

Katedra ekologie a životního prostředí

Přírodovědecká fakulta

Univerzita Palackého v Olomouci



**Vliv managementových opatření na půdní prostředí lesních
ekosystémů**

Mgr. Petra Hanáková Bečvářová

Disertační práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Ph.D. v oboru

Ekologie

Olomouc 2022

Hanáková Bečvářová P. 2022. Vliv managementových opatření na půdní prostředí lesních ekosystémů [doktorská disertační práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci. 129 s. 2 přílohy, česky.

Abstrakt

Lesní ekosystémy jsou velmi komplexní a úzce propojené systémy, které se vyznačují významným potenciálem v sekvestraci uhlíku. Lidské zásahy v rámci hospodaření v lesních porostech dlouhodobě ovlivňují nejen strukturu lesa, ale také půdní prostředí a procesy v něm probíhající. V posledních letech se lesní ekosystémy navíc potýkají s projevy a dopady klimatické změny, které jsou obzvláště patrné ve smrkových porostech pěstovaných mimo jejich ekologické optimum projevující se jejich chřadnutím a odumíráním. Problematika udržitelného lesního hospodaření a jeho adaptace na změnu klimatu za současné stabilní sekvestrace uhlíku jsou tak velmi aktuální témata.

Tato práce je proto zaměřena na posouzení vlivu managementových opatření na půdní prostředí se zaměřením na obsah, dynamiku a schopnost sekvestrace půdního organického uhlíku (TOC) v různých typech lesních porostů a různých stanovištních podmínkách. Přičemž vliv managementů byl sledován prostřednictvím změn ve vybraných porostních charakteristikách.

Z hlediska dynamiky zásoby uhlíku v půdě bylo zjištěno, že obsah TOC se v průběhu života porostů mění, a věk porostů je významnou charakteristikou pro sekvestraci uhlíku s přímou vazbou na prováděné managementy. S ohledem na sekvestraci uhlíku by bylo vhodné provádět potenciální přeměnu smrkových porostů trpících chřadnutím a odumíráním v rámci managementu mýtní těžby ve věku porostů kolem 80 let (81–120 let). Zatímco v přirozeně se vyskytujících porostech s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin ve srovnatelných polohách (nižší a střední polohy), by bylo z hlediska sekvestrace uhlíku vhodnější provádět mýtní těžbu spíše ve starších porostech ve věku 141 let a více let. Také zakmenění porostů mělo vliv na obsah TOC, přičemž rozvolněné porosty vykazovaly vyšší potenciál v sekvestraci uhlíku ve srovnání s plně zapojenými porosty.

Z dosažených výsledků lze konstatovat, že přirozené porosty vyšších poloh s dominancí smrku mají významnou a nezastupitelnou roli v sekvestraci uhlíku. Dále lze konstatovat, že přirozeně se vyskytující listnaté porosty (s majoritním podílem buku a dubu) v nižších a částečně středních polohách jsou z hlediska schopnosti sekvestrace uhlíku, ale také

adaptability na změnu klimatu, považovány za potenciálně vhodnou náhradu odumírajících smrkových porostů pěstovaných mimo své ekologické optimum.

Managementová opatření prováděná v lesních porostech tak lze považovat za jednu z cest jak optimalizovat a adaptovat hospodaření v lesích na probíhající změnu klimatu za současného plnění všech funkcí lesa.

Klíčová slova: půdní organický uhlík, sekvestrace uhlíku, lesní porost, klimatická změna

Tento výzkum byl podporován v rámci projektu IGA (IGA 2015008) Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci.

Hanáková Bečvářová P. 2022. Influence of management measures on the soil environment of forest ecosystems [doctoral dissertation]. Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc. 129 p. 2 appendices, in Czech.

Abstract

Forest ecosystems are complex and closely interconnected systems with a significant potential for carbon sequestration. Human interventions within forest management have long affected not only the structure of the forest but also the soil environment and the processes taking place in it. In addition, in recent years, forest ecosystems have been facing the effects and impacts of climate change, which are particularly evident in spruce stands grown outside their ecological optimum, reflected in their decay and dying. The issue of sustainable forest management and its adaptation to climate change in the current stable carbon sequestration are thus very topical issues.

This work is therefore focused on assessing the impact of management measures on the soil environment with a focus on the content, dynamics, and ability to sequester soil organic carbon (SOC) in different types of forest stands and different site conditions. The influence of management was studied through changes in selected stand characteristics.

In terms of soil carbon stock dynamics, it was found that the SOC content changes during the life of the stands, and the age of the stands is an important characteristic for carbon sequestration with a direct link to the performed management. Regarding to carbon sequestration, it would be appropriate to carry out a potential conversion of spruce stands suffering from decay and dying within the management of the main felling at the age of stands around 80 years (81-120 years). While in naturally occurring stands with 50-100% representation of deciduous trees in comparable positions (lower and middle elevations), in terms of carbon sequestration, it would be more appropriate to carry out the main felling in older stands aged 141 years and older. The density of stocking of the stands also had an effect on the TOC content, with the stands with lower values of density of stocking (sparse stands) showing a higher potential in carbon sequestration compared to the stands with a full density of stocking.

From the achieved results it can be stated that natural stands of higher elevations with spruce dominance have a significant and irreplaceable role in carbon sequestration. Furthermore, naturally occurring deciduous stands (with a majority of beech and oak) in

lower and partly middle elevations are considered in terms of carbon sequestration ability, but also their adaptability to climate change, as a potentially suitable replacement for dying spruce stands grown outside their ecological optimum.

Management measures conducted in forest stands can thus be considered as one of the ways how to optimize and adapt forest management to the ongoing climate change while fulfilling all the functions of the forest.

Keywords: soil organic carbon, carbon sequestration, forest stand, climate change

This research was supported within IGA project (IGA 2015008) of the Faculty of Science of Palacký University in Olomouc.

Prohlášení: Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma „Vliv managementových opatření na půdní prostředí lesních ekosystémů“ vypracovala samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury.

Souhlasím, aby moje práce byla uveřejněna v souladu s §47b zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách ve znění pozdějších předpisů a v souladu s platnou Směrnicí o zveřejňování vysokoškolských závěrečných prací.

V Olomouci dne 21. 6. 2022

.....
Mgr. Petra Hanáková Bečvářová

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému školiteli prof. Dr. Ing. Bořivoji Šarapatkovi, CSc. za vedení mé disertační práce, a také za jeho ochotu, podporu, cenné rady, trpělivost a věnovaný čas nejen při vypracovávání této práce a souvisejících publikací, ale po dobu celého studia. Dále především svému manželovi a také synovi, kteří mi věnovali potřebný čas a klid pro tvorbu této práce a tolerantně přehlíželi občasné nedostatky v domácnosti. V neposlední řadě také celé rodině a několika přátelům za celkovou podporu a ochotu pohlídat synka.

Obsah

Seznam publikací	11
Seznam obrázků	12
Seznam tabulek	14
1. ÚVOD	15
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	17
2.1 Půdní uhlík, sekvestrace uhlíku v půdě	17
2.1.1 Význam uhlíku v půdě a faktory ovlivňující jeho obsah	17
2.1.2 Stanovení obsahu uhlíku v půdě	18
2.2 Lesní půda v širším pojetí	20
2.2.1 Role lesních ekosystému v sekvestraci uhlíku	20
2.2.2 Vliv druhové skladby lesa na obsah uhlíku	22
2.2.3 Vliv dosavadních způsobů hospodaření v lesích na změnu druhové skladby	25
2.2.4 Managementová opatření v lesních ekosystémech a jejich vliv na obsah uhlíku v půdě	28
2.2.5 Vztah a vliv managementových opatření na porostní charakteristiky	37
2.3 Změna klimatu	41
3. HYPOTÉZY A CÍLE PRÁCE	46
4. MATERIÁL A METODIKA	48
4.1 Vstupní data a popis studovaného území	48
4.2 Půdní vzorkování	50
4.3 Popis porostů	50
4.4 Statistické metody, zpracování dat	52
5. VÝSLEDKY	55
5.1 Obsahy TOC ve studovaných typech porostů	55
5.2 Vliv sledovaných porostních charakteristik na obsah půdního organického uhlíku	56
5.2.1 Porosty s dominantním zastoupením (91–100 %) smrku ztepilého (<i>Picea abies</i>) ..	56

5.2.2 Porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (<i>Picea abies</i>) a porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (dubu letního <i>Quercus robur</i> a buku lesního <i>Fagus sylvatica</i>)	60
5.3 Vliv vybraných abiotických a stanovištních podmínek na obsah půdního organického uhlíku	65
5.3.1 Porosty s dominantním zastoupením (91–100 %) smrku ztepilého (<i>Picea abies</i>) ..	66
5.3.2 Porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (<i>Picea abies</i>) a porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (dubu letního <i>Quercus robur</i> a buku lesního <i>Fagus sylvatica</i>)	71
6. DISKUZE	74
6.1 Porovnání obsahu TOC v O a A horizontech	74
6.2 Abiotické a stanovištní podmínky	76
6.3 Porostní charakteristiky	78
7. ZÁVĚR	86
8. LITERATURA	88
9. PŘÍLOHY	107

Seznam publikací

Předkládaná disertační práce je založena na níže uvedených publikacích, které jsou označeny a citovány jako Přílohy I a II.

Příloha I

Bečvářová P, Horváth M, Šarapatka B, Zouhar V. 2018. Dynamics of soil organic carbon (SOC) content in stands on Norway spruce (*Picea abies*) in central Europe. *iForest* 11:734-743.

Příloha II

Hanakova-Becvarova P, Horvath M, Sarapatka B, Zouhar V. 2022. The effect of stand characteristics on soil organic carbon content in spruce and deciduous stands. *Forest Systems* 31(1):e005.

Seznam obrázků

Obrázek 1. Porovnání obsahu TOC v O a A horizontu u všech studovaných typů porostů. ...	55
Obrázek 2. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých věkových třídách porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.....	57
Obrázek 3. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zakmenění porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.....	57
Obrázek 4. Rozložení zakmenění porostů v průběhu věku (resp. věkových tříd) porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.....	58
Obrázek 5. Obsah TOC v O horizontu ve vztahu k AVB v porostech s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.	59
Obrázek 6. Obsah TOC v A horizontu ve vztahu k AVB v porostech s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.	59
Obrázek 7. Obsahy TOC v O a A horizontu ve sledovaných věkových skupinách porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého.	61
Obrázek 8. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zakmenění porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého.....	61
Obrázek 9. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zápoje porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého.....	62
Obrázek 10. Obsahy TOC v O a A horizontu ve sledovaných věkových skupinách porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin.....	63
Obrázek 11. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zápoje porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin.....	63
Obrázek 12. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zakmenění porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin.....	64
Obrázek 13. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých LVS porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.	67
Obrázek 14. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých skupinách půd porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého. PZ – podzoly; KP – kryptopodzoly; KA – kambisoly; LU – luvisoly; SG – stagnosoly.....	68

Obrázek 15. Obsahy TOC v O a A horizontu pro zastoupenou humusovou formu porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.....	69
Obrázek 16. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých LVS porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého.....	71
Obrázek 17. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých LVS porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin.....	72

Seznam tabulek

Tabulka 1. Zastoupení dřevin v druhové skladbě lesů ČR (dle MZe 2021).	28
Tabulka 2. Managementová opatření v rámci vývojových fází porostu.	29
Tabulka 3. Klimatické, stanovištní a porostní charakteristiky studovaných typů porostů.....	49
Tabulka 4. Spearmanovy korelace abiotických (klimatických) proměnných s obsahy TOC v porostech s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého ($p < 0,05$).	67

1. ÚVOD

Půda se všemi svými fyzikálními, chemickými, fyzikálně-chemickými, ale také biologickými vlastnostmi a procesy je velmi komplexní a dynamické prostředí, které je vystaveno působení řady klimatických faktorů. Takto komplexní a rozmanité prostředí proto vyžaduje detailní výzkum zaměřený často pouze na některou jeho dílčí část. Studium koloběhu uhlíku, jeho jednotlivých forem a možnosti jeho ukládání (sekvestrace) se v důsledku zvyšujících se koncentrací CO₂ a patrných projevů klimatické změny dostávají do popředí výzkumného zájmu v posledních letech (Huang et al. 2020).

Dopady probíhající klimatické změny se začínají projevovat také v lesních ekosystémech, které hrají významnou a nezastupitelnou roli v sekvestraci uhlíku jako tzv. uhlíkový sink (Ciais et al. 2008; Lorenz a Lal 2010; Wang a Huang 2020; Devi et al. 2021). Mnoho autorů zaměřilo svou výzkumnou pozornost na sledování a následné porovnávání obsahu půdního organického uhlíku (TOC) v různých typech porostů a v souvislosti s působením řady různých faktorů či parametrů prostředí. Avšak jen malá pozornost byla věnována studiu vlivu a vztahů mezi obsahem TOC a porostními charakteristikami, jako jsou věk porostu, zakmenění, zápoj porostu a další, které úzce souvisí s managementovými opatřeními prováděnými v lesních porostech. Tímto opatřením může být zásah, který souvisí s hospodářskou úpravou lesa (např. probírka, prořezávka, mýtní těžba) a je prováděn v určité vývojové fázi a věku lesního porostu, dále také přestavba porostů (ve prospěch stanovištně vhodnější dřevinné skladby), ale také ponechání porostu samovolnému vývoji. Provádění různých managementových opatření v lesních porostech tak formuje a mění strukturu a dřevinnou skladbu porostů, ale ovlivňuje také půdní prostředí.

Dřevinná skladba lesních porostů v České republice, stejně jako v celé střední Evropě, byla v průběhu historie značně změněna. Změny v druhové skladbě se významně dotkly především nižších a středních poloh (Klimo et al. 2000), kde docházelo k masivnímu nahrazování původně listnatých a smíšených porostů monokulturními smrkovými porosty velmi často intenzivně pěstovanými na nevhodných (např. na výsušných či výrazně podmáčených stanovištích) a z hlediska nadmořské výšky na primárně nepřírodných stanovištích (kolem 250 m n. m.), kde je smrk mimo své ekologické optimum (Ammer et al. 2008; Löff et al. 2010). Smrk ztepilý se tak stal dominantním dřevinným druhem porostů v ČR (MZe 2021), ačkoliv jeho přirozený výskyt náleží do rozsahu 6. až 8. lesního vegetačního stupně (přibližně od 600 do 1100 m n. m.) a pokračuje až po horní hranici lesa.

V posledních desetiletích však dochází k významnému chřadnutí a následnému odumírání smrkových porostů pěstovaných především v nižších polohách, které souvisí s řadou různých faktorů (extrémní srážkové výkyvy, sucho a zvýšená četnost přísušků, zvýšená aktivita biotických činitelů, nedostatek některých živin v půdě, pěstování na stanovištích mimo klimatické a ekologické optimum smrku). Kromě těchto faktorů se na odumírání smrkových porostů významně podílí také již patrné projevy a dopady klimatické změny (Hanewinkel et al. 2013; Primicia et al. 2015), které působení předchozích zmíněných faktorů umocňují a proces odumírání tak urychlují.

Z hlediska scénářů a prognózovaných dopadů klimatických změn pro Českou republiku nebude v roce 2030 (Čermák et al. 2004; Hanewinkel et al. 2013; Pardos et al. 2021) smrk ztepilý schopen přežít v nižších nadmořských výškách (především do 400 m n. m.). Nejvíce postiženy budou smrkové porosty ve stávajícím 3. až 4. lesním vegetačním stupni (LVS), kde se očekává až na výjimky jejich úplné vymizení (Čermák et al. 2004; Čermák a Holuša 2010; Hanewinkel et al. 2013; Hlásny et al. 2011). Vhodné podmínky pro výskyt a růst biocenóz s přirozeným zastoupením smrku tak dle predikcí zůstanou zachovány pouze ve vyšších polohách (od 5. LVS) a nejvyšších hraničních pohořích, tedy v oblastech jeho přirozeného rozšíření (Hanewinkel et al. 2013).

Z těchto důvodů bude nezbytné nalézt vhodnou druhovou skladbu porostů a to jak z hlediska stanovištního tak i klimatického, která bude schopná nahradit odumírající porosty za současného plnění všech funkcí lesa, včetně sekvestrace uhlíku. Sledování dynamiky TOC v průběhu života různých typů porostů a znalost vztahů mezi obsahem TOC a porostními charakteristikami, které jsou přímo ovlivňovány opatřeními prováděnými v lesních porostech, by tak mohlo přispět k optimalizaci a vhodnému načasování těchto managementů, což je obzvláště důležité v rámci zmírňování dopadů klimatické změny za setrvalé sekvestrace uhlíku.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1 Půdní uhlík, sekvestrace uhlíku v půdě

Půda jakožto biologicky oživený přírodní útvar, je velmi komplexní a dynamické prostředí (Vavříček a Kučera 2017; Rejšek a Vácha 2018). Takto by také mělo být na půdu nahlíženo při jejím studiu. Avšak v rámci jednoho samostatného výzkumu není možné v potřebném detailu studovat a obsáhnout takto rozmanité prostředí. Často je třeba se zaměřit na určitou dílčí část půdy, popřípadě její konkrétní složku, nebo na specifické procesy probíhající v půdě či na určité vlastnosti půdy, jindy je třeba studovat až konkrétní parametr půdy či dokonce pouze určitou proměnnou (například určitý prvek). Pozornost autorů z celého světa se v poslední době zaměřuje na stále více aktuální problematiku změny klimatu, zmírnění jejích následků a dopadů na ekosystémy. Výzkumné studie se zaměřují na stanovení odhadu množství uhlíku, které je schopna půda různých ekosystémů fixovat a případně jak tento proces podpořit a zvýšit schopnost ukládání (sekvestrace) uhlíku v půdě, jako jedno z mitigačních opatření změny klimatu.

2.1.1 Význam uhlíku v půdě a faktory ovlivňující jeho obsah

Uhlík patří k základním stavebním prvkům veškeré biomasy, je obsažen ve všech organických látkách, a je součástí velké řady půdních procesů. Význam uhlíku v půdě je širokospektrální, za zmínku stojí například to, že uhlík tvoří organickou hmotu v půdě jako takovou, a že se podílí na spoluutváření humusu, resp. humusových látek jakožto zdroje živin. Kromě toho také přispívá k vododržnosti a optimální struktuře půdy, podporuje schopnost některých prvků (např. draslíku) navázat se na organickou hmotu (Vavříček a Kučera 2017) a v neposlední řadě svou akumulací v půdě (sekvestrací) může působit při zmírňování dopadů změny klimatu (Lal 2004).

Uhlík je v neustálém koloběhu ať už v rámci globálního cyklu uhlíku či malých cyklů v rámci určitého mikroekosystému na lokální úrovni (Šimek et al. 2019). Celý uhlíkový cyklus tak, jak na Zemi probíhá, je tvořen řadou dílčích cyklů, přičemž některé jsou poměrně úzce propojeny například cyklus uhlíku v půdě s atmosférou prostřednictvím CO_2 a uhlíkatých sloučenin (Ellis a Mellor 1995).

Litosféra je jedním z největších zásobníků uhlíku na Zemi. Půdy celkově obsahují obrovské množství uhlíku – kolem 2000–3500 Pg C (Schlesinger 2002; Šarapatka et al. 2014; Horwath 2015; Šimek et al. 2019; hodnoty se dle autorů liší) a to jak v organické tak

v anorganické formě. Převážná většina uhlíku v půdách je zastoupena ve formě organického uhlíku (asi 1500–2000 Pg C), z čehož asi 2/3 tohoto obsahu jsou ve vrstvě půdy do 1 m hloubky (Brady a Weil 1999). Jen pro srovnání je tato zásoba až 2–3x větší než zásoba v atmosféře a v rostlinné a živočišné biomase (Šantrůčková et al. 2018). Jedním z významných zdrojů organického uhlíku v půdě je půdní organická hmota. Tato půdní organická hmota (POH) je tvořena živými ale i mrtvými organismy a rostlinnou biomasou v půdě, jejich zbytky a také různými přítomnými organickými látkami (Šantrůčková et al. 2018; Šimek et al. 2019). Organická hmota v půdě je v neustálém procesu přeměny, proto také množství a charakter organické hmoty v půdě se velmi liší. Na její množství v půdě stejně jako na obsah organického uhlíku v půdě má vliv celá řada faktorů ať už abiotických (např. teplota, srážky, evapotranspirace, nadmořská výška), biotických (např. druh vegetace porůstající půdu a s tím související kořenový systém, množství a druhové zastoupení půdních organismů) či v neposlední řadě antropogenních (např. způsob hospodaření na půdě). Tyto faktory různou měrou působí především na rychlost rozkladu, rezistenci a kvalitu POH. Kromě výše zmíněných faktorů, které mají vliv na množství POH včetně organického uhlíku, je třeba zmínit také vliv stáří půdy, struktury a textury půdy, ale také stratigrafie a hloubky půdy.

2.1.2 Stanovení obsahu uhlíku v půdě

V kontextu sekvestrace uhlíku v půdě je sledován především půdní organický uhlík (anglický termín soil organic carbon) a to ve smyslu celkový neboli totální půdní organický uhlík (často označován zkratkou TOC, v angličtině zkratkou SOC). Obsah organického uhlíku v půdě lze stanovit několika standardními způsoby. Lze rozlišit stanovení tzv. na mokré cestě (mokrý metody) a na suché cestě (suché metody). Samostatnou problematikou by bylo kvalitativní stanovení organických látek, tímto se však v dizertační práci nezabývám.

Stanovení na mokré cestě je založeno na oxidaci organického uhlíku kyslíkem oxidantu dichromanu draselného v prostředí kyseliny sírové. Zoxidovaný uhlík se stanoví buď z kvanta vyprodukovaného CO₂ nebo se vypočte z oxidačního činidla spotřebovaného při titraci. Jednou z prvních a dodnes užívaných metod je oxidimetrické stanovení, metoda dle Walkley a Black (1934). Tato metoda je celosvětově uznávanou a používanou metodou, byla hojně užívána obzvláště u analýz staršího data, a v modifikacích dodnes užívána v mnoha případech jako referenční. Tato metoda má od dob své existence celou řadu modifikací (např. modifikace Walkley (1947), modifikace Novák-Pelíšek (Jandák et al. 2003) a také mnoho alternativ často jen s malými odlišnostmi například v užitých činidlech a jejich koncentracích

či teplotě, při níž dochází k oxidaci a její trvání apod. Jedná se o metody dle Nelson a Sommers (1982), dle Tjurina (1937), a řada dalších včetně jejich modifikací. Tato metoda má však své nevýhody, jednou z nich je náročnost na chemikálie, především ty, které významně zatěžují životní prostředí (dichroman, kyselina sírová). Dalším často zmiňovaným úskalím této metody je, že se jedná o neúplnou, nedokonalou oxidaci uhlíku s průměrnou výtěžností kolem 76 % (Walkey a Black 1934), která se následně navrhuje kompenzovat korekčním faktorem zahrnutým do výpočtu. Řadou autorů bylo navrženo několik korekčních faktorů (Nelson a Sommers 1982; Gillman et al. 1986; Schumacher 2002; Jankauskas et al. 2006; De Vos et al. 2007; Gelman et al. 2011), avšak neexistuje mnoho doporučení, který korekční faktor pro jaký typ půdy použít. Navíc některé korekční faktory byly navrženy při výzkumu na zemědělské půdě, naopak jen velmi málo korekčních faktorů bylo navrženo pro lesní půdu. To je dáno především značnou různorodostí lesních půd a s tím související velmi obtížné a komplikované stanovení korekčního faktoru (Krishan et al. 2009). Existuje proto řada autorů, kteří se rozhodli korekční faktor do výpočtu vůbec nezahrnout i když použili Walkley a Black metodu stanovení organického uhlíku (Cao et al. 2018; Cao et al. 2019; Wu et al. 2019).

Kromě již zmíněných metod na mokré cestě se užívají také metody na suché cestě, mezi něž patří např. metoda ztráty žiháním, která má své výhody (např. jednoduchost), ale i nevýhody (nižší přesnost zejména při nižším obsahu TOC). V posledních letech je často aplikována také elementární analýza. S rychlým vývojem přístrojů pro elementární analýzu a jejich softwarů drží krok také aplikace spektrometrické metody (např. tzv. NIR spektroskopie tj. v blízké infračervené spektrální oblasti). Existují i další metody, ale tyto výše zmíněné metody patří k základním a nejpoužívanějším metodám stanovení organického uhlíku v půdě.

Výstupem všech výše zmíněných metod je obsah organického uhlíku obvykle v jednotkách procent. Ovšem v kontextu sekvestrace uhlíku v půdě se pracuje především s jeho celkovou zásobou v půdě. Většina autorů pracuje s jednotkami uhlíku vztaženými na plochu, u lesních půd jsou nejčastěji užívány tuny organického uhlíku na hektar (t/ha). Proto se procentuální hodnoty organického uhlíku následně přepočítávají pomocí vzorců. Řada autorů (Frouz et al. 2009; Christophel et al. 2015; Laganière et al. 2015; Liu et al. 2017; Błońska et al. 2018; Cao et al. 2018; Hou et al. 2019) používá vzorec pro přepočet uhlíku, který zahrnuje součin hodnot obsahu organického uhlíku (%), objemové hmotnosti (g/cm^3) a tloušťky (cm) daného půdního horizontu, ve kterém je stanovována zásoba uhlíku. Jednotky zmíněných parametrů vzorce se mohou lišit dle autorů a jednotlivých výzkumů. Existuje však řada modifikací tohoto vzorce pro výpočet zásoby uhlíku v půdě. Někteří autoři do tohoto vzorce zahrnují také parametr – hodnotu či faktor určité zrnitostní frakce půdy, většinou

hrubých částic (Batjes 1996; Cienciala et al. 2006; Chiti et al. 2012; Bravo-Oveido et al. 2015; Marková et al. 2016; Jonard et al. 2017).

2.2 Lesní půda v širším pojetí

Lesní půda představuje přírodní útvar se specifickými vlastnostmi a vrstvením, substrát, který umožňuje zakořenění, růst a stabilizaci vyšších rostlin, především pak lesních dřevin jakožto dlouholetých organismů (Pelíšek 1958). Lesní půda a lesní porost pak představují vzájemně velmi úzce propojené a komunikující složky tvořící lesní ekosystém. Lesní ekosystém, potažmo lesní půda se od ostatních typů systémů odlišuje ve své dlouhodobosti, která je podmíněna schopností půdy dlouhodobě poskytovat dostatek potřebných živin a vláhy, a zajišťovat tak dlouhodobou stabilitu pro lesní dřeviny, jež se vyznačují dlouhým obdobím růstu, vývoje a celkově života (Vavříček a Kučera 2017, Rejšek a Vácha 2018). Lesní půda se vyznačuje několika přirozenými specifickými znaky, k nimž patří výrazná heterogenost půdních profilů, intenzivnější proces zvětrávání, vysoký obsah organické hmoty (a to jak v rámci nadzemní biomasy, tak i pod půdním povrchem), velmi specifická půdní biota, vysoká skeletnatost a vysoká mobilita látek obsažených v půdě (Rejšek a Vácha 2018). V kontextu výše uvedeného je třeba také zmínit, že lesní půda je dlouhodobě utvářena prostřednictvím převážně přirozených procesů a na rozdíl od orné půdy nepodléhá procesům antropogenní úpravy a přeměny (orba, hnojení, střídání plodin atd.). Na lesní půdě tak nedochází k homogenizaci svrchní vrstvy půdy, a proto se půdní profil vyznačuje komplexnější stratigrafií podmíněnou přirozeným a postupným vývojem. Kromě toho také látkové a energetické cykly stejně jako vztahy půda–rostliny a organismy se vyznačují větší uzavřeností a provázaností. Z tohoto pohledu lze lesní ekosystémy považovat za ekosystémy se značnou rezistencí, ale současně výraznou křehkostí a nižší resiliencí (Míchal et al. 1994).

2.2.1 Role lesních ekosystému v sekvestraci uhlíku

Lesní ekosystémy jsou nezastupitelným a významným úložištěm uhlíku (tzv. sinkem). Odhaduje se, že lesní ekosystémy ukládají přibližně 45–70 % veškerých světových zásob půdního uhlíku (Post et al. 1990; Birdsey et al. 1993; Johnson a Curtis 2001; Six et al. 2002; Lorenz a Lal 2010; Vopravil et al. 2014). Lesní ekosystémy akumulují okolo 1200–1700 x 10¹⁵ g C (Campioli et al. 2008; Tarnocai et al. 2009; Pan et al. 2011; Andivia et al. 2016), přičemž asi dvě třetiny jsou uloženy právě v lesních půdách (Jobbágy a Jackson 2000). Lesní

ekosystémy tedy lze oprávněně považovat za největší suchozemské uhlíkové úložiště (tzv. sink) s akumulacním potenciálem kolem $1-3 \times 10^{15}$ g C ročně (Campioli et al. 2008; Pan et al. 2011). Většina veškerého uhlíku v lesní půdě je ve formě organického uhlíku, který je zastoupen převážně do 1 m hloubky a jeho zásoba kolísá v závislosti na typu lesního porostu a klimatických podmínkách v rozsahu 20–300 tun uhlíku na ha^{-1} (Jobbágy a Jackson 2000). Celkově vyšší obsah organického uhlíku v lesních půdách ve srovnání s jinými typy půd je podmíněn především stratigrafií půdního profilu a přítomností často mohutných humusových horizontů, a v neposlední řadě také přítomností lesního porostu.

Stratigrafie půdního profilu lesních půd je základním východiskem pro distribuci a akumulaci organického uhlíku v půdě. Půdní profil lesní půdy je tvořen nejsvrchnější vrstvou půdy, která je označována jako organický horizont (O horizont), přičemž v lesních půdách zahrnuje tzv. horizonty nadložního humusu např. horizont opadanky (L), fermentační (F), humifikační (H), ale také hydrogenní horizont (Ot) či rašelinný horizont (T) – ty se vyznačují pak větší mocností. Na základě zastoupení horizontů nadložního humusu a jejich trofismu se dále rozlišují formy humusu (základní: mull, moder, mor). Na organický horizont navazuje organominerální povrchový horizont (označovaný také jako epipedon, topsoil, A horizont) a na něj pak navazuje podpovrchový horizont (označovaný také jako subsoil, B horizont). Rozhraní mezi A a B horizontem může zahrnovat u lesních půd také častý eluviální horizont (E). Posledním horizontem navazujícím na podpovrchový horizont je pak substrátový horizont (půdotvorný horizont, C horizont). Toto je velmi stručný a obecný popis stratigrafie půdního profilu lesních půd, bez podrobnějšího popisu a vyjmenování všech dílčích půdních horizontů. Ve skutečnosti je stratigrafie mnohem komplikovanější s existencí mnoha přechodových a vícenásobných horizontů.

Při studiu sekvestrace uhlíku v lesní půdě je sledován obsah či zásoba organického uhlíku především v organickém horizontu (O horizontu) jako souhrn vrstev L + F + H, nebo zřídka s jejich vylišením a dále v organominerálním horizontu (A horizontu), přičemž v zahraniční literatuře se často používá označení minerální horizont popřípadě svrchní minerální horizont (A horizont) pro organominerální povrchový horizont definovaný v ČR. V řadě studií jsou organický a minerální horizont také definovány hloubkou půdy (cm) např. organický horizont: 0–10 cm, svrchní minerální horizont: 10–20 cm. Zásoba uhlíku v podpovrchovém horizontu (B) a v půdotvorném horizontu (C) je sledována v menší míře, pravděpodobně i kvůli náročnosti odběrů půdních vzorků.

Ve vztahu k dlouhodobému a stabilnímu ukládání uhlíku v půdě je žádoucí, aby byl uhlík akumulován spíše v hlubších horizontech půdy (podpovrchové, minerální horizonty) než

ve svrchních organických horizontech (Jandl et al. 2007; Frouz et al. 2009; Rumpel a Kögel-Knabner 2011; Vesterdal et al. 2013). Svrchní vrstva půdy, především organický horizont, který často tvoří jen několik centimetrů půdy, je nejvíce zranitelný vůči abiotickým faktorům (výkyvy teplot a vlhkosti, přívalové srážky, eroze, požáry atd.) a je nejvíce ovlivněný různými disturbancemi (v lesích např. obnažením půdního krytu po těžbě, těžbou samotnou, přibližováním dřeva, pěstebními opatřeními). Kromě toho ve svrchní vrstvě půdy probíhají velmi intenzivně různé biologické procesy včetně rozkladu, organické látky potažmo organický uhlík jsou více zapojeny v cyklech, jejich produkce je ze značné části přijímána přítomnými organismy, a část také akumulována v půdě. Jakékoliv narušení těchto probíhajících procesů může celý systém destabilizovat a naopak nadměrně uvolňovat uhlík do atmosféry ve formě CO₂. Organický horizont je však kořenovým systémem vegetace či porostu, a také pohybem půdních organismů (tzv. bioturbace) propojen s navazujícím organominerálním horizontem. Ačkoliv je možné jejich rozhraní vizuálně odlišit, stále se jedná o komunikující a propojený profil půdy. Tudiž i organická hmota včetně organického uhlíku, ale i další živiny a látky jsou v rámci půdní stratigrafie transportovány či distribuovány např. prostřednictvím vody do hlubších vrstev. Organominerální půdní horizont tak obsahuje organický uhlík nejen z přítomné organické hmoty a z procesů probíhajících v této hloubce, ale navíc z dodatků z vyšších vrstev přítomných nad tímto horizontem, které se sem propadají, vyplavují a následně i akumulují. Navíc organominerální horizont půdy se většinou oproti organickému horizontu vyznačuje také vyšší mocností (až několik desítek centimetrů). Proto se organominerální horizont jeví hned z několika hledisek jako stabilnější úložiště uhlíku především z dlouhodobého hlediska.

2.2.2 Vliv druhové skladby lesa na obsah uhlíku

Obsah a zásoba uhlíku ať už v organickém či organominerálním půdním horizontu se velmi úzce odvíjí od přítomného vegetačního krytu, v případě lesní půdy dle lesního porostu, který bezprostředně souvisí s množstvím a kvalitou opadu, mocností humusových horizontů a zastoupení humusových forem. To vše navíc v přímé vazbě na klimatické podmínky. Přítomný lesní porost má tedy významný a bezprostřední vliv na obsah organického uhlíku v lesní půdě, který je ovlivněn tím, zda se jedná o jehličnatý či listnatý porost, dále dle zastoupení jednotlivých druhů dřevin a v poslední řadě také dle smíšení dřevin.

Řada studií prokázala, že obecně jehličnany, z nichž nejvíce smrk, mají vyšší obsah organického uhlíku a tedy i vyšší schopnost sekvestrace uhlíku především v organickém horizontu půdy, ve srovnání s listnatými porosty (Oostrá et al. 2006; Vesterdal et al. 2008;

Frouz et al. 2009; Laganière et al. 2012; Augusto et al. 2015; Kern et al. 2016; Bojko a Kabala 2017; Park a Ro 2018). To je dáno skutečností, že skladba lesních porostů významně předurčuje rychlost rozkladu organické hmoty v půdě a opadu a s tím související formy humusu. Rychlost rozkladu je ovlivněna chemickým složením opadu, pH, půdní vlhkostí, biologickou diverzitou a aktivitou v půdě, a hloubkou a distribucí kořenové biomasy. V jehličnatých porostech probíhá rozklad mnohem pomaleji než v listnatých porostech. To je způsobeno jednak chemismem opadu (Reich et al. 2005; Hobbie et al. 2006), přičemž smrkový opad je mnohem více kyselý a bohatší na lignin a další těžko rozložitelné látky než např. bukový opad, ale také biologickou aktivitou a diverzitou organismů přítomných v půdě, která je výrazně nižší u jehličnanů (Reich et al. 2005; Schelfhout 2010; Augusto et al. 2015). V neposlední řadě také hloubka a distribuce kořenů včetně tzv. turnover kořenové biomasy ovlivňuje obsah organického uhlíku v organickém horizontu (Callesen et al. 2016). Smrk je typickým zástupcem druhů s mělkým kořenovým systémem převážně při povrchu půdy, což také předurčuje značnou akumulaci organického uhlíku v organickém horizontu půdy (Puhe 2003) a menší schopnost prostupu uhlíku do minerálního horizontu, zatímco například buk s hlubším kořenovým systémem lépe distribuuje uhlík do hlubších vrstev půdy (Spielvogel et al. 2014). Lze tedy shrnout, že listnáče obecně poskytují lepší podmínky pro rozkladné procesy, ať už z hlediska pH, kvality a složení opadu, biologické aktivity a diverzity v půdě, bioturbace a v neposlední řadě také rozložení kořenové biomasy, která umožňuje distribuci uhlíku do hlubších vrstev půdy (Devliegher a Verstraete 1997; Finér et al. 2007; Jandl et al. 2007; De Schrijver et al. 2012), a proto nedochází k takové akumulaci uhlíku v organickém horizontu jako u jehličnanů. V návaznosti na optimální podmínky rozkladu a transformaci organických zbytků u listnatých a smíšených porostů se zde také vytváří příznivější formy nadložního humusu, především mul ale také moder. Zatímco v jehličnatých porostech dominuje spíše humusová forma mor, která vzniká v nepříznivých podmínkách pro rozklad v souvislostech zmíněných výše.

Při srovnání obsahu organického uhlíku v organominerálním (minerálním) horizontu půdy jehličnanů a listnáčů již výsledky studií nejsou tak konzistentní, dokonce řada výzkumu neprokázala žádný rozdíl v obsahu. Vesterdal et al. (2013) uvádí, že do jisté míry je to dáno skutečností, že na obsah organického uhlíku v organickém horizontu má vliv především druhová skladba, zatímco v minerálním horizontu je více patrný vliv stanovištních a klimatických podmínek. Kromě toho se u porostů s nízkým obsahem uhlíku v organickém horizontu projevuje tendence k vyššímu obsahu uhlíku v minerálním horizontu (Vesterdal et al. 2008, 2013).

Mnohem významnější a prokazatelný vliv na obsah organického uhlíku v půdě má druhová skladba porostů, především jednotlivé druhy dřevin. Při srovnání organického uhlíku v organickém horizontu mezi různými druhy dřevin byl ve většině studií nejvyšší obsah uhlíku prokázán obecně u jehličnanů, především u smrku (Klimo et al. 2000; Oostrá et al. 2006; Vesterdal et al. 2008; Frouz et al. 2009; Laganière et al. 2012; Gurmesa et al. 2013). V minerálním horizontu je vliv druhu dřeviny již méně prokazatelný a jednotlivé studie se svými výsledky rozcházejí, což patrně souvisí rozmanitými stanovištními poměry a jejich vlivem. Existují studie, které prokázaly, že obecně jehličnany (borovice, modřín, jedle, smrk), obzvláště pak smrk, obsahují vyšší obsah organického uhlíku v minerálním horizontu půdy než ostatní druhy dřevin (Andivia et al. 2015; Kern et al. 2016; Jonard et al. 2017; Horváth et al. 2021). Na druhou stranu řada studií prokázala vyšší obsah organického uhlíku v minerálním horizontu půdy u listnatých druhů dřevin např. dub, buk, javor, jasan, lípa, ve srovnání s jehličnany (Vesterdal et al. 2008; Frouz et al. 2009; Mareschal et al. 2010; Díaz-Pinés et al. 2011). Z různorodosti dosažených výsledků v minerálním horizontu lze usuzovat, že na obsah organického uhlíku v půdě mají patrně vliv další faktory (stanovištní a klimatické poměry).

