací v bukovém porostu vyšší než ve smrkovém (Koch a Matzner 1993).

Vstup C z podkorunových srážek do půdy je malý a v porovnání s opadem tvoří zanedbatelnou složku (Borken et al. 2002). Hlavní formou vstupu je DOC (rozpuštěný organický uhlík), které je uvolňováno z korun stromů. DOC je výsledkem několika rozdílných procesů: uvolňování DOC z asimilačních orgánů či částečná bakteriální dekompozice organické hmoty. Partikulární forma uhlíku (PC), rovněž přítomná v podkorunových srážkách, je výsledkem fragmentace rostlinných tkání (Kopáček et al. 2009).

Díky vyšší účinnosti depozice na jehličnanech, lze pod smrkem očekávat vyšší koncentrace N ve srážkách prošlých vegetací. V neznečištěných oblastech, kde depozice N není tak vysoká, vliv porostu nehraje velkou roli (Berger et al. 2009). Celkový tok  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NO}_3^-$  v podkorunových srážkách a stoku po kmeni je uváděn 1.2 – 2.5 krát vyšší pod jehličnany než pod listnáči (Bergkvist a Folkeson 1995; Schrijver et al. 2007; Rothe et al. 2002). Nicméně, při nízké depozici N na volné ploše, je tok  $\text{NH}_4^+$  měřen nižší pod jehličnany. Ale při vysokých depozicích jsou toky  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NO}_3^-$  nižší pod listnáči. To může být způsobeno příjmem iontů  $\text{NH}_4^+$  při nízkých depozicích u jehličnanů (Schrijver et al. 2007; Kopáček et al. 2009). V podkorunových srážkách (+ stoku po kmeni) se ještě vyskytuje organická forma DON (rozpuštěný organický dusík). Ta je produktem činnosti mikroorganismů žijících na povrchu stromu, kdy dochází k transformaci  $\text{NH}_4^+$  na organický N (Kopáček et al. 2009).

## **4.2 Interní toky**

### **4.2.1 Opad**

Spolu s produkcí kořenů je opad nejvýznamnějším zdrojem minerálních živin a C v půdě. Lze jej rozlišit na nadzemní opad a opad produkovaný pod zemí. Nadzemní opad je dále možno členit do několika frakcí: asimilační orgány (jehlice, listy), větve, reprodukční části. Jako opad produkovaný pod zemí jsou myšleny odumřelé, většinou jemné kořeny. Množství opadu je přímo úměrné NPP porostu (Hansen et al. 2009). Zdá se, že v globálním měřítku produkce opadu závisí na klimatu (Liu et al. 2004), a proto s rostoucí zeměpisnou šířkou klesá i množství opadu. Pokud se porosty vyskytují ve stejné oblasti, listnaté lesy produkují podobná množství opadu jako jehličnany (Pedersen a Bille-Hansen 1999; Augusto et al. 2015). V Evropě se průměrná roční depozice opadu pohybuje mezi 3200 – 4000 kg/ha/rok, (Augusto et al. 2002; Hansen et al. 2009). Listový opad tvoří hlavní složku celkového opadu u jehličnatých i listnatých porostů (až 90%) a má také vyšší koncentrace prvků oproti zbylým frakcím (Pedersen a Bille-Hansen 1999; Augusto et al. 2002). Důležitá je také variabilita opadání, kdy pro porosty jsou patrné typické roční chody toku opadu. U

listnatých lesů je nejvyšší tok zaznamenán od konce září do začátku listopadu. Jehličnanům opadávají jehlice průběžně, u smrku ale byla vyšší míra opadání naměřena na jaře (Hansen et al. 2009). V květnu je také z buku pravidelně zaznamenáván opad pupenů obalující listy (Pedersen a Bille-Hansen 1999). U jehličnanů byla ještě nalezena závislost mezi množstvím listového opadu a epizodami sucha či napadením patogeny (Pedersen a Bille-Hansen 1999). Ačkoliv se tedy rozdíly v množství ročního opadu mohou pod porosty mírně lišit, rozdíly nehrají žádnou nebo pouze malou roli v zásobě C v O horizontu (Vesterdal et al. 2008, 2013).

O množství opadu produkovaného pod zemí není mnoho dat. Vogt et al. (1986) odhadují, že množství ročního opadu pod zemí tvoří až polovinu veškeré produkce opadu. Některé studie dokonce uvádějí vyšší roční vstup opadu z kořenů, než z nadzemního opadu (Rasse et al. 2005). U opadu produkovaného pod zemí je důležitý rozdíl v distribuci kořenů. Smrky mají tendenci kořenit v povrchové zóně na rozdíl od buku, které mají největší distribuci kořenů v hloubce 10 – 20 cm (Schmid a Kazda 2001). Proto se na tvorbě SOM u listnáčů z větší části podílí vstupy z kořenů a u jehličnanů hraje větší roli nadzemní opad (Crow et al. 2009; Jandl et al. 2007). Navíc C pocházející z kořenů má daleko stabilnější povahu než C z nadzemního opadu, a proto větší alokace C do půdy skrze kořeny může účinněji přispívat k sekvestraci C v půdách (Rasse et al. 2005).

#### **4.2.2 Rozklad organické hmoty**

Dostupnost živin v lesních ekosystémech závisí na jejich účinném recyklování v rámci ekosystému. Skrze dekompozici jsou živiny z opadu vráceny zpět do systému, kdy pak následně mohou být znovu přijaty vegetací. Mimoto jsou produkty dekompozice také CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O a další anorganické sloučeniny. V poslední době se pozornost zaměřuje na vysoce odolné organické sloučeniny označované jako humus (Schlesinger a Bernhardt 2013), které tvoří jen okolo 20 – 30 % z původního množství organické hmoty (Prescott 2010). Struktura i podmínky vzniku humusu nejsou dosud nedostatečně prozkoumány. Zdá se ale, že humus nevzniká ani tak ze špatně rozložitelných látek (lignin), jak se dříve myslelo, ale spíše je produktem lehce rozložitelných látek (Cotrufo et al. 2013). Humusové látky obsahují velké množství aromatických skupin s fenolovou (-OH) a karboxylovou (-COOH) skupinou, které jsou potenciálními ionto-výměnnými místy zaručující při vhodných chemických podmínkách úrodnost půdy. Tradičně je charakteristika humusu hodnocena na základě poměru huminových kyselin a fulvokyselin, které jsou extrahovány z půdy pomocí kyselin a zásad (Stevenson 1994). Ve vodě rozpustné nízkomolekulární fulvokyseliny, které vytékají z O či A horizontu, řídí pohyb některých prvků v půdách a spolupodílí se na vývoji podzolových typů půd (Lundström et al. 2000). Ve spodních horizontech jsou tyto látky

komplexovány s jílovými minerály, a proto jejich postup s hloubkou dále klesá. Zatímco produkce opadu je závislá primárně na fyziologii stromů, rozklad organické hmoty je biologický proces, který je ovlivněn velkým množstvím faktorů, mimo jiné: kvalitou opadu (Cornwell et al. 2008), mikrobiálním společenstvem, půdní teplotou a vlhkostí, mikroklimatickými podmínkami, pH, obsahem jílu a půdní strukturou (Vesterdal 1999; Prescott 2010; Augusto et al. 2015). Pokud nějaký z těchto faktorů nebo ukazatelů není v optimu, je celý proces dekompozice bez ohledu na zbylé faktory zpomalen. U každého ekosystému je ale limitující faktor jiný (Prescott 2010).

Vyšší půdní vlhkost a teplota pozitivně podporují rozklad organické hmoty. Díky intercepci srážek a schopnosti zastínit povrch půdy porosty tak nepřímo rozklad ovlivňují. Ačkoliv rozdíly mezi listnáči a jehličnany nejsou systematické, jsou pod listnatým porostem půdní teplota i vlhkost mírně vyšší (Augusto et al. 2002, 2015). Děje se tak především z důvodu vyšší intercepce smrkového stromového patra a větší mocnosti nadložního O horizontu ve smrku, která půdu pod ní tepelně izoluje. Rozdíl však není natolik výrazný, aby byl hlavním strůjcem rozdílu v rozkladu organické hmoty.

Pro porovnání druhu stromů je kvalita opadu klíčovým indikátorem. Lze ji vyjádřit pomocí různých ukazatelů jako je koncentrace Ca v opadu (Reich et al. 2005), obsah N, poměr C/N (Vesterdal et al. 2012) či poměr lignin/N (Melillo et al. 1982). Většinu těchto parametrů mají ve prospěch lepšího rozkladu nastaveny listnáče (Berger et al. 2009; Cools et al. 2014; Hagen-Thorn et al. 2004). Na základě těchto rozdílů mezi porosty je tedy dekompozice listnatého opadu o polovinu rychlejší, než pod jehličnany (Augusto et al. 2002; Cornwell et al. 2008). V poslední době se však ukazuje, že proces dekompozice není po celou dobu konstantní, ale v čase se mění s tím, jak kvalitní a rozložitelné sloučeniny (obsah N) mikroby konzumují (Prescott 2010). I když je zpočátku rychlost dekompozice kvalitnějšího opadu vyšší, postupem času se rychlost rozkladu zpomaluje (Berg a Matzner 1997). V dlouhodobějším horizontu je tak výsledná ztráta opadu (mass loss) pod listnáči i jehličnany podobná (Prescott 2000). Přesto někteří autoři tvrdí, že rozdíly v kvalitě či množství opadu nejsou tak velké, aby porost ovlivňoval dekompozici opadu (Hansen et al. 2009; Pedersen a Bille-Hansen 1999). Příčinu rozdílné dekompozice tak vidí v okolních podmínkách jako je půdní typ či kvalita O horizontu (Vesterdal 1999; Albers et al. 2004).

V půdě dochází i k dalším procesům spojených s rozkladem organické hmoty. Míra nitrifikace a mineralizace N v organické i minerální půdě je měřena spíše vyšší pod listnatými stromy (Menyailo et al. 2002), ačkoliv jiné studie žádný efekt nenašli (Smolander a Kitunen 2011). Vysvětlením je pravděpodobně opět nižší kvalita opadu jehličnanů: nízké pH, vysoký poměr C/N mrtvé organické hmoty, vysoký obsah látek potlačující činnost

půdních mikrobů. Mimoto mohou existovat i další vlivy a jejich vzájemná kombinace může mít výsledný vliv na transformační procesy úplně rozdílný (Augusto et al. 2015).

### 4.3 Výstupy

#### 4.3.1 Odtok

Vyplavování látek z půdního prostředí probíhá v anorganické ( $\text{NO}_3^-$ ) i organické formě (DOC a DON). Berger et al. (2009) tvrdí, že atmosférická depozice spolu s vnitřními procesy v půdě řídí vyplavování látek z půdy. Nicméně, v málo znečištěných oblastech se i vliv depozice ztrácí (Berger et al. 2009) a dochází k vyplavování dusíku skoro výhradně v jeho organické formě (Hedin et al. 1995). Anorganická forma se uplatňuje, když je ekosystém prvkem satureován (Aber et al. 1989). Rozpustnost a mobilita organických látek v půdním prostředí jsou, mimo jiné, ovlivněny chemismem půd a teplotou (Andersson et al. 2000). Organické formy C a N (DOC a DON) jsou v půdách zadržovány při nízké kyselosti půd (Monteith et al. 2007) či vysoké iontové síle (Hruška et al. 2009), naopak zvýšené toky organických forem často následují po narušení prostředí disturbancí (např. zvýšená mineralizace SOM) (Kaňa et al. 2013). Koncentrace látek v půdní vodě je kromě depozice a interních procesů v půdě, řízena množstvím proteklé vody. To bylo naměřeno vyšší pod bukem a to z důvodu až o 25% vyšší míry intercepce srážek ve smrkovém porostu (Rothe et al. 2002).

*Anorganický N.* Anorganické formy N podílející se na odtoku jsou reprezentovány hlavně dusičnany ( $\text{NO}_3^-$ ), odtok  $\text{NH}_4^+$  je zpravidla zanedbatelný. Vyplavování minerálních forem N je pozorováno při dlouhotrvajících vysokých depozicích N. Po ustání zvýšených vstupů dochází brzy k poklesu vyluhování dusičnanů z půdy (Johnson a Turner 2014). Vedle atmosférické depozice, také vegetační složení ovlivňuje odtok dusičnanů z půdy (Lovett et al. 2002). Vystihujícím indikátorem je poměr C/N v O horizontu, který je negativně korelován s množstvím vyplavených dusičnanů (Gundersen et al. 1998b). Odtok dusičnanů je vyšší pod smrkem (Schrijver et al. 2007; Berger et al. 2009), což může být výsledkem také větší atmosférické depozice, ale je zaznamenán i v depozicích neznečištěných oblastech (Rothe et al. 2002).

*Rozpustná organická hmota (DOM).* Pojem rozpustná organická hmota je nazýván komplex organických látek různé molekulové hmotnosti o velikosti menší než  $0.45 \mu\text{m}$ , které se nejvíce uvolňují při rozkladu organických zbytků. Vedle vysokomolekulárních kyselin často aromatického charakteru označovaných jako humické kyseliny se do DOM řadí i snadno rozložitelné látky (jednoduché cukry, aminokyseliny či peptidy) s vysokou dobou obratu (Kalbitz et al. 2003; Van Hees et al. 2005). V DOM vázané organické formy uhlíku (DOC) a dusíku (DON) představují významnou frakci C a N podílející se na



biogeochemických cyklech v lesních půdách. Ačkoliv DOC a DON jsou součástí DOM, a často vykazují stejné trendy, Kalbitz et al. (2000) upozorňují, že v mnoha případech se tyto proměnné liší a nelze tak závěry z chování DOC aplikovat na DON a obráceně. Hlavním místem vzniku DOM je organický horizont, kde se především z Oh horizontu uvolňují vodou rozpustné látky. Kromě toho se i v podkorunových srážkách po kontaktu s nadzemní biomasou vyskytuje DOM. Nejvyšší koncentrace i toky DOM jsou proto měřeny v O horizontu, v minerální půdě pak kvůli spotřebě půdními organismy a vazbě na půdní minerály prudce klesají (o 50 – 90 %) (Borken et al. 2011; Neff a Asner 2001). Faktorů, které ovlivňují produkci a celkový tok DOM z půd, je celá řada a podrobně je shrnují Kalbitz et al. (2000). Mezi ty hlavní patří klimatické faktory (teplota a srážky), dodávky C do půdy nebo velikost a složení mikrobiálního společenstva.

V neposlední řadě se mezi ně řadí i druhové složení porostu. Problémem je však nedostatek takto zaměřených studií, u nichž navíc komplikuje interpretaci fakt, že se do nich často promítají i další vlivy (rozdílné klima, stáří, historie porostu). Ačkoliv studie Michalzik et al. (2001) uvádí, že rozdíl v chování DOC a DON pod odlišnými porosty není tak velký, jak očekávali, jiní autoři (Strobel et al. 2001; Borken et al. 2011) tvrdí, že O horizonty jehličnanů produkují více DOC a DON než O horizonty listnáčů. Důvodem může být forma a mocnost humusu, kterou porosty svým opadem produkují (Fröberg et al. 2011). Protože jak Borken et al. (2011) uvádí, o množství DOC rozhoduje doba, během které bude perkolující voda v kontaktu s O horizontem. Přičemž u smrkového opadu, který vytváří humusovou formu typu mor, hraje větší roli fermentační horizont Oh, zatímco pod listnáči s typem humusu moder či mull, by to musely být horizonty Oi a/nebo Oh. Při srovnání chemického složení DOC z O horizontů sebraných zpod různých porostů Strobel et al. (2001) nenašli žádné významné rozdíly. Pouze pod smrkem bylo zaznamenáno nižší pH a vyšší aromaticita. Don a Kalbitz (2005) zjistili, že množství DOC extrahovatelného z opadu smrku v čase, na rozdíl od bukového opadu, roste. To vysvětlují komplexnější strukturou jehličnatého opadu, který je zpočátku hůře rozložitelný.

#### **4.3.2 Půdní respirace**

Okolo 55 % celkového množství C fixovaného během fotosyntézy je uvolněno z ekosystému v procesu půdní respirace ( $R_s$ ) (Janssens et al. 2001). Proto je  $R_s$  považována za jeden z nejvýznamnějších toků C zpět do atmosféry (Raich a Schlesinger 1992), který může být tím rozhodujícím ve výsledné bilanci ekosystému (Valentini et al. 2000).  $R_s$  je výsledkem respirace kořenů + mykorrhizy (autotrofní složka respirace), půdních organismů rozkládající opad (heterotrofní složka respirace) a v malém rozsahu také chemickou oxidací látek obsahující C. Dále je ale také míra toku řízena i fyzikálními

parametry: koncentračním gradientem mezi půdou a atmosférou, velikostí pórů či rychlostí proudění vzduchu nad půdou (Raich a Schlesinger 1992). Průměrná míra půdní respirace ( $R_s$ ) z evropských lesních ekosystémů činí  $760 \pm 340$  g C/m<sup>2</sup>/rok (Janssens et al. 2001). Často je velikost toku CO<sub>2</sub> z půdy považována za indikátor mikrobiální půdní aktivity.

Tato aktivita mikroorganismů závisí hlavně na enzymatických a metabolických pochodech v buňkách organismů, které jsou řízeny, vedle dostupnosti kyslíku, aktuálními teplotními (Raich a Schlesinger 1992; Schlesinger a Andrews 2000; Trumbore et al. 1996) a vlhkostními (Keith et al. 1997) podmínkami v půdě. Obecně se závislost půdní respirace na teplotě modeluje nejčastěji Arrheniovou nebo exponenciální rovnicí (Lloyd a Taylor 1994; Fang a Moncrieff 2001). Z těchto rovnic je odvozen indikátor citlivosti respirace na teplotě:  $Q_{10}$  (Ryan 1991; Janssens a Pilegaard 2003). Střední hodnota  $Q_{10}$  se uvádí 2.4, ale běžně dosahuje hodnot od 1.7 do 3.3 (Raich a Schlesinger 1992). Ačkoliv je hodnota  $Q_{10}$  nejužívanějším způsobem k popsání závislosti půdní respirace na vnějších podmínkách, vyskytuje se s jejím používáním řada problémů, jak metodických (Davidson et al. 1998; Borken et al. 2002), tak i ve změně citlivosti systému na teplotu v průběhu roku (Janssens a Pilegaard 2003). Kupříkladu hodnoty  $Q_{10}$  byly naměřeny vyšší pro respiraci kořenů než pro celkovou půdní respiraci (Davidson et al. 1998; Boone et al. 1998). Dalším problémem měření je určení dílčích složek měřené respirace. Především tok C z kořenů je těžko zjištělný. Raich a Nadelhoffer (1989) popsali závislost mezi množstvím ročního opadu, ročním množstvím C uniklého kořeny a celkovou respirací ( $R_s$ ), kterou uvedli do vztahu:

$$R_s \approx P_a + P_b + R_r \quad (2)$$

kde  $P_a$  a  $P_b$  představují heterotrofní respiraci z rozloženého nadzemního opadu a z odumřelých kořenů a  $R_r$  je autotrofní respirace kořenů. Několik studií se pokoušelo vyčíslit příspěvky jednotlivých komponent. Borken et al. (2002) a Davidson et al. (2002) uvádějí, že se na celkové  $R_s$  tok C z opadu ( $P_a$ ) podílí zhruba z 1/3, z kořenů ( $P_b + R_r$ ) pak ze 2/3. Složka  $P_b + R_r$  se označuje jako TBCA (*Total Belowground Carbon Allocation*) a představuje veškerý zrespirovaný C, který stromy alokují do půdy. Tento předpoklad však platí pouze, pokud se ekosystém nachází ve stabilním stavu a výstupy C se rovnají jeho vstupům. Na druhou stranu Buchmann (2000) ve své studii pro smrkový porost vypočítává vyšší příspěvek mikrobiální respirace v porovnání s respirací kořenů (70 vs. 30 %). Další autoři uvádějí hodnoty podílu kořenové respirace mezi 46 % (Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005) a 56 % z  $R_s$  (Högberg et al. 2001). Velikost mykorrhizní respirace byla vypočtena na 8 % pod smrkem a 3 % pod bukem z  $R_s$  (Moyano et al. 2008). Z hlediska vertikálního příspěvku jednotlivých horizontů k půdní respiraci lze usoudit, že s rostoucí hloubkou respirace klesá (Borken a Beese 2005; Davidson et al. 2006; Vesterdal et al. 2012), což je

dáno klesajícím obsahem  $O_2$  i rozložitelného C (Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005). Autoři udávají vesměs podobné hodnoty podílu jednotlivých horizontů na respiraci. V O horizontu je to 38 – 46 % (Borken a Beese 2005), ale Davidson et al. (2006) uvádějí 40 – 48 %, s tím že by příspěvek mohl díky nižší dostupnosti minerální půdy dosahovat 50 – 60 %. Ve smrkovém porostu se respirace po odebrání  $O_1$  a  $O_f$  horizontů snížila o 10 – 20 %, po odebrání celého O horizontu klesla o 30 - 40 % (Buchmann 2000). Příspěvek minerální půdy k celkové  $R_s$  tak činí mezi 40 až 60 %.

Organická hmota má různé chemické složení, a proto se liší podle rychlosti své rozložitelnosti. Výslednou snahou porozumět těmto procesům, bylo vytvoření koncepčních modelů počítající s několika zásobníky C, každý s jinou dobou obratu (Parton et al. 1987; Jenkinson et al. 1991; Knorr et al. 2005b), které měly za cíl modelovat chování organické hmoty v čase. Gaudinski et al. (2000) uvádí průměrnou dobu obratu organické hmoty 2 - 5 let pro povrchový opad, 5 – 10 let pro kořenový opad, 40 - 100 let pro nízkce humifikovanou organickou hmotu a více než 100 pro organický C vázaný s jílovými minerály. V nedávné době, byla se změnou klimatu diskutována otázka, jak moc jsou tyto zásobníky ke zvýšení teploty citlivé. Giardina a Ryan (2000) tvrdili, že labilnější zásobníky C (s nižší dobou obratu) mohou být citlivější ke změně teploty, než ty více rezistentní. Tato citlivost však nebyla potvrzena, neboť Fang et al. (2005) naměřili stejnou teplotní citlivost jak u organického, tak u minerálního horizontu. Rovněž Janssens et al. (2001) ve své metaanalýze tvrdí, že ačkoli sezónně je respirace v lesích řízena teplotou, existují další vlivy, které vliv teploty snižují. Dobrým prediktorem je podle nich hrubá primární produkce (GPP). Proto Davidson a Janssens (2006) rozšiřují pojem teplotní citlivosti a kladou důraz na kinetiku reakčních pochodů. Zavádějí pojem tzv. vnitřní teplotní citlivosti, kdy každý zásobník organického C je kromě teploty omezen ještě vlastní komplexitou molekul a vnějšími faktory. To ve výsledku znamená, že teplotní citlivosti jsou specifické a pro různé systémy se jejich změna špatně odhaduje.

Ačkoliv půdní respirace závisí z velké části na teplotě, také vlhkost půdy může hrát významnou roli. Běžně s rostoucí půdní teplotou klesá objemová půdní vlhkost ( $\theta$ ). Proto i s klesající půdní vlhkostí roste půdní respirace. Ale jen do určitého kritického bodu. Při extrémním dlouhotrvajícím suchu, a tedy nízké hodnotě půdní vlhkosti ( $\theta < 0.1$  l/l), se může vlhkost i přes vysokou teplotu půdy stát limitujícím faktorem a omezit ji (Davidson et al. 1998; Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005). Omezení se především týká O horizontů (Davidson et al. 1998). Na omezení suchem jsou citlivější půdy s větší zrnitostí (Borken et al. 2002), tedy s vyšším potenciálem vysychavosti. Na druhou stranu, také u příliš zavlhčených půd ( $\theta > 0.30$  l/l) je potlačována půdní respirace, jelikož díky nadměrnému

obsahu vody se do půdy nedostává tolik O<sub>2</sub> nezbytného pro aerobní dýchání dekompozitorů (Davidson et al. 1998; Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005).

Vlivem porostu na půdní respiraci se široce zabývají Raich a Tufekcioglu (2000). Samotné složení vegetace je výslednicí mnoha faktorů, především klimatu (teplota a srážky). Stejně tak půdní respirace. Proto rozeznání toho, za co je který faktor zodpovědný, je obtížné. Dle nich je samotný rozdíl mezi porosty v respiraci natolik nízký, že vegetace hraje až druhořadou roli a primárními faktory jsou klima a substrát. Rostlinný pokryv mění půdní teplotní a vlhkostní podmínky a tyto účinky se často liší mezi vegetačními typy. To potvrzují i Borken et al. (2002) a Ladegaard-Pedersen et al. (2005), kdy rozdíly mezi porosty (jehličnany x listnáče) byly zřejmé, ale měnící se substrát hrál výraznější roli.

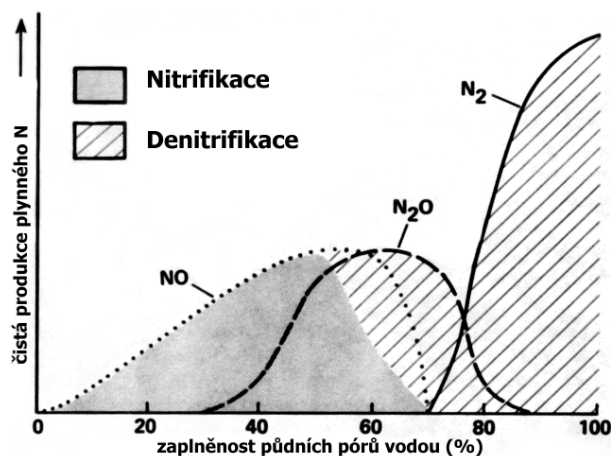
Rozdíly v respiraci pod odlišným stromovým patrem jsou podrobovány častým studiím. Při porovnání jehličnatých a listnatých lesů Raich a Tufekcioglu (2000) popisují zhruba o 10 % nižší respiraci u jehličnatých porostů vůči listnatým. Tyto rozdíly jsou většinou v souladu s měřeními popisovanými ze smrkových (550 g C/m<sup>2</sup>/rok) a bukových porostů (710 g C/m<sup>2</sup>/rok) (Borken a Beese 2005), ale u většiny z nich rozdíl nebyl statisticky průkazný (S: 420 g C/m<sup>2</sup>/rok vs. B: 594 g C/m<sup>2</sup>/rok (Borken et al. 2002), S: 595 g C/m<sup>2</sup>/rok vs. B: 646 g C/m<sup>2</sup>/rok (Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005), S: 30 kg C/ha/den vs. B: 31 kg C/ha/den (Ladegaard-Pedersen et al. 2005), nebo i s opačným výsledkem (smrk 1.69 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup>/s vs. buk 1.27 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup>/s) (Vesterdal et al. 2012). Teplota půdy je popisována mírně vyšší v bukovém porostu v jinak stejném prostředí. V bukovém porostu je uváděna vyšší citlivost Q<sub>10</sub> (Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005; Vesterdal et al. 2012). Na druhou stranu Borken a Beese (2005) popsali vyšší citlivost pro půdu pod smrkem. Zde se může do měřené půdní teploty promítat vliv O horizontu, který může ovlivnit teplotní odezvu v půdním profilu. Teplotní amplituda půdy stoupá, čím výše je teplotní čidlo u povrchu půdy. Proto umístění čidla významně ovlivňuje interpretaci hodnoty Q<sub>10</sub> (Borken et al. 2002; Davidson et al. 2006). Nejvhodnější hloubka pro měření je mezi 8 až 10 cm (Buchmann 2000; Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005).

Především kvalita opadu je hlavním vysvětlujícím faktorem pozorovaných rozdílů v respiraci (Raich a Tufekcioglu 2000). Podle Augusta et al. (2015) může být rozdíl v respiraci způsoben rozdílným půdním C:N poměrem, který je v jehličnatých porostech vyšší (Cools et al. 2014). Což potvrzuje i Borken et al. (2002) ve srovnání několika proměnných ovlivňující půdní respiraci, kdy vysoký půdní C:N poměr vykazoval negativní vliv na respiraci. I proto je měřena vyšší doba obratu C ve smrkových půdách O horizontu než v půdách bukových (Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005; Vesterdal et al. 2012). Borken a Beese (2005) ji uvádějí 20.6 let, zatímco v bukových půdách to pouze 5.5 let. To

vede k rozdílným mocnostem O horizontů a zásobám organického C v půdách, které jsou pod smrkem vyšší (Vesterdal a Raulund-Rasmussen 1998; Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005; Vesterdal et al. 2008, 2012), v minerální půdě se již tento rozdíl snižuje (Vesterdal a Raulund-Rasmussen 1998; Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005; Vesterdal et al. 2008). Ačkoliv je tedy rozklad organické hmoty pod smrkem pomalejší, mocnost O horizontu zapřičiňuje, že výsledná respirace dosahuje za předpokladu srovnatelné NPP stejných toků jako pod bukem (Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005). A i díky dalším faktorům ovlivňující respiraci (místní specifické podmínky, hustota stromů, lesní management), nemůže být tvrzeno, že půdní respirace pod bukem je vždy vyšší (Borken a Beese 2005).

### 4.3.3 Emise plynů N

Při půdních procesech v rámci cyklu N dochází k únikům N v podobě plynů do atmosféry. Uniká ve formách  $\text{NH}_3$ , NO,  $\text{N}_2\text{O}$  a  $\text{N}_2$ . Plyny jsou buď vedlejším produktem při nitrifikaci, nebo produktem denitrifikace.  $\text{NH}_3$  uniká do vzduchu při oxidaci  $\text{NH}_4^+$  při vysokém pH v suchých půdách. Vedlejším produktem nitrifikace půdními organismy jsou také plyny NO a  $\text{N}_2\text{O}$ , s tím, že NO se vyskytuje častěji. Tok NO z půdy je přímo závislý na čisté míře nitrifikace. Při denitrifikaci jsou uvolňovány plyny NO,  $\text{N}_2\text{O}$  a  $\text{N}_2$ . Denitrifikace probíhá v místech s nedostatkem  $\text{O}_2$ , tedy při vysoké vlhkosti, nejčastěji v zamokřených oblastech. Ale je zaznamenána i běžně v půdách, například uvnitř půdních agregátů s nedostatkem  $\text{O}_2$ . Denitrifikace je prováděna především anaerobními bakteriemi, ale také aerobními heterotrofními bakteriemi, mezi nejznámější patří rod *Pseudomonas*. Pro bakterie redukující oxidované formy N se nitrát stává příjemcem elektronů z metabolismu (Schlesinger a Bernhardt 2013). Množství produkovaných forem N závisí na obsahu vody v půdě a míře anoxického prostředí (obr. 3) (Davidson et al. 2000). Celková ztráta NO z lesních půd je nízká, činí méně než 0.2 kg N/ha/rok (Davidson a Kinglerlee 1997). Ztráta N denitrifikací pro temperátní lesní půdy nepostižené depozicí N je menší než 2 kg N/ha/rok, při depozici 30 kg N/ha/rok byla naměřena ztráta 3 kg N/ha/rok (Mohn et al. 2000; Schlesinger a Bernhardt 2013).



