

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie
Studijní obor: Geologie životního prostředí



Bc. Anna Višňová

Dynamika uvolňování živin v průběhu procesu dekompozice smrkového dřeva v prostředí
horského lesa

Mineralization of nutrients during the process of spruce dead wood decomposition in the
mountain forest

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Jeňýk Hofmeister, Ph.D.

Konzultant diplomové práce: prof. Ing. Hana Šantrůčková, CSc.

Praha, 2017

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 23. 8. 2017

Podpis

Poděkování:

Největší poděkování patří mému školiteli panu Jeňýkovi Hofmeisterovi za výborné vedení mé práce, pomoc při odběru vzorků, trpělivost a vstřícnou komunikaci během celého psaní mé diplomové práce.

Dále bych ráda poděkovala pracovnícím LGÚ Lence Jílkové a Věře Vonáskové za vstřícnost a za provedení chemické analýzy, Doc. RNDr. Ladislavu Strnadovi, Ph.D za analyzování Ca, Mg, K, Na, Mn, Al, Fe ve vzorcích mrtvého dřeva. Významný dík patří i paní Fayadové, která mi pomohla se zorientovat v laboratoři.

Nemohu zapomenout poděkovat Mgr. Václavu Pouskovi, Ph.D. a Ing. Radkovi Bače, Ph.D. za významnou pomoc při odběru terénních vzorků.

Velice děkuji také profesorce Ing. Haně Šantrůčkové, CSc za analýzu C, N, P ve vzorcích mrtvého dřeva, za veškeré moudré rady a konzultace. Rovněž děkuji RNDr. Jiřímu Kaňovi, Ph.D za konzultace a rady.

Taktéž děkuji celé mojí rodině, mému muži za trpělivost a podporu během mého magisterského studia, a našim maminkách-babičkám a mojí babičce za veškerý čas, který jsem díky jejich obětovanému času na hlídání mého synka Jáchyma získala na práci a že ho nebylo málo. A taktéž děkuji všem ostatním, kteří alespoň chvíli hlídali Jáchyma.

Abstrakt:

Diplomová práce je zaměřena na doplnění poznatků o významu mrtvého dřeva pro biogeochemické cykly látek v horských lesních ekosystémech střední Evropy. Cílem diplomové práce bylo stanovení koncentrací prvků (C, N, P, Ca, Mg, K, Na, Mn, Al a Fe) ve vzorcích mrtvého smrkového dřeva rozdílného stáří a různého stupně dekompozice odebraných na modelových lokalitách v NP Šumava. Sledovala rovněž rychlosti, jakými jsou jednotlivé živiny z mrtvého dřeva uvolňovány. Určení množství živin v mrtvém dřevě a rychlost jejich uvolňování je důležitým a dosud málo známým bodem mozaiky biogeochemických cyklů prvků v horském lese. Koncentrace prvků N, P, Al a Fe v mrtvém dřevě se zvyšovala s postupujícím rozkladem, naopak koncentrace K se snižovala během rozkladu a koncentrace ostatních prvků (C, N, Ca, Mg, Mn) byly proměnlivé. Koncentrace C se pohybovala kolem 50 hmotnostních % u všech analyzovaných vzorků. Jednou z částí diplomové práce byl dekompoziční pokus, kdy byla sledována rychlost respirace CO_2 z mrtvého dřeva a množství uvolněného uhlíku ve formě CO_2 v laboratorních podmínkách po dobu šesti měsíců. Bylo shledáno, že na začátku pokusu se uvolnilo nejvíce CO_2 a s postupujícím časem množství uvolňovaného CO_2 klesalo. Objemová hmotnost zkoumaných vzorků odpovídala objemovým hmotnostem zjištěných v dříve publikovaných studiích. Obecně lze říci, že objemová hmotnost tlejícího dřeva klesá s postupujícím rozkladem. Ionty vyplavované vodou ze vzorků mrtvého dřeva měly u nejméně rozloženého dřeva nízké koncentrace a u nejvíce rozložených vzorků byly koncentrace iontů mnohonásobně vyšší. V acidifikovaných a disturbovaných ekosystémech má ponechání mrtvého dřeva na místě velmi pozitivní vliv na vývoj ekosystému, je významným zdrojem živin a prostředím zvyšujícím biodiverzitu organismů. Případné vytěžení mrtvého dřeva z lesa může dále narušit rovnováhu ekosystému.

Klíčová slova: Acidifikace, Biogeochemické cykly, Mrtvé dřevo, Dekompozice, Disturbance, Zásoby živin

Summary:

This thesis is focused on collecting information on the importance of dead wood on biogeochemical cycles of chemical elements in the mountain forest ecosystems of central Europe. The goal of this thesis was to determine the concentration of various elements (C, N, P, Ca, Mg, K, Na, Mn, Al, Fe) in the coarse woody debris of spruce samples of different age, stage of decomposition which were collected in different localities in the national park Šumava. Another goal was to determine the speed of which these elements are released from the dead wood. The information on the quantity of different elements and the speed of their release is currently lacking and could lead to better understanding of various biogeochemical cycles of elements in the mountain forest. During the decomposition the concentration of the elements N, P, Al and Fe increased whereas the Kalium concentration decreased. The other elements' (C, N, Ca, Mg, Mn) concentrations varied. Carbon constituted approximately 50% of weight in all of the samples analyzed. We carried out a laboratory experiment based on decomposition of dead wood samples in various stage of decay during a period of six months. The released concentration of CO₂ was measured at two to four weeks intervals. The release of CO₂ continually decreased during the experiment.. The density of samples studied coincided with previously published results. In general the density of dead wood decreases with ongoing decomposition. The ions washed out of the wood were the least concentrated in early stages of wood decomposition whereas in later stages their concentrations considerably increased. Keeping deadwood on site in ecosystems has a very positive impact on the development of the acidified and disturbed ecosystem, is a significant source of nutrients and environments that increase the biodiversity organisms. The possible harvesting of dead wood from the forest can further disrupt the ecosystem's balance.

Key words: Acidification, Biogeochemical cycles, Dead wood, Decompositon, Disturbance, National park Bohemian Forest, Nutrient budgets, Nutrient pools

Obsah

1. ÚVOD	1
1.1. Přehled vytčených výzkumných cílů	1
1.2. Shrnutí dosavadních prací	1
1.2.1. Základní pojmy – mrtvé dřevo	1
1.2.2. Horské smrkové lesy	3
1.2.3. Dekompozice mrtvého dřeva	4
1.2.4. Živiny mrtvého dřeva	5
1.2.5. Objemová hmotnost	6
2. METODIKA PRÁCE A EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST.....	8
2.1. Popis studované lokality	8
2.2. Odběr vzorků	10
2.3. Laboratorní zpracování vzorků.....	11
2.4. Prvková analýza mrtvého dřeva	11
2.5. Výpočet objemové hmotnosti	12
2.6. Dekompoziční pokus	12
2.7. Extrakce mrtvého dřeva.....	14
2.8. Zpracování výsledků – statistická analýza	15
2.9. Porovnání chemismu vzorků odebraných v roce 2016 a 2013	15
3. VÝSLEDKY	16
3.1. Výpočet objemové hmotnosti	16
3.2. Výsledky stanovení celkových živin	16
3.3. Srovnání výsledků koncentrací prvků ve vzorcích mrtvého dřeva z let 2013 a 2016.....	20
3.4. Stanovení koncentrace vodou extrahovatelných živin	22
3.5. Rychlost respirace C při dekompozičním pokusu	23
4. DISKUZE.....	25
4.1. Objemová hmotnost.....	25
4.2. Koncentrace prvků v mrtvém dřevě	26
4.2.1. C, N, P.....	27
4.2.2. K, Ca, Mg, Na	28
4.2.3. Al, Fe.....	29
4.3. Srovnání koncentrací Odběry z roku 2013 a 2016, srovnání	29
4.4. Hlavní rezervoáry a hlavní toky živin v lesním ekosystému.	29
4.5. Dekompoziční pokus	34

4.6. Zásoba prvků v mrtvém dřevě v horském smrkovém lese	35
4.7. Extrakce	36
5. ZÁVĚR.....	37
6. LITERATURA.....	38

Seznam obrázků

Obr. 1. Současný stav lesních porostů na Trojmezí 9	9
Obr. 2. Schematická mapa oblasti..... 10	10
Obr. 3. Uspořádání nádoby s dekompozičním pokusem..... 13	13
Obr. 4. Ukázka nádob, ve kterých probíhal dekompoziční pokus. 13	13
Obr. 5. Objemové hmotnosti mrtvého dřeva..... 16	16
Obr. 6 a - i. Koncentrace prvků..... 20	20
Obr. 7a - f. Srovnání koncentrací ve vzorcích mrtvého dřeva 22	22
Obr. 8. a, b, c. Vodou vyloužené ionty..... 22	22
Obr. 9. Průběh respirace vzorků mrtvého dřeva..... 23	23
Obr 10 a – f. Hlavní rezervotary a toky živin..... 34	34
Obr 11 Ilustrační obrázek vzorku mrtvého dřeva..... 34	34

Seznam tabulek

Tab. 1. Přehled průměrných objemových hmotností	26
Tab. 2. Koncentrace prvků pro <i>Picea abies</i> ze studie Bütler a kol. 2007	27
Tab. 3. Koncentrace prvků u <i>Picea rubens</i> ve studii Creed a kol. 2004.....	27
Tab. 4. Zásoby sledovaných prvků na 1ha horské smrčiny v ležícím a ve veškerém mrtvém dřevě.....	35

Seznam příloh

Příloha I: Objemová hmotnost

Tab. 1. Hodnoty objemových hmotností

Příloha II: Koncentrace prvků

Tab. 1. Koncentrace všech prvků

Tab. 2. Průměrné koncentrace prvků

Tab. 3. Korelace koncentrací prvků

Příloha III: Srovnání koncentrací prvků

Tab. 1. Koncentrace prvků ve vzorcích mrtvého dřeva z odběrů z let 2013 a 2016

Tab. 2. Výsledky statistického testu porovnávajícího koncentrací prvků ve vzorcích mrtvého dřeva z odběrů z let 2013 a 2016

Příloha IV: Výsledky koncentrací vodou vyluhovatelných iontů NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-}

Tab. 1. Výsledky koncentrací vodou vyluhovatelných iontů NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} u jednotlivých vodných výluhů A

Tab. 2. Výsledky koncentrací vodou vyluhovatelných iontů NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} u jednotlivých vodných výluhů F

Tab. 3. Průměrné koncentrace NH_4^+ , NO_3^- a PO_4^- ve výluzích A

Tab. 4. Průměrné koncentrace NH_4^+ , NO_3^- a PO_4^- ve výluzích F

Příloha V: Respirace CO_2

Obr. 1. Respirace naměřená pro vzorky dřeva v jednotlivých stupních rozkladu

Tab. 1. Hodnoty uvolněného CO_2 během respiračního pokusu

1. ÚVOD

1.1. Přehled vytčených výzkumných cílů.

Diplomová práce se zabývá uvolňováním živin během dekompozice horského smrkového lesa. Hlavní stanovené úkoly práce lze shrnout ve čtyřech bodech:

- 1) Odběr a stanovení celkových živin ve vzorcích mrtvého dřeva smrku z lokalit ČZU na Trojmezí (a navázání na odběry J. Kani z PřF JCU),
- 2) Stanovení objemové hmotnosti odebraných vzorků pro výpočet zásoby prvků v mrtvém dřevě v reálném lese,
- 3) Střednědobý laboratorní experiment (cca 6 měsíců) stanovující rychlost dekompozice vzorků mrtvého dřeva v různém stadiu rozkladu v laboratorních podmínkách,
- 4) Extrakce vzorků mrtvého dřeva v různém stadiu rozkladu vodou v laboratorních podmínkách a stanovení koncentrací extrahovaných živin (prvků).

Cílem vytčených úkolů je kvantifikace množství a rychlosti uvolňování prvků z mrtvého smrkového dřeva v prostředí horského lesa. Problematikou mrtvého dřeva a s ním souvisejících procesů se zabývá řada vědeckých prací, jejichž nejdůležitější výsledky jsou shrnuty v kap. 1.2. Úkoly vytčené v této práci nebyly dosud odpovídajícím způsobem studovány v podmínkách horského smrkového lesa, přestože mrtvé dřevo může potenciálně představovat významný zdroj živin. Výsledky této práce budou hodnotným přínosem informací do aplikovaného výzkumu a lesnické praxe při tvorbě pravidel managementu horských smrkových lesů, ohrožených acidifikací půd a disturbancemi.

1.2. Shrnutí dosavadních prací

1.2.1. Základní pojmy – mrtvé dřevo

Mrtvé dřevo je nedílnou součástí lesních ekosystémů, v angličtině je označované jako „dead wood debris“ (čili „dřevní zbytek“), v češtině se také můžeme setkat se synonymy „tlející dřevo“ či „odumřelé dřevo“ (Bače a Svoboda, 2016). Jedná se o odumřelé části kmenů stromů, ať už stojící či ležící. Ležící mrtvé dřevo zahrnuje padlé souše ležící na zemi, zlomy kmenů a větve. Dle průměru se mrtvé dřevo dále obvykle dělí na hrubé mrtvé dřevo (tzv. „coarse woody debris“) a jemné mrtvé dřevo (tzv. „fine woody debris“), Harmon (1986) označuje jako hrubé mrtvé dřevo větve a kmeny o větším průměru než 7 cm, toto označení je též blízké lesnickému přístupu (viz pojem hroubí), jemné mrtvé dřevo tedy zahrnuje větve s průměrem menším než 7 cm, jejichž dekompozice probíhá obvykle rychleji (Müller-Using a Bartsch, 2009). Mrtvé dřevo je důležitou strukturální a funkční složkou lesních ekosystémů (Harmon a kol., 1986) významně přínosnou pro jejich biodiverzitu (Bütler a kol., 2007). Význam mrtvého dřeva v lesním ekosystému je široký, poskytuje stanoviště a potravní zdroje mnoha

skupinám organismů, jakými jsou především houby, hlenky, lišejníky, mechorosty, brouci, dvoukřídlí, blanokřídlí, roztoči, hlísti a celá řada dalších skupin bezobratlých i obratlovců (Bače, 2016), tvoří substrát pro nové semenáčky dřevin, slouží jako zásobárna vody a živin, snižuje vliv eroze půdy, pomáhá vytvářet strukturu půdy, upravuje půdní mikroklimatické podmínky (Castro a kol., 2011), a působí jako nedílná součást koloběhu prvků (Harmon a kol., 1986; Krankina a kol., 1999; Braisa a kol., 2006; Maraňón-Jiménez a kol., 2013a). Z biogeochemického hlediska reprezentuje mrtvé dřevo důležitou nadzemní i podzemní složku humusu přispívajícího k cyklům C a N i dalších prvků v lesních ekosystémech (Harmon, 1986; Curie, 2002; Spears a kol., 2003; Hafner, 2005; Bantle a kol., 2014b). Příspěvek mrtvého dřeva k celkovým zásobám C v lese se pohybuje v rozsahu mezi 16% a 20%, pro přirozeně se obnovující les (Oswalt, 2008; Alberti, 2008) a závisí na druhu, produktivitě a struktuře porostu (Teodosiu a Bouriaud 2012).

Množství a struktura mrtvého dřeva v lesích jsou velmi proměnlivé v závislosti na přírodních podmínkách, druhovém složení a struktuře lesa i hospodářském managementu (Spies, 1988; Sippola, 1998; Laiho a Prescott, 2004). Množství tlejícího dřeva v lese a míra, jakou živé stromy odumírají, závisí na typu narušení neboli disturbance lesního ekosystému (Fahey, 1983; Spies a kol., 1988; Sturtevant a kol., 1997; Clark a kol., 1998; Powers a kol., 1999). V ekosystémech kde je hlavní příčinou narušení vítr, bude tlející dřevo v závislosti na dalších podmínkách tvořeno převážně vývraty či zlomy. Pokud jsou hlavními narušujícími faktory houby nebo hmyz, budou charakter a forma tlejícího dřeva odlišné (Svoboda a Pouska, 2009). Odumření stromů způsobené expanzí nějakého druhu hmyzu vytváří velké množství stojících souší, ty následně osidlují saprofytické houby, jejichž působením dochází k lámání dřeva a vzniku ležícího tlejícího dřeva, které má jiné kvalitativní vlastnosti než tlející dřevo vzniklé vývratem (Svoboda a Pouska, 2009).

Mrtvé dřevo v sobě obsahuje živiny, které stromy během svého života vyčerpaly z půdy. Rozdíl mezi akumulací velkého množství tlejícího dřeva v původních lesích a postupné uvolňování a návrat živin do půdy v průběhu dekompozice a jejich exportem mimo ekosystém s vytěženou dřevní hmotou je jednou z hlavních příčin odlišného cyklu živin v hospodářských lesích v porovnání s hospodařením nedotčenými lesy (Franklin a kol., 1981; Svoboda a Pouska, 2009). Ve starších lesních porostech je pravděpodobnost nalezení kontinuální dostupnosti mrtvého dřeva zastupující všechny stupně rozkladu a různé velikosti obvykle vysoká navzdory časovým a prostorovým variacím odumírání stromů. (Johnson, 2000; Laiho a Prescott, 2004). Diverzita mrtvého dřeva je utvářena diverzitou druhu dřeviny, stádií rozkladu, tloušťkových tříd, prostorových pozic, okolního prostředí nebo diverzitou mikrostanovišť, ve kterých se mrtvé dřevo nachází. Čím větší je diverzita různých typů mrtvého dřeva, tím vyšší je ekologická hodnota porostu z hlediska nabídky habitatů. V oblastech s nepřerušenu kontinuitou výskytu mrtvého dřeva je proto biodiverzita větší (Bače, 2016).