Kromě vlivu druhu dřevin se na obsahu uhlíku v půdě podílí také vliv smíšení porostu, zda se jedná o monokulturu či o smíšený porost. Většina studií se shoduje, že smíšené porosty obsahují celkově vyšší obsah organického uhlíku v půdě, obzvláště pak v minerálním horizontu, ve srovnání s čistými porosty (monokulturami) (Wiesmeier et al. 2013; Andivia et al. 2016; Kern et al. 2016; Błońska et al. 2018; López-Marcos et al. 2018). Wiesmeier et al. (2013) uvádí, že obsah organického uhlíku v minerálním horizontu klesá v pořadí: listnaté porosty > smíšené porosty > jehličnaté porosty; Kern et al. (2016) uvádí: smíšené porosty (buk + douglaska; buk + smrk) \approx jehličnaté porosty (douglaska; smrk) > bukové porosty; Andivia et al. (2016) uvádí: smíšené porosty (smrk + buk) > smrkové porosty \approx bukové porosty. Zatímco v organickém horizontu byl mnoha výzkumy téměř jednoznačně prokázán vyšší obsah organického uhlíku u smrkového porostu ve srovnání s jiným monokulturálním porostem (např. bukovým nebo dubovým) (Vesterdal et al. 2012; Andivia et al. 2016; Kern et al. 2016) či smíšeným porostem (Fabiánek et al. 2009; Kern et al. 2016). Kromě toho existuje také řada výzkumů, kde autoři srovnávali celkovou zásobu uhlíku v půdě mezi listnatými, jehličnatými a smíšenými porosty. Někteří autoři zjistili, že jehličnaté – smrkové porosty mají celkově vyšší obsah uhlíku v půdě (organický + minerální horizont) ve srovnání se smíšenými porosty (Berger et al. 2002; Andivia et al. 2016) či dalšími monokulturálními (Bojko a Kabala 2017). Naopak např. Vesterdal et al. (2013) uvádí, že listnaté porosty (lipové, olšové) mají

vyšší zásobu celkového uhlíku než smrkové či borové porosty. Devi et al. (2021) srovnáním mnoha studií konstatuje, že celkově nejvyšší obsah uhlíku v půdě mají smíšené porosty ve srovnání s jehličnatými a listnatými porosty (smíšené porosty > jehličnaté porosty > listnaté porosty). Současně však akcentuje, že značné rozdíly v obsahu uhlíku mezi jednotlivými porosty v půdě působí konkrétní stanovištní (např. půdní typ, zrnitost půdy a zastoupení jednotlivých frakcí, tloušťka horizontů) a klimatické (např. teplota) podmínky, ale také geografická poloha.

Z výše prezentovaných studií lze obecně shrnout, že významnou roli v sekvestraci uhlíku v půdě mají smrkové porosty, které se vyznačují vyšší mocností organického horizontu s výraznou zásobou organického uhlíku v tomto horizontu, obzvláště pak ve vyšších nadmořských výškách, kde svým zastoupením také dominují. Smíšené a listnaté porosty mají však nezastupitelnou roli v sekvestraci uhlíku především v hlubších vrstvách půdy, v minerálním horizontu, a to v nižších a středních nadmořských výškách, které jsou jim přirozené. Z hlediska celkové zásoby uhlíku v půdě tak mohou být tyto porosty vzájemně vyrovnány a rozhodnou konkrétní stanovištní a klimatické podmínky na dané lokalitě. V kontextu dlouhodobé a stabilní sekvestrace uhlíku v půdě a současně udržitelnosti a stability lesních porostů k působení vnějších vlivů jakož i dopadům změny klimatu se jeví smíšené porosty jako vhodnější alternativa jehličnatých, smrkových porostů, obzvláště v nejzranitelnějších polohách z hlediska očekávaných či již projevujících se změn klimatu.

Z toho je patrné, že faktory, jež mají vliv na obsah uhlíku v půdě, působí často jeden v závislosti na druhém, nikoliv samostatně ale společně, přičemž lesní porost – vliv druhové skladby a smíšení porostu bezprostředně a úzce souvisí s klimatickými a půdními podmínkami daného stanoviště (Marek et al. 2011; Wiesmeier et al. 2013; Šantrůčková et al. 2018).

2.2.3 Vliv dosavadních způsobů hospodaření v lesích na změnu druhové skladby

Nejen přirozené faktory mají vliv na obsah uhlíku v půdě. Také antropogenní vlivy se významně podílí na druhové skladbě lesních porostů a prostřednictvím způsobů hospodaření v porostech ovlivňují zásobu uhlíku v půdě.

Dřevinná skladba lesních porostů v České republice, stejně jako v celé střední Evropě, byla v průběhu historie značně změněna. K výrazné změně druhové skladby v lesních porostech docházelo při masivním odlesňování, které střídalo masivní zalesňování, které bylo nejvýraznější v 2. pol. 18. století a po celou dobu 19. století (Klím et al. 2000; Němec a Hrib 2009; Šálek et al. 2013). V této době velkého množství intenzivních zásahů a plošně

rozsáhlých holin, za současného průmyslového a ekonomického rozvoje společnosti, docházelo k zalesňování především ekonomicky výhodnými a využitelnými dřevinami, především smrkem a borovicí. Smrkové monokultury byly pěstovány na všech typech stanovišť včetně těch půdně a klimaticky nevhodných, od nížin přes střední polohy (mimo svůj přirozený areál výskytu) až po umělé zvyšování horní hranice lesa, ale také na původně zemědělských půdách. V rámci tohoto rozsáhlého zalesňování došlo k nejvýznamnější přeměně struktury lesních porostů a to jak z hlediska druhové skladby, tak z hlediska prostorové (vertikální – patrovitost porostu, horizontální – zakmenění a zápoj porostu) a věkové struktury. Z hlediska druhové skladby porostů byly přirozené listnaté a smíšené porosty vyskytující se v nižších a středních polohách masivně nahrazovány převážně monokulturálním smrkovým porostem, často bez ohledu na původ a vhodnost provenience semen. Pěstování monokultur s hospodářským účelem tak absolutně potlačilo přirozenou věkově diverzifikovanou strukturu lesa.

Hospodaření v lesích, potažmo hospodářské zásahy byly výrazně intenzifikovány. Typické a převažující bylo velkoplošné holosečné hospodářství. Toto intenzivní smrkové (ale i borové) hospodaření však již od pol. 19. století začalo projevovat první negativní důsledky (Klimo et al. 2000; Němec a Hrib 2009). Prvními negativní projevy pěstovaných smrkových monokultur byla značná degradace a vyčerpání živin v půdě, která se jako první projevila na málo úživných půdách, kde byl smrk také vysazován. Monokulturální charakter lesů a degradovaná půda zesílili působení abiotických (větru, sněhu, ledu) a biotických (hmyzí škůdci – kůrovec, mniška) činitelů, které vygradovali v rozsáhlé lesní kalamity a zvýšili se tak nahodilé kalamitní těžby. Postupem času s vývojem průmyslu se začaly projevovat také imise, následné znečištění půdy depozicemi a toxickými látkami, antropogenní acidifikace půd a celková degradace půdy. Lesníci si tak postupně začaly uvědomovat negativní vlivy plynoucí z pěstování stejnověkových smrkových monokultur. Lesní hospodářství založené na smrkových monokulturách se tak potýkalo s těmito zmíněnými negativními projevy po celou dobu a to i během 20. až 21. století, kdy začalo převažovat uvědomění si potřeby zakládání a pěstování smíšených a listnatých lesů a současně docházelo k formování hospodaření v lesích a hospodářská úprava lesa do podoby tak, jak jsou uplatňovány dnes, především intenzita jednotlivých zásahů v lese byla stanovena právními předpisy.

V současné době pokrývají lesy (ve smyslu pozemky určené k plnění funkcí lesa) cca 34 % plochy České republiky (ÚHÚL 2022). Dominantní dřevinou našich lesů je smrk, který je zastoupen na 48,8 % plochy porostní půdy, přičemž v přirozené dřevinné skladbě by jeho podíl neměl přesahovat 11 % (Tabulka 1; MZe 2021). Smrk se v podmínkách ČR přirozeně

vyskytuje od 500 m n. m. dle stanoviště, což odpovídá asi 5. lesnímu vegetačnímu stupni, kde však tvoří pouze příměs (zastoupení do 20–30 %) v listnatých a smíšených porostech. Jeho ekologické optimum se nachází v rozsahu nadmořské výšky kolem 600–900 m n. m., kde tvoří směs s bukem a jedlí. V polohách od 800–900 m n. m. začíná smrk v druhové skladbě přirozeně dominovat (Čermák et al. 2004; Čermák a Holuša 2010; Hlásný et al. 2011). Jeho přirozený výskyt pokračuje až po horní hranici lesa, která se pohybuje kolem 1200–1350 m n. m., přičemž růstová forma smrku je zde značně omezena klimatickými podmínkami. Smrk ztepilý charakterizuje obecně poměrně široká ekologická valence, která mu umožňuje růst v širokém spektru půdních a klimatických podmínek.

V posledních desetiletích však dochází k jeho významnému chřadnutí a odumírání, které souvisí s řadou různých faktorů (extrémní srážkové výkyvy a deficity, sucho a zvýšená četnost přísušků, zvýšená aktivita biotických činitelů, nedostatek některých živin v půdě, půdní pH, pěstování na stanovištích mimo klimatické a ekologické optimum smrku), přičemž některé patří k tzv. predispozičním faktorům (např. obsah živin, pH ale i nepůvodnost genová či stanovištní). Kromě těchto faktorů se na odumírání smrku a současně na změně v jeho současném zastoupení významně podílí také projevy a dopady klimatické změny (Hanewinkel et al. 2013; Primicia et al. 2015), které působení předchozích faktorů ještě umocňují a proces odumírání tak urychlují. Z tohoto důvodu je současná výzkumná pozornost zaměřena na hledání vhodné náhrady za tyto odumírající porosty a navržení optimální dřevinné skladby porostů, jež by byly schopny je nahradit za současného plnění všech funkcí lesa.

Z listnatých dřevin je v současné dřevinné skladbě nejvíce zastoupen buk na 9 % plochy porostní půdy, dále pak dub na 7,5 %, jakožto jedny z hlavních produkčních dřevin (Tabulka 1). V přirozené dřevinné skladbě lesů by měl buk zastupovat 40,2 % a dub 19,4 % (MZe 2021). Je tedy patrné, že zalesňováním smrku v průběhu historie především v nižších polohách a pěstováním na nevhodných a nepřirozených stanovištích pro smrk utrpěly především stanovištně přirozené druhy listnatých dřevin, z nich nejvýznamněji buk. Zastoupení ostatních listnatých dřevin je uvedeno v tabulce 1. Stávající dominance jehličnanů a z nich především smrku na našem území je evidentní (viz Tabulka 1), částečně je to pozůstatek minulosti, kdy některé dnešní dospělé smrkové porosty představují druhou často i třetí generaci monokultur.

Tabulka 1. Zastoupení dřevin v druhové skladbě lesů ČR (dle MZe 2021).

	Dřevina	Plocha porostní půdy v roce 2020 (%)	Zastoupení dřeviny v přirozené dřevinné skladbě (%)	Zastoupení dřeviny v současné dřevinné skladbě (%)	
Jehličnaté	Smrk ztepilý	48,8	11,2	34,7	70,4
	Jedle	1,2	19,8		
	Borovice	16,1	3,4		
	Modřín	3,9	0		
	Ostatní jehličnaté	0,4	0,3		
Listnaté	Dub	7,5	19,4	65,3	28,2
	Buk	9	40,2		
	Bříza	2,8	0,8		
	Ostatní listnaté	8,9	0,3		
	Habr	-	1,6		
	Jasan	-	0,6		
	Javor	-	0,7		
	Jilm	-	0,3		
	Lípa	-	0,8		
	Olše	-	0,6		

2.2.4 Managementová opatření v lesních ekosystémech a jejich vliv na obsah uhlíku v půdě

Způsoby hospodaření, ale především lesní hospodářské zásahy prováděné v lesích můžeme také nazvat jako managementová opatření. Tento termín začal být uplatňován spíše z ekosystémového pojetí lesa za současného chápání lesa jako poskytovatele celé řady funkcí, především pak těch mimoprodukčních (Poleno a Vacek 2007; Machar et al. 2012).

Managementovým opatřením v lesích tedy může být zásah, který souvisí s hospodářskou úpravou lesa a je prováděn v určité vývojové fázi a věku lesního porostu (viz Tabulka 2). Nejčastěji se jedná o zásahy prováděné v rámci výchovy porostů např. pročistky – seč plecí, čistka, prořezávka a probírky, přičemž cílem těchto zásahů je odstranění netvárných jedinců, úprava druhové skladby a prostorového rozmístění dřevin pro zdravý vývoj porostu, a umožnění optimálních přírůstků a produkce nadějným jedincům. Výchovné zásahy v rámci pročistky jsou prováděny ve vývojové fázi mlaziny (10–25 let), a probírkové zásahy ve vývojové fázi tyčkoviny (25–40 let) a tyčoviny (40–60 let). Kromě těchto zásahů se v rámci výchovy dospívajících porostů a následné péče provádí také zásahy jako prosvětlování porostů a zpevňovací seče, jejichž cílem je porušení plného zápoje za účelem získání světlostního přírůstu a zvýšení odolnosti porostu vůči působení především abiotických

činitelů. Jedná se o zásahy prováděné nejčastěji ve vývojové fázi nastávající kmenoviny (60–80 let). Na základě této dosavadní péče se porost dostává do vývojové fáze kmenoviny (80 let +) a vývojové etapy dospělého, mýtního porostu, kdy dochází k obnově porostů procesem nahrazování stávajícího, zpravidla dospělého lesa novým pokolením lesních dřevin, často prostřednictvím zásahu – mýtní těžba (Mze 1996; Simon a kol. 1998; Poleno a Vacek 2007, 2009).

Stejně tak lze za managementové opatření považovat i přestavbu porostů ve smyslu změny druhové skladby a s tím související změnu porostního typu, která se obvykle provádí při obnově lesního porostu zalesněním stanovištně vhodnější dřevinnou skladbou. Obdobně lze také pohlížet na ponechání porostu samovolnému vývoji, resp. ponechání porostu dosažení jeho fyziologického věku (např. kategorie lesů ochranných). Všechny tyto zmíněné managementové zásahy se podílí nejen na změnách v lesním porostu, porostních charakteristikách, ale také na změnách v půdním prostředí.

Tabulka 2. Managementová opatření v rámci vývojových fází porostu.

Charakteristika	Vývojová fáze porostu						
	Nárosty a kultury	Mlázina	Tyčkovina	Tyčovina	Nastávající kmenovina	Kmenovina	Přestárlá kmenovina
Věk porostu (v letech)	1–10	10–25	25–40	40–60	61–80	81–120	120 a více
Vývojová etapa	vytváření porostu		vyspívání porostu		dospívání porostu	dospělé (mýtní) porosty	
Období	péče o nárosty a kultury	výchova porostu			péče o nastávající kmenovinu	obnova porostu (může být dle zákona započata od 80 let věku)	
Managementová opatření	doplňování, prostřihávky, protrhávky, vylepšování, seč plecí, ochrana proti zvěři a buřeni	pročistky: seč plecí, prořezávky, čistky	probírký		prosvětlovací porostu, zpevňovací seče	obnova porostu (mýtní těžba) – doba obmýtí: smrk 100–130 let, buk 120–140 let, dub 130–160 let	
Cíl management. opatření	snížení hustoty porostu a předrůstavých jedinců; zachovat požadovanou druhovou skladbu	úprava druhové skladby a prostorového rozmístění; odstranění netrvárných jedinců v nadúrovni	zvýšení ekologické stability a odolnosti porostu; podpora růstu nadějných jedinců; utváření cílové dřevinné skladby		snížení hustoty porostu pro podporu nadějných jedinců a zvýšení jejich přírůstků, vitality a odolnosti	obnova porostu – přirozená nebo umělá	

Některými výzkumy bylo zjištěno, že lesní porosty bez prováděného managementu jsou schopny sekvestrovat větší množství půdního uhlíku ve srovnání s lesními porosty, v nichž je prováděn management, samozřejmě v závislosti na stanovištních podmínkách, struktuře a vývojovém stádiu porostu (Schulp et al. 2008; Chatterjee et al. 2009; Schöning et al. 2013; Noormets et al. 2015; Allen et al. 2016). Avšak Río et al. (2017) podotýká, že porosty bez prováděného managementu mají vyšší obsah uhlíku tzv. on-site, tedy na stanovišti (v rostoucí biomase a v půdě), zatímco porosty s prováděným managementem mají vyšší obsah uhlíku tzv. off-site, tedy mimo stanoviště a to prostřednictvím dřevní hmoty a výrobků ze dřeva. Tato uhlíková kompenzace u porostů s managementem zdůrazňuje význam obhospodařování lesa. Seidl et al. (2008) uvádí, že ačkoliv jsou porosty bez prováděného managementu významným úložištěm uhlíku, jsou také velmi zranitelné vůči disturbancím různého typu (např. větrné kalamity, požáry, biotičtí činitelé), které následně mohou výrazně negativně ovlivnit úložiště uhlíku, tuto skutečnost je třeba mít na paměti (obdobně také Jactel et al. 2009).

Obdobně bylo zjištěno, že staré až přestárlé porosty, v nichž nejsou prováděny zásahy, mají významnou roli v sekvestraci uhlíku v půdě a také biomase (Harmon a Marks 2002; Luysaert et al. 2008; Stephenson et al. 2014; Granata et al. 2016). Knohl et al. (2003) prokázali, že neobhospodařované převážně bukové porosty v Německu v pozdní fázi sukcesního vývoje s věkem stromů i kolem 250 let ročně uložily kolem 490–494 g C m⁻², a stále plní funkci významného úložiště uhlíku. Jacob et al. (2013) porovnávali zásobu uhlíku v jednotlivých vývojových stádiích horských smrkových porostů Německa, ve kterých dlouhodobě není prováděn management. Jejich výsledky prokázali, že horské lesy ve vývojových fázích přestárlé porosty a porosty v konečném vývojovém stádiu – rozpadu stále plní funkci sekvestrace uhlíku s významnou zásobou uhlíku v půdě (obdobně také Harmon et al. 1990, Schulze et al. 2000 a Luysaert et al. 2008). Autoři akcentují důležitou roli těchto neobhospodařovaných horských lesů v mírném pásmu v sekvestraci uhlíku, která je výrazně podmíněna vlhkým a chladným klimatem.

Naopak Gunderson et al. (2021) uvádí, že porosty bez managementu mají nižší míru sekvestrace uhlíku než porosty s prováděným managementem. Autoři se domnívají, že potenciál starých porostů v sekvestraci uhlíku je některými autory nadhodnocen, a míra sekvestrace je nižší (až o 30 % ve srovnání např. s odhady Luysaert et al. 2008). Přesto však tyto porosty stále plní určitou funkci sekvestrace uhlíku. To potvrzuje také výzkum Seedre et al. (2015), kde autoři uvádí, že chráněné starší smrkové porosty (ve věku 116–145 let) v České Republice po dosažení zralosti porostu se stávají spíše uhlíkově neutrální, ačkoliv

stále akumulují značné množství uhlíku (v průměru 393 t C ha⁻¹, z toho 130 t C ha⁻¹ je uloženo v minerálním horizontu půdy) (obdobně také Odum 1969; Desai et al. 2005; Ueyama et al. 2014, Soloway et al. 2017).

Celkově lze tedy konstatovat, že porosty staré či přestárlé nebo porosty tzv. ponechané samovolnému vývoji ať už v rámci chráněných území či porosty ponechané fyzickému dožití (např. lesy ochranné) mají potenciál v sekvestraci uhlíku v půdě, a pokud nejsou upřednostňovány a požadovány další funkce lesa (především produkční) měly by být tomuto mimoprodukčnímu, ale celospolečenskému účelu ponechány. Ovšem i tyto porosty budou dříve nebo později vstupovat do procesu obnovy, buď přirozené či umělé, kde bude řešena otázka vhodné druhové skladby, která porost nahradí za současného plnění funkcí lesa včetně funkce sekvestrace uhlíku.

Nicméně převážná většina lesních porostů v České republice náleží do kategorie lesů hospodářských (74,2 %; MZe 2021) a měla by plnit primárně funkci produkční, avšak velká část těchto lesů (47 % plochy této kategorie) plní také mimoprodukční funkce. Dochází tak k víceúčelovému hospodaření, kde jsou produkční a mimoprodukční funkce lesů ve vzájemné kombinaci. Hospodářské lesy tedy plní svoji produkční funkci prostřednictvím prováděných managementových opatření (zásahů), přičemž provádění těchto zásahů současně zvyšuje jejich stabilitu a odolnost vůči biotickým činitelům a abiotickým disturbancím.

Probírka a intenzita probírkových zásahů

Jedním z managementů, které se podílejí na změnách v porostních charakteristikách, ale také na změnách v půdním prostředí je probírka. Značná výzkumná pozornost je věnována sledování vlivu probírkových zásahů a jejich různé intenzity na obsah uhlíku v půdě. Probírka v pojetí lesního hospodaření v České republice je výchovným zásahem, jehož cílem je podpora růstu nadějných jedinců a jejich produkce, dosažení cílové dřevinné skladby, a zvyšování odolnosti a stability lesního porostu vůči biotickým a abiotickým činitelům. Probírka je prováděna ve vývojové fázi porostu tyčkovina (25–40 let) a tyčovina (40–60 let), ale někdy také ve fázi nastávající kmenovina (60–80 let) (Simon a kol. 1998; Poleno a Vacek 2007; Košulič 2009; Poleno a Vacek 2009). V zahraniční literatuře (např. Carey et al. 1982; Vesterdal et al. 1995; Zhang et al. 2018 a další) je používán termín probírka, který je však často chápán jako prořezávání porostu v různém věku porostu, jenž nemusí nutně odpovídat věkovému rozsahu probírce v českém pojetí a může tak zahrnovat i další výchovné pěstební úkony jako pročistky, prořezávky apod.

Často je obecně zmiňováno, že probírkový zásah (probírka) v porostech vede ke snížení obsahu organického uhlíku v půdě, neboť dochází ke snížení počtu stromů na ploše a s tím se snižuje také množství opadu (např. výzkum Ruiz-Peinado et al. 2013). Řada výzkumů již potvrdila, že významnější než samotná probírka je její intenzita, přičemž probírka je řadou autorů považována za nezbytný zásah pro dosažení určitého cíle hospodaření v lesích, zejména pokud jde o úpravu druhové skladby, zlepšení celkové stability a odolnosti porostů, podporu tzv. nadějných jedinců zvýšením jejich přírůstků, ale také pro budoucí objem dřevní hmoty, který následně v podobě dřevěných výrobků dlouhodobě ukládá uhlík (Garcia-Gonzalo et al. 2007; Prada et al. 2016; Světlík et al. 2016; Ruiz-Peinado et al. 2017). V tomto celostním pojetí uhlíkového sinku jsou porosty s prováděnými managementy srovnatelné s porosty bez managementových zásahů.

Ze souvisejících výzkumů lze shrnout, že vliv probírky na obsah uhlíku v půdě není jednoznačný. Řada výzkumů nepotvrdila významný vliv probírky na obsah uhlíku v půdě (Johnson a Curtis 2001; Powers et al. 2011; Ruiz-Peinado et al. 2016; Chen et al. 2017; Zhang et al. 2018). Existuje však také mnoho výzkumů, které potvrzují jak pozitivní tak negativní vliv probírky a její intenzity na obsah uhlíku v půdě. Většina autorů potvrzuje vliv probírky a její intenzity na obsah uhlíku v organickém horizontu půdy, přičemž v řadě výzkumů se projevuje klesající trend obsahu uhlíku s rostoucí intenzitou probírky (Carey et al. 1982; Vesterdal et al. 1995; Slodicak et al. 2005; Jonard et al. 2006; Novak et al. 2011; Ruiz-Peinado et al. 2013), ačkoliv v některých výzkumech nebyly rozdíly signifikantní. Vliv probírky a její intenzity na obsah uhlíku v organickém horizontu je shodně přisuzován rychlejší dekompozici po provedení probírky a s tím související rychlejší půdní respiraci, ale také snížení množství opadu a jeho následné akumulace, které bezprostředně souvisí s utvářením humusového horizontu a jeho mocností. V minerálním horizontu půdy je vliv probírky a její intenzity již méně výrazný, často neprůkazný (Homann et al. 2011; Powers et al. 2011; Zhou et al. 2013; Bravo-Oveido et al. 2015; Ruiz-Peinado et al. 2016), což je spojováno s větší hloubkou minerálního horizontu, menším narušením a ovlivněním tohoto horizontu především abiotickými faktory po probírkovém zásahu. Achat et al. (2015) konstatuje, že pokles obsahu uhlíku v organickém horizontu způsobený probírkou je kompenzován obsahem uhlíku a jeho značnou akumulací právě v hlubších horizontech půdy. Na druhou stranu byla publikována řada výzkumů, které potvrzují pozitivní vliv probírkového zásahu na obsah uhlíku v půdě (Nilsen a Strand 2008; Selig et al. 2008; Bravo-Oveido et al. 2015; Cheng et al. 2018; Settineri et al. 2018 a další), přičemž střední či mírná intenzita probírky se často jeví jako optimální (Ma et al. 2018; Gong et al. 2021; Yang et al. 2022).

Kromě toho tuto, ale i další autoři uvádí, že porosty s provedeným probírkovým zásahem jsou v dobré zdravotní kondici, poměrně stabilní a odolné vůči různým disturbancím (např. biotičtí škůdci, houbové patogeny, větrné kalamity, sucho, oheň, atp.) a celkově jsou schopny lépe odolávat změnám klimatu (Sohn et al. 2016; Aldea et al. 2017; Bradford a Bell 2017).

Většina autorů věnující se problematice vlivu probírky a její intenzity na obsah uhlíku v půdě, ať už vliv prokázala či neprokázala, shodně podotýká, že obsah organického uhlíku v půdě nesouvisí pouze s intenzitou probírkového zásahu, ale také s jeho načasováním a jeho četností v průběhu života porostu, a dále také s druhovou skladbou porostu a stanovištními podmínkami, které často způsobují výrazné odlišnosti ve výsledcích výzkumů.

Těžební zásah a jeho intenzita

Dalším managementovým zásahem prováděným již v dospělém (mýtním) porostu, kterému je věnována výzkumná pozornost v souvislosti s ukládáním uhlíku v půdě, je těžba. Mýtní těžba je zásah prováděný v porostech starších 80 let (od vývojové fáze kmenoviny) v rámci obnovy porostů, neboť dle lesního zákona (zákon č. 289/1995 Sb.) lze v porostu provádět úmyslnou mýtní těžbu nejdříve od 80 let věku porostu (vyjma schválených výjimek). Skutečná těžba však probíhá většinou ve vyšším věku porostů, a to vzhledem k jejich produkční schopnosti v tzv. době obmýtní. Obmýtní doba je rozpětí věku porostu, kdy je porost ve svém produkčním optimu, a je přizpůsobena druhu dřeviny a typu stanoviště (Košulič 2009; Poleno a Vacek 2009). Doba obmýtní je obvykle vztažena k cílovému hospodářství jednotlivých hospodářských souborů a dle souborů lesních typů v ekologické síti typologického systému České republiky. Obmýtní doba například pro smrkové porosty je 100–130 let, pro bukové porosty 120–140 let a pro dubové porosty 130–160 let, na modálních stanovištích.

Vliv těžebních zásahů o různé intenzitě na obsah uhlíku v půdě byl sledován v rámci několika výzkumů. Christophel et al. (2015) ve svém rozsáhlém výzkumu sledovali ve smíšených horských lesích v Alpách vliv různé intenzity clonné seče, holoseče, a porostů bez zásahu na obsah uhlíku v půdě po 35 letech od provedení zásahů na různých lokalitách. Na jedné z výzkumných lokalit autoři zjistili, že obsah uhlíku ve svrchním humusovém horizontu klesal s rostoucí intenzitou zásahu (bez zásahu > clonná seč mírné intenzity > clonná seč intenzivní > maloplošná holoseč), zatímco ve svrchním minerálním horizontu (0–10 cm) nebyl zaznamenán vliv intenzity jednotlivých zásahů, porosty se nelišily. V minerálním horizontu (10–30 cm) byl zaznamenán významný rozdíl mezi porosty bez zásahu a porosty s různou intenzitou zásahu, přičemž vliv intenzity zásahu na obsah uhlíku se projevil pouze u

porostů s clonnou sečí mírné intenzity, které měly nižší obsah uhlíku ve srovnání s porosty s intenzivní clonnou sečí a porosty s holosečí, obsah uhlíku měl tendenci spíše vzrůstat s intenzivnějšími zásahy. V minerálním horizontu (10–30 cm) bylo překvapivé, že porosty bez zásahu měly významně nižší obsah uhlíku v půdě než porosty s intenzivní clonnou sečí a porosty s holosečí. Autoři při celkovém srovnání všech sledovaných lokalit, intenzity zásahů a jednotlivých horizontů konstatují významné snížení obsahu organického uhlíku a současně půdní organické hmoty, které je nejvýraznější ve svrchní vrstvě půdy, především v nadložním humusu v porostech s rostoucí intenzitou zásahu ve srovnání s kontrolními porosty bez zásahu. Tento rozsáhlý výzkum tedy potvrzuje, že při těžebním zásahu je nejvíce zranitelný uhlík ve svrchní vrstvě půdy, přičemž v hlubších horizontech je již více chráněn před narušením stability sekvestrace (obdobně také Saarsalmi et al. 2010; Achat et al. 2015; Clarke et al. 2021). Výsledky výzkumu naznačují, že vliv intenzity zásahu s hloubkou půdy klesá, přičemž jsou patrné značné rozdíly mezi jednotlivými intenzitami zásahů na různých lokalitách, stanovištní podmínky patrně hrají velmi důležitou roli.

Achat et al. (2015) porovnávali vliv konvenční těžby (odstranění kmenů stromů) a intenzivní těžby (odstranění celých stromů včetně těžebních zbytků – větví s listím, pařezů) na obsah organického uhlíku v půdě. Autoři prokázali, že konvenční způsob těžby zapříčinil významný pokles obsahu uhlíku především v organickém horizontu půdy, a částečně ve svrchním minerálním horizontu půdy, ale když byl vzat v úvahu uhlík v celém půdním profilu (organický hor. + svrchní minerální hor. < 10 cm + min. hor. 11–20 cm + min. hor. > 20 cm), byla ztráta uhlíku kompenzována akumulací uhlíku v hlubších horizontech, které nebyly zásahy těžby výrazně dotčeny. Naopak intenzivní těžba měla negativní vliv na obsah uhlíku v půdě a vedla k jeho výrazným ztrátám ve všech sledovaných horizontech půdy, neboť dochází k intenzivnímu narušení a degradaci nejen svrchní vrstvy půdy ale při odstraňování pařezů a působení techniky dochází k narušení i hlubších horizontů půdy. Obdobné výsledky, tedy významný vliv těžby na obsah uhlíku především v organickém horizontu prokázali také Blanco et al. (2006), Nave et al. (2010), Saarsalmi et al. (2010), James a Harrison (2016) a Clarke et al. (2021).

Řada dalších autorů se shoduje, že intenzivní těžba ve smyslu odstranění stromů včetně veškeré biomasy a všech těžebních zbytků (větvě s listím či jehličím, kmeny, pařezy) vede k významnému snížení obsahu organického uhlíku v půdě, ve srovnání s konvenční těžbou či intenzivní probírkou, kdy jsou odstraněny pouze kmeny, zatímco biomasa a těžební zbytky jsou ponechány na místě a částečně kompenzují ztráty uhlíku (Bengtsson a Wikström

1993; Jiang et al. 2002; Peng et al. 2002; Bélanger et al. 2003; Merganičová et al. 2005; Wall et al. 2008; Saarsalmi et al. 2010; Smolander et al. 2013; Kaarakka et al. 2014).

Existují však také výzkumy, které nepotvrdily významný vliv intenzity těžby na obsah uhlíku v půdě (Olsson et al. 1996, Rosenberg a Jacobson 2004; Thiffault et al. 2006; Tamminen et al. 2012; Smolander et al. 2013). Zhou et al. (2013) se věnovali vlivu těžebních zásahů a jejich různých intenzit (mírná, střední a intenzivní) na obsah uhlíku v půdě. Autoři uvádějí, že různé intenzity těžby neměly signifikantní vliv na obsah organického uhlíku v organickém a minerálním horizontu.

Clarke et al. (2015) ve své analytické studii zdůrazňuje, že vliv různých intenzit těžby, ale celkově i probírkových zásahů, na obsah uhlíku v půdě není jednoznačný, a je velmi závislý na typu porostu, stanovištních podmínkách, četnosti zásahu, ale také na době (časovém intervalu), kdy je odezva uhlíku na provedený zásah sledována.

Autoři věnující se této problematice shodně konstatují, že je třeba k těmto zásahům v lesních porostech přistupovat obezřetně a pokud možno průběžně sledovat jejich projevy v půdním prostředí tak, aby mohla být přizpůsobena a optimalizována intenzita zásahu konkrétním stanovištním podmínkám za současného plnění všech funkcí lesa.

Změna doby obmýtní

Kromě vlivu probírkových zásahů a samotné těžby na obsah uhlíku v půdě, se výzkumná pozornost zaměřila také na vhodnost obmýtní doby (obmýtní) porostů ve vztahu k zásobě uhlíku v půdě. Případné zkrácení či prodloužení doby obmýtní za účelem podpory sekvestrace uhlíku je ve výzkumech zvažováno především s ohledem na změnu klimatu, jako jedno z potenciálních mitigačních managementových opatření (Lindner et al. 2020).

V případě smrkových porostů pěstovaných především na nepřírodných a nevhodných stanovištích (mimo ekologické optimum smrku v daném území), které vznikly často jako tzv. sekundární smrkové porosty, jež nyní trpí chřadnutím a odumíráním, nebo v případě smrkových porostů trpících dopady změny klimatu v důsledku extrémních vlivů počasí se mnoho autorů shoduje na vhodnosti snížení doby obmýtní (Urban a Pokorný 2002; Pokorný 2013; Hlásny et al. 2016; Albrich et al. 2018; Jandl et al. 2019; Subramanian et al. 2019; Lindner et al. 2020; Fuchs et al. 2022). Snížení doby obmýtní je v kontextu změny klimatu považováno za jedno z mitigačních opatření, které zmírní riziko náhlého rozpadu velkého množství především monokulturních smrkových porostů, přičemž současně umožní rychlejší přeměnu druhového složení porostů. Schopnost přeměny těchto porostů bude obzvláště

významné, neboť změny klimatu a související projevy jsou očekávány během jednoho životního cyklu lesa.

Na druhou stranu řada autorů považuje prodloužení doby obmýetí jako vhodný přístup k managementu perspektivních porostů s ohledem na dlouhodobou a stabilní sekvestraci uhlíku v půdě (Liski et al. 2001; Kaipainen et al. 2004; Bravo et al. 2008; Kaul et al. 2010; González-Benecke et al. 2016; Prada et al. 2016; Roberge et al. 2016; Bravo et al. 2017; Juutinen et al. 2018; Lundmark et al. 2018; Moomaw et al. 2020). Avšak přílišné prodloužení doby obmýetí již nevede ke zvýšené zásobě uhlíku v půdě, neboť produktivita porostu s věkem, ale také s ohledem na maximální roční přírůstek následně klesá (Cannell 1999; Liski et al. 2001; Harmon a Marks 2002; Jandl et al. 2007).

Liski et al. (2001) velmi komplexně sledovali odezvu uhlíku po prodloužení doby obmýetí z 90 let na 120 let (o 30 let), ale také zkrácení z 90 let na 60 let (o 30 let) v borových a smrkových porostech ve Finsku. Autoři zjistili, že zkrácení doby obmýetí blíže k věku, kdy porost dosahuje nejvyššího průměrného ročního přírůstu (kolem 60 let) zvýšilo sice zásobu uhlíku v půdě, ale na druhé straně snížilo zásobu uhlíku ve vegetaci. Vyšší zásoba uhlíku v půdě souvisela se značným opadem v mladších porostech a také s ponecháním posklizňových zbytků z provedených probírek, tyto faktory se projeví významněji ve smrkových porostech, které vykazovaly také vyšší zásobu uhlíku v půdě než borové porosty. Z hlediska celkového uhlíku (vegetace + půda + dřevěné produkty) bylo v borových porostech zaznamenáno nejvíce uhlíku při prodloužení doby obmýetí, a u smrkových porostů při zkrácení doby obmýetí. Celkově vyšší obsah uhlíku vykazovaly smrkové porosty. Autoři v rámci svého komplexního hodnocení podotýkají, že volba délky obmýetí v porostech smrku, která by byla příznivá pro sekvestraci uhlíku, není tak přímočará, protože mezi zkrácenou a prodlouženou délkou obmýetí existují určité protichůdné účinky. Autoři zjistili, že emise fosilního uhlíku a spotřeba energie při těžbě a výrobě vzrostly, když se zkrátila délka obmýetí a zvýšila se těžba dřeva na vláknu, zejména ve smrkových porostech. Vzhledem k tomu, že se zásoby uhlíku ve srovnání s emisemi fosilního uhlíku změnilly jen málo, jsou emise fosilního uhlíku považovány za ty, jež určují, jak příznivé jsou různé délky obmýetí pro sekvestraci uhlíku v porostech smrku ztepilého. Autoři došli k závěru, že prodloužení obmýetí především v borových, ale i smrkových porostech, by bylo příznivé pro celkovou sekvestraci uhlíku, ačkoliv to sebou nese určité náklady (snížené těžby dřeva, snížené příjmy vlastníků půdy, rostoucí cena kulatiny). Autoři současně akcentují důležitost zohlednění vývoje porostů z hlediska prováděných managementových zásahů a celého řetězce procesů lesního

hospodaření (těžba, dřevozpracující průmysl, využití dřeva a dřevěných produktů, emise fosilního uhlíku) při analýze účinků délky obmýetí na ukládání uhlíku v lesích.

Jandl et al. (2007) při hodnocení změny délky doby obmýetí konstatují, že stárnutí lesů (dosahování vyššího věku porostů) s prováděným managementem v rámci prodloužení délky doby obmýetí má za následek zvyšování zásoby uhlíku, avšak za předpokladu, že věk těžby nepřesahuje věk porostu, kdy se porost mění z uhlíkového úložiště na jeho zdroj uvolňovaný zpětně do atmosféry. Dle autorů vede prodloužení doby obmýetí s porosty s vyšším zastoupením starších či starých stromů k vyšším zásobám uhlíku než u mladých porostů s krátkou dobou obmýetí. Velikost účinku prodloužení doby obmýetí na schopnost sekvestrovat uhlík přitom bezprostředně závisí na vhodně zvolených přístupech lesnicko-hospodářské praxe, které by měly být přizpůsobeny také druhu dřevin a stanovištním podmínkám.

Potenciální prodloužení či zkrácení doby obmýetí by mělo být vždy zváženo ze všech hledisek, a to jak z ekonomického hlediska především v hospodářských porostech, tak z hlediska ekosystémového, schopnosti plnit funkci sekvestrace uhlíku, odolávat změnám klimatu. Doba obmýetí by proto měla být v hospodářských porostech především efektivní a udržitelná tak, aby byl naplněn produkční potenciál porostů s ekonomickým cílem a současně aby porost byl stabilní a v dobré zdravotní kondici a plnil také ostatní funkce, přičemž jednou z nich je sekvestrace uhlíku.