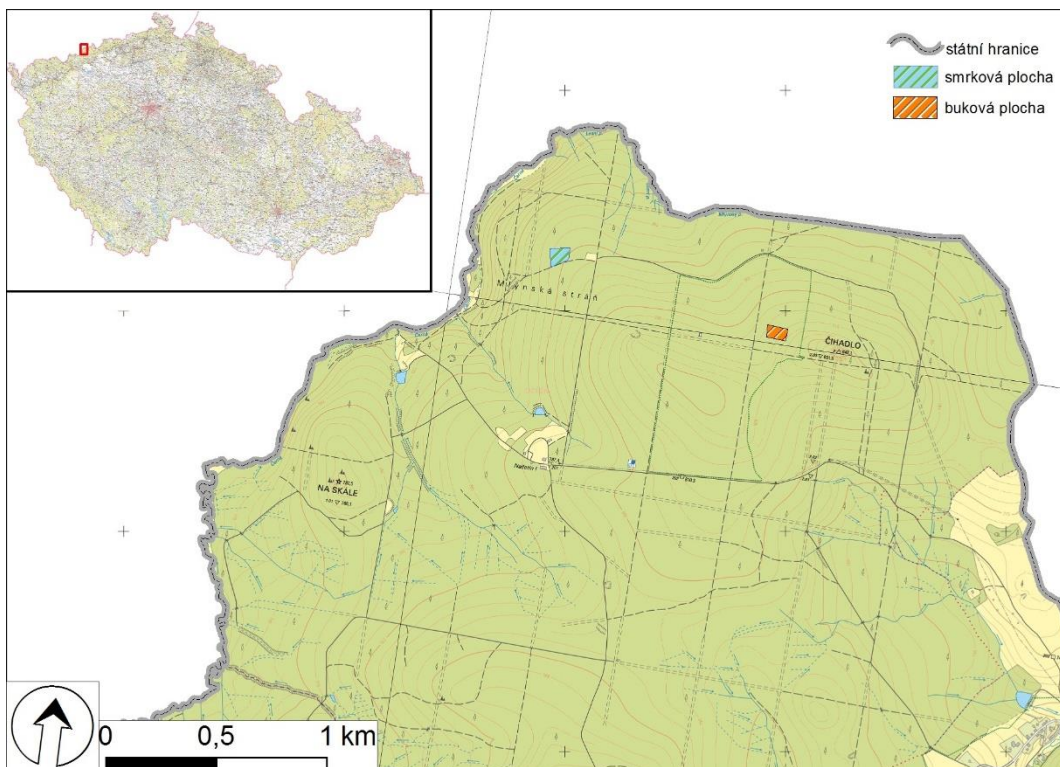
Obrázek 3: Formy unikajícího N z v závislosti na obsahu půdní vody (upraveno podle Davidsona a Kinglerlee 1997).

Denitrifikace v lesních půdách je nejčastěji limitována nedostatkem dusičnanů, nízkou půdní vlhkostí a teplotou, nízkým pH a nedostatkem substrátu (Priha a Smolander 1999; Mohn et al. 2000). Listnaté stromy mají díky vyššímu pH a vysokému obsahu C větší míru denitrifikace než jehličnany, u kterých bylo naměřeno nízké pH, nízký obsah C a vysoký poměr C/N. U listnatých porostů byl při denitrifikaci naměřen vyšší poměr úniku  $N_2O/N_2$  z půd (Menyailo et al. 2002).

## 5 Přírodní podmínky

### 5.1 Lokalizace místa

Výsledky prezentované v této práci, byly získány na lokalitách u obce Načetín, nacházející se v centrální části Krušných hor, v bezprostřední blízkosti státní hranice s Německem. Obě studované lokality leží na SZ svahu vrchu Čihadlo (obr. 4). Smrková plocha v nadmořské výšce 780 m n. m. ( $50^{\circ}35'22.1''$  N,  $13^{\circ}15'11.1''$  E), buková pak v 820 m n. m., vzdálena zhruba 1 km JV směrem od smrkové ( $50^{\circ}35'17.2''$  N,  $13^{\circ}16'01.9''$  E). Obě lokality jsou součástí dlouhodobého monitoringu České geologické služby zaměřeného na dopady environmentálních změn (acidifikace, eutrofizace a klimatu) a na biogeochemii lesních ekosystémů.



Obrázek 4: Lokalizace zkoumaných ploch.

## 5.2 Historie lokality

Lokalita Načetín se nachází v oblasti, kde byly v minulosti měřeny jedny z nejvyšších depozic S a N v Evropě. Nachází se totiž přímo v tzv. Černém trojúhelníku, průmyslové oblasti s nedalekými hnědouhelnými pánevemi, jež byly hlavním zdrojem kyselé depozice (Kopáček a Veselý 2005). V současnosti se porosty po poklesu depozic regenerují (Oulehle et al. 2011)



Obrázek 5: Bukový porost na Načetíně.

Podle historických údajů ze stabilního katastru se v první polovině 19. století na obou plochách nacházely smíšené lesy se zastoupením buku, jedle a smrku. Z dalšího mapování (okolo roku 1850) je však patrné, že plocha, na níž se dnes nachází smrk, byla přeměněna na hospodářskou monokulturu,



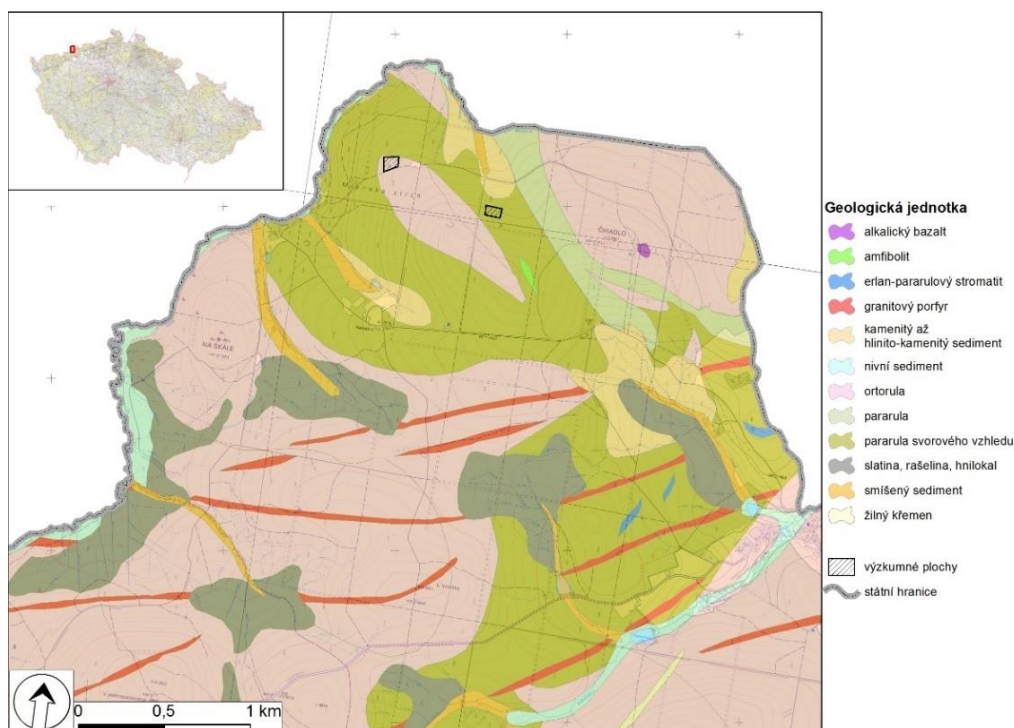
Obrázek 6: Smrkový porost na Načetíně.



kteřá byla poprvé pokácena v průběhu 30. let 20. století. Současný smrkový porost (obr. 6) o stáří cca 80 let je tak již druhou generací monokulturní smrčiny. Na druhé ploše zůstal smíšený porost zachován se zastoupením buku a smrku. Během 70. a 80. let s nástupem silné kyselá depozice a kůrovcové kalamity smrky v porostu uhynuly a ze smíšeného lesa se stala čistá bučina, dnes se stáří okolo 150 let (obr. 5). Lesy na Načetíně prošly Díky vyšší depozici ve smrčíně probíhala půdní acidifikace účinněji než v bukovém porostu, a proto jsou pH i bazická saturace měřeny ve smrčíně nižší (Oulehle a Hruška 2005).

### 5.3 Geologie

Geologicky se zkoumané území nachází v jednotce krušnohorského krystalinika v rámci saxo-durynské oblasti (saxothuringika) Českého masivu. Krušnohorské krystalinikum je součástí tzv. krušnohorského antiklinora, orientovaného ve směru ZJZ-VSV a s osou sklánějící se k JZ. Toto antiklinorium je z JV ohraničeno krušnohorským zlomem, na J až JZ příčnou depresí od smrčinského antiklinoria, na Z v Německu masivem Eibenstock a na S Saxonskou depresí a Labským břidličným pohořím (Suk et al. 1984). Samotné antiklinorium je tvořeno převážně krystalickými břidlicemi a granitoidy, jenž tvoří dobře definované metamorfované a tektonické jednotky (Svoboda 1966).



Obrázek 7: Geologická situace v okolí výzkumných ploch.

V krušnohorském krystaliniku, jenž tvoří jednu takovou jednotku, se nachází především algonkianské sedimenty metamorfované při kadomské (assyntské) orogenezi (Svoboda 1966). Stupeň metamorfózy je v různých částech rozdílný, významná je zde z tohoto pohledu přísečnická skupina. Do těchto hornin označovaných podle německé



klasifikace jako tzv. „šedé ruly“, byly v závěrečných etapách orogeneze intrudovány „červené ortoruly“. Do těchto struktur vnikají na konci variské (hercynské) orogeneze intruze granitoidů, jež kontaktně metamorfuji svá okolí (Svoboda 1966, Chlupáč 2002). Granitoidy místy vystupují na povrch v různém rozsahu (žíly až masivy), nicméně v hloubi pod krystalickými břidlicemi jsou pravděpodobně propojeny v jeden velký celek (Svoboda 1966). Dle Chlupáče (2002) dosahují nejmladší intruze stáří 300-250 Ma. V terciéru poté díky tlaku alpinských pohoří dochází k reaktivaci zlomů a protknutím vulkanických hornin konsolidovaným blokem, který v Krušných horách vyústil v povrchový vulkanismus. V zájmovém území jsou konkrétně zastoupeny šedé a červené ruly (obr. 7).

#### 5.4 Geomorfologie a vývoj reliéfu

Studované plochy dle geomorfologického systému spadají do podokrsku Načetínská vrchovina (tab. 1) s nejvyšším vrcholem Čihadlo 842 m n.m., který je součástí celku Krušné hory (Balatka a Kalvoda 2006). Pohoří tvoří parovinně zarovnanou kuestu, ploše až mírně skloněnou k SZ. Na českou stranu se nad příkopovou propadlinou svažují stupňovitě zlomovými svahy (Kunský 1974). Na území ČR Krušné hory tvoří protáhlou oblast při hranicích s Německem. Čítá délku 130 km, šířka se pohybuje od 6 km na SV do 19 km na JZ (Demek et. al. 1965). Nejvyšším vrcholem je Klínovec 1244 m n.m. Podcelek Loučenská hornatina se rozkládá ve východní části kry Krušných hor. Kra je ukloněna k SZ do Saska, na opačné straně je ohraničena až 500 m vysokým zlomovým svahem. Nad hranou svahu se rozprostírají plochy vyzdvižené holoroviny. Zlomový svah je místy rozčleněn příčnými zlomy, jichž využívají krátké prudké toky, které rozřezávají zlomový svah. Jinak se uplatňují toky směřující do SRN (Bína a Demek 2012). Samotná Načetínská vrchovina je plochou až mírně zvlněnou kernou hornatinou se strukturně denudačními plošinami a hřbety uklánějícími se zvolna k SV až k S, s výškovým rozpětím 750-842 m n.m. (Bína et Demek 2012).

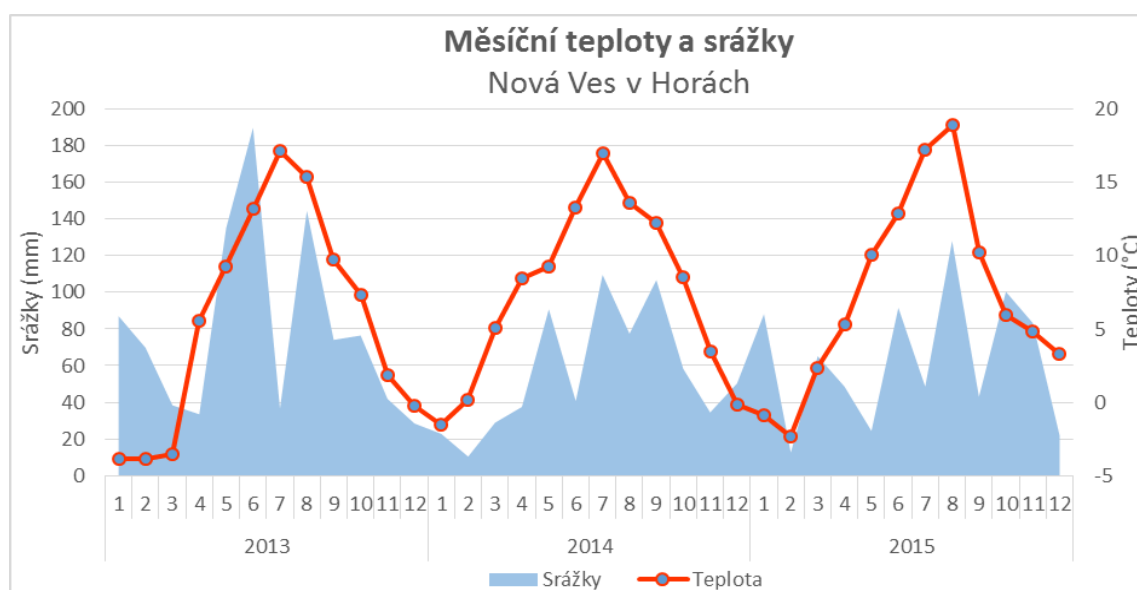
*Tabulka 1:* Zařazení studovaných lokalit do systému geomorfologických jednotek (dle Balatky a Kalvody 2006).

System	Hercynský
Provincie	Česká vysočina
Subprovincie	Krušnohorská subprovincie
Oblast	Krušnohorská hornatina
Celek	Krušné hory
Podcelek	Loučenská hornatina
Okrsek	Rudolická hornatina
Podokrsek	Načetínská vrchovina

Vývoj reliéfu je závislý na geologické aktivitě a klimatu, kterým bylo popisované místo vystaveno. Po kaledonském a variském vrásnění, docházelo k denudaci reliéfu. Ke vzniku regionálního penepfénu, tvořeného kaolinitickými zvětralinami tropického klimatu, docházelo od konce druhohor až do konce starší třetihor (Bína a Demek 2012). Koncem oligocénu, ale především v miocénu až pliocénu, dochází vlivem neotektoniky podél starých zlomů k výzdvihu ker se sklonem na SZ, doprovázeného sopečnou činností (Kunský 1974). Tento výzdvih opět nastartoval erozní aktivitu. V pruhu podél JV okrajového svahu se nacházejí hluboce zařezaná až 250 m hluboká údolí. Naopak široce rozevřená údolí jsou častá na tocích vrcholových oblastí tekoucí do Německa (Demek et al. 1965). V chladných obdobích pleistocénu dochází ke vzniku periglaciálních tvarů (skalní sruby, tory, balvanová moře), které jsou patrné i na vrcholu Čihadlo. Nicméně Kopecký (1989) uvádí, že současný reliéf oblasti je převážně tektonický, základní nerovnosti reliéfu jsou dány především slabým zvlněním penepfenzovaného povrchu, který se ve vrcholové části dobře zachoval. Exogenním činitelům přiřkládá malou roli.

## 5.5 Klimatické podmínky

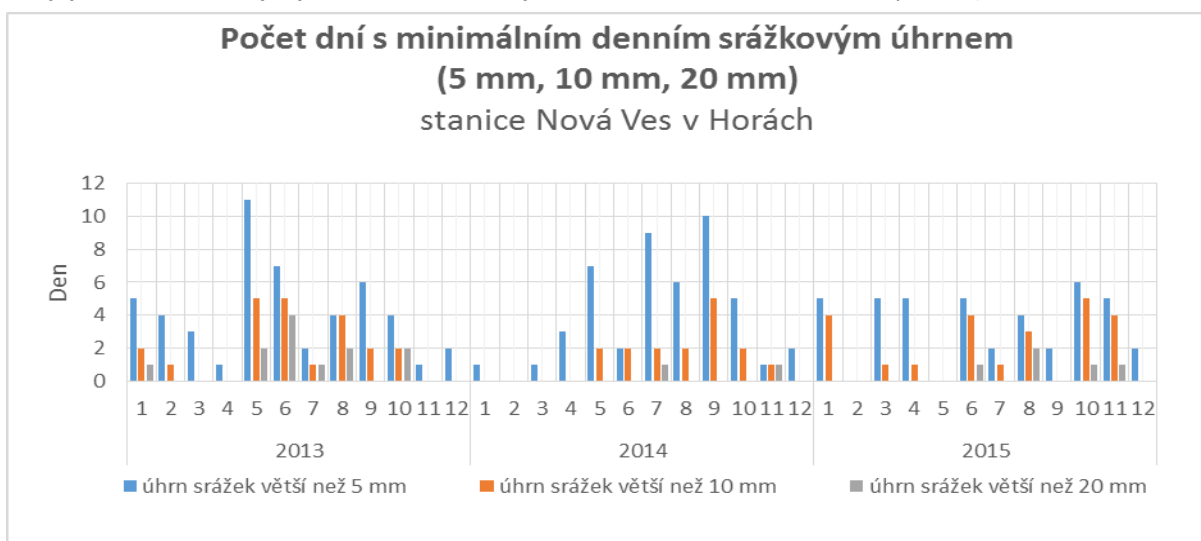
Krušné hory díky své JZ – SV orientaci pohoří a pozvolnému sklonu k SZ čelí převládajícímu atmosférickému proudění putujícímu ze SZ. Proto návětrná strana je dotována zvýšenými úhrny srážek, zatímco oblasti Podkrušnohorských pánví se nacházejí v tzv. srážkovém stínu. Dle klasifikace Klimatických oblastí (Quitt 2009), spadá příhraniční oblast Krušných hor do kategorie „Chladná“. Léta jsou zde krátká (10 - 20 letních dnů), s průměrnou teplotou 12 - 13°C a s úhrnem srážek mezi 200 - 400 mm. Naopak zimy jsou zde velmi dlouhé s více než 70 ledovými dny, průměrnou teplotou nižší než -4°C a dlouhým



Obrázek 8: Měsíční teploty a srážky za období 2013 až 2015 pro meteorologickou stanici Nová Ves v Horách.

trváním sněhové pokrývky (80 - 120 dnů). Jaro bývá velmi chladné ( $T_{\text{prům}} < 3^{\circ}\text{C}$ ), podzim pak chladný ( $T_{\text{prům}} < 4^{\circ}\text{C}$ ). Počet dní se sněžením se pohybuje mezi 50 a 65. Významným znakem je poměrně relativně dlouhé období s trvalou sněhovou pokrývkou (80 - 120 dní ročně). Dle Quitta (2009) je průměrná roční teplota pro tuto oblast  $5.4^{\circ}\text{C}$ , roční srážkový úhrn se pohybuje okolo 790 mm. Nicméně klimatická data z cca 15 km východně položené meteorologické stanice ČHMÚ Nová Ves v Horách poskytují detailnější informace o průběhu teplot a srážek ve studovaném období (ČHMÚ). V pozorovaném období byly srážkově nejbohatšími měsíci červen a srpen, naopak období s nejmenším úhrnem srážek je přelom zimy a jara (únor – duben). Nejteplejšími a nejchladnějšími měsíci byly v letech 2013 a 2014 červenec, respektive leden, v roce 2015 pak srpen, respektive únor (obr.8).

Samotný měsíční úhrn srážek může být podstatně ovlivněn extrémními srážkovými periodami. Extrémní denní hodnoty se nejčastěji vyskytují především v letních měsících, což souvisí s výskytem konvektivní oblačnosti. Zejména květen a červen roku 2013 byly z tohoto hlediska výrazné. Tento typ oblačnosti je však prostorově velice heterogenní, proto zájmová lokalita nemusela být konkrétní srážkovou epizodou vůbec postižena. A naopak některá srážka vyskytnuvší se na lokalitě Načetín nemusela být na meteorologické stanici zaznamenána. Rok 2015 se z popisovaných trendů, díky velice suchému létu, vymyká, kdy byly zaznamenány vysoké denní úhrny až v podzimních měsících (obr 9.).



Obrázek 9: Extremita srážek zájmové oblasti během studovaného období.

Také na samotné lokalitě Načetín probíhalo pravidelné měření teplot a srážek (měření srážek pouze měsíční), které charakterizují mikroklimatické podmínky studovaného porostu. Terénní měření teplot začalo na začátku roku 2014 v průběhu experimentu, proto data za rok 2013 chybí (tab.2). Teplota a vlhkost vzduchu byla měřena v lesních porostech ve 2 m tak, aby zachycovala mikroklimatické podmínky vzhledem k účelu měření.

Z dat je zřejmý vyšší úhrn srážek a nižší teplota na studované ploše než na meteorologické stanici. Srážky je možné vysvětlit návětrností studovaného svahu oproti parovinně situované poloze meteorologické stanice. Důvodem v rozdílné teplotě bude, vzhledem k nižší poloze stanice ČHMÚ (725 m.n.m), teplotní gradient a možný vliv umístění čidel v porostu (nižší intenzita zpětné tepelné radiace v nočních hodinách). Vysvětlení teplotního rozdílu mezi plochami (0.15 °C) může mít několik vysvětlení. Může být buď způsobeno nepatrným rozdílem v nadmožské výšce, nebo samotným charakterem porostu. Ve smrku je totiž naměřena vyšší teplota vzduchu přes léto, zatímco v bukovém porostu je vyšší teplota v dubnu.

Tabulka 2: Průměrná roční teplota vzduchu a úhrn srážek na meteorologické stanici Nová Ves v Horách a na výzkumné ploše Načetín.

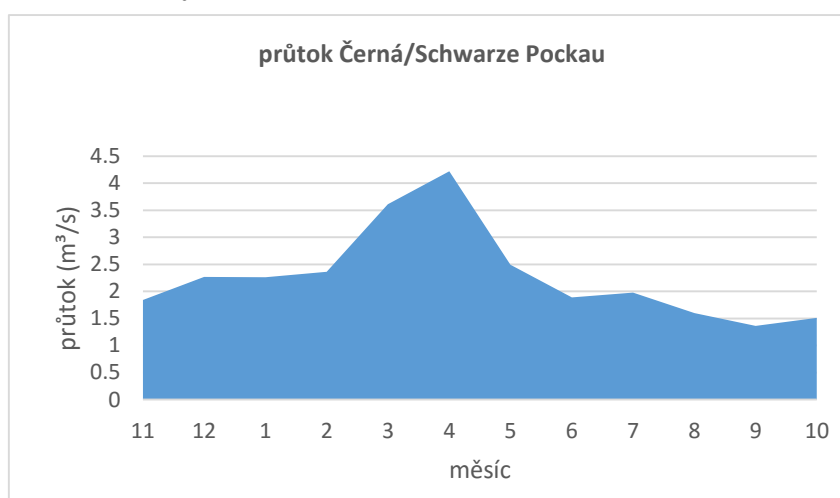
	Teploty (°C)		Srážky (mm)	
	Nová Ves	Načetín	Nová Ves	Načetín
2013	<b>5.7</b>	---	<b>956</b>	<b>1304</b>
2014	<b>7.5 (9.1)</b>	--- <b>(8.8)</b>	<b>668</b>	<b>915</b>
2015	<b>7.4</b>	<b>7.1</b>	<b>756</b>	<b>1056</b>

Pozn.: Data uvedená v závorce udávají průměrnou teplotu od 1. 3. 2014.

## 5.6 Hydrologie

Podstatná část Krušných hor je odvodňována na SZ. Pouze v okrajové JZ orientované části voda odtéká do Podkrušnohorské pánve. Díky relativně plochému reliéfu je vrcholová oblast charakteristická vysokou hladinou spodní vody. Proto v plochých rozvodních oblastech se vyskytují rozsáhlá rašeliniště, z nichž je uvolňováno velké množství organických kyselin, které řídí chemismus tamních potoků.

Zájmové území se nachází na pravém břehu v povodí potoka Černá, pramenícího ve vrcholové části Krušných hor, tekoucího SZ směrem a ústícího po 33 km do řeky



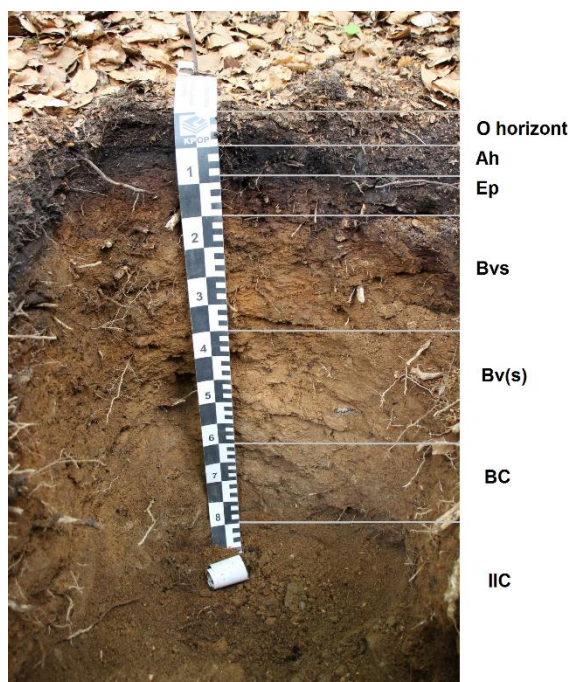
Obrázek 10: Průměrné měsíční průtoky toku Černá/ Schwarze Pockau v obci Zöblitz za období 1938 - 2012.

Zschopau (Šopava) v Německu. Říční síti je možno připsat stromovitý charakter. Odtokový režim toku je možno označit jako niválně-pluviální, s nejvyššími průtoky v dubnu při jarním tání sněhu a nejnižšími v září (obr. 10). Průměrný roční průtok toku Černá/Schwarze Pockau na nejbližším dlouhodobě měřeném profilu v Zöblitzu je 2,28 m<sup>3</sup>/s (Sachsen.de).

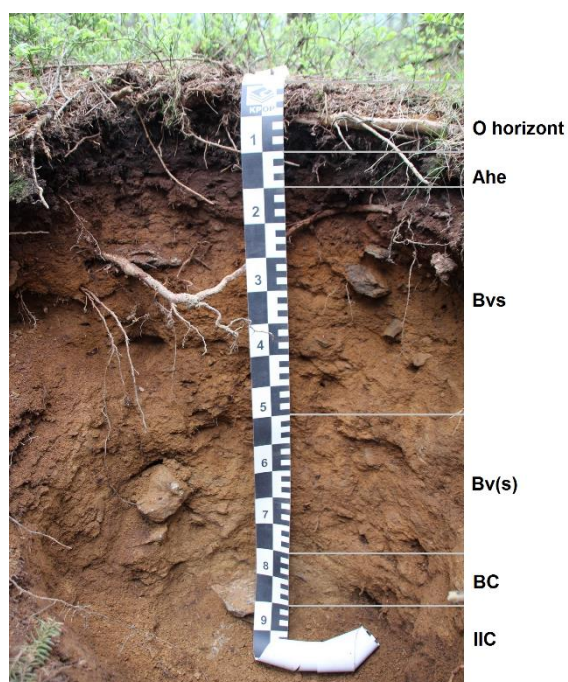
## 5.7 Půdy

Vývoj půd v Krušných horách je ovlivněn jak z hlediska horninového, tak i klimatu a vegetace. Neméně významný je i podíl kyselé atmosférické depozice na degradaci půd. Přítomnost metamorfovaných silikátů chudých na bazické kationty, chladné vlhké klima s nízkým výparem a přítomnost vegetace produkující špatně rozložitelný opad mohou za to, že se v půdách spolu s vnitropůdním zvětráváním uplatňují podzolizační procesy. Na výše položených a sklonově svažitéjších místech se vyskytují podzoly, v nižších polohách pak kryptopodzoly. V místech nižšího sklonu v polohách široce rozevřených údolí se postupně uplatňuje vliv podzemní vody, v půdách se projevují znaky oglejení, které pak postupně přecházejí do typů půd glejových. V depresích či na mírně zvlněných rozvodných místech dochází k rašelinění a nachází se zde organozemě (Tomášek 2007).

Na studovaných plochách byly v květnu 2016 provedeny odborné popisy půd (obr 11, 12; tab 3). Dle diagnostických horizontů byl pod oběma porosty i přes drobné rozdíly klasifikován půdní typ kryptopodzol modální, který je typický stratifíci O – Ah – Bvs – C. Kryptopodzoly jsou považovány za přechodný typ mezi kambizeměmi a podzoly. Jsou silně sorpčně nenasycené a půdní reakce je kyselá. Diagnostický horizont Bvs, který má rezivou



Obrázek 11: Půdní profil pod bukovým porostem.



Obrázek 12: Půdní profil pod smrkovým porostem.

až žlutorezivou barvu, je výsledkem procesu rozpouštění jílových minerálů ve vodě rozpustnými organickými kyselinami, které vznikají rozkladem organické hmoty nízké kvality. Proto je B horizont typický vysokou kyprostí (objemová hmotnost  $< 1.0 \text{ g/cm}^3$ ) a vysokým obsahem oxidů Al a Fe, které vznikají rozpadem jílových minerálů (Němeček 2011).