1.2.2. Horské smrkové lesy

Výrazným fenoménem horských oblastí střední Evropy jsou horské smrkové lesy pralesovitého typu, v odborné literatuře označované jako smrčiny (Chytrý a kol., 2001; Míchal a Petříček, 1999), které jsou v podobě málo ovlivněné lesním hospodařením v současnosti pouze na několika zbývajících oblastech původního výskytu horských smrčín, z nichž mnohé se nacházejí na Šumavě a v Bavorském lese (Svoboda a Pouska, 2008). Z hlediska výzkumu mrtvého dřeva je jim věnována poměrně významná pozornost (Jankovský, 2006; Svoboda a Pouska, 2008), ale i tak patří mezi méně prozkoumaný typ lesa na území ČR i střední Evropy (Janda a kol., 2010), včetně otázky biogeochemického významu dekompozice mrtvého dřeva. Díky malému množství poznatků a ve střední Evropě také malému plošnému rozsahu neovlivněných horských smrkových lesů (Kulakowski a Bebi, 2004) vyvstává mnoho nezodpovězených otázek ohledně fungování dynamiky a následné tvorby struktury horských smrkových lesů (Svoboda, 2010; Janda a kol., 2010). V horských smrčínách nalezneme specifickou flóru, mikroflóru včetně mykoflóry, faunu i specifickou strukturu porostu. Přírodní procesy probíhající v horských smrčínách jsou ovlivněny extrémními klimatickými podmínkami, především krátkou vegetační sezónou, dlouho trvající sněhovou pokrývkou a nízkou vrstvou humusu při relativně humidním podnebí (Jankovský, 2006). Dynamika a struktura lesních porostů je řízena vnitřními a vnějšími silami. Mezi vnitřní síly můžeme řadit konkurenci jednotlivých druhů a genetickou proměnlivost. Jako vnější sílu možno zařadit disturbance a klimatické a stanovištní faktory. Významným typem disturbance lesů v mírném pásu Evropy je vítr (Frelich, 2002; Schelhaas, 2003), dalším významným typem narušení horských smrkových lesů Evropy je napadení lesa lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*). Ve zcela přírodních podmínkách mohou být i další typy disturbance, např. oheň, laviny (Kulakowski a Bebi, 2004), časté bývá napadení stromů houbami a v některých případech dochází k odumírání stromů stářím (Korpeľ, 1989; Holeksa a Cybulski, 2001). Známa je také spojitost plošného napadení živých jedinců smrku při zvýšené populační četnosti lýkožrouta smrkového po větrných disturbancech (Schroeder a Lindelöw, 2002; Janda a kol., 2010). Nedílnou součástí přirozených a polopřirozených ekosystémů horských lesů je tlející dřevo s řadou specifických funkcí. Z hlediska biodiverzity je přirozeně se rozkládající dřevo spolu s půdou nejbohatší nikou (Jankovský, 2006). Tlející dřevo je významným substrátem především pro dřevožijné houby, mechorosty, lišejníky a řadu bylin (Svoboda a Pouska, 2009). Na tlejícím dřevě je výrazně závislá samotná obnova horských smrkových lesů, neboť mrtvé ležící rozkládající se kmeny jsou významným substrátem a zdrojem živin pro vzházení semenáčků smrků tvořících budoucí generaci lesa (Svoboda, 2005a). Tlející dřevo se stalo výrazným objektem zájmu nejen výzkumu, ale i praktických lesníků, jejichž úkolem je management a obnova těchto ekosystémů. Stejně tak je tlející dřevo považováno za základní předpoklad biodiverzity těchto lesů (Jankovský, 2006).

1.2.3. Dekompozice mrtvého dřeva

Odumírání stromů a dekompoziční procesy v lesních ekosystémech jsou významné součásti přirozeného cyklu lesa. Kontinuita výskytu mrtvého dřeva v čase se pozná podle přítomnosti mrtvých kmenů v různých stádiích rozkladu, od kompletně netknutých kmenů, přes stadium odpadající kůry až k rozpadající se bělí, posléze jádra a nakonec k úplné ztrátě vnitřní pevné struktury a zapravování do půdy (Bače, 2016).

Dekompozice mrtvého dřeva v ekosystémech je soubor řady dílčích procesů vedoucích k rozkladu odumřelého kmene stromu zahrnující procesy fyzikální, chemické a pro rozklad nejzásadnější biologické (Harmon a kol., 1986; Svoboda a Pouska, 2009). Podle Harmona (1986) je hlavním projevem dekompozice mrtvého dřeva ztráta organické hmoty skrze mineralizaci, kdy je C z organické hmoty transformován mikroorganismy na CO₂. Dřevorozkladné houby, ale také bakterie rozkládají celulózu a lignin, během biologické transformace mikroorganismy a bezobratlí využívají pro své metabolické procesy organické látky vázané ve dřevě (Svoboda a Pouska, 2009). K mechanické fragmentaci mrtvého dřeva dochází fyzikálními a biologickými procesy. K fyzikální fragmentaci dochází během pádu souše a případně tím způsobených pádů dalších souší, k biologické fragmentaci dochází činností hub a dalších mikroorganismů. Rovněž působením živočichů a činností kořenů. (Svoboda a Pouska, 2009). Podle některých studií (Fahey, 1983; Johnson, 1991; Laiho a Prescott, 2004) se padlé kmeny rozkládají rychleji než stojící kmeny či pařezy. Významným činitelem přispívajícím ke ztrátě hmoty tlejícího dřeva je podpora biologické aktivity organismů zvýšenou vlhkostí (Harmon a kol., 1986).

Dekompozice tlejícího dřeva je významně ovlivňována teplotou, vlhkostí, poměrem O₂ a CO₂ v prostředí, kvalitou substrátu, dále kvalitativními vlastnostmi kmene, jako je např. tloušťka, způsob odumření nebo druh dřeviny (Bače, 2016; Harmon a kol., 1986). Teplota má velký vliv na aktivitu organismů, ovlivňuje výrazně respiraci a vlhkost (Harmon a kol., 1986). Optimální vlhkost je pro proces dekompozice velmi důležitá, při nízké vlhkosti pod 30% není voda mikrobům dostupná (Griffin, 1977), zatímco při vlhkosti vyšší než 30% se voda stává dostupnou a aktivita organismů narůstá, nicméně je redukována difúze kyslíku, protože póry jsou zaplňovány vodou a tím je limitována aerobní aktivita (Harmon a kol., 1986). Obsah vlhkosti v padlých kmenech všeobecně narůstá s postupujícím rozkladem (Lambert a kol., 1980; Sollins a kol., 1987), ale může se lišit u kmenů odlišných druhů (Harmon a Sexton, 1995; Laiho a Prescott, 2004). Vlhkostí a teplotou je ovlivňováno složení vzduchu v kmenech. Se stoupající teplotou klesá obsah O₂ a narůstá obsah CO₂ (Paim a Becker, 1963), protože se zvyšuje mikrobiální respirace. Difúze plynů je v suchém jehličnatém dřevě pomalá (Tarkow a Stamm, 1960), ve vodou nasyceném dřevě je ještě pomalejší. Množství CO₂ uvolněného z tlejícího dřeva kolísá v průběhu času (Harmon, 2011).

Zejména po narušení ekosystému může být dekompozice mrtvého dřeva hlavním zdrojem ztráty uhlíku z ekosystému. Respirace CO₂ je pravděpodobně v prvé řadě výsledkem činnosti heterotrofních organismů, zejména hub v časných stádiích rozkladu (Carpenter a kol., 1988; Marra a Edmonds, 1994; Forrester a kol., 2016). Kvantifikace CO₂ respirovaného tlejícím dřevem je stále častěji sledována, protože je důležitou součástí současné i dlouhodobé bilance C v lesních ekosystémech, a to zejména brzy po narušení lesních porostů (Bond-Lamberty, 2002; Gough a kol., 2007; Harmon, 2011; Forrester a kol., 2016). Část C uvolňovaného dekompozicí z mrtvého dřeva je fixována porostem v procesech fotosyntézy, část se ho z ekosystému ztrácí i ve formě rozpuštěného organického uhlíku (DOC) i anorganického uhlíku (DIC) v půdním roztoku (Harmon a kol., 1986; Bantle a kol., 2014a). Samotný druh dřeviny má na rychlost rozpadu dřeva také značný vliv. Dub je typickým zástupcem evropských dřevin s nízkou rychlostí rozpadu. Ve srovnání s dubem se smrk v evropských lesích rozkládá 1,4krát, borovice 1,6krát a buk 1,8krát rychleji (Bače, 2016). Rozklad kmenů velkých jehličnanů (rod Thuja) může trvat i několik století (Means a kol., 1992; Daniels a kol., 1997; Laiho a Prescott, 2004).

První fáze dekompozice ležících kmenů je často pomalá. Hodně závisí, jak je dřevo kolonizováno rozkladnými organismy, předpokladem je vhodná vlhkost vyhovující rozkladným organismům. Tento proces může obvykle trvat kolem 5 let (Grier, 1978; Fahey a kol., 1999; Harmon, 2000). Následuje relativně rychlá fáze, během které jsou rozkládány nestabilní sloučeniny uhlíku a celulóza a pak pomalá finální fáze rozkladu ligninu, při které dochází k významným ztrátám N.

1.2.4. Živiny mrtvého dřeva

Stromy se podílí na biogeochemických cyklech lesních ekosystémů prostřednictvím příjmu živin, zachycování látek z atmosféry a uvolňování látek z povrchů stromů loužením a během rozpadu opadu mrtvého dřeva (Sollins et al., 1980). Na jedné straně nízká koncentrace živin a malý objem odumřelého stromu vzhledem k jemnému opadu, stejně jako pomalá rychlost rozkladu dřeva, naznačují, že tlející kmeny hrají minimální roli v lesních cyklech živin v období normálního vývoje porostu (Arthur a Fahey, 1990; Harmon a Chen, 1991). Na druhé straně, po katastrofálních událostech nebo požárech, se může uvolnit velké množství živin pro obnovující se les z velké hmoty nově vzniklého mrtvého dřeva. Ačkoli se živiny uložené v mrtvém dřevě uvolňují pomaleji než ty z jemného opadu, načasování jejich uvolnění může velmi dobře odpovídat požadavkům zotavujícího se lesa (Harmon a Chen, 1991).

V mrtvém dřevě byly v minulosti nejvíce sledované koncentrace C, N a P (Harmon a kol., 1986; Laiho a Prescott, 1999; Bantle a kol., 2014b; Spears a kol., 2003); a jejich vzájemné poměry C/N a N/P. Dále byly sledovány koncentrace prvků – K, Ca, Mg, Na, Mn, Al a Fe (Laiho a Prescott, 2004). Méně prozkoumanou problematikou je role a množství C v mrtvém dřevě a jeho setrvání v lesních ekosystémech (Yatskov a kol., 2003).

Zatímco řídicí vlivy dekompozice mrtvého dřeva byly intenzivně studovány, množství organického uhlíku rozpuštěného v půdním roztoku (DOC) uvolněného z tlejícího dřeva do půdního roztoku do detailu zkoumáno nebylo. Zdá se, že uvolňování DOC z mrtvého dřeva v polních podmínkách narůstá se stupněm dekompozice mrtvého dřeva (Bantle a kol., 2014a).

Obsah živin v kmenech je ovlivňován časem postupující dekompozice, obsah N a Ca v kmenech narůstá časem, protože jejich obsah klesá pomaleji než obsah C, zatímco obsah P a K klesá v průběhu postupující dekompozice (Grier, 1978; Lambert a kol., 1980; Foster a Lang, 1982; Sollins a kol., 1987; Chen 1989). Dosud bylo zkoumáno jen několik ze specifických procesů odpovědných za tyto změny v obsahu živin (Harmon a kol., 1994).

Zdá se, že nárůst celkových zásob N v tlejícím dřevě dominuje v raných dekompozičních stádiích, kdy je vyšší poptávka po N pro růst biomasy rozkladných organismů, zatímco uvolňování N dominuje v pozdějších stádiích dekompozice (Creed a kol., 2004; Laiho, 2004; Palvianien, 2008; Preston, 2012; Bantle a kol., 2014b). Vliv druhů stromů na uvolňování N z mrtvého dřeva naznačuje, že v dynamice poměru C/N jsou významné rozdíly mezi jehličnatými a listnatými druhy stromů (Laiho a Prescott, 2004). Také mohou specifické odlišnosti druhů stromů v uvolňování N souviset s odlišnými stupni dekompozice (Yang, 2010) a s morfologií kůry (Bantle a kol., 2014b). Rozpuštěné látky vyplavované z mrtvého dřeva do půdy mohou přispět k zásobám živin dostupných pro rostliny v lesních ekosystémech, zvláště k N a P a to ve formách dobře dostupných rostlinám (Marañón-Jiménez a Castro, 2012; Morris a kol., 2015). Změny koncentrací a obsahů živin v tlejícím dřevě v průběhu dekompozice jsou velmi variabilní. Podle Holuba a kol. (2001) koncentrace N, P, Ca a Mg narůstají se zvyšujícím se stářím tlejícího dřeva. Byla provedena měření akumulace uvolňování živin v průběhu dekompozice mrtvého dřeva s následujícími výsledky (Means a kol., 1992): Snížení koncentrací N a K postupuje s průběhem rozkladu. Nejvíce N se z mrtvého dřeva uvolňuje v průběhu pozdějších stádií rozkladu, zatímco k uvolňování velké části K dochází již v raných stádiích rozkladu mrtvého dřeva. Sodík se v raných fázích rozkladu akumuluje v mrtvém dřevě a k jeho uvolnění dochází v nejpokročilejších stádiích rozkladu. Důležité živiny (P, Ca, Mg) a vykazují mírný pokles koncentrací nebo malou změnu v raných fázích rozkladu a čistý nárůst ve vyšších stupních rozkladu. Z těchto tří prvků jen koncentrace P vykazuje pokles do nejvyššího stupně rozkladu. Mnoho studií také uvádí akumulaci živin v rozkládajícím se mrtvém dřevě, včetně N, P, Ca, Mg a Na (Foster a Lang, 1982; Graham a Cromack, 1982; Sollins a kol., 1987; Arthur a Fahey, 1989; Alban a Pastor, 1993; Busse, 1994; Chueng a Brown, 1995; Brown a kol., 1996; Sollins a kol., 1987; Means a kol., 1992).

1.2.5. Objemová hmotnost

Objemová hmotnost (v angličtině bulk density) je udávána poměrem hmotnosti (včetně dutin a pórů) a objemu tělesa. Objemová hmotnost mrtvého dřeva je variabilní a je ovlivňována rozdílnými faktory, ve velkém měřítku podle gradientu zeměpisné šířky a délky (Sandström, 2007; Yatskov, 2003;

Teodosiu a Bouriaud 2012). Stanovení objemové hmotnosti je důležité pro odhad biomasy a následně pro odhad množství C, N a dalších důležitých živin v mrtvém dřevě (Sandström, 2007). Objemová hmotnost dřeva je jeho důležitou charakteristikou, je velmi citlivá na klimatické výkyvy, a proto může být využívána jako klíčový parametr při rekonstrukci klimatu (Briffa a kol., 1995, 1998; D'Arrigo a kol., 1992; Hughes a kol., 1984; Parker a Henoch, 1971; Schweingruber a kol., 1978).

2. METODIKA PRÁCE A EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST

2.1. Popis studované lokality

Vzorky mrtvého dřeva byly odebírány v horském smrkovém lese na výzkumných plochách ČZU na severním svahu Trojmezské hory (1364 m n. m.) v I. zóně NP Šumava nacházející se na jižním okraji České republiky. Trojmezská je významným bodem Plešné hornatiny na hranici s Německem a Rakouskem, vrchol hřbetu je tvořen porfyrickým muskovito-biotitickým granitem moldanubického plutonu (Albrecht, 2003). Trojmezský prales byl vyhlášen přírodní památkou v roce 1933 a od roku 1991 je součástí Národního parku Šumava (Pouska, 2011).

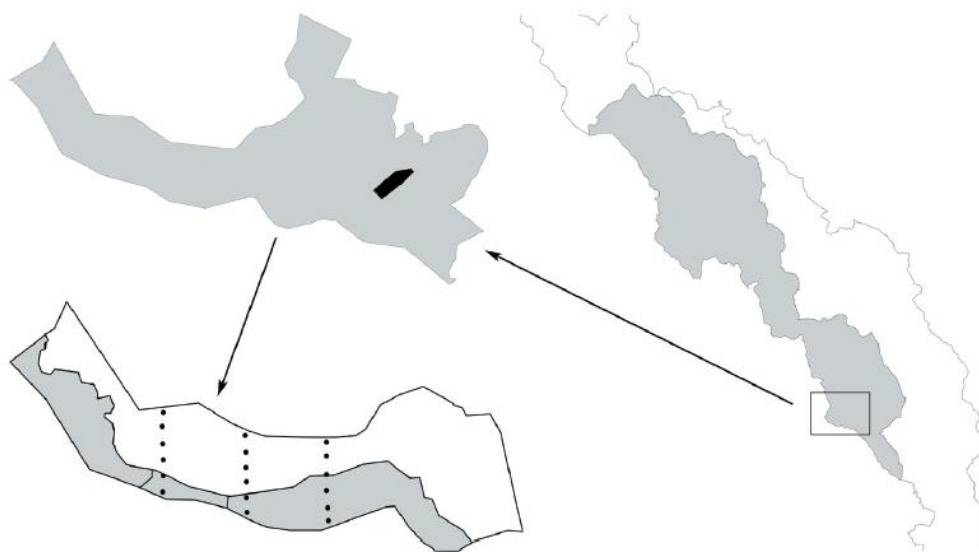
Biotopem této lokality jsou horské smrčiny s dominantní dřevinou smrkem ztepilým (*Picea abies*), v keřovém patře se může vyskytovat jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Bylinné patro je zastíněné, jeho pokryvnost kolísá, mezi dominantní druhy bylinného patra patří papratka horská (*Athyrium distentifolium*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), bika lesní (*Luzula sylvatica*), třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) a metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*). Mechové patro v horských smrčinách bývá velmi dobře vyvinuté, může mít velkou pokryvnost, je zde zastoupeno druhy ploníkem ztenčeným (*Polytrichastrum formosum*) a dvouhrotem chvostnatým (*Dicranum spp.*), (Kučera, 2001, Pouska, 2011). Les prošel výraznou proměnou během kůrovcové kalamity v roce 1995. Prales s (relativně) uzavřenou korunovou stavbou se změnil v otevřený porost, poté co odumřela většina stromů tvořících horní etáž lesního porostu. V letech 1999 až 2006, byly některé napadené stromy rozřezány, z kmenů odstraněna kůra a kmeny ponechány na místě. V roce 2007 zhoršil stav lesa postiženého přemnožením lýkožrouta smrkového ničivý orkán Kyrill (Červenka a kol., 2016) a mezi roky 2008 a 2010 se velkoplošně rozpadlo horní stromové patro a většina (99%) stromů odumřela (Pouska, 2011; Svoboda a kol., 2012). Před těmito událostmi patřily lesní porosty v oblasti hřebenu spojující vrcholy Třístoličnick, Trojmezská a Plechý z biologického hlediska mezi nejzachovalejší lesní celky nejen v oblasti Šumavy, ale i Česka (Svoboda, 2005). Průměrný věk stromů v této oblasti se pohyboval od 160 do 220 let (Svoboda, 2005b). Objem veškerého mrtvého dřeva (ležící kmeny a souše) na výzkumných plochách na Trojmezské dosahuje v průměru 613 m³/ha, objem samotných ležících kmenů činí 228 m³/ha (Červenka a kol., 2016). V roce 2006 byl objem živých stromů na plochách od 260 do 560 m³/ha, objem pařezů od 40 do 255 m³/ha, a objem ležících kmenů od 45 do 205 m³/ha (Pouska, 2011).



Obr. 1. Současný stav lesních porostů na Trojmezí (foto autorka 2016).

Půdy tvoří především litozem litická a kambizem dystrická s vysokou příměsí skeletu (Kopáček a kol., 2002). Roční úhrn srážek se pohybuje kolem 1200 mm, průměrné roční teploty jsou 3 °C. (Tolasz a kol., 2007). Odběr vzorků byl prováděn 10. 5. a 11. 5. 2016, teplota se pohybovala kolem 18 °C.