2.2.5 Vztah a vliv managementových opatření na porostní charakteristiky

Provádění výše uvedených antropogenních zásahů, managementových opatření v lesních porostech ovlivňuje a působí na půdní prostředí, a současně formují věkovou a prostorovou strukturu včetně druhové skladby lesních porostů. Proto je možné působení managementových zásahů sledovat prostřednictvím porostních charakteristik, jimiž jsou především věk, zakmenění, zápoj, absolutní výšková bonita porostu, a jejich změny, ve vztahu k obsahu organického uhlíku v půdě. Jednotlivé managementové zásahy jsou úzce spjaty s určitou vývojovou fází porostu a jeho věkem, tedy v určitém věku porostu se v porostech hospodářského lesa provádí určité zásahy, které se promítnou změnou např. v zakmenění či zápoji.

Vzhledem k tomu, že hospodaření v lesích je úzce vázáno na růstové prostředí, které je předurčeno stanovištními podmínkami a také výškovou stupňovitostí vegetace (Marek et al. 2011), je třeba sledovat a vnímat obsah uhlíku v půdě také v širším kontextu prostředí.

Věk porostu

Věk porostu je jednou ze sledovaných porostních charakteristik, která má vliv na zásobu uhlíku v půdě (Chen et al. 2012; Hiltbrunner et al. 2013; Bečvářová et al. 2018; Zhao et al. 2019 a další), a která může být ovlivňována provedenými managementovými zásahy. Věk je porostní charakteristikou vyjadřovanou jako počet let porostu, přičemž často je využíváno různých věkových kategorií například věková třída (interval o délce 20 let), věkový stupeň (interval o délce 10 let) (MZe 1996) nebo také věkový interval, který odpovídá např. určité vývojové fázi (tyčkovina – 25–40 let) či managementovému zásahu. Věkové kategorie (intervaly) porostů používané ve vztahu ke sledování obsahu uhlíku v půdě se v zahraniční literatuře značně liší a jsou uzpůsobeny danému cíli výzkumu (např. výzkumy Vilén et al. 2015; Cao et al. 2019; a další).

Vliv věku porostu na obsah uhlíku v půdě byl prokázán řadou výzkumů, avšak jejich porovnání je velice obtížné. Jednotlivé výzkumy se značně liší v typech porostů (dle druhů dřevin), v rozsahu věku sledovaných porostů (často jsou sledovány jen určité věkové skupiny) a v neposlední řadě také půdními horizonty, ve kterých byl obsah uhlíku sledován. Kromě toho je vliv věku na obsah uhlíku ve výzkumech často dáván do souvislosti s prováděnými managementy (Selvaraj et al. 2017; Hou et al. 2019). Lze ale zobecnit, že řada výzkumů prováděných v jehličnatých, převážně smrkových, porostech se shoduje, že s rostoucím věkem porostu se zvyšuje obsah uhlíku v půdě, obzvláště v organickém ale i v minerálním horizontu (Côté et al. 2000; Peltoniemi et al. 2004; Klimo a Kulhavý 2009; Hiltbrunner et al. 2013; Světlík et al. 2016; Bečvářová et al. 2018; Cha et al. 2019; Zhao et al. 2019; Liu et al. 2021). Existují však také studie, které potvrzují spíše opačný (klesající) trend v organickém či v minerálním horizontu jehličnanů (Reichle 1981; Chen et al. 2013; Seedre et al. 2015; Cao et al. 2019). V listnatých či smíšených porostech se obsah uhlíku v jednotlivých horizontech s ohledem na věk porostu velmi liší, neboť ve výzkumech je značná rozmanitost zkoumaných druhů dřevin, a často je spojována se sukcesním vývojem stanoviště. Cao et al. (2018) a Sun et al. (2015) prokázali rostoucí obsah uhlíku s věkem listnatých porostů jak v organickém tak v minerálním horizontu půdy, zatímco Wang et al. (2020) prokázali klesající trend celkového půdního uhlíku s věkem porostů v rámci sukcese. Chen et al. (2012) jako jeden z mála autorů prokázal rostoucí trend organického uhlíku s věkem porostu v průběhu celého života smíšeného porostu (od 2 až do 203 let porostu). Trend obsahu uhlíku však nemusí být vždycky přímý a jednoznačný, například Wang et al. (2021) zjistili, že obsah organického uhlíku v organickém a podobně i v minerálním horizontu u jehličnatých porostů od 6-letých

přes 12-leté až po 18-leté klesá, a od 18-letých, přes 25-leté, 32-leté až po 49-leté porosty naopak roste. Obdobně také Cha et al. (2019) prokázali v organickém horizontu u listnatých dřevin postupně rostoucí trend organického uhlíku od kategorie věku 0–10 let po kategorie kolem 30 let (21–30 let a 31–40 let), s následným klesajícím trendem obsahu organického uhlíku ve věkových kategoriích 41–50 let a 51–60 let. Naopak v minerálním horizontu byl prokázán kontinuální rostoucí trend obsahu uhlíku v půdě.

Zakmenění porostu

Další sledovanou porostní charakteristikou je zakmenění porostu. Zakmenění porostu vyjadřuje relativní míru hustoty porostu a je ukazatelem využití růstového prostředí porostu. Stanovuje se jako poměr skutečné výčetní základny porostu a výčetní základny tabulkové (MZe 1996). Vyjadřuje se desetinnými čísly (0–1), popřípadě celými čísly (1–10), přičemž se jedná o kategorickou proměnnou. Plné zakmenění dosahuje hodnoty 1, popřípadě 10, a charakterizuje takový stav porostu, kdy stromy plně využívají růstový prostor a koruny stromů se vzájemně dotýkají, nebo jsou od sebe vzdáleny na několik metrů. Zakmenění porostu by dle lesního zákona (zákon č. 298/1995 Sb.) nemělo v hospodářských lesích s úmyslnou těžbou klesnout pod hodnotu 0,7 (resp. 7), s určitými výjimkami.

Zakmenění porostu je další porostní charakteristikou, která je významně ovlivňována managementovými zásahy v lese. Souvislost mezi zakmeněním porostu a obsahem uhlíku v půdě byl sledován v řadě výzkumů, přičemž vyjadřování zakmenění respektive hustoty porostu se ve světě značně liší. V zahraniční literatuře je hustota porostů často vyjadřována jako počet stromů na hektar a dále je kategorizována např. jako nízká, střední a vysoká hustota porostu. Na et al. (2021) zjistili, že celkový obsah uhlíku v půdě se zvyšuje s rostoucí hustotou modřínového porostu. Rostoucí trend obsahu uhlíku se zvyšující se hustotou porostu jak u jehličnatých, tak u listnatých porostů byl potvrzen také dalšími autory (Gonzalez Gonzalez et al. 2012; Sitters et al. 2013; Na et al. 2017; Truax et al. 2018; Sun et al. 2019). Na druhou stranu Noh et al. (2013) zjistili vyšší obsah uhlíku v půdě u borových porostů s nižší hustotou než u těch s vyšší hustotou (obdobně také Hernandez et al. 2016 a Liu et al. 2021), a Zhang et al. (2021) u borových porostů se střední hustotou porostů. Současně také existují výzkumy, které nepotvrdily souvislost mezi hustotou porostu a obsahem uhlíku v půdě (Nilsen a Strand 2008; Noh et al. 2013; Mayer et al. 2020).

Zápoj porostu

Další porostní charakteristikou formovanou managementovými opatřeními, která vykazuje potenciál ovlivňovat obsah uhlíku v půdě je zápoj porostu. Zápoj představuje vzájemný dotyk (kontakt) a prolínání větví stromů, a současně je jedním ze znaků při hodnocení pěstebního stavu porostu, neboť ovlivňuje energetický, světelný a látkový režim porostu a celého ekosystému (Tani et al. 2001). Zápoj se většinou vyjadřuje v procentech, tj. kolik procent zaujímá celková plocha korunových projekcí z celkové plochy porostu. Zápoj porostu bezprostředně souvisí se zakmeněním, přičemž platí obecná zákonitost, kdy se zvyšujícím se zakmeněním se zvyšuje zápoj porostu. Kromě toho zápoj také souvisí se způsobem vzniku porostu a s jeho věkem, stejně jako s vývojovou fází porostu.

Ve srovnání s předchozími charakteristikami porostu, byla sledování vlivu zápoje na obsah uhlíku v půdě věnována jen malá výzkumná pozornost. To může být dáno tím, že vzhledem k úzké a přímé souvislosti zápoje se zakmeněním, je pozornost věnována spíše zakmenění. Muñoz et al. (2007) ve svém výzkumu prokázali souvislost zápoje s obsahem uhlíku v půdě, přičemž u porostů s vyšším zápojem byl zjištěn vyšší obsah organického uhlíku jak v organickém, tak minerálním horizontu půdy (obdobně také Coetsee et al. 2010; Yücesan et al. 2019; Baul et al. 2021). Thornley a Cannell (2000) konstatují, že v lesích, kde je prostřednictvím managementu udržován souvislý (časově kontinuální) zápoj s uplatňováním zásahů, které napodobují přirozené disturbance v lese, lze pravděpodobně dosáhnout nejlepší kombinace vysokého výnosu dřeva za současné sekvestrace uhlíku. Obecně lze shrnout, že autoři, kteří se nějakým způsobem podíleli na sledování souvislosti mezi zápojem porostu, přítomností mezer v porostu (mýtin) a obsahu uhlíku v půdě, se shodují, že zápoj porostu působí na chemické složení půd (včetně obsahu uhlíku) a půdní vlastnosti. Autoři se jednoznačně shodují, že obsah uhlíku v půdě pod zapojeným porostem je více chráněn před působením abiotických činitelů, které urychlují půdní respiraci, procesy rozkladu a zpětného uvolňování uhlíku do atmosféry (Kulmala et al., 2014; Mayer et al., 2017; Wu et al. 2021). Navíc zapojený porost poskytuje více opadu, následně organické hmoty v půdě (především ve svrchní vrstvě), které podmiňují vyšší obsah uhlíku (Augusto et al. 2002; Prescott 2002; Coetsee et al. 2010; Chiti et al. 2015; Toro-Manríquez et al. 2019; Na et al. 2021).

Výše zmíněné charakteristiky – věk, zakmenění a zápoj porostu jsou mimo jiné specifické tím, že spolu navzájem poměrně úzce souvisejí, obzvláště v lesích s prováděným managementem, jímž jsou také ovlivněny a formovány. Navíc některé z nich se v průběhu

života a vývoje porostu pochopitelně mění (např. věk), jiné mohou zůstat poměrně stabilní (např. zakmenění).

Absolutní výšková bonita

Kromě již zmíněných porostních charakteristik, také absolutní výšková bonita dřevin souvisí s managementovými zásahy v lese. Absolutní výšková bonita (AVB) se stanovuje ze střední výšky porostu (MZe 1996), nebo objemu středního kmene v určitém, tzv. standardním věku porostu (zpravidla věk 100 let). Absolutní výšková bonita odráží produkční schopnosti dřeviny na daném stanovišti. Ovlivňuje ji kvalita stanoviště respektive přírodní podmínky, ale také genetické vlastnosti a růstové schopnosti dřeviny, a v neposlední řadě také provedené hospodářské zásahy. Čím je hodnota AVB vyšší, tím je lepší produkční schopnost dřeviny na určitém stanovišti. Produkční schopnost dřeviny má potenciál souviset s obsahem uhlíku v půdě. V dostupné publikované zahraniční literatuře je problematické nalézt ekvivalentní charakteristiku k absolutní výškové bonitě dřeviny používané u nás. Zahraniční autoři pracují spíše s charakteristikami jako výška porostu (m), hustota porostu (počet stromů/ ha), výčetní tloušťka (cm), zásoba dřeva (m³/ha), objemový (tloušťkový) přírůst (cm) a následně sledují souvislost či jejich vliv na obsah organického uhlíku v půdě (např. Cha et al. 2019; Baul et al. 2021). Proto je srovnání výsledků velmi obtížné. Avšak sledování potenciálního vlivu AVB (jako definované porostní charakteristice v našich podmínkách) na obsah organického uhlíku v půdě by bylo rozšířením již sledovaných charakteristik a celkovým přínosem ke studované problematice.

2.3 Změna klimatu

Ke změně klimatu se váže několik termínů. Změna klimatu označuje změnu stavu klimatu, kterou lze rozpoznat ve změnách průměru a/nebo proměnlivosti jeho vlastností, a která přetrvává po dlouhé období (typicky desítky let či déle) (IPCC 2007). Celkově změna klimatu znamená obecný posun v jeho charakteru, včetně posunu v teplotách, srážkách, větru a dalších parametřů. Míra tohoto posunu stejně jako intenzita změn se může měnit region od regionu, přičemž je třeba mít na paměti, že tyto změny jsou poměrně rychlé ve srovnání s možnostmi přizpůsobení se, a nerovnoměrné (různé části planety se ohřívají různě) a netýkají se jen teplot, ale i dalších charakteristik. Navíc jsou často doprovázeny extrémními projevy a narušením souvisejících procesů (například v probíhajících v půdě) (CzechGlobe 2022; ČHMI 2022).

Změna klimatu sebou nese širokou řadu předpokládaných a očekávaných důsledků a dopadů na celé spektrum ekosystémů a prostředí, přičemž některé z nich jsou patrné již v současnosti. Dle predikcí a modelů řady autorů se změna klimatu dotkne také lesních ekosystémů, včetně jejich půdního prostředí.

Jedním z významných predikovaných a očekávaných projevů změn klimatu v lesních ekosystémech je trend změn vegetační stupňovitosti (Buček 2001). Globální klimatické modely, z nichž vychází globální a také regionální scénáře vývoje klimatu (např. IPCC, Goddard Institute of Space Studies, Geophysical Fluids Dynamics Laboratory), predikují zvýšení průměrné roční teploty vzduchu do konce století o 1,4 až 5,8 °C (Kadrnožka 2008; Christensen et al. 2007; Marek et al. 2011; odhady se dle autorů liší). Přičemž do roku 2030 tyto modely předpokládají zvýšení průměrné roční teploty o 1,9–2,6 °C oproti roku 1990 (Buček 2001). Tyto předpokládané změny teplot, ale také dalších souvisejících charakteristik klimatu, by mohly v následujících desetiletích způsobit posun o 1 až 2 vegetační stupně směrem dolů (Buček 2001; Čermák et al. 2004). Jak uvádí Buček (2001), dle regionálního scénáře trendu změn vegetační stupňovitosti a predikcí dojde v ČR v roce 2030 ke zvýšení plochy 1. dubového, 2. bukodubového a 3. dubobukového vegetačního stupně, přičemž dubový vegetační stupeň by měl zaujímat až 29,44 % plochy lesní půdy v ČR oproti stávajícím 3,46 %.

Důsledky těchto prognózovaných trendů změn vegetační stupňovitosti se bezprostředně dotknou druhové skladby lesních porostů a zastoupení jednotlivých dřevin, přičemž pravděpodobně nejvíce se dotknou nejrozšířenější dřeviny lesů ČR – smrku ztepilého (*Picea abies*). Smrk ztepilý je v současnosti dominantním dřevinným druhem lesů v ČR s výskytem na 54,1 % plochy porostní půdy (MZe 2021). Smrk je na území České republiky, ale i většiny Evropy, často pěstován v polohách a na stanovištích mimo jeho ekologické optimum a přirozené rozšíření. To je také jeden z důvodů, proč bude smrk v rámci změny klimatu a jejích predikovaných dopadů nejvíce postižen. Dle prognóz vývoje klimatu a trendů změn vegetační stupňovitosti v ČR v roce 2030 bude 1.–3. vegetační stupeň z hlediska klimatických podmínek zcela nevhodný či s málo příznivými podmínkami pro pěstování smrku (Buček 2001). Vzhledem k tomu, že je prognózován výrazný pokles plochy s příznivými (4. vegetační stupeň) a velmi příznivými podmínkami (5.–7. vegetační stupeň) pro pěstování smrku, lze očekávat, že dobré a velmi dobré klimatické podmínky pro jeho pěstování zůstanou zachovány pouze v oblastech jeho přirozeného rozšíření, tedy ve vyšších horských polohách a nejvyšších hraničních pohořích.

Obdobné výstupy prezentuje také Čermák et al. (2004), kteří ovšem pracují s lesními vegetačními stupni (LVS). Autoři v rámci hodnocení případných rizik budoucího vývoje porostů v souvislosti se změnou klimatu vyhodnotili, že 1.–2. LVS patří do kategorie velmi vysokého, 3. LVS do kategorie vysokého, a 4. LVS do kategorie středního rizika z hlediska stanovištních a porostních rizik pro pěstování smrku. Zatímco 5. a 7. LVS náleží do kategorie nízkého rizika z hlediska stanovištních a porostních rizik pro pěstování smrku, a 6. LVS byl vyhodnocen jako neoptimálnější pro pěstování smrku, s velmi nízkým rizikem z hlediska stanovištních a porostních rizik. Autoři tak konstatují, že porosty smrku pěstované v nižších polohách, tedy do 3. LVS, částečně i ve 4. LVS budou značně rizikové z hlediska dalšího vývoje porostů v rámci očekávané změny klimatu.

Hlásný et al. (2011) prezentují na základě růstových simulací odezvu klesající produkce smrku v nižších polohách a rostoucí produkci v polohách pro smrk ekologicky optimálních, tedy v 7. vegetačním stupni, a to na konci tohoto století. Autoři dále uvádějí předpokládaný budoucí významný pokles v produkci smrkových porostů v rozsahu nadmořských výšek 400–800 m. n. m., který by nastal také v České republice. Porosty v nižších nadmořských výškách by byly současně ohroženy častějšími a výraznějšími ataky lýkožrouta smrkového s potenciálním vývojem jeho 3. generace, různých patogenů, a zvyšujícím se stresovým faktorem sucha. Autoři tak konstatují, že smrk v těchto nižších polohách v kontextu dopadů změn klimatu dlouhodobě nepřežije, a současně naznačují, že tyto polohy by se tak mohly stát místo dosavadního úložiště uhlíku spíše jeho zdrojem, zatímco horské smrkové porosty budou zvyšovat svou schopnost sekvestrace uhlíku v půdě (Hlásný et al. 2011).

Jak vyplývá z výše zmíněných výzkumů, ale také řady dalších, týkajících se možného vývoje a změn ve vegetační stupňovitosti respektive posunu lesních vegetačních stupňů (Garamvoelgyi a Hufnagel 2013; Machar et al. 2018; Sedmáková et al. 2019), bude s očekávanou změnou klimatu třeba řešit také druhovou skladbu a zastoupení jednotlivých dřevin v lesních porostech. Vzhledem k predikcím bude třeba hledat vhodnou druhovou skladbu dřevin, která bude potenciálně schopná nahradit stávající smrkové porosty pěstované v polohách nejvíce ohrožených a zranitelných očekávanými dopady změny klimatu, tedy především v nižších ale částečně také ve středních polohách.

Smrkové především monokulturní porosty pěstované v nižších, ale i středních polohách (především do 400 m. n. m., resp. 1.–3. LVS, často i ve 4. LVS) na stanovištích přirozeného výskytu primárně listnatých, popřípadě smíšených porostů, jsou již nyní vystaveny působení některých projevů klimatické změny (Pajčík et al. 2018). Porosty jsou

často a intenzivně napadány různými biologickými činiteli, především lýkožroutem smrkovým, ale také některými patogeny (především václavkami a dalšími houbami způsobujícími červenou hnilobu) (Jactel et al. 2012; Santini et al. 2013; Holuša et al. 2018), které se spolu s důsledky pěstování na stanovištích s dlouhodobě nevhodnými podmínkami (vysychavá či příliš podmáčená stanoviště) projevují chřadnutím a odumíráním těchto porostů již v předmýtním věku okolo 80 let, ale i ve věku kolem 40–50 let. Smrkové porosty jsou tak často ve velmi špatném zdravotním stavu a v mnoha případech se nedožijí mýtního věku (Holuša et al. 2018). Vzhledem k tomu, že se problematika chřadnutí a odumírání převážně smrkových monokultur v České republice (ale i ve zbytku Evropy) týká poměrně velkého počtu porostů, jež zaujímají značné rozlohy, je nezbytné tuto problematiku řešit.

Dle predikovaných dopadů klimatické změny na vegetační stupňovitost a na související očekávaný vývoj a změnu druhové skladby lesních porostů včetně zastoupení jednotlivých druhů dřevin, zaměřila řada autorů svou výzkumnou pozornost na skladbu porostů, která by mohla mít potenciál uspět v měnícím se klimatu za současného plnění všech funkcí lesa.

Řada autorů (Berger et al. 2002; Kirschbaum 2004; Körner 2006; Kern et al. 2016; Jonard et al. 2017) se shoduje, že smrk ztepilý bude hrát v globální klimatické změně významnou roli v sekvestraci uhlíku, jako jeho úložiště (tzv. sink). Podle predikcí se totiž očekává výrazný plošný úbytek smrkových porostů v nižších a částečně středních polohách, zatímco ve vyšších až horských polohách, kde se smrk bude nadále přirozeně vyskytovat, se očekává zvýšení jeho schopnosti sekvestrace uhlíku v důsledku zlepšení růstových podmínek (Pokorný 2013). Přirozeně se vyskytující smrkové porosty vyšších poloh plní již nyní významnou a nezastupitelnou úlohu v sekvestraci uhlíku, která bude s klimatickou změnou pravděpodobně ještě umocněna (Bečvářová et al. 2018; Horváth et al. 2021; Hanáková Bečvářová et al. 2022).

Z hlediska porostů vhodných jakožto potenciální náhrada chřadnoucích a postupně odumírajících smrkových (primárně monokulturních) porostů pěstovaných mimo své ekologické optimum, tedy především v nižších a středních polohách je řadou výzkumů navrhována dřevinná skladba tvořená stanovištně přirozenými druhy dřevin. V případě podmínek ČR a studovaného území se v nižších a částečně středních polohách jedná především o listnaté a smíšené porosty s hlavními (porostotvornými) dřevinnými druhy bukem a dubem. Menšík a kol. (2017) na základě svých výsledků z Dražanské vrchoviny v ČR uvádí, že ve středních polohách (kolem 600 m n. m.) by bylo vhodné k náhradě smrkových porostů využít porostů smíšených a to především s bukem, který je v současných

měnících se podmínkách prostředí významným stabilizačním článkem porostu. Autoři dále uvádějí, že přeměnou druhové skladby porostů s větším zastoupením listnatých dřevin lze očekávat sice mírné snížení akumulace uhlíku v nadložním humusu, které však bude kompenzováno přesunem sekvestrace uhlíku do minerálních horizontů půdy. Výsledky těchto autorů také potvrzují pozitivní vliv pěstování smrku a modřínu spíše ve směsi s bukem, než pěstování smrkových monokultur v těchto polohách.

Obdobné výsledky předkládají také Machar et al. (2017), kteří uvádějí, že buk bude mít klíčovou roli v převodu smrkových monokultur na listnaté či smíšené porosty (buk s příměsí smrku či buk s jedlí). Autoři však současně připomínají, že s posunem vegetačních zón, respektive lesních vegetačních stupňů, dojde pravděpodobně také u buku k posunu optimálních podmínek (obdobně také Sedmáková et al. 2019) pro růst ze stávajícího 5. LVS do 7. až 8. LVS, přičemž v nižších polohách bude konkurenčně dominovat spíše dub (obdobně také Silva et al. 2012; Mette et al. 2013). Kromě dubu dostanou příležitost se ve směsi uplatnit v nižších a částečně středních polohách také další listnaté dřeviny jako jsou především habr a javor (Kruhlov et al. 2018). Na základě výsledků také řady dalších autorů (Lasch-Born et al. 2015; Kharuk et al. 2015; Neuner et al. 2015; Pretzsch et al. 2015; Machar et al. 2018 a další) lze shrnout, že smíšené porosty se jeví jako optimální možnost v řešení problematiky náhrady odumírajících smrkových porostů v nízkých až středních polohách, a to i z hlediska schopnosti se adaptovat změně klimatu. Listnaté dřeviny totiž obecně (přičemž dub více než buk) vykazují vyšší rezistenci k suchu a jeho souvisejícím projevům a dopadům, jakožto jeden z významných důsledků klimatické změny (Mette et al. 2013; Machar et al. 2017; Pretzsch et al. 2018, 2020; Pardos et al. 2021).

Potenciální vhodnost porostů a jejich dřevinné skladby při nahrazení (resp. převodu) odumírajících monokulturních smrkových porostů nižších až středních poloh by tak měla být zvažována jak z hlediska stanovištních a klimatických podmínek, tak z hlediska schopnosti plnit všechny funkce lesa včetně funkce sekvestrace uhlíku. Navíc by měla být schopna do jisté míry odolávat působení projevů klimatické změny. Hledání vhodné druhové skladby porostů tak bude pravděpodobně cílem řady současných výzkumů lokálního až regionálního charakteru, soustředěné na konkrétní území. Výsledky tohoto výzkumu také přispějí k této problematice.

3. HYPOTÉZY A CÍLE PRÁCE

Lesní ekosystémy, jejichž součástí jsou lesní půda a lesní porosty, se vyznačují významnou schopností sekvestrace uhlíku, jakožto jedno z hlavních mitigačních opatření klimatické změny. Avšak z hlediska dlouhodobé a stabilní sekvestrace, je třeba pěstovat také stabilní a zdravé porosty s vhodnou dřevinnou skladbou, které budou schopny odolávat měnícímu se klimatu, a současně také adaptovat managementová opatření v nich prováděná.

Cíle práce:

Hlavním cílem této disertační práce bylo posoudit vliv managementových opatření prováděných v lesních porostech (sledovaný prostřednictvím vybraných porostních charakteristik) na půdní prostředí se zaměřením na obsah a dynamiku uhlíku (ve smyslu TOC) v půdě v rámci různých stanovištních podmínek a jeho schopnost sekvestrace v různých typech porostů. Koncept celé práce je zasazen do kontextu klimatické změny a jejích očekávaných dopadů na lesní ekosystémy. Dílčí cíle tvoří mozaiku umožňující dosažení hlavního cíle.

Dílčí cíle:

- Analýza zásoby uhlíku v organickém a minerálním horizontu půdy v různých typech studovaných lesních porostů (Příloha I, II)
- Posouzení vlivu porostních charakteristik (věk, zakmenění, zápoj a absolutní výšková bonita porostů) na obsah TOC v různých typech studovaných lesních porostů (Příloha I, II)
- Posouzení vlivu vybraných klimatických (teplota, srážky, délky vegetačního období, nadmořská výška) a stanovištních poměrů (skupina půd, humusová forma) na obsah TOC v různých typech studovaných lesních porostů (Příloha I)
- Posouzení schopnosti studovaných listnatých porostů s hlavními dřevinami bukem a dubem nahradit chřadnoucí a odumírající smrkové porosty v kontextu klimatické změny za současného plnění funkce sekvestrace uhlíku (Příloha II)
- Posouzení možností a optimalizace managementových opatření prováděných v lesních porostech ve vztahu k přeměně druhové skladby porostů (Příloha II)

Hypotézy:

Dynamika obsahu TOC se v průběhu života porostů mění.

Porostní charakteristiky, které jsou přímo ovlivňovány prováděnými managementovými opatřeními v lesních porostech, mají vliv na obsah TOC.

Listnaté porosty mají vyšší schopnost sekvestrace než smrkové porosty ve srovnatelných stanovištních podmínkách, především v nižších polohách.

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1 Vstupní data a popis studovaného území

Pro účely tohoto výzkumu byla použita databáze typologie lesů, jejímž garantem je Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem (ÚHÚL). Tato databáze zahrnuje široké spektrum charakteristik a údajů o lesních porostech, půdním prostředí a abiotických podmínkách pro každou individuální monitorovací plochu. Databáze typologie lesů obsahuje rozsáhlou síť monitorovacích ploch v rámci celé České republiky, které jsou tvořeny jednotlivými lesními porosty založenými a uznanými Ústavem pro hospodářskou úpravu lesa jako reprezentativní stanoviště. Zakládání monitorovacích ploch je kontinuální, jsou proto zastoupeny i monitorovací plochy založené v druhé polovině minulého století. Velikost monitorovacích ploch se pohybuje od 400 do 500 m² a mají kruhový tvar. Každá monitorovací plocha je geograficky lokalizována.

Výzkum byl prováděn na monitorovacích plochách, které byly založeny v letech 1953–2004 v rámci celého území České republiky. Studované lesní porosty v rámci monitorovacích ploch se nacházely v rozmezí nadmořských výšek 250–1318 m n. m., s průměrnou roční teplotou od 2,1 do 8,3 °C a s průměrnými ročními srážkami od 479 mm do 1129 mm. Z hlediska lesní vegetační stupňovitosti dle Plívy (1987) byly studované porosty v rozsahu 1.–9. lesního vegetačního stupně (LVS). Byly tedy zastoupeny jak porosty nižších a středních poloh, tak i porosty vyšších poloh (horské lesy). Půdní podmínky a charakteristiky studovaného území byly značně rozličné (viz Tabulka 3). Převažující skupinou půd byly Kambisoly, ale zastoupeny byly také Podzosoly, Stagnosoly, Gleysoly, Retisoly, Leptosoly, Luvisoly a Fluvisoly (dle WBR 2014). V rámci studovaného území byly zastoupeny všechny základní formy humusu (mull, moder, mor), přičemž dominantní humusovou formou byl moder. V rámci půdních horizontů byl rozlišen organický (O) půdní horizont, jehož tloušťka se pohybovala v rozmezí 1 až 35 cm, a svrchní minerální (A) horizont s tloušťkou od 1 do 65 cm.

Z hlediska dílčích výzkumných cílů a různých typů studovaných porostů bylo pracováno se 2 vstupními samostatnými daty: dataset 1 – porosty s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého, dataset 2 – porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého a listnatých dřevin, přičemž dataset 2 byl dále rozdělen na 2 dílčí daty – na porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého a porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (s hlavními dřevinami bukem *Fagus sylvatica* L. a dubem *Quercus robur*

L.). Podrobnější popis stanovištních poměrů jednotlivých typů porostů (dílných datasetů) je uveden v Tabulce 3.

Tabulka 3. Klimatické, stanovištní a porostní charakteristiky studovaných typů porostů.

Proměnná	Porosty s 91–100 % zastoupením smrku ztepilého				Porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého				Porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin			
	Smrkové porosty				Smrkové porosty				Listnaté porosty			
	Min	Max	Prům	Med	Min	Max	Prům	Med	Min	Max	Prům	Med
Nadmořská výška (m n. m.)	300	1318	735,8	640	250,0	650,0	488,0	495,0	250,0	650,0	456,0	460,0
LVS	2.	9.	5.	5.	1.	6.	4.	4.	1.	6.	3.	3.
PRT (°C)	2,1	8,1	5,5	6	5,5	8,3	7,0	7,0	5,6	8,3	7,3	7,4
PRS (mm)	616,8	1105,9	828,9	800,6	501,9	1129,6	720,2	702,2	479,6	1031,4	692,7	669,3
Tloušťka O hor. (cm)	2,0	15,0	6,6	6,0	1,0	18,0	5,9	5,0	1,0	35,0	3,8	3,0
Tloušťka A hor. (cm)	1,0	27,0	8,8	7,0	5,0	40,0	14,4	13,0	3,0	65,0	13,9	10,0
Dominantní humusová forma	Moder				Moder				Moder			
Dominantní skupina půd	Kambisoly + Podzosoly				Kambisoly				Kambisoly			
Hlavní dřevina	Smrk ztepilý (<i>Picea abies</i>)				Smrk ztepilý (<i>Picea abies</i>)				Buk lesní (<i>Fagus sylvatica</i>) a dub letní (<i>Quercus rubur</i>)			
Věk porostů	21,0	190,0	97,2	97,5	12,0	160,0	90,3	90,5	15,0	185,0	102,4	100,0
Zakmenění	0,3	1,0	–	9	0,7	1,0	–	0,8	0,7	1,0	–	0,9
Zápoj	–	–	–	–	50,0	100,0	–	80,0	60,0	100,0	–	90,0
AVB	14,0	36,0	–	28,0	–	–	–	–	–	–	–	–
TOC (t/ha) v O hor.	4,2	43,2	16,1	13,1	1,2	39,6	13,5	12,0	1,2	43,7	7,5	5,9
TOC (t/ha) v A hor.	3,7	260,6	44,5	24,4	2,3	108,2	24,1	19,7	3,3	119,4	31,8	24,4
Počet vzorků	42				252				149			

Použité zkratky v tabulce 1: LVS – lesní vegetační stupeň; PRT – průměrná roční teplota vzduchu; PRS – průměrné roční srážky; AVB – absolutní výšková bonita; Min – minimum; Max – maximum; Prům – aritmetický průměr; Med – medián.

4.2 Půdní vzorkování

V centrální části každé studované monitorovací plochy, respektive lesního porostu, v rámci databáze typologie lesů, byla v průběhu let 1953–2004 vykopána půdní sonda. Každá půdní sonda a její půdní profil byly příslušnými pracovníky ÚHÚL s adekvátními zkušenostmi a praxí v oblasti pedologie detailně popsány, a byly rozlišeny jednotlivé zastoupené horizonty půdy. Z půdní sondy byly z jednotlivých půdních horizontů následně odebrány reprezentativní půdní vzorky, jejichž odběr byl prováděn během vegetačního období. Pro účely tohoto výzkumu bylo pracováno s půdními vzorky odebranými z organického (O) horizontu, který zahrnoval vrstvy L (opadanka), F (fermentační), H (humifikační) a svrchního minerálního/minerálního (A) horizontu půdy. Odebrané vzorky půdy z těchto půdních horizontů byly pro potřeby analýz patřičně předpřipraveny, vysušeny, homogenizovány, a následně pro každý horizont samostatně analyzovány v půdní laboratoři ÚHÚL Brandýs nad Labem.

Ve všech půdních vzorcích zahrnutých do tohoto výzkumu byl stanoven obsah celkového půdního organického uhlíku (TOC, anglicky SOC – soil organic carbon). Ke stanovení obsahu organického uhlíku byla využita metoda oxidimetrického stanovení dle Walkley a Black (1934). Principem této tzv. metody na mokré cestě, která má mnoho modifikací, je oxidace organického uhlíku kyslíkem oxidantu, kterým je nejčastěji dichroman draselný ($K_2Cr_2O_7$) v prostředí kyseliny sírové (H_2SO_4) za definovaných podmínek. Množství nespotřebovaného oxidantu se stanoví titrací roztokem Mohrovy soli či hydrochinonem. Takto stanovený obsah organického uhlíku je uváděn v %. Pro zjištění zásoby organického uhlíku v půdě, který je uváděn v jednotkách t/ha, byl použit přepočít (Macků in Marek et al. 2011) prostřednictvím této rovnice:

$$SOC \text{ (t/ha)} = \text{tloušťka horizontu (cm)} \times \text{redukovaná objemová hmotnost (g/cm}^3\text{)} \times TOC \text{ (\%)}$$

redukovaná objemová hmotnost byla stanovena v rámci fyzikální rozborů neporušených vzorků půd, tloušťka jednotlivých horizontů byla stanovena v rámci popisu půdní sondy při odběru půdních vzorků.

4.3 Popis porostů

Studované území zahrnovalo lesní porosty, jež byly tvořeny smrkem ztepilým (*Picea abies* L. H. Karst.), bukem lesním (*Fagus sylvatica* L.) a dubem letním (*Quercus robur* L.) jako hlavními, převažujícími dřevinnými druhy ve smyslu procentuálního zastoupení v rámci

porostního typu dle Macků (2012). Zastoupení těchto hlavních dřevin v porostech dosahuje rozsahu 50–100 %. Studované porosty zahrnují porosty vylišené jednak jako porosty s dominantním zastoupením (91–100 %) určité hlavní dřeviny, ale také porosty, které mají kromě hlavní dřeviny přimíšené nebo vtroušené také další druhy dřevin (*Pinus sylvestris* L., *Larix decidua* Mill., *Abies alba* Mill., *Populus alba* L., *Alnus glutinosa* L. Gaertner, *Fraxinus excelsior* L.). Tyto porosty byly pro potřeby dílčích výzkumů rozděleny do 3 skupin (typů) porostů v rámci dílčích datasetů a následně kategorizovány jako porosty s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého, porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého a porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (buku lesního a dubu letního jako hlavních dřevin).

Lesní porosty zahrnuté do výzkumu jsou převážně hospodářskými porosty, v nichž probíhá kontinuální management. Jednotlivá managementová opatření, která jsou v porostech prováděna, jsou bezprostředně spjata s určitou vývojovou fází lesa, která má přímou vazbu na věk porostu.

V prvních 10 letech věku porostu je formována struktura budoucího lesa, jeho druhové složení, dále je snižována hustota porostu a předrůstavých jedinců včetně prořezávání semenáčků, popřípadě je prováděno vylepšování kultur, ale především je zajišťována také ochrana před zvěří a buření. Od 10 do 25 let věku porostu je druhová skladba, prostorové rozmístění jednotlivých dřevin ale i odstranění netvárných jedinců upravováno výchovnými zásahy – pročistkami (seč plecí, prořezávky a čistky). Ve věku porostu 25–60 let se v rámci výchovy provádí probírkové zásahy, jejichž cílem je zvýšení ekologické stability a odolnosti porostu, podpora růstu nadějných jedinců a utváření cílové dřevinné skladby. Ve věku 60–80 let je v rámci prosvětlování porostu snižována jeho hustota, za účelem podpory nadějných jedinců a zvýšení jejich přírůstů (především tloušťkových), vitality a odolnosti proti působení biotických a abiotických činitelů. Od 80. roku věku dosahují porosty již mýtní zralosti, a postupně procházejí obnovou.

Věk porostů ve studovaném území byl v rozsahu 12–190 let. Dle potřeby dílčích výstupů byl věk porostů kategorizován do věkových tříd (dle MZe 1996) a do věkových skupin přizpůsobených určité vývojové fázi porostů a prováděným managementovým opatřením. Nejvíce zastoupeny byly porosty ve věku 80–120 let, tedy mýtní porosty. Doba obmýtí pro smrkové porosty na modálních stanovištích se pohybuje v rozsahu 100–130 let, pro bukové porosty v rozsahu 120–140 let, a pro dubové porosty v rozsahu 130–160 let.

Zakmenění studovaných porostů, jakožto kategorická proměnná vyjadřující poměr skutečné výčetní základny porostu a výčetní základny tabulkové, se pohybovalo v rozmezí

0,3–1,0. V hospodářských lesích by dle lesního zákona nemělo zakmenění klesnout pod hodnotu 0,7, s výjimkou prosvětlení, jež se provádí ve prospěch následného porostu či za účelem zpevnění porostu (např. při zahájení obnovy). Porosty s hodnotami zakmenění nižší než 0,7 ve studovaném území tvoří jednak porosty, jež jsou ve fázi obnovy, v případě starších porostů plnicích ochrannou funkci se jedná o porosty ve fázi rozpadu a v případě mladších porostů se může jednat o důsledky kalamitních stavů.

Zápoj porostů, vyjadřující vzájemný dotyk (kontakt) a prolínání větví stromů, je hodnocen jako kategorická proměnná a je vyjádřen v procentech. Ve studovaném území se zápoj porostů pohyboval v rozmezí 50–100 %.

Absolutní výšková bonita porostů (AVB), která vyjadřuje hodnotu střední výšky porostu v tzv. standardním věku, obvykle ve věku 100 let, je charakteristikou odrážející potenciální biomasu a produkční schopnost dřeviny/porostu na daném stanovišti. Studované porosty dosahovaly AVB v rozsahu 14–36 m.

Konkrétní hodnoty výše uvedených porostních charakteristik pro jednotlivé studované typy porostů jsou uvedeny v rámci Tabulky 3.