Tabulka 3: Popis půdních vlastností z půdních profilů studovaných ploch

Buk				Smrk			
hloubka	diagnostický	struktura	barva	hloubka	diagnostický	struktura	barva
(cm)	horizont			<b>(cm)</b>	horizont		
0-2	OI			<b>0-5</b>	OI		
2-3	Of			<b>5-8</b>	Of		
3-5	Oh			<b>8-10</b>	Oh		
5-9	Ah	Hlinitopísčítá - písčitohlinitá	7.5YR 2.5/2	<b>10-15</b>	Ahe	Hlinitopísčítá - písčitohlinitá	7.5YR 3/4
9-15	Ep	Hlinitopísčítá - písčitohlinitá	7.5YR 3/4	<b>15-50</b>	Bvs	Hlinitopísčítá	7.5YR 5/6
15-35	Bvs	Hlinitopísčítá	7.5YR 5/8	<b>50-75</b>	Bv(s)	Hlinitopísčítá - písčitohlinitá	7.5YR 4/6
35-60	Bv(s)	Písčitohlinitá hlinitá	7.5YR 7/8	<b>75-85</b>	BC	Písčitohlinitá	7.5YR 4/6
60-80	BC	Písčitohlinitá hlinitá	10YR 5/6	<b>&gt; 85</b>	IIC	Písčitohlinitá	10YR 5/6
> 80	IIC	Písčitohlinitá hlinitá	10YR 5/6				

Rozdíly se vyskytovaly především v opadovém O horizontu a svrchní části A horizontu. Forma nadložního bukového humusu dosahující mocnosti 5 cm byla diagnostikována jako typ moder. Opadový horizont ve smrkovém porostu o mocnosti 10 cm, typu mor, má výrazně mocnější horizont opadanky (5 cm). Zdánlivě mocné nerozložené listové frakce bukového porostu náležející do horizontu opadanky (L horizont) jsou dobře stlačitelné, tudíž netvoří tak mocnou vrstvu. Z bukového organominerálního A horizontu je možno vyčlenit eluviální horizont Ep svědčící o iniciálních podzolizačních procesech probíhající pod bukovým porostem. Ve smrku tento proces není natolik významný, což je vyjádřeno přítomností Ahe horizontu. Dále je sled půdních horizontů pro oba porosty totožný. Spodický seskvioxidický horizont Bvs se žlutorezivou barvou dosahuje pod bukem menší mocnosti v porovnání se smrkovou plochou. Horizont je typický nízkou objemovou hmotností ( $< 1.0 \text{ g/cm}^3$ ). Objemová hmotnost jednotlivých horizontů však nebyla stanovována. Nicméně při popisu půdního profilu na smrkové ploše Šefrnou v roce 1994 (nepublikováno) byla objemová hmotnost Bvs horizontu stanovena na  $0.95 \text{ g/cm}^3$ . Poté rezivý Bvs horizont přechází plynule do matečné horniny (II C).

## 5.8 Biota

Fytogeograficky spadá území do obvodu Českomoravské mezofytikum. V něm pak úžeji náleží do fytogeografického okresu Krušnohorské podhůří (Hejný a Slavík 1988). Proto by se zde dle Potenciální mapy přirozené vegetace měla vyskytovat společenstva acidofilních bučin a jedlin typu *Luzolo-Fagetum* (biková bučina) (Neuhäuslová a Moravec 1997). Ve skutečnosti je krajina člověkem významně pozměněná, na dnech mělkých údolí a v okolí obcí najdeme louky a pastviny, kopce a hřebeny jsou porostlé hospodářskými monokulturami a na plochých rozvodích se vyskytují rašeliniště či rašelinné lesy. Velký podíl tedy zaujímají smrkové monokultury (*Picea abies*). Nicméně, vzhledem k imisním kalamitám, které na konci 80. let minulého století postihly oblast Krušných hor, byly odumřelé porosty nahrazeny odolnějšími jehličnany jako například smrk stříbrný (*Picea pungens*) – který v současnosti plošně odumírá, modřín opadavý (*Larix decidua*) nebo listnatými pionýrskými dřevinami jako jsou olše šedá (*Alnus incana*), bříza bělokorá (*Betula pendula*) či jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Hlavním představitelem již zmíněných rašelinišť je borovice blatka (*Pinus mugo*). V rašelinných oblastech se vyskytuje rozmanité množství biotopů od otevřeného vrchoviště až po acidofilní smrčiny. Proto jsou tyto oblasti částečně předmětem ochrany přírody.

Centrální oblast Krušných hor je významná z hlediska výskytu avifauny. Přítomnost výskytu tetřívka obecného (*Tetrao tetrix*) v tamních rašeliništích byla důvodem pro zřízení Ptačí oblasti Novodomské rašeliniště - Kovářská. Hnízdí zde ale i další druhy jako například bekasina otavní (*Gallinago gallinago*), sýc rousný (*Aegolius funereus*), čáp černý (*Ciconia nigra*) či žluna šedá (*Picus canus*). Z velkých savců se zde běžně vyskytují jelen lesní (*Cervus elaphus*), prase divoké (*Sus scrofa*) či liška obecná (*Vulpes vulpes*) (AOPK).

Vegetační poměry a konsekvence, které z těchto poměrů vyplývají, by měly být díky blízkosti studovaných ploch jediným rozdílem. Smrková plocha reprezentuje typickou hospodářskou monokulturu smrku ztepilého (*Picea abies*) s jednotným stářím okolo 80 let (Oulehle a Hruška 2005). Buková plocha je rovněž monokulturní, představuje zbytek acidofilní bučiny, proto se nachází na území PR Prameniště Chomutovky (AOPK). I přes odlišné stromové patro se obě plochy co do rozdílů v keřovém a bylinném patře liší jen mírně. Vyskytují se zde horské a podhorské druhy snášející nízkou aciditu. Hlavní rozdíl je v četnosti výskytu druhů, což je odrazem konkrétních mikroklimatických a ekologických podmínek vázaných na porosty.

Na smrkové ploše jsou nejhojněji zastoupeny druhy metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a kaprad' rozložená (*Dryopteris dilatata*). Poté se zde vyskytují již druhy s menší četností, jako třtina chloupkatá (*Callamagrostis*



*villosa*), svízel hercynský (*Galium saxatile*) či pstroček dvoulistý (*Maianthemum bifolium*). Pokryvnost bylinného patra je zde vysoká (až 80%). V patře zmlazení je hojný smrk ztepilý (*Picea abies*) a jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*), vzácně se objevuje buk lesní (*Fagus sylvatica*) (Šebesta 2014).

Buková plocha se vyznačuje daleko nižší pokryvností než plocha smrková, do 3%. Nejčtenějším bylinným druhem jsou zde třtina chloupkatá a metlička křivolaká. Velice zřídka je zaznamenán výskyt brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*), pstročku dvoulistého (*Maianthemum bifolium*) či ostřice kulkonosné (*Carex pilulifera*) a šťavelu kyselého (*Oxalis acetosella*). Ve stromovém patře dominuje buk lesní (*Fagus sylvatica*). Keřové patro není prakticky vyvinuto. Ve zmlazení se vedle buku vyskytuje také jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) (Šebesta 2014).

## 6 Metodika

### 6.1 Měření zásob C a N v biomase a v půdě

Měřením základních parametrů (výška stromu, výčetní tloušťka stromu, plocha koruny a kmene) v srpnu 2013 bylo pomocí alometrických rovnic (tab. 4) stanoveno množství živé a neživé biomasy porostu na obou plochách. Pro účely této práce byly použity pouze údaje o živé biomase. Alometrické rovnice jsou počítány pro jednotlivé části porostu (kmen, kořeny, větve, listy/jehlice) a výsledek je uváděn v kg/ha suché biomasy (DW). Pro smrkový porost byl použit alometrický vztah od Krejčího z roku 1994 (ČGS), který je stanoven přímo pro zkoumaný smrkový porost. Pouze pro biomasu kořenů byla použita rovnice od Wirtha et al. (2004). Pro výpočet biomasy bukového porostu byly použity rovnice ze studie Wutzler et al. (2008).

Tabulka 4: Rovnice použité pro výpočet hmotnosti jednotlivých složek biomasy

	Autor	Rovnice <sup>1</sup>
<b>Smrk</b>		
kmen	(ČGS)	$W = 0.3577 \cdot DBH^2 - 1.8807 \cdot DBH + 10.762$
větve	(ČGS)	$W = 0.2026 \cdot DBH^2 - 6.8529 \cdot DBH + 72.001$
jehlice	(ČGS)	$W = 0.03 \cdot DBH^2 + 0.1785 \cdot DBH - 1.536$
kořeny	(Wirth et al. 2004)	$\ln W = (-8.35049 + 4.56828 \cdot \ln DBH - 0.33006 \cdot \ln DBH^2 + 0.28074 \cdot \ln A) \cdot 1.0406 \cdot 1.0061$
<b>Buk</b>		
kmen	(Wutzler et al. 2008)	$W = (0.0293 \cdot DBH^2 \cdot H)^{0.974}$
větve	(Wutzler et al. 2008)	$W = 0.123 \cdot DBH^{3.09} \cdot H^{-1.17}$
listy	(Wutzler et al. 2008)	$W = 0.0377 \cdot DBH^{2.43} \cdot H^{-0.913}$
kořeny	(Wutzler et al. 2008)	$W = 0.0282 \cdot DBH^{2.39}$

<sup>1</sup> Vysvětlivky: DBH – výčetní tloušťka stromu, W – hmotnost biomasy, A – stáří porostu, H – výška stromu



Ze získaných dat je pak možno dopočíst množství C a N v biomase. Obsah C je v biomase zpravidla neměnný a bývá odhadován na 47.5 % z celkové hmotnosti suché biomasy (Schlesinger a Bernhardt 2013). Množství N v biomase ve smrkovém porostu bylo spočteno na základě měření z 90. let minulého století (Schulze 2000), pro bukový porost byly použity obecné hodnoty z Jacobsen et al. (2003).

Obsah C a N v půdách byl stanoven v roce 2003 pro potřeby studie Oulehle et al. (2006) provedením kvantitativních odběrů v 6 půdních sondách (0.5 m<sup>2</sup>) dle metodiky uvedené v Huntington et al. (1988). Ačkoliv zásoby byly dle metodiky pro smrkovou plochu určovány až do hloubky 80 cm, v bukovém porostu půdní profily nedosahovaly příslušných hloubek. Z tohoto důvodu jsou zde zásoby v zájmu komparace uváděny pouze do hloubky 40 cm.

## **6.2 Měření toků v ekosystémech**

Měřené toky C a N v lesním ekosystému lze zjednodušeně roztrdit na vstupy a výstupy do/z půdního prostředí. Vstupy jsou měřeny ve dvou formách: vstup látek obsažených ve srážkách a v opadu. U výstupů z ekosystému je měřena půdní respirace a vyplavování C a N půdním tělesem ve vodou rozpuštěných látkách.

### **6.2.1 Odběr dat a vzorků v terénu**

Jak již bylo řečeno dříve, hlavním předmětem zájmu na výzkumné lokalitě Načetín je rozsáhlý několikaletý projekt, který je podpořen významným materiálním a lidským zabezpečením. K dispozici je proto velká rozmanitost a množství dat, které byly již dříve na studovaných lokalitách měřeny a dále zpracovávány v pracovištích ČGS, popřípadě dalších institucích.

#### **6.2.1.1 Srážky a teplota**

Srážky jsou z lokality odebírány na třech místech (1x volná plocha, 2 x podkorunové srážky). Objem spadlých srážek je odebírán vždy na konci měsíce. Odběráky (obr. 13) se sestávají ze dvou typů (tzv. letní a zimní), každý vhodný pro danou roční sezónu. Letní odběráky jsou instalované v terénu od května do října, zimní je pak nahradí od listopadu do dubna. Těmito odběráky jsou odebírány 2 typy srážek: srážky na volné ploše (BULK) a podkorunové srážky (THF). Oba typy srážek jsou jímány do několika odběráků, jejichž obsah je pak homogenizován smícháním. Srážky měřené na volné ploše (BULK), reprezentující čistou srážku neovlivněnou intercepací stromového zápoje, jsou získávány ze dvou odběráků. Měření podkorunových srážek (THF) probíhá na smrkové i bukové ploše zároveň. Odběr je realizován pomocí 9 odběráků stojících v lesním porostu ve čtvercové

sítí o stranách 15 x 15m. Odebrané srážky jsou potom dále chemicky analyzovány. Na bukové ploše je měřen stok po kmeni (STEM). Po obvodu kmene je montážní pěnou vytvořen límec, po němž jsou sklené srážky odváděny do odběrné nádoby o objemu 1100 l. Stok po kmeni se neuplatňuje během celého roku, v zimě se srážky udržují na kmenech a větvích stromů, stékají až při oblevě. Proto tento typ dat nemá čistě měsíční krok. Z důvodu nízkého stoku po kmeni ve smrkovém porostu (v letech 2003-2005 podíl pod 2%) není tento typ srážek na smrkové ploše měřen.

Teplota je měřena na obou zkoumaných plochách pomocí terénních meteostanic (obr. 14). Jsou měřeny jak vzdušné (teplota, vlhkost vzduchu) (typ EM S33H, EMS Brno), tak i půdní parametry – teplota (typ MicroLog T3, EMS Brno) i vlhkost půdy (typ CS650, Campbell Scientific). Informace o aktuálním stavu vzduchu jsou měřeny ve výšce 2 m, v půdě pak mělce pod povrchem (rozhraní H a minerálního horizontu, ca. 5 cm). Interval měření teploty a vlhkosti vzduchu je 20 minut, pro půdní proměnné je to pak 60 minut. Teplotní a vlhkostní čidla byla instalována v březnu 2014.



Obrázek 13: Odběrák podkorunových srážek



Obrázek 14: Terénní meteorologická stanice měřící teplotu a vzdušnou vlhkost



Obrázek 15: Odběrák nadzemního opadu.

#### 6.2.1.2 Opad (Litterfall)

Na obou plochách je měřen opad biomasy ze stromového patra. V každém porostu je instalováno po 5 spadových rámech (obr. 15) o čtvercovém vstupním otvoru se stranou 0.71 m (0.5 m<sup>2</sup>). Odběrné koše byly umístěny do studovaných porostů v říjnu 2013. Koše jsou většinou odebírány po 2 měsících. Následně dojde k roztřídění napadaného obsahu na 3 frakce (větve, listy, plody), které jsou pak zváženy.

#### 6.2.1.3 Design experimentu

Vzhledem k tomu, že hlavní účel sběru dat spočívá v acidifikačně-nutričním experimentu, je nutné design tohoto experimentu alespoň v základních rysech popsat.

Experiment se snaží podchytit vliv kyselá depozice a eutrofizace (síra a dusík) na změnu kvality organické hmoty a na biogeochemické toky v lesních ekosystémech. Za tímto účelem byla na zkoumaných plochách simulována zvýšená depozice S a N. Proto bylo ve smrkové i bukové ploše na zemi vytyčeno 16 čtverců o straně 3 m (9 m<sup>2</sup>), na které byly aplikovány rozdílné treatmenty (zálivka S, N, S/N a kontrolní plocha - Ctrl). Treatmenty jsou provedeny ve 4 opakováních (obr. 16). Každý čtverec je vybaven 4mi kroužky pro měření půdní respirace, několika sacími lyzimetry pro měření půdní vody v O horizontu a jedním sacím lyzimetrem pro odběr půdní vody v hloubce 30 cm.



Obrázek 16: Náhled na rozložení čtverců ve smrkové ploše.

Měření započalo roku 2013, kdy na všech 16 plochách bylo započato měření přirozeného stavu bez aplikace treatmentu, počátkem roku 2014 započala experimentální část aplikací jednotlivých treatmentů. Data zpracovávaná v této diplomové práci zahrnují pouze treatmentem neovlivněné čtverce – kontrolní měření (Ctrl). Ostatní čtverce (12) jsou od roku 2014 vyhrazeny pro aplikaci dusíkatého hnojiva a síry a nejsou v diplomové práci zahrnuty.

#### 6.2.1.4 Odběr půdních vod

Tzv. půdní voda, tedy voda, která prošla různě mocnou vrstvou půdy, je odebírána ve dvou hloubkách: v organickém O horizontu a v minerální půdě v hloubce 30 cm pod povrchem.

Půdní voda z O horizontu je jímána pomocí podtlakových sacích lyzimetrů typu RHIZON (Rhizosphere Research Products) (obr. 17, 19). Standartní model o průměru 2,5 mm má průměrnou velikost póru 0,15 µm. Pomocí plastové stříkačky je v lyzimetru vytvořen podtlak, díky němuž je nasávána voda z okolí. Odběr je uskutečňován za vhodných



Obrázek 17: Půdní lyzimetr typu RHIZON®.



Obrázek 18: Půdní lyzimetr typu PRENART®.

sezónních a vlhkostních podmínek, nejlépe několik dnů po srážce, kdy půda obsahuje dostatek vlhkosti k tomu, aby z ní bylo možno nasát vodu. Odběry probíhají v měsíčním cyklu. Na každé čtvercové ploše je 4-6 lyzimetrů a odebrané půdní vody jsou poté smíchány a analyticky zpracovány. Voda z hloubky 30 cm je získávána pomocí sacích lyzimetrů PRENART Super QUARTZ (PRENART EQUIPMENT ApS). Lyzimetr o rozměrech 21 mm x 95 mm o průměru pórů 2  $\mu$ m je spojen hadičkou se sběrnou nádobou, ve které je pumpou vytvářen podtlak, díky němuž je voda nasávána do sběrné nádoby (obr. 18, 20). Tento typ



Obrázek 19: Příklad instalovaných půdních lyzimetrů typu RHIZON® z odběrného čtverce.



Obrázek 20: Příklad sběru vzorků z půdních lyzimetrů typu PRENART® ze 4 odběrných čtverců.

vzorku je odebírán celoročně vždy na konci měsíce.

Oba typy měření jsou velice závislé na aktuálních půdních vlhkostních podmínkách, proto v několika měsících s menším úhrnem srážek došlo k odběru velmi malého nebo dokonce žádného množství vody. Z tohoto důvodu nebyly pro některé měsíce provedeny všechny požadované nebo dokonce žádné analýzy.

#### 6.2.1.5 Půdní respirace

Na zkoumaných čtvercích bylo prováděno pravidelné měření celkové půdní respirace ( $R_s$ ). Ta je vyjádřením respirace heterotrofní a respirace kořenů (autotrofní). Měření bylo prováděno pomocí přístroje LI-8100A (LI-COR®), který měří difúzní tok  $CO_2$  z půdního prostředí do atmosféry. Měřicí aparatura se skládá z  $CO_2$  analyzáru, světlonepropustné měřicí komory a zdroje energie (obr. 21). Měření probíhalo v průběhu vegetační sezóny v době, kdy se na plochách nevyskytovala sněhová pokrývka, zpravidla od dubna do listopadu. Měření probíhala ručním měřením pomocí přenosné komory, kdy na každém čtverci bylo provedeno 4 opakování. 1 opakování trvá 90 s a během něho je také měřena aktuální teplota a vlhkost půdy. Měření bylo prováděno během vegetační sezóny (květen – listopad) za účelem mít vždy 1 měření měsíčně.



Princip přístroje je založen na nepřetržitém měření koncentrace CO<sub>2</sub> pomocí detekce v infračerveném spektru. V průběhu jednotlivého měření je každou sekundu v komoře měřena aktuální koncentrace CO<sub>2</sub>. Výsledná hodnota je opravena o množství vodní páry ve vzduchu. Poté jsou data fitována podle empirické rovnice



Obrázek 21: Přenosná komora s analyzátelem IRGA používaná při ručním měření.

$$C'(t) = C_x' + (C_0' - C_x')e^{-a(t-t_0)}, \quad (3)$$

kdy  $C'(t)$  je konstantní, o vodu upravená molární frakce CO<sub>2</sub> v komoře,  $C_x'$  je hodnota  $C'(t)$  v čase zavření komory,  $C_0'$  je parametr definující asymptotu a  $a$  je parametr definující křivost (LICOR, 2010), na jejímž základě je vypočítáván tzv. flux CO<sub>2</sub>. Ten je uváděn v  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ .

## 6.2.2 Zpracování dat

Získaná data byla laboratorně analyzována a dále výpočetně zpracována za účelem spočtení toků C a N v jednotlivých složkách lesního ekosystému.

### 6.2.2.1 Laboratorní zpracování vzorků

U vzorků srážek (srážky z volné plochy, podkorunové + stok po kmeni) a půdních vod byly stanovovány základní chemické parametry: koncentrace látek DOC, DON, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> a NH<sub>4</sub><sup>+</sup>. DOC a DON byly měřeny na TOC/TN analyzátoru Tekmar Dohrmann (typ Apollo 9000). Koncentrace aniontů NO<sub>3</sub><sup>-</sup> byly měřeny na kapalinovém chromatografu Knauer 9000, koncentrace kationtů NH<sub>4</sub><sup>+</sup> na fotometru Perkin Elmer Hitachi 200.

Z opadaných listů byly po jejich rozemletí na přístroji Thermo Scientific (typ Flash 2000) měřeny koncentrace C a N. U zbylých komponent, nebyl podíl prvků stanovován. Ale díky konstantnímu poměru C v biomase (45 – 50 %), byla pro větve a plody použita průměrná hodnota 47.5 % (Schlesinger a Bernhardt 2013). Obsah N zůstal pro větve a plody nestanoven.

### 6.2.2.2 Stanovení intercese srážek a toku látek depozicí z atmosféry

Dle následujících rovnic byly vyčísleny procesy odebírající vodu z ekosystému:

$$\text{Intercepce: } I = BULK - THF - STEM, \quad (4)$$

$$\text{Evapotranspirace: } E = (THF + STEM) - OH, \quad (5)$$

$$\text{Ztráta v minerálním horizontu: } T = OH - 30 \text{ cm}, \quad (6)$$

kdy *BULK* představuje úhrn srážek na volné ploše, *THF* podkorunovou srážku, *STEM* stok po kmeni, *OH* množství vody odtékající z O horizontu a 30 cm množství vody odtékající z půdy v hloubce 30 cm.

V případě stoku po kmeni (STEM) v bukovém porostu, který byl měřen jen na jediném stromě, bylo pro vypočtení plošného stoku na hektar využito údajů z alometrického měření (340 stromů/ha). Díky nim byla spočtena plošná hodnota stoku po kmeni. Měsíční údaje o steklých srážkách jsou poté sečteny do celkové roční depozice látek. Problémem měření stoku po kmeni (STEM) bylo v případě srážkově bohatého měsíce občasně přeplnění odběrné nádoby (1100 litrů), kdy docházelo ke ztrátám informace o objemu steklých srážek. Tyto chybějící hodnoty byly dopočteny na základě vztahu mezi úhrnem volných srážek a stoku po kmeni (viz Výsledky obr. 23). Pro to byla použita data o srážkách a stoku po kmeni z téže plochy za posledních 8 let. Koncentrace studovaných prvků ze stoku po kmeni (STEM) jsou pomocí úhrnu srážek přepočítány na měsíční depozici prvků uváděných v kg/ha.

### 6.2.2.3 Stanovení toku látek z opadu biomasy

Z hmotnosti opadu z pěti košů o známé ploše bylo dopočteno množství (kg) spadlého opadu na ha za rok, díky kterému byl spočten roční tok C a N v opadové biomase. Ačkoli koše byly instalovány před koncem vegetační sezóny (říjen 2013) a došlo k podchycení většiny opadu v bukovém lese, u smrkového jehličí, které opadá v průběhu roku, roční množství opadu nemohlo být stanoveno. Pravidelnou komplikací byla nemožnost odběru opadu v zimních měsících, kdy opad byl v koších promísen se sněhem a přimrznut k látce, tudíž došlo k odběru v pozdějších měsících po roztátí sněhu a ledu v koši.

### 6.2.2.4 Stanovení toku látek v půdě pomocí CMB

Pro stanovení toku látek v půdě chybí relevantně změřené množství vody, které proteče zkoumaným půdním horizontem. Tento problém je řešen tzv. chloridovou hmotnostní bilancí (CMB), která stojí na předpokladu, že se anionty  $Cl^-$  při průchodu

půdním prostředním prakticky téměř vůbec neúčastní ionto-výměnných procesů. Proto na základě rovnice (7) je možno stanovit tok vody v půdě.

$$c(Cl^-)_A \times p(mm)_A = c(Cl^-)_B \times p(mm)_B \quad (7)$$

, kdy  $c(Cl^-)_A$  a  $p(mm)_A$  představují koncentraci  $Cl^-$ , respektive množství vody v prostředí A (srážky) a  $c(Cl^-)_B$ , a koncentraci  $Cl^-$  a  $p(mm)_B$  množství vody v prostředí B (půdní voda). Takto je na základě ročních dat pro koncentraci  $Cl^-$  a úhrnu podkorunových srážek a stoku po kmeni spočítán roční tok vody v O horizontu. Stejný postup byl aplikován i pro výpočet odtoku vody v hloubce 30 cm. Ve smrkovém porostu je ovšem v některých případech použit modelovaný poměr srážek a odtoku pro lokalitu Načetín, jenž má hodnotu 0.44 (Oulehle et al. 2007). A i když je tato hodnota uváděna pro hloubku 90 cm, rozdíl mezi odtokem ve 30 a 90 cm není významný, a proto je možné tuto hodnotu použít. Vypočtený roční odtok v jednotlivých patrech ekosystému je použit pro výpočet ročního toku látek prostředím. Vypočtené toky C (DOC) a N (DON,  $NO_3^-$ ,  $NH_4^+$  a celkový dusík TN) jsou uvedené v kg/ha.

#### 6.2.2.5 Modelace chybějících dat

Instalovaná čidla na studovaných plochách nepokrývala celou dobu experimentu. Proto teplota vzduchu a půdy za období 1/2013 až 2/2014 byla doložena podle denních údajů o teplotě vzduchu na stanici Nová Ves v Horách (ČHMÚ). Chybějící data o půdní vlhkosti byly v důsledku technických problémů na bukové ploše od října 2014 do června 2015 domodelovány podle dat půdní vlhkosti ze smrkové plochy.

#### 6.2.2.6 Půdní respirace

Měřená data jsou dále zpracována a upravena v programu File Viewer 3.1.0., jenž je součástí sady k měření ekosystémové respirace firmy LI-COR. Dále bylo využito vztahů mezi půdní respirací a půdní teplotou (Ryan 1991; Lloyd et Taylor 1994) k domodelování respirace za celé sledované období. K tomu bylo použito permanentních terénních čidel měřící půdní teplotu na obou plochách, které byly korelovány s měřenými půdními teplotami během měření půdní respirace. Pro výslednou půdní respiraci byla použita Arrheniova rovnice, která vyjadřuje vztah biologických pochodů na teplotě (Davidson a Janssens 2006):

$$R = ae^{(bT)}, \quad (8)$$

a hodnota  $Q_{10}$  byla získána ze vztahu (Lloyd a Taylor 1994):

$$Q_{10} = e^{(10b)}, \quad (9)$$

kde  $R$  je půdní respirace,  $T$  je teplota půdy a  $a$ ,  $b$  jsou konstanty exponenciální rovnice. Hodnota  $Q_{10}$  obecně vyjadřuje míru změny reakce v důsledku zvyšující se teploty. V našem případě vypovídá o tom, kolikrát se zvýší půdní respirace při zvýšení teploty o 10 °C. Poté může být při dané půdní teplotě a hodnotě  $Q_{10}$  modelována respirace dle vztahu (Ryan 1991):

$$R_T = R_0 * Q_{10}^{T/10}, \quad (10)$$

kde  $R_T$  je míra procesu při teplotě  $T$ ,  $R_0$  je míra procesu při teplotě 0°C,  $T$  je půdní teplota v °C a  $Q_{10}$  je velikost změny procesu se změnou o 10°C. Výsledkem je spočtený roční tok  $C$  (kg/ha/rok) uniklý z půdy.

Pro potřeby bilance  $C$  byla půdní respirace rozčleněna dle (Raich a Nadelhoffer 1989) na respiraci nadzemní části opadu (aboveground respiration, AGR) a na podzemní respiraci (*total belowground carbon allocation*, TBCA). Ta představuje veškeré další dodávky  $C$  do půdy (respirace kořenů + heterotrofní respirace organismů využívající  $C$ , který se nedostává do půdy přímým opadem). Za předpokladu, vyrovnaného stavu ekosystému je AGR rovna roční dotaci nadzemního opadu. Podzemní respirace (TBCA) tedy odpovídá rovnici:

$$TBCA = R_s - AGR, \quad (11)$$

kde  $R_s$  je půdní respirace a  $AGR$  respirace nadzemní části opadu.

### 6.3 Statistická analýza

Data byla podrobena analýze variance v programu R (R verze 3.1.2) s instalovanou extenzí R Commander (verze 2.1-7). Testována byla variance dat pomocí jednocestné ANOVy pro data s normálním rozložením dat. Pro data s nerovnoměrným rozložením byl použit neparametrický Kruskal-Wallisův test. Pro zjištění normality dat byl použit Shapiro-Wilkův test. Hladina spolehlivosti ( $p$ ) byla ve všech případech stanovena na 0.01.



## 7 Výsledky

### 7.1 Zásoby C a N

#### 7.1.1 Biomasa

Alometrické výpočty, na základě měřených DBH (diameter at breast height) a množství jedinců na jednotku plochy (ha), ukazují (tab. 5), že celkové množství biomasy je vyšší v bukovém porostu 544 613 kg. Ve smrkovém porostu množství živé biomasy činí 455 994 kg. Nejvíce biomasy v obou porostech tvoří kmeny stromů, jejichž hmotnost je v buku vyšší. Na druhou stranu, smrkový porost v porovnání s bukovým disponuje stejnou hmotností větví a dokonce i vyšší hmotností nadzemního opadu. Co se množství kořenů týče, vyšší hmotnost byla zaznamenána ve smrkovém porostu. Podíly jednotlivých komponent porostu k celkové zásobě biomasy jsou uvedeny v tab. 5.

Tabulka 5: Hmotnost jednotlivých komponent biomasy (v DW) ve smrkovém a bukovém porostu.

	<b>Buk</b>		<b>Smrk</b>	
	biomasa (kg/ha)	podíl k nadzemní biomase (%)	biomasa (kg/ha)	podíl k nadzemní biomase (%)
kmeny	390 094	82.3	249 344	69.9
větvě	79 084	16.7	79 785	22.4
listy/jehlice	4 823	1.0	27 589	7.7
<b>nadzemní biomasa</b>	<b>474 002</b>	<b>100</b>	<b>356 718</b>	<b>100</b>
kořeny	70 611	14.9	99 276	27.0
<b>celkem</b>	<b>544 613</b>	<b>---</b>	<b>455 994</b>	<b>---</b>

Vzhledem k rovnoměrnému rozložení C v biomase, je jeho největší množství uloženo v kmenech stromů, ve smrkovém porostu pak ještě v kořenech, kde se nachází mezi 15 – 25 % celkové stromové biomasy C. N v biomase je nerovnoměrně rozložen. V nadzemních částech stromů se v obou porostech nejvíce N nachází ve větvích stromů. Avšak velice významnou roli v obsahu N hrají kořeny stromů. U buku představuje množství N pouze 28 % obsahu nadzemní části biomasy, ve smrku jeho obsah v kořenech tvoří 54 % N v nadzemní biomase. Nejvyšší poměr C/N je v kmenech stromu, nejnižší pak v jehlicích a listech. Celkově je poměr C/N v biomase vyšší v nadzemní části než v podzemní biomase (tab.6).