Výzkumné plochy ČZU založené v roce 2002 jsou rozděleny do tří výškových transektů přibližně 700 m dlouhých. Na každém transektu je vytyčeno šest kruhových ploch o velikosti 0,2 ha (celkem tedy 18 ploch). Plochy označené č. 1 se nacházejí ve spodních částech transektů, zatímco plochy č. 6 se nacházejí v horních hřebenových částech transektů. Vzdálenost mezi transektu je 500 m, vzdálenost mezi středy ploch na transektu je 100 m. Cílem tohoto způsobu výběru ploch bylo zachytit co největší spektrum přírodních podmínek dané oblasti a zároveň neovlivnit probíhající šetření subjektivním výběrem ploch. Středové stromy výzkumných ploch byly trvale vyznačeny v terénu. Lokalizace výzkumných ploch se promítá do označení vzorkovaných kmenů nalézajících se na plochách, které zahrnuje písmeno T a číslo transektu (1-3) jako první hodnotu a číslo plochy (1-6) jako hodnotu druhou a jako třetí hodnota v pořadí je uvedeno číslo kmene (např. T2/1-1), (Svoboda a Pouska, 2008; Pouska a kol., 2010).



Obr. 2. Schematická mapa oblasti. Na obrázku vpravo je lokalizace studovaného území v rámci NP Šumava. Obrázek vlevo nahoře znázorňuje oblast Trojmezí. Obrázek vlevo dole znázorňuje území, kde bylo prováděno šetření. Černé kroužky znázorňují rozmístění ploch. Převzato z článku Svobody (2005b).

Každý kmen nalézající se na výzkumných plochách je zařazen do stupně rozkladu I - V určeného pomocí hloubky zabodnutí kovového hrotu o délce 20 cm a průměru 7 mm (Sippola a Renvall, 1999; Červenka a kol., 2016) takto:

- I. Nedávno odumřelý kmen, hřeb lze zarazit minimálně (pouze několik mm), kmen je zcela pokryt kůrou, alespoň místy je možno pozorovat živé lýko.
- II. Dřevo je tvrdé, hřeb lze zarazit do hloubky 1–2 cm, většina kmene v kůře (výjimka může být u kmenů odumřelých následkem lýkožrouta smrkového), nelze pozorovat živé lýko.
- III. Dřevo je částečně rozložené (uvnitř nebo zvenku), hřeb lze zarazit do hloubky 3–5 cm, kůra se vyskytuje ve velkých kusech nebo už bez kůry.
- IV. Většina dřeva je měkká, hřeb lze zarazit celý nebo téměř celý (15–20 cm), vnitřek dřeva může být stále tvrdý, i když vnější část už může být odpadlá.
- V. Dřevo je velmi měkké (při manipulaci se rozpadá), kmen je většinou pokryt vegetací.

2.2. Odběr vzorků

Odběry vzorků mrtvého dřeva byly prováděny z ležících kmenů mrtvých smrků dle upraveného postupu Pousky (2010). Vzorky byly odebírány v dolní části kmenů (1,5 až 4 m od dolního konce). U kmenů v pokročilejším stádiu rozkladu byly vzorky mrtvého dřeva odebírány pomocí ruční pily, výřezy byly prováděny ze svrchní části ležícího kmene a to v podobě půlkruhového výřezu o šířce

cca 5-10 cm. Výřezy měly tendenci se rozpadat, bylo proto třeba dbát na opatrnost při manipulaci se vzorky. Vzhledem k jejich nesoudržnosti bylo bezprostředně po odběru nutno vzorky zafixovat smršťovací folií. U dvou kmenů v nižším stádiu rozkladu byl odběr proveden pomocí Presslerova nebozezu (dutého vrtáku) o průměru 1 cm, do hloubky cca 35 cm. Tři kmeny nejvyššího stádia rozkladu, u kterých již bylo dřevo málo soudržné, byly vzorkovány odběrovým zařízením ve tvaru krychle o straně 10 cm (a objemu 1 dm³, čehož bylo využito k odhadu objemu těchto vzorků). Odběrové zařízení bylo na reprezentativním místě zasunuto do rozloženého dřeva mrtvého kmene a to tak, aby byl objem odběrového zařízení zcela zaplněn co nejméně porušeným vzorkem mrtvého dřeva.

Celkem bylo odebráno 34 vzorků mrtvého dřeva, ve čtyřech stupních rozkladu z pětistupňové škály, z toho 9 vzorků ve 2. stádiu rozkladu, 12 vzorků ve 3. stádiu rozkladu, 10 vzorků ve 4. stádiu rozkladu a 3 vzorky v 5. stádiu rozkladu. Posouzení stupně rozkladu bylo založeno na tvrdosti dřeva stanovené hloubkou proniknutí kovového hrotu do dřeva na několika místech kmene. U některých kmenů, které byly ve stupních rozkladu 3 a 4 chyběla vrstva běle a tvrdá vnitřní vrstva byla obnažena, tato metoda mohla podcenit úroveň rozkladu (Pouska, 2010).

2.3. Laboratorní zpracování vzorků

Z každého půlkruhového výřezu mrtvého kmene byly v laboratoři vyříznuty 2 reprezentativní vzorky co nejlépe odrážející stav dřeva na okrajích i ve středu kmene, u vzorků odebíraných vrtákem byla použita vyvrtaná jádra a vzorky odebírané krychlovým odběrovým zařízením byly rozděleny na polovinu. Jeden ze vzorků byl využit k analýze koncentrací prvků v mrtvém dřevě a druhý byl využit k dekompozičnímu pokusu.

Vzorky mrtvého dřeva určené na analýzu prvků byly sušeny při 105°C po 3 x 24 hodinách do konstantní hmotnosti v sušárně v geochemické laboratoři Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy. Po každém z 24 hodinových cyklů sušení byly vzorky váženy na laboratorní váze a hmotnost zaznamenána.

2.4. Prvková analýza mrtvého dřeva

Vysušené vzorky byly namlety na analytickou jemnost na mlýnku. Poté předány do laboratoří Geologického ústavu na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy k analýze celkových živin Ca, Mg, K, Na, Al, Fe a Mn. Na analýzu P, N, C byly vzorky odeslány do laboratoří Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.

V laboratořích geologických ústavů Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy byly vzorky mrtvého dřeva rozloženy a následně analyzovány na ICP MS a AAS. Rozklad vzorků byl prováděn kyselinou dusičnou a peroxidem vodíku. K navážce 0,25g vzorku byla přidána kyselina dusičná a peroxid vodíku, vzniklý roztok se nechal stát přes noc, následně byl zahříván po dobu 6 hodin

v savillexu (imitace teflonové nádoby - PFA kelímek pro LP (nízkotlaký) kyselinový rozklad). Zároveň s rozkladem vzorků probíhal i tzn. „slepý pokus“, kde bylo jako standard použito jablečné listí. Samotná analýza ke stanovení Al, Mn, Fe a Mg byla prováděna pomocí ISP MS, analýza Ca, K a Na pomocí FAAS. Koncentrace Al a Fe u vzorku 33 byly z výpočtů výsledků vynechány pro výrazně odlišné hodnoty, které mohly být dány kontaminací vzorku.

2.5. Výpočet objemové hmotnosti

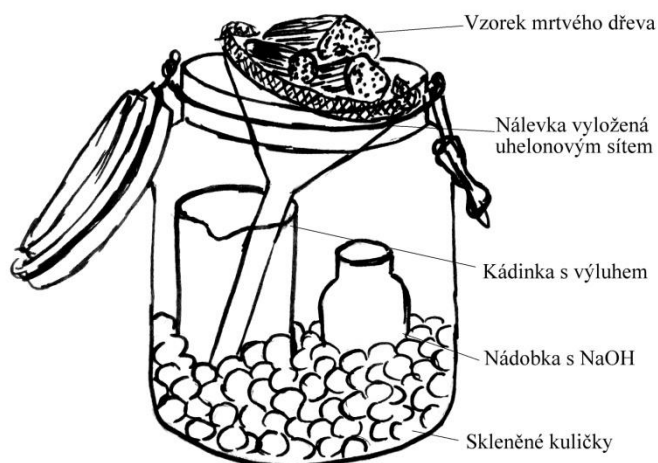
Objem byl vypočten z reprezentativního vzorku, který byl vyříznut z v terénu odebraných vzorků. U vzorků odebíraných vrtákem byl výpočet objemu jednoduchý (dle vztahu pro objem válce $V = \pi * r^2 * v$), u vzorků odebíraných odběrovým zařízením ve tvaru krychle byl objem odhadnut na 1 dm³ a u vzorků odebíraných pilou byl z půlkruhového výřezu z kmene odebraného v terénu vyříznut menší vzorek co nejlépe odrážející stav dřeva na okrajích i ve středu kmene. Tyto vzorky byly pečlivě změřeny a ze zjištěných rozměrů byl vypočten objem. Nevyužité zbytky výřezů byly zamrazeny a uchovány k případnému dalšímu zkoumání. Objemová hmotnost (OH) byla stanovena výpočtem z objemu vzorku (V) a hmotnosti vysušeného vzorku (m₀) dle vzorce:

$$OH = m_0/V$$

Ze stanovených hodnot objemových hmotností byly přepočteny koncentrace živin ve vzorcích mrtvého dřeva z jednotek mg/g na g/m³. Hodnoty koncentrací přepočtených na objem byly použity pro stanovení množství živin v mrtvém dřevě v reálném lese. Při výpočtu byly použity průměrné hodnoty objemu mrtvého dřeva na jednotku plochy horského smrkového lesa na výzkumných plochách v Trojmezenském pralese uváděné v práci Červenky a kol. (2016).

2.6. Dekompoziční pokus

Jedním z úkolů diplomové práce bylo stanovení rychlosti mineralizace mrtvého dřeva v různých stádiích rozkladu a uvolňování CO₂ laboratorních podmínkách. Pokus probíhal po dobu šesti měsíců v uzavřených skleněných nádobách. V každé nádobě byla umístěna nálevka s krátkým dřívkem vyložená uhelovým sítem (velikost ok 550 μm) s naváženým vzorkem mrtvého dřeva ústící do kádinky na záchyt výluhu. Mimo to byla ve sklenici umístěna plastová nádoba s roztokem 20 ml 0,5M NaOH pro jímání uvolněného CO₂ z dekompozice dřeva. Na dně sklenic byly skleněné kuličky sloužící k podpoře stability plastových nádobek. Ve 34 sklenicích byl vzorek mrtvého dřeva a ve 3 sklenicích byl slepý pokus bez dřeva.



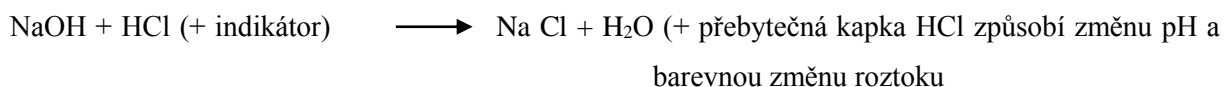
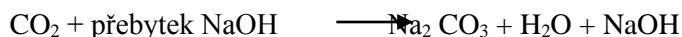
Obr. 2. Uspořádání nádoby s dekompozičním pokusem.



Obr. 3. Ukázka nádob, ve kterých probíhal dekompoziční pokus.

Nádoby s pokusem byly uchovávány bez přístupu světla při stabilní teplotě 19 °C. Objem CO₂ uvolněného ze vzorku mrtvého dřeva od posledního uzavření nádoby byl sledován v intervalech třikrát po 1 týdnu, pak po 3 týdnech a po zbytek pokusu po 2 týdnech. CO₂ uvolněný ze vzorku byl stanovován následujícím postupem. Při každém otevření byla z nádoby vyjmuta nádobka s NaOH, tento roztok přelit do kádinky, přidány 3 ml nasyceného BaCl₂ (vytvořila se bílá sraženina BaCO₃, u některých vzorků jen zakalení) a 2 kapky fenolftaleinu (roztok zružověl). Vzniklý roztok byl titrován 0,05M HCl (automatickou byretou v manuálním režimu) do úplného odbarvení. Množství

spotřebované HCl bylo zaznamenáno a použito při výpočtu ke zjištění množství uvolněného CO₂, dle rovnice:



Rychlost respirace byla spočtena podle vztahu:

$$R = \frac{(A - B) * c(\text{HCl}) * 6005}{(\text{navážka} * \text{sušina} * \text{doba inkubace})} [\eta\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ hod}^{-1}] \quad (1)$$

A spotřeba HCl na titraci kontroly (ml)

B spotřeba HCl na titraci vzorku (ml)

c(HCl) přesná koncentrace roztoku HCl (mol/l) c(HCl) = 0,05 . faktor kyseliny

6005 přepočtový koeficient (z n (HCl) na ηg C-CO₂)

navážka 8 g

sušina hmotnost 1 g vlhkého vzorku po vysušení při 105°C (3 hod)

doba inkubace (hodiny)

Postup stanovení uvolněného CO₂ byl odvozen od návodu na stanovení respirace CO₂ z půdních vzorků laboratoře katedry biologie ekosystémů Přírodovědecké fakulty Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích.

2.7. Extrakce mrtvého dřeva

Jedním z úkolů byla stanovení vodorozpustných a tedy vyluhovatelných živin ve dřevě v různých stádiích rozkladu v laboratorních podmínkách. Tato část práce byla spojena s dekompozičním pokusem (popis viz kap. 2.7.). Vzorky mrtvého dřeva uložené v experimentálních nádobách (Obr. 3) byly zkrápěny destilovanou vodou (první tři zkrápění množstvím 50 ml, později množství sníženo na 20 ml). Voda byla pipetována na vzorek postupně, abychom imitovali vliv srážkové vody a aby bylo zabráněno okamžitému stoku po povrchu vzorku. Ale i tak většina vody stekla do kádinky téměř ihned. Výluh vzniklý průtokem skrze dřevo byl vždy při následujícím otevření sklenic (tedy za týden či 14 dní) přelit a uchován v chladu k případné analýze. Analyzovány byly dvě série výluhů, ve kterých byla stanovována koncentrace sloučenin N a P, jeden z prvního zkrápění (po týdnu) a druhý po dvou měsících průběhu pokusu. První série označená písmenem A jsou výluhy extrahované první extrakcí (provedené 6. 6. 2016), druhá série označená písmenem F jsou výluhy odebrané zhruba v polovině pokusu (8. 8. 2016).

2.8. Zpracování výsledků – statistická analýza

Ke statistickému zpracování výsledků byl využit výpočet neparametrické analýzy variance (Kruskall Wallisovým testem) pro srovnání rozdílů výsledných koncentrací prvků, hodnot objemových hmotností a koncentrací výluhů a dále výpočet vícenásobné analýzy variance (MANOVA) pro vyhodnocení výsledků získaných během respiračního pokusu.

Rozdíly objemových hmotností vzorků mrtvého dřeva, koncentrací prvků ve vzorcích mrtvého dřeva, koncentrací prvků ve vodných výluzích mrtvého dřeva a množství uvolněného CO₂ ze vzorků mrtvého dřeva v průběhu respiračního pokusu byly mezi jednotlivými třídami rozkladu porovnány neparametrickou analýzou variance (Kruskal-Wallisovým testem) na hladině významnosti $p < 0,05$.

Všechny statistické analýzy byly provedeny s využitím programu R (R Development Core Team, 2016) s využitím balíčků „agricolae“ (de Mendiburu, 2016) a „MANOVA.RM“ (Friedrich a kol., 2016).

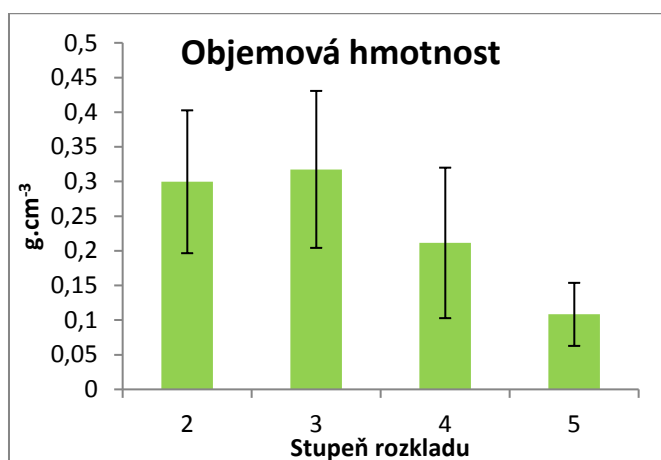
2.9. Porovnání chemismu vzorků odebraných v roce 2016 a 2013

Koncentrace prvků stanovené ve vzorcích mrtvého dřeva odebraných v roce 2016 byly porovnávány s koncentracemi prvků ve vzorcích mrtvého dřeva odebraných Jiřím Kaňou z Přírodovědecké fakulty Jihočeské Univerzity v roce 2013 (nepublikováno) na shodných výzkumných plochách (v jednom případě šlo i o shodný kmen) a analyzovaných v laboratoři Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Porovnávány byly vzorky odebrané na shodných výzkumných plochách s cílem posoudit možné změny chemismu mrtvého dřeva během jeho dekompozice v podmínkách „*in situ*“. K vyhodnocení byl použit výpočet neparametrické analýzy variance (viz kap. 2. 8.), a vizualizace v grafu.

3. VÝSLEDKY

3.1. Výpočet objemové hmotnosti

Nejvyšší hodnoty objemové hmotnosti vykazovaly vzorky ve 3. stupni rozkladu a to jak absolutně nejvyšší hodnotou ze všech vzorků maximem ($0,495 \text{ g/cm}^3$), tak průměrnou hodnotou (příloha VI). Variabilita objemové hmotnosti vzorků ve 2. a 3. stupni rozkladu však byla podstatně vyšší než celkové průměrný rozdíl mezi těmito kategoriemi (obr. 5). S vyšším stupněm rozkladu objemová hmotnost mrtvého dřeva klesala, takže nejnižších hodnot objemové hmotnosti dosahovaly nejvíce rozložené vzorky 5. stupně rozkladu (příloha I, Tab. 1.). Rozdíly objemových hmotností signifikantní nebyly, případné znatelné rozdíly jsou překryty vysokou variabilitou vzorků.



Obr. 5. Objemové hmotnosti mrtvého dřeva ve stupních rozkladu 2, 3, 4 a 5. Průměry a směrodatné odchylky pro stupně rozkladu.

3.2. Výsledky stanovení celkových živin

Výsledky chemických analýz jsou uváděny v přepočtu na sušinu. Podrobný přehled koncentrací C i všech dalších prvků ve všech vzorcích mrtvého dřeva je uveden v příloze II v Tab. 1. Koncentrace C ve vzorcích mrtvého dřeva se pohybuje v rozmezí 46 – 55% a narůstá se stupněm rozkladu (obr. 6a). Nejnižších hodnot dosahují koncentrace C ve 2. stupni rozkladu, nejvyšších pak v 5. stupni rozkladu.