4.4 Statistické metody, zpracování dat

Statistické analýzy a vyhodnocení dat bylo provedeno v softwaru STATISTICA verze 13 (TIBCO Software Inc., USA). Pro účely statistických analýz bylo pracováno celkem se 3 dílčími datsety: dataset 1 – porosty s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého (42 vzorků), dataset 2 – porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (252 vzorků), a dataset 3 – porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (149 vzorků). Každý dataset byl vždy roztríděn dle cílů a potřeb dílčích analýz, přičemž data pro O horizont a A horizont byly vždy vyhodnocovány samostatně.

Normalita dat a reziduí každého dílčího datasetu byla testována prostřednictvím Shapiro-Wilkova testu ($p > 0,05$) v kombinaci s vizualizací pravděpodobnostních grafů (Q-Q grafy, N-P grafy). Pokud byla podmínka normality dat splněna, byly přednostně voleny parametrické metody a testy. Pokud podmínka normality dat splněna nebyla, byla data v případě nalezení vhodné transformace transformována (log-transformace a Box-Cox transformace) nebo byly použity vhodné neparametrické metody a testy.

Pro zjištění vzájemných závislostí a vztahů mezi proměnnými byla použita korelační analýza na hladině významnosti $p < 0,05$. V případě normálního rozložení dat, či již transformovaných dat byl použit Pearsonův korelační koeficient (r), v případě nesplnění

podmínky normality dat bylo pracováno s neparametrickou variantou – Spearmanovým korelačním koeficientem (R).

V případě potřeby lepšího porozumění vztahů mezi kvantitativními proměnnými a pro následné zjednodušení další analýzy byla korelační analýza doprovázena analýzou hlavních komponent (PCA analýza) s vizualizací pomocí grafu komponentních vah.

Z neparametrických metod a testů byl použit Mann-Whitneyův U test pro zjištění signifikantního rozdílu mezi dvěma skupinami. Dále byl použit Kruskal-Wallisův test (tzv. neparametrická ANOVA) doplněný vhodným post-hoc testem (tzv. vícenásobné porovnávání středních hodnot všech porovnávaných skupin) pro zjištění rozdílů mezi více skupinami. Pro porovnání závislých vzorků resp. skupin byl zvolen Wilcoxonův test.

Z parametrických metod a testů byla využita především analýza rozptylu (ANOVA), která umožňuje ověřit, zda na závislou proměnnou má statisticky významný vliv některá z kategorických nezávislých proměnných, a současně podává informaci, zda mezi sledovanými skupinami kategorické proměnné existují významné rozdíly. Pro zjištění významných rozdílů mezi jednotlivými skupinami bylo následně využito mnohonásobného porovnání prostřednictvím Scheffého post-hoc testu. V souvislosti s užitím ANOV byl použit také Leveneův test homogenity (shody) rozptylů a variační koeficient. Kromě ANOVY byl z parametrických testů použit také t-test (dvouvýběrový nepárový Studentův t-test) pro testování rozdílů středních hodnot dvou skupin. Pro objasnění vztahů a vlivů kategorických proměnných na závislou kvantitativní proměnnou a především pro objasnění trendů bylo v případech, kdy ANOVA nebyla vhodnou variantou, pracováno se zobecněným lineárním modelem (GLM), který byl doplněn Scheffého testem. Kromě toho byl pro identifikaci faktorů, které lépe zohledňují variabilitu závislé proměnné použit také lineární regresní model s logaritmicky transformovanými hodnotami závislé proměnné, přičemž byly sledovány interakce mezi kategorickými proměnnými a kvantitativními. V případě zjištění signifikantní interakce byl efekt kvantitativní proměnné ověřován také v dílčích skupinách kategorické proměnné.

Každý dílčí dataset byl podroben testu na odlehlé hodnoty. V případě, kdy bylo předpokládáno a prokázáno normální rozdělení dat, bylo pracováno převážně s Grubbsovým testem odlehlých hodnot. Zatímco v případě, kdy nebyl předpokládán nějaký určitý typ rozdělení dat, či byla normalita dat vyloučena, bylo využito neparametrického Dean-Dixonova testu odlehlých hodnot. Se zjištěnými extrémními a odlehlými hodnotami bylo pracováno velmi obezřetně, jejich případné vyloučení bylo v každém dílčím datasetu posuzováno individuálně s ohledem na jejich povahu. V několika případech totiž odlehlé

hodnoty vykazovaly takové odchylky, které při detailním studiu byly typické pro určitý znak a odhalili tak dílčí výsledek.

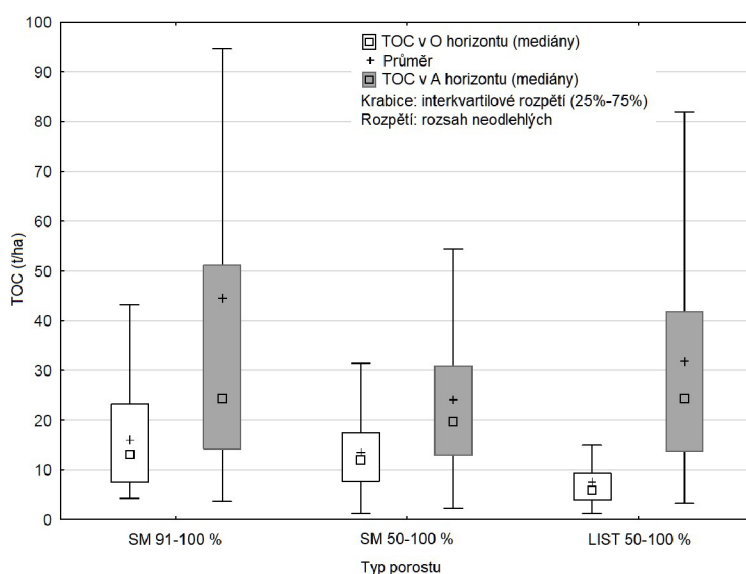
Všechny testy byly prováděny na hladině významnosti $p < 0,05$. Kromě výše zmíněných metod a testů bylo využito také popisné statistiky. V případě nesplnění podmínky normality dat s využitím neparametrických metod bylo pracováno především s mediánem a variačním rozptylem ve formě minimální–maximální hodnota. V případě dat, která splňovala podmínku normality, popřípadě byla transformovaná, bylo pracováno s aritmetickým průměrem, směrodatnou odchylkou, střední chybou průměru, rozptylem, kvantilovým rozptylem (25–75%) a rozptylem neodlehklých hodnot. Jednotlivé uvedené popisné statistické charakteristiky byly použity jednak v textu, ale především v obrázcích a tabulkách, a to dle charakteru dat příslušného datasetu a s ohledem na interpretaci výsledků.

5. VÝSLEDKY

5.1 Obsahy TOC ve studovaných typech porostů

V porostech s dominantním zastoupením smrku ztepilého se obsah TOC v O horizontu pohyboval v rozmezí hodnot 4,21–43,19 t/ha s mediánem 13,11 t/ha, zatímco v A horizontu se obsah TOC pohyboval v rozmezí 3,68–260,64 t/ha s mediánem 24,38 t/ha (Obrázek 1). V A horizontu je patrný značný rozptyl hodnot TOC v důsledku přítomnosti několika odlehlých (extrémních) hodnot. Prokazatelně vyšší obsahy TOC byly detekovány v A horizontu ve srovnání s O horizontem na 33 monitorovacích plochách/porostech z celkových 42 ($p < 0,01$). Na zbylých 9 plochách byl zjištěn vyšší obsah TOC v O horizontu.

V porostech s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého se obsah TOC v O horizontu pohyboval v rozsahu 1,24–39,6 t/ha (medián 11,97 t/ha), zatímco v A horizontu bylo rozmezí hodnot TOC 2,27–108,2 t/ha (medián 19,74 t/ha). V porostech s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin byl rozsah obsahu TOC v O horizontu 1,24–43,64 t/ha s mediánem 5,9 t/ha a v A horizontu 3,27–119,40 t/ha s mediánem 24,41 t/ha (Obrázek 1). V obou porostech byl prokázán signifikantně vyšší obsah TOC v A horizontu ve srovnání s O horizontem ($p < 0,05$). Při porovnání obsahů TOC mezi porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého a porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin byl prokázán signifikantně vyšší obsah TOC v O horizontu ve smrkových porostech ($F_{1,39} = 89,45$; $p = 0,0000$). Naopak v A horizontu byl prokázán vyšší obsah TOC v listnatých porostech ($F_{1,39} = 11,86$; $p = 0,0007$).



Obrázek 1. Porovnání obsahu TOC v O a A horizontu u všech studovaných typů porostů.

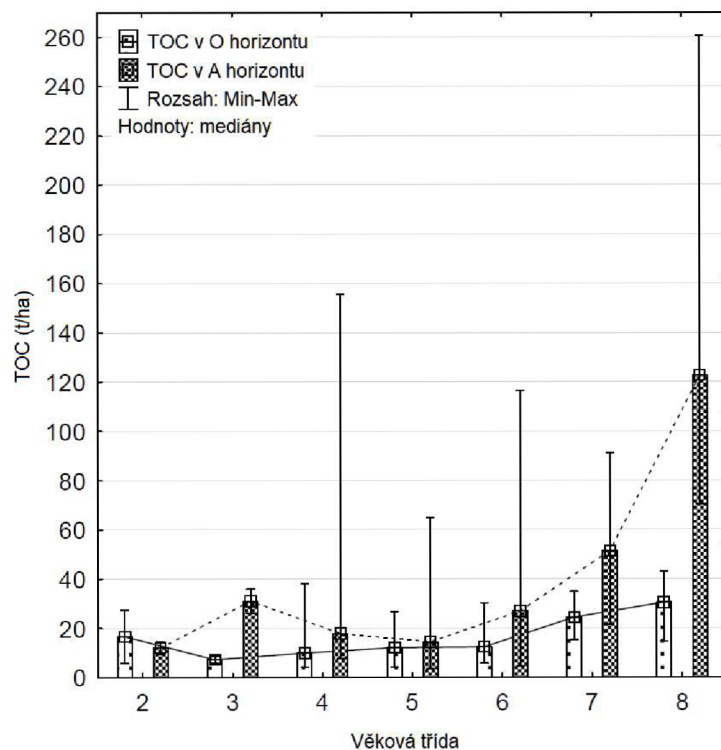
5.2 Vliv sledovaných porostních charakteristik na obsah půdního organického uhlíku

Z porostních charakteristik byl sledován vliv věku, zakmenění, zápoje a absolutní výškové bonity porostů (AVB) na obsah TOC. Vliv těchto proměnných na obsah půdního organického uhlíku byl sledován v různých stanovištních podmínkách, od nízkých přes střední až po horské polohy a v různých typech porostu, proto je tato kapitola dále rozčleněna dle jednotlivých typů studovaných porostů.

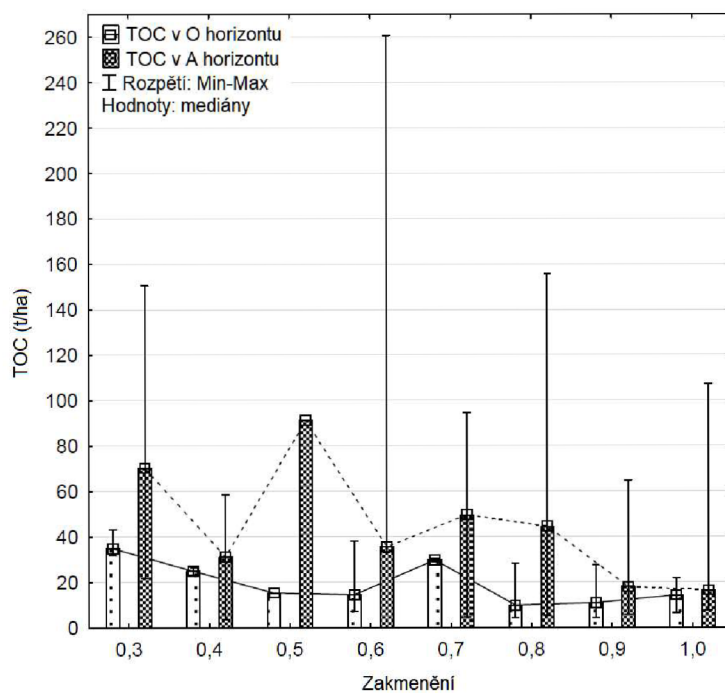
5.2.1 Porosty s dominantním zastoupením (91–100 %) smrku ztepilého (*Picea abies*)

V porostech s dominantním zastoupením smrku ztepilého byla prokázána pozitivní korelace mezi věkem porostů (kategorizovaných do věkových tříd) a obsahem TOC v obou studovaných horizontech půdy (O a A horizont). Korelační analýza prokázala, že obsah TOC v O horizontu se signifikantně zvyšoval ($R = 0,43$; $p < 0,01$) s věkem (věkovou třídou) porostu, s drobnou odchylkou ve 2. věkové třídě. Obdobná závislost byla prokázána také v A horizontu ($R = 0,45$; $p < 0,01$), s odchylkami v obsahu TOC ve 3. a 4. věkové třídě porostu (Obrázek 2). Nejvyšší obsahy TOC byly zaznamenány v nejstarších porostech, tedy v 8. věkové třídě, v obou sledovaných horizontech. V O horizontu byla zjištěna hodnota mediánu 30,48 t/ha a v A horizontu 122,55 t/ha. Zatímco nejnižší obsah TOC byl detekován ve 3. věkové třídě v O horizontu (s hodnotou mediánu 7,30 t/ha), a ve 2. věkové třídě (s hodnotou mediánu 12,15 t/ha) a následně v 5. věkové třídě (s hodnotou mediánu 14,40 t/ha) v A horizontu. Čtvrtá a pátá věková třída se vyznačuje poklesem v jinak rostoucím trendu obsahu TOC v A horizontu (Obrázek 2). Hodnoty obsahů TOC v A horizontu ve 4.–8. věkové třídě současně dosahovaly výraznějších rozptylů v důsledku přítomnosti odlehlých hodnot, proto je také pracováno s mediánovými hodnotami TOC.

Další sledovanou charakteristikou bylo zakmenění. Byly prokázány negativní korelace mezi zakmeněním porostů a obsahem TOC v obou studovaných horizontech půdy. S rostoucí hodnotou zakmenění klesal obsah TOC jak v O horizontu ($R = -0,39$; $p < 0,05$) tak v A horizontu ($R = -0,35$; $p < 0,05$). Nejvyšší obsahy TOC byly zaznamenány při zakmenění 0,3 v obou horizontech (s mediány 70,24 t/ha v A hor. a 34,92 t/ha v O hor.). Naopak nejnižší obsah TOC byl v O horizontu zjištěn při zakmenění 0,8 (medián 9,87 t/ha) a 0,9 (medián 10,89 t/ha), a v A horizontu pak při plném zakmenění (medián 16,38 t/ha) a při zakmenění 0,9 (medián 17,95 t/ha) (Obrázek 3). V obou horizontech je předpokládáný klesající trend TOC značně rozkolísaný se shodným poklesem v obou horizontech při zakmenění 0,6.

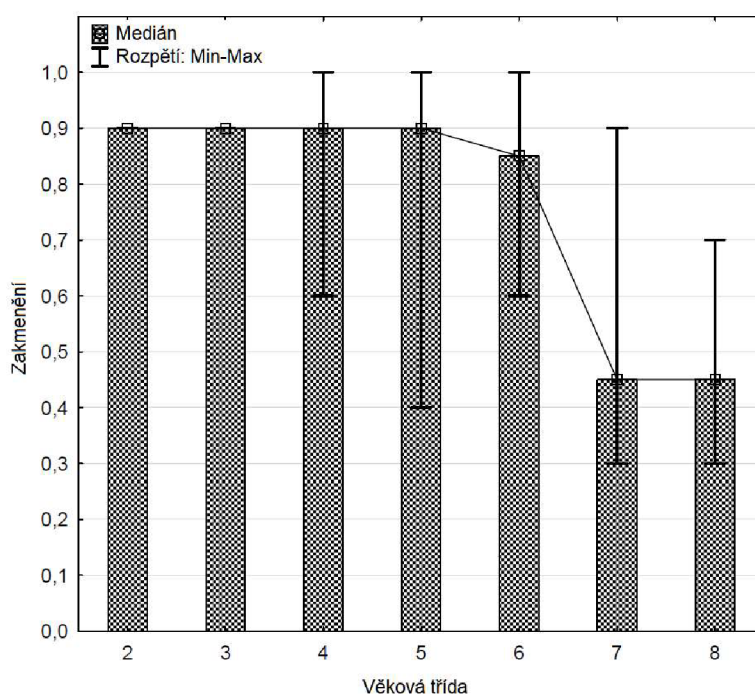


Obrázek 2. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých věkových třídách porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.



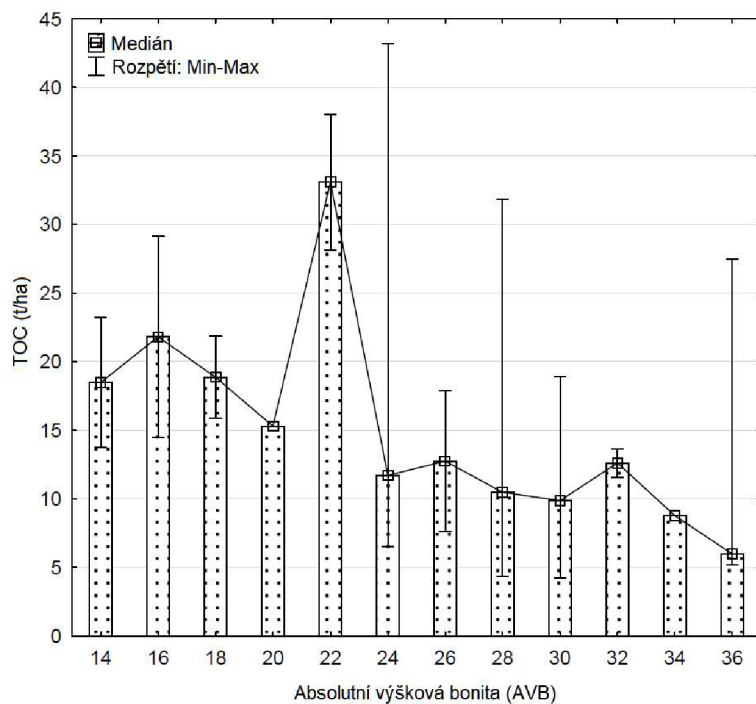
Obrázek 3. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zakmenění porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.

Prostřednictvím korelační analýzy byla testována také vzájemná souvislost mezi věkem (kategorizovaným do věkových tříd) a zakmeněním porostu. Statistická analýza prokázala negativní korelaci ($R = -0,52$; $p < 0,01$) mezi těmito dvěma proměnnými. Výsledky naznačují, že s rostoucím věkem (věkovou třídou) porostů zakmenění klesá, přičemž do 5. věkové třídy je zakmenění poměrně konstantní na hodnotě 0,9 (medián). K postupnému poklesu dochází v 6. věkové třídě a pokračuje výrazným poklesem zakmenění od 7. věkové třídy, s hodnotami zakmenění kolem 0,4 a 0,5 v 7. a 8. věkové třídě, tedy v nejstarších porostech (Obrázek 4). Porosty 7. a 8. věkové třídy se současně vyznačují značným rozptylem v zakmenění. Lze předpokládat, že tyto porosty již prošly částečnou obnovou, či se jedná o porosty kategorie ochranné, které vstupují do vývojové fáze rozpadu a mají tedy rozvolněnější charakter.

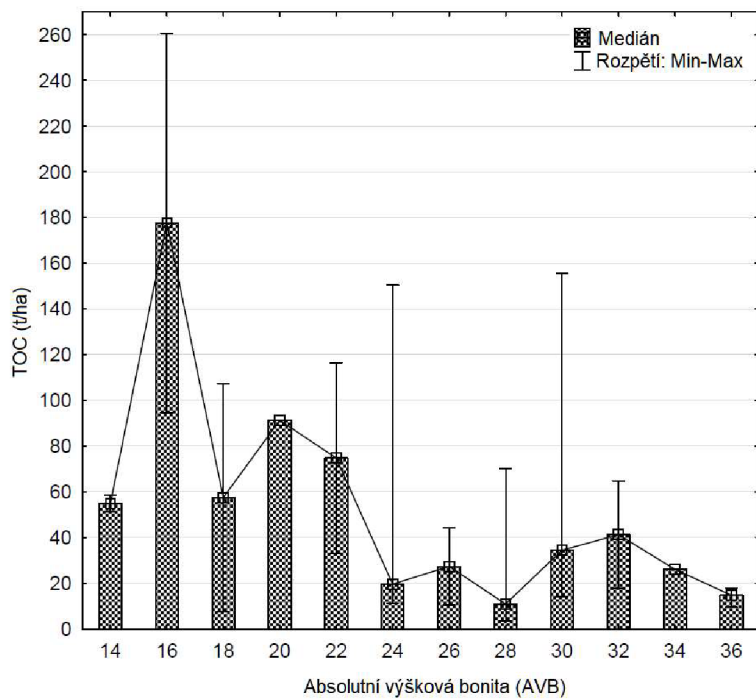


Obrázek 4. Rozložení zakmenění porostů v průběhu věku (resp. věkových tříd) porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.

Dále byla prokázána negativní korelace ($R = -0,48$; $p < 0,01$) mezi AVB a obsahem TOC v O horizontu. Obsah TOC klesal s rostoucí AVB, avšak tento jinak klesající trend byl narušen hodnotami AVB 16, 22 a 32 (Obrázek 5). Korelace byla prokázána pouze v O horizontu. V A horizontu nebyl vztah (korelace) mezi AVB a TOC signifikantní na hladině významnosti ($p < 0,05$), ačkoliv klesající trend TOC s rostoucí AVB byl naznačen (Obrázek 6).



Obrázek 5. Obsah TOC v O horizontu ve vztahu k AVB v porostech s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.



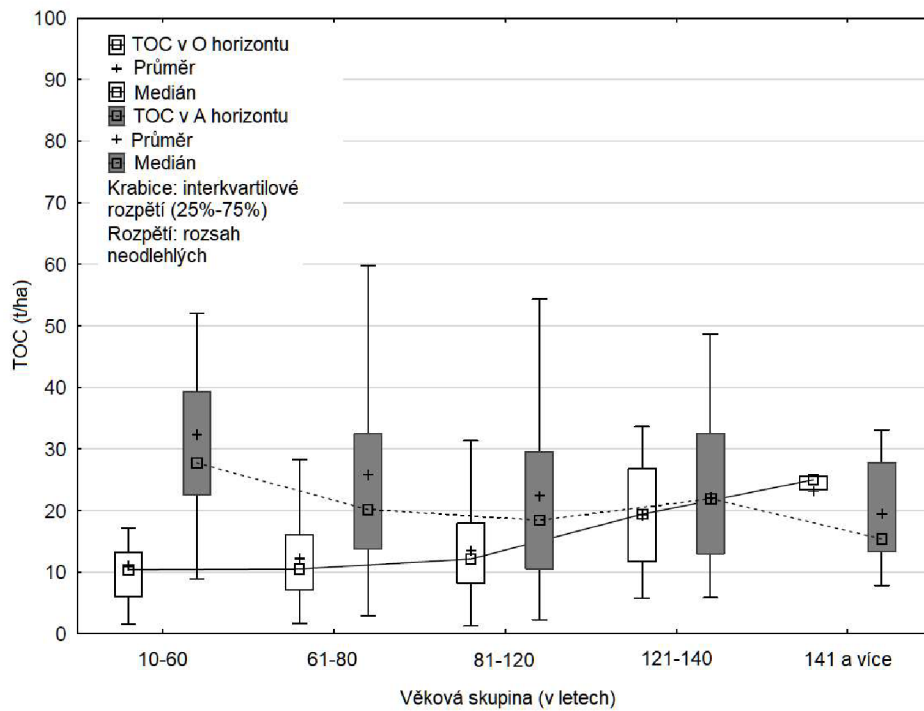
Obrázek 6. Obsah TOC v A horizontu ve vztahu k AVB v porostech s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.

5.2.2 Porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (*Picea abies*) a porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (dubu letního *Quercus rubur* a buku lesního *Fagus sylvatica*)

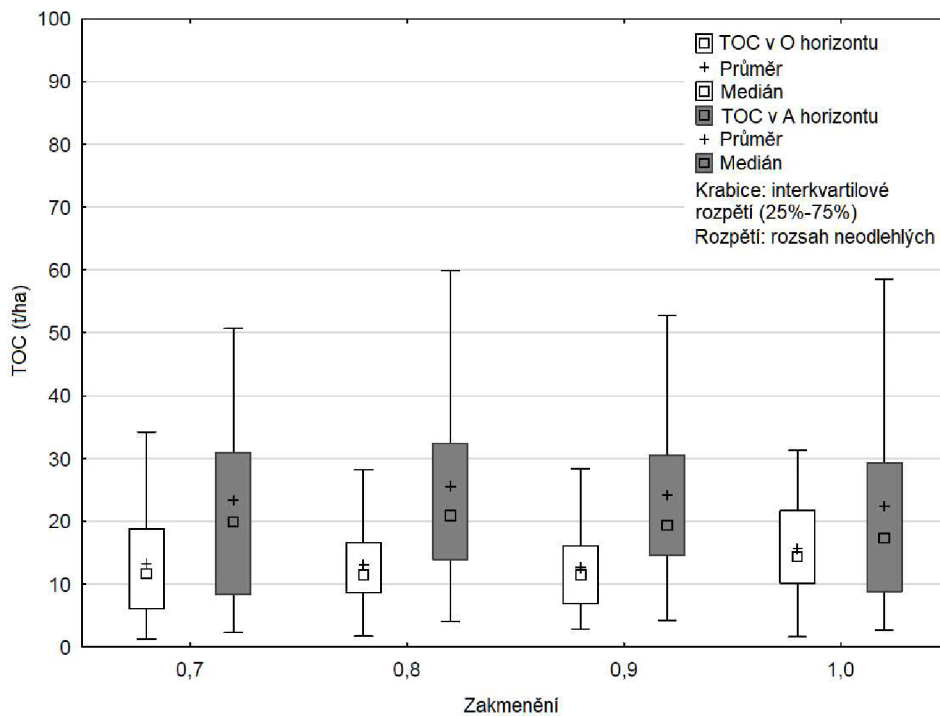
V porostech s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (dále jen smrkové porosty) byl sledován vliv věku, zakmenění a zápoje porostu na obsah TOC v obou studovaných horizontech. V těchto porostech byla korelační analýzou prokázána slabá pozitivní korelace ($r = 0,24$; $p < 0,05$) mezi věkem porostů a obsahem TOC v O horizontu, obsah TOC vzrůstal s rostoucím věkem porostů. Naopak v A horizontu byla prokázána slabá negativní korelace ($r = -0,15$; $p < 0,05$) mezi věkem porostu a obsahem TOC, která poukazuje na pokles v obsahu TOC s rostoucím věkem porostu. Ostatní studované porostní charakteristiky v tomto datasetu (zakmenění a zápoj) nevykazovaly signifikantní korelaci s obsahem TOC ($p < 0,05$).

Pro detailnější výsledky byl využit zobecněný lineární model (GLM). Výstupy z GLM potvrdily, že věk porostů má vliv na obsah TOC v O horizontu ($p = 0,0002$). Kromě toho byl prokázán signifikantní rostoucí trend obsahu TOC v O horizontu ($p = 0,0003$) s věkem porostů (Obrázek 7) a dále prokázány signifikantní rozdíly mezi věkovými skupinami, do nichž byl věk porostů kategorizován. Byl prokázán významný rozdíl mezi věkovou skupinou 10–60 let a 121–140 let v O horizontu. Nejnižší obsah TOC (s mediánem 10,38 t/ha) v O horizontu byl detekován ve věkové skupině 10–60 let, a nejvyšší obsah TOC v O horizontu byl zjištěn ve věkové skupině 141 a více let (s mediánem 24,99 t/ha). Také v A horizontu byl statisticky potvrzen vliv věku porostů na obsah TOC ($p = 0,02$). Ve srovnání s O horizontem, byl v A horizontu prokázán opačný trend, tedy signifikantní klesající trend obsahu TOC s věkem porostů s mírnou odchylkou ve věkové skupině 121–140 let (Obrázek 7). Nejvyšší obsah TOC byl detekován ve věkové skupině 10–60 let (s mediánem 27,75 t/ha) a nejnižší obsah TOC ve věkové skupině 141 a více let (s mediánem 15,39 t/ha). Rozdíly v obsahu TOC mezi jednotlivými věkovými skupinami v A horizontu nebyly signifikantní.

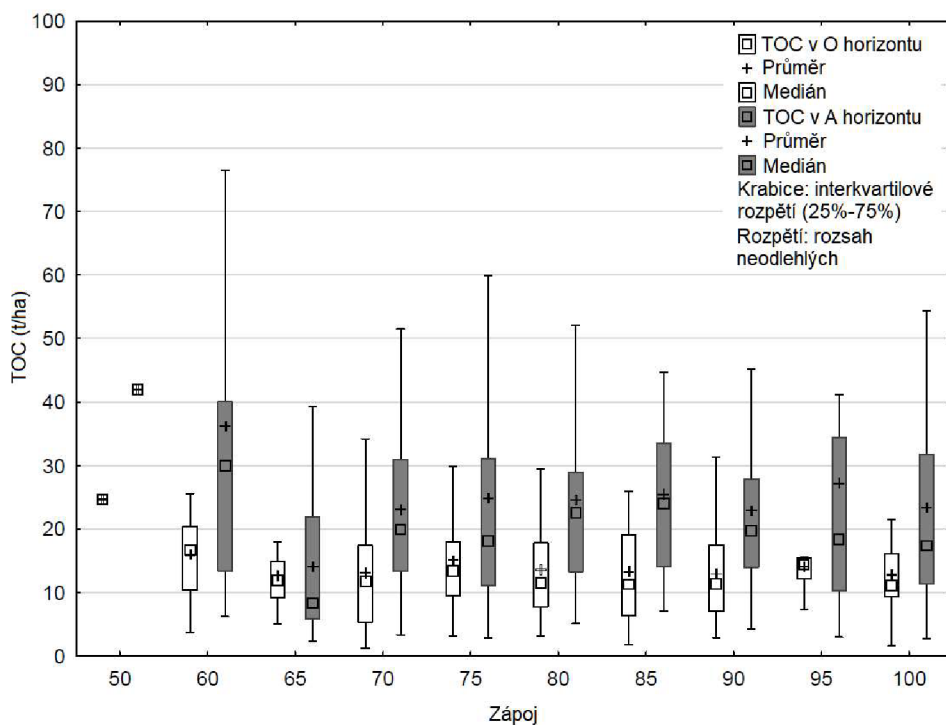
Ostatní sledované porostní charakteristiky jako je zakmenění a zápoj nevykazovaly signifikantní vliv na obsah TOC v obou studovaných horizontech. Ačkoliv nebyl prokázán vliv zakmenění na obsah TOC, v A horizontu byl patrný vyšší obsah TOC při nižších hodnotách zakmenění (Obrázek 8). Naopak zápoj nevykazoval žádný náznak trendu, hodnoty TOC v obou studovaných horizontech byly při jednotlivých hodnotách zápoje značně rozkolísané (Obrázek 9).



Obrázek 7. Obsahy TOC v O a A horizontu ve sledovaných věkových skupinách porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého.



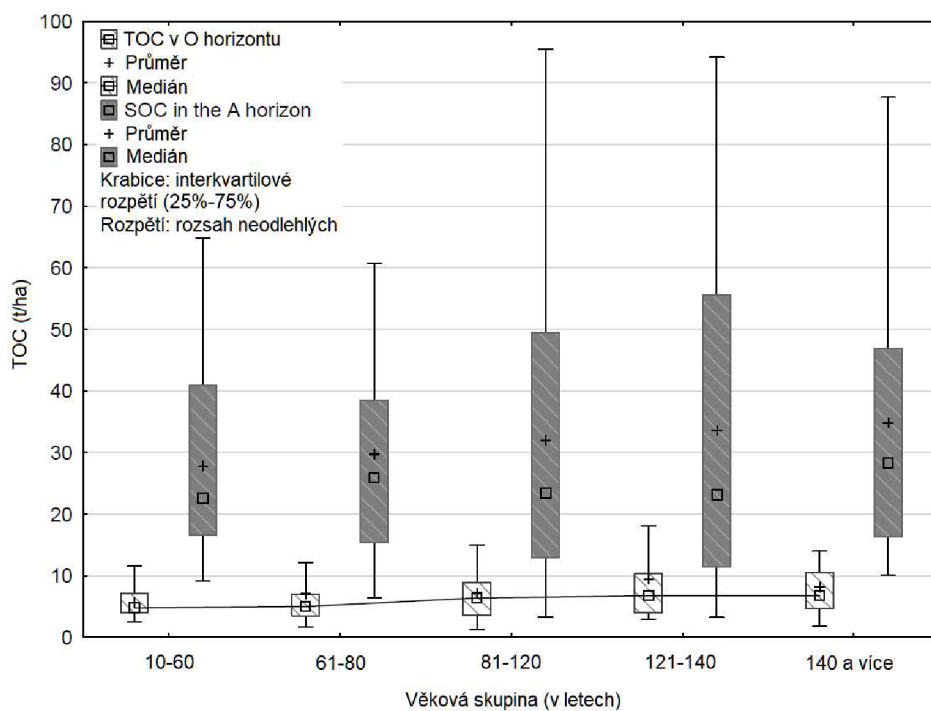
Obrázek 8. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zakmenění porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého.



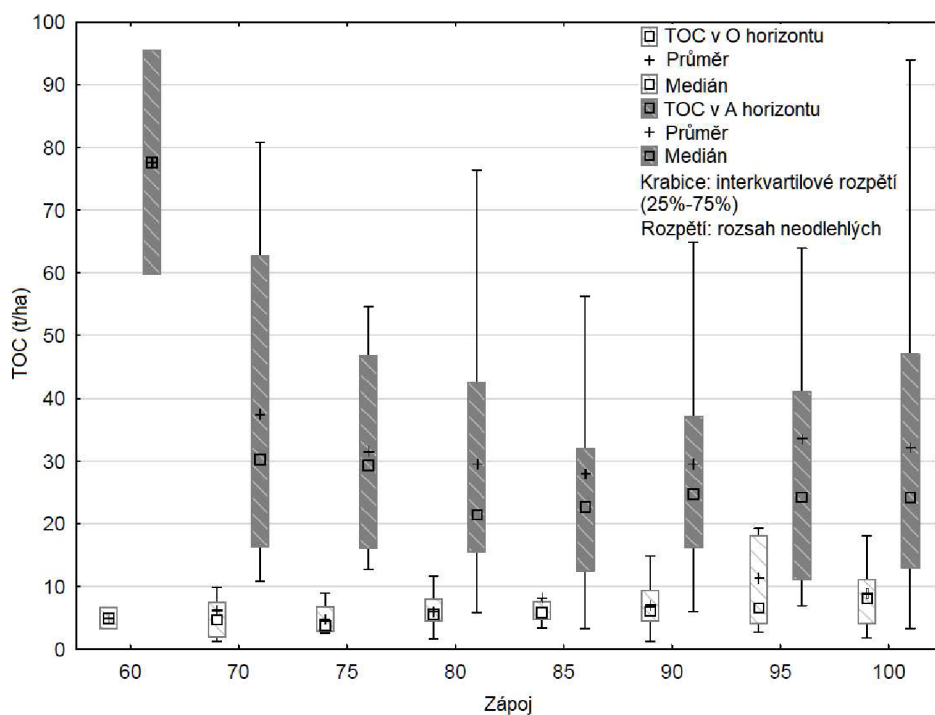
Obrázek 9. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zápoje porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého.

V porostech s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin, kde hlavními dřevinami byly dub a buk, byl také sledován vliv věku, zakmenění a zápoje porostu na obsah TOC v obou studovaných horizontech. Korelační analýza prokázala slabé pozitivní korelace mezi věkem porostů a obsahem TOC ($r = 0,19$; $p < 0,05$), a mezi zápojem a obsahem TOC ($r = 0,22$; $p < 0,05$) v O horizontu. V A horizontu nebyla prokázána žádná signifikantní korelace.

Obdobně jako u smrkových porostů i zde byl využit GLM model pro detailnější výsledky. Model potvrdil, že věk porostů ovlivňuje obsah TOC v O horizontu. Současně byl také prokázán rostoucí trend obsahu TOC s rostoucím věkem porostu ($p = 0,0197$) (Obrázek 10). Nejvyšší obsah TOC v O horizontu byl detekován ve věkové skupině 121–140 let (s hodnotou mediánu 6,76 t/ha) a ve věkové skupině 141 a více let (s hodnotou mediánu 6,77 t/ha). Naopak nejnižší obsah TOC v O horizontu byl zjištěn ve věkové skupině 10–60 let (s hodnotou mediánu 4,79 t/ha). Rozdíly mezi jednotlivými věkovými skupinami v O horizontu však nebyly signifikantní. V A horizontu nebyl prokázán vliv věku porostů na obsah TOC. Mediány obsahu TOC v A horizontu byly pro jednotlivé věkové skupiny rozkolísané, a navíc některé věkové skupiny vykazovaly značné rozptyly v obsahu TOC (Obrázek 10).

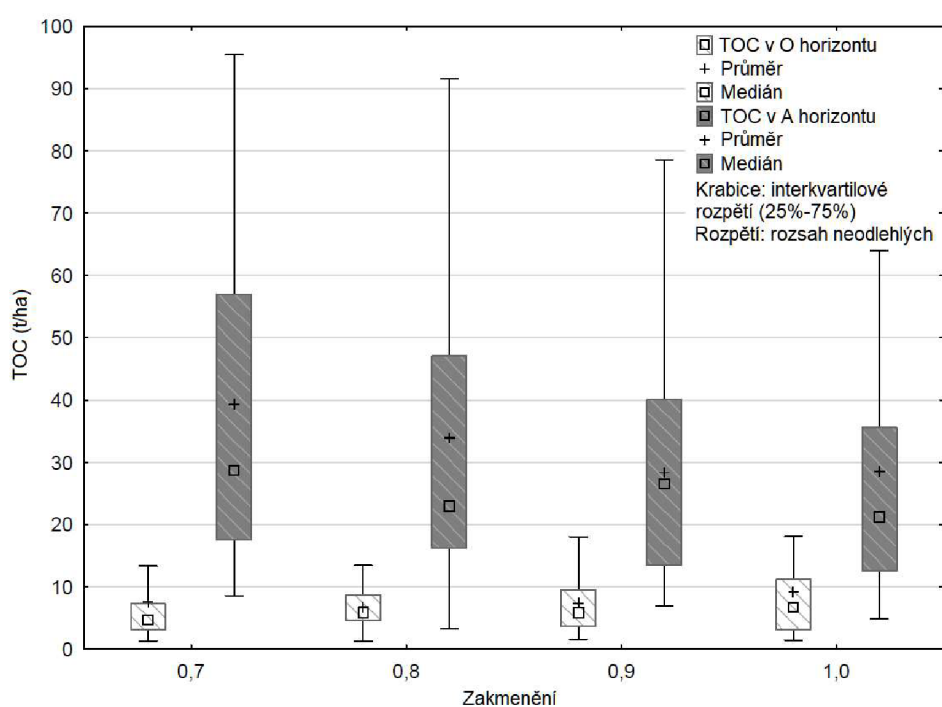


Obrázek 10. Obsahy TOC v O a A horizontu ve sledovaných věkových skupinách porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin.



Obrázek 11. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zápoje porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin.