Tabulka 6: Zásoby a koncentrace C a N a poměr C/N v biomase a půdních horizontech (do 40 cm) smrkového a bukového porostu. Pozn.: biomasa je součtem živého a mrtvého dřeva. † procentní podíl je vypočten k nadzemní části, \* data z Oulehle et al. (2006), \*\* data z Schlesinger a Bernhardt (2013), ° data z Schulze (2000)

			Buk							Smrk						
			C			N				Poměr C/N	C			N		
Množství (kg/ha)	Koncentrace (%)	Podíl C (a biomasy) ve skupině na	Množství (kg/ha)	Koncentrace (%)	Podíl N ve skupině na celku (%)	Poměr C/N	Množství (kg/ha)	Koncentrace (%)	Podíl C (a biomasy) ve skupině na celku (%)		Množství (kg/ha)	Koncentrace (%)	Podíl N ve skupině na celku (%)	Poměr C/N		
Biomasa (2013)	Nadzemní část	kmeny	186 152	47.5**	82.3		498	0.13°	43.0	374.0	118 438	47.5**	69.9		268	0.11°
		větve	37 755	47.5**	16.7	545	0.69°	47.1	69.2	37 898	47.5**	22.4	481	0.60°	45.5	78.8
		listy / jehlice	2 291	47.5**	1.0	113	2.34°	9.8	20.3	13 105	47.5**	7.7	309	1.12°	29.2	42.4
		<b>celkem</b>	<b>225 151</b>	---	<b>100</b>	<b>1 151</b>	---	<b>100</b>	<b>196.8</b>	<b>169 441</b>	---	<b>100</b>	<b>1 058</b>	---	<b>100</b>	<b>167.1</b>
	Podzemní část	kořeny	33 540	47.5**	14.9†	320	0.45°	27.8†	104.8	47 156	47.5**	27.8†	570	0.57°	53.9†	82.7
	<b>celkem</b>	<b>258 691</b>	---	---	<b>1 471</b>	---	---	<b>175.8</b>	<b>216 597</b>	---	---	<b>1 628</b>	---	---	<b>133.0</b>	
Půdy	Organické horizonty	O <sub>i</sub>	13 135	45.8	6.6	509	1.79	6.0	25.7	15 799	45.3	12.9	574	1.75	11.9	27.3
		O <sub>f,h</sub>	52 225	36.6	26.3	2 627	1.84	30.7	19.8	30 051	28.2	24.6	1 290	1.18	26.7	23.4
	Minerální horizonty	0-10 cm	47 127	10.0	23.7	2 035	0.43	23.8	23.2	36 817	6.7	30.2	1 325	0.24	27.5	27.9
		10-20 cm	34 929	6.5	17.6	1 378	0.26	16.1	25.2	15 707	3.1	12.9	638	0.13	13.2	24.5
		20-40 cm	51 265	5.1	25.8	1 999	0.2	23.4	26	23 653	2.3	19.4	999	0.09	20.7	23.7
		<b>celkem</b>	<b>198 681</b>	---	<b>100</b>	<b>8 547</b>	---	<b>100</b>	<b>23.2</b>	<b>120 028</b>	---	<b>100</b>	<b>4 826</b>	---	<b>100</b>	<b>25.3</b>

## Půdy

Zásoby půdního C a N a poměr C/N do hloubky 40 cm jsou zobrazeny v tabulce 6. Bukový porost disponuje vyššími zásobami C a N v půdě (198 681 kg C/ha a 8 547 kg N/ha) než smrkový (cca 120 028 kg C/ha a 4 826 kg N/ha). Nejvyšší koncentrace C je měřena v organickém horizontu (okolo 46 %) a s hloubkou její podíl klesá až ke 2 % v horizontu 20-40 cm. Na rozdíl od C, zásoba N je v půdě zastoupena ve větším množství než v biomase. V buku je jeho množství vyšší 5krát, ve smrku pouze 2.5krát. Nejvíce N se nachází na rozhraní organické a minerální půdy. V buku je to horizont  $O_{f,h}$  (2 627 kg N/ha), ve smrku pak horizont 0-10 cm (1 325 kg N/ha). Celkový poměr C/N je pod bukem o něco mírně nižší, ale zatímco tam poměr C/N s hloubkou setrvale vzrůstá, pod smrkem naopak klesá.

## Shrnutí

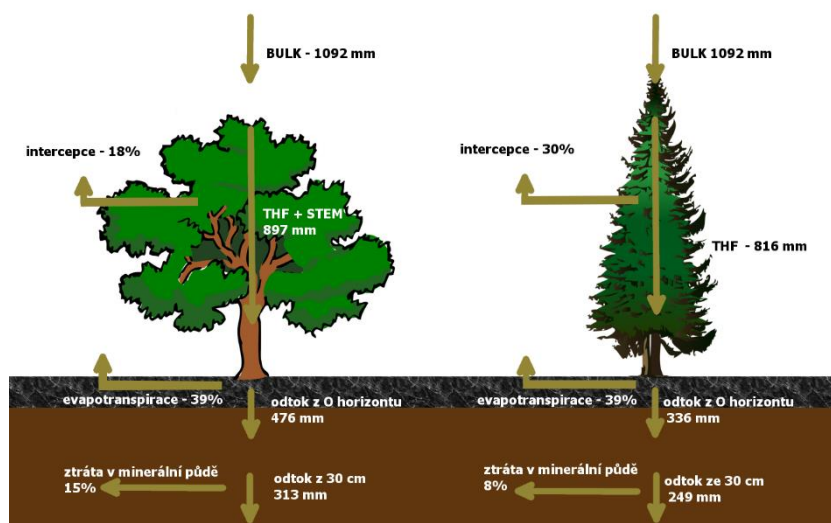
V biomase buku je v porovnání se smrkem vázáno větší množství C a N. Výjimku tvoří kořenová biomasa smrku, ve které je vázáno více N. Dále se pak v buku nachází i větší zásoba půdního C a N. Po sečtení činí zásoba C a N v bukovém ekosystému 457 372 kg C/ha a 10 018 kg N/ha, ve smrkovém pak 336 625 kg C/ha a 6 454 kg N/ha.

## 7.2 Toky C a N

### 7.2.1 Vstupy C a N do ekosystémů

Průchod srážek ekosystémem

Na obrázku 22 jsou vyčíslena jak naměřená a vypočtená množství vody proteklá oběma ekosystémy, tak velikost procesů ovlivňující průchod srážek ekosystémem. Úhrnu srážek na volné ploše a úhrnu srážek prošlých vegetací je věnována následující kapitola

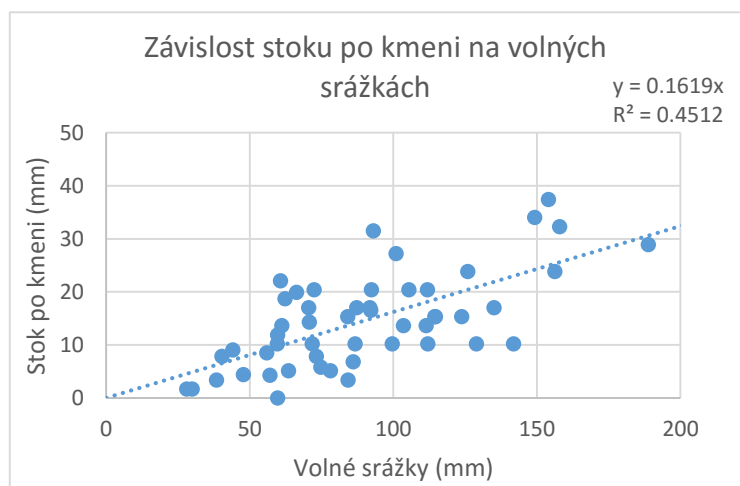


Obrázek 22: Průchod srážek jednotlivými patry ekosystémů a jejich ztráty.

Srážky. Z dat je patrný větší záchyt srážek při průchodu stromovým patrem – intercepce - ve smrku (30 %), v buku je to pouze 18 %. Proces evapotranspirace, kdy je voda buď přímo odpařována, nebo transpirována vegetací, je pro oba porosty totožný (39 %). Z bukového O horizontu dále ročně odtéká průměrně 476 mm, ze smrkového O horizontu 336 mm. Při průchodu vody z O horizontu do hloubky 30 cm dochází k dalšímu snížení množství proteklé vody. V bukovém porostu je to 15 % z celkového úhrnu srážek, ve smrkovém pouze 8 %. Z minerálního horizontu v hloubce 30 cm byl z buku vypočten celkový odtok 313 mm (29 % srážek z volné plochy), ze smrkového porostu 249 mm (23 % srážek z volné plochy). Odtok vody z této hloubky lze již považovat za odtok vody z ekosystému.

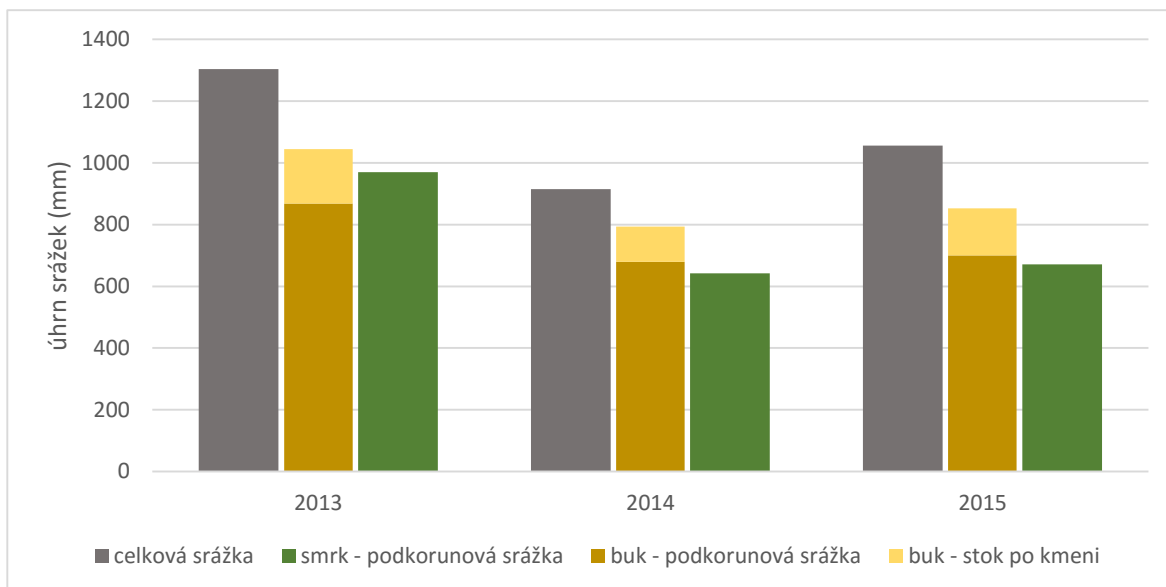
## Srážky

Srážkově nejvýznamnějším rokem byl rok 2013, kdy byl na volné ploše zaznamenán nejvyšší úhrn srážek (1304 mm), roky 2014 a 2015 byly srážkově chudší. Průměrná srážka činila  $1092 \pm 161$  mm (průměr  $\pm$  směrodatná odchylka). Úhrn podkorunových srážek (THF) pod smrkem činil  $761 \pm 148$  mm, pod bukem  $750 \pm 85$  mm. Tento rozdíl není výrazný, v bučině se ale také uplatňuje stok vody po kmeni. Příliš vysoké měsíční úhrny srážek, kdy objem odběrné nádoby nestačil, byly dopočteny na základě vztahu srážek na volné ploše a stokem po kmeni za posledních 8 let (obr. 23). Model udává, že cca 16 % srážek na volné ploše stéká po kmeni buku ( $r^2 = 0.45$ ). Průměrný roční stok po kmeni (STEM) činil  $148 \pm 26$  mm, v součtu celková srážka pod bukovým porostem za sledované období tedy byla  $897 \pm 107$  mm.



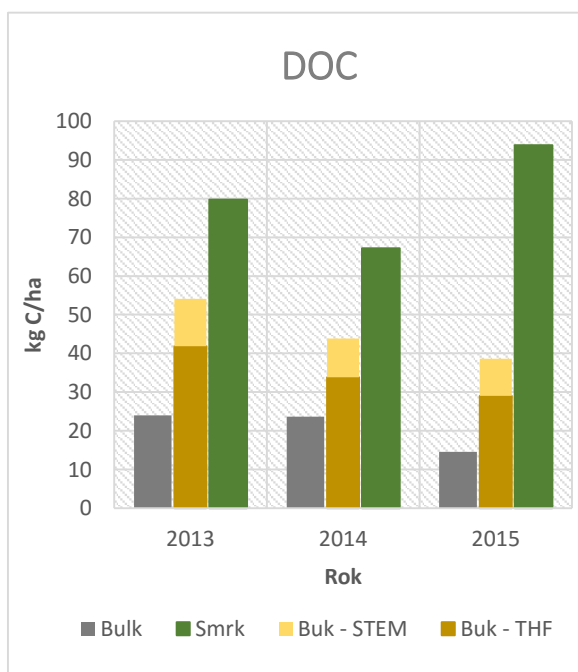
Obrázek 23: Vztah mezi stokem po kmeni v bukovém porostu a volnými srážkami.

Ve sledovaných letech byla podkorunová srážka pod bukem (THF) vyšší nežli pod smrkem. Výjimku tvoří rok 2013, kdy velice intenzivní srážková epizoda v měsíci květnu (obr. 9) způsobila, že větší podíl srážek stékal po kmeni. Roční úhrn srážek ve studovaném období je zobrazen v obrázku 24.

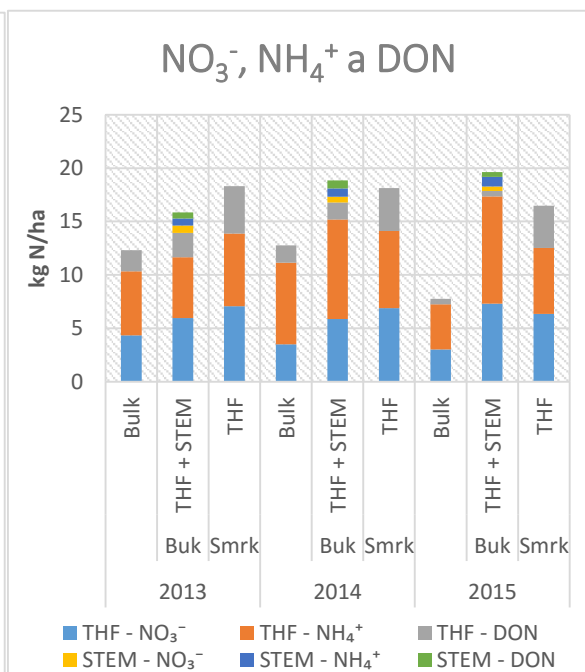


Obrázek 24: Roční úhrn srážek na volné, ve smrkové a v bukové ploše.

Uhlík je měřen ve formě DOC (obr. 25). Anorganická forma uhlíku není v analýze zahrnuta, jelikož nepředstavuje zdroj dostupného C pro mineralizaci. Tok DOC ve srážkách na volné ploše je nižší ( $21 \pm 4.4$  kg C/ha/rok) než ze srážek prošliých vegetací. Pod bukem je tok vyšší zhruba o 100 % (THF + STEM:  $43 \pm 9.7$  kg/ha/rok), pod smrkem o 300 % ( $72 \pm 5.6$  kg C/ha/rok). Rozdíl v toku DOC podkorunových srážek mezi bukem a smrkem je signifikantní ( $p = 0.00007$ ).



Obrázek 25: Tok DOC ve srážkách.

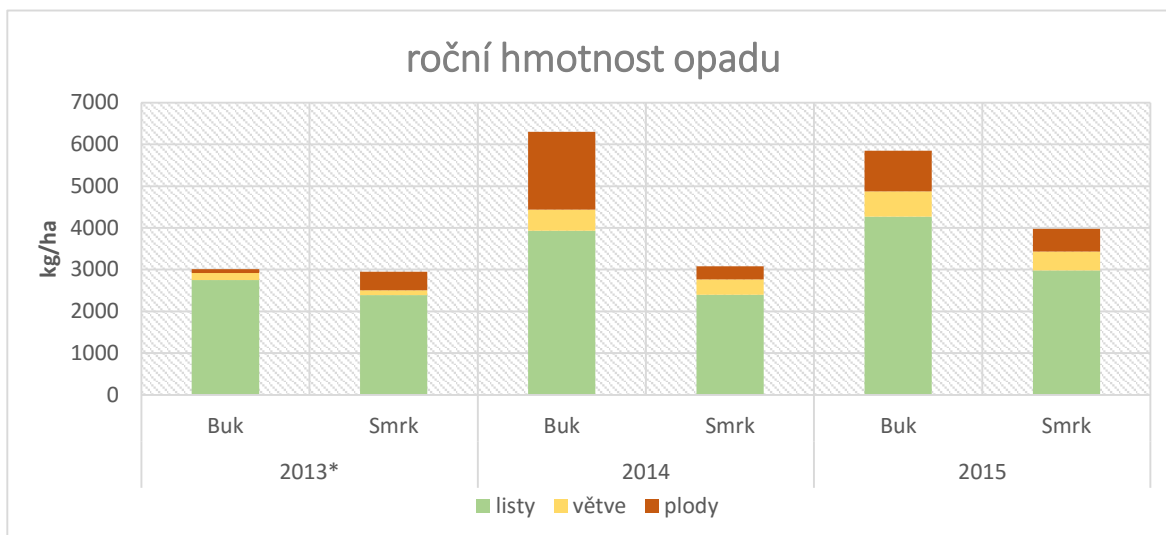


Obrázek 26: Tok forem N ve srážkách.

Ve srážkách je N zastoupen ve formách  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$  a DON (obr. 26). Nejvyšší variabilita je ve srážkách na volné ploše ( $10.9 \pm 2.3$  kg N/ha/rok), ovšem nejvyšší míra toku je zaznamenána ve zbylých dvou srážkách pod vegetací. U obou porostů je velikost toku podobná (buk:  $18.8 \pm 1.1$  kg N/ha/rok; smrk:  $17.6 \pm 0.8$  kg N/ha/rok). Pod bukem se však významně uplatňuje stok po kmeni (STEM), kterým ročně steče průměrně  $1.92 \pm 0.12$  kg N/ha/rok, což představuje cca 10 % celkového ročního toku N ze srážek pod vegetací. Měřená forma celkového N (TN) pouze v podkorunových srážkách (THF) dosahuje průměrně vyšších hodnot ve smrkovém porostu ( $17.2 \pm 1.43$  kg N/ha/rok) než v bukovém ( $15.8 \pm 1.34$  kg N/ha/rok), ale rozdíl není statisticky průkazný ( $p = 0.22$ ). Co se týče jednotlivých forem N, mají průměrné roční toky  $\text{N-NO}_3^-$  ve srážkách na volné ploše i pod porosty minimální variabilitu, průměrná roční hodnota toku  $\text{N-NO}_3^-$  činí  $3.61 \pm 0.54$ ,  $6.76 \pm 0.30$  a  $6.38 \pm 0.66$  kg N/ha/rok ve srážkách na volné ploše, pod smrkovým a bukovým porostem. Avšak při připočtení  $\text{N-NO}_3^-$  ze stoku po kmeni (STEM) v buku, dosahuje roční tok průměrné hodnoty  $6.92 \pm 0.58$  kg N/ha/rok. Roční tok  $\text{N-NH}_4^+$  ve srážkách na volné ploše je  $5.95 \pm 1.40$  kg N/ha/rok. Pod smrkem je měřen tok  $\text{N-NH}_4^+$   $6.73 \pm 0.44$  kg N/ha/rok. V podkorunové srážce (THF) se roční tok  $\text{N-NH}_4^+$  na bukové ploše pohybuje okolo  $8.36 \pm 1.90$  kg N/ha/rok, v součtu i se stokem po kmeni (THF + STEM) pak vzroste na  $9.15 \pm 1.99$  kg N/ha/rok. DON v podkorunových srážkách je pod smrkem vyšší ( $4.15 \pm 0.21$  kg N/ha/rok), než ve srážkách na volné ploše ( $1.45 \pm 0.51$  kg N/ha/rok) a podkorunových srážkách v buku ( $1.45 \pm 0.73$  kg N/ha/rok) a to i když je vzat v potaz stok po kmeni ( $2.04 \pm 0.80$  kg N/ha/rok).

## Opad

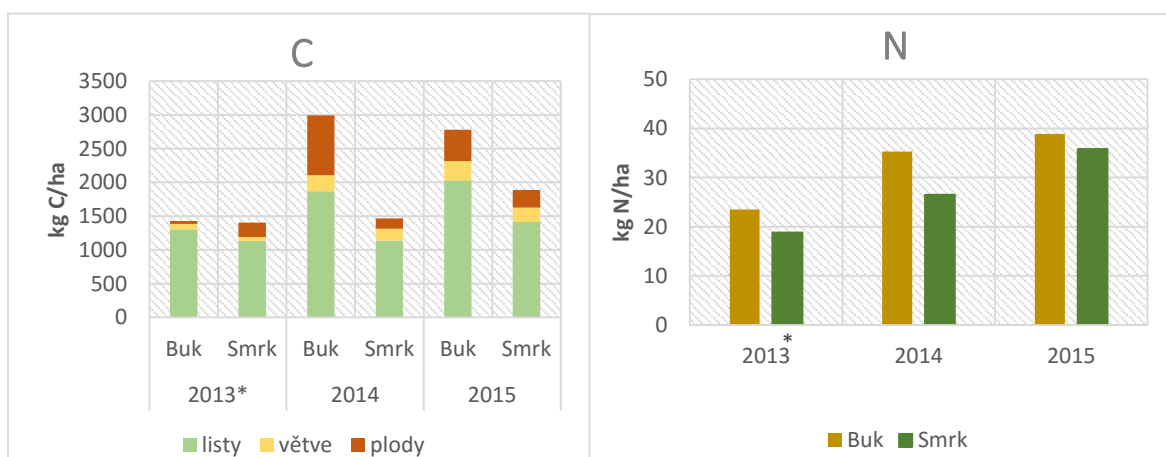
Roční množství opadu bylo naměřeno ve všech letech vyšší pod bukem (obr. 27). Rok 2013, v jehož průběhu bylo zahájeno měření opadu, byl z důvodu nekompletnosti dat vyčleněn z dalších výpočtů. Proto průměrné množství opadu za kompletní roky 2014 a 2015 pod bukem činilo  $6\,074 \pm 666$  kg, pod smrkem to bylo  $3\,531 \pm 448$  kg. Co se jednotlivých frakcí opadu týče, listy/jehlice tvoří u obou porostů nejvýznamnější část opadu, naopak větve zaujmají nejmenší podíl. Variabilita všech komponent opadu je vysoká. Množství listového opadu pod bukem je  $4\,104 \pm 169$  kg/ha/rok (67.6 % celkového opadu), pod smrkem pak  $2\,690 \pm 289$  kg/ha/rok (76.2 %). Hmotnost spadlých větví pod bukem činí  $554 \pm 51$  kg/ha/rok (9.1 %), pod smrkem je to pak  $407 \pm 44$  kg/ha/rok (11.5 %). V případě plodů je rovněž pod bukovým porostem zaznamenáno vyšší množství ( $1\,415 \pm 446$  kg/ha/rok, 23.3 %) než pod smrkem ( $434 \pm 115$  kg/ha/rok, 13.0 %).



Obrázek 27: Hmotnost ročního opadu v bukovém a smrkovém porostu. Pozn.: \* hmotnost opadu od října 2013

Obsah C a N v listech a jehlicích a jejich podíl na celkové biomase si je mezi porosty velice podobný. Průměrný podíl C ve smrkových jehlicích činí 48.10 %, v bukových listech 47.51 %. Také podíl N je ve smrkových jehlicích mírně vyšší (1.06 %) než v listech (0.89 %). Průměrný poměr C/N je pak v bukovém opadu 53 a ve smrkovém 46.

Roční tok C obsažený v listoví je závislý na množství spadlého opadu, proto vykazuje stejnou variabilitu. Průměrný roční tok C (obr. 28) v listech bukového porostu je  $1\ 949 \pm 80$  kg C/ha/rok u smrku je toto množství nižší ( $1\ 230 \pm 137$  kg C/ha/rok). Množství C spadlého ve větvích dosahuje vyšších hodnot v bukovém porostu ( $263 \pm 24$  kg C/ha/rok), ve smrkovém pouze  $148 \pm 21$  kg C/ha/rok. Také více C z plodů bylo stanoveno v bukovém porostu ( $672 \pm 212$  kg C/ha/rok), než ve smrku ( $208 \pm 55$  kg C/ha/rok). Celkem tak na bukové ploše ročně spadne  $2\ 885 \pm 446$  kg C/ha/rok a ve smrkové pak  $1\ 586 \pm 213$  kg C/ha/rok.



Obrázek 28: Hmotnost C v jednotlivých komponentách nadzemního opadu. Pozn.: \*hmotnost C od října 2013

Obrázek 29: Hmotnost N v listovém opadu. Pozn.: \* hmotnost N od října 2013

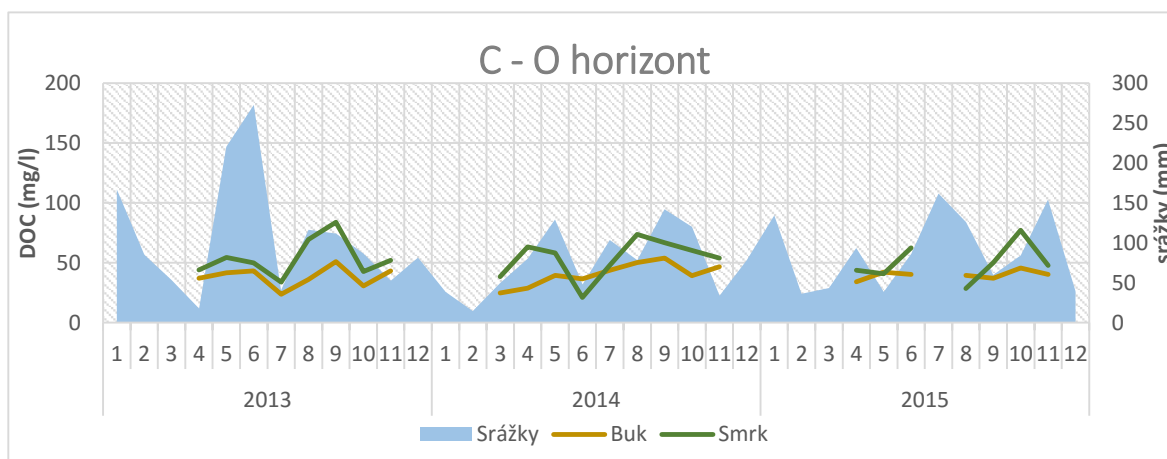
Množství N (obr. 29) v opadu je o řád nižší v porovnání s C. V opadané bukové listové biomase je roční tok N  $37 \pm 1.8$  kg N/ha/rok, ve smrkové biomase pak  $31 \pm 4.6$  kg N/ha/rok. Rozdíl mezi množstvími N v napadané listové biomase je statisticky významný ( $p = 0.009$ ). Průměrná hodnota C/N bukového opadu činí  $52.5 \pm 0.41$ . Ve smrkovém opadu je poměr C/N nižší ( $41.8 \pm 1.9$ ).

## 7.2.2 Výstupy C a N z ekosystému

### 7.2.2.1 Půdní voda

#### 7.2.2.1.1 Koncentrace prvků

O *horizont*. Koncentrace DOC v bukovém porostu vykazují statisticky významně ( $p = 0.00002$ ) nižší hodnoty ( $39.5 \pm 7.4$  mg/l), než ve smrkovém porostu, kde koncentrace dosahují vyšších hodnot 40 – 70 mg/l ( $52.6 \pm 15.0$  mg/l) (obr. 30).

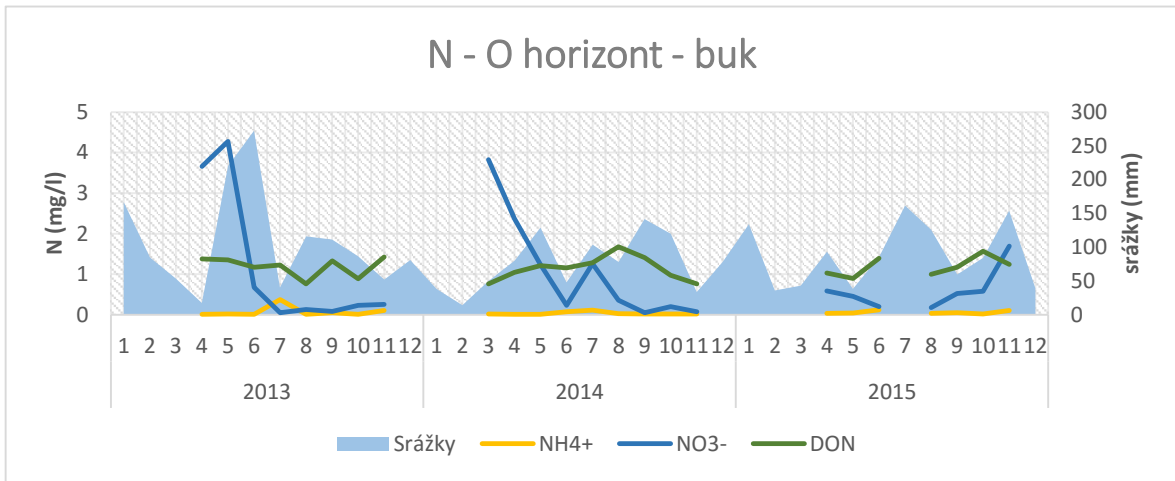


Obrázek 30: Koncentrace C v DOC z půdní vody v O horizontu. Pozn: Srážky vyjadřují měsíční úhrny srážek na volné ploše.