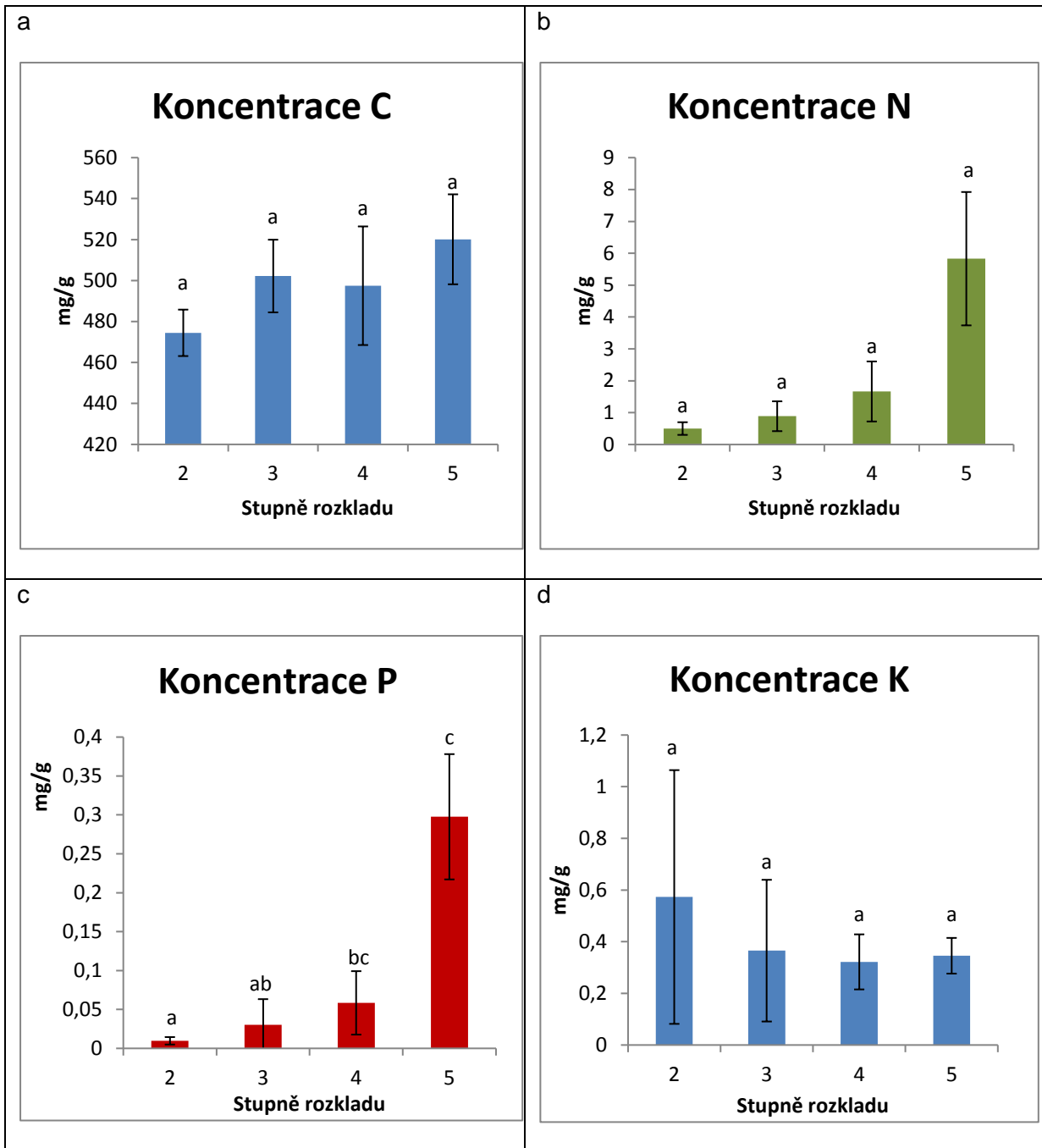
Koncentrace N ve vzorcích mrtvého dřeva se výrazně zvyšují se stupněm rozkladu, přičemž rozdíly mezi 2. a 5. stupněm rozkladu jsou až desetinásobné (viz. Obr.6 b a příloha II, Tab. 2.). Poměr C/N klesá se stupněm rozkladu, s tím jak koncentrace N narůstá s postupujícím rozkladem dřeva. Průměrné hodnoty poměru C/N se pohybují od 1090 pro nejméně rozložené mrtvé dřevo po 109 pro nejvíce rozložené mrtvé dřevo.

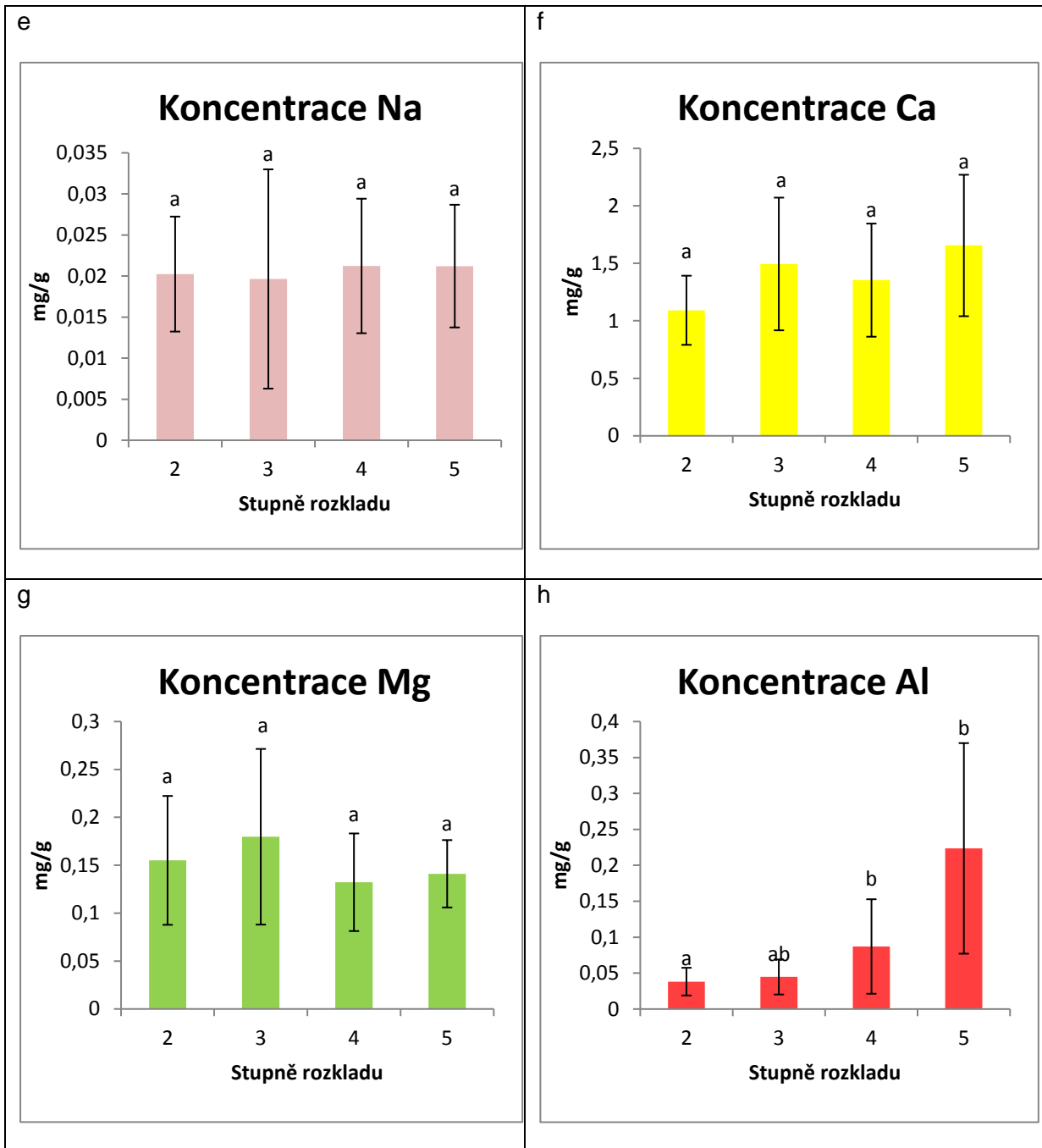
Koncentrace P narůstají podobně jako v případě N se zvyšujícím se stupněm rozkladu. Nejvyšší obsah P je v nejvíce rozložených vzorcích dřeva tj. v 5. stupni rozkladu (průměrně $29,95 \text{ g/m}^3$), což je opět až desetinásobný rozdíl ve srovnání s koncentrací P ve vzorcích ve 2. stupni rozkladu ($2,73 \text{ g/m}^3$), (Obr. 6c a příloha II, Tab. 2.).

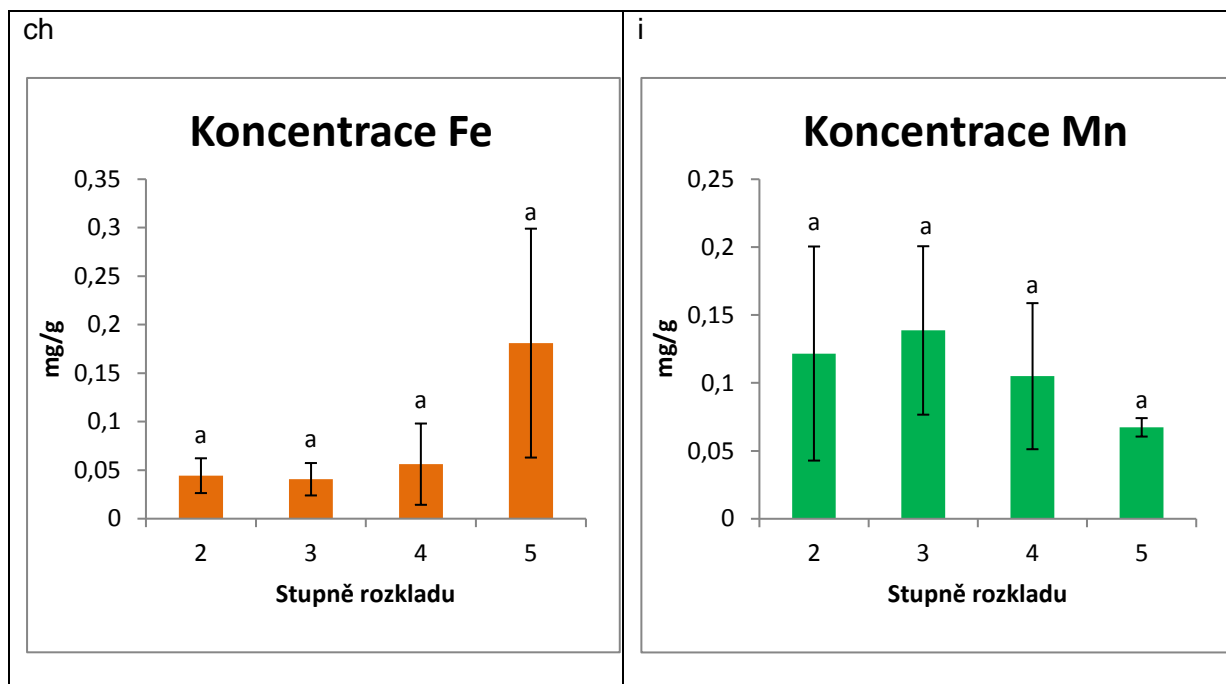
Hodnoty koncentrací prvků K, Na, Ca, Mg, Al, Mn, Fe ve všech vzorcích mrtvého dřeva jsou uvedeny v příloze II, Tab. 1., hodnoty průměrů koncentrací prvků v rámci stupňů rozkladu jsou uvedeny v příloze II, Tab. 2.

Koncentrace prvků K, Ca, Mg a Na nevykazují žádný významný trend (pokles či nárůst koncentrace) se stupněm rozkladu mrtvého dřeva (Obr. 6d, e, f, g). Nejvyšších koncentrací z této skupiny prvků dosahuje Ca (1,36 mg/g) a K (0,41 mg/g) a to nezávisle na sobě a pravděpodobně i nezávisle na stupni rozkladu mrtvého dřeva. Celkově nejnižších koncentrací v této skupině dosahuje Na (průměrně 0,02 mg/g), koncentrace Mg dosahují průměrných hodnot 0,16 mg/g. Koncentrace Ca a Mg v mrtvém dřevě jsou vzájemně pozitivně korelované a dále pozitivně korelují s koncentrací C a Mn (příloha II, Tab. 3.).

Koncentrace Al ve vzorcích mrtvého dřeva vykazuje narůstající tendenci se stupněm rozkladu mrtvého dřeva (Obr. 6h), takže ve vzorcích v 5. stupni rozkladu byla až pětkrát vyšší ve srovnání se vzorky ve 2. a 3. stupni rozkladu. Podobně výrazné rozdíly byly zjištěny i v případě koncentrace Fe, s tím rozdílem, že koncentrace Fe je srovnatelně nízká ve vzorcích 2., 3. a 4. stupni rozkladu a prudce narůstá ve vzorcích v nejvyšším (5.) stupni rozkladu (Obr. 6 ch). Koncentrace Al a Fe v mrtvém dřevě jsou vzájemně silně pozitivně korelované a pozitivně korelují i s koncentrací N a P v mrtvém dřevě (příloha II, Tab. 3.). Koncentrace Mn ve vzorcích mrtvého dřeva činí průměrně 0,12 mg/g a koreluje s obsahem Ca a Mg (příloha II., Tab. 3.).



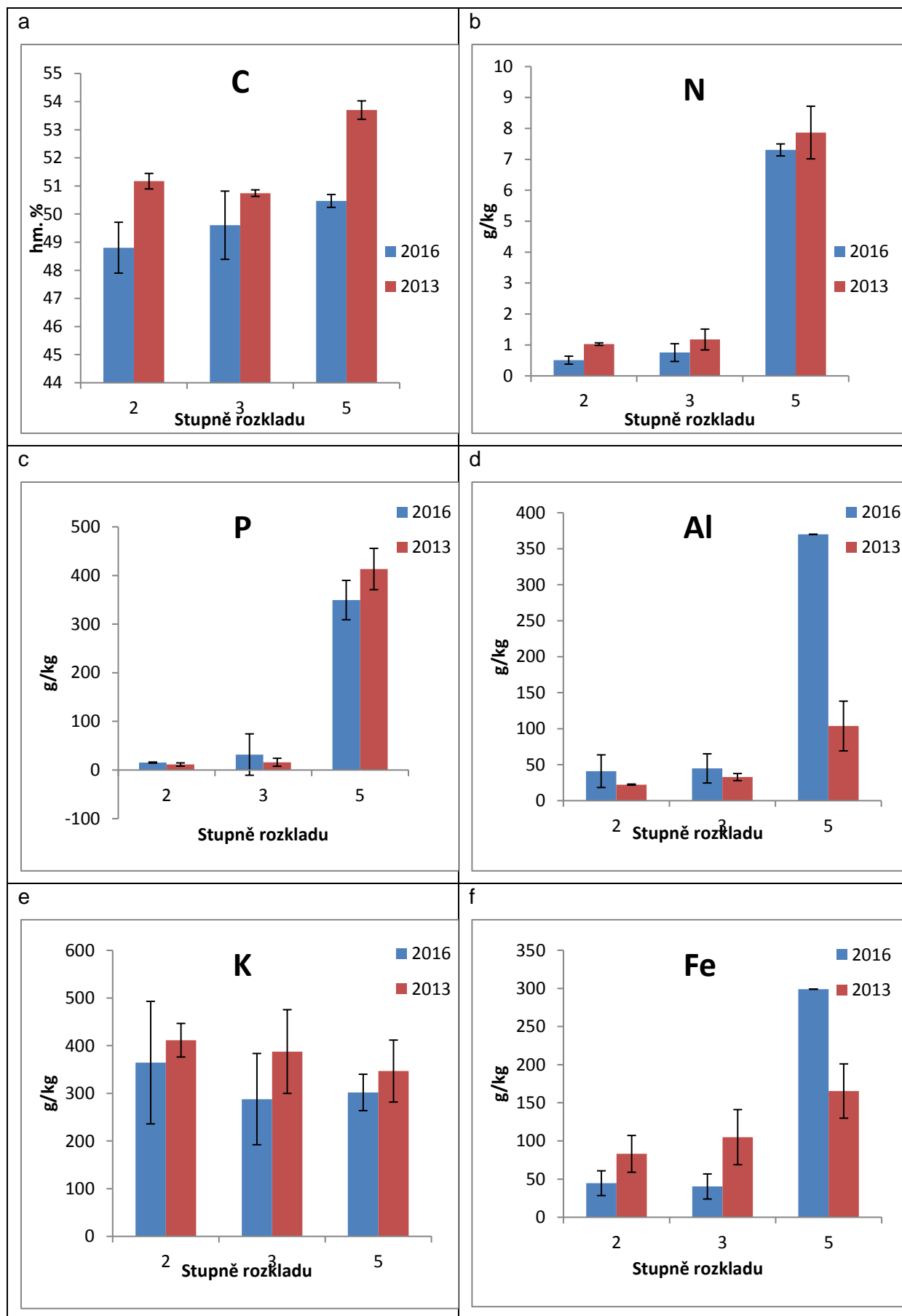




Obr. 6 a - i. Koncentrace prvků. Grafy zobrazují průměry a směrodatné odchylky koncentrací prvků (mg/g) ve stupních rozkladu (označených 2., 3., 4. a 5.). Statisticky významné rozdíly u koncentrací prvků mezi stupni rozkladu jsou označeny odlišnými písmeny (Kruskal-Wallisův test, $p < 0,05$).

3.3. Srovnání výsledků koncentrací prvků ve vzorcích mrtvého dřeva z let 2013 a 2016

Porovnávání koncentrace prvků C, N, P, K, Na, Ca, Mg, Al, Mn, Fe ve vzorcích mrtvého dřeva z roku 2016 s koncentracemi shodných prvků ve vzorcích mrtvého dřeva odebraných J. Kaňou v roce 2013 na shodných lokalitách jsou zobrazeny na Obr. 7 a - f). Koncentrace C, N, Na a Mn byly signifikantně ovlivněny rokem odběru, C a Ca byly signifikantně ovlivněny třídou rozkladu a kombinovaný vliv byl zjištěn u C, Ca a Mn. Koncentrace N a P mají u obou odběrů shodnou narůstající tendenci se stupněm rozkladu dřeva. Stejně je tomu u koncentrací Al a Fe, jejichž absolutní hodnoty se mezi odběry výrazně liší, v obou letech ale zůstává zachován vzestup koncentrací se stupněm rozkladu (příloha III, Tab. 1.). Veškeré zjištěné koncentrace prvků v jednotlivých vzorcích mrtvého dřeva z obou odběrů jsou uvedeny v tabulce v příloze III v Tab. 1.