Kromě věku byl prokázán vliv zápoje porostů na obsah TOC a rostoucí trend obsahu TOC se zvyšujícím se zápojem v O horizontu ($p = 0,0065$), který je evidentní (Obrázek 11). V A horizontu nebyl vliv zápoje na obsah TOC potvrzen, stejně jako nebyl prokázán žádný trend. Avšak i přes nesignifikantní výsledky je patrný vyšší obsah TOC v A horizontu spíše při nižších hodnotách zápoje. Ačkoliv zakmenění nevykazovalo významný vliv na obsah TOC v žádném ze studovaných horizontů, v O horizontu byl patrný rostoucí trend obsahu TOC se zvyšujícím se zakmeněním a naopak v A horizontu lze z kvartilového rozpětí a částečně z hodnot průměrů odvodit náznak klesajícího trendu obsahu TOC s rostoucím zakmeněním (Obrázek 12).



Obrázek 12. Obsahy TOC v O a A horizontu pro jednotlivé hodnoty zakmenění porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin.

Při vzájemném porovnání obsahu TOC ve věkových skupinách porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (smrkové porosty) a porostů s 50–100 % listnatých dřevin (listnaté porosty), které se nachází ve srovnatelných polohách, byly prokázány signifikantní rostoucí trendy v obsahu TOC v O horizontu v obou skupinách porostu, přičemž hodnoty mediánu TOC ve všech věkových skupinách smrkových porostů byly vyšší než mediány obsahu TOC v listnatých porostech. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC byly prokázány mezi smrkovými a listnatými porosty ve věkových skupinách 10–60 let ($p = 0,0061$), 61–80 let

($p = 0,0000$), 81–120 let ($p = 0,0000$), 121–140 let ($p = 0,0004$) a 141 a více let ($p = 0,0008$). V A horizontu je u smrkových porostů patrný signifikantní klesající trend obsahu TOC s rostoucím věkem (věkovou skupinou), s odchylkou ve věkové skupině 121–140 let, zatímco v listnatých porostech nebyl trend obsahu TOC statisticky významný. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC v A horizontu mezi smrkovými a listnatými porosty byly prokázány pouze u věkové skupiny 81–120 let ($p = 0,0074$). V listnatých porostech byl obsah TOC mírně rozkolísaný v rámci věkových skupin, celkově však byl více vyrovnaný v průběhu života listnatých porostů než u smrkových porostů.

Zakmenění nevykazovalo signifikantní vliv na obsah TOC v žádném ze studovaných horizontů v obou skupinách porostů. V O horizontu u obou skupin porostů je naznačen mírně rostoucí trend obsahu TOC, ačkoliv není signifikantní, vyšší hodnoty TOC byly zaznamenány při plném zakmenění (1,0) u obou skupin porostů. Ve smrkových porostech byly zaznamenány vyšší hodnoty mediánů TOC v O horizontu u všech hodnot zakmenění ve srovnání s listnatými porosty. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC v O horizontu mezi smrkovými a listnatými porosty byly prokázány při hodnotách zakmenění 0,7 ($p = 0,0011$), 0,8 ($p = 0,0000$), 0,9 ($p = 0,0000$), 1,0 ($p = 0,0000$). Naopak v A horizontu byly zaznamenány vyšší obsahy TOC při nižším než plném zakmenění u obou skupin porostů, přičemž signifikantní rozdíly v obsahu TOC mezi smrkovými a listnatými porosty byly prokázány pouze při hodnotě zakmenění 0,7 ($p = 0,0040$).

Obdobně také zápoj, u něhož nebyl prokázán signifikantní vliv na obsah TOC v obou horizontech u smrkových porostů, u listnatých porostů byl prokázán vliv na obsah TOC pouze v O horizontu. Všechny mediánové hodnoty obsahu TOC v O horizontu ve smrkových porostech však byly celkově vyšší než mediánové hodnoty TOC v listnatých porostech. Naopak v A horizontu byly celkově vyšší hodnoty mediánů TOC patrné v listnatých porostech, avšak se značnými rozptyly, ve srovnání se smrkovými porosty. Porovnávání obsahu TOC (signifikantní rozdíly) pro jednotlivé hodnoty zápoje mezi skupinami porostů nebylo provedeno, neboť v tomto případě bylo mnohem přínosnější z hlediska vypovídací hodnoty znát spíše existenci trendu případně vlivu zápoje na obsah TOC.

5.3 Vliv vybraných abiotických a stanovištních podmínek na obsah půdního organického uhlíku

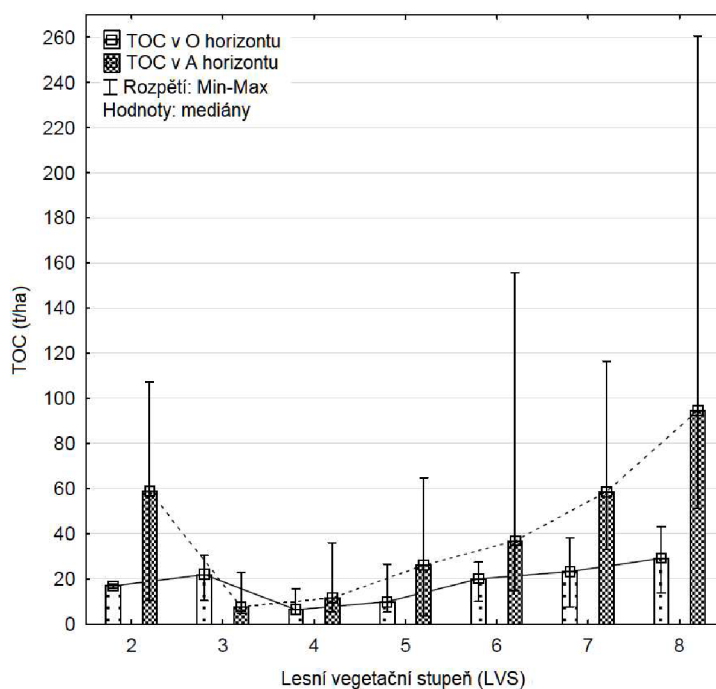
Z abiotických podmínek byl sledován vliv průměrné roční teploty vzduchu, průměrných ročních srážek, délky vegetačního období a nadmořské výšky, která byla

následně kategorizována do lesních vegetačních stupňů (LVS), na obsah TOC. Dále byl sledován také vliv zastoupených skupin půd na obsah TOC. Vzhledem k rozsahu výskytu studovaných porostů, od nízkých přes střední až po horské polohy je i tato kapitola dále rozčleněna dle jednotlivých typů sledovaných porostů.

5.3.1 Porosty s dominantním zastoupením (91–100 %) smrku ztepilého (*Picea abies*)

V datasetu tvořeným **porosty s dominantním zastoupením smrku ztepilého** byl sledován především vliv nadmořské výšky, která byla kategorizována do lesních vegetačních stupňů (LVS), na obsah půdního organického uhlíku, neboť studované porosty se nacházely ve značném výškovém rozsahu. Byla prokázána pozitivní korelace mezi obsahem TOC a nadmořskou výškou (kategorizovanou do LVS) v O horizontu ($R = 0,44$; $p < 0,01$) a také v A horizontu ($R = 0,68$; $p < 0,01$). S rostoucí nadmořskou výškou (se zvyšujícím se LVS) se zvyšoval obsah TOC v obou studovaných horizontech (Obrázek 13). Tento postupný rostoucí trend je patrný od 4. LVS až do 8. LVS v obou horizontech, přičemž v A horizontu je výraznější. Také s rostoucím LVS je patrný větší rozdíl v obsahu TOC mezi O a A horizontem. Ve 4. LVS bylo detekováno 6,34 t/ha (mediánová hodnota) v O horizontu, a 11,45 t/ha (mediánová hodnota) v A horizontu. V 8. LVS bylo zjištěno 29,14 t/ha (mediánová hodnota) v O horizontu, a 94,63 t/ha (mediánová hodnota) v A horizontu. Naopak ve 3. LVS byl zaznamenán vyšší obsah TOC v O horizontu ve srovnání s A horizontem. Druhý LVS vykazuje odchylku v jinak rostoucím trendu obsahu TOC především v A horizontu, která mohla být způsobena jednak značným rozptylem hodnot TOC způsobeným přítomnými odlehlými hodnotami, ale také malým počtem zastoupených vzorků (Obrázek 13).

Kromě nadmořské výšky byly do korelační analýzy zahrnuty také další abiotické proměnné: průměrná roční teplota, průměrné roční srážky a délka vegetačního období, jejichž vliv na obsah TOC v obou studovaných horizontech byl testován. Korelační analýza a Analýza hlavních komponent (PCA) prokázaly, že všechny tyto proměnné souvisí s obsahem TOC a navíc korelují (pozitivně či negativně) spolu vzájemně (viz Tabulka 4), neboť jsou bezprostředně vztaheny k výškovému gradientu (viz Tabulka 3). Proto byla nadmořská výška zvolena jako společná výchozí proměnná za tyto abiotické proměnné, která byla pro určité zjednodušení použita v dalších analýzách (např. v log-lineárním modelu).



Obrázek 13. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých LVS porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.

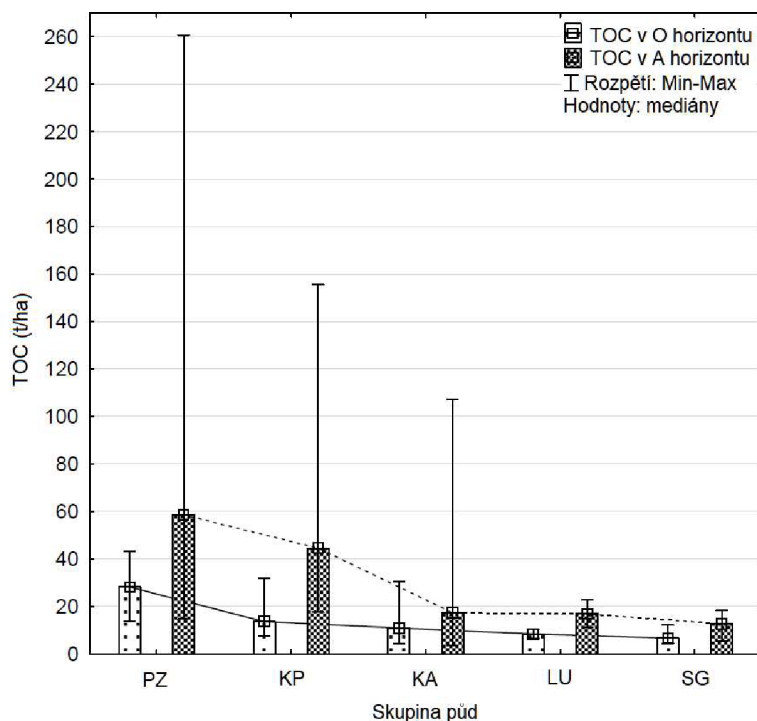
Tabulka 4. Spearmanovy korelace abiotických (klimatických) proměnných s obsahy TOC v porostech s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého ($p < 0,05$).

Proměnná	Nadmořská výška	PRT	PRS	DVO	TOC v O horizontu	TOC v A horizontu
Nadmořská výška	x	R= -0,99	R= 0,93	R= -0,99	R= 0,44	R= 0,68
PRT	R= -0,99	x	R= -0,94	R= 0,99	R= -0,46	R= -0,68
PRS	R= 0,93	R= -0,94	x	R= -0,94	R= 0,44	R= 0,68
DVO	R= -0,99	R= 0,99	R= -0,94	x	R= -0,47	R= -0,67
TOC v O horizontu	R= 0,44	R= -0,46	R= 0,44	R= -0,47	x	ns.
TOC v A horizontu	R= 0,68	R= -0,68	R= 0,68	R= -0,67	ns.	x

Použité zkratky: PRT – průměrná roční teplota vzduchu; PRS – průměrné roční srážky; DVO – délka vegetačního období; ns. – nesignifikantní; x – nehodnoceno.

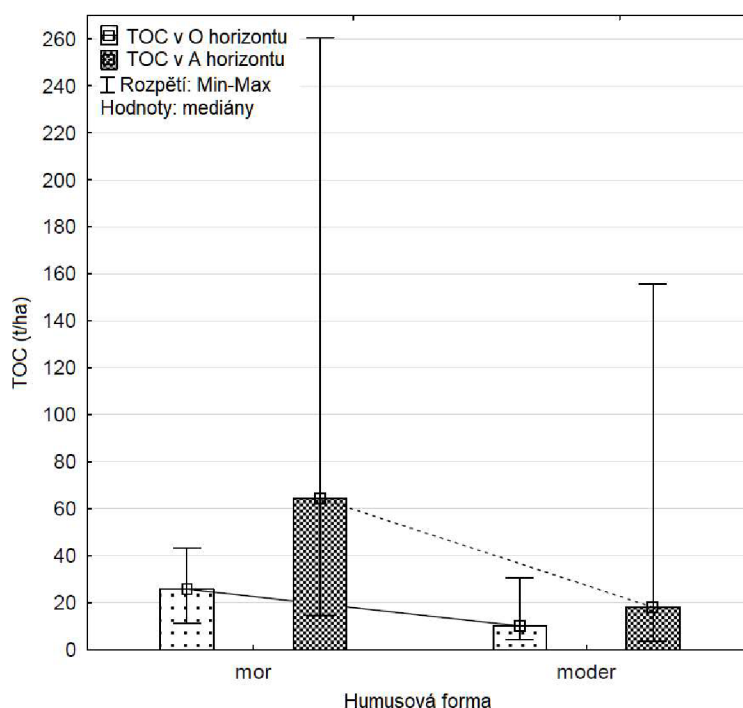
S nadmořskou výškou a obsahem TOC v O a A horizontu také úzce souvisí zastoupený půdní typ (resp. skupina půd) a přítomná humusová forma. Nejvyšší obsahy TOC byly zjištěny ve skupině půd podzosoly, zahrnující půdní typy podzoly a kryptopodzoly. Při podrobnějším zaměření na vysoké hodnoty TOC v těchto půdních typech, bylo zjištěno, že se jedná o všechny extrémní hodnoty přítomné v datasetu. Potvrzení toho, že extrémní hodnoty TOC přítomné v datasetu vykazují skupina půd podzosoly byl důvod, proč byly tyto vzorky

v datasetu ponechány. V podzolech byly zjištěny nejvyšší obsahy TOC v obou studovaných horizontech (Obrázek 14). V A horizontu byla zjištěna hodnota TOC 58,52 t/ha a v O horizontu 28,15 t/ha, tyto vzorky se nacházely v rozsahu nadmořských výšek 820–1318 m n. m., kde převažující humusovou formou byl mor. Kryptopodzoly obsahovaly 44,46 t/ha TOC v A horizontu a 13,64 t/ha v O horizontu, vzorky se nacházely v rozpětí nadmořských výšek 720–1206 m n. m. a dominantní humusovou formou byl moder. Nejnižší obsahy TOC byly detekovány ve skupině půd stagnosoly, kde hodnoty TOC v A horizontu dosahovaly 12,66 t/ha a v O horizontu 6,66 t/ha, převažující humusovou formou zde byl moder. Všechny hodnoty TOC pro jednotlivé skupiny půd jsou uváděny jako mediány (Obrázek 14). Při porovnávání obsahu TOC mezi všemi 5 zastoupenými půdními skupinami navzájem byl prokázán signifikantní rozdíl v obsazích ($p < 0,01$ pro oba půdní horizonty). Avšak při individuálním porovnávání obsahů TOC bylo zjištěno, že skupina podzoly a kryptopodzoly se od sebe signifikantně neliší, stejně tak nebyl zjištěn signifikantní rozdíl mezi kambisoly, stagnosoly a retisoly. Na základě tohoto zjištění byly všechny zastoupené skupiny půd znovu rozděleny tentokrát do dvou skupin: a to do skupiny Podzoly a skupiny Ostatní (ne-podzoly), mezi nimiž byl prokázán statisticky významný rozdíl ($p < 0,01$) v obsahu TOC.



Obrázek 14. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých skupinách půd porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého. PZ – podzoly; KP – kryptopodzoly; KA – kambisoly; LU – luvisoly; SG – stagnosoly.

Kromě půdního typu resp. skupiny půd se obsah TOC lišil také dle zastoupené humusové formy. V datasetu tvořeném porosty s dominantním zastoupením smrku ztepilého byly přítomny humusové formy mor a moder. Signifikantně vyšší ($p < 0,01$) obsah TOC v obou studovaných horizontech byl zjištěn ve vzorcích s přítomnou humusovou formou mor (Obrázek 15). Obsah TOC v O horizontu byl 25,69 t/ha (medián) a v A horizontu 64,38 t/ha (medián) u vzorků s humusovou formou mor. Nejvýraznější rozdíl v obsahu TOC mezi humusovou formou mor a moder byl patrný v A horizontu, tento rozdíl tvořil kolem 40 t/ha.



Obrázek 15. Obsahy TOC v O a A horizontu pro zastoupenou humusovou formu porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého.

Dosavadní prezentované výsledky vycházely především z korelačních analýz, ANOV a dalších neparametrických testů, přičemž byly objasněny vztahy mezi proměnnými a byly porovnávány rozdíly mezi skupinami kategorických proměnných. Byla prokázána významná souvislost mezi nadmořskou výškou a obsahem TOC, a skupinami půd a obsahem TOC, avšak nebylo objasněno, která proměnná je ta významnější z hlediska vlivu na obsah TOC. Vzhledem k přirozené a přímé souvislosti abiotických proměnných, jako jsou průměrná roční teplota, průměrné roční srážky, délka vegetačního období, nadmořská výška s vývojem půd a zastoupení jednotlivých půdních typů, respektive skupin půd, a také přítomností humusových forem byl vytvořen log-lineární model pro obsah TOC. Jedním z cílů tohoto modelu bylo

podrobnější objasnění důležitosti a významu těchto vzájemně souvisejících proměnných k obsahu TOC a určení hlavního prediktoru TOC.

Log-lineární model pracoval se vzorky rozdělenými do skupin Podzoly a Ostatní (ne-podzoly), jejichž signifikantní rozdíl v obsahu TOC byl v předchozích analýzách potvrzen. Log-lineární model potvrdil signifikantně vyšší obsah TOC ve skupině Podzoly ve srovnání se skupinou Ostatní (ne-podzoly) v obou studovaných horizontech. Dále byl testován rozdíl v obsahu TOC mezi humusovými formami mor a moder u skupin Podzoly a Ostatní (ne-podzoly). Tento rozdíl nebyl signifikantní ani u skupiny Podzoly, ani u skupiny Ostatní (ne-podzoly). Pozorovaný rozdíl mezi humusovými formami mor a moder lze na základě tohoto modelu vysvětlit vyšší četností forem humusu mor ve skupině Podzoly (10 z 18 Podzolů bylo tvořeno humusovou formou mor), zatímco u skupiny Ostatní (ne-podzoly) byly tvořeny humusovou formou mor pouze 2 z 24 vzorků. V případě abiotických proměnných (průměrná roční teplota, průměrné roční srážky, délka vegetačního období, nadmořská výška) již korelační analýza prokázala jejich vzájemné korelace, proto byla do log-lineárního modelu zahrnuta pouze nadmořská výška, ke které jsou všechny ostatní proměnné přirozeně vztaženy.

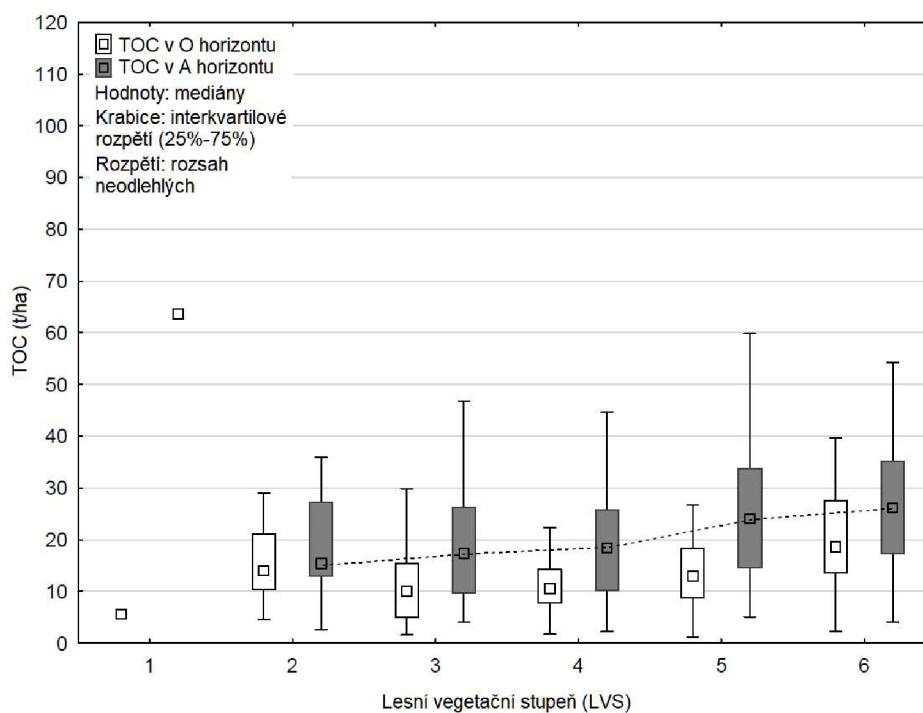
Ve skupině Podzoly bylo zjištěno, že žádná z porostních charakteristik významně nesouvisela s obsahem TOC v O horizontu. Ve skupině Ostatní (ne-podzoly) bylo zjištěno, že žádná z proměnných reprezentujících abiotické podmínky spojené s nadmořskou výškou významně nesouvisela s obsahem TOC. Významné nebyly ani vazby TOC s věkem a zakmeněním porostu. Jediným signifikantním prediktorem obsahu TOC byla AVB ($p = 0,03$) ve skupině Ostatní (ne-podzoly). Tato asociace byla negativní – vyšší obsah TOC v O horizontu byl zjištěn v porostech s nižší hodnotou AVB.

Pokud jde o obsah TOC v A horizontu, nebyla prokázána žádná významná souvislost mezi obsahem TOC a abiotickými proměnnými (nadmořská výška, průměrná roční teplota, průměrné roční srážky, délka vegetačního období) nebo porostními charakteristikami (věková třída, zakmenění, AVB) ani pro jednu skupinu půd (Podzoly vs. Ostatní (ne-podzoly)). Avšak v A horizontu bylo patrné, že nejvýraznější vliv na obsah TOC měla skupina půd. Vlivy ostatních proměnných byly zanedbatelné.

Výsledky výše zmíněných bivariačních analýz ukázaly, že skupiny půd a nadmořská výška mají významný vliv na obsah TOC v obou horizontech. Když však byly vzorky rozděleny do 2 skupin půd (Podzoly a Ostatní (ne-podzoly)), vliv nadmořské výšky již nebyl v A horizontu významný, naopak byl významný pouze pro skupinu Podzoly v O horizontu.

5.3.2 Porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (*Picea abies*) a porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (dubu letního *Quercus rubur* a buku lesního *Fagus sylvatica*)

Vzhledem k tomu, že v datasetu s dominantním zastoupením smrku ztepilého byly objasněny vzájemné vztahy mezi abiotickými proměnnými (průměrná roční teplota, průměrné roční srážky, délka vegetační období a nadmořská výška) a jejich vztahy s obsahem TOC, bylo v tomto datasetu a příslušných statistických analýzách pracováno již pouze s nadmořskou výškou. Obdobně bylo přistupováno ke skupinám půd. Na základě předchozího zjištění vlivu různých skupin (respektive referenčních tříd) půd na obsah TOC, byl tento dataset tvořen především porosty s výraznou dominancí jedné skupiny půd (Kambisol), tak aby tento faktor neovlivňoval obsah TOC.

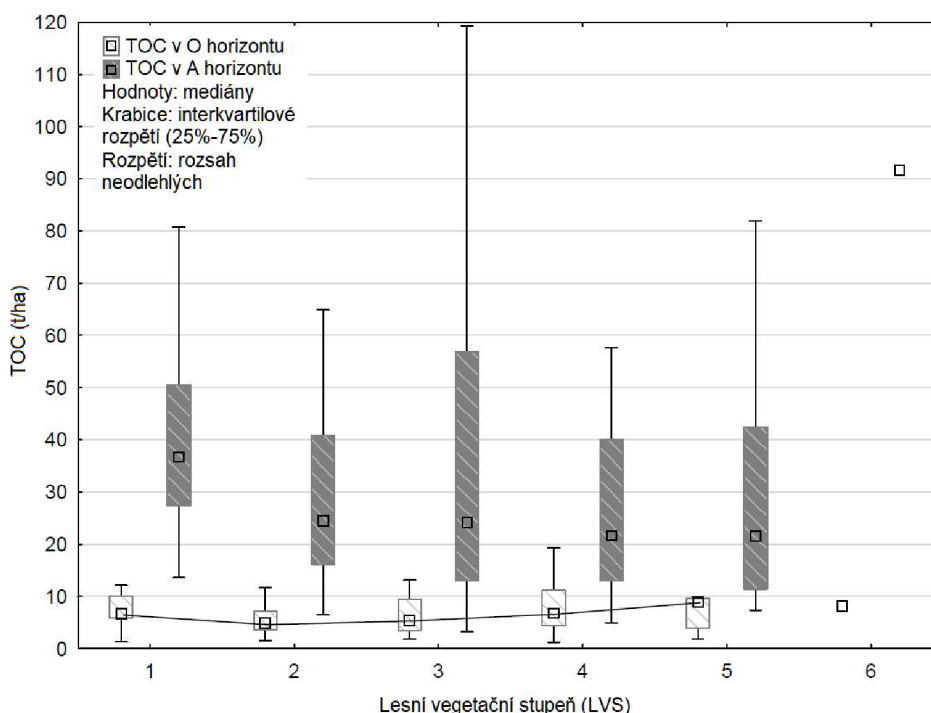


Obrázek 16. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých LVS porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého.

V porostech s **50–100 % zastoupením smrku ztepilého** byla korelační analýzou prokázána slabá pozitivní korelace mezi obsahem TOC a nadmořskou výškou ($r = 0,15$; $p < 0,05$). Prostřednictvím GLM modelu byl prokázán vliv nadmořské výšky, kategorizované do LVS, na obsah TOC v O horizontu ($p = 0,0003$). Byly zjištěny signifikantní rozdíly v obsahu TOC mezi 3. LVS a 6. LVS, a mezi 4. LVS a 6. LVS (Obrázek 16). Ačkoliv byl v O

horizontu patrný rostoucí trend obsahu TOC od 3. LVS do 6. LVS, tento trend nebyl signifikantní. V A horizontu byl také prokázán významný vliv LVS na obsah TOC ($p = 0,0194$), a navíc byl prokázán signifikantní rostoucí trend obsahu TOC ($p = 0,0182$) se zvyšujícím se LVS. Rozdíly v obsahu TOC v jednotlivých LVS však nebyly signifikantní.

V porostech s **50–100 % zastoupením listnatých dřevin** (s hlavními dřevinami dubem a bukem) byla korelační analýzou také prokázána slabá pozitivní korelace mezi obsahem TOC a nadmořskou výškou ($r = 0,20$; $p < 0,05$). Model GLM prokázal vliv nadmořské výšky (resp. LVS) na obsah TOC v O horizontu a současně signifikantní rostoucí trend obsahu TOC se zvyšujícím se LVS ($p = 0,0167$) (Obrázek 17). Rozdíly mezi obsahy TOC v O horizontu mezi jednotlivými LVS nebyly statisticky významné. V A horizontu nebyl prokázán významný vliv nadmořské výšky (LVS) na obsah TOC, stejně tak nebyly prokázány signifikantní rozdíly mezi obsahy TOC mezi jednotlivými LVS. I přes neprůkaznost je patrný mírný klesající trend obsahu TOC s LVS v A horizontu, vyšší obsahy TOC byly zaznamenány v nižších LVS (Obrázek 17).



Obrázek 17. Obsahy TOC v O a A horizontu v jednotlivých LVS porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin.

Při porovnání obsahu TOC v rámci gradientu nadmořské výšky, kategorizované do LVS, je patrný rostoucí trend obsahu TOC v O horizontu v obou skupinách porostů, přičemž v listnatých porostech je tento trend signifikantní. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC byly prokázány mezi smrkovými a listnatými porosty ve 2. LVS ($p = 0,0000$), 3. LVS ($p = 0,0072$), 4. LVS ($p = 0,0015$) a 5. LVS ($p = 0,0022$). V A horizontu byl ve smrkových porostech zaznamenán rostoucí trend obsahu TOC, zatímco v listnatých porostech byl tento trend klesající. Signifikantní rozdíl v obsahu TOC mezi smrkovými a listnatými porosty byl detekován pouze ve 3. LVS ($p = 0,0234$).

6. DISKUZE

Význam lesních ekosystémů v sekvestraci uhlíku, ale i celkově v globálním cyklu uhlíku a ve zmírňování dopadů změny klimatu, je poměrně dobře zdokumentován a podložen řadou výzkumů různého rozsahu (IPCC 2000; Janssens et al. 2003; Ciais et al. 2008; Lorenz a Lal 2010; Vesterdal et al. 2013). Vzhledem k probíhajícím a stále častěji pozorovaným projevům a dopadům změny klimatu, které jsou v lesních ekosystémech patrné již dnes, je toto téma stále více aktuální a vyžaduje především výzkumy lokálního a regionálního charakteru. Výzkumy na lokální a regionální úrovni umožní lépe sledovat jednotlivé projevující se změny a dopady v různých typech lesních porostů a v různých stanovištních podmínkách, které mohou na probíhající klimatickou změnu reagovat odlišně. Pečlivé pozorování stavu a vývoje porostů a sledování jejich různých charakteristik, může pomoci optimalizovat přístupy hospodaření v lesních porostech s ohledem na plnění funkce sekvestrace uhlíku.

Mnoho autorů věnovalo svou výzkumnou pozornost sledování vlivu různých faktorů a parametrů (proměnných) na obsah půdního organického uhlíku v odlišných typech lesních porostů (Andivia et al. 2016; Tashi et al. 2016; Jonard et al. 2017; Angst et al. 2019; Yao et al. 2019; Devi et al. 2021). Avšak pouze malá výzkumná pozornost byla věnována sledování vztahu mezi obsahem TOC a porostními charakteristikami, které jsou přímo ovlivňovány managementovými zásahy. Takovými charakteristikami jsou především věk porostů, přičemž v řadě výzkumů je sledován obsah TOC jen v určitý často poměrně krátký věkový interval porostů, či v určité věkové třídě (Nitsch et al. 2018; Cao et al. 2019; Hou et al. 2019), dále zakmenění a zápoj porostů (Noh et al. 2013; Na et al. 2021) či absolutní výšková bonita. V souvislosti s tím byla jen hrstka výzkumů věnována sledování dynamiky obsahu TOC v průběhu života lesních porostů (Chen a Shrestha 2012). Avšak mnoho publikovaných výzkumů a studií potvrzuje důležitost těchto charakteristik, jež souvisejí s vývojovými fázemi porostu a managementovými zásahy, a to nejen v kontextu sekvestrace uhlíku, ale také v rámci propojenosti vztahů diverzita–struktura–produktivita v lesních porostech (Dieler et al. 2017; Zeller a Pretzsch 2019).

6.1 Porovnání obsahu TOC v O a A horizontech

Na základě výsledků tohoto výzkumu byl ve všech studovaných typech porostů prokázán vyšší obsah TOC v A horizontu ve srovnání s obsahem TOC v O horizontu (Obrázek 1). Tyto výsledky potvrzuje také řada dalších autorů (Vesterdal et al. 2008, 2013;

Gurmesa et al. 2013; James et al. 2014; Andivia et al. 2016). Z hlediska dlouhodobé a stabilní sekvestrace uhlíku v půdě je žádoucí, aby byl uhlík přednostně akumulován a sekvestrován spíše v hlubších horizontech půdy než ve svrchních horizontech půdy (Jandl et al. 2007; Frouz et al. 2009; Prescott 2010; Rumpel a Kögel-Knabner 2011; Zabowsky et al. 2011; Vesterdal et al. 2013). Organický horizont půdy je více zranitelný než minerální horizont, neboť je více ovlivňován disturbancemi různého typu (těžba, požár, apod.) a intenzivnějšími rozkladnými procesy, které mohou uhlík zpětně uvolňovat do atmosféry (Holuša et al. 2018; Mayer et al. 2020; Čomez et al. 2021). Minerální horizont půdy tvoří také jakýsi mezičlánek, který plní funkci sekvestrace a současně tvoří prostor pro prostup (propadání) a následné ukládání uhlíku v navazujících hlubších horizontech půdy, i proto zastupuje velice důležitou roli v sekvestraci uhlíku.

Dále bylo v našem výzkumu zjištěno, že obsahy TOC v A horizontu u porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého, které se ve studovaném území vyskytovaly spíše ve vyšších nadmořských výškách, a porostů s 51–100 % zastoupením listnatých dřevin (buku a dubu), jež se vyskytovaly ve středních polohách, byly srovnatelné (Obrázek 1). Toto zjištění poukazuje na rovnocennost a význam smrkových porostů vyšších až horských poloh v sekvestraci uhlíku. Také Horváth et al. (2021) uvádí, že nejvyšší obsahy TOC v A horizontu byly zjištěny u přirozeně se vyskytujících smrkových porostů vyšších poloh (od 1010–1318 m n. m.), ve srovnání s čistými a smíšenými porosty buku. Tito autoři také potvrzují významnou a nezastupitelnou roli přirozených smrkových porostů vyšších poloh v sekvestraci uhlíku. Současně však při porovnání porostů středních poloh (porostů s 50–100 % zastoupením smrku a porostů s 50–100 % zastoupením listnáčů) byl námi prokázán vyšší obsah TOC v A horizontu u porostů listnatých. Lze tedy konstatovat, že ve středních polohách, kde jsou listnaté porosty v přirozeném prostředí a naopak smrkové porosty mimo své ekologické optimum, jsou listnaté porosty schopny lépe plnit funkci sekvestrace uhlíku. Toto zjištění je podstatné v kontextu problematiky odumírání smrkových porostů pěstovaných v nižších polohách, mimo jejich ekologické optimum, a při hledání vhodné náhrady těchto porostů za současného plnění srovnatelné funkce sekvestrace uhlíku.

Smrkové porosty studovaného území (s dominantním 91–100 % zastoupením a s 50–100 % zastoupením) vyskytující se jak ve vyšších tak i ve středních polohách se mimo jiné vyznačovaly také výrazně vyšším obsahem TOC v O horizontu ve srovnání s porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin středních poloh (Obrázek 1). Vyšší zásobu TOC v O horizontu u jehličnanů, obzvláště pak u smrku ztepilého, ve srovnání s ostatními druhy dřevin potvrzuje mnoho autorů (Oostrá et al. 2006; Trum et al. 2011; Laganière et al. 2012;

Mueller et al. 2012; Gurmessa et al. 2013; Vesterdal et al. 2013; Kern et al. 2016; a další). Vyšší obsahy TOC ve smrkových porostech jsou obecně spojovány s dekompozičními procesy, které probíhají výrazně pomaleji v důsledku chemismu opadu (Reich et al. 2005; Hobbie et al. 2006) a také jeho značného množství. Současně také biologická diverzita a aktivita v půdě je obecně u smrkových porostů nižší (Augusto et al. 2015). Navíc smrkový opad je svým složením značně kyselého charakteru a bohatý na lignin ve srovnání například s bukovým opadem, což se také podílí na zpomalování dekompozice (Kern et al. 2016). V důsledku toho se opad hromadí na povrchu půdy a značné množství TOC je soustředěno v O horizontu. Navíc také povrchový kořenový systém smrkových porostů je jedním z predispozičních faktorů pro hromadění uhlíku v povrchových horizontech půdy. Dle některých autorů (Vesterdal et al. 2008, 2013; Gurmessa et al. 2013) má na obsah TOC v organickém horizontu výraznější vliv druhová skladba porostů, zatímco v minerálním horizontu ovlivňují obsah TOC spíše stanovištní podmínky, avšak často jeden faktor ovlivňuje či předurčuje druhý.

6.2 Abiotické a stanovištní podmínky

Význam abiotických faktorů a vliv různých stanovištních podmínek na sekvestraci uhlíku potvrzuje řada autorů (Vesterdal et al. 2013; Pretzsch et al. 2014; De Vos et al. 2015; Vilén et al. 2015; Andivia et al. 2016; Tashi et al. 2016). Celkově je třeba mít na paměti, že abiotické faktory jako je např. teplota a srážky často bezprostředně souvisí se stanovištními poměry respektive s půdními podmínkami např. humusová forma, půdní typ (De Vos et al. 2015). Kromě přímého vlivu na obsah TOC je třeba na abiotické faktory a na stanovištní poměry pohlížet také jako na určité predispoziční či předurčující faktory pro úspěšný růst a vývoj lesních porostů, které sekvestrují uhlík.

V porostech s dominantním zastoupením smrku ztepilého byla námi potvrzena souvislost mezi obsahem TOC a průměrnou roční teplotou, průměrnými ročními srážkami, délkou vegetačního období a nadmořskou výškou. Všechny tyto abiotické proměnné spolu navzájem korelovaly, neboť bezprostředně souvisí s výškovým gradientem. Z tohoto důvodu bylo pro dosažení výzkumných cílů nadále pracováno pouze s nadmořskou výškou, která je současně adekvátní k lesní vegetační stupňovitosti ve smyslu kategorizace do lesních vegetačních stupňů (LVS) s ohledem na rozložení různých druhů dřevin resp. porostů. V obou typech smrkových porostů ve studovaném území (porosty s dominantním zastoupením smrku ztepilého a porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého) byly v obou sledovaných

horizontech půdy patrné rostoucí trendy obsahu TOC s nadmořskou výškou kategorizovanou do LVS, které byly obzvláště výrazné v A horizontu (Obrázek 13 a 16). Tyto výsledky potvrzuje také Garten a Hanson (2006), Tashi et al. (2016) a Massaccesi et al. (2020). Rostoucí trend obsahu TOC v nadmořskou výškou lze vysvětlit primárně průběhem dekompozičních procesů, kdy s rostoucí nadmořskou výškou dochází ke zvyšování úhrnů srážek a snižování průměrné teploty, které dekompoziční procesy výrazně zpomalují. Současně s tím působí také struktura, složení a chemismus opadu, biologická diverzita a aktivita v půdě. K tomu kromě dalších výrazně přispívá také typ porostu a jeho druhová skladba (Jobbágy a Jackson 2000; Massaccesi et al. 2015). Massaccesi et al. (2020) ve svém výzkumu v Apeninách v Itálii zjistily rostoucí trend obsahu TOC s nadmořskou výškou v borových porostech, zatímco listnaté porosty nevykazovaly jasný rostoucí trend, což naznačuje silný vliv vegetace na procesy probíhající v půdě. Přitom především stechiometrie opadu (obzvláště jehličí) ovlivňuje jeho rozložitelnost a celý proces dekompozice (Berger et al. 2015; Newcomb et al. 2017). Všechny tyto výše uvedené faktory se dále společně podílejí na utváření a typu přítomné humusové formy, která se také liší svým obsahem TOC (Kukuš et al. 2020). Nejvyšší obsahy TOC v obou studovaných horizontech byly námi prokázány u humusové formy mor (obdobně také výsledky Labaz et al. 2014; Bojko a Kabala 2017).

V námi studovaných smrkových porostech byl patrný také vliv přirozenosti (přirozeného výskytu) těchto porostů (Horváth et al. 2021; Horváth et al. 2022), přičemž smrkové porosty s převažujícím nepřirozeným rozšířením vyskytující se především ve 2. až 4. LVS vykazovaly pouze nízkou schopnost sekvestrace uhlíku do půdy, zatímco smrkové porosty v přirozených polohách od 5. až do 8. LVS (Obrázek 13) vykazovaly vysoké obsahy TOC obzvláště v A horizontu a lze jim tak přisuzovat významnou schopnost sekvestrace.