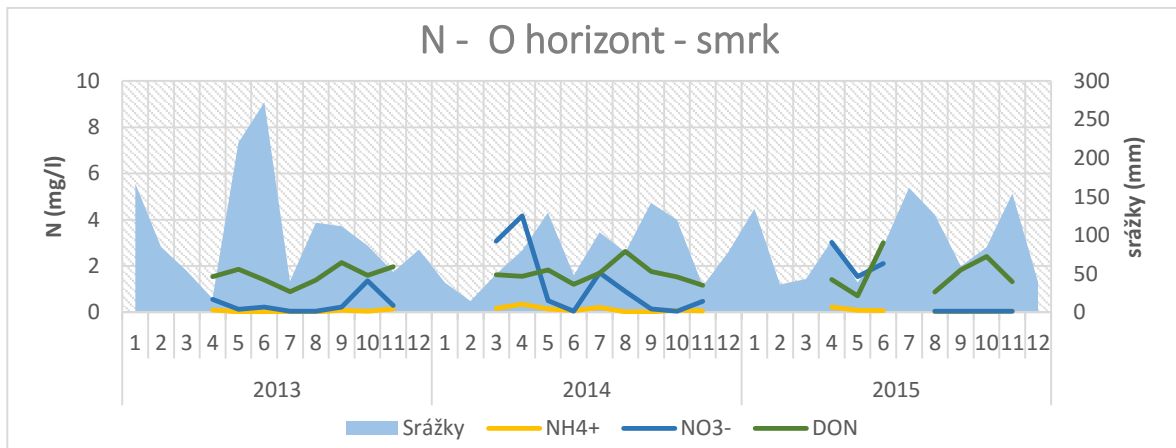
Koncentrace anorganických forem dusíku (TN) jsou mírně ale signifikantně ( $p = 0.00008$ ) vyšší ve smrkovém porostu oproti bukovému. V bukovém lese je v letech 2013 a 2014 měřen sezónní pokles koncentrací  $\text{NO}_3^-$  (obr. 31), na smrkové ploše je tento pokles zaznamenán pouze během roku 2014 (obr. 32). Průměrná koncentrace  $\text{NO}_3^-$  v bukovém O horizontu je  $0.97 \pm 1.25$  mg/l a ve smrkovém  $0.87 \pm 1.14$  mg/l. Rozdíl v koncentracích  $\text{NO}_3^-$  nebyl prokázán jako statisticky významný ( $p = 0.4363$ ). Koncentrace DON jsou významně vyšší ( $p = 0.0006$ ) ve smrkovém lese a pohybují se okolo  $1.64 \pm 0.53$  mg/l, zatímco v bukovém průměrná hodnota činí  $1.17 \pm 0.25$  mg/l. Koncentrace  $\text{NH}_4^+$  jsou po celý rok



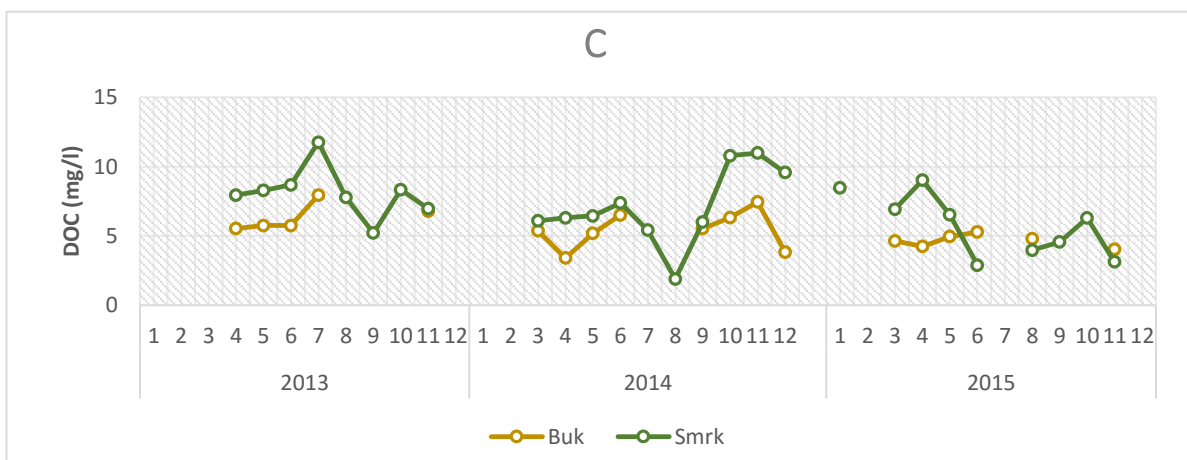
nízké (buk:  $0.06 \pm 0.08$  mg/l, smrk  $0.08 \pm 0.08$  mg/l), ale rozdíl mezi porosty byl prokázán jako statisticky významný ( $p = 0.002$ ).



Obrázek 31: Koncentrace měřených forem N v půdní vodě smrkového O horizontu. Pozn: Srážky vyjadřují měsíční úhrny srážek na volné ploše



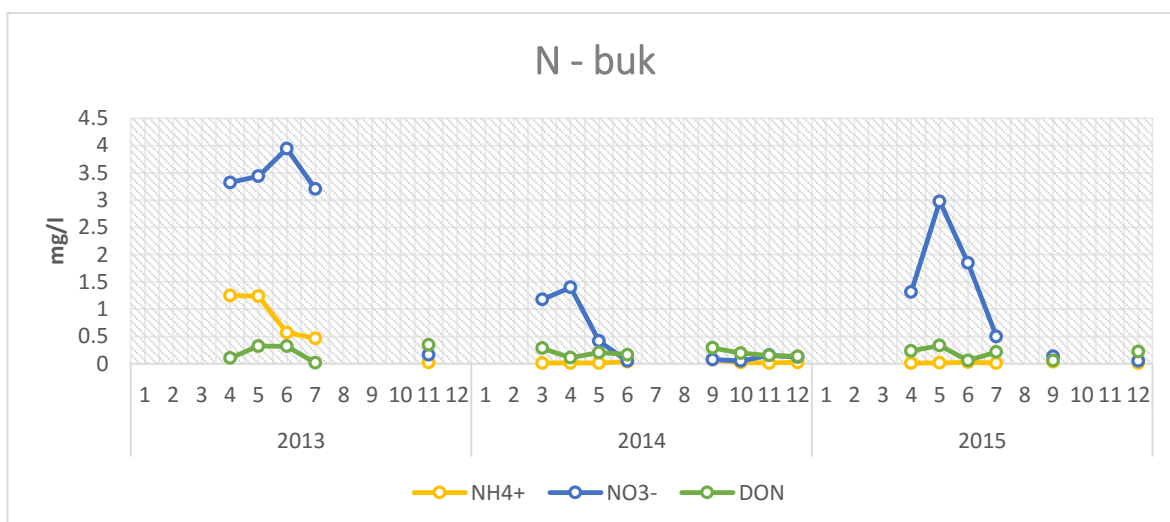
Obrázek 32: Koncentrace měřených forem N v půdní vodě bukového O horizontu. Pozn: Srážky vyjadřují měsíční úhrny srážek na volné ploše.



Obrázek 33: Koncentrace DOC v půdní vodě z bukové a smrkové plochy minerálním horizontu (-30 cm).

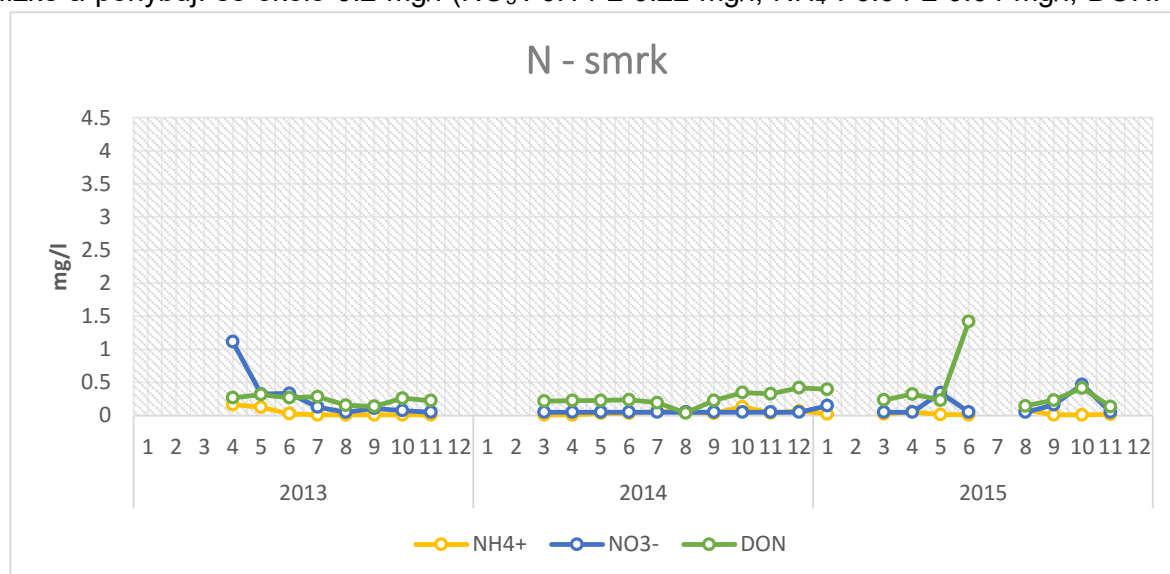
*Minerální horizont 30 cm.* Ve smrkovém porostu byly průměrně naměřeny vyšší koncentrace DOC ( $6.95 \pm 2.40$  mg/l) než v bukovém lese ( $5.44 \pm 1.16$  mg/l) (Obr. 33). Statistická významnost mezi nimi však prokázána nebyla ( $p = 0.1802$ ). Pod bukem je z důvodu nižší vlhkosti méně záznamů.

Koncentrace anorganických forem N v půdní vodě z bukového lesa (obr. 34) vykazuje vysokou variabilitu. Zatímco celoroční koncentrace  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NH}_4^+$  ze dvou čtvrců se stabilně pohybovaly pod 0.05 mg/l, v dalších čtvrcích se měsíční koncentrace  $\text{NO}_3^-$  pohybovaly okolo 12 mg/l a koncentrace  $\text{NH}_4^+$  přesahovaly 4 mg/l. Průměrně tak koncentrace anorganických forem  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NH}_4^+$  dosahovaly  $1.42 \pm 1.38$  mg/l a  $0.22 \pm 0.41$  mg/l. DON vykazuje stabilní koncentrace během studovaného období ( $0.20 \pm 0.10$  mg/l).



Obrázek 34: Koncentrace látek obsahujících N v minerálním bukovém horizontu (-30 cm).

U koncentrací  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$  a DON ve smrkovém porostu (obr. 35) nedochází k pravidelnému poklesu během sezóny jako u buku. Koncentrace všech látek jsou velice nízké a pohybují se okolo 0.2 mg/l ( $\text{NO}_3^-$ :  $0.14 \pm 0.22$  mg/l;  $\text{NH}_4^+$ :  $0.04 \pm 0.04$  mg/l; DON:

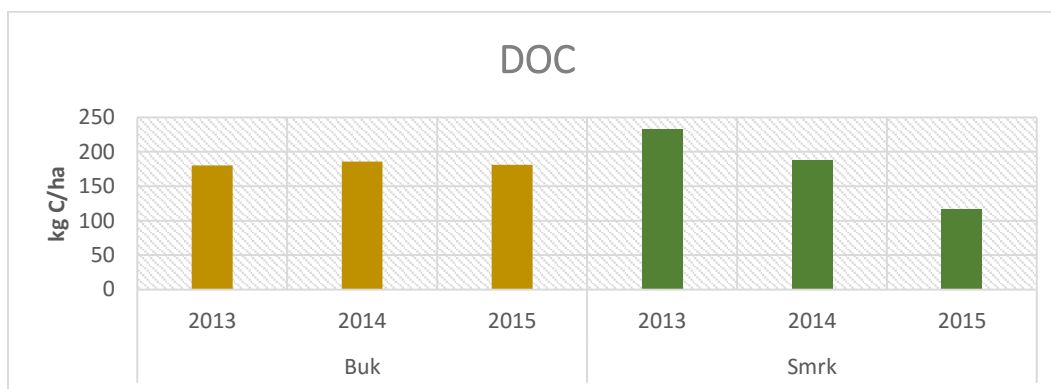


Obrázek 35: Koncentrace látek obsahujících N v minerálním smrkovém horizontu (-30 cm).

0.30 ± 0.25 mg/l). Pouze v červnu 2015, byly naměřeny koncentrace DON okolo 1.5 mg/l. Statisticky významný rozdíl mezi porosty byl zaznamenán pouze u formy NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (p = 0.0001).

#### 7.2.2.1.2 Toky prvků

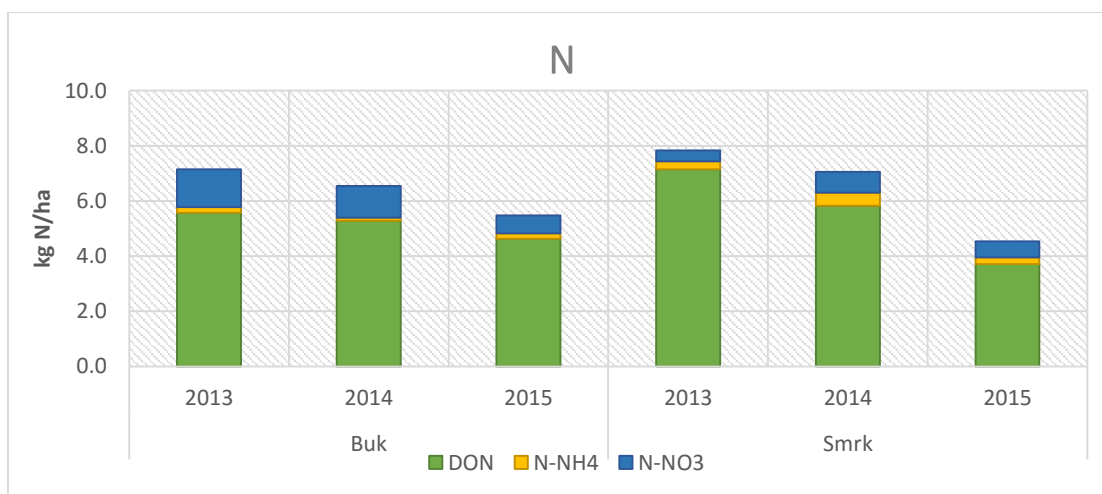
*O horizont.* Tok C v půdním prostředí je měřen v organické formě DOC (obr. 36). Na bukové ploše je meziroční změna v toku DOC nízká (182 ± 3 kg C/ha/rok), u smrku se pohybuje od 117 do 233 kg C/ha (179 ± 48 kg C/ha/rok).



Obrázek 36: Roční tok C ve formě DOC z O horizontu.

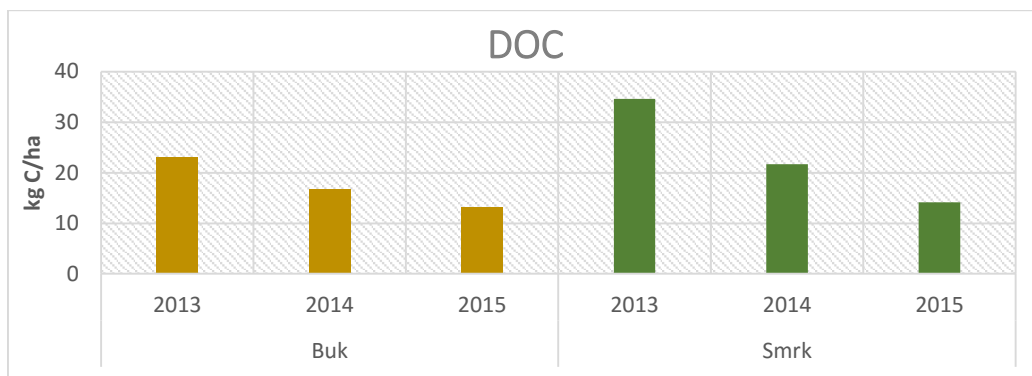
Na obou plochách byl naměřen nejvyšší tok N v roce 2013, nejnižší v roce 2015. V O horizontu bukového porostu se roční tok N pohybuje od 7 do 5.5 kg N/ha/rok (6.4 ± 0.7 kg N/ha/rok). Ve smrkovém lese se hodnoty pohybují od 7.8 kg do 4.5 kg N/ha/rok (6.4 ± 1.4 kg N/ha/rok) (obr. 37).

Největší část celkového toku N z O horizontu tvoří forma DON, která se průměrně podílí z 81 % a 85 % na odtoku N z bukového a smrkového O horizontu. Následován je dusičnanovou formou N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, jenž má podíl na celkovém odtoku 16 % v buku a 10 % ve smrku. Poslední formou je amonná forma N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, která zaujímá nejmenší část odtoku (buk 3 % vs. smrk 5 %).



Obrázek 37: Roční tok měřených forem N z O horizontu.

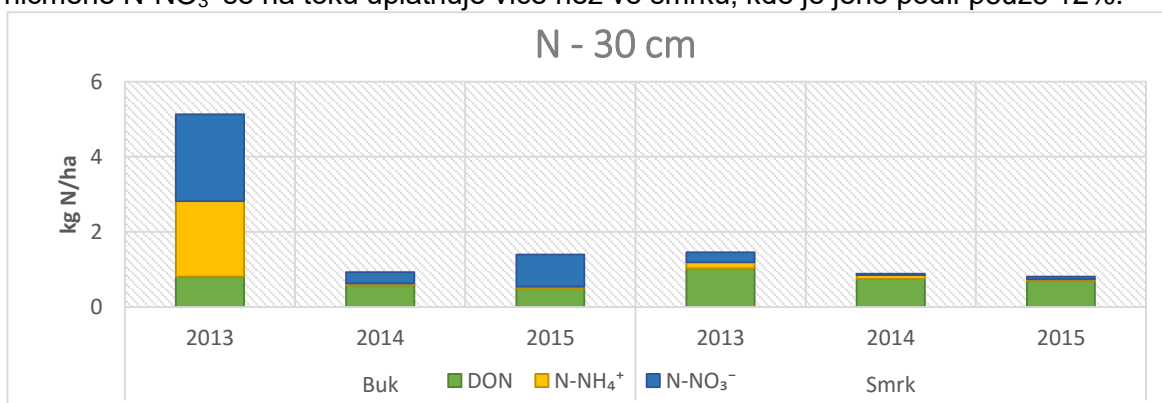
*Minerální horizont (30 cm).* V hloubce 30 cm je míra vyluhování DOC nižší než v povrchovém O horizontu. Tok C pod smrkem vykazuje stejnou variabilitu jako vyluhování z O horizontu. Na obou plochách byl nejvyšší tok zaznamenán v roce 2013, od té doby docházelo k meziročním poklesům v toku C (obr. 38). Na bukové ploše se roční tok pohybuje od 23 do 13 kg C/ha/rok ( $17.7 \pm 4.1$  kg C/ha/rok), na smrkové ploše je tok průměrně vyšší ( $23.5 \pm 8.5$  kg C/ha/rok).



Obrázek 38: Roční tok C v minerálním horizontu (-30 cm).

Roční míra vyplavování N vykazuje, především v buku, vysokou míru variability ( $2.5 \pm 1.9$  kg N/ha/rok). Pod bukem je zaznamenán extrémně zvýšený tok v roce 2013, kdy bylo pod čtverci naměřeno až 5 kg N/ha/rok, což je výrazně vyšší hodnota než v dalších letech, kdy tok N dosahuje hodnot okolo 1 kg N/ha/rok ( $1.2 \pm 0.2$  kg N/ha/rok). Pod smrkem je zaznamenána nízká variabilita toku N z O horizontu, tok N zde dosahuje nižších hodnot ( $1.1 \pm 0.3$  kg N/ha/rok) (obr. 39).

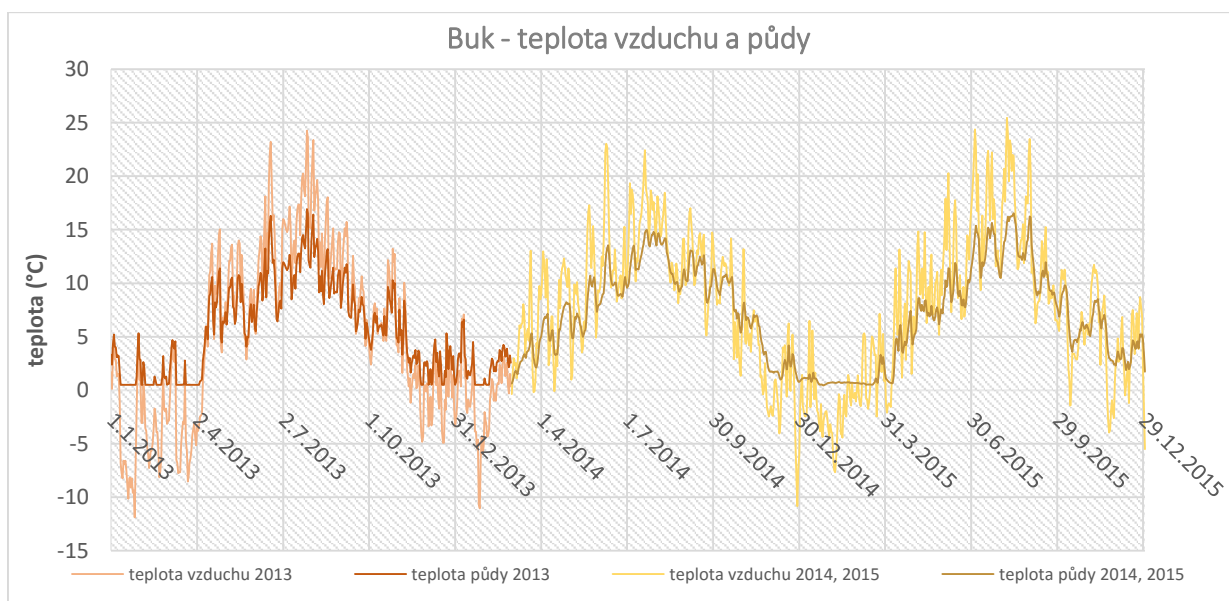
Z jednotlivých forem se nejvíce především ve smrkové ploše uplatňuje organická forma dusíku DON (80%). Půdní vody z bukové plochy měly v roce 2013 největší zastoupení N z  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NO}_3^-$  iontů, což je dáno abnormálním tokem N v prvním roce měření. V dalších letech je tok  $\text{N-NH}_4^+$  a  $\text{N-NO}_3^-$  v porovnání s DON výrazně nižší (4 a 49%), nicméně  $\text{N-NO}_3^-$  se na toku uplatňuje více než ve smrku, kde je jeho podíl pouze 12%.



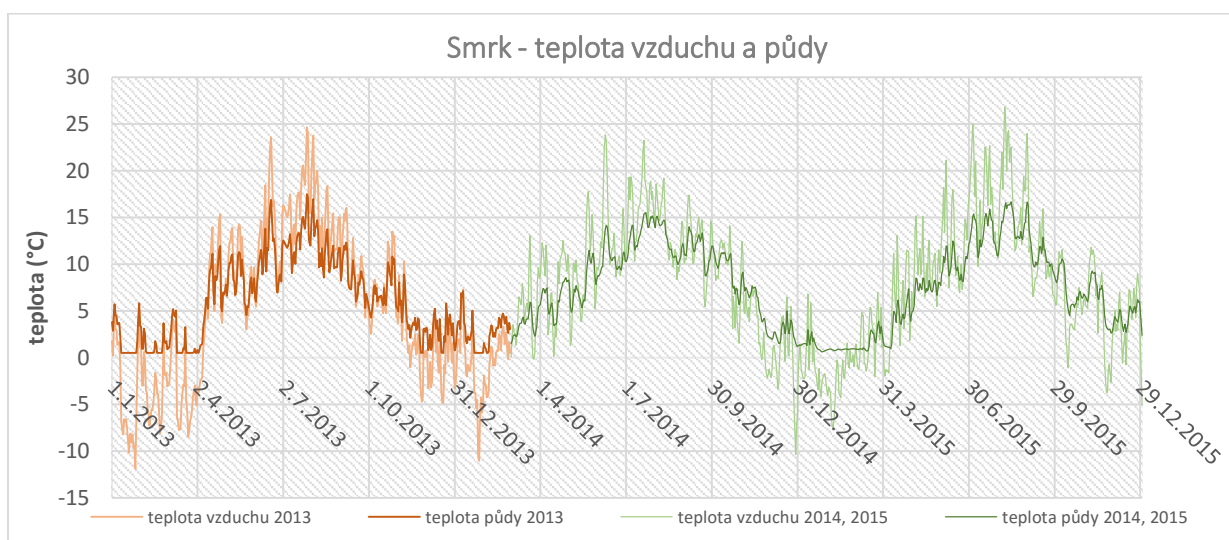
Obrázek 39: Roční tok N v měřených formách z minerálního horizontu v hloubce 30 cm.

### 7.2.2.2 Půdní a meteorologické parametry a půdní respirace

Teploty půdy a vzduchu vykazují mezi porosty podobné hodnoty (obr. 40, 41). Oba parametry sledují sezónní trend, nicméně půdní teplota vykazuje nižší amplitudu než teplota vzduchu. Ve smrkovém porostu byla naměřena, ačkoliv nevýznamně ( $p = 0.59$ ), vyšší teplota vzduchu ( $6.77 \pm 7.35 \text{ °C}$ ), než v bukovém ( $6.58 \pm 7.28 \text{ °C}$ ). Stejné rozdíly byly zaznamenány i během měření půdní teploty, která ve smrkové půdě dosahovala signifikantně vyšších ( $p = 0.008$ ) hodnot ( $6.89 \pm 4.47 \text{ °C}$ ), než v bukové  $6.41 \pm 4.41 \text{ °C}$ . Ani v jednom porostu neklesla půdní teplota pod  $0 \text{ °C}$ .

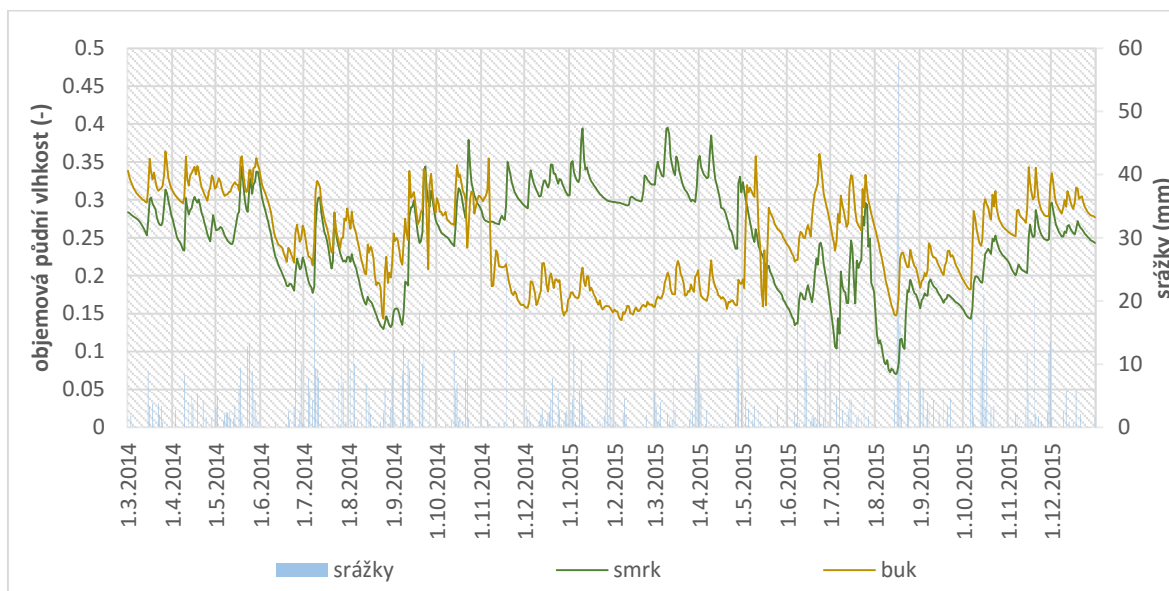


Obrázek 40: Teplota vzduchu a půdy v bukovém porostu. Pozn.: Data za období 1/2013 až 2/2014 jsou domodelována na základě dat ze stanice Nová Ves v Horách.



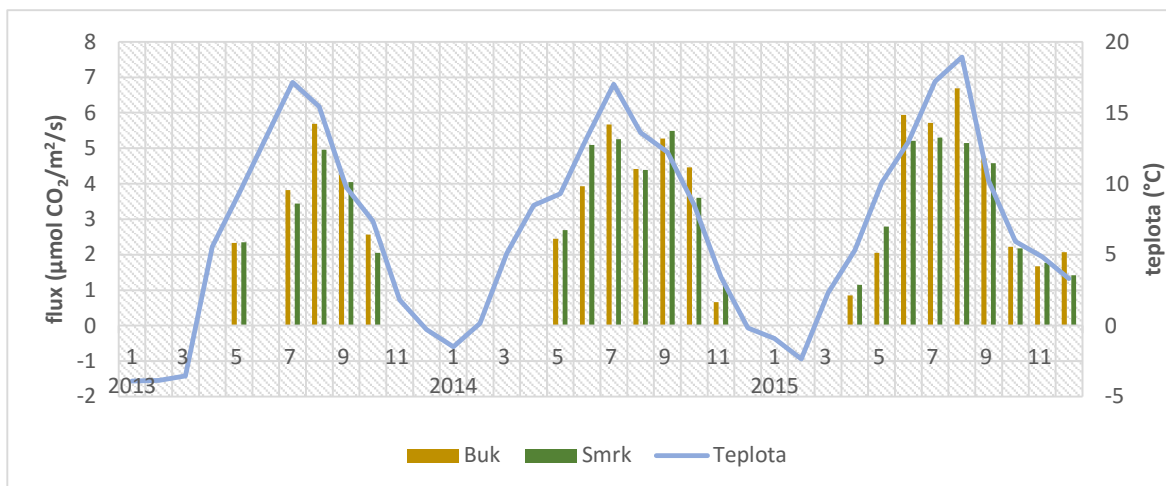
Obrázek 41: Teplota vzduchu a půdy ve smrkovém porostu. Pozn.: Data za období 1/2013 až 2/2014 jsou domodelována na základě dat ze stanice Nová Ves v Horách.

Objemová půdní vlhkost dosahuje po většinu období hodnot mezi 0.25 a 0.35 l/l, v období sucha klesá až k hodnotám 0.06 - 0.14 l/l. Ale téměř vždy je měřena vyšší objemová půdní vlhkost pod bukovým porostem (obr. 42). Pouze v období od listopadu 2014 do května 2015 byla na bukové ploše zaznamenána nižší půdní vlhkost a hodnoty se pohybovaly okolo 0.15 l/l. V zimách 2013/14 a 2015/16 se tento jev však již neukazuje. Rozdíl v měřené vlhkosti nebyl prokázán jako statisticky významný ( $p = 0.53$ ).

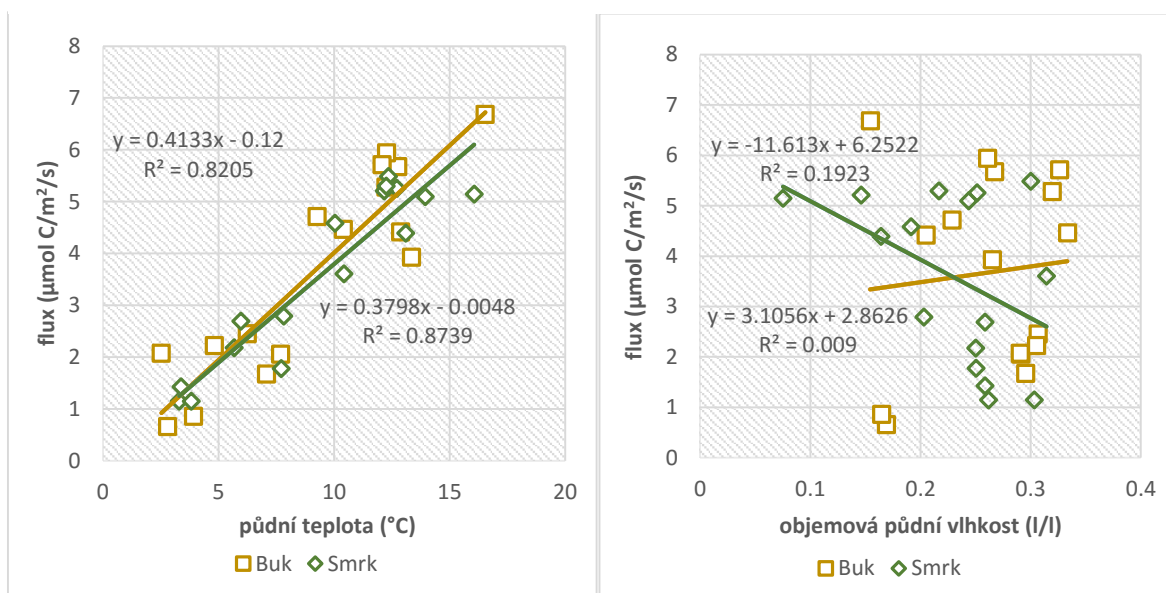


Obrázek 42: Objemová půdní vlhkost pro půdy v bukovém a smrkovém porostu. Pozn.: Chybějící data za rok 2013 nebyla domodelována vzhledem k chybějícím referenčním datům.