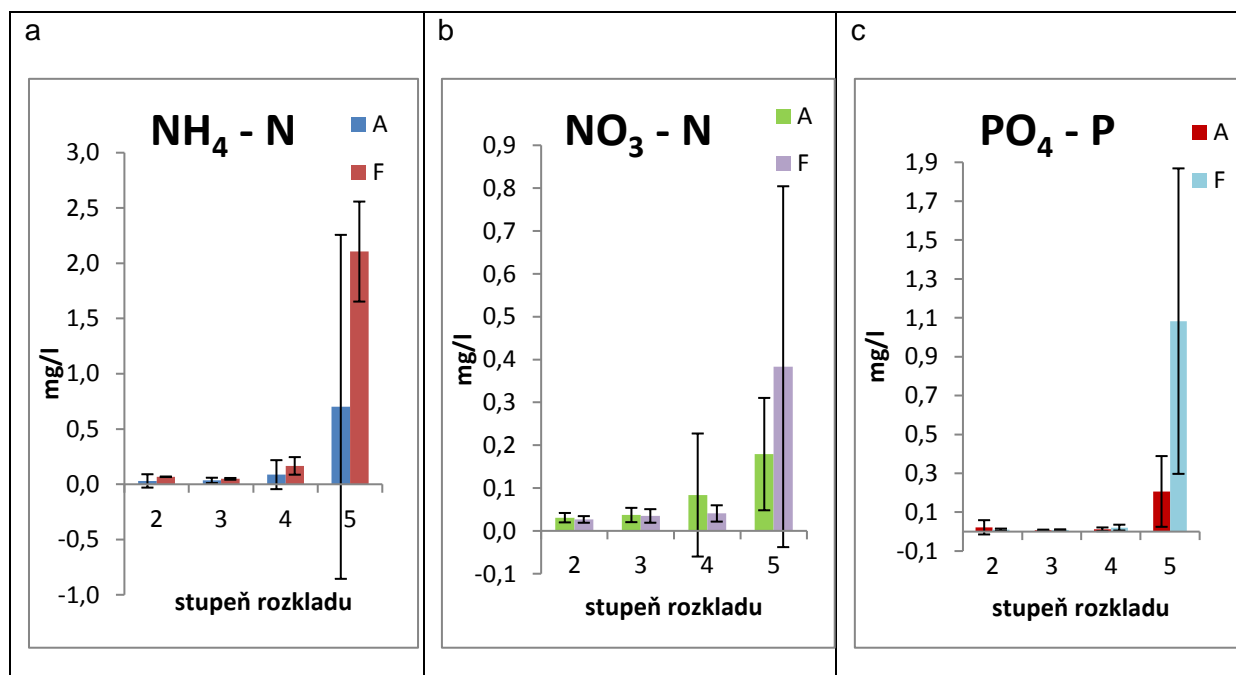


Obr. 7a - f. Srovnání koncentrací ve vzorcích mrtvého dřeva odebraných v roce 2013 a 2016, jsou uvedeny průměrné hodnoty a směrodatné odchylky pro stupně rozkladu 2, 3 a 5. Koncentrace C jsou uváděny v hmotnostních procentech a u ostatních prvků v mg/g.

3.4. Stanovení koncentrace vodou extrahovatelných živin

Hodnoty koncentrací prvků vyplavovaných během extrakčního pokusu jsou v souladu s očekáváním nízké. Výsledky koncentrací všech iontů NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} u jednotlivých vzorků jsou uvedeny v příloze IV v Tab. 1. a v Tab. 2. a zobrazeny na Obr. 8 a až c. Z průměrů koncentrací NH_4^+ a NO_3^- ve vodných výluzích A ze vzorků mrtvého dřeva ze začátku experimentu (po jednom týdnu experimentu) je pozorovatelný jejich nárůst se zvyšujícím se stupněm rozkladu vzorku (příloha IV Tab. 3.), kdy koncentrace iontů ve vyšších stupních rozkladu jsou mnohonásobně vyšší. Koncentrace NH_4^+ ve výluzích A na začátku experimentu jsou nižší než koncentrace NH_4^+ ve výluzích F provedených v průběhu experimentu (Obr. 8a). Poměr $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ u výluhu A se pohyboval od 0,9 do 3,9. Jak postupoval rozklad, poměr $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ u výluhu F byl výrazně variabilnější od 2,5 po 5,5. Podle přílohy IV, Tab. 1. se NO_3^- průkazně neliší, zatímco PO_4^{3-} ano.

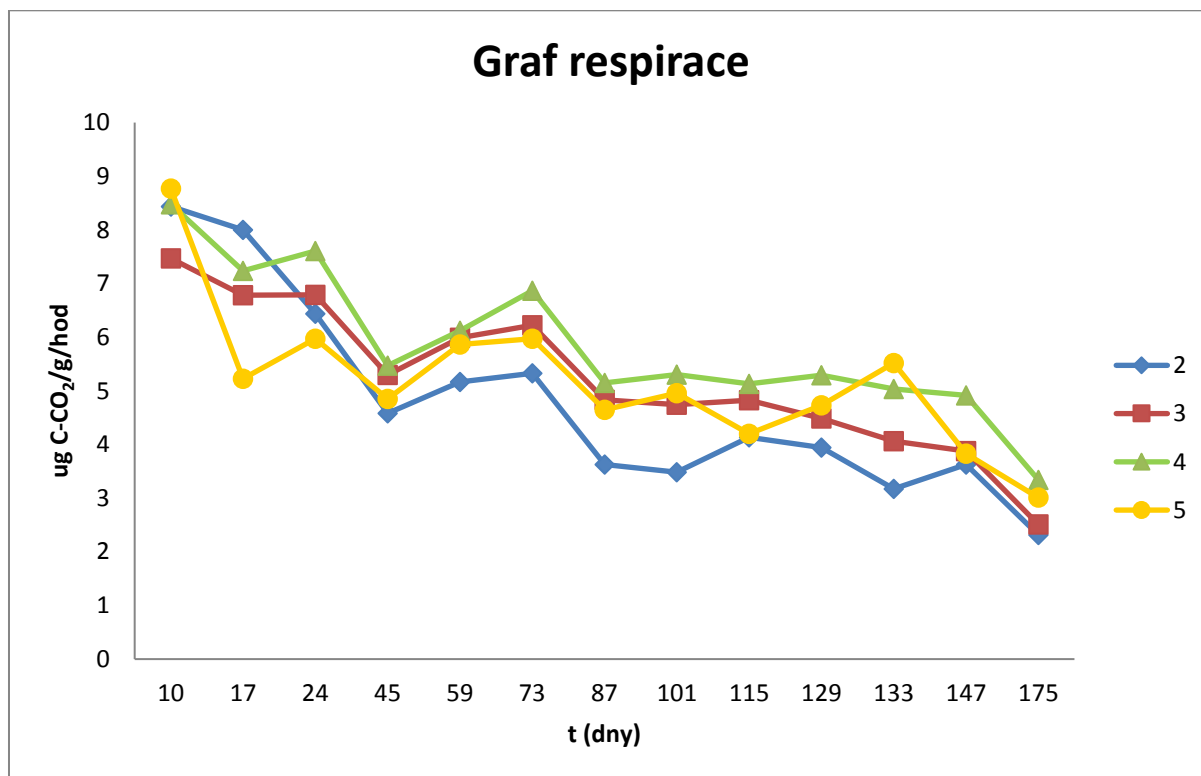
Rozdíly koncentrací PO_4^{3-} ve výluzích na začátku a v průběhu experimentu jsou různé pro každý stupeň rozkladu (příloha IV, Tab. 3). Zatím co, pro vzorky 2. stupně rozkladu se koncentrace PO_4^{3-} výrazně snížila s časem, pro 3. stupeň rozkladu je znatelný nízký pokles, pro 4. stupeň rozkladu naopak došlo ke zvýšení koncentrace PO_4^{3-} a u 5. stupně rozkladu došlo k velmi výraznému nárůstu koncentrace PO_4^{3-} .



Obr. 8. a, b, c. Vodou vyloužené ionty. Průměry a směrodatné odchylky koncentrací u iontů NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} ve vodném výluhu mrtvého dřeva po 10 a po 73 dnech trvání dekompozičního pokusu.

3.5. Rychlost respirace C při dekompozičním pokusu

Z vizualizace výsledků na obr. 9 zobrazujícím rychlost mineralizace (uvolňování CO₂) v závislosti na počtu dní od počátku pokusu je zřejmé, že rychlost mineralizace C ve vzorcích mrtvého dřeva s postupujícím časem klesaly a to u všech vzorků mrtvého dřeva ve všech stupních rozkladu. Zatímco na začátku experimentu se rychlost respirace pohybovala mezi 7 až 9 µg C-CO₂/g/hod., po 87 dnech trvání experimentu intenzita respirace klesla zhruba na polovinu. Nebyl stanoven průkazný vliv stupně dekompozice dřeva na mineralizaci C.



Obr. 9. Průběh respirace vzorků mrtvého dřeva pro průměrné hodnoty uvolněného CO₂ v rámci stupňů rozkladu v časech odběrů. Číselné označení (2, 3, 4, 5) uvedené v legendě značí stupně rozkladu mrtvého dřeva.

Pokles intenzity respirace není zcela monotónní. Z Obr. 9. lze vyčíst, že u vzorků ve 2. stupni rozkladu mrtvého dřeva došlo k největšímu uvolnění CO₂ na počátku dekompozičního pokusu, následně hodnoty CO₂ i přes několik výkyvů celkově klesají. Zároveň se u vzorků 2. stupně rozkladu po 45 dnech uvolňovalo menší množství CO₂, než u vzorků mrtvého dřeva ostatních stupňů rozkladu. Hodnoty uvolněného CO₂ ve 3. stupni rozkladu, jak ukazuje Obr. 9., mají v celkovém náhledu také klesající tendenci, CO₂ uvolňovaný ze vzorků ve 4. stupni rozkladu, zobrazený na Obr. 9 má podobný průběh jako CO₂ u 3. stupně rozkladu, celkově docházelo během celého pokusu ke snižování uvolňovaného CO₂, s několika výkyvy. Průměrné hodnoty uvolněného CO₂ ze vzorků ve 4. stupni rozkladu jsou vyšší než průměrné hodnoty uvolněného CO₂ u vzorků mrtvého dřeva ostatních stupňů rozkladu. Nejvíce kolísalo množství uvolňovaného CO₂ u skupiny vzorků v 5. stupni rozkladu, jak lze vidět na Obr. 9, ovšem v celkovém posouzení se uvolněný CO₂ během pokusu snížil. Při statistickém

vyhodnocení výsledků nevyšel žádný statisticky významný rozdíl rychlosti respirace mezi třídami rozkladu.

Za předpokladu, že by se CO₂ dále uvolňoval stejnou rychlostí jako v posledním intervalu na konci pokusu by se mrtvé dřevo ve 2. stupni rozkladu kompletně rozložilo za 49 let, dřevo ve 3. stupni rozkladu za 45 let, dřevo ve 4. stupni rozkladu za 34 let a dřevo v nejvíce rozloženém 5. stupni rozkladu by se rozložilo za 37 let.

4. DISKUZE

4.1. Objemová hmotnost

Podle očekávání objemová hmotnost mrtvého dřeva klesá s postupujícím rozkladem, od 2. a 3. stupně, který charakterizuje podobně rozložené mrtvé dřevo v nižším stadiu rozkladu po 5. stupeň charakterizující mrtvé dřevo v nejvyšším stadiu rozkladu. Pro nejméně rozložené dřevo smrku dosahovala objemová hmotnost průměrných hodnot $0,30 \text{ g/cm}^3$ u nejméně rozložených vzorků bývá hodnota objemové hmotnosti dřeva $0,11 \text{ g/cm}^3$. Theodosiu a Bouriard (2012) uvádí pro nejméně rozložené smrkové dřevo v horských lesích jihovýchodních Karpat hodnoty mezi $0,41 - 0,35 \text{ g/cm}^3$ a pro nejméně rozložené dřevo $0,14 - 0,15 \text{ g/cm}^3$. Creed a kol. (2004) uvádí hodnoty objemové hmotnosti pro jedli Fraserovu (*Abies fraseri*) od $0,32$ do $0,14 \text{ g/cm}^3$. Naeset (1999) uvádí střední hustotu (mean density) mrtvého dřeva smrku (*Picea abies*) v jihovýchodním Norsku v pěti stupňové škále od hodnoty $0,41 \text{ g/cm}^3$ pro nejméně rozložené dřevo (I.) po $0,14 \text{ g/cm}^3$ pro nejméně rozložené kmeny. V článku Bütler a kol. (2007) jsou hodnoty hustoty dřeva smrku (*Picea abies*) od $0,434$ do $0,308 \text{ g/cm}^3$ opět pro pěti stupňovou škálu stupňů rozkladu. Ve studii Ohtsuka a kol. (2012) z lesa Takayama v Japonsku je průměrná objemová hmotnost stanovena na $0,39$ až $0,33 \text{ g/cm}^3$ pro různé náhodně vybrané druhy stromů (*Betula*, *Quercus crispula*, *Prunus*, *Tilia japonica* a jehličnany) ve tří stupňové škále rozkladu. Celková objemová hmotnost u rozdílných druhů byla porovnáвана například ve studii Morris a kol. (2015) s tím, že objemová hmotnost smrkového dřeva ($0,367 \text{ g/cm}^3$) byla vyšší než objemová hmotnost javoru ($0,278 \text{ g/cm}^3$). Očekávaný pokles objemové hmotnosti během postupující dekompozice potvrzuje mnoho studií (Bütler a kol. 2007; Creed a kol. 2004; Krankina 1995; Morris a kol. 2015; Naeset 1999; Teodosiu a Bouriard 2012).

Tab. 1. Přehled průměrných objemových hmotností z různých zdrojů u rozdílných druhů stromů pro srovnání. Hodnoty jsou uváděné v g/cm³.

stupně rozkladu	Višňová 2017	Krankina 1995	Naesset 1999	Bütler 2007	Teodosiu 2012	Creed 2004		Morris 2015
	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea rubens</i>	<i>Abies fraseri</i>	<i>Průměr Picea mariana, Populus tremuloides</i>
1			0,41	0,43	0,34	0,35	0,32	0,38
2	0,30	0,17	0,35	0,40	0,33	0,28	0,26	0,4
3	0,32	0,16	0,26	0,38	0,29	0,24	0,23	0,34
4	0,21	0,11	0,2	0,32	0,30	0,13	0,137	0,21
5	0,11	0,04	0,14	0,30	0,26	0,14	0,136	0,16
6					0,19			
7					0,16			
8					0,15			

Námi zjištěné hodnoty objemových hmotností smrku jsou podporovány hodnotami objemových hmotností smrku zjištěných ve studiích Teodosiu a Bouriaud (2012) v jihovýchodních Karpatech či Naesset (1999) v Norsku. U všech zmiňovaných studií a i u mnou stanovených objemových hmotností je zřetelný pokles objemové hmotnosti tlejícího dřeva s postupujícím časem a rozkladem.

4.2. Koncentrace prvků v mrtvém dřevě

Koncentracím prvků obsažených v mrtvém dřevě a jejich změnám v průběhu dekompozice se věnuje řada publikovaných prací (např: Bade, 2015; Moriss, 2015; Petrillo, 2015; Bütler, 2007; Johnson, 2014; Creed a kol., 2004; Alban a Pastor, 1993), výzkumy jsou zaměřené na rozličné druhy dřevin z rozdílných lokalit z celého světa. Koncentrace živin v mrtvém dřevě byla zkoumána jak u jehličnatých, tak i listnatých stromů. Krankina a kol. (1999) uvádí, že ačkoliv se koncentrace mnoha živin během rozkladu v porovnání s původní úrovní zvýšila, pro celkové množství většiny živin, nebo zásob obsažených v mrtvých kmenech klesala s postupujícím rozkladem, což je dáno klesající objemovou hmotností dřeva.

4.2.1.C, N, P

Podíl mrtvého dřeva na celkové zásobě prvků v ekosystémech závisí na prvku i mnoha dalších faktorech, např. podíl C v mrtvém dřevě je velmi významný, naproti tomu příspěvek ostatních prvků (N, P a dalších) již není s ohledem na jejich nízké koncentrace v mrtvém dřevě tak výrazný a liší se pro jednotlivé druhy stromů. Koncentrace C v mrtvém dřevě se pohybuje kolem 50 hmotnostních rocent a je většinou mnohonásobně vyšší než koncentrace ostatních prvků. V Tab. 2. a v Tab. 3. jsou uvedeny hmotnostní % C zjištěné ve studiích Bütler a kol. (2007) a Creed a kol., (2004). Např. Johnson a kol. (2014) ve své práci píše, že koncentrace C se během dekompozice listnatých stromů pohybovala v rozsahu 450 - 550 g/kg. Tyto hodnoty odpovídají i mým výsledkům. Rychlost toku C z mrtvého dřeva v průběhu času kolísá, jak uvádí Harmon (2011). Jedním z toků C z tlejícího dřeva je heterotrofní respirace, po disturbanci může být hlavním přispěvatelem ke ztrátě uhlíku z ekosystému (Forrester 2015; Harmon 1994). Další možností ztráty C z mrtvého dřeva je vyplavování v podobě DOC. Např. Spears a kol. (2003) tvrdí, že obsah C ve vodném výluhu mrtvého dřeva ve formě DOC byl vyšší ve srovnání se vstupem z vrchní vrstvy lesní půdy.

Tab. 2. Koncentrace prvků ve stupních rozkladu pro *Picea abies* ze studie Bütler a kol. 2007

	Stupeň rozkladu 1	Stupeň rozkladu 2	Stupeň rozkladu 3	Stupeň rozkladu 4
C (hm. %)	47,7	49,0	49,1	50,4
N (mg/kg)	450	560	410	750

Tab. 3. Koncentrace prvků ve stupních rozkladu u *Picea rubens* ve studii Creed a kol. 2004

	Stupeň rozkladu 1	Stupeň rozkladu 2	Stupeň rozkladu 3	Stupeň rozkladu 4	Stupeň rozkladu 5
C (hm%)	47,9	48,1	47,9	49,7	51,2
N (kg/m ³)	0,219	0,206	0,283	0,525	0,601

Mnoho studií zabývajících se uvolňováním prvků z tlejícího dřeva ukazuje nárůst koncentrace N až do pokročilých stádií dekompozice (Lambert a kol., 1980; Graham a Cromack, 1982; Fahey, 1983; Sollins a kol., 1987; Arthur a Fahey, 1990; Hart, 1999). Například v kmenech smrku a jedle v průběhu rozkladu pozoroval Laiho a kol. (1999) pokles koncentrace N, zatímco u borovice naopak zvýšení koncentrace N. Means a kol. (1992) uvádí, že se koncentrace N v mrtvém dřevě zvyšuje s dekompozicí. Toto tvrzení podporují i výsledky uvedené v Tab. 2. A v Tab. 3. Uváděné ve studiích Bütler a kol., (2007) a Creed a kol., (2004). Na základě výsledků této práce lze říci, že koncentrace limitujících živin N a P v mrtvém dřevě se zvyšuje s postupující dekompozicí, během prvních stupňů rozkladu nebývá nárůst nijak výrazný, zatímco v posledním stupni rozkladu dosahuje mnohonásobně vyšších hodnot. Nárůst koncentrace N a P v mrtvém dřevě v pokročilém stadiu rozkladu přitom neodpovídá poklesu objemové hmotnosti, což znamená, že je přinejmenším zčásti způsoben vstupem

N a P do mrtvého dřeva z vnějšího zdroje. Příčinou přísunu N a P do mrtvého dřeva z vnějšího prostředí mohou být rozvíjející se mycelia hub v rozkládaném mrtvém dřevě (a jejich aktivita). Schopnost mycelií hub zvyšovat dostupnost N a P ve svém okolí a pro rostliny, jejichž kořeny jsou prostřednictvím mykorhyzy napojeny na mycelia hub je dlouhodobě diskutována a v poslední době opakovaně nepřímou doložena (Harmon a kol., 1994). Wells a Boddy (1990) a Wells a kol. (1990) ukazují, že dřevorozkladné houby přesouvají P z okolí do substrátu, který kolonizují. Harmon a kol. (1994) píše, že houby mají vyšší koncentrace N, K a P oproti rostlinným tkáním nebo rozkládajícímu opadu, naproti tomu plodnice hub mají Ca. Primárním rozdílem s minulými studiemi je, že plodnice hub vytvořené na dřevě zvyšují koncentrace živin mnohem více, než ty, které rostou na svrchních vrstvách lesní půdy nebo půdě. Johnson a kol. (2014) sledoval změny koncentrace prvků u javoru (*Acer saccharum*), buku (*Fagus grandifolia*) a břízy (*Betula alleghaniensis*) v New Hampshire v USA. Koncentrace N narůstala během dekompozice, významný nárůst koncentrace N během postupující dekompozice byl pozorován u javoru i břízy, u buku byl nárůst, ale méně významný ($P < 0,10$). Tento fenomén byl pozorován v mnoha dalších studiích (např. Alban a Pastor, 1993; Laiho a Prescott, 2004). Stejně tak se vyvíjely koncentrace P u všech zmíněných druhů. P, Ca a Mg ukazují malý nárůst či malé změny v raných stádiích rozkladu a výraznější nárůst mezi 3. a 4. stupněm rozkladu, z těchto 3 prvků jen P narůstá až do 5. stupně rozkladu. Počáteční čisté ztráty prvků souvisejí se snížením objemové hmotnosti mrtvého dřeva (Johnson a kol., 2014).