Naopak porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin vykazovaly nepatrně rostoucí trend obsahu TOC s nadmořskou výškou (resp. LVS) pouze v O horizontu, zatímco v A horizontu jsme zaznamenali spíše klesající trend v obsahu TOC, i když tento nebyl průkazný (Obrázek 17). Náznak klesajícího trendu TOC s LVS by pravděpodobně mohl souviset s vyšší přirozenou dominancí listnatých dřevin v porostech nižších poloh, neboť s rostoucí nadmořskou výškou se přirozeně snižuje zastoupení listnatých dřevin na úkor jehličnanů, především smrku. Lze tedy předpokládat, že listnaté porosty plní významnou funkci sekvestrace uhlíku především v nižších polohách (2.–4. LVS), kde se vyskytují přirozeně.

Kromě samotných abiotických faktorů, jsme prokázali také významný vliv půdních poměrů na obsah TOC v půdě, což potvrzuje řada autorů (Tan et al. 2004; Mayes et al. 2014;

Xiong et al. 2014; Hobley et al. 2015; Wiesmeier et al. 2019). Avšak je třeba připomenout, že vznik a vývoj půdy (pedogeneze) je podmíněn jednak geologickým vývojem území, ale také kombinací půdotvorných procesů pod působením řady pedogenetických faktorů, přičemž jedním z nich jsou právě i klimatické faktory. Půda a klima tak spolu bezprostředně souvisí a proto často působí společně (Morais et al. 2019). Jako velmi významný faktor ovlivňující obsah TOC v půdě porostů s dominantním zastoupením smrku ztepilého byla námi prokázána skupina půd respektive referenční třída (skupina) půd. Skupina podzosoly zahrnující půdní typy podzoly a kryptopodzoly se vyznačovala výrazně vysokými obsahy TOC, obzvláště v A horizontu, které tvořily v datasetu všechny přítomné extrémní hodnoty TOC (Obrázek 14). Po zjištění této souvislosti, že extrémní hodnoty TOC náleží ke skupině podzosoly jsme tyto vzorky v datasetu ponechali. Extrémně vysoké obsahy TOC u podzosolů jsou pravděpodobně výsledkem kombinace několika faktorů, a to jednak charakteristikami této skupiny půd, dále nadmořskou výškou ve které se přirozeně vyskytují, klimatickými poměry v těchto polohách s vazbou na rychlost dekompozice, a v neposlední řadě dominantním výskytem smrkových porostů.

Vzhledem k zjištěnému vlivu klimatických a stanovištních podmínek (především skupina půd) na obsah SOC, bylo snahou tento vliv v dalším datasetu omezit výběrem monitorovacích ploch se srovnatelnými podmínkami, a to s ohledem na cíl výzkumu tak, aby mohla být výzkumná pozornost zaměřena především na porostní charakteristiky resp. managementová opatření.

6.3 Porostní charakteristiky

Na sledované porostní charakteristiky, bylo v našem výzkumu pohlíženo jako na charakteristiky porostu, které jsou přímo ovlivňovány lidskými zásahy prostřednictvím managementových opatření prováděných v lesních porostech. Jednotlivé managementové zásahy prováděné v hospodářských porostech bezprostředně souvisí s určitými vývojovými fázemi porostu, které jsou svázány s věkem porostů. Prostřednictvím těchto zásahů se tak mění struktura lesních porostů a s ní také porostní charakteristiky jako jsou zakměnění, zápoj a další. Proto byly vybrané porostní charakteristiky zvoleny jako sledované proměnné umožňující pozorovat a zkoumat přenesený (nepřímý) vliv provedených managementových opatření v lesních porostech na obsah TOC. Získání detailních informací o jednotlivých prováděných managementových zásazích (např. prořezávky, probírky atd.) v každém studovaném porostu a s ohledem na různé roky odběrů vzorků půd by bylo velmi obtížné. Na

základě znalostí vztahů a závislostí mezi obsahem TOC a těmito porostními charakteristikami je možné optimalizovat managementové zásahy vzhledem k projevům a dopadům klimatické změny na lesní porosty.

Z hlediska dynamiky obsahu TOC lze konstatovat, že s věkem porostů se obsah TOC mění. Ve všech typech studovaných porostů jsme prokázali rostoucí trend obsahu TOC v O horizontu s rostoucím věkem porostu (obdobně také Côté et al. 2000; Hiltbrunner et al. 2013; Cao et al. 2019), přičemž ve smrkových typech porostů (s dominantním zastoupením smrku a s 50–100 % zastoupením smrku) byl obsah TOC vyšší a rostoucí trend výraznější ve srovnání s listnatými porosty (s 50–100 % zastoupením listnáčů) (Obrázek 2, 7 a 10).

Z hlediska stabilní sekvestrace je významná zásoba TOC především v A horizontu. Porosty s dominantním zastoupením smrku ztepilého vykazovaly rostoucí trend obsahu TOC v A horizontu s věkem porostů. Rostoucí zásobu TOC v nadložním humusu stejně jako v hlubších horizontech půdy smrkových porostů uvádí také Světlík et al. (2016). V tomto jinak rostoucím trendu jsou patrné mírné poklesy v obsahu TOC ve 4. věkové třídě (61–80 let) a 5. věkové třídě (81–100 let). Porosty těchto věkových tříd byly současně porosty vyskytující se především v nižších a částečně středních polohách (od 2. do 5. LVS) studovaného území, tedy v nadmořských výškách, které jsou pro smrk ztepilý v dominantním zastoupení nepřírozené. Pokles obsahu TOC v A horizontu v těchto věkových třídách lze obtížně vysvětlit, neboť může souviset s více faktory. Jednak s již zmiňovanou výrazně zpomalenou a omezenou dekompozicí (Reich et al. 2005, Hobbie et al. 2006), kdy převážná většina organického materiálu včetně opadu je hromaděna v povrchovém horizontu půdy a jen malá část je distribuována do A horizontu. Dále se zde může projevovat kombinovaný nepříznivý vliv pěstování smrku v nevhodných stanovištních podmínkách a současně suché a teplé počasí s extrémně nízkými srážkami, které jsou doprovázeny zvýšeným působením houbových patogenů a podkorního hmyzu (Šrámek et al. 2009; Pešková a Soukup 2013). Kromě toho řada autorů uvádí, že smrkové porosty ve 4. a 5. věkové třídě se vyznačují schopností akumulovat uhlík do své biomasy, především biomasy kmenů (Cienciala et al. 2006; Grünwald a Bernhofer 2007; Hiltbrunner et al. 2013; Vilén et al. 2015; Parolari a Porporato 2016), a méně pak sekvestrují do půdy. Porosty s dominantním zastoupením smrku ztepilého ve studovaném území se vyznačují výraznou schopností sekvestrovat uhlík v A horizontu ve vyšším věku, především v 7. a 8. věkové třídě. Tyto porosty se současně vyskytovaly ve vyšších polohách (7. a 8. LVS), kde jsou dekompoziční procesy výrazně zpomaleny a omezeny, a dochází tak k akumulaci TOC, což částečně vysvětluje zjištěné vysoké obsahy TOC. Lze tedy konstatovat, že porosty s dominantním zastoupením smrku plní významnou a

nezastupitelnou roli sekvestrace uhlíku především ve vyšších nadmořských výškách, tedy v polohách, které jsou pro výskyt smrku přirozené, a to i v přirozeně dominantním zastoupení.

Naopak porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (porosty středních poloh) vykazovaly klesající trend obsahu TOC v A horizontu s věkem porostů (Obrázek 7). Klesající trend TOC v podpovrchových horizontech půdy u smrkových porostů potvrzuje také výzkum Cao et al. (2019). To opět souvisí s dekompozičními procesy, neboť ve středních polohách, kde se tyto smrkové porosty nachází, sice probíhá rozklad o něco rychleji, avšak stále je značně zpomalen v důsledku množství, charakteru a chemismu opadu jehličí. Opad je tak z velké části s přibývajícím věkem porostů akumulován na půdním povrchu a v O horizontu, kde obsah TOC roste, avšak v důsledku snížené aktivity a diverzity půdní bioty (Augusto et al. 2015) je jen část transportována do navazujícího A horizontu.

Porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin nevykazovaly trend v obsahu TOC v A horizontu s věkem porostů. Obsahy TOC v A horizontu byly mírně rozkolísané, což souvisí se značnými rozptyly hodnot TOC v jednotlivých věkových skupinách, proto bylo přednostně pracováno s mediánovými hodnotami TOC. Průměrné hodnoty TOC, které jsou součástí obrazového výstupu (Obrázek 10), naznačovaly plynule rostoucí trend obsahu TOC v A horizontu, avšak interpretace průměrů TOC by byla v tomto případě zavádějící, neboť by bylo třeba více vzorků a jejich vyrovnanější zastoupení v jednotlivých skupinách. I přesto je celkově možné konstatovat, že obsah TOC v A horizontu porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin byl v průběhu života lesních porostů více vyrovnaný ve srovnání se smrkovými porosty (jak porosty s 50–100 % zastoupením smrku, tak porosty s dominantním 91–100 % zastoupením smrku). Rozkolísané obsahy TOC s věkem listnatých porostů potvrzuje také výzkum dubových porostů v Rakousku (Bruckmann et al. 2011).

Ve vztahu k prováděným managementovým opatřením můžeme prostřednictvím věku nepřímo konstatovat, že u všech studovaných porostů nebyl zaznamenán výrazný či zřetelný negativní vliv zásahů prováděných v rámci péče o porosty a výchovy porostů (tedy ve věku 10–80 let), který by se projevil na obsahu TOC, především v O horizontu primárně vystavenému souvisejícím disturbancím. U porostů s dominantním zastoupením smrku ztepilého je patrný postupný nárůst obsahu TOC jak v O horizontu s mírně vyšším obsahem TOC jak v 2. věkové třídě, jež mohl být způsoben zásobou TOC z předchozích generací lesa, tak v A horizontu s mírnou odchylkou ve 3. věkové třídě. Obdobně také u porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého a 50–100 % zastoupením listnatých dřevin jsou patrné postupně vzrůstající obsahy TOC v O horizontu ve věkových skupinách 10–60 let a 61–80 let. Naopak v A horizontu u porostů s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého je patrný nejvyšší obsah

TOC ve věkové skupině 10–60, který postupně s věkem klesá, zatímco u porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin je obsah TOC v A horizontu v těchto věkových skupinách poměrně vyrovnaný.

Celkově lze tedy shrnout a konstatovat, že intenzita managementových opatření prováděných v rámci péče o porosty (prostřihávky, protrhávky, vylepšování, plecí seč a další) stejně jako v rámci výchovy porostů (prořezávky, probírky apod.) byla ve studovaném území pravděpodobně vhodně a optimálně zvolena, respektive nebyly zaznamenány negativní projevy v obsahu TOC. V souvislosti s tím bylo publikováno několik studií potvrzujících, že příliš intenzivní managementové zásahy především probírkové, se mohou projevovat výrazným poklesem v obsahu TOC (Bravo-Oviedo et al. 2015; Ruiz-Peinado et al. 2017; Zhang et al. 2018). Pozitivní vliv probírkového zásahu na obsah uhlíku v půdě deklaruje řada autorů (Nilsen a Strand 2008; Selig et al. 2008; Bravo-Oviedo et al. 2015; Cheng et al. 2018; Settineri et al. 2018; a další), přičemž střední či mírná intenzita probírky je často považována za optimální (Ma et al. 2018; Gong et al. 2021; Yang et al. 2022). Mnoho autorů se také shoduje na vzrůstajícím významu provádění managementových opatření v lesních porostech obzvláště v kontextu klimatické změny, neboť udržují porosty v dobré zdravotní kondici, poměrně stabilní a odolné vůči různým disturbancím (Sohn et al. 2016; Aldea et al. 2017; Bradford a Bell 2017). Kromě toho lze managementová opatření prováděná v lesních porostech považovat za jednu z cest, jak reagovat, optimalizovat a adaptovat hospodaření v lesích na probíhající změnu klimatu za současného plnění všech funkcí lesa, mezi něž patří i funkce sekvestrace uhlíku.

V souvislosti s problematikou odumírání plošně rozsáhlých smrkových (především monokulturních) porostů pěstovaných mimo jejich ekologické optimum primárně v nižších nadmořských výškách, bude nezbytné zvolit takové vhodné managementové opatření, které umožní postupnou náhradu těchto porostů. Z tohoto hlediska by bylo velmi užitečné znát optimální věk pro managementový zásah – těžbu porostů ve vztahu k sekvestraci uhlíku. Výsledky tohoto výzkumu ukazují, že v porostech s 50–100 % zastoupením smrku, tedy ve smrkových porostech nižších a středních poloh, by bylo vhodné provádět těžbu s ohledem na sekvestraci uhlíku spíše ve věku porostu 81–120 let. V této věkové skupině je přijatelný poměr mezi obsahem TOC v O a A horizontu, neboť obsah TOC v A horizontu je srovnatelný se staršími porosty a obsah TOC v O horizontu není příliš vysoký s ohledem na potenciální zpětné uvolnění uhlíku do atmosféry při případném narušení či destrukci tohoto horizontu při těžbě (Holuša et al. 2018; Mayer et al. 2020; Çomez et al. 2021). Z hlediska sekvestrace uhlíku by pravděpodobně nebylo efektivní provádět těžbu ve starších porostech (kolem 141

let a více), neboť obsah TOC v O horizontu je vysoký a obsah TOC v A horizontu již začíná klesat. Současně v kontextu dopadů klimatické změny je třeba také zmínit, že stávající odumírající smrkové porosty nižších poloh s velkou pravděpodobností nebudou schopny přežít do vyššího věku např. věku 141 let a více let v přijatelném zdravotním stavu a s ekonomickým cílem (kvalita a upotřebitelnost dřeva). Tyto porosty velmi často odumírají už jako předmýtní porosty v důsledku rozsáhlého a často kombinovaného napadení především hmyzími a patogeními činiteli (Holuša et al. 2018), které je ještě umocněno klimatickými extrémami doprovázenými klimatickou změnou. Problematikou optimálního mýtního věku porostů v souvislosti se sekvestrací uhlíku se zabýval také van Kooten et al. (1995).

U porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin nižších a středních poloh, vyskytujících se v těchto polohách přirozeně, byla zásoba TOC v A horizontu v průběhu života těchto porostů poměrně vyrovnaná a je evidentní, že neměla s věkem klesající trend (Obrázek 10). S ohledem na pozorované střední a mediánové hodnoty obsahů TOC a jejich rozptyly v jednotlivých věkových skupinách by bylo vhodnější provádět těžbu spíše ve starších porostech ve věku 141 let a více let. To úzce souvisí také s mýtní zralostí a obecně vyšším mýtním věkem, ale také fyzickým věkem listnatých porostů, obzvláště buku a dubu (Pulkrab et al. 2014) ve srovnání se smrkem.

Porosty s dominantním zastoupením smrku, ačkoliv jsou označovány za porosty vyšších poloh (s průměrnou nadmořskou výškou kolem 700 m n. m), se vyskytovaly ve značném rozsahu nadmořských výšek, zahrnovaly jak porosty s přirozeným rozšířením smrku tak s nepřirozeným rozšířením smrku, které se svou schopností sekvestrovat TOC výrazně odlišovaly. V případě hospodářských porostů vyskytujících se převážně v nižších a částečně středních nadmořských výškách (2. až 5. LVS), tedy v polohách s nepřirozeným výskytem porostů s dominancí smrku, byly patrné výrazně nízké obsahy TOC v A horizontu ve 4. a 5. věkové třídě (ve věku 61–80 let a 81–100 let). Tyto porosty jsou v důsledku kombinovaného vlivu nevhodných stanovištních podmínek a častých a významných ataků biotických činitelů ve špatném zdravotním stavu, který vyúsťuje již zmíněným chřadnutím, postupným odumíráním a rozpadem porostu. V těchto porostech by proto bylo vhodné provádět těžbu ve věku kolem 80 let, kdy porosty v důsledku všech těchto faktorů mají sníženou schopnost sekvestrace uhlíku do půdy. O možnostech změny doby obmýti respektive o jejím snížení jakožto nástroji ke zmírnění rizika náhlého rozpadu velkého množství především smrkových porostů a také pro dosažení vyšší flexibility přeměny druhového složení porostů, obzvláště pokud jsou změny klimatu očekávány během jednoho životního cyklu lesa, pojednává řada

autorů (Urban a Pokorný 2002; Pokorný 2013; Hlásny et al. 2016; Albrich et al. 2018; Jandl et al. 2019).

Z hlediska sekvestrace uhlíku jsou významné především porosty 7. a 8. věkové třídy (121–140 let a 141–160 let), které se současně nacházely ve vyšších až horských polohách (7. a 8. LVS) s přirozenou dominancí smrku, náležejících do kategorie lesů ochranných, kde těžba s ekonomickým účelem není prioritní. Tyto porosty vykazovaly výrazně vysoké obsahy TOC v obou studovaných horizontech (Obrázek 2). Vysoké hodnoty TOC lze z velké části přisuzovat chladnému a vlhkému klimatu těchto poloh a s tím související velmi pomalý proces dekompozice umocněný kyselým charakterem jehličnatého opadu a nízkou aktivitou půdní bioty, jak již bylo zmíněno výše (Reich et al. 2005; Hobbie et al. 2006; Augusto et al. 2015). V případě těchto porostů tak lze rozhodně konstatovat, že plní významnou a nezastupitelnou roli sekvestrace uhlíku, a proto by měly být ponechány k plnění primárně mimoprodukčních funkcí. Význam starých až přestárých porostů v sekvestraci uhlíku, v nichž zpravidla není prováděn účelový management, deklaruje řada autorů (Schultze et al. 2000; Harmon a Marks 2002; Luyssaert et al., 2008; Stephenson et al. 2014; Granata et al. 2016; a další). Jacob et al. (2013) porovnávali zásobu uhlíku v jednotlivých vývojových stádiích horských smrkových porostů Německa, ve kterých dlouhodobě není prováděn management. Autoři prokázali, že horské lesy ve vývojových fázích přestárlé porosty a porosty v konečném vývojovém stádiu (stádiu rozpadu) stále plní funkci sekvestrace uhlíku s významnou zásobou uhlíku v půdě. Tito autoři současně akcentují významnou roli neobhospodařovaných horských lesů v mírném pásmu v sekvestraci uhlíku, která je výrazně podmíněna vlhkým a chladným klimatem.

Kromě věku, jsme sledovali také další porostní charakteristiky, jako jsou zakmenění, zápoj a absolutní výšková bonita (AVB), které jsou rovněž ovlivňovány managementovými opatřeními prováděnými v lesních porostech. V porostech s dominantním zastoupením smrku ztepilého byl studován vliv zakmenění a AVB na obsah TOC. Tyto porosty vykazovaly klesající obsah TOC v obou studovaných horizontech s rostoucím zakmeněním. Porosty s nižšími hodnotami zakmenění (0,3; 0,4 i 0,7) s přirozenou dominancí smrku rostoucí ve vyšších nadmořských výškách (od 6. do 8. LVS) náležející do 6. až 8. věkové třídy (101–160 let) dosahovaly vysokých obsahů TOC a lze jim tedy přisuzovat významnou schopnost sekvestrace uhlíku do půdy, obzvláště pak v A horizontu. Naopak v hospodářských porostech s nejvyššími hodnotami zakmenění (1,0 a 0,9), které náležely převážně do 4. a 5. věkové třídy (61–80 let a 81–100 let) a jež se současně nacházely v nižších nadmořských výškách (především ve 3. a 4. LVS a částečně i v 5. LVS), byly zjištěny nízké obsahy TOC. Z hlediska

zakmenění tak lze na základě dosažených výsledků konstatovat, že porosty s dominantním zastoupením smrku s rozvolněným charakterem mají vyšší schopnost sekvestrace uhlíku do půdy ve srovnání s porosty plně zapojenými. Dále byla sledována také AVB, která je na základě dosažených výsledků považována za velmi těžko uchopitelnou porostní charakteristiku pro managementová opatření prováděná v lesních porostech. Důvodem je, že je významně ovlivněná klimatem, odráží především kvalitu stanoviště, což úzce souvisí s rychlostí a průběhem dekompozičních a humifikačních procesů jakožto prediktorem úspěšného růstu a přírůstu. Ačkoliv byly v porostech s vyšší AVB zjištěny nižší obsahy TOC pouze v O horizontu, lze to objasnit právě abiotickými a stanovištními podmínkami, neboť vyšší AVB byly zaznamenány v porostech nižších a středních nadmořských výšek (3. až 6. LVS), zatímco nižší AVB byly detekovány v porostech vyšších poloh (7. a 8. LVS).

V porostech s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého a v porostech s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin nebyla zjištěna prokazatelná souvislost mezi zakmeněním a obsahem TOC (obdobné výsledky prezentují také výzkumy Nilsen a Strand 2008; Mayer et al. 2020). Avšak je třeba zmínit, že ve smrkových porostech byly patrné vyšší obsahy TOC v A horizontu v porostech s nižším než plným zakmeněním, ačkoliv tyto rozdíly nebyly signifikantní (Obrázek 8). Hernandez et al. (2016) ve svém výzkumu v borových porostech (*Pinus taeda*) také prokázali vyšší obsahy TOC v porostech s nižším zakmeněním. Obdobně také v listnatých porostech byly zaznamenány vyšší obsahy TOC v A horizontu v porostech s nižším zakmeněním (Obrázek 12). Navíc z interkvartilového rozpětí hodnot TOC v A horizontu lze usuzovat na spíše klesající trend obsahu TOC se zakmeněním, avšak střední a mediánové hodnoty TOC se příliš liší na to, aby bylo možné interpretovat nějaké závěry. Na základě těchto zjištění, tak lze předpokládat, že porosty s nižším zakmeněním (rozvolněné porosty) ve studovaném území mají vyšší potenciál k sekvestraci uhlíku v A horizontu. Avšak jedná se zatím o předpoklad, který by pro další interpretaci bylo nutné ověřit na větším a vyrovnanějším souboru dat.

Vliv zápoje na obsah TOC byl v našem výzkumu prokázán pouze v O horizontu u porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin, u smrkových porostů nevykazovaly obsahy TOC žádnou souvislost s hodnotami zápoje. Rostoucí trend obsahu TOC s rostoucím zápojem v O horizontu u listnatých porostů lze vysvětlit rychlostí dekompozice (Prescott et al. 2002). Řadou výzkumů je potvrzeno, že v porostech s vyšším zápojem (tedy hustší porosty) probíhá dekompozice pomaleji a opad je tak akumulován na půdním povrchu, zatímco snížený (uvolněný) zápoj či dokonce úplně otevřený zápoj způsobuje ztráty uhlíku v důsledku vysoké intenzity slunečního záření dopadajícího na půdní povrch a s tím související zvyšující

se teplota půdního povrchu, které společně stimulují rychlost dekompozice a půdní respirace (Kulmala et al. 2014; Mayer et al. 2017). Na základě dosažených výsledků by bylo v rámci budoucích managementových opatření v lesních porostech a především z hlediska sekvestrace uhlíku vhodné pracovat se zápojem, jako s porostní charakteristikou, jejíž potenciální vliv na obsah TOC může být teprve umocněn klimatickou změnou a to především ve svrchních horizontech půdy.

Managementová opatření prováděná v lesních porostech mají významný potenciál z hlediska optimalizace a adaptace hospodaření v lesích na probíhající změnu klimatu. Navíc vhodně zvolený management (jeho typ, intenzita, načasování) lesních porostů umožňuje plnit všechny funkce lesa, a to jak ty produkční, tak i ty mimoprodukční, kam patří i sekvestrace uhlíku.

7. ZÁVĚR

Sekvestrace uhlíku, chřadnutí a následné odumírání smrkových porostů pěstovaných mimo jejich ekologické optimum, optimalizace a udržitelné lesního hospodaření, to všechno jsou aktuální témata velmi často skloňovaná v posledních letech především v kontextu probíhající změny klimatu a jejích dalších očekávaných dopadů v lesních ekosystémech. Tento výzkum zahrnuje kombinaci těchto témat se zaměřením na studium vlivu managementových opatření prováděných v lesních porostech, který byl sledován prostřednictvím změn ve vybraných porostních charakteristikách, na půdní prostředí se zaměřením na obsah a dynamiku uhlíku (ve smyslu TOC) v půdě v rámci různých stanovištních podmínek a schopnost jeho sekvestrace v porostech.

Na základě dosažených výsledků bylo z hlediska dynamiky zásoby uhlíku v půdě zjištěno, že obsah TOC se v průběhu života porostu mění. V porostech s dominantním zastoupením smrku ztepilého se obsah TOC v A horizontu s věkem zvyšoval, zatímco v porostech s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (porosty nižších a středních poloh) klesal a u porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (porosty nižších a středních poloh) nebyl patrný žádný trend, zásoba TOC v A horizontu byla v průběhu života těchto porostů poměrně vyrovnaná. Z hlediska zakmenění vykazovaly všechny studované typy porostů vyšší obsahy TOC v A horizontu spíše při nižších hodnotách zakmenění (rozvolněné porosty), a lze u nich předpokládat tedy vyšší schopnost sekvestrace uhlíku do půdy ve srovnání s plně zapojenými porosty. U zápoje a absolutní výškové bonity porostů nebyl prokázán významný vliv na sekvestraci uhlíku.

Prostřednictvím sledovaných porostních charakteristik lze z hlediska managementových opatření konstatovat, že potenciální přeměnu smrkových porostů trpících chřadnutím a odumíráním by bylo vhodné provádět v rámci managementu mýtní těžby s ohledem na sekvestraci uhlíku ve věku porostů kolem 80 let (81–120 let). Zatímco v přirozeně se vyskytujících porostech s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin ve srovnatelných polohách (nižší a střední polohy), by bylo z hlediska sekvestrace uhlíku vhodnější provádět mýtní těžbu spíše ve starších porostech ve věku 141 let a více let.

Celkově lze z dosažených výsledků konstatovat, že přirozené smrkové porosty vyšších poloh (s přirozenou dominancí smrku) mají významný potenciál v sekvestraci uhlíku a plní významnou a nezastupitelnou roli uhlíkového sinku. Dále lze konstatovat, že přirozeně se vyskytující listnaté porosty (s majoritním podílem buku a dubu) v nižších a částečně středních polohách jsou z hlediska schopnosti sekvestrace uhlíku považovány za potenciálně vhodnou

náhradu odumírajících smrkových porostů pěstovaných mimo své ekologické optimum. Navíc jsou považovány za porosty s vyšší schopností adaptace a rezistence vůči projevům klimatické změny, především dopadům sucha. Managementová opatření prováděná v lesních porostech tak lze považovat za jednu z cest jak reagovat, optimalizovat a adaptovat hospodaření v lesích na probíhající změnu klimatu za současného plnění všech funkcí lesa, mezi něž patří i funkce sekvestrace uhlíku.

V rámci dalšího výzkumu by bylo vhodné soustředit se na zkoumání dalších listnatých a také smíšených porostů s ohledem na zastoupení jednotlivých druhů dřevin, s využitím opomíjených druhů dřevin v kontextu bohaté druhové skladby, a jejich potenciálu při přeměně druhové skladby porostů a současně při sekvestraci uhlíku.

8. LITERATURA

- Achat DL, Fortin M, Landmann G, Ringeval B, Augusto L. 2015. Forest soil carbon is threatened by intensive biomass harvesting. *Scientific Reports* 5:15991.
- Albrich K, Rammer W, Thom D, Seidl R. 2018. Trade-offs between temporal stability and level of forest ecosystem services provisioning under climate change. *Ecological Applications* 28(7):1884–1896.
- Aldea J, Bravo F, Bravo-Oviedo A, Ruiz-Peinado R, Rodríguez F, Río M. 2017. Thinning enhances the species-specific radial increment response to drought in Mediterranean pine-oak stands. *Agricultural and Forest Meteorology* 237-238:371–383.
- Allen KA, Lehsten V, Hale K, Bradshaw R. 2016. Past and Future Drivers of an Unmanaged Carbon Sink in European Temperate Forest. *Ecosystems* 19:545–554.
- Ammer C, Bickel E, Kölling C. 2008. Converting Norway spruce stands with beech – a review of arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science* 125:3–26.
- Andivia E, Rolo V, Jonard M, Formánek P, Ponette Q. 2015. Effect of species composition on carbon and nitrogen stocks in forest floor and mineral soil in Norway spruce and European beech mixed forests. In: *Geophysical Research Abstracts 2015. Egu General Assembly 2015; 12. 4. 2015-17. 4. 2015; Vienne. p. 4901.*
- Andivia E, Rolo V, Jonard M, Formánek P, Ponette Q. 2016. Tree species identity mediates mechanisms of top soil carbon sequestration in a Norway spruce and European beech mixed forest. *Annals of Forest Science* 73(22):437–447.
- Angst G, Mueller KE, Eissenstat DM, Trumbore S, Freeman KH, Hobbie SE, et al. 2019. Soil organic carbon stability in forests: Distinct effects of tree species identity and traits. *Global Change Biology* 25(4):1529–1546.
- Augusto L, De Schrijver A, Vesterdal L, Smolander A, Prescott C, Ranger J. 2015. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 90(2):444–466.
- Augusto L, Ranger J, Binkley D, Rothe A. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science* 59(3):233–253.
- Batjes NH. 1996. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science* 47:151–163.
- Baul TK, Chowdhury AI, Uddin Md.J, Hasan MK, Kilpeläinen A, Nandi R, Sultana T. 2021. Forest carbon stocks under three canopy densities in Sitapahar natural forest reserve in Chittagong Hill Tracts of Bangladesh. *Forest Ecology and Management* 492:119217.
- Bečvářová P, Horváth M, Šarapatka B, Zouhar V. 2018. Dynamics of soil organic carbon (SOC) content in stands of Norway spruce (*Picea abies*) in central Europe. *Forest* 11:734–742.
- Bengtsson J, Wikström F. 1993. Effects of whole-tree harvesting on the amount of soil carbon: model results. *New Zealand Journal of Forest Science* 23:380–389.
- Berger TW, Duboc O, Djukic I, Tatzber M, Gerzabek MH, Zehetner F. 2015. Decomposition of beech (*Fagus sylvatica*) and pine (*Pinus nigra*) litter along an Alpine elevation gradient: Decay and nutrient release. *Geoderma* 251-252:92–104.

- Berger TW, Neubauer C, Glatzel G. 2002. Factors controlling soil carbon and nitrogen stores in pure stands of Norway spruce (*Picea abies*) and mixed species stands in Austria. *Forest Ecology and Management* 159(1-2):3–14.
- Bélanger N, Paré D, Yamasaki H. 2003. The soil acid base status of boreal black spruce stands after whole-tree and stem-only harvesting *Canadian Journal of Forest Research* 33:1874–1879.
- Birdsey RA, Platinga AJ, Heath LS. 1993. Past and prospective carbon storage in United States forests. *Forest Ecology and Management* 58:33–40.
- Blanco JA, Imbert JB, Castillo FJ. 2006. Influence of site characteristics and thinning intensity on litterfall production in two *Pinus sylvestris* L. forests in the western Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 237:342–352.
- Błońska E, Klamerus-Iwanb A, Lasotaa J, Grubaa P, Pachc M, Pretzsch H. 2018. What Characteristics of Soil Fertility Can Improve in Mixed Stands of Scots Pine and European Beech Compared with Monospecific Stands? *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 49(2):237–247.
- Bojko O, Kabala C. 2017. Organic carbon pools in mountain soils - Sources of variability and predicted changes in relation to climate and land use changes. *Catena* 149:209–220.
- Bradford JB, Bell DM. 2017. A window of opportunity for climate-change adaptation: easing tree mortality by reducing forest basal area. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15:11–17.
- Brady NC, Weil RR. 1999. *The nature and properties of soils*. 12th edition. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall. 881 p.
- Bravo F, Bravo-Oviedo A, Díaz-Balteiro L. 2008. Carbon sequestration in Spanish Mediterranean forest under two management alternatives: a modeling approach. *European Journal of Forest Research* 127:225–234.
- Bravo F, del Río M, Bravo-Oviedo A, Ruiz-Peinado R, del Peso C, Montero G. 2017. Forest Carbon Sequestration: The Impact of Forest Management. In: Bravo F, LeMay V, Jandl R, eds. *Managing Forest Ecosystems: The Challenge of Climate Change*. *Managing Forest Ecosystems*, vol 34. Cham: Springer, p. 251–275.
- Bravo-Oviedo A, Ruiz-Peinado R, Modrego P, Alonso R, Montero G. 2015. Forest thinning impact on carbon stock and soil condition in Southern European populations of *P. sylvestris* L. *Forest Ecology and Management* 357:259–267.
- Bruckman VJ, Yan S, Hochbichler E, Glatzel G. 2011. Carbon pools and temporal dynamics along a rotation period in *Quercus* dominated high forest and coppice with standards stands. *Forest Ecology and Management* 262:1853–1962.
- Buček A. 2001. Trend posunu vegetačních stupňů v důsledku možných globálních změn klimatu. In: Viewegh J, ed. *Problematika lesnické typologie III. Sborník příspěvků ze semináře v Kostelci nad Černými lesy*; 9. - 10. 1. 2001; ČZU Praha. p. 12–16.
- Callesen I, Harrison R, Stupak I, Hatten J, Raulund-Rasmussen K, Boyle J, et al. 2016. Carbon storage and nutrient mobilization from soil minerals by deep roots and rhizospheres. *Forest Ecology and Management* 359:322–331.

- Campioli M, Verbeeck H, Lemeur R, Samson R. 2008. C allocation among fine roots, above-, and belowground wood in a deciduous forest and its implication to ecosystem C cycling: a modelling analysis, *Biogeosciences Discuss* 5:3781–3823.
- Cannell MG. 1999. Growing trees to sequester carbon in the UK: answers to some common questions. *Forestry* 72:237–247.
- Cao J, Gong Y, Adamowski JF, Deo RC, Zhu G, Dong X, et al. 2019. Effects of stand age on carbon storage in dragon spruce forest ecosystems in the upper reaches of the Bailongjiang River basin, China. *Scientific Reports* 9:3005.
- Cao J, Zhang X, Deo R, Gong Y, Feng Q. 2018. Influence of stand type and stand age on soil carbon storage in China's arid and semi-arid regions. *Land Use Policy* 78:258–265.
- Carey ML, Hunter IR, Andrew I. 1982. *Pinus radiata* forest floors: factors affecting organic matter and nutrient dynamics. *New Zealand Journal of Forestry Science* 12:36–48.
- Ciais P, Schelhaas MJ, Zaehle S, Piao SL, Cescatti A, Liski J, et al. 2008. Carbon accumulation in European forests. *Nature Geosciences* 1:425–429.
- Cienciala E, Henžlík V, Zatloukal V. 2006. Assessment of carbon stock change in forest – adopting IPCC LULUCF Good Practice Guidance in the Czech Republic. *Forestry Journal* 52(1-2):17–28.
- Clarke N, Gundersen P, Jönsson-Belyazid U, Kjønaas OJ, Persson T, Sigurdsson BD, et al. 2015. Influence of different tree-harvesting intensities on forest soil carbon stocks in boreal and northern temperate forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 351:9–19.
- Clarke N, Kiær LP, Kjønaas OJ, Bárcena TG, Vesterdal L, Stupak I, et al. 2021. Effects of intensive biomass harvesting on forest soils in the Nordic countries and the UK: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 482:118877.
- Coetsee C, Bond WJ, February EC. 2010. Frequent fire affects soil nitrogen and carbon in an African savanna by changing woody cover. *Oecologia* 162:1027–1034.
- Çömez A, Güner ST, Tolunay D. 2021. The effect of stand structure on litter decomposition in *Pinus sylvestris* L. stands in Turkey. *Annals of Forest Science* 78(1):13.
- Côté L, Brown S, Paré D, Fyles J, Bauhus J. 2000. Dynamics of carbon and nitrogen mineralization in relation to stand type, stand age and soil texture in the boreal mixed wood. *Soil Biology & Biochemistry* 32:1079–1090.
- CzechGlobe 2022. CZECHGLOBE Ústav výzkumu globální změny AV ČR, v. v. i.: O globální změně [Online]. [Cit. 16. 4. 2022]. Dostupné z: <https://www.czechglobe.cz/cs/o-globalni-zmene/>
- Čermák P, Jankovský L, Cudlín P. 2004. Risk evaluation of the climatic change impact on secondary Norway spruce stands as exemplified by the Křtiny Training Forest Enterprise. *Journal of Forest Science* 50(6):256–262.
- Čermák P, Holuša O. 2010. Forestry adaptation measures at the decline of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stands as exemplified by the Silesian Beskids, CR. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 59(1):293–302.
- ČHMI 2022. Český hydrometeorologický ústav: Změna klimatu [Online]. [Cit. 16. 4. 2022]. Dostupné z: <https://www.chmi.cz/historicka-data/pocasi/zmena-klimatu/zakladni-informace#>

- De Schrijver A, de Frenne P, Staelens J, Verstraeten G, Muys B, Vesterdal L, et al. 2012. Tree species traits cause divergence in soil acidification during four decades of postagricultural forest development. *Global Change Biology* 18(3):1127–1140.
- De Vos B, Cools N, Ilvesniemi H, Vesterdal L, Vanguelova E, Carnicelli S. 2015. Benchmark values for forest soil carbon stocks in Europe: Results from a large scale forest soil survey. *Geoderma* 251-252:33–46.
- De Vos B, Lettens S, Muys B, Deckers JA. 2007. Walkley–Black analysis of forest soil organic carbon: recovery, limitations and uncertainty. *Soil Use and Management* 23(3):221–229
- del Río M, Barbeito I, Bravo-Oveido A, Calama R, Cañellas IHerrero C, et al. 2017. Mediterranean Pine Forests: Management Effects on Carbon Stocks. In: Bravo F, LeMay V, Jandl R (eds). *Managing Forest Ecosystems: The Challenge of Climate Change. Managing Forest Ecosystems*, vol. 34. Cham: Springer. p. 321–327.
- Desai AR, Bolstad PV, Cook BD, Davis KJ, Carey EV. 2005. Comparing net ecosystem exchange of carbon dioxide between old-growth and mature forest in upper Midwest, USA. *Agricultural and Forest Meteorology* 128:33–55.
- Devliegher W, Verstraete W. 1997. The effect of *Lumbricus terrestris* on soil in relation to plant growth: Effects of nutrient-enrichment processes (NEP) and gut-associated processes (GAP). *Soil Biology and Biochemistry* 29:341–346.
- Devi AS. 2021. Influence of trees and associated variables on soil organic carbon: a review. *Journal of Ecology and Environment* 45:5.
- Dieler J, Uhl E, Biber P, Müller J, Rötzer T, Pretzsch H. 2017. Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *European Journal of Forest Research* 136:739–766.
- Díaz-Pinéa E, Rubioa A, Van Mieghroetb H, Montesc F, Benitod M. 2011. Does tree species composition control soil organic carbon pools in Mediterranean mountain forests? *Forest Ecology and Management* 262:1895–1904.
- Ellis S, Mellor A. 1995. *Soils nad environment*. London: Routledge. 364 p.
- Fabiánek T, Menšík L, Tomášková I, Kulhavý J. 2009. Effects of spruce, beech and mixed commercial stand on humus conditions of forest soils. *Journal of Forest Science* 55:119–126.
- Finér L, Helmisaari H-S, Löhmus K, Majdi H, Brunner I, Børja I, et al. 2007. Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce, (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems* 141:394–405.
- Frouz J, Pizl V, Cenciala E, Kalcik J. 2009. Carbon storage in post-mining forest soil, the role of tree biomass and soil bioturbation. *Biogeochemistry* 94(2):111–121.
- Fuchs JM, Hittenbeck A, Brandl S, Schmidt M, Paul C. 2022. Adaptation strategies for spruce forests – economic potential of bark beetle management and Douglas fir cultivation in future tree species portfolios. *Forestry* 95:229–246.
- Garamvoelgyi A, Hufnagel L. 2013. Impacts of climate change on vegetation distribution No. 1. Climate change induced vegetation shifts in the Palearctic region. *Applied Ecology and Environmental Research* 11:79–122.