Z ručního měření přenosnou komorou vyplývá, že půdní respirace v bukovém porostu dosahuje vyšších hodnot ( $3.69 \pm 1.75 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ ), než v porostu smrkovém ( $3.53 \pm 1.50 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ ). Z dat je patrný sezónní trend s nejvyšším tokem C v měsících červenci a září (obr. 43). Dále lze rozpoznat, že půdní respirace pod bukem je vyšší v letních a podzimních měsících, zatímco během jarních měsíců je měřena mírně vyšší respirace ze smrkové plochy. Dle literatury (Ryan 1991; Davidson et al. 1998) byla hledána závislost mezi respirací a půdní teplotou a vlhkostí. Pro oba porosty existuje poměrně jasná závislost mezi respirací a půdní teplotou (obr. 44). Půda pod bukem vykazuje dle lineární regrese mírně vyšší teplotní citlivost (sklon = 0.41), lineární model pro smrkovou plochu zase o něco lépe vysvětluje měřená data. Vztah mezi půdní respirací a půdní vlhkostí už není tolik zřetelný (obr. 45). Zatímco půdní vlhkost pod smrkem vykazuje negativní korelaci s půdní respirací ( $r^2 = 0.19$ ), pod bukem žádná závislost není pozorována ( $r^2 = 0.009$ ).



Obrázek 43: Měření půdní respirace ze smrkového a bukového porostu. Pozn.: Teplota vyjadřuje měsíční průměry teplot ze stanice Nová Ves v Horách.



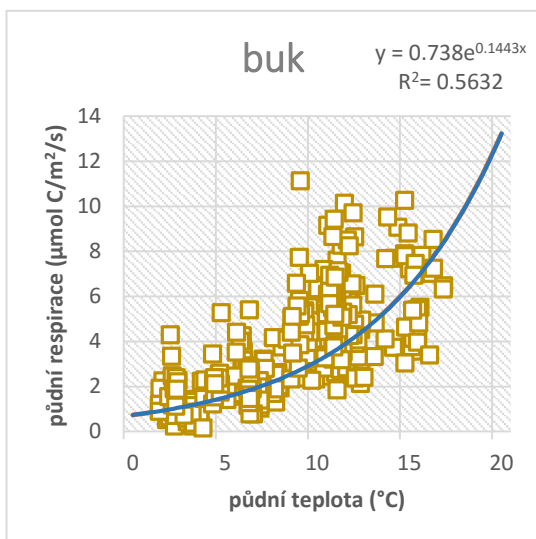
Obrázek 44: Vztah mezi půdní teplotou a půdní respirací.

Obrázek 45: Vztah mezi půdní vlhkostí a půdní respirací.

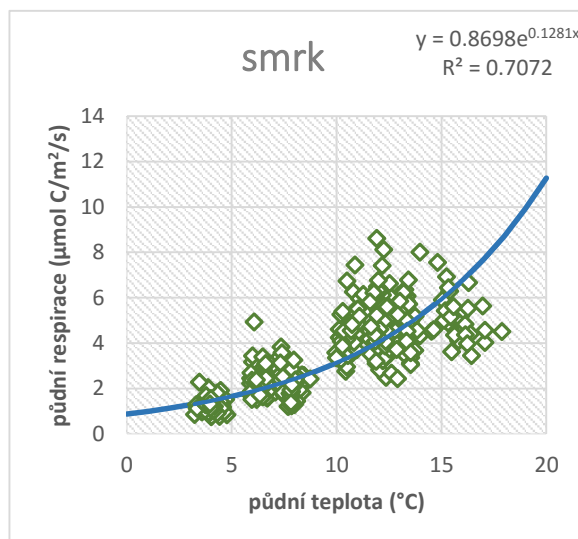
Pozn.: data vyjadřují průměry z každého celodenního měření ruční komorou

Pro vyjádření půdní respirace z dat půdní teploty se používá exponenciální funkce, která vyjadřuje smysluplněji tento vztah než obyčejná lineární regrese. Modelovaná funkce v bukovém porostu (obr. 46) vystihuje variabilitu dat pouze z 56 %, zatímco pro smrk je variabilita vystižena funkcí lépe, ze 71 % (obr. 47). Z funkcí vypočtená hodnota  $Q_{10}$  vyšla v bukovém porostu vyšší (4.2) než ve smrkovém (3.6), což znamená vyšší citlivost respirace bukové půdy na teplotě (obr. 48).



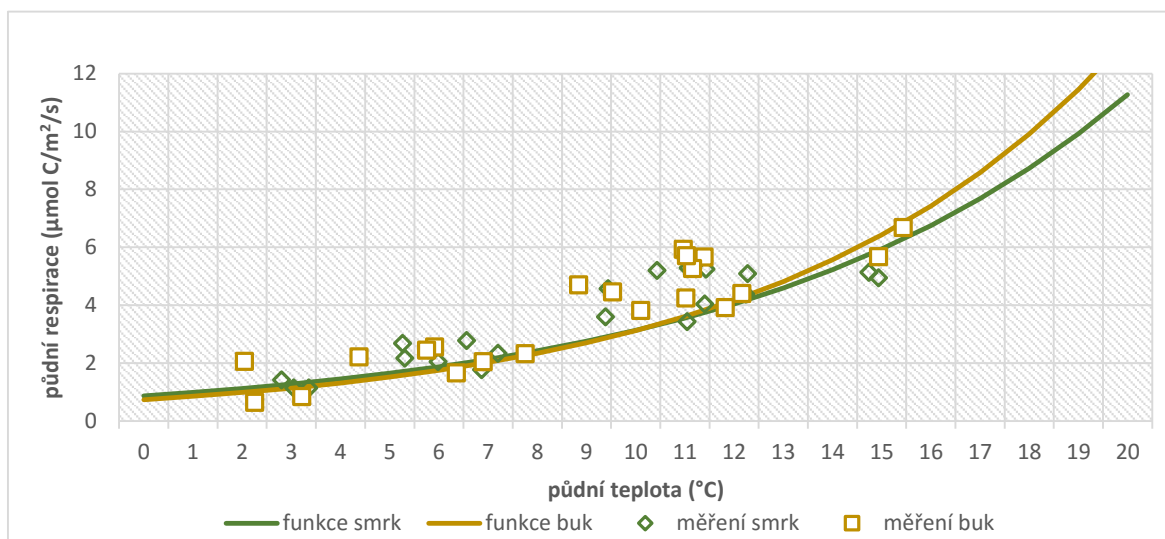


Obrázek 46: Exponenciální funkce pro respiraci z bukového porostu



Obrázek 47: Exponenciální funkce pro respiraci ze smrkového porostu

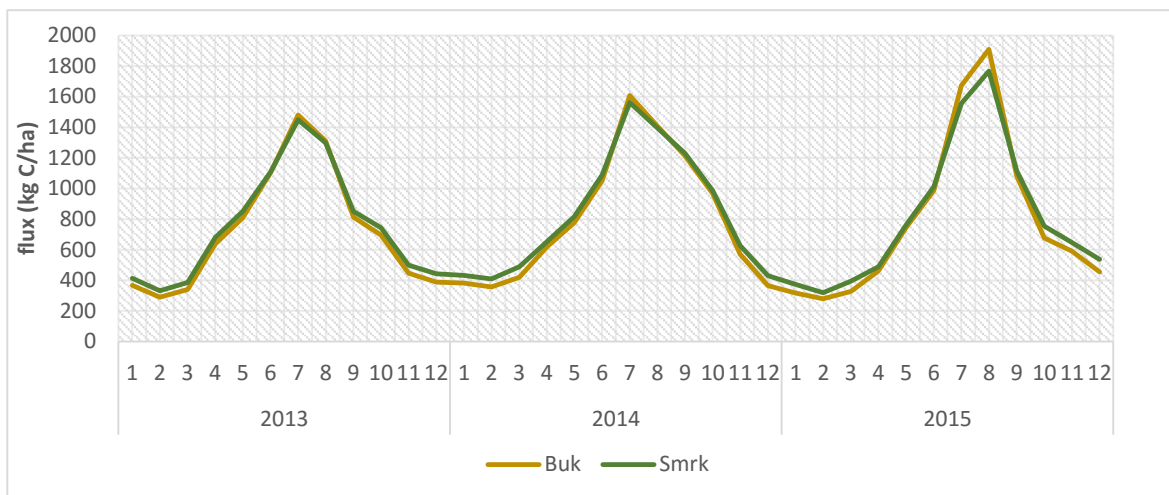
Pozn.: Data vyjadřují všechna měření ruční komorou za celé sledované období.



Obrázek 48: Porovnání modelovaných funkcí na průměrech z jednotlivých měření.

Výsledné roční množství respirovaného C (obr. 49) je vyšší z půdy pod smrkovým lesem a pohybuje se v rozmezí 9 052 – 10 116 kg C/ha/rok ( $9\,631 \pm 439$  kg C/ha/rok). Z buku se roční tok C pohybuje v rozmezí 8 678 – 9 735 kg C/ha/rok ( $9\,303 \pm 452$  kg C/ha/rok). Z grafu vyjadřující půdní respiraci porostů jsou patrné 2 věci. Jednak je to závislost respirace na teplotě a za druhé pak vyšší teplotní citlivost bukového porostu k respiraci vyjadřující se větším teplotním výkyvem, která je řízena koeficientem  $Q_{10}$ . Ve vrcholu vegetační sezóny dosahují respirace nejvyšších hodnot. Ačkoliv ze tří studovaných let měl rok 2015 nejvyšší respirace během vrcholu vegetační sezóny, nejvyšší roční množství uvolněného C měl rok 2014.





Obrázek 49: Modelovaná půdní respirace pro smrkový a bukový porost.

Přesto je celková míra respirace vyšší pod smrkovým porostem. Důvodem je pravděpodobně mírně vyšší hodnota konstanty  $a$  v rovnici pro výpočet půdní respirace (tab. 7). Ta zároveň vyjadřuje velikost půdní respirace při nulové teplotě. Proto při počítané respiraci 10 °C ( $R_{10}$ ) je vyšší respirace modelována pro půdu pod smrkem, ale při teplotě půdy 20 °C ( $R_{20}$ ) respirace v buku znatelně převyšuje respiraci pod smrkem.

Tabulka 7: Průměrná půdní teplota, parametr  $Q_{10}$ , konstanty pro přímkykání funkce a vypočtená respirace pro teplotu půdy 10 a 20 °C.

porost	půdní teplota	$Q_{10}$	$a$	$b$	$R_{10}^*$	$R_{20}^*$
Buk	6.41	4.2	0.738	0.1443	3.12	13.2
Smrk	6.89	3.6	0.8698	0.1281	3.13	11.3

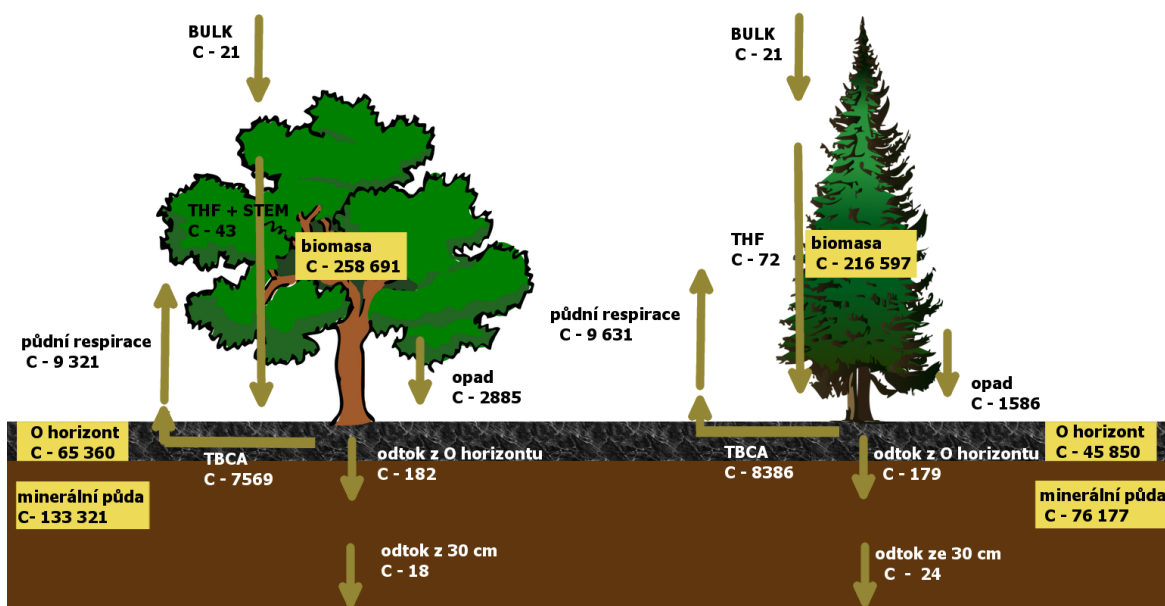
Pozn.: \* ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ )

### 7.2.3 Bilance

V bukovém porostu roční vstup do půdy tvoří 2 928 kg C/ha/rok (obr. 50). V případě C patří mezi hlavní vstupy opad, který v buku přispívá celkovým vstupem  $2\,885 \pm 316$  kg C. Na něm se listový opad podílí z 68 %, větve z 9 % a plody z 23 %. C vstupující do půdy z podkorunových srážek a stoku po kmeni tvoří  $43 \pm 10$  kg, což tvoří 1.5 % celkového vstupu. Měřené výstupy C se rozdělují na půdní respiraci a odtok vody půdním profilem. Průměrné roční množství C uniklého z půdy činilo  $9\,321 \pm 452$  kg C/ha/rok. Dále je respirace rozčleňována na respiraci nadzemního opadu (*aboveground respiration*, AGR), který pochází z opadu nadzemní biomasy, a na podzemní respiraci (*total belowground carbon allocation*, TBCA) představující veškerou alokaci C do kořenů. Respirace nadzemního opadu (AGR) se podílí na respiraci z 26 %, zbylá část respirace (TBCA) tvoří 7 569 kg C/ha/rok (74 % celkové respirace). Velikost odtokového C ve formě DOC tvoří v celkové

hodnotě výstupu minoritní složku. Odtok DOC z ekosystému byl stanoven na 18 kg C/ha/rok, což je pouze 0.2 % celkového výstupu C.

Vstupy C do půd smrku jsou nižší než u buku, průměrný roční vstup činí 1 658 kg C/ha/rok (obr. 50). Nejvíce C vstupuje do ekosystému v podobě opadu. Jeho průměrná hodnota je  $1\,586 \pm 213$  kg C/ha/rok. Z opadu putuje nejvíce C v jehlicích, které se celkově podílejí z 78% na celkovém opadu, větve se podílejí z 9 % a plody pak ze 13 %. Ze srážek prošlých vegetací dopadlo průměrně  $72 \pm 6$  kg C/ha/rok což tvoří 4 % celkové dotace C. Celková velikost výstupu C je 9 655 kg C/ha/rok. Z toho půdní respirace činí 9 631 kg C/ha/rok (99.7 %). Respirace nadzemního opadu (AGR) tvoří 13 % půdní respirace, zbylých 87 % je tvořeno podzemní složkou respirace (TBCA). Odtok DOC je vyčíslen na 24 kg C/ha/rok.



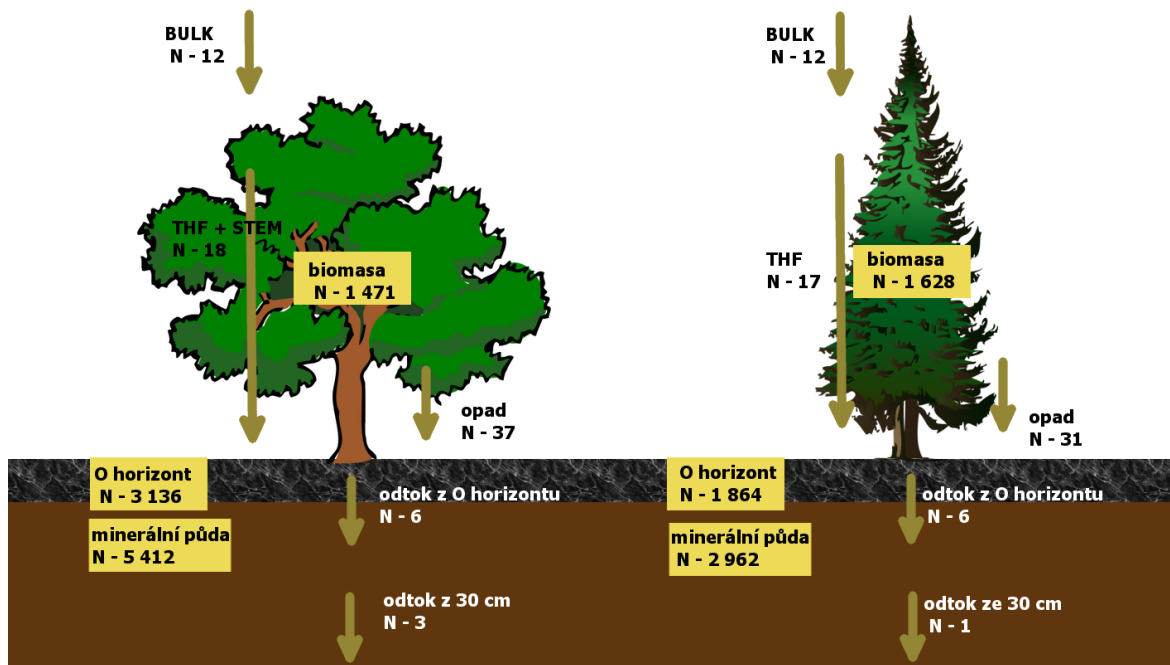
Obrázek 50: Měřené toky a zásoby C v bukovém a smrkovém ekosystému.

Pozn.: Toky jsou vyjádřeny v kg C/ha/rok, zásoby v kg C/ha.

Průměrný roční vstup N do půdního ekosystému v bukovém lese je 55 kg N/ha/rok (obr. 51). Největší část z měřeného vstupu N byla realizována skrze listový opad ( $37 \pm 1.8$  kg N/ha/rok). Zbytek tvořily podkorunové srážky a stok po kmeni ( $18 \pm 1.4$  kg N/ha/rok). Na nich se jednotlivé poměry forem DON, N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> podílí v poměru 11, 51 a 38%. U výstupů N z ekosystémů bylo měřeno pouze množství N odteklé půdním profilem. Z bukového ekosystému odteklo průměrně  $2.5 \pm 1.9$  kg N/ha/rok a jednotlivé formy N přispívaly k celkovému odtoku v poměru: DON 25 %, N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 28%, N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 47%.

Ve smrkovém porostu byly v porovnání s bukovým naměřeny vyšší vstupy N do půdního ekosystému (48 kg N/ha/rok), z čehož  $31 \pm 4.6$  kg N/ha/rok bylo z listového opadu a  $18 \pm 1.3$  kg N/ha/rok z podkorunových srážek (obr. 51). Ty jsou tvořeny z 22 % formou

DON, z 39 % N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> a z 39 % N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. Výstup N však dosahoval nižších hodnot (1 ± 0.3 kg N/ha/rok). Na něm se jednotlivé formy podílely v poměru: DON 78 %, N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 10 % a N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 12 %.



Obrázek 51: Měřené toky a zásoby N v bukovém a smrkovém ekosystému.

Pozn.: Toky jsou vyjádřeny v kg N/ha/rok, zásoby v kg N/ha.

Tabulka 8: Statistická významnost rozdílů měřených proměnných mezi porosty.

Hladina významnosti:  $p < 0.01$ .

	c(DOC)	c(DON)	c(NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )	c(NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	c(TN)
srážky	<0.01	0.4	0.61	0.36	0.17
půdní voda O horizont	<0.01	<0.01	<0.01	0.3	<0.01
půdní voda 30 cm	0.22	0.88	0.78	<0.01	0.07
	listy hmotnost	plody hmotnost	větve hmotnost	celkem hmotnost	
opad	0.15	0.25	0.7	0.62	
	tok CO <sub>2</sub> _Exp			tok CO <sub>2</sub> _Lin	
respirace		0.49		0.81	

## 8 Diskuze

Zatímco stanovením zásob prvků v živé biomase stromů se zabývají lesnicko-hospodářské obory, oblast půdy a půdní organické hmoty je předmětem zájmu spíše přírodovědných oborů. Proto ucelené studie na našem území zabývající se komplexním popisem zásob a toků C a N, ještě navíc ve dvou odlišných porostech, nejsou zcela běžné. Rozdílná historie území, odlišné geografické a další přírodní podmínky omezují doslovné srovnání s ostatními studii jak v poměrech střední Evropy, tak ve vzdálenějších regionech. Proto diskuze takto širokého spektra výsledků je komplikovaná a nikdy nebude zcela komplexní. Na druhou stranu, v takto široké škále výsledků tkví přidaná hodnota této práce.

### 8.1 Toky C a N v porostech

#### 8.1.1 Vstupy

##### Depozice

*Lokalita.* Atmosférickou depozicí na volné ploše získávala lokalita Načetín okolo 20 kg C /ha/rok a 11 kg N/ha/rok. Přestože za posledních 30 let depozice N výrazně poklesla (Kopáček a Veselý 2005), v Krušných horách se tento pokles v depozici na volné ploše významně neprojevil. V podkorunových srážkách ale došlo za posledních 20 let k významnému poklesu depozice anorganických forem N (Oulehle et al. 2011).

*Smrk x buk.* Přestože je vyšší roční úhrn podkorunových srážek měřen v bukovém porostu, tok C ve srážkách pod porosty byl vyšší ve smrku. V případě toku N však rozdíl nebyl významný, i když v minulosti Oulehle et al. (2016) modelovali vyšší vstupy N pod smrkem. To lze vysvětlit rozdílností struktury porostu, na kterou je zachycováno rozdílné množství atmosférické depozice. Při vyloučení dalších vlivů nesouvisejících s druhem a stářím porostu (poloha porostu, topografická pozice, vzdálenost od okraje lesa) jsou jehličnany vyšší, mají vyšší LAI a smrkové jehlice se v korunách, na rozdíl od bukových listů, drží celoročně (Augusto et al. 2002; Rothe et al. 2002). Proto smrky zachycují suchou depozicí více prvků z atmosféry než buky. Navíc i vymývání organických látek z asimilačních orgánů a produkce metabolitů organismy, žijících na povrchu listů/jehlic, přispívají k toku C a N z podkorunových srážek (Kopáček et al. 2009). Rothem et al. (2002) popisovaný 2-násobně vyšší tok forem N pod smrkem v porovnání s bukem se zde nepotvrzuje. Nepotvrzuje se ani hypotéza ze studie (Schrijver et al. 2007), která popisuje tok  $\text{NH}_4^+$  pod porosty při vyšší depozici N (více než cca 10 kg N/ha/rok) na volné ploše. Ta se opírá o limitující vliv N na vývoj porostu při nízké depozici, kdy by amonné formy byly rovnou přijímány povrchem jehlic. Na načetínských porostech pravděpodobně hraje roli i depoziční historie, která byla

oproti dnešnímu stavu vyšší. Proto smrkový porost pravděpodobně netrpí nedostatkem N, a proto nemá potřebu využívat tento způsob příjmu N.

### **Opad**

*Tok opadu.* Množství C a N vstupující ve formě nadzemního opadu je dáno charakterem porostu. Z buku, každoročně shazujícího veškeré listy, je měřen vyšší opad. Měřené množství ročního opadu zhruba odpovídá vypočtené nadzemní biomase listů v buku, což potvrzuje správnost jak použitých alometrických rovnic, tak způsobu měření opadu. Průměrné roční množství opadu v evropských temperátních lesích je uváděno mezi 3 200 – 4 000 kg /ha/rok (Augusto et al. 2002; Hansen et al. 2009). Tomu odpovídají měřené hodnoty pouze ze smrku (3 500 kg/ha/rok), roční tok opadu z buku dosahuje téměř dvojnásobných hodnot oproti průměru (6 000 kg/ha/rok). Přitom velké množství studií uvádí (Vogt et al. 1986; Hansen et al. 2009), že existuje velice malý rozdíl mezi jehličnany a listnáči v ročním množství opadu a že tento rozdíl je způsoben dalšími faktory jako klima či hospodářský management porostu (Augusto et al. 2002). Na druhou stranu Liu et al. (2004) uvádí, že v temperátních lesích listnáče produkují více opadu než jehličnany. Vysoké množství opadu v bukovém porostu pravděpodobně přispívá k vysokým zásobám C a N v organické a minerální půdě.

*Frakce opadu.* Nejvýznamnější frakcí opadu v obou porostech jsou listy. Ty tvoří 68 a 76 % celkového opadu z buku a smrku. Tyto údaje jsou nižší v porovnání s průměrem z ostatních studií, kde se podíl pohybuje mezi 75 – 85% (Hansen et al. 2009). Podíl biomasy z opadaných větví je pro oba porosty stejný (okolo 10%). To však neplatí pro plody/reprodukční části, kde bukvice a jejich oplodí tvoří významnou část opadu (více než 23 %). Je nutné však připomenout, že variabilita dat je vysoká a průměrné hodnoty vyjadřují pouze 2-leté měření.

*Toky a koncentrace živin v opadu.* Toky C a N v opadu jsou s výjimkou vyššího toku C v buku v souladu s údaji z jiných evropských studií (Hansen et al. 2009; Augusto et al. 2002). Listoví listnatých druhů obvykle obsahuje vyšší koncentrace živinových prvků (N, P) než jehlice jehličnanů (Augusto et al. 2002; Jacobsen et al. 2003). Proto Augusto et al. (2002) uvádí, že toky C a N v listech budou vyšší v listovém opadu listnáčů. Nicméně, naměřené koncentrace N z listů a jehlic se rozcházejí s tímto tvrzením, protože měřené hodnoty ve zkoumaných porostech byly mírně vyšší (0.2 %) v jehlicích smrku. To je pravděpodobně způsobeno relokací některých prvků (mimo jiné i N) z asimilačních orgánů zpět do kmenů a větví stromů před tím, než opadají. V listnáčích je tento proces o něco účinnější (Aerts 1996). Také indikátor NUE (*nitrogen use efficiency*), který dává do poměru hmotnost listového opadu s množstvím N obsaženého v listovém opadu, vypovídá o

schopnosti porostu hospodařit s N (Vitousek 1982). Pro bukový porost je hodnota NUE 110, zatímco pro smrk 86, což svědčí o účinnějším hospodaření buku s N. Zdá se tedy, že buky jsou efektivnější v hospodaření s N.

### 8.1.2 Výstupy

#### Půdní voda

*Translokace C a N do minerální půdy.* Při pravidelném odběru vzorků půdní vody lze sestavit, za předpokladu dostatečného množství vzorků potřebného pro analýzu, roční trend koncentrací DOC a forem N v půdní vodě pod oběma porosty. DOC i DON vyjadřují podobný chod koncentrací, poměr DOC/DON se pohybuje mezi 30 – 40. V O horizontu se koncentrace DOM (DOC a DON) pohybují v závislosti na měsíčním úhrnu srážek. Ačkoliv větší úhrn srážek by mohl zředovat koncentrace DOC (Kalbitz et al. 2000), z dat lze vyčíst opačný trend. Naopak při nižším měsíčním úhrnu srážek v letních měsících jsou koncentrace DOC nižší, koncentrace DON se příliš nemění. Vysvětlení pro to by mohla být následující: 1) nízká měsíční srážka nedokáže díky preferenčním cestám, kterými se voda pohybuje jen při nízkém úhrnu srážek, vymýt z půdy veškerý volný DOC, 2) během epizod sucha v letních měsících stihne být DOC půdními dekompozitory plně rozložen a zmineralizován, nebo 3) během srážkové bohatších měsíců dojde k vyplavení naakumulovaného DOC z půdy, a proto následující měsíc jsou koncentrace DOC nízké. Mezi koncentracemi anorganických forem N je patrný trend u dusičnanů související s táním sněhu, ve kterém jsou během zimy nastřádány deponované formy N (Pellerin et al. 2012). Dalším zdrojem N zvyšující jeho koncentrace mohou být produkty půdních dekompozitorů, které se v O horizontu během zimy nashromáždily.

*Vyluhování.* V minerální půdě (-30 cm) dochází k poklesům koncentrací všech látek v porovnání s O horizontem. Jelikož vstupy látek atmosférickou depozicí nejsou velké, neprojevuje se korelace mezi depozicí a vyluhováním, tak jak popisují Berger et al. (2009). Z výsledků vyplývá, že pokles toku DOC a DON je v obou porostech podobný (mezi 86 a 90 %). Ale přesto, že větší množství nadzemního opadu vchází do půdy v bučině, je ze smrčiny měřen srovnatelný (mírně vyšší) tok DOC a DON. To může být způsobeno a) dozvukem po acidifikační události a hromadnou mobilizací dřívě nerozpustných organických sloučenin u kterých se dá předpokládat, že bylo ve smrčtině více, b) lepší rozložitelností recentního bukového opadu, jehož konečným produktem je méně DOM než v případě smrkového opadu, c) velkým příspěvkem opadu kořenů ve smrku, jehož koncová část odtéká jako DOM.

Variabilita koncentrací mezi zkoumanými čtverci ve smrkovém porostu je nízká a spočítané toky nenapovídají tomu, že by docházelo k významnému vyluhování anorganických forem N ( $0.12 \text{ kg N-NO}_3^-/\text{ha/rok}$ ,  $0.1 \text{ kg N-NH}_4^+/\text{ha/rok}$ ). Jak ale Oulehle et al. (2011) popisují, smrkový porost v průběhu posledních 20 let prodělal „bezprecedentní transformaci ekosystému“ z fáze saturace půdy N do fáze zadržování N půdou, která souvisí především s poklesem kyselé depozice S.