Bantle a kol. (2014b) sledoval koncentraci prvků v kůře a běli u několika druhů stromů (*Acer sp.*, *Betula sp.*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Populus sp.*, *Prunus avium*, *Pseudotsuga menziesii*, *Quercus sp.*, *Tilia sp.*) v Německu. Průměrný iniciační poměr C/N byl v rozsahu 242 – 1569 v běli a 38 – 169 v kůře. Významně vyšší poměr C/N byl u jehličnanů než u listnatých druhů (jak v kůře, tak v běli). Koncentrace celkového N odtékajícího z kmenů byla 2x vyšší než podkorunových srážkách u všech druhů. Bantle a kol. (2014b) pozorovali, že mrtvé dřevo je čistým zdrojem N s dominantní formou DON. Stejně výsledky uvádí i další studie (Yavitt a Fahey, 1982; Hafner a kol., 2005). Jak uvádí Johnson a kol. (2014) poměr C/N a C/P klesal s nárůstem koncentrací N a P. Počáteční poměry C/N a C/P byly velmi vysoké, navzdory velkým poklesům byl poměr C/N i po 16 letech dekompozice vyšší než v půdě. Navíc bylo prokázáno, že některé dřevorozkladné houby dokážou převádět N a P z lesní půdy do mrtvého dřeva (Wells a Boddy 1990; Boddy a Watkinson 1995; Mooshammer a kol. 2014). Výrazné snížení poměrů C/N a N/P znamená relativní obohacení N proti C a P proti N s rostoucím rozkladem. Podobné trendy v těchto poměrech byly nalezeny v pracích Sollins a kol. (1987) a Means a kol. (1992).

4.2.2. K, Ca, Mg, Na

Mé výsledky ukazují pokles K v mrtvém dřevě s postupujícím rozkladem a s tím souvisejícím úbytkem hmotnosti. Významný pokles koncentrace K ve dřevě u buku a břízy pozoroval i Johnson a

kol. (2014). Bade a kol. (2015) též sleduje pokles koncentrace K ve dřevě postupujícím rozkladem. Ztrátu K nastávající v raných stádiích rozkladu popisují také Means a kol. (1992). Naopak ve studii Sollins a kol. (1987) se koncentrace K výrazně zvyšovala se zvyšujícím se stupněm rozkladu.

Mé výsledky ukazují zvýšení koncentrace Ca mezi vzorky ve 2. stupni rozkladu a v 5. stupni rozkladu. Koncentrace Mg výrazný pokles ani nárůst. Chování Ca a Mg v průběhu dekompozice se lišilo v kůře a ve dřevě v práci Johnson a kol. (2014), kdy jejich koncentrace významně klesala v kůře javoru a břízy, ale ve dřevě se koncentrace Ca a Mg zvyšovala. Bade a kol. (2015) uvádí, že koncentrace Ca, Mg, Mn klesaly s pokračujícím rozkladem kmenů. Means a kol. (1992) popisují malý nárůst koncentrací Ca a Mg v raných stádiích rozkladu a významnější nárůst mezi 3. a 4. stupněm rozkladu.

4.2.3. Al, Fe

Bade a kol. (2015) ve své studii z Mt. Brocken v centrálním Německu uvádí, že koncentrace Al a Fe pro *Picea abies* narůstaly s pokračujícím rozkladem napříč stupni rozkladu (tyto tendence nebyly statisticky významné). Mé výsledky toto potvrzují, ukazují nárůst koncentrace Al a Fe během postupující dekompozice.

4.3. Srovnání koncentrací Odběry z roku 2013 a 2016, srovnání

Srovnání koncentrací prvků v mrtvém dřevě ve vzorcích odebraných v letech 2013 a 2016 ukázalo, že koncentrace některých prvků jsou zcela srovnatelné (např. C, N, P, K), koncentrace jiných se poměrně výrazně liší (např. Ca, Mn, Fe). Rozdíly v koncentracích s největší pravděpodobností nelze vysvětlit postupujícím procesem dekompozice, neboť stupeň dekompozice vzorkovaných kmenů byl v tříletém odstupu málo významný. S ohledem na relativně malý počet srovnávaných vzorků lze příčinu rozdílů spatřovat spíše ve vyšší prostorové variabilitě dotčených prvků či vyšší nepřesnosti provedených chemických analýz

4.4. Hlavní rezervoáry a hlavní toky živin v lesním ekosystému.

Pro posouzení významu mrtvého dřeva z pohledu bilance zásob a látkových toků prvků v ekosystému horského smrkového lesa bylo využito dat dlouhodobého monitoringu chemismu srážek a půdy v povodí Plešného jezera publikovaných Kopáčkem a kol. (2002 a 2006). Na obr. 10a až f jsou schematicky znázorněny změřené velikosti vstupu živin do ekosystému horského smrkového lesa ve formě podkorunových srážek a čistých srážek, výstupu ve formě povrchového odtoku a jejich zásoby v půdě (vážený průměr povodí) a v mrtvém dřevě (zásoby v mrtvém dřevě jsou vypočteny z množství dřeva na ha uváděného Svobodou (2016) a mých dat). Důležité je poznamenat, že zásoby bazických kationtů jsou vyjádřeny v jejich výměnné (iontové) formě s výjimkou mrtvého dřeva, ve kterém je vyjádřen jejich celkový obsah. Celkový obsah bazických prvků v půdě by byl samozřejmě výrazně vyšší ve srovnání s jejich výměnnou formou, ovšem vzhledem k tomu, že rychlost jejich přeměny (zvětrávání) do výměnné formy přístupné pro živé organismy je ještě mnohem obtížnější

odhadnutelná než v případě jejich uvolnění z mrtvého dřeva, jsou uvažovány pouze ve výměnné formě. Obecně lze shrnout, že největší zásoby prvků jsou obsaženy v půdě, v mrtvém dřevě jsou zásoby prvků zhruba 10x menší a koncentrace prvků vstupující do ekosystému skrze srážky a vystupující jako odtok jsou ještě 10x nižší než zásoby ve dřevě.

Koncentraci a toky Ca v lesním ekosystému ukazuje obr.10a. Prostřednictvím srážek vstoupí do lesa 1,2 kg Ca²⁺/ha a 6,8 Ca²⁺/ha pod korunovými srážkami. Odtok činí 4,8 kg Ca²⁺/ha, část Ca tedy v lese zůstává. Největším rezervoárem je půda, obsahuje 1253,6 kg Ca²⁺/ha, dalším rezervoárem je mrtvé dřevo (ať už celkové či jako souše či jako ležící kmeny), koncentrace Ca v něm je 74,5 kg /ha v ležících kmenech a 125 kg /ha v souších.

Koncentraci a toky Mg v lesním ekosystému ukazuje Obr. 10b. Prostřednictvím srážek se do lesa dostává 0,3 kg Mg²⁺/ha a 1,8 kg Mg²⁺/ha pod korunovými srážkami. Množství 1,1 kg Mg²⁺/ha / z lesa odteče, 9,08 kg Mg/ha v lese zůstává v mrtvém dřevě (souše obsahují zhruba 15,3 kg Mg/ha). Největším rezervoárem je půda, obsahuje 1185,1 kg Mg²⁺/ha. Odhadované množství Mg potenciálně uvolnitelné za rok z na zemi ležícího mrtvého dřeva je 571,6614 mg/g.

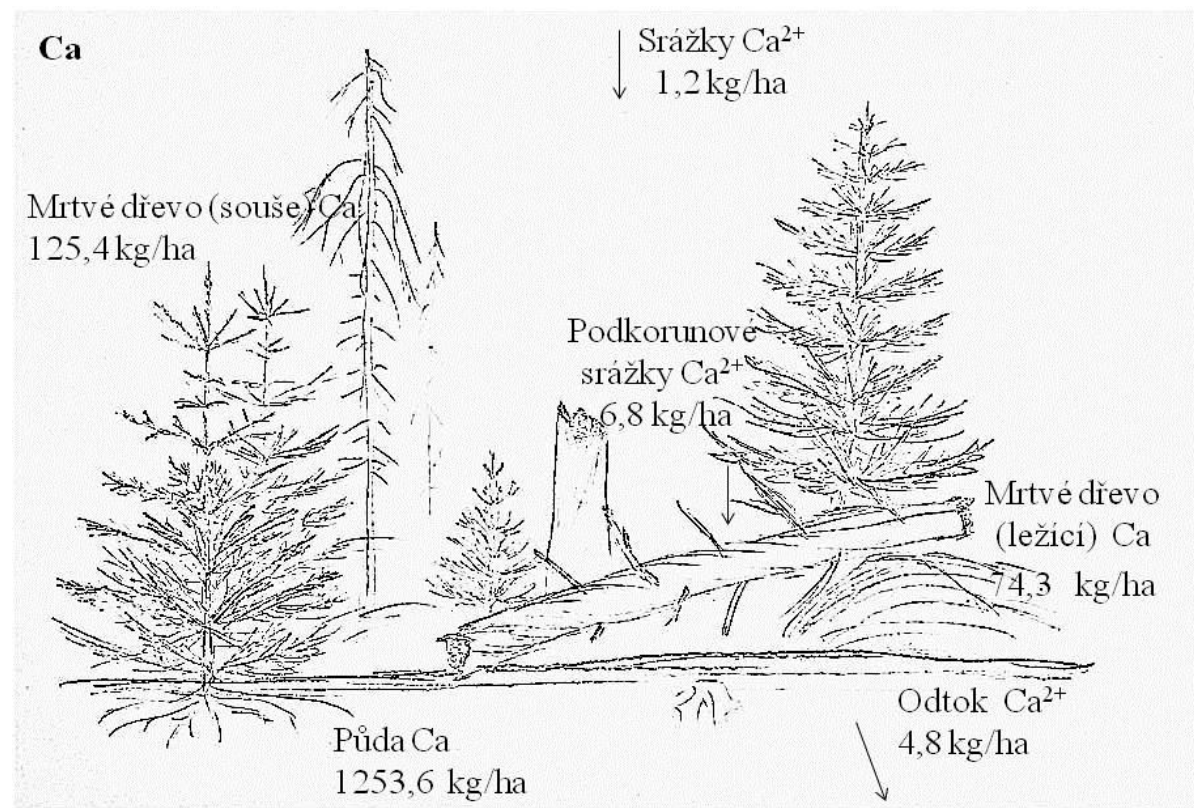
Koncentraci a toky K v lesním ekosystému ukazuje obr. 10c. Koncentrace K, který se do lesního ekosystému dostává skrze srážky je 1,6 kg K/ha , v podkorunových srážkách je koncentrace K vyšší s hodnotou 4,1kg/ha, odtokem je z lesního ekosystému odváděno 4,7kg/ha. V mrtvém dřevě je koncentrace K 62,8 kg K /ha (37 kg K/ha souše a 23 kg K/ha v ležících kmenech). V půdě má koncentrace hodnotu K 26546,2 kg K/ha.

Koncentraci a toky Na v lesním ekosystému ukazuje obr. 10d. Koncentrace Na, který se do lesního ekosystému dostává skrze srážky je 2,5 kg Na/ha , v podkorunových srážkách je koncentrace Na 4,8 kg Na/ha, odtokem je z lesního ekosystému odváděno 12,4 kg Na/ha. V mrtvém dřevě je koncentrace Na 62,8 kg/ha (1,9 kg/ha souše a 1,13 kg/ha v ležících kmenech). V půdě je koncentrace Na 10152,3 kg/ha.

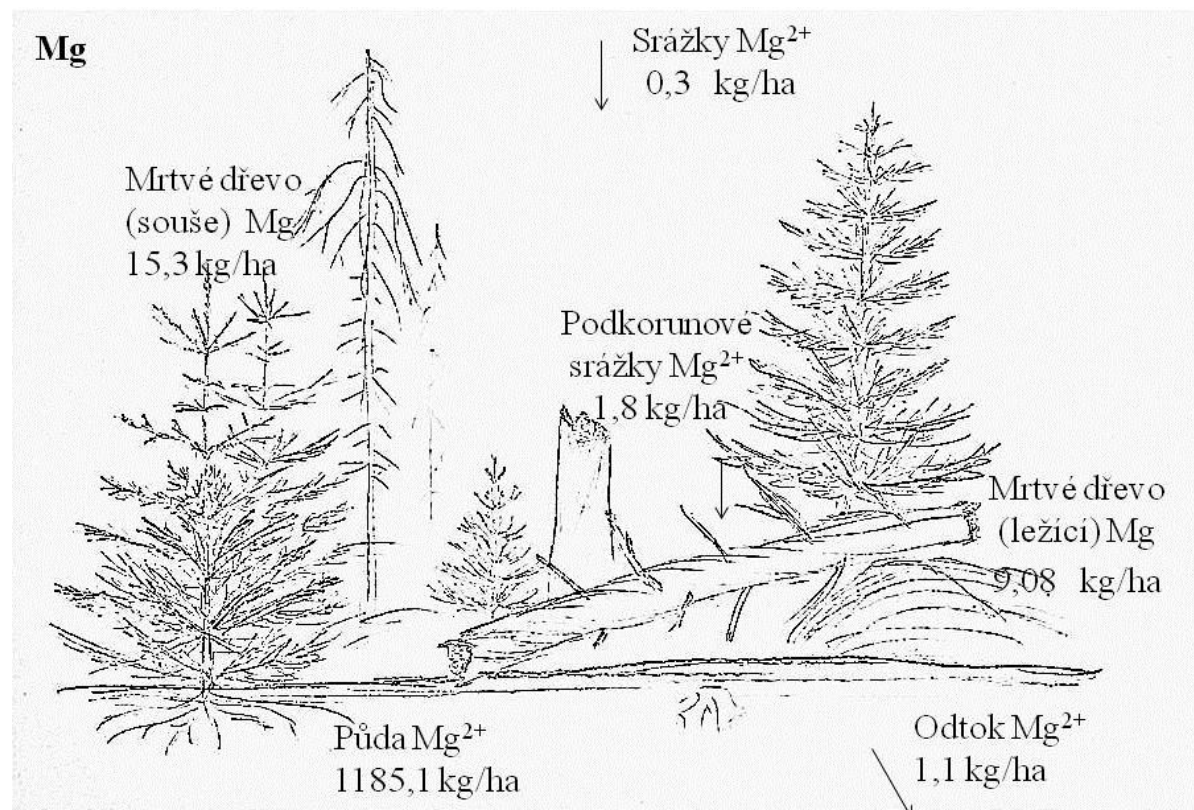
Koncentraci a toky N v lesním ekosystému ukazuje obr 10e. N je do lesního ekosystému přinášeno skrze srážky 21,6 kg/ha, v podkorunových srážkách je koncentrace N 25,2 kg/ha, odtokem je odváděno 15,7 kg N/ha. V mrtvém dřevě je koncentrace N 63 kg/ha (106,5 kg/ha souše a 63 kg/ha v ležících kmenech). V půdě je koncentrace N 3093 kg/ha.

Koncentraci a toky P v lesním ekosystému ukazuje obr. 10f. Vstup P do lesa prostřednictvím srážek je nízký, koncentrace P v čistých srážkách je 0,2 kg/ha a v podkorunových srážkách 0,4 kg/ha, koncentrace P v odtoku je 0,26 kg/ha. V ležícím mrtvém dřevě je koncentrace P 2,15 kg/ha a ve stojících souších 3,6 kg/ha. Koncentrace P v půdě je 570 kg/ha.