- Garcia-Gonzalo J, Peltola H, Briceño E, Kellomäki S. 2007. Changed thinning regimes may increase carbon stock under climate change: A case study from a Finnish boreal forest. *Climate Change* 81(3):431–454.
- Garten CHT, Hanson PJ. 2006. Measured forest soil C stocks and estimated turnover times along an elevation gradient. *Geoderma* 136(1-2):342–352.
- Gelman F, Binstick R, Halicz L. 2011. Application of the Walkley-Black titration for organic carbon quantification in organic rich sedimentary rocks. *Fuel* 96:608–610.
- Gillman GP, Sinclair DF, Beech TA. 1986. Recovery of organic-carbon by the Walkley and Black procedure in highly weathered soil. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 17:885–892.
- Gong CH, Tan Q, Liu G, Xu M. 2021. Forest thinning increases soil carbon stocks in China. *Forest Ecology and Management* 482:118812.
- Gonzalez-Benecke CA, Teskey RO, Martin TA, Jokela EJ, Fox TR, Kane MB, et al. 2016. Regional validation and improved parameterization of the 3-PG model for *Pinus taeda* stands. *Forest Ecology and Management* 361:237–256.
- González-González I, Grau Corbí J, Fernández-Cancio A, Jiménez-Ballesta R, González Cascón M. 2012. Soil carbon stocks and soil solution chemistry in *Quercus ilex* stands in Mainland Spain. *European Journal of Forest Research* 131:1653–1667.
- Granata M, Bracco F, Gratani L, Sartori F, Catoni R. 2016. Carbon Stock Estimation in an Unmanaged Old-Growth Forest: A Case Study from a Broad-Leaf Deciduous Forest in the Northwest of Italy. *International Forestry Review* 18(4):444–451.
- Grünwald T, Bernhofer C. 2007. A decade of carbon, water and energy flux measurements of an old spruce forest at the Anchor Station Tharandt. *Tellus series B Chemical and Physical Meteorology* 59(3):387–396.
- Gunderson P, Thybring EE, Nord-Larsen T, Vesterdal L, Nadelhoffer KJ, Johannsen VK. 2021. Old-growth forest carbon sinks overestimated. *Nature* 591:E21–E23.
- Gurmesa GA, Schmidt IK, Gundersen P, Vesterdal L. 2013. Soil carbon accumulation and nitrogen retention traits of four tree species grown in common gardens. *Forest Ecology and Management* 309:47–57.
- Hanakova-Becvarova P, Horvath M, Sarapatka B, Zouhar V. 2022. The effect of stand characteristics on soil organic carbon content in spruce and deciduous stands. *Forest Systems* 31(1):e005.
- Hanewinkel M, Cullmann DA, Schelhaas MJ, Nabuurs GJ, Zimmermann NE. 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3:203–207.
- Harmon ME, Ferrell WK, Franklin JF. 1990. Effects on Carbon Storage of Conversion of Old-Growth Forests to Young Forests. *Science* 247(4943):699–702.
- Harmon ME, Marks B. 2002. Effects of silvicultural practices on carbon stores in Douglas-fir – western hemlock forests in the Pacific Northwest, U.S.A.: results from a simulation model. *Canadian Journal of Forest Research* 32:863–877.
- Hernandez J, del Pino A, Vance ED, Califra A, Del Giorgio F, Martinez L, et al. 2016. Eucalyptus and *Pinus* stand density effects on soil carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 368:28–38.

- Hiltbrunner D, Zimmermann S, Hagedorn F. 2013. Afforestation with Norway spruce on a subalpine pasture alters carbon dynamics but only moderately affects soil carbon storage. *Biochemistry* 115(1):251–266.
- Hlásny T, Marušák R, Novák J. 2016. Adaptace hospodaření ve smrkových porostech České republiky na změnu klimatu s důrazem na produkci lesa. Certifikovaná metodika. Jíloviště - Strnady: Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i. *Lesnický průvodce* 15/2016. 62 s. ISBN 978-80-7417-122-2.
- Hlásny T, Pajtík J, Balázs B, Barcza Z, Turčáni M, Fabrika M, et al. 2011. Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Climate Research* 47:219–236.
- Hobbie SE, Reich PB, Oleksyn J, Ogdahl M, Zytkowskiak R, Hale C, et al. 2006. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology* 87(9):2288–2297.
- Hobley E, Wilson B, Wilkie A, Gray J, Koen T. 2015. Drivers of soil organic carbon storage and vertical distribution in Eastern Australia. *Plant and Soil* 390:111–127.
- Holuša J, Lubojacký J, Čurn V, Tonka T, Lukášová K, Horák J. 2018. Combined effects of drought stress and *Armillaria* infection on tree mortality in Norway spruce plantations. *Forest Ecology and Management* 427:434–445.
- Homann PS, Bormann BT, Darbyshire RL, Morrisette BA. 2011. Forest Soil Carbon and Nitrogen Losses Associated with Wildfire and Prescribed Fire. *Forest, Range, & Wildland Soils* 75(5):1926–1934.
- Horváth M, Hanáková Bečvářová P, Šarapatka B, Vencálek O, Zouhar V. 2021. Potential relationships of selected abiotic variables, chemical elements and stand characteristics with soil organic carbon in spruce and beech stands. *iForest* 14:320–328.
- Horwath W. 2015. Carbon Cycling: The Dynamics and Formation of Organic Matter. Chapter 12. In: Paul EA. *Soil microbiology, ecology, and biochemistry*. 4th edition. Amsterdam: Elsevier Academic Press. p. e27–e31.
- Hou G, Delang CO, Lu X, Gao L. 2019. Soil organic carbon storage varies with stand ages and soil depths following afforestation. *Annals of Forest Research* 62(1):3–20.
- Huang L, Zhou M, Lv J, Chen K. 2020. Trends in global research in forest carbon sequestration: A bibliometric analysis. *Journal of Cleaner Production* 252:119908.
- Cha J-Y, Cha YK, Oh N-H. 2019. The Effects of Tree Species on Soil Organic Carbon Content in South Korea. *JRG Biogeosciences* 124(3):708–716.
- Chatterjee A, Vance GA, Tinker DB. 2009. Carbon pools of managed and unmanaged stands of ponderosa and lodgepole pine forests in Wyoming. *Canadian Journal of Forest Research* 39:1893–1900.
- Chen G-S, Yang Z-J, Gao R, Xie J-S, Guo J-F, Huang Z-Q, Yang Y-S. 2013. Carbon storage in a chronosequence of Chinese fir plantations in southern China. *Forest Ecology and Management* 300:68–76.
- Chen HYH, Shrestha BM. 2012. Stand age, fire and clearcutting affect soil organic carbon and aggregation of mineral soils in boreal forests. *Soil Biology & Biochemistry* 50:149–157.

- Chen ZJ, Geng SC, Zhang JH, Setälä H, Gu Y, Wang F, et al. 2017. Addition of nitrogen enhances stability of soil organic matter in a temperate forest. *European Journal of Soil Science* 68: 189–199.
- Cheng X, Yu M, Li Z. 2018. Short term effects of thinning on soil organic carbon fractions, soil properties, and forest floor in *Cunninghamia lanceolata* plantations. *Journal of Soil Science and Environmental Management* 9:21–29.
- Chiti T, Díaz-Pinés E, Rubio A. 2012. Soil organic carbon stocks of conifers, broadleaf and evergreen broadleaf forests of Spain. *Biology and Fertility of Soils* 48:817–826.
- Chiti T, Perugini L, Vespertino D, Valentini R. 2015. Effect of selective logging on soil organic carbon dynamics in tropical forests in central and western Africa. *Plant and Soil* 399:283–294.
- Christensen JH, Hewitson B, Busuioc A, Chen A, Gao X, Held I, et al. 2007. Regional Climate Projections, Chapter 11. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, et al. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 849–926.
- Christophel D, Höllerl S, Prietzel J, Steffens M. 2015. Long-term development of soil organic carbon and nitrogen stock after shelterwood- and clear-cutting in a mountain forest in the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research* 134:623–640.
- IPCC-Intergovernmental Panel on Climate Change. 2000. *IPCC Special Report: Land Use, Land-Use Change and Forestry, Summary for Policymakers*. 30 p. Online. Cit. 20. 2. 2022. Dostupné z: <https://www.ipcc.ch/pdf/special-reports/spm/srl-en.pdf>
- IPCC-Intergovernmental Panel on Climate Change. 2007. *Climate Change 2007: Mitigation of Climate Change, Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. In: Metz B, Davidson OR, Bosch PR, Dave R, Meyer LA, eds. Cambridge, New York: Cambridge University Press. Online. Cit. 21. 1. 2022. 841 p. Dostupné z: https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/wg3/ar4_wg3_full_report.pdf
- Jacob M, Bade C, Calvete H, Dittrich S, Leuschner Ch, Hauck M. 2013. Significance of Over-Mature and Decaying Trees for Carbon Stocks in a Central European Natural Spruce. *Forest Ecosystems* 16:336–346.
- Jactel H, Nicoll B, Branco M, Olabarria J, Grodzki W, Langstrom B, et al. 2009. The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science* 66:701.
- Jactel H, Petit J, Desprez-Loustau ML, Delzon S, Piou D, Battisti A, et al. 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18:267–276.
- James J, Harrison R. 2016. The effect of harvest on forest soil carbon: A meta-analysis. *Forests* 7:308.
- James J, Harrison R, Devine W, Terry T. 2014. Deep soil carbon: quantification and modelling in subsurface layers. *Soil Science Society of America Journal* 78:1–10.
- Jandák J, et al. 2003. *Cvičení z půdoznalství*. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně. 92 s. ISBN 80-71757-733-2.

- Jandl R, Lindner M, Vesterdal L, Bauwens B, Baritz R, Hagedorn F, et al. 2007. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137(3-4): 253–268.
- Jandl R, Spathelf P, Bolte A, Prescott CE. 2019. Forest adaptation to climate change – is non management an option? *Annals of Forest Science* 76, 48.
- Jankauskas B, Jankauskienė G, Slepeliene A, Booth C, Fullen M. 2006. International Comparison of Analytical Methods of Determining the Soil Organic Matter Content of Lithuanian Eutric Albeluvisols. *Geoderma* 136:763–773.
- Janssens IA, Freibauer A, Ciais P, Smith P, Nabuurs GJ, Folberth G, et al. 2003. Europe's terrestrial biosphere absorbs 7 to 12% of European anthropogenic CO₂ emissions. *Science* 300(5625):1538–1542.
- Jiang H, Apps MJ, Peng Ch, Zhang Y, Liu J. 2002. Modelling the influence of harvesting on Chinese boreal forest carbon dynamics. *Forest Ecology and Management* 169:65–82.
- Jobbágy E, Jackson R. 2000. The Vertical Distribution of Soil Organic Carbon and Its Relation to Climate and Vegetation. *Ecological Applications* 10:423–436.
- Johnson DW, Curtis PS. 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecology and Management* 140:227–238.
- Jonard M, Misson L, Ponette Q. 2006. Long-term thinning effects on the forest floor and the foliar nutrient status of Norway spruce stands in the Belgian Ardennes. *Canadian Journal of Forest Research* 36:2684–2695.
- Jonard M, Nicolas M, Caignet I, Ponette Q, Saenger A, Coomes DA. 2017. Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of the Total Environment* 574:616–628.
- Juutinen A, Ahtikoski A, Lehtonen M, Mäkipää R, Ollikainen M. 2018. The impact of a short-term carbon payment scheme on forest management. *Forest Policy and Economics* 90:115–127.
- Kaarakka L, Tamminen P, Saarsalmi A, Kukkola M, Helmisaari H-S, Burton AJ. 2014. Effects of repeated whole-tree harvesting on soil properties and tree growth in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand. *Forest Ecology and Management* 313:180–187.
- Kadmožka J. 2008. Globální oteplování Země. Příčiny, průběh, důsledky, řešení. Brno: VUTIUM, Vysoké učení technické v Brně. 467 s. ISBN 978-80-214-3498-1.
- Kaipainen T, Liski J, Pussinen A, Karjalainen T. 2004. Managing carbon sinks by changing rotation length in European forests. *Environmental Science & Policy* 7:205–219.
- Kaul M, Mohren G, Dadhwal V. 2010. Carbon storage and sequestration potential of selected tree species in India. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 15:489–510.
- Kern NV, Cremer M, Prietzel J. 2016. Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 367:30–40.
- Kharuk VI, Im ST, Dvinskaya ML, Golukov AS, Ranson KJ. 2015. Climate-induced mortality of spruce stands in Belarus. *Environmental Research Letters* 10:125006.
- Kirschbaum MU. 2004. Soil respiration under prolonged soil warming: are rate reductions caused by acclimation or substrate loss? *Global Change Biology* 10:1870–1877.

- Klimo E, Kulhavý J. 2009. Carbon stock in an even-aged Norway spruce stand on the original beech site and its changes during clear-cutting regeneration. *Ekológia (Bratislava)* 28(4):363–375.
- Klimo E, Kulhavý J, Hager H. 2000. Spruce Monocultures in Central Europe: Problems and Prospects. Proceedings 33 of the International Workshop in Brno; 22–25 June 1998; Brno, Czech Republic. Joensuu, Finland: European Forest Institute. 208 p.
- Knohl A, Schulze E-D, Kolle O, Buchmann N. 2003. Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology* 118: 151–167.
- Körner C. 2006. Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist* 172(3):393–411.
- Košulič M. 2009. Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu. Brno: FSC ČR. 449 s. ISBN 978-80-254-6434-2.
- Krishan G, Srivastav SK, Kumar S, Saha SK, Dadhwal VK. 2009. Quantifying the underestimation of soil organic carbon by the Walkley and Black technique - examples from Himalayan and Central Indian soils. *Current Science* 96(8):1133–1136.
- Kruhlov I, Thom D, Chaskovskyy O, Keeton WS, Scheller RM. 2018. Future forest landscapes of the Carpathians: vegetation and carbon dynamics under climate change. *Regional Environmental Change* 18(5882):1–13.
- Kukuļs I, Nikodemus O, Kasparinskis R, Žīgure Z. 2020. Humus forms, carbon stock and properties of soil organic matter in forests formed on dry mineral soils in Latvia. *Estonian Journal of Earth Sciences* 69(2):63–75.
- Kulmala L, Aaltonen H, Berninger F, Kieloaho A-J, Levula J, Back J, et al. 2014. Changes in biogeochemistry and carbon fluxes in a boreal forest after the clear-cutting and partial burning of slash. *Agricultural and Forest Meteorology* 188:33–44.
- Labaz B, Galka B, Bogacz A, Waroszewski J, Kabala C. 2014. Factors influencing humus forms and forest litter properties in the mid-mountains under temperate climate of southwestern Poland. *Geoderma* 230-231:265–273.
- Laganière J, Cavard X, Brassard BW, Paré D, Bergeron Y, Chen HYH. 2015. *Forest Ecology and Management* 354:119–129.
- Laganière J, Paré D, Bergeron Y, Chen HYH. 2012. The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality. *Soil Biology and Biochemistry* 53:18–27.
- Lal R. 2004. Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science* 304(5677):1623–1627.
- Lasch-Born P, Suckow F, Gutsch M, Reyer Ch, Hauf Y, Murawski A, et al. 2015. Forests under climate change: potential risks and Opportunities. *Meteorologische Zeitschrift* 24:157–172.
- Liski J, Pussinen A, Pingoud K, Mäkipää R, Karjalainen T. 2001. Which rotation length is favourable to carbon sequestration? *Canadian Journal of Forest Research* 31:2004–2013.
- Lindner M, Schwarz M, Spathelf P, de Koning JHC, Jandl R, Viszlai I, et al. 2020. *Adaptation to Climate Change in Sustainable Forest Management in Europe.*

- Bratislava: FOREST EUROPE Liaison Unit Bratislava. 56 p. ISBN 978-80-8093-314-2.
- Liu T, Peng D, Tan Z, Guo J, Zhang Y. 2021. Effects of stand density on soil respiration and labile organic carbon in different *aged Larix principis-rupprechtii* plantations. *Ecological Processes* 10, 44.
- Liu Y, Tian F, Jia P, Zhang J, Hou F, Wu G. 2017. Leguminous species sequester more carbon than gramineous species in cultivated grasslands of a semi-arid area. *Solid Earth* 8:83–91.
- Löf M, Bergquist J, Brunet J, Karlsson M, Welander NT. 2010. Conversion of Norwa spruce stands to broadleaved woodland-regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecological Bulletins* 53:165–174.
- Lorenz K, Lal R. 2010. *Carbon Sequestration in Forest Ecosystems*. New York: Springer Netherlands. 279 p.
- López-Marcos D, Martínez-Ruiz C, Turrión M-B, Jonard M, Titeux H, Ponette Q, et al. 2018. Soil carbon stocks and exchangeable cations in monospecific and mixed pine forests. *European Journal of Forest Research* 137:831–847.
- Lundmark T, Poudel ChP, Stål G, Nordin A, Sonneson J. 2018. Carbon balance in production forestry in relation to rotation length. *Canadian Journal of Forest Research* 48(6):672–678.
- Luyssaert S, Schulze ED, Börner A, Knohl A, Hessenmöller D, Law BE, et al. 2008. Old growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455:213–215.
- Ma J, Kang F, Cheng X, Han H. 2018. Moderate thinning increases soil organic carbon in *Larix principis-rupprechtii* (Pinaceae) plantations. *Geoderma* 329:118–128.
- Macků J. 2012. Methodology for establishing the degree of naturalness of forest stands. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 18:161–165.
- Machar I, Drobilová L, et al. 2012. *Ochrana přírody a krajiny v České republice: Vybrané aktuální problem a možnosti jejich řešení, I. díl*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci. 416 s. ISBN 978-80-244-3041-6.
- Machar I, Vlckova V, Bucek A, Vozenilek V, Salek L, Jerabkova L. 2017. Modelling of Climate Conditions in Forest Vegetation Zones as a Support Tool for Forest Management Strategy in European Beech Dominated Forests. *Forests* 8(3), 82.
- Machar I, Vlckova V, Salek L, Pechanec V, Nowak A, Nowak S, et al. 2018. Environmental modelling of forest vegetation zones as a support tool for sustainable mangement of central european spruce forests. *Journal of Landscape Ecology* 11(3):45–63.
- Marek MV, Ač A, Apltauer J, Bodlák L, Burešová R, Cenciala E, et al. 2011. Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu. 1st. ed. Praha: Academia. 255 s.
- Mareschal L, Bonnaud P, Turpault M, Ranger J. 2010. Impact of common European tree species on the chemical and physicochemical properties of fine earth: An unusual pattern. *European Journal of Soil Science* 61:14–23.
- Marková I, Janouš D, Pavelka M, Macků J, Havránková K, Rejšek K, et al. 2016. Potential changes in Czech forest soil carbon stocks under different climate change scenarios. *Journal of Forest Science* 62(12):537–544.
- Massaccesi L, Bardgett RD, Agnelli A, Ostle N, Wilby A, Orwin KH. 2015. Impact of plant species evenness, dominant species identity and spatial arrangement on the structure

- and functioning of soil microbial communities in a model grassland. *Oecologia* 177:747–759.
- Massaccesi L, De Feudis M, Leccese A, Agnelli A. 2020. Altitude and Vegetation Affect Soil Organic Carbon, Basal Respiration and Microbial Biomass in Apennine Forest Soils. *Forests* 11, 710.
- Matthies BD, Valsta LT. 2016. Optimal forest species mixture with carbon storage and albedo effect for climate change mitigation. *Ecological Economics* 123:95–105.
- Mayer M, Prescott CE, Abaker WEA, Augusto L, Cécillon L, Ferreira GWD, et al. 2020. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management* 466:118127.
- Mayer M, Sandén H, Rewald B, Godbold DL, Katzensteiner K. 2017. Increase in heterotrophic soil respiration by temperature drives decline in soil organic carbon stocks after forest windthrow in a mountainous ecosystem. *Functional Ecology* 31:1163–1172.
- Mayes M, Marin-Spiotta E, Szymaski L, Erdoğan MA, Ozdoğan M, Clayton M. 2014. Soil type mediates effects of land use on soil carbon and nitrogen in the Konya Basin, Turkey. *Geoderma* 232-234:517–527.
- Menšík L, Kulhavý J, Kostková E, Drápelová I. 2017. Ekologické aspekty přeměn smrkových monokultur. Příkladová studie Dražanská vrchovina. Brno: Mendelova univerzita v Brně. 113 s. ISBN 978-80-7509-536-7.
- Merganičová K, Pietsch SA, Hasenauer H. 2005. Testing mechanistic modeling to assess impacts of biomass removal. *Forest Ecology and Management* 207(1-2):37–57.
- Mette T, Dolos K, Meinardus C, Brauning A, Reineking B, Blaschke M, et al. 2013. Climatic turning point for beech and oak under climate change in Central Europe. *Ecosphere* 4:1–19.
- Michal I. 1994. Ekologická stabilita. Brno: Veronica a Ministerstvo životního prostředí ČR, 275 s.
- Moomaw WR, Law BE, Goetz SJ. 2020. Focus on the role of forests and soils in meeting climate change mitigation goals: summary. *Environmental Research Letters* 15:045009.
- Morais TG, Teixeira RF, Domingos T. 2019. Detailed global modelling of soil organic carbon in cropland, grassland and forest soils. *PLoS ONE* 14(9):e0222604.
- Mueller KE, Eissenstat DM, Hobbie SE, Oleksyn J, Jagodzinski AM, Reich PB, et al. 2012. Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen, and acidity in mineral soils at a common garden experiment. *Biogeochemistry* 111:601–614.
- Muñoz C, Zagal E, Ovalle C. 2007. Influence of trees on soil organic matter in Mediterranean agroforestry systems: an example from the ‘Espinal’ of central Chile. *European Journal of Soil Science* 58:728–735.
- MZe 1996. Vyhláška Ministerstva zemědělství č. 84/1996 Sb., o lesním hospodářském plánování.
- MZe 2021. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2020. Praha: Ministerstvo zemědělství. Cit. 10. 1. 2022. Online. Dostupné z: <https://eagri.cz/public/web/mze/lesy/lesnictvi/zprava-o-stavu-lesa-a-lesniho/zprava-o-stavu-lesa-a-lesniho-2020.html>

- Na M, Liu TY, Zhang YD, Feng CHX, Liu DK. 2017. Effects of stock density on carbon storage in *Fraxinus mandshurica* plantations. *Journal of Beijing Forestry University* 39:20–26.
- Na M, Sun X, Zhang Y, Sun Z, Rousk J. 2021. Higher stand densities can promote soil carbon storage after conversion of temperate mixed natural forests to larch plantations. *European Journal of Forest Research* 140:373–386.
- Nave LE, Vance ED, Swanston ChW, Curtis PS. 2010. Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 259:857–866.
- Nelson DW, Sommers LE. 1982. Total carbon, organic carbon, and organic matter. In: Page AL, Miller RH, Keeney DR, editors. *Methods of soil analysis: Part 2 Chemical and microbiological properties*. Madison: American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Academic Press. p. 539–580.
- Neuner S, Albrecht A, Cullmann D, Engels F, Griess VC, Hahn A, et al. 2015. Survival of Norway spruce remains higher in mixed stands under a dryer and warmer climate. *Global Change Biology* 21:935–946.
- Newcomb CJ, Qafoku NP, Grate JW, Bailey VL, De Yoreo JJ. 2017. Developing a molecular picture of soil organic matter-mineral interactions by quantifying organo-mineral binding. *Nature Communications* 8:396.
- Němec J, Hrib M. 2009. *Lesy v České republice*. Praha: Consult. 399 s. ISBN 80-903482-5-4.
- Nilsen P, Strand LT. 2008. Thinning intensity effects on carbon and nitrogen stores and fluxes in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand after 33 years. *Forest Ecology and Management* 256:201–208.
- Nitsch P, Kaupenjohann M, Wulf M. 2018. Forest continuity, soil depth and tree species are important parameters for SOC stocks in an old forest (Templiner Buchheide, northeast Germany). *Geoderma* 310:65–76.
- Noh NJ, Kim C, Bae SW, Lee WK, Yoon TK, Muraoka H, Son Y. 2013. Carbon and nitrogen dynamics in a *Pinus densiflora* forest with low and high stand densities. *Journal of Plant Ecology* 6:368–379.
- Noormets A, Epron D, Domec JC, McNulty SG, Fox T, Sun G, et al. 2015. Effects of forest management on productivity and carbon sequestration: A review and hypothesis. *Forest Ecology and Management* 355:124–140.
- Novak J, Slodíček M, Dusek D. 2011. Thinning effects on forest productivity and site characteristics in stands of *Pinus sylvestris* in the Czech Republic. *Forest Systems* 20(3):464–474.
- Odum E. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262–270.
- Olsson BA, Staaf H, Lundkvist H, Bengtsson J, Rosén K. 1996. Carbon and nitrogen in coniferous forest soils after clear-felling and harvest of different intensity. *Forest Ecology and Management* 82:19–32.
- Oostra S, Majdi H, Olsson M. 2006. Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21(5):364–371.
- Pajtík J, Cihák T, Konôpka B, Merganícová K, Fabiánek P. 2018. Annual tree mortality and felling rates in the Czech Republic and Slovakia over three decades. *Forestry Journal* 64(3-4).

- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton RA, Kauppi PE, Kurz WA, et al. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333(6045):988–993.
- Pardos M, del Río M, Pretzsch H, Jactel H, Bielak K, Bravo F, et al. 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. *Forest Ecology and Management* 481:118687.
- Park JS, Ro HM. 2018. Temporal Variations in Soil Profile Carbon and Nitrogen during Three Consecutive Years of N-15 Deposition in Temperate Oak and Pine Forest Stands. *Forests* 9:338.
- Parolari AJ, Porporato A. 2016. Forest soil carbon and nitrogen cycles under biomass harvest: Stability, transient response, and feedback. *Ecological Modelling* 329:64–76.
- Pelišek J. 1958. Přehled lesních půd ČSR. Praha: Státní zemědělské nakladatelství Praha. 92 s.
- Peltoniemi M, Mäkipää R, Liski J, Tamminen P. 2004. Changes in soil carbon with stand age – an evaluation of a modelling method with empirical data. *Global Change Biology* 10(12):2078–2091.
- Peng Ch, Jiang H, Apps MJ, Zhang Y. 2002. Effects of harvesting regimes on carbon and nitrogen dynamics of boreal forests in central Canada: a process model simulation. *Ecological Modelling* 155(2-3):177–189.
- Pešková V, Soukup F. 2013. Škody působené václavkou v smrkových porostech severní Moravy a Slezska. *Lesnická práce* 92(6):20–21.
- Pliva K. 1987. Typologický klasifikační systém ÚHÚL. Brandýs nad Labem: Nakladatelství ÚHÚL. 52 s.
- Pokorný R. 2013. Pěstování lesů pod vlivem měnícího se klimatu [Online]. [Cit. 15. 3. 2022]. Dostupné z: <https://fdocuments.net/document/pstovnlles-pod-vlivem-mncho-se-klimatu-xceplinobioeoporypesteni.html>
- Poleno Z, Vacek S. 2007. Pěstění lesů I. Ekologické základy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce. 315 s. ISBN 978-80-87154-07-6.
- Poleno Z, Vacek S. 2009. Pěstění lesů III: Praktické postupy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce. 952 s.
- Post WM, Peng TH, Emanuel W, King AW, Dale VH, DeAngelis DL. 1990. The Global Carbon Cycle. *American Scientist* 78(4):310–326.
- Powers MD, Kolka R, Palik B, McDonald R, Jurgensen M. 2011. Long-term management impacts on carbon storage in Lake States forests. *Forest Ecology and Management* 262:424–431.
- Prada M, Bravo F, Canga E, Berdasco L, Martínez-Alonso C. 2016. Carbon sequestration for different management alternatives in sweet chestnut coppice in northern Spain. *Journal of Cleaner Production* 135:1161–1169.
- Prescott CE. 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* 22(15-16):1193–1200.
- Prescott CE. 2010. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry* 101:133–149.
- Pretzsch H, Biber P, Schütze G, Uhl E, Rötzer T. 2014. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature Communications* 5:4967.

- Pretzsch H, Biber P, Uhl E, Dauber E. 2015. Long-term stand dynamics of managed spruce fir-beech mountain forests in Central Europe: structure, productivity and regeneration success. *Forestry* 88:407–428.
- Pretzsch H, Grams T, Häberle KH, Pritsch K, Rötzer T. 2020. Growth and mortality of Norway spruce and European beech in monospecific and mixed-species stands under natural episodic and experimentally extended drought. Results of the KROOF through fall exclusion experiment. *Trees* 34:957–970.
- Pretzsch H, Schütze G, Biber P. 2018. Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway spruce and European beech. *Forest Ecosystems* 5:20.
- Primicia I, Bače R, Čada V, Janda P, Morrissey RC, Svoboda M, et al. 2015. Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. *Forest Ecology and Management* 354:77–86.
- Puhe J. 2003. Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – A review. *Forest Ecology and Management* 175:253–273.
- Pulkrab K, Sloup M, Sloup R. 2014. Ekonomická doba obměny. [Economic rotation period]. *Lesnícky časopis - Forestry Journal* 60:223–230.
- Reich PB, Oleksyn J, Modrzyński J, Mrozinski P, Hobbie SE, Eissenstat DM, et al. 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters* 8(8):811–818.
- Reichle DE. 1981. Dynamic properties of forest ecosystems. Cambridge: Cambridge University Press. 683 p.
- Rejšek K, Vácha R. 2018. Nauka o půdě. První vydání. Olomouc: Agriprint. 527 s. ISBN 978-80-87091-82-1.
- Roberge J-M, Laudon H, Björkman Ch, Ranius T, Sandström C, Felton A, et al. 2016. Socio ecological implications of modifying rotation lengths in forestry. *Ambio* 45(2):S109–S123.
- Rosenberg O, Jacobson S. 2004. Effects of repeated slash removal in thinned stands on soil chemistry and understorey vegetation. *Silva Fennica* 38:133–142.
- Ruiz-Peinado R, Bravo-Oviedo A, Lopez-Senespleda E, Bravo F. 2017. Forest management and carbon sequestration in the Mediterranean region: A review. *Forest Systems* 26(2):eR04S.
- Ruiz-Peinado R, Bravo-Oveido A, López-Senespleda E, Montero G, Río M. 2013. Do thinnings influence biomass and soil carbon stocks in Mediterranean maritime pinewoods? *European Journal of Forest Research* 132:253–262.
- Ruiz-Peinado R, Bravo-Oviedo A, Montero G, Río M. 2016. Carbon stocks in a Scots pine afforestation under different thinning intensities management. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 21:1059–1072.
- Rumpel C, Kögel-Knabner I. 2011. Deep soil organic matter – a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil* 338(1):143–158.
- Saarsalmi A, Tamminen P, Kukkola M, Hautajärvi R. 2010. Whole-tree harvesting at clear felling: Impact on soil chemistry, needle nutrient concentrations and growth of Scots pine. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25(2):148–156.

- Santini A, Ghelardini L, De Pace C, Desprez-Loustau ML, Capretti P, Chandelier A, et al. 2013. Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. *New Phytologist* 197(1):238–250.
- Sedmáková D, Sedmák R, Bosela M, Ježík M, Blaženc M, Hlásny T, et al. 2019. Growth climate responses indicate shifts in the competitive ability of European beech and Norway spruce under recent climate warming in East-Central Europe. *Dendrochronologia* 54:37–48.
- Seedre M, Kopáček J, Janda P, Bače R, Svoboda M. 2015. Carbon pools in a montane old growth Norway spruce ecosystem in Bohemian Forest: Effects of stand age and elevation. *Forest Ecology and Management* 346:106–113.
- Seidl R, Rammaer W, Lasch P, Badeck F-W, Lexer MJ. 2008. Does conversion of even-aged, secondary coniferous forests affect carbon sequestration? A simulation study under changing environmental conditions. *Silva Fennica* 42(3):369–386.
- Selig MF, Seiler JR, Tyree MC. 2008. Soil Carbon and CO₂ Efflux as Influenced by the Thinning of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.) Plantations on the Piedmont of Virginia. *Forest Science* 54(1):58–66.
- Selvaraj S, Duraisamy V, Huang Z, Guo F, Ma X. 2019. Influence of long-term successive rotations and stand age of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations on soil properties. *Geoderma* 306:127–134.
- Settineri G, Mallamaci C, Mitrović M, Sidari M, Muscolo A. 2018. Effects of different thinning intensities on soil carbon storage in *Pinus laricio* forest of Apennine South Italy. *European Journal of Forest Research* 137:131–141.
- Schelfhout S. 2010. Tree species effects on earthworm communities in Danish and Flemish forests [dissertation]. [Ghent (BE)]: University of Ghent.
- Schlesinger WH. 2002. Inorganic carbon and the global C cycle. In: Lal R, ed. *Encyclopedia of soil science*. New York: Macel Dekker. p. 706–708.
- Schöning I, Grüneberg E, Sierra CA, Hessenmöller D, Schrumpf M, Weisser WW, et al. 2013. Causes of variation in mineral soil C content and turnover in differently managed beech dominated forests. *Plant Soil* 370:625–639.
- Schulp CJE, Nabuurs G-J, Verburg PH, de Waal RW. 2008. Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories. *Forest Ecology and Management* 256:482–490.
- Schulze E-D, Wirth Ch, Heimann M. 2000. Climate Change: Managing Forests After Kyoto. *Science* 22(289):2058–2059.
- Schumacher BA. 2002. Methods for the Determination of Total Organic Carbon (TOC) in Soils and Sediments. Washington DC: ERASC (Ecological risk assessment support center), office of research and development, US. Environmental Protection Agency. 26 p. NCEA-C-1282, EMASC-001. Cit. 12. 2. 2022. Online. Dostupné z: <https://www.academia.edu/download/48609604/bs116.pdf>
- Silva DE, Rezende Mazzella P, Legay M, Corcket E, Dupouey JL. 2012. Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? *Forest Ecology and Management* 266:263–272.
- Simon J, Kadavý J, Macků J. 1998. *Hospodářská úprava lesů*. Skriptum. Brno: MZLU Brno. 234 s.

- Sitters J, Edwards PJ, Olde Venterink H. 2013. Increases of soil C, N, and P pools along an acacia tree density gradient and their effects on trees and grasses. *Ecosystems* 16:347–357.
- Six J, Callewaert P, Lenders S, Gryze SD, Morris SJ, Gregorich EG, et al. 2002. Measuring and understanding carbon storage in afforested soils by physical fractionation. *Soil Science Society of America Journal* 66:1981–1987.
- Slodiacak M, Novak J, Skovsgaard JP. 2005. Wood production, litter fall and humus accumulation in a Czech thinning experiment in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Forest Ecology and Management* 209:157–166.
- Smolander A, Kitunen V, Kukkola M, Tamminen P. 2013. Response of soil organic layer characteristics to logging residues in three Scots pine stands. *Soil Biology and Biochemistry* 86:31–59.
- Sohn JA, Saha S, Bauhus J. 2016. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 380:261–273.
- Soloway AD, Amiro BD, Dunn AL, Wofsy SC. 2017. Carbon neutral or a sink? Uncertainty caused by gap-filling long-term flux measurements for an old-growth boreal black spruce forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 233:110–121.
- Spielvogel S, Prietzel J, Leide J, Riedel M, Zemke J, Kögel-knabner I. 2014. Distribution of cutin and suberin biomarkers under forest trees with different root systems. *Plant Soil* 381:95–110.
- Stephenson N, Das A, Condit R, Russo SE, Baker PJ, Beckman NG, et al. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507:90–93.
- Subramanian N, Nilsson U, Mossberg M, Bergh J. 2019. Impacts of climate change, weather extremes and alternative strategies in managed forests. *Écoscience* 26(1):50–70.
- Sun X, Wang W, Razaq M, Sun H. 2019. Effects of stand density on soil organic carbon storage in the top and deep soil layers of *Fraxinus mandshurica* plantations. *Austrian Journal of Forest Science* 1:27–44.
- Světlík J, Krejza J, Menšík L, Pokorný R, Mazal P, Kulhavý J. 2016. Sekvestrace uhlíku smrkovým porostem (*Picea abies* (L.) Karst.) v oblasti Dražanské vrchoviny. *Zprávy lesnického výzkumu* 61(1):42–53.
- Šálek L, Marušák R., Típmann L., Turečková M. 2013. Authochthonous Norway spruce outside mountain regions in the Czech Republic. *Scientia Agriculturae Bohemica* 44(3):151–158.
- Šantrůčková H, Kaštovská E, Bárta J, Miko L, Tajovský K. 2018. *Ekologie půdy*. České Budějovice: Episteme Natura. 1. vydání. 260 s.
- Šarapatka B. 2014. *Pedologie a ochrana půdy*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci. 232 s. ISBN 978-80-244-3736-1.
- Šimek M, et al. (38 autorů) 2019. *Živá půda: Ekologie, využívání a degradace půdy*. První vydání. Praha: Academia. 789 s. ISBN 978-80-200-2976-8.
- Šrámek V, Soukup F, Slodičák M, et al. 2009. Chřadnutí lesa na Jablunkově: chřadnutí lesních porostů na LS Jablunkov - určení komplexu příčin poškození a návrh opatření na revitalizaci lesa. Hradec Králové: Lesy České republiky, Edice grantové služby LČR č. 5, c2009. 99 s. ISBN 978-80-86945-09-5.

- Tamminen P, Saarsalmi A, Smolander A, Kukkola M, Helmisaari H. 2012. Effects of logging residue harvest in thinnings on amounts of soil carbon and nutrients in Scots pine and Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management* 263:31–38.
- Tan ZX, Lal R, Smeck NE, Calhoun FG. 2004. Relationships between surface soil organic carbon pool and site variables. *Geoderma* 121(3-4):187–195.
- Tani T, Kudo H, Kachi N. 2001. Responses of Photosynthesis and Biomass Allocation of an Understorey Herb, *Pteridophyllum racemosum*, to Gradual Increases in Irradiance. *Annals of Botany* 88(3):393–402.
- Tarnocai C. 2009. Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global Biogeochemical Cycles* 23:GB2023.
- Tashi S, Singh B, Keitel C, Adams M. 2016. Soil carbon and nitrogen stocks in forests along an altitudinal gradient in the eastern Himalayas and a meta-analysis of global data. *Global Change Biology* 22(6):2255–2268.
- Thiffault E, Paré D, Bélanger N, Munson A, Marquis F. 2006. Harvesting intensity at clear felling in the boreal forest: impact on soil and foliar nutrient status. *Soil Science Society of America Journal* 70(2):691–701.
- Thornley JHM, Cannell MGR. 2000. Managing forests for wood yield and carbon storage: a theoretical study. *Tree Physiology* 20:477–484.
- Tjurin IV. 1937. Soil organic matter and its role in pedogenesis and soil productivity: Study of soil humus. Moskva. 287 p. (in Russian).
- Toro Manríquez M, Soler R, Lencinas MV, Promis A. 2019. Canopy composition and site are indicative of mineral soil conditions in Patagonian mixed *Nothofagus* forests. *Annals of Forest Science* 76(117).
- Truax B, Fortier J, Gagnon D, Lambert F. 2018. Planting density and site effects on stem dimensions, stand productivity, biomass partitioning, carbon stocks and soil nutrient supply in hybrid poplar plantations. *Forests* 9:1–21.
- Trum F, Titeux H, Ranger J, Delvaux B. 2011. Influence of tree species on carbon and nitrogen transformation patterns in forest floor profiles *Annals of Forest Science* 68:837–847.
- Ueyama M, Iwata H, Harazono Y. 2014. Autumn warming reduces the CO₂ sink of a black spruce forest in interior Alaska based on a nine-year eddy covariance measurement. *Global Change Biology* 20:1161–1173.
- Urban O, Pokorný R. 2002. Výzkum vztahu globální změny klimatu lesních porostů v ČR. *Lesnická práce* 81:1(02).
- ÚHÚL 2022. Ústav pro hospodářskou úpravu lesa Brandýs nad Labem: Lesnatost ČR v roce 2022 [Online]. [Cit. 16. 4. 2022]. Dostupné z: <http://www.uhul.cz/rychle-informace/85-lesnatost-cr-je-33-8>
- van Kooten GC, Binkley CS, Delcourt G. 1995. Effect of carbon taxes and subsidies on optimal forest rotation age and supply of carbon services. *American Journal of Agricultural Economics* 77(2):365–374.
- Vavříček D, Kučera A. 2017. Základy lesnického půdoznalství a výživy lesních dřevin. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce. 364 s. ISBN 978-80-7458-103-8.