Z bukového porostu dlouhodobý záznam o vývoji koncentrací a toků látek není k dispozici. Nicméně, z výsledků plyne, že variabilita toků N je v bukovém porostu vyšší. Ze čtyř čtverců, z kterých jsou hodnoty skládány, byla ve dvou naměřena koncentrace anorganických forem N několikanásobně vyšší, než v dalších dvou čtvercích. Zvýšené koncentrace  $\text{NH}_4^+$  v jednom z nich se vyskytly pouze v roce 2013, a navíc se postupem času snižovaly. Lze proto tedy přičíst tento jev následkům instalace lyzimetrů do půdy. Na druhém čtverci se zvýšenými koncentracemi anorganického N ( $\text{NO}_3^-$ ) se stav nepřiblížil hodnotám z ostatních čtverců ani po roce. Jelikož nejvyšší koncentrace se opět vyskytují v jarním období, vysvětlení by mohlo být opět spojeno s vyplavováním N při jarním tání. Ale protože koncentrace  $\text{NO}_3^-$  v minerálním horizontu byly mnohdy vyšší než koncentrace veškerých forem N v O horizontu, zbylý zdroj N bude pravděpodobně produktem nitrifikačních pochodů v minerálním A horizontu. Nicméně, popisovaný jev se vyskytl pouze na jednom ze 4 čtverců, proto nelze mluvit o převládajícím jevu, který formuje cyklus N v bukovém porostu. Jedná se však o důkaz vyšší variability procesů v heterogenější bučině, ve které může při specifických podmínkách docházet k vyluhování anorganického N.

### **Půdní respirace**

*Půdní teplota a vlhkost.* Naměřená vyšší půdní teplota na rozhraní v O/A horizontu ve smrku je pravděpodobně způsobena větší mocností smrkového O horizontu, který tak lépe tepelně izoluje minerální půdu. Trend vyšší půdní vlhkosti v bukovém porostu je narušen epizodou ze září 2014 trvající do května 2015, kdy došlo k výraznému poklesu půdní vlhkosti. O tom, že se tento stav nevyskytuje pravidelně, svědčí fakt, kdy se na konci zimy 2012/2013 ani na začátku zimy 2015/2016 tento pokles nevyskytl (obr. 42).

*Tok  $\text{CO}_2$  z buku a smrku.* Pro výpočet půdní respirace z dat terénního měření přenosnou komorou byla použita exponenciální funkce s koeficientem  $Q_{10}$  (Ryan 1991). Půdní respirace z obou porostů je dle měření závislá především na půdní teplotě. Půdní vlhkost ve smrku vysvětluje okolo 19 % variability, v buku pak nemá žádný vliv. Jak Elberling a Ladegaard-Pedersen (2005) uvádějí, půdní vlhkost ovlivňuje respiraci jen za extrémních stavů, buď při vysoké či nízké vlhkosti. Podle výsledků měření respirace přenosnou komorou tento stav nenastal. Vypočtená respirace je tak odrazem pouze půdní teploty. Ta

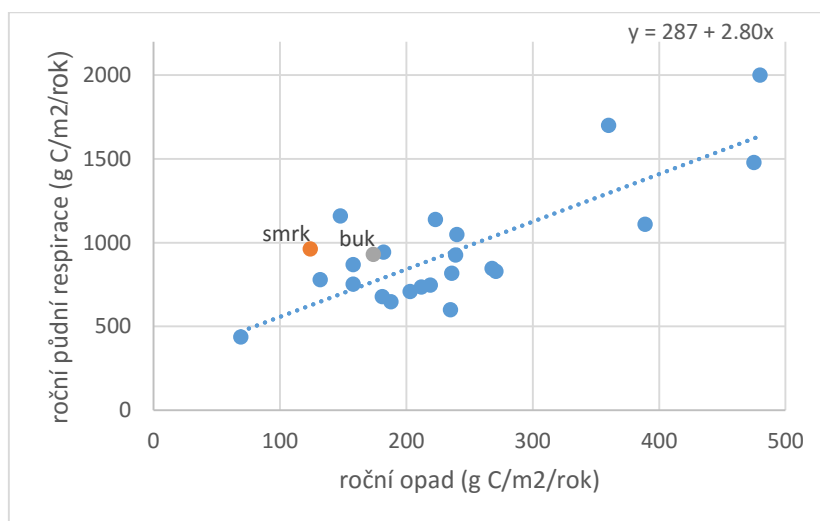
ji vysvětluje z 82 % v buku a 87 % ve smrku. Modelem vypočtené hodnoty ukazují vyšší citlivost půdy v buku ke změnám teploty. Hodnoty  $Q_{10}$  z obou porostů (buk: 4.2, smrk: 3.6) jsou vyšší v porovnání s údaji z jiných studií. Průměrná hodnota  $Q_{10}$  pro lesy je mezi 2.0 a 2.8 (Schlesinger et Andrews 2000; Ryan 1991), ovšem novější studie uvádí i vyšší rozmezí 2.72 - 3.70 pro smrkový a 2.74 - 3.73 pro bukový porost (Borken a Beese 2005; Elberling a Ladegaard-Pedersen 2005; Vesterdal et al. 2012; Buchmann 2000). Podle některých autorů (Borken a Beese 2005; Vesterdal et al. 2012) nejsou rozdíly v teplotní citlivosti nutně způsobeny rozdílným porostem. Často také záleží na hloubce měření půdní teploty, protože s hloubkou klesá teplotní citlivost (Davidson et al. 2006).

I když měřená půdní respirace komorou z bukového porostu byla ve většině případů zaznamenána jako vyšší, sumárně vzato, vypočtené množství ročně uniklého C respirací vyznívá ve prospěch smrkového porostu. Důvody pro tento rozdíl, který není ani statisticky významný, lze hledat jak v 1) použitém vztahu pro výpočet a jeho omezeních, tak 2) v samotných rozdílech mezi porosty. Ad 1) Vypočtená respirace je odrazem půdní teploty a citlivosti půdy na ní. Proto je z důvodu vyšší teplotní citlivosti půdy v buku vypočítávána vyšší odezva buku při změně teploty (v létě vyšší respirace, v zimě nižší). Poté pak záleží, zdali se déle vyskytuje období vyšších teplot půdy nad průměrnou hodnotou, kdy rozdíl v respiraci obou porostů není zaznamenán (půdní teplota 10°C), nebo převažuje-li období s nižšími teplotami. V horských oblastech s nadmořskou výškou nad 800 m n. m. převažuje chladnější období (průměrná půdní teplota  $\pm 6.5$  °C). Proto u půd s nižší teplotní citlivostí budou vypočítávány vyšší roční respirace. Dále, rovnice například neuvažuje výskyt sněhové pokrývky na povrchu půdy. I když v zimním období nebyla respirace měřena, může z půdy překryté sněhovou pokrývkou unikat méně CO<sub>2</sub>, než je modelováno. Otázkou zůstává, jak půdní organismy reagují na akumulovaný CO<sub>2</sub> pod sněhem. Jak ale Janssens a Pilegaard (2003) poznamenali, teplotní citlivost půdy k respiraci je v zimním období vyšší, než v průběhu vegetační sezóny. Ad 2) Mezi porosty byl pozorován sezónní trend v respiračním toku CO<sub>2</sub>, kdy v jarních měsících (březen – červen) byla zaznamenávána vyšší respirace ve smrku (obr. 43). Tato zvýšená respirace může souviset buď a) s teplotní citlivostí půd obou porostů a/nebo b) dřívější fyziologickou aktivitou smrku (Schulze et al. 1977), díky které se začíná uplatňovat i autotrofní složka respirace.

*TBCA*. To, že rozdíl v celkové respiraci není výrazný, může svědčit o vlivu dalších faktorů, než je jen dekompozice nadzemní organické hmoty. Výsledná hodnota půdní respirace zahrnuje vedle heterotrofní složky nadzemního opadu i respiraci podzemního opadu a autotrofní složku (CO<sub>2</sub> unikající z kořenů rostlin a transpirace kořenových exudátů mikroorganismy a mykorhizou). Tuto složku označovanou jako *TBCA*, která popisuje významnost kořenového systému v rámci procesu půdní respirace, lze podle Raicha a



Nadelhoffer (1989) kvantifikovat. Tento vztah však nezahrnuje C, který není prorespirován. Vzhledem k tomu, že vyluhování DOC je pro oba porosty podobné a představuje v porovnání s respiračním tokem zanedbatelnou část, lze tento fakt přejít. Možná se však některý C může v půdě i akumulovat. Při porovnání dat ročního opadu a roční půdní respirace (obr. 52) od Davidsona et al. (2002) s daty z obou porostů v Načetíně dojdeme k závěru, že respirace zkoumaných porostů je vyšší než by odpovídalo ročnímu množství opadu. Pravděpodobně se tedy respiruje C, který se díky nevhodným dekompozičním podmínkám akumuloval v půdách během minulých dekád. Po zlepšení chemických podmínek dochází k jejich dekompozici a respiraci (Oulehle et al. 2011).



**Obr. 52:** Srovnání měřených porostů s regresní rovnicí pro TBCA (viz Davidson et al. 2002).

Dále z dat vyplývá, že vyšší příspěvek nadzemního opadu v bučině relativně vůči smrku snižuje podíl TBCA na celkové respiraci. Ve smrku je tedy podíl TBCA na půdní respiraci vyšší. Vyšší příspěvek TBCA ve smrkovém porostu může mít řadu příčin: a) rozklad mrtvé kořenové biomasy, která by měla zaujímat větší podíl než v buku (viz biomasa kořenů), b) vyšší NPP smrkového porostu, který je mladší a je v jiné fázi vývoje než porost bukový.

## 8.2 Zásoby C a N v porostu a v půdě

### Biomasa

*Buk x smrk.* Bukový les, který tvoří vyšší biomasu porostu, se vyskytuje v pro něj přirozených podmínkách, je ve stádiu zralosti (150 let) a zaznamenané množství stromové biomasy tak představuje maximální rozsah toho, co porost může v daných podmínkách vyprodukovat. Zato smrkový hospodářský porost, i přes typicky vyšší zakmenění (540

stromů ve smrkovém vs. 340 stromů v bukovém lese na hektar), teprve do stádia zralosti spěje (80 let). Nižší zakmenění a větší robustnost bukového porostu způsobuje v porovnání se sousedním porostem celkově vyšší poměr C/N. A to kvůli nižší hmotnosti listové biomasy (vysoký obsah N) a naopak vyšší zásobě dřevní hmoty (nízký obsah N).

Tabulka 9: Srovnání zásob C v biomase buku a smrku s dalšími studii.

	Buk (t C/ha)			Smrk (t C/ha)				
	Načetín	Jezeří	Collelongo	Načetín	Rájec	Smrčiny	Plešné jezero	Načetín
Stáří porostu	150	80	104	76	80	72	58	57
kmeny	186.2 (82.3)	77.1 (75.6)	83.6 (83.4)	118.4 (69.9)	115 (80.9)	85.6 (77.6)	56.0 (82.0)	58.8 (77.1)
větve	37.6 (16.7)	19.3 (19.6)	15.2 (15.2)	37.9 (22.4)	15.3 (10.7)	16.7 (15.2)	8.0 (11.7)	11.2(14.6)
listy/ jehlice	2.3 (1.0)	1.8 (1.8)	1.4 (1.4)	13.1 (7.7)	11.9 (8.4)	8.0 (7.2)	4.3 (6.3)	6.7 (8.3)
Celková nadzemní biomasa	225.1	101.9	100.3	169.4	142.2	110.3	68.3	76.3
kořeny	33.5 (14.9)	20.7 (23.0)	28.3 (28.2)	47.2 (27.8)	24.5 (17.2)	37.2 (33.7)	11.2 (16.4)	29.8 (39.3)
Celková biomasa	258.7	122.6	128.6	215.2	166.7	147.5	79.5	103.3
		(Schulze 2000)	(Schulze 2000)		(Klimo a Kulhavý 2009)	(Mund et al. 2002)	(Svoboda et al. 2006)	(Schulze 2000)

Pozn. V závorkách jsou uvedeny podíly frakcí C biomasy k celkové zásobě C v nadzemní biomase (i frakce kořenů).

*Srovnání s dalšími studii.* Vypočtené celkové hmotnosti živé biomasy v obou porostech na základě alometrických rovnic vykazují vyšší hodnoty ve srovnání s dalšími studii prováděnými v dané oblasti. V Dražanské vrchovině (600 m n. m.) v podobně starém smrkovém porostu bylo množství biomasy 334 t/ha (Klimo a Kulhavý 2009), na Šumavě v mladším, ale výše položené smrčině, bylo stanoveno na 134 t/ha. V roce 1994 byla na Načetíně v téže smrčině provedena obdobná stanovení zásob. Množství biomasy bylo tehdy určeno na celkových 160 t/ha (Schulze 2000). Za 20 let tak došlo ke zvýšení biomasy o 108 %. Velikost biomasy buku (258 t/ha) je rovněž vyšší oproti nedalekému porostu na lokalitě Jezeří (Schulze 2000), který je ale mladší. I pro oblast Krušných hor jsou dřevní zásoby z obou porostů nezvykle vysoké. Dle Marka (2011) je dřevní zásoba v PLO Krušné hory pouhých 47 t/ha, což je nejméně, ze všech PLO na území Česka. Důvodem je postižení oblasti imisní zátěží, v jejímž důsledku došlo k rozpadu tamních hospodářských lesů, které byly nahrazeny extenzivním vysazováním méně kvalitních druhů (smrk pichlavý, modřín opadavý) domněle lépe snášejících kyselou depozici. Proto přeživší porosty, mezi

kteří ty načetínské patří, mají věkovou výhodu. Poměry jednotlivých komponent na celkové biomase jsou u buku v souladu se srovnávanými plochami (Schulze 2000). Na smrkové ploše je podíl kmenů (70 %) oproti zbývajícím studiím (Klimo a Kulhavý 2009; Mund et al. 2002; Svoboda et al. 2006; Schulze 2000) nižší (77- 82 %), naopak biomasa větví má relativně vyšší podíl.

**Uhlík.** Zásoby C v porostu mají díky relativně neměnnému podílu C v biomase podobné poměry jako hmotnost jednotlivých frakcí biomasy, takže celková nadzemní zásoba C obou porostů je také vyšší než zásoby ze srovnávaných studií. Stejně staré lesy z Dražanské vrchoviny a z německé části Smrčín se svou zásobou C přibližují hodnotám z Načetína. Naopak les z okolí Plešného jezera se díky svému stáří pohybuje v rozmezí, v jakém se nacházel smrkový les v Načetíně před 20 lety. V bukovém porostu je vypočtená zásoba biomasy, kvůli vyššímu věku, větší než na dalších plochách.

Tabulka 10: Srovnání zásob N v biomase buku a smrku s dalšími studiemi.

lokalita	Buk (kg N/ha)					Smrk (kg N/ha)			
	Načetín	více lokalit	více lokalit	Jezeří	Collalongo	Načetín	více lokalit	více lokalit	Načetín
stáří porostu	150	-	-	80	104	76	-	-	57
kmeny	498 (43.1)	356 (51.6)	242 (40.3)	204 (39.2)	130 (49.4)	268 (25.3)	210 (37.8)	193 (37.4)	173 (31.4)
větvě	545 (47.1)	231 (33.5)	277 (46.2)	275 (53.0)	67 (25.5)	481 (45.5)	149 (26.8)	129 (25.0)	178 (32.1)
listy	113 (9.8)	103 (14.9)	81 (13.5)	40 (7.9)	66 (25.1)	309 (29.2)	196 (35.4)	194 (37.6)	203 (36.8)
celková nadzemní biomasa	1156	690	600	521	263	1 058	555	516	555
kořeny	320 (27.8)	193 (28.0)		104 (19.9)	136 (51.7)	570 (53.9)	207 (37.3)		112 (20.2)
celková biomasa	1 471	883		624	399	1 628	762		666

Jacobsen et al. (2003) Šrámek et al. (2009) (Schulze 2000) (Schulze 2000) Jacobsen et al. (2003) Šrámek et al. (2009) (Schulze 2000)

Pozn. V závorkách jsou uvedeny podíly frakcí N biomasy k celkové zásobě N v nadzemní biomase (i frakce kořenů).

**Dusík.** Obecně vzato, buk disponuje stejnými nebo vyššími zásobami N v biomase než smrk, což potvrzují i další studie (Šrámek et al. 2009; Jacobsen et al. 2003), především díky

vyšším koncentracím. Pouze u asimilačních orgánů jsou v buku měřeny menší zásoby N, což se projevuje i na nižším podílu listového N vůči celkové biomase. Jediným rozdílem je zásoba N v kořenech stromů, kde smrk buk převyšuje a v celkové zásobě se tak vyrovnává obsahu N v buku. V porovnání s ostatními uvedenými výzkumy jsou i zásoby N v biomase obou zkoumaných ploch až 2x vyšší, než průměrné hodnoty uváděné Šrámkem et al. (2009) a Jacobsenem et al. (2003). Také studie z krušnohorského Jezeří a italského Collelonga udávají nižší zásoby N. Na smrkové ploše došlo od posledního měření ke zdvojnásobení zásob N v nadzemní biomase, u kořenů je nárůst téměř 5-ti násobný. Vysoké zásoby N v biomase, především v kořenech, lze přičíst a) vysokému obsahu N v půdě jako následku depoziční historie a b) zvýšením objemu kořenové biomasy (NPP) po zlepšení půdních podmínek.

Tabulka 11: Srovnání zásob C v půdách pod smrkem a bukem s dalšími studiemi.

lokalita	Buk (t C/ha)				Smrk (t C/ha)			
	Načetín	Walkerts hofen	více ploch	Collelongo	Načetín	Walkerts hofen	více ploch	Načetín
<b>O horizont</b>	65.3	2.0	5.0	6.1	37.4	17.7	15.0	12.0
<b>Minerální horizonty</b>	133.3 40 cm	66.0 60 cm	61.1 30 cm	83.9 20 cm	76.2 40 cm	80.1 60 cm	44.3 30 cm	91.8 20 cm
<b>celkem</b>	198.6	68.0	66.1	90.0	118.1	97.8	59.3	103.8
		Cremer et al. (2016)	Vesterdal et al. (2008)	Schulze (2000)		Cremer et al. (2016)	Vesterdal et al. (2008)	Schulze (2000)

Pozn: Z důvodu odlišného rozčlenění horizontů v provedené práci a diskutovaných studiích je stanovení zásob C a N v půdě zjednodušeně vyjádřeno pouze pro O horizont a minerální půdu.

## Půda

Bukový les disponuje vyššími zásobami C a N v půdě. Zásoby N jsou téměř dvakrát vyšší. Běžně pozorovaný trend, kdy ve smrku jsou pozorovány vyšší zásoby C a N v O horizontu a v buku v minerální půdě, zde neplatí (tab. 11 a 12), protože v bukovém O horizontu byly zjištěny vyšší zásoby C a N. Důvodem je vyšší (1.5 - 2x) roční přísun organické hmoty v nadzemním opadu. Na vyšších zásobách C a N v minerální půdě pod bukem se podílí jiné procesy. Jak stejný odtok DOC z obou porostů naznačuje, vyšší půdní zásoby C pod bukem, budou patrně stabilizované. Původcem stabilizovaného C v půdě by

mohly být produkty dekompozice kořenů a mykorhizních tkání (Rasse et al. 2005; Godbold et al. 2006). Ty se právě ve větší hloubce, kde buky koření (až v 80 cm), váží s půdními minerály, což zaručuje jejich vyšší stabilizaci (Kaiser et al. 2002). Ale i v případě nadzemního opadu u buku může docházet ke stabilizaci C. V porovnání se smrkem, který má hůře rozložitelný opad, jsou mikrobiální produkty dekompozice opadu z buku stabilnější (Cotrufo et al. 2013). Odlišné druhové složení a četnost půdní fauny v buku včetně žížal navíc výrazně pomáhá promíchávání organické hmoty s minerální půdou a tvorbě stabilních komplexů (Frouz et al. 2013).

Při porovnání s literaturou (Cremer et al. 2016; Vesterdal et al. 2008; Schulze 2000) lze poznat, že půdní zásoby načetínských porostů, tak jako u nadzemní biomasy, jsou opět vyšší, i když už ne o tolik. Lepšímu srovnání brání uváděné odlišné mocnosti půd i jiná poloha a historie srovnávaných porostů. Plocha Načetín představuje ojedinělý příklad ekosystémů regenerujících se po silné imisní zátěži. O tom, že postižení depozicí na Načetíně mělo vážné následky, je patrné z měření v roce 1994 (Schulze 2000), kdy bylo ve svrchních 20 cm uloženo více C i N než v recentně měřených 40 cm. Tento úbytek v obsahu C a N v půdě během 20 let je pravděpodobně způsoben postupnou oxidací a/nebo mobilizací spojenou s vyplavováním organické hmoty, jako reakce na zlepšení poměrů po ústupu acidifikace. Stále se však tamní ekosystém nezotavil natolik, aby vykazoval podobnější hodnoty s oblastmi, které takto silnou acidifikací nebyly postiženy.

Tabulka 12: Srovnání zásob N v půdách pod smrkem a bukem s dalšími studii.

Lokalita	buk (kg N/ha)				smrk (kg N/ha)			
	Načetín	Walkertsh ofen	více ploch	Collelongo	Načetín	Walkert - shofen	více ploch	Načetín
<b>O horizont</b>	3 135	620	560	290	1 864	693	140	460
<b>Minerální horizonty</b>	40 cm	5 412	5 745	4 500	2 961	4 887	4 230	4 060
	60 cm		30 cm	20 cm	40 cm	60 cm	30 cm	20 cm
<b>Celkem</b>	8 547	6 365	5 100	6 960	4 826	5 580	4 370	4 520
		Cremer et al. (2016)	Vesterdal et al. (2008)	Schulze (2000)		Cremer et al. (2016)	Vesterdal et al. (2008)	Schulze (2000)

Pozn: Z důvodu odlišného rozčlenění horizontů v provedené práci a diskutovaných studiích je stanovení zásob C a N v půdě zjednodušeně vyjádřeno pouze pro O horizont a minerální půdu.

## 9 Závěr

Ačkoliv ještě v polovině 19. století panovaly pravděpodobně na obou plochách stejné půdní podmínky, od té doby odlišný stromový porost pozměnil vývoj v cyklech C a N, který se projevil i v jejich zásobách v půdě.

- Zatímco v letech 2013 - 2015 mezi atmosférickými vstupy N do porostů nebyl nalezen signifikantní rozdíl, tok DOC v podkorunových srážkách byl naměřen vyšší ve smrkovém lese. Vyšší stáří porostu v buku zajišťuje vyšší roční množství opadu.
- Výstup formou odtoku v půdní vodě je v současné době zanedbatelný, uplatňuje se především prostřednictvím organických látek, v nichž mezi porosty nedochází k rozdílu. U anorganických forem N nedochází ve smrčině k žádnému vyluhování. To ale neplatí u buku, kde k vyluhování  $\text{NO}_3$  místy dochází. Půdní respirace je pro oba porosty podobná, i když mírně vyšší hodnota  $Q_{10}$  pro spočtenou závislost půdní teploty a půdní respirace je v bukovém ekosystému. Respirace se však liší ve zdrojích unikajícího C. V buku má na půdní respiraci na rozdíl od smrku relativně větší podíl nadzemní opad. TBCA je proto v buku nižší.
- Zásoby biomasy obou porostů jsou především odrazem rozdílného věku stromů, kdy zhruba o 70 let starší bučina disponuje vyšší zásobou C a N.
- Vyšší obsah i rovnoměrnější vertikální distribuce C a N v půdě buku pravděpodobně souvisí s a) množstvím dodávané organické hmoty v podobě opadu, která může přispívat ke stabilnějšímu C v půdě, b) distribucí hůře rozložitelné organické hmoty i do větších hloubek (kořenový opad a mykorhizní tkáň) a c) vyšší aktivitě půdní makrofauny stabilizující SOM.

Z předkládaných výsledků vyplývá, že rozdíly mezi porosty smrku a buku v cyklu a zásobách C a N jsou významné, zejména v zásobách půdního C a N, množství opadu a alokaci C do TBCA. Precizní srovnání komplikuje rozdílné stáří porostů i jiná hustota stromů. Přesto výsledky umožňují dosti podrobné srovnání mezi porosty. Nicméně, stále nebyly podchyceny veškeré aspekty spojené s rozdílností porostů. Především složení a četnost půdní fauny, kvalita organické hmoty a přesnější rozlišení látkových toků v půdě spojené s alokací C do kořenů. Popis těchto faktorů by ještě více objasnil rozdíly mezi porosty.

## 10 Použitá literatura a zdroje

### 10.1 Seznam použité literatury

- ABER, J. D., NADELHOFFER, K. J., STEUDLER, P., MELILLO, J.M (1989): Nitrogen Saturation in Northern Forest Ecosystems. *BioScience*, 39, č. 6, s. 378–386.
- ABER, J. D. MCDOWELL, W., NADELHOFFER, K., MAGILL, A., BERNTSON, G., KAMAKEA, M., MCNULTY, S., CURRIE, W., RUSTAD, L., FERNANDEZ, I. (1998): Nitrogen Saturation in Temperate Forest Ecosystems: Hypothesis revisited. *BioScience*, 48, č. 11, s. 921–934.
- AERTS, R. (1996): Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: are there General Patterns? *Journal of Ecology*, 84, č. 4, s. 597–608.
- ALBERS, D., MIGGE, S., SCHAEFER, M., SCHEU, S. (2004): Decomposition of beech leaves (*Fagus sylvatica*) and spruce needles (*Picea abies*) in pure and mixed stands of beech and spruce. *Soil Biology and Biochemistry*, 36, č. 1, s. 155–164.
- ANDERSSON, S., NILSSON, S. I., SAETRE, P. (2000): Leaching of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) in mor humus as affected by temperature and pH. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, č. 1, s. 1–10.
- AUGUSTO, L., RANGER, J., BINKLEY, D., ROTHE, A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59, č. 3, s. 233–253.
- AUGUSTO, L., DE SCHRIJVER, A., VESTERDAL, L., SIMOLANDER, A., PRESCOTT, C., RANGER, J. (2015): Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, 90, č. 2, s. 444–466.
- BALATKA, B. a KALVODA, J. (2006): Geomorfologické členění reliéfu Čech. *Kartografie Praha, Praha*, 79 s.
- BALESTRINI, R. a TAGLIAFERRI, A. (2001): Atmospheric deposition and canopy exchange processes in alpine forest ecosystems (northern Italy). *Atmospheric Environment*, 35, č. 36, s. 6421–6433.
- BEIER, C., HANSEN, K., GUNDERSEN, P. (1993): Spatial variability of throughfall fluxes in a spruce forest. *Environmental Pollution*, 81, č. 3, s. 257–267.
- BERG, B. a MATZNER, E. (1997): Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Reviews*, 5, č. 1, s. 1–25.
- BERGER, T. W., INSELBACHER, E., MUTSCH, F., PFEFFER, M. (2009): Nutrient cycling and soil leaching in eighteen pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management*, 258, č. 11, s. 2578–2592.

- BERGKVIST, B. a FOLKESON, L. (1995): The Influence of Tree Species on Acid Deposition, Proton Budgets and Element Fluxes in South Swedish Forest Ecosystems. *Ecological Bulletins*, č. 44, s. 90–99.
- BÍNA, J. a DEMEK, J. (2012): Z nížin do hor : geomorfologické jednotky České republiky. *Academia*, 343 s.
- BINKLEY, D. a GIARDINA, C. P. (1998): Why tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry*, 42, s. 89–106.
- BOONE, R. D. et al. (1998): Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 396, č. December, s. 570–572.
- BORKEN, W., NADELHOFFER, K. J., CANARY, J. D., KAYE, J. P. (2002): Site and temporal variation of soil respiration in European beech , Norway spruce , and Scots pine forests. *Global Change Biology*, 8, s. 1205–1217.
- BORKEN, W., AHRENS, B., SCHULZ, C., ZIMMERMANN, L. (2011): Site-to-site variability and temporal trends of DOC concentrations and fluxes in temperate forest soils. *Global Change Biology*, 17, č. 7, s. 2428–2443.
- BORKEN, W. a BEESE, F. (2005): Soil respiration in pure and mixed stands of European beech and Norway spruce following removal of organic horizons. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, s. 2756–2764.
- BUCHMANN, N. (2000): Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, č. 11-12, s. 1625–1635.
- CEPEL, N. (1967): Interzeption ( = Niederschlagsverdunstung im Kronenraum ) in einem Buchen- , einem Eichen- und einem Kiefernbestand des Belgrader Waldes bei Istanbul.
- COOLS, N., VESTERDAL, L., DE VOS, B., VANGUELOVA, E., HANSEN, K. (2014): Tree species is the major factor explaining C:N ratios in European forest soils. *Forest Ecology and Management*, 311, č. January, s. 3–16.
- CORNWELL, W. K., CORNELISSEN, J. H. C., AMANTANGELO, K., DORREPAAL, E., EVINER, V. T., GODOY, O., HOBBI, S. E., HOORENS, B., KUOKAWA, H., PERÉZ-HARGUINDEGUY, N., QUESTED, H. M., SANTIAGO, L. S., WARDLE, D. A., WRIGHT, I. J., AERTS, R., ALLISON, S. D., VAN BODEGOM, P., BROVKIN, V., CHATAIN, A., CALLAGHAN, T. V., DÍAZ, S., GARNIER, E., GURVICH, D. E., KAZAKOU, E., KLEIN, J. A., READ, J., REICH, P. B., SOUDZILOVSKAIA, N. A., VAIERETTI, M. V., WESTOBY, M. (2008): Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11, č. 10, s. 1065–1071.
- COTRUFO, M. F., WALLENSTEIN, M. D., BOOT, C. M., DENEFF, 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, č. 4, s. 988–995.
- CREMER, M., KERN, N. V., PRETZEL, J. (2016): Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 367, s. 30–40.
- CROW, S. E., LAJTHA, K., FILLEY, T. R., SWANSTON, C. W., BOWDEN, R. D., CALDWELL, B. A. (2009): Sources of plant-derived carbon and stability of organic matter in soil: Implications for global change. *Global Change Biology*, 15, č. 8, s. 2003–2019.
- DAVIDSON, E. A., BELK, E., BOONE, R. D. (1998): Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4, č. 2, s. 217–227.
- DAVIDSON, E. A., KELLER, M., ERICKSON, H. E., VERCHOT, L. V., VELDKAMP, E. (2000): Testing a Conceptual Model of Soil Emissions of Nitrous and Nitric Oxides. *BioScience*, 50, č. 8, s. 667–680.
- DAVIDSON, E. A., SAVAGE, K., BOLSTAD, P., CLARK, D. A., CURTIS, P. S., ELLSWORTH, D. S., HANSON, P. J., LAW, B. E., LUO, Y., PREGITZER, K. S., RANDOLPH, J. C., ZAK, D. (2002): Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, č. 1-4, s. 39–51.
- DAVIDSON, E. A., SAVAGE, K. E., TRUMBORE, S. E., BORKEN, W. (2006): Vertical partitioning of CO<sub>2</sub> production within a temperate forest soil. *Global Change Biology*, 12, č. 6, s. 944–956.
- DAVIDSON, E. A. a JANSSENS, I. A. (2006): Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440, č. March, s. 165–173.
- DAVIDSON, E. A. a KINGERLEE, W. (1997): A global inventory of nitric oxide emissions from soils. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 48, č. 1-2, s. 37–50.
- DE VRIES, W., REINDS, G., POSCH, M., SANZ, M. J., KRAUSE, G. M. H., CALATAYUD, V., RENAUD, J. P., DUPOUEY, J. L., STERBA, H., DOBBERTIN, M., GUNDERSEN, P., VOOGD, J. C. H. (2003): Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe, 2003 Technical Report.
- DE VRIES, W., SOLBERG, S., DOBBERTIN, M., STERBA, H., LAUBHANN, D., VAN OIJEN, M., EVANS, C., GUNDERSEN, P., KROS, J., WAMELINK, G. W. W., REINDS, G. J., SUTTON, M. A. (2009): The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands. *Forest Ecology and Management*, 258, č. 8, s. 1814–1823.
- DEMEK, J., BALATKA, B., CZUDEK, T., LÁZNIČKA, Z., LINHART, J., LOUČKOVÁ, J.,

- PANOŠ, V., RAUŠER, J., SEICHTEROVÁ, H., SLÁDEK, J., STEHLÍK, O., ŠTECL, O., VLČEK, V. (1965): Geomorfologie českých zemí. ČSAV, Praha, 335 s.
- DON, A. a KALBITZ, K. (2005): Amounts and degradability of dissolved organic carbon from foliar litter at different decomposition stages. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, č. 12, s. 2171–2179.
- ELBERLING, B. a LADEGAARD-PEDERSEN, P. (2005): Subsurface CO<sub>2</sub> dynamics in temperate beech and spruce forest stands. *Biogeochemistry*, 75, č. 3, s. 479–506.
- FALKENGREN-GRERUP, U. (1989): Effect of Stemflow on Beech Forest Soils and Vegetation in Southern Sweden. 26, s. 341.
- FALKOWSKI, P. G., SCHOLES, R. J., BOYLE, E., CANADELL, J., CANFIELD, D., ELSER, J., GRUBER, N., HIBBARD, K., HÖGBERG, P., LINDER, S., MACKENZIE, F. T., MOORE, B., PEDERSEN, T., ROSENTHAL, Y., SEITZINGER, S., SMETACEK, V., STEFFEN, W. (2000): The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 290, č. 5490, s. 291–296.
- FANG, C., SMITH, P., MONCREIFF, J. B., SMITH, J. U. (2005): Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature*, 433, č. 7021, s. 57–9.
- FANG, C. a MONCRIEFF, J. B. (2001): The dependence of soil CO<sub>2</sub> efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, č. 2, s. 155–165.
- FANG, J., CHEN, A., PENG, C., ZHAO, S., CI, L. (2001): Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 292, č. 5525, s. 2320–2.
- FOG, K. (1988): the Effect of Added Nitrogen on the Rate of Decomposition of Organic Matter. *Biological Reviews*, 63, č. 3, s. 433–462.
- FRÖBERG, M., HANSSON, K., KLEJA, B. D., ALAVI, G. (2011): Dissolved organic carbon and nitrogen leaching from Scots pine, Norway spruce and silver birch stands in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 262, č. 9, s. 1742–1747.
- FROUZ, J., LIVEČKOVÁ, M., ALBRECHTOVÁ, J., CHROŇÁKOVÁ, A., CAJTHAML, T., PIŽL, V., HÁNĚL, L., STARÝ, J., BALDRIAN, P., LHOTÁKOVÁ, Z., ŠIMÁČKOVÁ, H., CEPÁKOVÁ, Š. (2013): Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites. *Forest Ecology and Management*, 309, s. 87–95.
- GALLOWAY, J. N., DENTENER, F. J., CAPONE, D. G., BOYER, E. W., HOWARTH, R. W., SEITZINGER, S. P., ASNER, G. P., CLEVELAND, C. C., GREEN, P. A., HOLLAND, E. A., KARL, D. M., MICHAELS, A. F., PORTER, J. H., TOWNSEND, A. R., VÖRÖSMARTY, C. J. (2004): Nitrogen Cycles : Past , Present , and Future. *Biogeochemistry*, 70, č. 2, s.