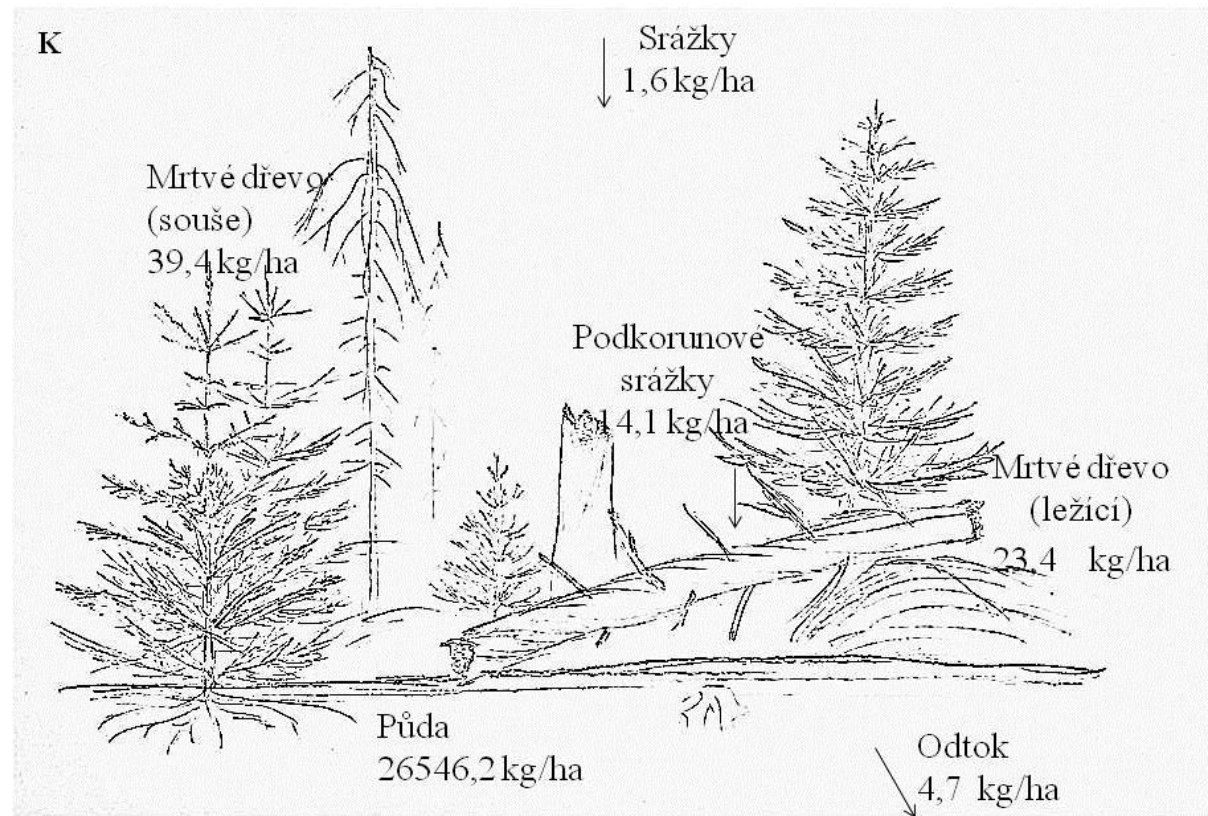
a



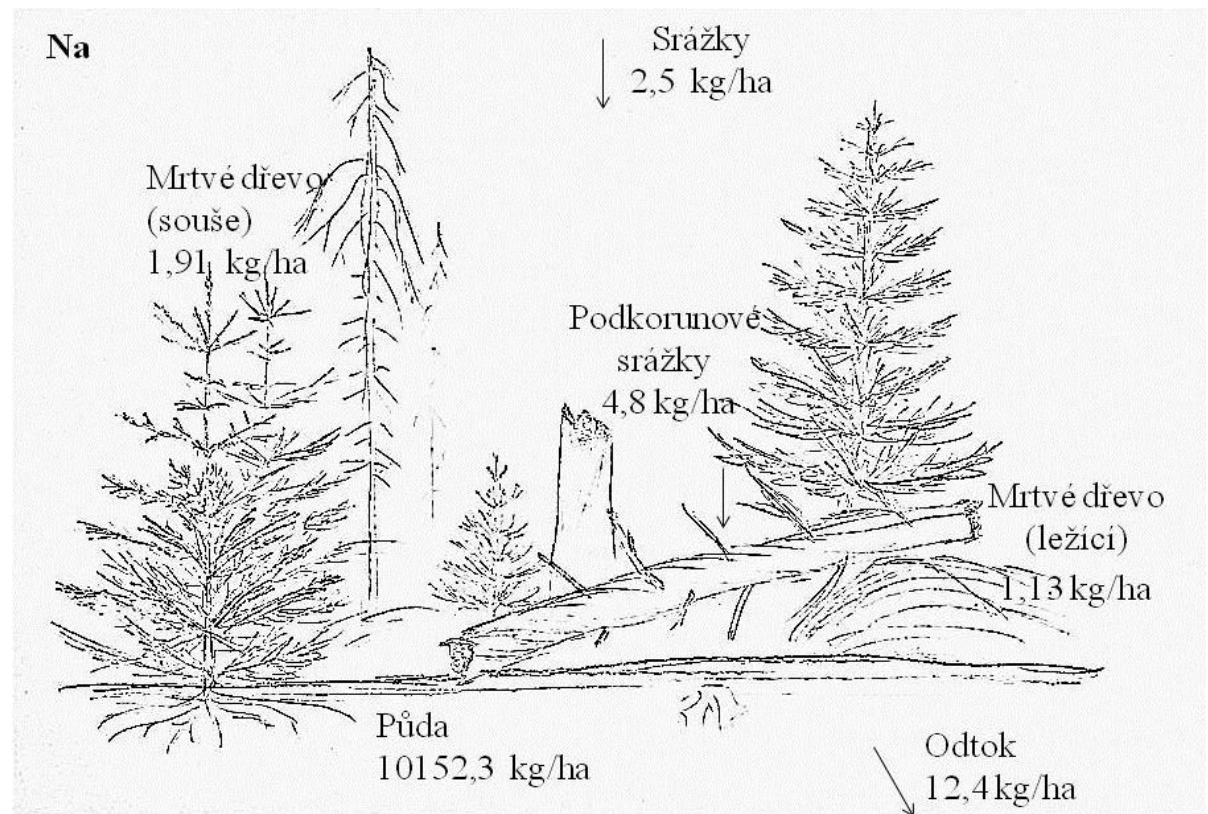
b



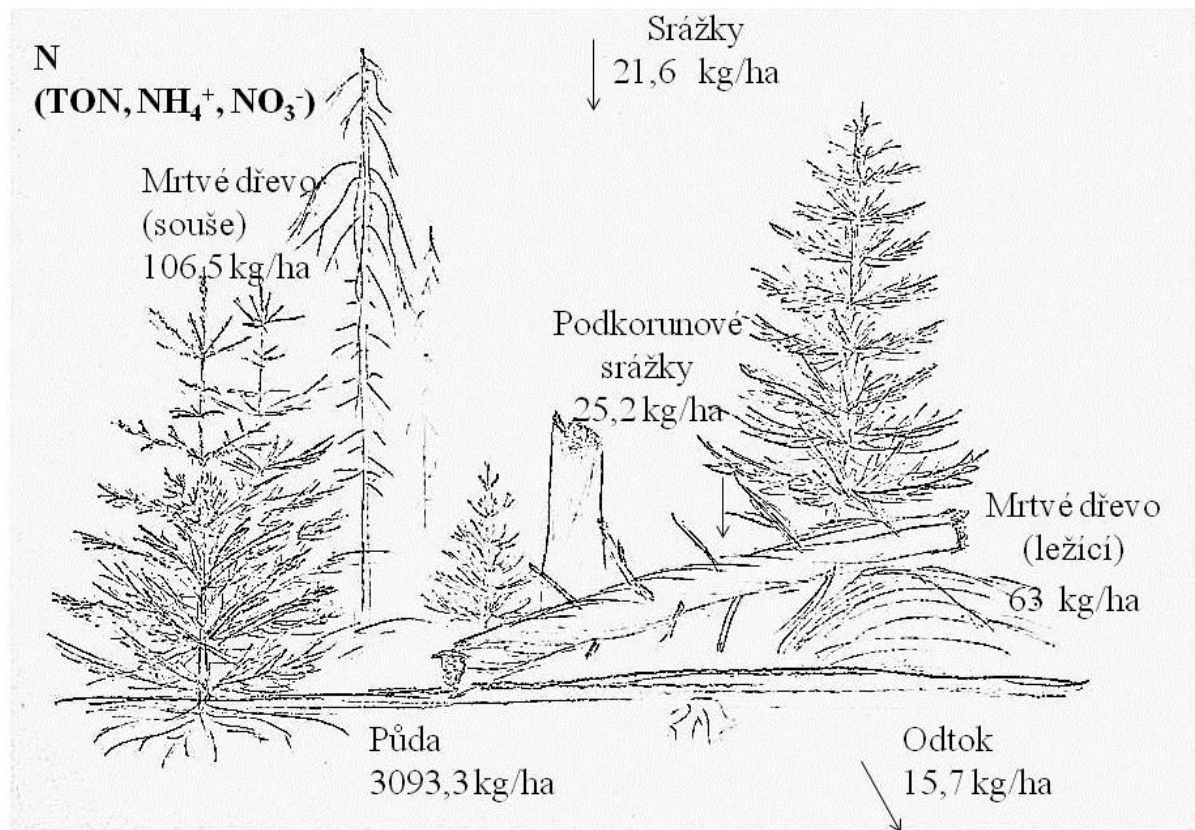
c



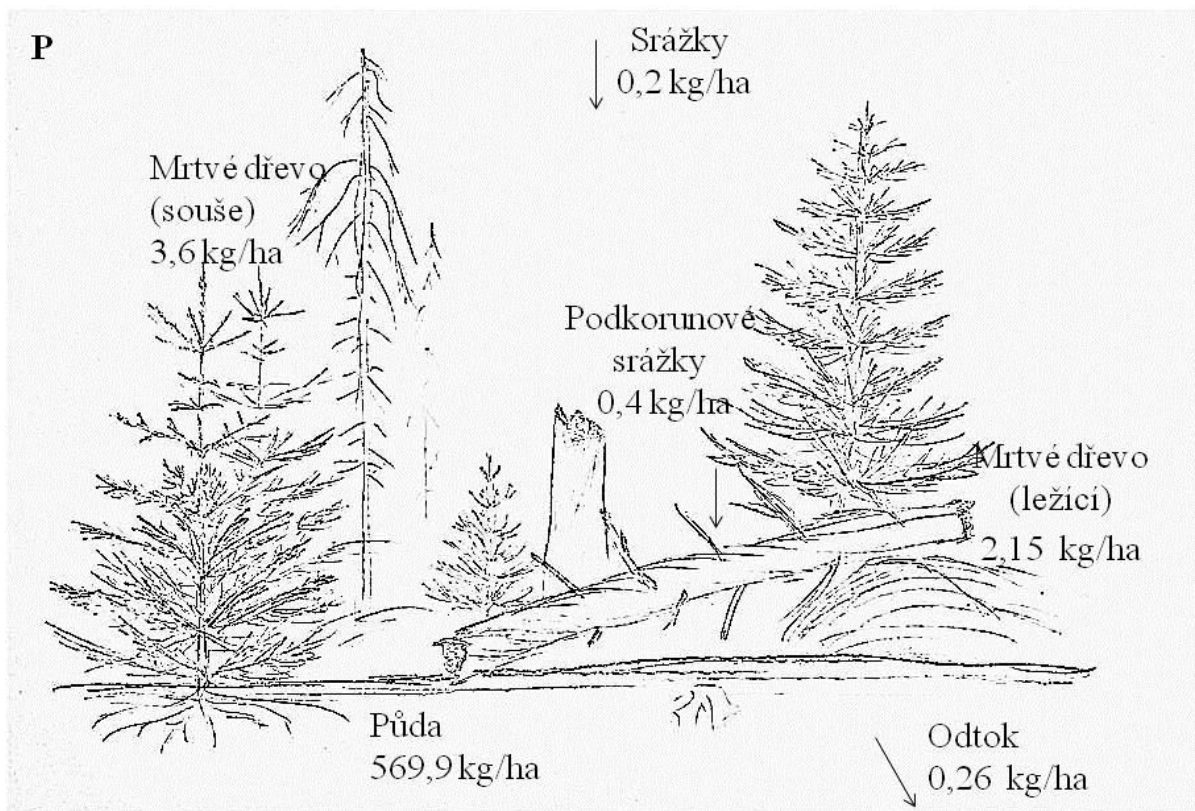
d



e



f



Obr 10 a – f. Hlavní rezervotáry a toky živin. Koncentrace živin ve srážkách, podkorunových srážkách a v půdě jsou převzaty z článků Kopáček a kol., (2002, 2006, 2011). Zásoby bazických kationtů jsou vyjádřeny v jejich výměnné (iontové) formě s výjimkou mrtvého dřeva, ve kterém je vyjádřen jejich celkový obsah.

4.5. Dekompoziční pokus

Průběh respirace v laboratorním pokusu byl velmi málo ovlivněn stupněm rozkladu mrtvého dřeva. Průměrná rychlost respirace byla vyšší u vzorků ve vyšším stupni rozkladu. Každý vzorek dřeva má vlastní rychlost respirace, která může záviset na konkrétních organismech a houbách, které se na daném kusu dřeva vyskytují. Výskyt a vývoj těchto organismů byl během dekompozičního pokusu dobře pozorovatelný (viz obr. 11.)



Obr 11 Ilustrační obrázek vzorku mrtvého dřeva.

Další zkoumanou oblastí týkající se mrtvého dřeva je míra, kterou se mrtvé dřevo rozkládá. Krankina a Harmon 1995 a Naesset 1999 odhadují míru rozkladu pro smrk ztepilý $0,034 \text{ rok}^{-1}$ původní hmotnosti, Krankina a Harmon uvádí konstanty míry rozkladu pro *Pinus sylvestris* a *Betula pendula* $0,033$ původní hmotnosti rok^{-1} a $0,045$ původní hmotnosti rok^{-1} (Naesset 1999). Po 21 letech došlo ke ztrátě 50% počáteční hmoty u smrku (Herrmann 2015), při shodné rychlosti dekompozice, by za 42let došlo k úplné ztrátě původní hmoty a dřevo by se rozložilo celé. Johnson a kol., 2014 se ve své studii věnuje studiu dekompozice javoru (*Acer saccharum*), buku (*Fagus grandifolia*) a břízy (*Betula alleghaniensis*) v New Hampshire v USA. Kmeny buku (*fagus grandifolia*) mají nejkratší poločas rozpadu – 7,2 let ($0,097 \text{ rok}^{-1}$), a bříza (*Betula alleghaniensis*) nejdelší 10,7let ($0,065 \text{ rok}^{-1}$), mezi nimi je javor (*Acer saccharum*) s mírou rozkladu $0,079$ původní hmotnosti rok^{-1} . Z rychlosti respirace zjištěné v této práci byla doba rozkladu mrtvého dřeva odhadnuta na 34 až 46 let v závislosti na stupni rozkladu. Vzhledem k tomu, že rychlost dekompozice klesala v průběhu celého experimentu, lze předpokládat, že vzorkováním mrtvého dřeva došlo k vytvoření podmínek příznivých pro rychlejší dekompozici mrtvého dřeva (ve srovnání s podmínkami panujícími v celých kmenech v horském

smrkovém ekosystému). Výsledný odhad je tedy nutné považovat za dolní hranici odhadu, čemuž napovídá i malý rozdíl mezi dobou trvání rozkladu mrtvého dřeva v nízkém a nejpokročilejším stadiu rozkladu.

Předpoklad, že se z vzorků mrtvého dřeva v nejméně rozloženém stupni rozkladu uvolňuje CO₂ více než ze vzorků ve 2. stupni rozkladu se potvrdil.

4.6. Zásoba prvků v mrtvém dřevě v horském smrkovém lese

Na výzkumných plochách na Trojmezné byl v roce 2016 stanoven objem mrtvého dřeva na 613 m³/ha a objem ležících kmenů 228 m³/ha (Červenka a kol., 2016), z těchto uvedených dat a mnou zjištěných dat byla spočtena celková zásoba prvků na 1 ha horského smrkového lesa na Trojmezné. Zjištěná množství prvků v mrtvém dřevě na 1 ha plochy jsou uvedena v Tab. 4.

Tab. 4. Zásoby sledovaných prvků na 1ha horské smrčiny v ležícím a ve veškerém mrtvém dřevě.

	ležící mrtvé dřevo	všechno dřevo
C [kg/ha]	29334,07	78867,49
N [kg/ha]	63,04	169,50
P [kg/ha]	2,15	5,79
K [kg/ha]	23,35	62,77
Na [kg/ha]	1,13	3,04
Ca [kg/ha]	74,26	199,65
Mg [kg/ha]	9,08	24,41
Al [kg/ha]	4,56	12,26
Mn [kg/ha]	7,20	19,35
Fe [kg/ha]	3,73	10,04

Objem tlejícího dřeva se v evropských přirozených lesích pohybuje často v rozmezí 50 - 120 m³/ha (Bobic a kol., 2005) s hodnotami až 160 m³/ha (Bobic, 2002). Objem tlejícího dřeva na sledovaných plochách v horských smrčínách Krkonoš, Šumavy, Jeseníků a Beskyd se pohyboval od 100 m³/ha do 450 m³/ha, relativně vyjádřeno tvořilo tlející dřevo 22% až 57% porostní zásoby v závislosti na stáří a stadiu vývoje porostu, resp. míře jeho poškození dalšími faktory. Absolutní počet tlejících kmenů na hektar se pak nejčastěji pohyboval od 360 do cca 600 (Jankovský a kol., 2005; Jankovský 2006). Ve studii Petrillo (2015) prováděné v severní Itálii v jižním pásu Alp s temperátním až alpínským lesem se objem tlejícího dřeva pohyboval v rozmezí mezi 16 a 78 m³ ha⁻¹.

4.7. Extrakce

Hodnoty extrahovaných sloučenin byly porovnány s hodnotami koncentrací sloučenin obsažených ve srážkové vodě a nebyly zjištěny výrazné rozdíly. Koncentrace vyloužených iontů, NO_3^- a NH_4^+ ze vzorků mrtvého dřeva dosahují nízkých hodnot, koncentrace těchto látek ve srážkách uvedené v práci Kopáčka (2006) jsou vyšší, NO_3^- 0,47 mg/l a NH_4^+ 1,44 mg/l, než koncentrace než námi zjištěné koncentrace NO_3^- a NH_4^+ v odtoku ze vzorků mrtvého dřeva, podobných hodnot jako ve srážkách nabývají jen koncentrace v 5. stupni rozkladu. Průměr poměrů $\text{NH}_4\text{-N}/\text{NO}_3\text{-N}$ v odtoku z kmene uvádí ve své studii např. Bantle 2014b, kde se hodnoty poměrů se pohybovaly mezi 0,5 a 1,5, což jsou nižší hodnoty ve srovnání s výsledky této práce. Dusík uvolňovaný z tlejícího dřeva pravděpodobně zvyšuje úživnost půdy v okolí tlejícího kmene jen velmi mírně, avšak v podmínkách málo úživného horského ekosystému může mít i malé zvýšení dostupnosti N důležitý význam pro ekosystém.

5. ZÁVĚR

V diplomové práci jsem zkoumala koncentrace prvků v tlejícím dřevě v prostředí horského smrkového lesa, a dále jsem sledovala množství během dekompozičního pokusu uvolňovaného CO_2 a koncentrace iontů NO_3^- , NH_4 a PO_4^{3-} vyplavovaných ze vzorků mrtvého dřeva. Součástí práce bylo i stanovení objemové hmotnosti mrtvého dřeva. Koncentrace analyzovaných prvků se vyznačovaly velkou variabilitou, některé prvky jako Na, Mn byly ve vzorcích mrtvého dřeva ve velmi malých koncentracích. Moje výsledky potvrdily, že koncentrace N a P v kmenech mrtvého dřeva se zvyšují s postupující dekompozicí dřeva. Nárůst koncentrací N a P může být významně ovlivňován houbami, které se v mrtvém dřevě vyskytují. S postupující dekompozicí se snižují koncentrace některých živin (např. K, Mn). Čím více rozložené vzorky tím více se uvolnilo z mrtvého dřeva vodou vyluhovaných iontů. Rychlost respirace C byla nejrychlejší na počátku dekompozičního pokusu (od počátku pokusu do 24. dne) a s postupujícím časem se snižovala, nezávisle na stupních rozkladu mrtvého dřeva. Vyluhované ionty NO_3^- , NH_4 a PO_4^{3-} měly vyšší koncentrace u více rozložených vzorků než u méně rozložených. Z mých výsledků vyplývá, že ponechání odumřelých kmenů dřeva v lesním ekosystému má pozitivní vliv na biochemické cykly a může ovlivnit zásoby živin v lese i v půdě. Dekompoziční pokus dále pokračuje na Jihočeské univerzitě v Českých Budějovicích, bude doplněn o analýzu mikrobiálních společenstev, která se na vzorcích mrtvého dřeva vyskytovala. V kombinaci s výsledky, které předkládám v této práci, vytvoří soubor dat popisujících proces dekompozice mrtvého dřeva.

Dekompoziční pokus dále pokračuje na Jihočeské univerzitě v Českých Budějovicích, bude doplněn o analýzu mikrobiálních společenstev, které se na vzorcích mrtvého dřeva vyskytovaly a v kombinaci s mými výsledky, které předkládám v této práci, vytvoří velmi hodnotný soubor dat popisujících proces dekompozice mrtvého dřeva.