153–226.

- GAUDINSKI, J. B., TRUMBORE, S. E., DAVIDSON, E. A., ZHENG, S. (2000): Soil carbon cycling in temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning. *Biogeochemistry*, 51, s. 33–69.
- GIARDINA, C. P. a RYAN, M. G. (2000): Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404, č. 6780, s. 858–861.
- GODBOLD, D. L., HOOSBEEK, M. R., LUKAC, M., COTRUFO, M. F., JANSSENS, I. A., CEULEMANS, R., POLLE, A. VELTHORST, E. J., SCARASCIA-MUGNOZZA, G., DE ANGELIS, P., MIGLIETTA, F., PERESSOTTI, A. (2006): Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter. *Plant and Soil*, 281, č. 1-2, s. 15–24.
- GUNDERSEN, P., EMMETT, B. A., KJONAAS, O. J., KOOPMANS, C. J. TIETEMA, A. (1998a): Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: A synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 101, č. 1-3, s. 37–55.
- GUNDERSEN, P., CALLESEN, I., DE VRIES, W. (1998b): Nitrate leaching in forest ecosystems is related to forest floor C / N ratios. *Environmental Pollution*, 102, s. 403–407.
- HAGEDORN, F., SPINLER, D., SIEGDORF, R. (2003): Increased N deposition retards mineralization of old soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 35, č. 12, s. 1683–1692.
- HAGEN-THORN, A., ARMOLAITIS, K., CALLESEN, K., STJERNQUIST, I. (2004): Macronutrients in tree stems and foliage: a comparative study of six temperate forest species planted at the same sites. *Annals of Forest Science*, 61, s. 489–498.
- HANSEN, K., VESTERDAL, L., SCHMIDT, I. K., GUNDERSEN, P., SEVEL, L., BASTRUP-BIRK, A., PEDERSEN, L. B., BILLE-HANSEN, J. (2009): Litterfall and nutrient return in five tree species in a common garden experiment. *Forest Ecology and Management*, 257, č. 10, s. 2133–2144.
- HEDIN, L. O. , ARMESTO, J. J., JOHNSON, A. H. (1995): Patterns of Nutrient Loss from Unpolluted , Old-Growth Temperate Forests: Evaluation of Biogeochemical Theory. *Ecology*, 76, č. 2, s. 493–509.
- HEJNÝ, S. a SLAVÍK, B. (1988): Květena České Republiky = Flora of the Czech Republic 1. Academia.
- HÖGBERG, P., NORDGREN, A., BUCHMANN, N., TAYLOR, A. F. S., EKBLAD, A., HÖGBERG, M. N., NYBERG, G., OTTOSSON-LÖFVENIUS, M., READ, D. J. (2001): Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411, č. 6839, s. 789–792.
- HRUŠKA, J., KRÁM, P., MCDOWELL, W. H., OULEHLE, F. (2009): Increased dissolved

- organic carbon (DOC) in central European streams is generated by ionic strength reductions rather than decreasing acidity of climate change. *Environmental Science & Technology*, 43, č. 12, s. 4320–4326.
- HRUŠKA, J. a CIENCIALA, E. (2005): Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd - limitující faktor současného lesnictví. *Česká geologická služba*, 153 s.
- HUNTINGTON, T. G., RYAN, D. F., HAMBURG, S. P. (1988): Estimating soil nitrogen and carbon pools in a northern hardwood forest ecosystem. *Soil Science Society of America Journal*, 52, č. 4, s. 1162–1167.
- CHLUPÁČ, I. (2002): *Geologická minulost České republiky*. 1.vydání. Praha. Academia, 436 s.
- IPCC (2003): Intergovernmental Panel on Climate Change, Good Practice Guidelines on Land Use, Land Use Change and Forestry. 589 s.
- JACOBSEN, C., RADEMACHER, P., MEESENBURG, H., MEIWES, K. J. (2003): Gehalte chemischer Elemente in Baumkompartimenten. Literaturstudie und Datensammlung. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe B, Bd. 69*. 1-92 s.
- JANDL, R., LINDNER, M., VESTERDAL, L., BAUWENS, B., BARITZ, R., HAGEDORN, F., JOHNSON, D. W., MINKKINEN, K., BYRNE, K. A.(2007): How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 137, č. 3-4, s. 253–268.
- JANSSENS, I. A., LANKREIJER, H., MATTERUCCI, G., KOWALSKI, A. S., BUCHMANN, N., EPRON, D., PILEGAARD, K., KUTSCH, W., LONGDOZ, B., GRÜNWARD, T., MONTAGNANI, L., DORE, S., REBMANN, C., MOORS, E. J., GRELE, A., RANNIK, Ü., MORGENSTERN, K., OLTCHEV, S., CLEMENT, R., GUDMUNDSSON, J., MINERBI, S., BERBIGIER, P., IBROM, A., MONCRIEFF, J., AUBINET, M., BERNHOFFER, C., JENSEN, N. O., VESALA, T., GRANIER, A., SCHULZE, E. D., LINDROTH, A., DOLMAN, A. J., JARVIS, P. G., CEULEMANS, R., VALENTINI, R. (2001): Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 7, s. 269–278.
- JANSSENS, I. A., DIELEMAN, W., LUYSSAERT, S., SUBKE, J. A., REICHSTEIN, M., CEULEMANS, R., CIAIS, P., DOLMAN, A. J., GRACE, J., MATTERUCCI, G., PAPALE, D., PIAO, S. L., SCHULZE, E. D., TANG, J., LAW, B. E. (2010): Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3, č. 5, s. 315–322.
- JANSSENS, I. A. a PILEGAARD, K. (2003): Large seasonal changes in Q10 of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology*, 9, č. 6, s. 911–918.

- JENKINSON, D. S., ADAMS, D. E., WILD, A. (1991): Model estimates of CO<sub>2</sub> emissions from soil in response to global warming. *Nature*, 351, č. 6324, s. 304–306.
- JOHNSON, D. W. a TURNER, J. (2014): Nitrogen budgets of forest ecosystems: A review. *Forest Ecology and Management*, 318, s. 370–379.
- KAISER, K., EUSTERHUES, K., RUMPEL, C., GUGGENBERGER, G., KÖGEL-KNABNER, I. (2002): Stabilization of organic matter by soil minerals - Investigations of density and particle-size fractions from two acid forest soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165, č. 4, s. 451–459.
- KALBITZ, K., SOLINGER, S., PARK, J. H., MICHALZIK, B., MATZNER, E. (2000): Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: A review. *Soil Science*, 165, č. 4, s. 277–304.
- KALBITZ, K., SCHMERWITZ, J., SCHWESIG, D., MATZNER, E. (2003): Biodegradation of soil-derived dissolved organic matter as related to its properties. *Geoderma*, 113, č. 3-4, s. 273–291.
- KAŇA, J., TAHOVSKÁ, K., KOPÁČEK, J. (2013): Response of soil chemistry to forest dieback after bark beetle infestation. *Biogeochemistry*, 113, č. 1-3, s. 369–383.
- KEITH, H., RAISON, R. J., JACOBSEN, K. L. (1997): Allocation of carbon in a mature eucalypt forest and some effects of soil phosphorus availability. *Plant and Soil*, 196, č. 1, s. 81–99.
- KIRSCHBAUM, M. U. F. (2000): Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry*, 48, č. 1, s. 21–51.
- KLIMO, E. a KULHAVÝ, J. (2009): Carbon stock in an even-aged Norway spruce stand on the original beech site and its changes during clear-cutting regeneration. *Ekológia (Bratislava)*, 28, č. 4, s. 1–14.
- KNORR, M., FREY, S. D., CURTIS, P. S. (2005a): Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Reports. Ecology*, 86, č. 12, s. 3252–3257.
- KNORR, W., PRENTICE, I. C., HOUSE, J. I., HOLLAND, E. A. (2005b): Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature*, 433, č. January, s. 298–301.
- KOCH, A. S. a MATZNER, E. (1993): Heterogeneity of soil and soil solution chemistry under Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) as influenced by distance from the stem basis. *Plant and Soil*, 151, č. 2, s. 227–237.
- KOPÁČEK, J., TUREK, J., HEJZLAR, J., ŠANTRŮČKOVÁ, H. (2009): Canopy leaching of nutrients and metals in a mountain spruce forest. *Atmospheric Environment*, 43, č. 34, s. 5443–5453.
- KOPÁČEK, J. a VESELÝ, J. (2005): Sulfur and nitrogen emissions in the Czech Republic and Slovakia from 1850 till 2000. *Atmospheric Environment*, 39, č. 12, s. 2179–

2188.

- KOPECKÝ, A. (1989): Neotektonika severočeské hnědouhelné pánve a Krušných hor. Sborník geologických věd, 44, s. 155–170.
- KOZOVITS, A. R., MATYSSEK, R., WINKLER, J. B., GÖTTLEIN, A., BLASCHKE, H., GRAMS, T. E. E. (2005): Above-ground space sequestration determines competitive success in juvenile beech and spruce trees. *The New phytologist*, 167, č. 1, s. 181–96.
- KUNSKÝ, J. (1974): Československo fyzicky zeměpisně. Státní pedagogické nakladatelství, Praha, 251 s.
- LADEGAARD-PEDERSEN, P., ELBERLING, B., VESTERDAL, L. (2005): Soil carbon stocks, mineralization rates, and CO<sub>2</sub> effluxes under 10 tree species on contrasting soil types. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 35, č. 6, s. 1277–1284.
- LICOR (2010): Using the LI-8100A Soil Gas Flux System & the LI-8150 Multiplexer. Instruction Manual. Li-Cor Biosciences, 220 s.
- LIU, C., WESTMANN, C. J., BERG, B., KUTSCH, W., WANG, G. Z., MAN, R., ILVESNIEMI, H. (2004): Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 13, č. 2, s. 105–114.
- LLOYD, J. J. a TAYLOR, J. A. (1994): On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 8, č. 3, s. 315–323.
- LOVETT, G. M., WEATHERS, K. C., ARTHUR, M. A. (2002): Control of nitrogen loss from forested watersheds by soil carbon:Nitrogen ratio and tree species composition. *Ecosystems*, 5, č. 7, s. 712–718.
- LEVIA, D. J., FROST, E. E. (2003): A review and evaluation of stemflow literature in the hydrologic and biogeochemical cycles of forested and agricultural ecosystems. *Journal of Hydrology*, č. 274, s. 1-29.
- LUNDSTRÖM, U. S., VAN BREEMEN, N., BAIN, D. (2000): The podzolization process. A review. *Geoderma*, 94, č. 2-4, s. 91–107.
- LUYSSAERT, S., CIAIS, P., PIAO, S. L., SCHULZE, E. D., JUNG, M., ZAEHLE, S., SCHELHAAS, M. J., REICHSTEIN, M., CHURIKINA, G., PAPALE, D., ABRIL, G., BEER, C., GRACE, J., LOUSTAU, D., MATTERUCCI, G., MAGNANI, F., NABUURS, G. J., VERBEECK, H., SULKAVA, M., VAN DER WERF, G. R., JANSSENS, I. A. (2010): The European carbon balance. Part 3 : forests. *Global Change Biology*, č. 16, s. 1429–1450.
- MAGILL, A. H., ABER, J. D., BERNTSON, G. M., MCDOWELL, W. H., NADELHOFFER, K. J., MELILLO, J. M., STEUDLER, P. (2000): Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. *Ecosystems*, 3, č. 3, s. 238–253.

- MAGNANI, F., MENCUCCINI, M., BORGHETTI, M., BERBIGIER, P., BERNINGER, F., DELZON, S., GRELE, A., HARI, P., JARVIS, P. G., KOLARI, P., KOWALSKI, A. S., LANKREIJER, H., LAW, B. E., LINDROTH, A., LOUSTAU, D., MANCA, G., MONCRIEFF, J. B., RAYMENT, M., TEDESCHI, V., VALENTINI, R., GRACE, J. (2007): The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 447, č. 7146, s. 848–850.
- MAREK, M. V. (2011): Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu. *Academia*, 253 s.
- MCCLAUGHERTY, C. a BERG, B. (2009): *Plant Litter*. 2078 s.
- MELILLO, J. M., ABER, J. D., MURATORE, J. F. (1982): Nitrogen and Lignin Control of Hardwood Leaf Litter Decomposition Dynamics. *Ecology*, 63, č. 3, s. 621–626.
- MENYAILO, O. V., HUNGATE, B. A., ZECH, W. (2002): The effect of single tree species on soil microbial activities related to C and Tree species and soil microbial activities. *Plant and Soil*, 242, s. 183–196.
- MICHALZIK, B., KALBITZ, K., PARK, J. H., SOLINGER, S., MATZNER, E. (2001): Fluxes and concentrations of dissolved organic carbon and nitrogen—a synthesis for temperate forests. *Biogeochemistry*, 52, s. 173–205.
- MOHN, J., SCHÜRMAN, A., HAGEDORN, F., SCHLEPPI, P., BACHOFEN, R. (2000): Increased rates of denitrification in nitrogen-treated forest soils. *Forest Ecology and Management*, 137, č. 1-3, s. 113–119.
- MONTEITH, D. T., STODDARD, J. L., EVANS, C. D., DE WIT, H. A., FORSIUS, M., HOGASEN, T., WILANDER, A., SKJELVALE, B. L., JEFFRIES, D. S., VUORENMAA, J., KELLER, B., KOPÁČEK, J., VESELÝ, J. (2007): Dissolved organic carbon trends resulting from changes in atmospheric deposition chemistry. *Nature*, 450, č. 7169, s. 537–540.
- MOYANO, F. E., KUTSCH, W. L., REBMANN, C. (2008): Soil respiration fluxes in relation to photosynthetic activity in broad-leaf and needle-leaf forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148, č. 1, s. 135–143.
- MUND, M., KUMMETZ, E., HEIN, M., BAUER, G. A., SCHULZE, E. D. (2002): Growth and carbon stocks of a spruce forest chronosequence in central Europe. *Forest Ecology and Management*, 171, č. 3, s. 275–296.
- MYNENI, R. B., KEELING, C. D., TUCKER, C. J., ASRAR, G., NEMANI, R. R. (1997): Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 386, s. 698–702.
- NEFF, J. C. a ASNER, G. P. (2001): Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: Synthesis and a model. *Ecosystems*, 4, č. 1, s. 29–48.
- NĚMEČEK, J. (2011): Taxonomický klasifikační systém půd ČR. Česká zemědělská

- univerzita, Praha, 94 s.
- NEUHÄUSLOVÁ, Z. a MORAVEC, J. (1997): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky 1: 500 000 - Map of Potential natural vegetation of the Czech Republic 1: 500 000. Praha. Academia, Praha, 341 s.
- NORBY, R. J., WARREN, J. M., IVERSEN, C. M., MEDLYN, B. E., MCMURTRIE, R. E. (2010): CO<sub>2</sub> enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, č. 45, s. 19368–19373.
- OLLINGER, S. V. SMITH, M. L., MARTIN, M. E., HALLET, R. A., GOODALE, C. L., ABER, J. D. (2002): Regional Variation in Foliar Chemistry and N Cycling among Forests of Diverse History and Composition Stable. *Ecology*, 83, č. 2, s. 339–355.
- OOSTRA, S. MAJDI, H., OLSSON, M. (2006): Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 21, s. 364–371.
- OULEHLE, F., HOFMEISTER, J., CUDLÍN, P., HRUŠKA, J. (2006): The effect of reduced atmospheric deposition on soil and soil solution chemistry at a site subjected to long-term acidification, Nacetín, Czech Republic. *The Science of the total environment*, 370, č. 2-3, s. 532–44.
- OULEHLE, F., HOFMEISTER, J., HRUŠKA, J. (2007): Modeling of the long-term effect of tree species (Norway spruce and European beech) on soil acidification in the Ore Mountains. *Ecological Modelling*, 204, č. 3-4, s. 359–371.
- OULEHLE, F., EVANS, C. D., HOFMEISTER, J., KREJČÍ, R., TAHOVSKÁ, K., PERSSON, T., CUDLÍN, P., HRUŠKA, J. (2011): Major changes in forest carbon and nitrogen cycling caused by declining sulphur deposition. *Global Change Biology*, 17, č. 10, s. 3115–3129.
- OULEHLE, F., KOPÁČEK, J., CHUMAN, T., ČERNOHOUS, V., HŮNOVÁ, I., HRUŠKA, J., KRÁM, P., LACHMANOVÁ, Z., NAVRÁTIL, T., ŠTĚPÁNEK, P., TESAŘ, M., EVANS, C. D. (2016): Predicting sulphur and nitrogen deposition using a simple statistical method p a. *Atmospheric Environment*, 140, s. 456–468.
- OULEHLE, F. a HRUŠKA, J. (2005): Tree species (*Picea abies* and *Fagus sylvatica*) effects on soil water acidification and aluminium chemistry at sites subjected to long-term acidification in the Ore Mts., Czech Republic. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 99, č. 9 SPEC. ISS., s. 1822–1829.
- PARTON, W. J., SCHIMMEL, D. S., COLE, C. V., OJIMA, D. S. (1987): Analysis of Factors Controlling Soil Organic Matter Levels in Great Plains Grasslands<sup>1</sup>. *Soil Science Society of America Journal*, 51, č. 5, s. 1173.
- PEDERSEN, L. B. a BILLE-HANSEN, J. (1999): A comparison of litterfall and element



- fluxes in even aged Norway spruce, sitka spruce and beech stands in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 114, č. 1, s. 55–70.
- PELLERIN, B. A., SARACENO, J. F., SHANLEY, J. B., SEBESTYEN, S. D., AIKEN, G. R., WOLLHEIM, W. M., BERGAMASCHI, B. A. (2012): Taking the pulse of snowmelt: in situ sensors reveal seasonal, event and diurnal patterns of nitrate and dissolved organic matter variability in an upland forest stream. *Biogeochemistry*, 108, s. 183-198.
- PRESCOTT, C. E. (2000): The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* 22, 1193–1200, 22, s. 1193.
- PRESCOTT, C. E. (2002): The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* 22, 1193–1200, 22, s. 1193.
- PRESCOTT, C. E. (2010): Litter decomposition: What controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry*, 101, č. 1, s. 133–149.
- PRIHA, O. a SMOLANDER, A. (1999): Nitrogen transformations in soil under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites. *Soil Biology and Biochemistry*, 31, č. 7, s. 965–977.
- RAICH, J. W. a NADELHOFFER, K. J. (1989): Belowground Carbon Allocation in Forest Ecosystems : Global Trends. *Ecology*, 70, č. 5, s. 1346–1354.
- RAICH, J. W. a SCHLESINGER, W. H. (1992): The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*.
- RAICH, J. W. a TUFEKCIOGLU, A. (2000): Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry*, 48, č. 1, s. 71–90.
- RASSE, D. P., RUMPEL, C., DIGNAC, M. F. (2005): Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*, 269, č. 1-2, s. 341–356.
- REICH, P. B., OLEKSYN, J., MODRZYNSKI, J., MROZINSKI, J., HOBBIE, S. E., EISSENSTAT, D. M., CHOROVER, J., CHADWICK, O. A., HALE, C. M., TJOELKER, M. G (2005): Linking litter calcium, earthworms and soil properties: A common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*, 8, č. 8, s. 811–818.
- REYNOLDS, E. R. C. a HENDERSON, C. S. (1967): Rainfall Interception by Beech, Larch and Norway Spruce. *Forestry*, 40, č. 2, s. 165–184.
- ROTHER, A., HUBER, C., KREUTZER, K., WEIS, W. (2002): Deposition and soil leaching in stands of Norway spruce and European beech: Results from the Höglwald research in comparison with other European case studies. *Plant and Soil*, 240, č. 1, s. 33–45.
- RYAN, M. G. (1991): Effects of Climate Change on Plant Respiration. *Ecological Applications*, 1, č. 2, s. 157–167.
- SCHLESINGER, W. H. a ANDREWS, J. A. (2000): Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48, č. 1, s. 7–20.
- SCHLESINGER, W. H. a BERNHARDT, E. S. (2013): *Biogeochemistry an analysis of global*

- change. Academic Press.
- SCHMID, I. a KAZDA, M. (2001): Vertical distribution and radial growth of coarse roots in pure and mixed stands of *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 31, č. 3, s. 539–548.
- SCHRIJVER, A. De, GEUDENS, G., AUGUSTO, L., STAELENS, J., MERTENS, J,M WUYTS, K., GIELIS, L., VERHEYEN, K. (2007): The effect of forest type on throughfall deposition and seepage flux : a review. *Oecologia*, 153, s. 663–674.
- SCHULZE, E. D., FUCHS, M. I., FUCHS, M. (1977): Spacial Distribution of Photosynthetic Capacity and Performance in a Mountain Spruce Forest of Northern Germany. *Oecologia*, 29, s. 43–61.
- SCHULZE, E. D. (2000): The Carbon and Nitrogen Cycle of Forest Ecosystems. s. 3–13.
- SMOLANDER, A. a KITUNEN, V. (2011): Comparison of tree species effects on microbial C and N transformations and dissolved organic matter properties in the organic layer of boreal forests. *Applied Soil Ecology*, 49, č. 1, s. 224–233.
- SON, Y. (2001): Non-symbiotic nitrogen fixation in forest ecosystems. *Ecological Research*, 16, č. 2, s. 183–196.
- STEVENSON, F. J. (1994): *Humus chemistry : genesis, composition, reactions*. Wiley, 496 s.
- STROBEL, B. W., HANSEN, H. C. B. H., BORGGGAARD, O. K., ANDERSEN, M. K., RAULUND-RASMUSSEN, K. (2001): Composition and reactivity of DOC in forest floor soil solutions in relation to tree species and soil type. *Biogeochemistry*, 56, č. 1, s. 1–26.
- SUK, M., PRAVDA, J., ZÁRUBOVÁ, H. (1984): Geological history of the territory of the Czech Socialist Republic. Prague. Academia, 396 s.
- SVOBODA, J. (1966): Regional Geology of Czechoslovakia. Part I, The Bohemian Massif, 1966, Part 1 . Geological Survey of Czechoslovakia, 668 s.
- SVOBODA, M., MATĚJKA, K., KOPÁČEK, J., ŽALOU DÍK, J. (2006): Estimation of tree biomass of Norway spruce forest in the Plešné Lake catchment, the Bohemian Forest. *Biologia*, 61, č. S20, s. S523–S532.
- ŠEBESTA, J. (2014): Floristická inventarizace na výzkumných plochách Načetín. 16 s.
- ŠRÁMEK, V., LOMSKÝ, B., NOVOTNÝ, R. (2009): Hodnocení obsahu a zásoby živin v lesních porostech - literární přehled. *Zpravy Lesnického Vyzkumu*, č. 4, s. 307–314.
- TOMÁŠEK, M. (2007): *Půdy České republiky*. Česká geologická služba.
- TRUMBORE, S. E., CHADWICK, O. A., AMUNDSON, R. (1996): Rapid Exchange Between Soil Carbon and Atmospheric Carbon Dioxide Driven by Temperature Change. 272, s. 393–396.
- VALENTINI, R., MATTERUCCI, G., DOLMAN, A. J., SCHULZE, E. D., REBAMANN, C., MOORS, E. J., GRANIER, A., GROSS, P., JENSEN, N. O., PILEGAARD, K., LINDROTH,

- A. GRELE, A., BERNHOFER, C., GRÜNWALD, T., AUBINET, M., CEULEMANS R., KOWALSKI, A. S., VESALA, T., RANNIK, Ü, BERBIGIER, P., LOUSTAU, D., GUDMUNDSSON, J., THORGEIRSSON, H., IBROM, A., MORGERNSTERN, K., CLEMENT, R., MONCRIEFF, J., MONTAGNANI, L., MINERBI, S., JARVIS, P. G. (2000): Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 404, č. April, s. 861–866.
- VAN DOBBEN, H. a DE VRIES, W. (2010): Relation between forest vegetation, atmospheric deposition and site conditions at regional and European scales. *Environmental pollution (Barking, Essex: 1987)*, 158, č. 3, s. 921–33.
- VAN HEES, P. A. W., JONES, D. L., FINLAY, R., GODBOLD, D. L., LUNDSTRÖM, U. S. (2005): The carbon we do not see - The impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: A review. *Soil Biology and Biochemistry*, 37, č. 1, s. 1–13.
- VESTERDAL, L. (1999): Influence of soil type on mass loss and nutrient release from decomposing foliage litter of beech and Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 29, č. 1, s. 95–105.
- VESTERDAL, L., SCHMIDT, I. K., CALLESEN, I., NILSSON, L. O., GUNDERSEN, P. (2008): Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 255, č. 1, s. 35–48.
- VESTERDAL, L., ELBERLING, B., CHRISTIANSEN, J. R., CALLESEN, I., SCHMIDT, I. K. (2012): Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 264, s. 185–196.
- VESTERDAL, L., CLARKE, N., SIGURDSSON, B. D., GUNDERSEN, P. (2013): Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 309, s. 4–18.
- VESTERDAL, L. a RAULUND-RASMUSSEN, K. (1998): Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, s. 1636–1647.
- VITOUSEK, P. M. (1982): Nutrient Cycling and Nutrient Use Efficiency. *The American Naturalist*, 119, č. 4, s. 553–572.
- VOGT, K. A., GRIER, C. C., VOGT, D. J. (1986): Production, Turnover, and Nutrient Dynamics of Above- and Belowground Detritus of World Forests. *Advances in Ecological Research*, 15, č. C, s. 303–377.
- WIRTH, C., SCHUMACHER, J., SCHULZE, E. D. (2004): Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe--a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. *Tree physiology*, 24, č. 2, s. 121–139.
- WUTZLER, T., WIRTH, C., SCHUMACHER, J.: Generic biomass functions for Common

beech (*Fagus sylvatica*) in Central Europe: predictions and components of uncertainty. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, č. 6, s. 1661–1675.

## 10.2 Ostatní zdroje

ČGS: *Interní data České geologické služby.*

ČHMÚ: *Denní záznamy teplot a srážek z meteorologické stanice Nová Ves v Horách (2013 – 2015).*

AOPK. Plán péče o přírodní rezervaci Novodomské a Polské rašeliniště na období 2012 – 2014 (návrh na vyhlášení). Dostupné z [http://www.usteckykraj-priroda.cz/files/files/plan\\_pece\\_Novodomske\\_final.pdf](http://www.usteckykraj-priroda.cz/files/files/plan_pece_Novodomske_final.pdf) (cit. 5.4.2016).

*The Gymnosperm database.* Dostupné z [http://www.conifers.org/pi/Picea\\_abies.php](http://www.conifers.org/pi/Picea_abies.php) (cit. 20.7.2016).

*Sachsen.de.* Dostupné z <http://www.umwelt.sachsen.de/umwelt/wasser/index.html> (cit. 2.12.2015).

## 10.3 Použitý software

ESRI (2010): ArcMap 10.0

Microsoft (1999): Excel 2013

R Development Core Team 2010. R. verze 3.1.2., R commander. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Li-COR (2010): Fileviewer (verze 3.1.0).