6. LITERATURA

- Abbott, D. T., Crossley, D. A., 1982. Woody litter decomposition following clearcutting. *Ecology*, 63: 35–42.
- Alban, D.H., Pastor, J., 1993. Decomposition of aspen, spruce, and pine boles on two sites in Minnesota. *Can. J. For. Res.* 23: 1744-1749.
- Albrecht, J., Albrechtová, A., Balda, P., Beneš, J., Benešová, D., Beran, M., Berka, R., Brojířová E., Bufka, L., Bufková I., Bureš, J., Flašar, J., Gutzerová, N., Hátle, M., Hlásek, J., Holec, J., Hubený, P., Chábera, S., Kadera, J., Kloubec, B., Kotlaba, F., Kratochvílová, I., Křivan, V., Křivancová, S., Kunc, P., Lett, P., Lippl, L., Ložek, V., Máca, J., Majer, J., Mánek, J., Mašková, Z., Matoušková, M., Mertlík, J., Novák, V., Novotná, E., Palice, Z., Petruš, J., Procházka, I., Pykal, J., Rudlová, M., Skolek, M., Smejkal, Z., Stíbal, F., Storm, V., Ševčík, J., Šipan, F., Šiška, P., Šraitová, D., Toman, R., Tomášek, M., Vavruška, F., Urban, F., Vydrová, A., Zatloukal, V., Zelenková, E., 2003: Českobudějovicko. In: Mackovčín P. a Sedláček M. (eds.): Chráněná území ČR, svazek VIII. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha, 808 pp.
- Bače, R., 2016. Mrtvé dřevo klíčem k biodiverzitě lesa. Fórum ochrany přírody 02/2016.
- Bače, R., Svoboda, M., 2016. Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích. Lesnický průvodce 6/2016, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti. Strnady.
- Bade, C., Jacob, M., Leuschner, Ch., Hauck, M., 2015. Chemical properties of decaying wood in an old-growth spruce forest and effects on soil chemistry. *Biogeochemistry* (2015) 122:1–13.
- Bantle, A., Borken, W., Ellerbrock, R. H., Schulze, E. D., Weisser, W. W., Matzner, E., 2014a. Quantity and quality of dissolved organic carbon release from coarse wood y debris of different tree species in the early phase of decomposition. *Forest Ecology and Management* 329, 287-294.
- Bantle, A., Borken, W., Matzner, E., 2014b. Dissolved nitrogen release from coarse woody debris of different tree species in the early phase of decomposition. *Forest Ecology and Management* 334, 277-283.
- Boddy, L., Watkinson, S.C., 1995. Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution. *Can. J. Bot.* 73(S1): 1377–1383.
- Bond-Lamberty, B, Wang, C., Gower, ST., 2002. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *J Geophys Res Atmos* 108: WFX1-1–WFX1-10.
- Brais, S., Pare, D., Lierman, C., 2006. Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances. *Can. J. For. Res.* 36:2331–2340.
- Briffa, K.R., P.D. Jones, F.H. Schweingruber and T.J. Osborn. 1998. Influence of volcanic eruptions on Northern hemisphere summer temperatures over the past 600 years. *Nature* 393:450–455.
- Briffa, K.R., P.D. Jones, F.H. Schweingruber, S.G. Shiyatov and E.R. Cook. 1995. Unusual twentieth-century summer warmth in a 1000-year temperature record from Siberia. *Nature* 376:156–159.

- Butler, R., Patty, L., Le Bayon, R., Guenat, C., Schlaepfer, R., 2007. Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe. *Forest Ecology and Management* 242 (2007) 791–799.
- Carpenter, S.E., Harmon, M.E., Ingham, E.R., Kelsey, R.G., Lattin, J.D., Schowalter, T.D., 1988. Early patterns of heterotroph activity in conifer logs. *Proc R Soc Edinb* 94B:33–43.
- Castro, J., Allen, C.D., Molina-Morales, M., Marañón-Jiménez, S., Sánchez-Miranda, A., Zamora, R., 2011. Salvage logging versus the use of burnt wood as a nurse object to promote postfire tree seedling establishment. *Restoration Ecol.* 19: 537–544.
- Creed, I.F., Morrison, D.L., Nicholas, N.S., 2004. Is coarse woody debris a net sink or source of nitrogen in the red spruce – Fraser fir forest of the southern Appalachians, U.S.A.?
- Currie, W.S., Nadelhoffer, K.J., 2002. The imprint of land-use history: patterns of carbon and nitrogen in downed woody debris at the Harvard forest. *Ecosystems* 5, 446–460.
- Červenka, J., Bače, R., Zenáhlíková, J., Svoboda, M., 2016. Změny porostní struktury, množství a kvality mrtvého dřeva v horské smrčtině po velkoplošné disturbanci. *ZPRÁVY LESNICKÉHO VÝZKUMU*, 61, 2016 (4): 254-261.
- D'Arrigo, R.D., G.C. Jacoby and R.M. Free. 1992. Tree ring width and maximum latewood density at the North American tree line: parameters of climate change. *Can. J. For. Res.* 22:1290–1296.
- Daniels, L.D., Dobry, J., Klinka, K., Feller, M.C., 1997. Determining year of death of logs and snags of *Thuja plicata* in southwestern coastal British Columbia. *Can. J. For. Res.* 27: 1132–1141.
- de Mendiburu, F., 2016. Package „agricolae“. *Statistical Procedures for Agricultural Research*, version 1.2-4.
- Fahey, T.J., 1983. Nutrient dynamics of above-ground detritus in lodgepole pine (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*) ecosystems, southeastern Wyoming. *Ecol. Monogr.* 53: 51–72.
- Forrester, J.A., Mladenoff, D.J., D'Amato, W.D., Fraver, S., Lindner, D. L., Brazee, N. J., Clayton, M.K., Gower, S.T., 2015. Temporal trends and sources of variation in carbon flux from coarse woody debris in experimental forest canopy openings. *Oecologia* 179:889–900.
- Foster, J.R., Lang, G.E., 1982. Decomposition of red spruce and balsam fir boles in the White Mountains of New Hampshire. *Can. J. For. Res.* 12: 617–626.
- Freschet, G. T., Weedon, J.T., Aerts, R., Jurgens, R. van Hal, J.R., Cornelissen, J.H.C., 2012. Interspecific differences in wood decay rates: insights from a new short-term method to study long-term wood decomposition. *Journal of Ecology*, 100, 161–170.
- Friedrich, S., Konietschke, F., Pauly, M., 2016. Package „MANOVA.RM“. *Analysis of Multivariate Data and Repeated Measures Designs*, version 0.0.4.
- Gough, C.M., Vogel, C.S., Kazanski, C., Nagel, L., Flower, C.E., Curtis, P.S., 2007. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest. *For Ecol Manag* 244:60–67
- Grier, C.C., 1978. A *Tsuga heterophylla* – *Picea sitchensis* ecosystem of coastal Oregon: decomposition and nutrient balances of fallen logs. *Can. J. For. Res.* 8: 198–206.

- Hafner, S.D., Groffman, P.M., 2005. Soil nitrogen cycling under litter and coarse woody debris in a mixed forest in New York State. *Soil Biol. Biochem.* 37, 2159–2162.
- Hafner, S.D., Groffman, P.M., Mitchell, M.J., 2005. Leaching of dissolved organic carbon, dissolved organic nitrogen, and other solutes from coarse woody debris and litter in a mixed forest in New York State. *Biogeochemistry* 74, 257–282.
- Harmon, M. E., Hua, Ch., 1991. Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. *BioScience* Vol. 41 No.9 : 604 – 610.
- Harmon, M.E., Bond-Lamberty, B, Tang, J, Vargas, R., 2011. Heterotrophic respiration in disturbed forests: a review with examples.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K., Jr., Cummins, K.W., 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 15: 133–302.
- Harmon, M.E., Krankina, O.N., Sexton, J., 2000. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Can. J. For. Res.* 30: 76–84.
- Harmon, M.E., Sexton, J., 1995. Water balance of conifer logs in early stages of decomposition. *Plant Soil*, 172: 141–152.
- Harmon, M.E., Sexton, J., Caldwell, B. A., Carpenter, S.E., 1994. Fungal sporocarp mediated losses of Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P and Zn from conifer logs in the early stages of decomposition. *Can. J. For. Res.* 24: 1883-1893.
- Herrmann, S., Kahl, T., Bauhus, J., 2015. Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species, *Forest Ecosystems* 2:27.
- Herrmann, S., Prescott, C.E., 2008. Mass loss and nutrient dynamics of coarse woody debris in three Rocky Mountain coniferous forests: 21 year results. *Can. J. For. Res.* 38: 125–132.
- Holeksa, J., 2001. Coarse woody debris in Carpathian subalpine spruce forest. *Rorstw. Cbl.* 120, 256-270.
- Holub, M. S., Spears, J. D. H., Lajtha, K., 2001 A reanalysis the nutrient dynamics of coniferous coarse woody debris. *Can. J. For. Res.* 31: 1894 – 1902.
- Hughes, M.K., F.H. Schweingruber, D. Cartwright and P.M. Kelly. 1984. July–August temperature at Edinburgh between 1721 and 1975 from tree-ring density and width data. *Nature* 308:341–344.
- Chen, H., 1989. Studies on tree mortality and log decomposition of main species in conifer-deciduous mixed forest on Changbai Mountain Reserve. M.S. thesis, Academia Sinica, Shenyang, People's Republic of China.
- Chytrý, M., Kučera, T. Kočí, M. (eds.) (2001): Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Janda, P., Bače, R., Svoboda, M., Starý, M., 2010. Věková a prostorová struktura horského smrkového lesa v I. zóně „Trojmezí“ v NP Šumava, *Silva Gabreta* 16 (1), p. 43–59.

- Jankovský, L., 2006. Analýza postupů ponechávání dřeva k zetlení. Studie Ministerstvo životního prostředí, Vršovická 65, 100 10 Praha 10, smlouva č. 620__05 z hlediska vlivu na biologickou rozmanitost.
- Johnson, E.A., Greene, D.F., 1991. A method for studying dead bole dynamics in *Pinus contorta* var. *latifolia* – *Picea engelmannii* forests. *J. Veg. Sci.* **2**: 523–530.
- Johnson, Ch. E., Siccama, T.G., Denny, E. G., Koppers, M.M., Vogt, D.J., 2014. In situ decomposition of northern hardwood tree boles: decay rates and nutrient dynamics in wood and bark *Can. J. For. Res.* **44**: 1515–1524 (2014).
- Kopáček, J., Kaňa J., Šantrůčková, H., Porcal, P., Hejzlar, J., Pícek, T., Veselý, J., 2002. Physical, chemical and biochemical properties of soils in watersheds of the Bohemian Forest lakes: I. Plešné Lake. *Silva Gabreta* **8**, 43-66.
- Kopáček, J., Turek, J., Hejzlar, J., Porcal, P., 2011: Bulk deposition and throughfall fluxes of elements in the Bohemian Forest (central Europe) from 1998 to 2009. *Boreal Env. Res.* **16**: 495-508.
- Kopáček, J., Turek, J., Hejzlar, J., Kaňa, J., & Porcal, P., 2006. Element fluxes in watershed-lake ecosystems recovering from acidification: Plešné Lake, the Bohemian Forest, 2001–2005. *Biologia, Bratislava* **61** (Suppl.20): S427-S440.
- Krankina, O.N., Harmon, M.E., Griazkin, A.V., 1999. Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level. *Can. J. For. Res.* **29**(1): 20–32. doi:10.1139/x98-162.
- Kuehne, C., Donath, C., Müller-Using, S.I., Bartsch, N., 2008. Nutrient fluxes via leaching from coarse woody debris in a *Fagus sylvatica* forest in the Solling Mountains, Germany. *Can. J. For. Res.* **38**(9): 2405–2413.
- Kulakowski, D., Bebi, P., 2004. Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen* **47–54**.
- Laiho, R., Prescott, C. E., 2004. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Can. J. For. Res.* **34**, 763-777.
- Laiho, R., Prescott, C.E., 1999. The contribution of coarse woody debris to carbon, nitrogen, and phosphorus cycles in three Rocky Mountain coniferous forests. *Can. J. For. Res.* **29**(10): 1592–1603.
- Lambert, R.L., Lang, G.E., Reiners, W.A., 1980. Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. *Ecology*, **61**: 1460–1473.
- Linder, P., 1998. Structural changes in two virgin boreal forest stands in central Sweden over 72 years. *Scandinavian Journal of Forest Research* **13**: 451–461.
- Marañón-Jiménez, S., Castro, J., Fernández-Ondoño, E. Allen, C.D., 2013a. Charred wood remaining after a wildfire as a reservoir of macro-and micronutrients in a Mediterranean pine forest. *Intern. J. Wildl. Fire* **22**: 681–695.

- Marra, J.L., Edmonds, R.L., 1994. Coarse woody debris and forest floor respiration in an old-growth coniferous forest on the Olympic Peninsula, Washington, USA. *Can. J. For. Res.* **24**: 1811–1817.
- Means, J.E., MacMillan, P.C., Cromack, K.Jr., 1992. Biomass and nutrient content of Douglas-fir logs and other detrital pools in an old-growth forest, Oregon, U.S.A. *Can. J. For. Res.* **22**: 1536–1546
- Míchal, I., Petříček, V., 1999. *Péče o chráněná území II. Lesní společenstva*. Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny ČR: 713s.
- Mooshammer, M., Wanek, W., Zechmeister-Boltenstern, S., Richter, A., 2014. Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources: mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Front. Microbiol.* **5**: 22.
- Morris, M.D., Scott, A., Wiebe, S.A., Luckai, N.J., Reid, D.E.B., 2015. Nutrient retention and leaching potential of coarse wood bolts collected from logged and burned upland boreal sites: a greenhouse misting experiment. *Boreal environment research* **20**: 45-61.
- Naasset, E., 1999. Relationship between relative wood density of *Picea abies* logs and simple classification systems of decayed coarse woody debris. *Scan. J. For. Res.* **14**: 454–461.
- Ohtsuka, T., Shizu, Y., Yashiro, Y., Shugang, J., Iimura, Y., Koizumi, H., 2014. Role of coarse woody debris in the carbon cycle of Takayama forest, central Japan. *Ecol Res* **29**: 91-101.
- Oswalt, S., Brandeis, T., Woodall, C., 2008. Contribution of dead wood to biomass and carbon stocks in the Caribbean: St. John, US Virgin Islands. *Biotropica* **40** (1), 20–27.
- Palviainen, M., Laiho, R., Mäkinen, H., Finér, L., 2008. Do decomposing Scots pine, Norway spruce, and silver birch stems retain nitrogen? *Can. J. Forest Res.* **38**, 3047–3055.
- Parker, M.L. and W.N.S. Henschel. 1971. The use of Engelmann spruce latewood density for dendrochronological purposes. *Can. J. For. Res.* **1**:90–98.
- Pouska, V., Lepš, J., Svoboda, M., Lepšová, A., 2011. How do log characteristics influence the occurrence of wood fungi in a mountain spruce forest?, *Fungal Ecology* **4**: 201-209.
- Pouska, V., Svoboda, M., Lepšová, A., 2010. The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *Eur J Forest Res* **129**:219–231.
- Powers, J.S., Sollins, P., Harmon, M.E., Jones, J.A. 1999. Plant–pest interactions in time and space: a douglas-fir bark beetle outbreak as a case study. *Landsc. Ecol.* **14**: 105–120.
- Preston, M.D., Smemo, K.A., McLaughlin, J.W., Basiliko, N., 2012. Peatland microbial communities and decomposition processes in the James Bay Lowlands, Canada. *Front Microbiol.* **3**, 70.
- R development Core Team, 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vídeň, Rakousko, <http://www.r-project.org/>
- Rock, J., Badeck, F.W., Harmon, M. E., 2008. Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources. *Eur J Forest Res.*

- Schroeder, M., L. Lindelöw, A., 2002: Attacks on living spruce trees by bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 4: 47–56.
- Schweingruber, F.H., H.C. Fritts, O.U. Bräker, L.G. Drewand E. Schär. 1978. The X-ray technique as applied to dendroclimatology. *Tree Ring Bull.* 38:61–91.
- Sippola, A.L., Renvall, P., 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: a 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115 (2): 183–201.
- Sippola, A.-L., Siitonen, J., and Kallio, R., 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scand. J. For. Res.* **13**: 204–214.
- Sollins, P., Cline, S.P., Verhoeven, T., Sachs, D., Spycher, G., 1987. Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forests. *Can. J. For. Res.* **17**: 1585–1595.
- Spears, J.D., Holub, S.M., Harmon, M.E., Lajtha, K., 2003. The influence of decomposing logs on soil biology and nutrient cycling in an old-growth mixed coniferous forest in Oregon, USA. *Can. J. Forest Res.* 33, 2193–2201.
- Spies, T.A., Franklin, J.F., Thomas, T.B., 1988. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology*, **69**: 1689–1702.
- Sturtevant, B.R., Bissonnette, J.A., Long, J.N., Roberts, D.W., 1997. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecol. Appl.* **7**: 702–712.
- Svoboda, M., 2005: Trojmezský prales: realita nebo mýtus? *Živa*, 4: 190–192.
- Svoboda, M., 2005b. Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezské ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. *Silva Gabreta* vol. 11 (1) p. 43–62 Vimperk.
- Svoboda, M., 2008. Mrtvé dřevo – přehled dosavadních poznatků. Editor K. Matějka Průběžná zpráva za řešení projektu 2B06012 Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě v roce 2006. Praha. Národní program výzkumu II, program Zdravý a kvalitní život. Doba řešení 2006-2011 /
- Svoboda, M., Pouska, V., 2008. Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *Forest Ecology and Management* 255 (2008) 2177–2188.
- Svoboda, M., Pouska, V., 2009. Význam a funkce tlejícího dřeva v horských lesích v NP Šumava. Průběžná zpráva za řešení projektu 2B06012 *Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě* v roce 2008. Editor K. Matějka. Praha
- Teodosiu, M., Bouriaud, O.B., 2012. Deadwood specific density and its influential factors: A case study from a pure Norway spruce old-growth forest in the Eastern Carpatians, *Forest Ecology and Management* 283, p 77-85.
- Tolasz, R., Míková, T., Valeriánová, A., Voženilek, V., (eds). 2007. Climate atlas of Czechia. Czech Hydrometeorological Institute, Praha Olomouc
- Wells, J.M., Boddy, L. 1990. Wood decay, and phosphorus and fungal biomass allocation, in mycelial cord systems. *New Phytol.* **116**(2): 285–295.

- Wiebe, S., Morris, D.M., Luckai, N.J., Reid, D.E.B., 2014. The influence of coarse woody debris on soil carbon and nutrient pools fifteen years after clearcut harvesting in black spruce-dominated stands in northwestern Ontario, Canada. *Ecoscience* 21: 11–20.
- Yatskov, M., Harmon, M.E., Krankina, O.N., 2003. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Can J For Res* 33:1211–1226.
- Yavitt, J.B., Fahey, T.J., 1982. Loss of mass and nutrient changes of decaying woody roots in lodgepole pine forests, southeastern Wyoming. *Can. J. Forest Res.* 12, 745–752.