- Vesterdal L, Clarke N, Sigurdsson BD, Gundersen P. 2013. Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management* 309: 4–18.
- Vesterdal L, Dalsgaard M, Felby C, Raulund-Rasmussen K, Jørgensen BB. 1995. Effects of thinning and soil properties on accumulation of carbon, nitrogen and phosphorus in the forest floor of Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management* 77(1-3):1–10.
- Vesterdal L, Elberling B, Christiansen JR, Callesen I, Schmidt IK. 2012. Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species. *Forest Ecology and Management* 264:185–196.
- Vesterdal L, Schmidt IK, Callesen I, Nilsson LO, Gundersen P. 2008. Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management* 255(1):35–48.
- Vilén T. 2015. Effects of changes in land-use, age-structure and management on carbon dynamics of European forests [dissertation]. [Joensuu (FI)]: University of Eastern Finland. 47 p.
- Vilén T, Cienciala E, Schelhaas MJ, Verkerk PJ, Lindner M, Peltola H. 2016. Increasing carbon sinks in European forests: effects of afforestation and changes in mean growing stock volume. *Forestry* 89:82–90.
- Vopravil J, Podrázský V, Khel T, Holubík O, Vacek S. 2014. Effect of afforestation of agricultural soils and tree species composition on soil physical characteristics changes. *Ekológia (Bratislava)* 33(1):67–80.
- Walkley A. 1947. A Critical Examination of a Rapid Method for Determining Organic Carbon in Soils: Effect of Variations in Digestion Conditions and of Inorganic Soil Constituents. *Soil Science* 63:251–264.
- Walkley A, Black IA. 1934. An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37(1):29–38.
- Wall A. 2008. Effect of removal of logging residue on nutrient leaching and nutrient pools in the soil after clear-cutting in a Norway spruce stand. *Forest Ecology and Management* 256:1372–1383.
- Wang Ch, Xue L, Jiao R. 2021. Soil organic carbon fractions, C-cycling associated hydrolytic enzymes, and microbial carbon metabolism vary with stand age in *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook plantations. *Forest Ecology and Management* 482:118887.
- Wang S, Huang Y. 2020. Determinants of soil organic carbon sequestration and its contribution to ecosystem carbon sinks of planted forests. *Global Change Biology* 26(5):3163–3173.
- Wang X, Guo Z, Guo X, Wang X. 2020. The Relative Importance of Succession, Stand Age and Stand Factors on Carbon Allocation of Korean Pine Forests in the Northern Mt. Xiaoxing'anling, China. *Forests* 11, 512.
- Wiesmeier M, Urbanski L, Hobbey E, Lang B, von Lützow M, Marin-Spiotta E, et al. 2019. Soil organic carbon storage as a key function of soils-A review of drivers and indicators at various scales. *Geoderma* 333:149–162.

- Wiesmeier M, Prietzel J, Barthold F, Spörlein P, Geuß U, Hangen E., et al. 2013. Storage and drivers of organic carbon in forest soils of southeast Germany (Bavaria) –Implications for carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 295:162–172.
- WRB-IUSS Working Group (2014). World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015, International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps (World Soil Resources Reports No. 106). Rome: Food and Agriculture Organization. 203 p. Online. Cit. 23. 4. 2022. Dostupné z: <http://www.fao.org/3/i3794en/I3794en.pdf>
- Wu D, Staab M, Yu M. 2021. Canopy Closure Retards Fine Wood Decomposition in Subtropical Regenerating Forests. *Ecosystems* 24:1875–1890.
- Wu R, Cheng XQ, Han HR. 2019. The effect of forest thinning on soil microbial community structure and function. *Forests* 10(4):352.
- Xiong X, Grunwald S, Myers DB, Kim J, Harris WG, Comeford NB. 2014. Holistic environmental soil-landscape modeling of soil organic carbon. *Environmental Modelling & Software* 57:202–215.
- Yang L, Wang J, Geng Y, Niu S, Tian D, Yan T, et al. 2022. Heavy thinning reduces soil organic carbon: Evidence from a 9-year thinning experiment in a pine plantation. *Catena* 211:106013.
- Yao X, Yu K, Deng Y, Liu J, Lai Z. 2019. Spatial variability of soil organic carbon and total nitrogen in the hilly red soil region of Southern China. *Journal of Forest Research* 31:2385–2394.
- Yücesan Z, Kezik U, Hacısalihoglu S. 2019. Effects of canopy on soil erosion and carbon sequestration in a Pedunculate Oak (*Quercus robur* L. subsp. *robur* L.) coppice stand during the conversion process into high forest. *Austrian Journal of Forest Science* 136(1):46–66.
- Zabowski D, Whitney N, Gurung J, Hatten J. 2011. Total Soil Carbon in the Coarse Fraction and at Depth. *Forest Science* 57(1):11–18.
- Zákon č. 289/1995 Sb., o lesích a o změně a doplnění některých zákonů (lesní zákon).
- Zeller L, Pretzsch H. 2019. Effect of forest structure on stand productivity in Central European forests depends on developmental stage and tree species diversity. *Forest Ecology and Management* 434(1):193–204.
- Zhang X, Guan D-X, Li W, Sun D. 2018. The effects of forest thinning on soil carbon stocks and dynamics: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 429:36–43.
- Zhang Y, Liu T, Guo J, Tan Z, Dong W, Wang H. 2021. Changes in the understory diversity of secondary *Pinus tabulaeformis* forests are the result of stand density and soil properties. *Global Ecology and Conservation* 28:e01628.
- Zhao K, Fahey TJ, Liang D, Jia Z, Ma L. 2019. Effects of Long-Term Successive Rotations, Clear-Cutting and Stand Age of Prince Rupprecht's larch (*Larix principis-rupprechtii* Mayr) on Soil Quality. *Forests* 10, 932.
- Zhou D, Zhao SQ, Liu S, Oeding J. 2013. A meta-analysis on the impacts of partial cutting on forest structure and carbon storage. *Biogeosciences* 10:3691–3703.

9. PŘÍLOHY

Příloha I

Bečvářová P, Horváth M, Šarapatka B, Zouhar V. 2018. Dynamics of soil organic carbon (SOC) content in stands on Norway spruce (*Picea abies*) in central Europe. *iForest* 11:734–743.

Příloha II

Hanakova-Becvarova P, Horvath M, Sarapatka B, Zouhar V. 2022. The effect of stand characteristics on soil organic carbon content in spruce and deciduous stands. *Forest Systems* 31(1):e005.

Dynamics of soil organic carbon (SOC) content in stands of Norway spruce (*Picea abies*) in central Europe

Petra Bečvářová⁽¹⁾,
 Marián Horváth⁽¹⁾,
 Bořivoj Šarapatka⁽¹⁾,
 Václav Zouhar⁽²⁾

Norway spruce is the main forest tree species in the Czech Republic. Until now, little attention has been given in the literature to the dynamics of soil organic carbon (SOC) content under Norway spruce stands as a function of stand characteristics. The aim of this study is to estimate soil organic carbon (SOC) content and stock changes in organic and surface mineral soil horizons on forest sites with a dominant representation of Norway spruce. In the study area, a significantly higher content of SOC was found in the surface mineral soil horizon than in the organic soil horizon. In both soil horizons, there was evidence of an increasing trend of SOC with the increasing age of forest stands, a decreasing trend of SOC with increasing density of stocking and an increasing trend of SOC with increasing altitude. The relationship of SOC content with soil group (Podzol vs. non-Podzol) has also been demonstrated. The greatest potential for long-term carbon sequestration in soils was shown in older stands (101-190 years) dominated by Norway spruce with lower density of stocking, located in forest vegetation zones (altitude range: 1010-1225 m a.s.l.) where natural mountain Norway spruce forests currently occur. According to our results, Norway spruce stands may perform a stable function of carbon sequestration in the soil at these sites, especially in the mineral soil horizon.

Keywords: Forest Soil, C Sequestration, *Picea abies*, Site Conditions, Stand Characteristics, Climate Change

Introduction

It is estimated that forest ecosystems currently store more than 80% of all terrestrial aboveground carbon (C) and approximately 45-70% of all soil carbon (Post et al. 1990, Birdsey et al. 1993, Lorenz & Lal 2010). The role of forests in the global carbon cycle, and in mitigation of the impact of climate change, is clear and fairly well documented (IPCC 2000, Janssens et al. 2003, Ciais et al. 2008, Lorenz & Lal 2010). The study of the carbon cycle and its stocks and fluxes has come to the forefront of interest over the last 10 years, especially in relation to limiting the effects of global warming.

In terms of the predicted impact of climate change (the scenario of "Business as Usual" developed by IPCC and the global

scenarios by Goddard Institute – Čermák et al. 2004) and according to regional scenarios for the Czech Republic (in 2030), it is likely that the most affected stands will be the Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stands in the current 3rd and 4th forest vegetation zones (FVZ – Viewegh et al. 2003), where it is expected that they will almost completely disappear. The occurrence of Norway spruce in this area will likely be restricted to the highest mountainous border region (from the 5th FVZ upwards – Čermák et al. 2004, Čermák & Holuša 2010, Hlásný et al. 2011, Fitzgerald & Lindner 2013, Hanewinkel et al. 2013).

Norway spruce represents about 38% of trees in the European forests, and it is the dominant forest tree species (52-53%) in the Czech Republic, although its share

should not exceed 11% in the natural forest tree communities of this region. Indeed, Norway spruce naturally occurs on modal sites from the 5th FVZ (520-730 m a.s.l.), with an admixture (up to 20%) of beech (*Fagus sylvatica*) and silver fir (*Abies alba*), up to 8th FVZ (1170-1225 m a.s.l.) where it is the dominant tree species. However, Norway spruce in the Czech Republic is also cultivated outside of its optimum elevation range (in particular, in the 2nd, 3rd and 4th FVZ), and this could be one of the factors related to the significant dieback of this tree species in Czech forests in recent decades.

According to several authors (Berger et al. 2002, Körner 2006) Norway spruce growing in its ecological optimum will play a relatively important role in facing global climate change, mainly in terms of carbon sequestration and storage. However, it is very important to know the optimum conditions for carbon sequestration, as the potential for sequestration of carbon is influenced by site conditions (such as climate, temperature, etc. – Wiesmeier et al. 2013, Tashi et al. 2016) and soil conditions (soil moisture, pH, nutrients, texture), as well as species composition, the applied form of management and its intensity (Jandl et al. 2007, Vesterdal et al. 2008, Wiesmeier et al. 2013, Vilén et al. 2015, Lundmark et al. 2016).

The aims of this study were: (i) to analyse the state and development of the carbon stock in the organic (O) and surface min-

□ (1) Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc, Šlechtitelů 27, 783 71 Olomouc - Holice (Czech Republic); (2) Forest Management Institute, Brandýs nad Labem, Branch Brno, Vrážova 1, 61600 Brno - Žabovřesky (Czech Republic)

@ Bořivoj Šarapatka (borivoj.sarapatka@upol.cz)

Received: Jun 13, 2017 - Accepted: Aug 11, 2018

Citation: Bečvářová P, Horváth M, Šarapatka B, Zouhar V (2018). Dynamics of soil organic carbon (SOC) content in stands of Norway spruce (*Picea abies*) in central Europe. *iForest* 11: 734-742. - doi: 10.3832/for2521-011 [online 2018-11-06]

Communicated by: Carlotta Ferrara

eral (A) soil horizon in forest sites where Norway spruce is the dominant species; (ii) to study the relationships of selected stand characteristics (age, density of stocking and absolute height-yield class) with SOC content in the organic and surface mineral soil horizons under different site conditions (altitude, soil type, humus form); (iii) to assess the ability of Norway spruce stands to sequester carbon during stand development and their response to productive forest management in relation to vegetation zonality; (iv) to estimate optimum conditions for carbon sequestration in Norway spruce stands. The study could contribute to better understand current dieback of Norway spruce forests in central Europe and under the expected climate change.

Material and methods

Study area

For the purpose of this study, data was taken from the database of forest typology compiled by the Czech Forest Management Institute (FMI, Brandýs nad Labem, Czech Republic – <http://www.uhul.cz/what-we-do/forest-typology>). The database includes information about forests from monitoring plots established all over the country, including soil conditions, species composition and mensurational characteristics of forest stands.

Forty-two monitoring plots were selected from the forest typology database, including their soil samples taken in the years 1975 to 2003. The size of the selected circular plots varied in the range of 400–500 m². All the selected plots are located in the eastern part of the Czech Republic, in the Jeseníky Mountains and in the Drahánská vrchovina Upland (Fig. S1 in Supplementary material), at elevation ranging from 300 to 1318 m a.s.l., with mean annual air temperature (MAAT) varying from 2.1 to 8.1 °C and mean annual precipitation (MAP) between 617 mm and 1106 mm.

Soil conditions at the selected plots are variable. According to the World Reference Base (WRB 2014), soil groups were mainly represented by Cambisols, Podzols (Haplic and Entic Podzol), Stagnosols and Retisols. The dominant soil group in the selected set are Cambisols, and the prevailing humus form is moder. In each soil pit, two soil horizons (organic and surface mineral) were differentiated. The thickness of organic (O) horizons in the studied plots ranged from 2 to 15 cm (mean = 6.55 cm), while the thickness of surface mineral (A) horizons ranged from 1 to 27 cm (mean = 8.80 cm). The depth of the two horizons (O+A horizons) was in the range of 5–30 cm (mean = 15.33 cm).

Stand description

We selected monitoring plots with dominant representation (91–100%) of Norway spruce. Forest sites at the monitoring plots were included in units of the Typological

forest classification system (Viewegh et al. 2003) used in the forests of the Czech Republic. This system includes site conditions (climate, soil, nutrients) and their relation to forest stands, including phytocenosis. In the Typological forest classification system (and in forest typology) the term of “forest vegetation zone” (FVZ) is used. FVZ is a formalized forestry unit expressing the relationship between climate and biocenosis, and describes in a simplified form the vegetation zones. According to the above classification system, the selected plots were included to FVZ from the 2nd to the 9th. Samples from the plots were further classified in ecological series and edaphic categories (see Tab. S1 in Supplementary material).

The monitoring plots mostly consist of productive forest under continuous management. Species composition is regulated in the first 10 years by the reduction of density of advance growth and thinning out seedlings. From 10 to 25 years of age, tree species composition and its spatial distribution is regulated through cleaning (juvenile thinning). At age 25–60, thinning is carried out to increase the ecological stability and resilience, and to support the growth of promising individuals. At age 60–80, density of stocking is reduced to achieve a diameter increment. From 80 years of age, stands reach the felling maturity, forests undergo regeneration, eventually after-regeneration. The rotation period (regulated by law) is in the range of 70 to 170 years for Norway spruce, while in modal sites it fluctuates around 110 years.

The age of tree layer (range: 21–190 years) was classified into 8 age classes of 20-year intervals; the two oldest stands (aged 180 and 190 years) were assigned to the 8th age class. Other variables included in the analysis were: the absolute height yield class (AHYC), i.e., the average height of forest stand at 100 years (range: 14–36 m; modus: 28), reflecting the potential biomass production at a given site; and the density of stocking of forest stands, which is a categorical variable expressed as the ratio between the real stand basal area and the tabular stand basal area (range: 0.3–1). Stands with a value of density of stocking of 0.5 are not represented because of insufficient number of samples. Changes in the density of stocking in production forests are mainly due to targeted management interventions.

Soil sampling and determination of soil organic carbon

Soil samples were taken at the 42 selected monitoring plots during the growing season. Each plot was determined by the FMI as a representative site. Samples were taken from one soil pit (one soil pit at each plot), which was established in the central part of the plot. Before sampling, soil horizons O and A were determined and described. At each pit, one soil sample was taken from the organic (O) horizon and one from the surface mineral (A) horizon

(42 soil samples in O + 42 soil samples in A).

Soil organic carbon (SOC) of samples was determined in a specialized laboratory at the FMI (Brandýs nad Labem, Czech Republic). Before analysis, each sample was homogenized separately for O and A horizons. SOC determination was conducted by the chromo-sulfuric acid oxidation method, accompanied by the titration of hydroquinone (wet method – Nelson & Sommers 1982). Analysis of samples was performed in two replications. SOC values were converted from percentage units to tonnes per hectare (t ha⁻¹) independently for the forest floor (O horizon) and the surface mineral horizon (A), following to the methodology by Macků (Marek et al. 2011), by considering the thickness of individual horizons at each pit (cm), the bulk density (g cm⁻³), and the SOC content (%). According to the above authors, values of bulk density are different for each FVZ and ecological series, as well as soil horizon, and are part of the methodology.

Statistical analysis

Statistical analysis was conducted using the software STATISTICA® ver. 12.0 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) to obtain information about the relationships and dependencies among the studied variables. The data included the SOC content in the O and A horizons, the depth of these horizons, humus forms and soil groups, as well as a set of abiotic variables at each plot associated with altitude (mean annual air temperature, mean annual precipitation, duration of the growing season as the sum of days with temperature above 10 °C). Moreover, stand characteristics were included in the analysis (age, density of stocking, absolute height-yield class), as well as site features (edaphic category, forest site, vegetation zonality). The Spearman's correlation coefficient was used to determine the relationships between quantitative variables.

Normality of distribution was verified for each variable using the Shapiro-Wilk test and by visualization of Quantile-Quantile graph (Q-Q graph) and Normal Probability graph (N-P graph). Non-parametric tests were applied where appropriate: the Mann-Whitney U test for the comparison of SOC content between the Podzol and non-Podzol soil groups; the Kruskal-Wallis test followed by a post-hoc non-parametric multiple comparison for testing differences in SOC content among plots within different soil groups; the Wilcoxon signed rank test for comparison of SOC content in O and A horizons. Levene's test was used to verify the homogeneity of variance. The homogeneity of the data was additionally evaluated by calculating the coefficient of variation. Outlier identification was carried out using the non-parametric Dean-Dixon test. All tests were performed at 5% level of significance.

Since the SOC content has a non-normal distribution, the median values (50th per-

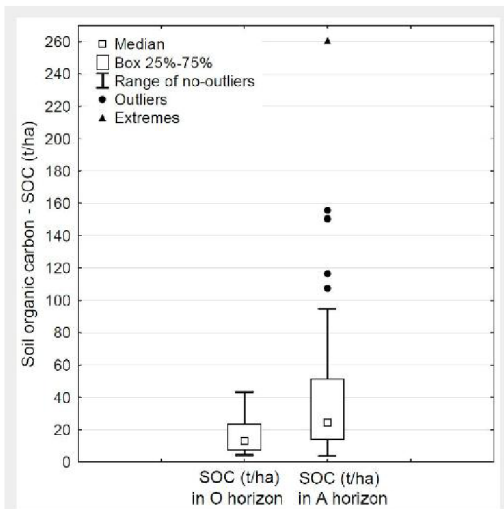


Fig. 1 - Comparison of SOC content ($t\ ha^{-1}$) in the organic (O) and surface mineral (A) soil horizons at the 42 monitoring plots examined in this study.

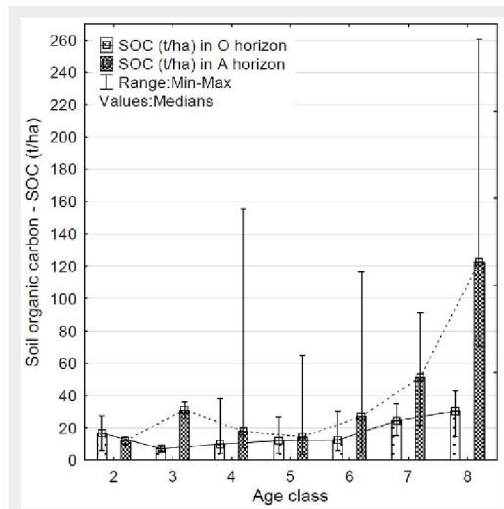


Fig. 2 - Variation of SOC content ($t\ ha^{-1}$) in the organic (O) and surface mineral (A) soil horizons in relation to stand age class in the studied plots.

centile) were used to avoid possible bias of means due to outliers and extreme values. For the same reason, the min-max range is shown in figures; however, standard deviation (SD) and standard error of the mean (SE) for individual age classes and density of stocking are listed in Tab. S3 and Tab. S4 (Supplementary material), to allow a better comparison with median values. Outliers and extreme values were intentionally not removed from the dataset, as they provided one of the findings which are part of the results.

To identify the factors better accounting for SOC variability, linear regression models of log-transformed SOC content were fitted separately for O and A horizons. Firstly, categorical variables were included in the models, and then quantitative variables and their interactions with variables already included in the model were added. Only significant predictors (variables/interactions) were kept in the model. If the interaction between a quantitative and categorical variable was significant, the effect of a quantitative variable was also investigated in individual subgroups defined by the categorical variable.

For better understanding the relationships among quantitative variables, Principal Component Analysis (PCA) was performed and the first two principal components were visualized using a biplot.

Results

The content of SOC in the surface mineral (A) horizon varied within the range of 3.68 to 260.64 $t\ ha^{-1}$ (with a median of 24.38 $t\ ha^{-1}$), with a marked variation due to the presence of several extreme values (outliers – Fig. 1). In the organic (O) horizon the

content of SOC varied within the range of 4.21 to 43.19 $t\ ha^{-1}$ (with a median of 13.11 $t\ ha^{-1}$ – Fig. 1). The content of SOC was higher in the A horizon than in the O horizon in 33 monitoring plots with dominant representation of Norway spruce. In the remaining 9 plots, a higher SOC content was found in the organic horizon. The difference in SOC content between horizons was statistically significant ($p < 0.01$).

A positive correlation between SOC content and stand age class was found for both O and A horizons. In particular, the content of SOC in the organic horizon increases significantly ($R = 0.43$; $p < 0.01$)

with the age class of stands (Fig. 2), with a deviation in the 2nd age class. The same dependence was demonstrated in the A horizon ($R = 0.45$; $p < 0.01$) with deviations in content of SOC in the 3rd and 4th age class (Tab. S3 in Supplementary material). The highest content of SOC was detected in the 8th (oldest) age class of stands in both horizons. On the other hand, the lowest content of SOC in the O horizon was detected in the 3rd age class, while in the A horizon it was in the 2nd and subsequently in the 5th age class of stand. The fourth and fifth age classes in the A horizon are characterized by a decrease in the otherwise in-

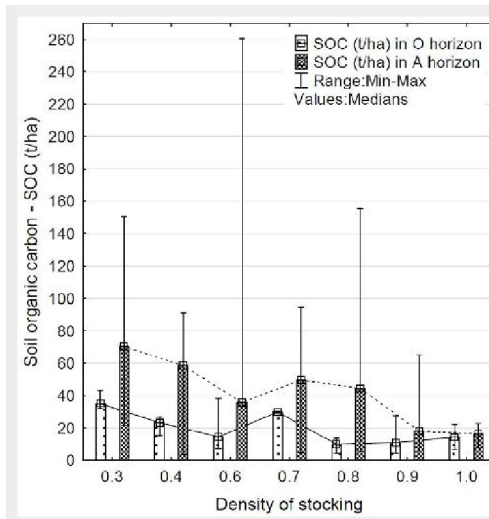


Fig. 3 - Variation of SOC content ($t\ ha^{-1}$) in the organic (O) and surface mineral (A) soil horizons in relation to the density of stocking in the examined forest stands.

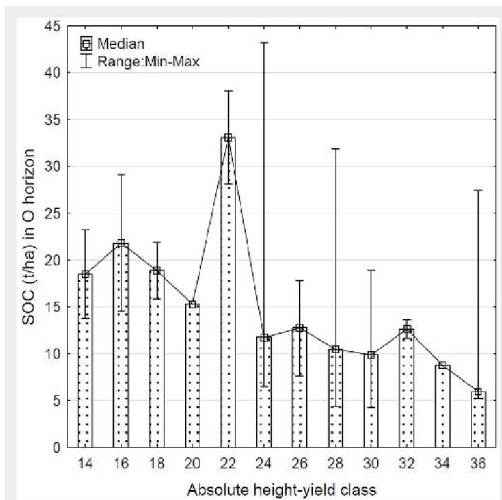


Fig. 4 - Variation of SOC content ($t\ ha^{-1}$) in the organic (O) soil horizons in relation to the absolute height-yield class (AHYC) of stands.

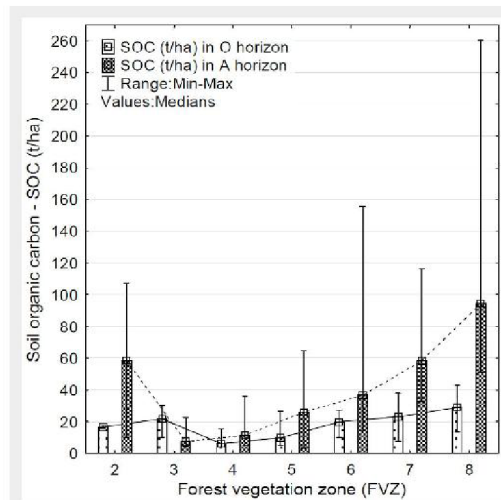


Fig. 5 - Variation of SOC content ($t\ ha^{-1}$) in the organic (O) and surface mineral (A) soil horizons along an elevation gradient. (FVZ): forest vegetation zones (Viewegh et al. 2003).

creasing trend of SOC. Values of SOC content in the A horizon from 4th to 8th age classes had the largest variation. The range of SOC values in the studied horizons according to the age class of stands are shown in Tab. S3 (Supplementary material).

Correlation analysis revealed a negative correlation between soil organic carbon (SOC) and the density of stocking for both horizons (Fig. 3). The content of SOC in the organic horizon decreases ($R = -0.39$; $p < 0.05$) with increasing the density of stocking in the stand. The highest amount of SOC in the O horizon was at a density of stocking of 0.3, i.e., at the lowest values in the selected samples. The lowest amount of SOC in the O horizon was determined at values of 0.8 and 0.9. The correlation value of SOC with the density of stocking in the A horizon was similar ($R = -0.36$; $p < 0.05$) to that of the O horizon. A considerable decline in the trend of SOC content in the A horizon is apparent when density of stocking is 0.6. The lowest level of SOC in the mineral horizon was detected at a density of stocking of 1.0 and 0.9. On the other

hand, the highest level was detected at a density of stocking of 0.3 and 0.4. The content of SOC in the A horizon again showed a remarkable variation (Tab. S4 in Supplementary material) due to extreme values (outliers). The trend of variation in SOC values (median) at increasing density of stocking is shown in Fig. 3.

Analysis of the relationship between age class and density of stocking of stands revealed a negative correlation ($R = -0.52$; $p < 0.01$), i.e., the density of stocking decreases when the age class increases. Up to the 5th age class the value of density of stocking was relatively stable, while a decline occurs in the 6th and 7th age classes; also, 7th and 8th age classes include stands with considerable variation in density of stocking. Distribution of individual values of density of stocking in the age classes of stands in the study area are given in Tab. S2 (Supplementary material).

The relationship between the absolute height-yield class (AHYC) and SOC was also examined in the studied plots. A significant relationship was found, with a negative

correlation between AHYC and SOC only in the O horizon ($R = -0.48$; $p < 0.01$), indicating that when AHYC increases, the SOC content decreases in the organic horizon (Fig. 4), with the exception of AHYC values 16, 22 and 32. No significant correlation was found in the A horizon, though a decreasing trend of SOC in relation to AHYC in the surface mineral horizon was also evident (Fig. S2 in Supplementary material).

A significant relationship was also detected between SOC content and altitude (in terms of FVZ) in the organic ($R = 0.44$; $p < 0.01$) and surface mineral horizons ($R = 0.68$; $p < 0.01$). The content of SOC in the soil increased with increasing FVZ (Fig. 5). In Fig. 5 a gradually increasing trend of SOC is evident from 4th to 8th FVZ for both horizons. A more pronounced increasing trend and a higher SOC content were detected in the A horizon. In the 4th FVZ, 6.34 $t\ ha^{-1}$ of SOC was detected in the O horizon, and 11.45 $t\ ha^{-1}$ of SOC in the A horizon; in the 8th FVZ the value of SOC in the O horizon was 29.14 $t\ ha^{-1}$ and 94.63 $t\ ha^{-1}$ in the A horizon. On the other hand, in the 3rd and 9th FVZ, a higher SOC content was detected in the O horizon as compared with the A horizon. The 2nd FVZ showed a deviation in an otherwise increasing trend of SOC in the A horizon, probably due to the low number of samples and/or the presence of several extreme values (Fig. 5).

SOC content in organic and surface mineral horizons and the altitude were also closely related to the type of soil (soil groups) and humus form (Tab. 1). The highest content of SOC was detected in the Podzol group of soils, which also included a large number of extreme values (Fig. 6). The highest content of SOC was found in

Tab. 1 - Median values of SOC content ($t\ ha^{-1}$) in organic (O) and surface mineral (A) soil horizons, site altitude and prevailing humus form, according to soil group (determined after WRB 2014) represented in the analysed data set.

Soil groups	SOC ($t\ ha^{-1}$)		Altitude (m a.s.l.)		Dominant humus form	Sample size (n)
	O horizon	A horizon	Range	Average		
Haplic Podzols (HP)	28.15	58.52	820-1318	1137	mor	10
Entic Podzols (EP)	13.64	44.46	720-1206	907		8
Cambisols (CA)	10.86	17.21	300-680	534	moder	18
Retisols (RE)	8.40	16.94	390-475	433		2
Stagnosols (SG)	6.66	12.66	420-650	513		4

Haplic Podzols in both horizons (28.15 and 58.52 t ha⁻¹ in O and A horizons, respectively). These samples came from altitudes ranging from 820 to 1318 m a.s.l., where the predominant humus form was mor. Entic Podzols contained 13.64 and 44.46 t ha⁻¹ of SOC in O and A horizons, respectively. These samples came from a range of altitudes from 720 to 1206 m a.s.l., where the dominant humus form was moder. The lowest content of SOC was detected in Stagnosols, with values of 6.66 and 12.66 t ha⁻¹ for O and A horizons, respectively, and moder as prevalent humus form. Although the difference in SOC content among the five soil groups was significant ($p < 0.01$ for both horizons), there was no significant difference between Haplic Podzol and Entic Podzol, and similarly there was no difference among Cambisols, Stagnosols and Retisols. Therefore, we distinguished two soil groups showing significantly different ($p < 0.01$) SOC content: the Podzol and the other (non-Podzol) groups.

SOC content also varied according to the present humus forms (mor and moder). A significantly higher content of SOC was found in samples with mor humus forms in both horizons ($p < 0.01$ – Fig. S3 in Supplementary material). The most pronounced difference in SOC content between mor and moder humus was in the surface mineral (A) horizon (about 40 t ha⁻¹). In the organic (O) horizon a median value of 25.69 t ha⁻¹ was observed, while in the A horizon a median of 64.38 t ha⁻¹ was found for humus form mor.

Log-linear models for SOC content

In both soil horizons, SOC content was significantly higher in the Podzol soil group than in the non-Podzol soil group. The difference in SOC content between mor and moder humus forms was not significant either in Podzols or in non-Podzol soil groups. Previously observed differences between mor and moder humus forms can therefore be explained by a higher frequency of mor humus form in the Podzol soil group: 10 out of 18 Podzols were of mor humus form, whereas only 2 out of the 24 monitoring plots with non-Podzol soil group were of mor humus form.

As expected, all the environmental variables analyzed (mean annual precipitation, mean annual air temperature and duration of the growing season) were highly inter-correlated, as they represent abiotic conditions associated with the elevation gradient. Therefore, only altitude was taken into consideration for inclusion in the log-linear model.

In the Podzol soil group, none of the stand characteristics were significantly associated with SOC content in the organic (O) horizon. In the non-Podzol soil group, none of the variables representing abiotic conditions associated with altitude were significantly associated with SOC content. Neither were associations with age and density of stocking of stands significant.

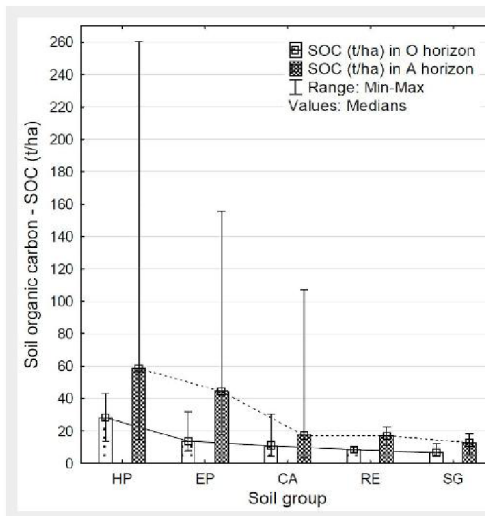


Fig. 6 - Comparison of detected SOC content (t ha⁻¹) in organic (O) and surface mineral (A) soil horizons, according to the soil group (determined after WRB 2014) represented in the analysed data set. (HP): Haplic Podzols; (EP): Entic Podzols; (CA): Cambisols; (RE): Retisols; (SG): Stagnosols.

The only significant predictor of SOC content was AHYC ($p = 0.03$) in the non-Podzol soil group. The association was negative – the higher SOC content in the O horizon was found in stands with low absolute height-yield class.

As regards the SOC content in the surface mineral (A) horizon, no significant association between SOC content and abiotic variables (altitude, mean annual air temperature, mean annual precipitation, duration of growing season) or stand characteristics (age class, density of stocking, AHYC) was found for neither soil groups. In the surface mineral horizon, it was evident that soil group had the most significant influence on SOC content. The effects of other variables were negligible.

The results of the bivariate analyses

showed that soil groups and altitude have a significant influence on SOC content in both horizons. However, when the samples were divided into the 2 groups of soils (Podzols and non-Podzols), the effect of altitude was no longer significant in the surface mineral (A) horizon, while it was significant only for the Podzol soil group in the organic (O) horizon.

Principal components

The PCA revealed the strong correlation among the abiotic variables associated with altitude, which was strongly positively correlated with mean annual precipitation and strongly but negatively correlated with mean annual air temperature and duration of growing season (Fig. 7). These variables had the highest loadings on the first princi-

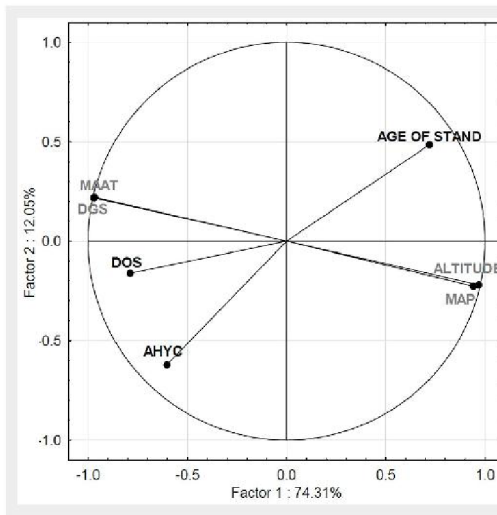


Fig. 7 - Biplot projection of independent variables after PCA. Stand characteristics are marked in black, while variables related to site conditions are in grey. (MAP): mean annual precipitation; (AHYC): absolute height-yield class; (DGS): duration of growing season; (MAAT): mean annual air temperature; (DOS): density of stocking.

pal component, which explained the largest portion (74.3%) of variability, and reflects the abiotic variables associated with the altitude gradient. The second principal component, which explains an additional 12.4% of variability, reflects stand characteristics, and revealed a positive correlation with density of stocking and absolute height-yield class and a negative correlation with stand age.

Discussion

Various studies have highlighted the role of forest ecosystems in the global carbon cycle and in mitigating the impacts of global climate change (IPCC 2000, Janssens et al. 2003, Ciais et al. 2008, Lorenz & Lal 2010, Vesterdal et al. 2013). The potential for carbon storage in the soil has been extensively investigated, mostly focusing on differences among soils beneath different forest tree species (mainly beech and spruce), or by comparing the stock of soil carbon in coniferous and deciduous stands (Oostra et al. 2006, Vesterdal et al. 2008, 2013).

In this work, we studied the potential for carbon sequestration in the soil of 42 representative stands with dominant Norway spruce in the Czech Republic by analyzing their SOC content, with the aim of estimating its amount in the organic and surface mineral soil horizons and assessing the driving factors affecting SOC content. A number of authors (Vesterdal et al. 2013, Pretzsch et al. 2014, Vilén et al. 2015, Andivia et al. 2016, Tashii et al. 2016) agree that the potential for carbon sequestration in the soil is influenced by site conditions (altitude, soil type, soil depth, humus form, etc.) and stands characteristics (age, density of stocking and species composition).

In this study, the relationships between SOC content, abiotic variables, and stand characteristics have been tested by bivariate analysis, log-linear models and PCA. As expected, mean annual air temperature, mean annual precipitation, duration of growing season were highly dependent upon the altitude of the studied stands, represented here by the forest vegetation zones (FVZ). No particular attention has been given to well-known relationships that can be easily explained – for example, the decreasing density of stocking with increasing altitude.

Our results showed that the total SOC stock in forest stands with a dominant proportion of Norway spruce is in the range of 11.91 to 275.11 t ha⁻¹ (with a median value of 37.49 t ha⁻¹ SOC) in all the studied soil profiles (O+A horizon). A significantly higher SOC content was detected in 33 samples of Norway spruce stands in the surface mineral (A) horizon compared to the organic (O) horizon (Fig. 1). This corresponds with the studies by Vesterdal et al. (2008, 2013), who reported that tree species which have a low SOC content in the organic soil horizon have a higher content of SOC in the surface mineral soil horizon. A higher SOC content in the surface mineral horizon was

also observed by previous studies carried out in Norway spruce stands (Gummesa et al. 2013, James et al. 2014, Andivia et al. 2016). Contrastingly, a higher SOC content in the organic (O) horizon was reported by several authors (Frouz et al. 2009, Harper & Tibbett 2013, Wiesmeier et al. 2013). We observed a higher SOC content in the organic horizon only in 9 monitoring plots out of 42, which can be attributed to the greater thickness of the organic horizon.

Many studies have compared SOC content in the soil organic horizon between different tree species, concluding that conifers in general (*Pinus*, *Tsuga*, *Larix*, *Picea*) and especially Norway spruce (*P. abies*) contain higher SOC stock in the organic horizon than other tree species (Oostra et al. 2006, Vesterdal et al. 2008, Frouz et al. 2009, Laganrière et al. 2012, Gummesa et al. 2013, Vesterdal et al. 2013, Kern et al. 2016). Indeed, the SOC content in this horizon is primarily influenced by species composition (Vesterdal et al. 2008, Gummesa et al. 2013). Other authors also focused on SOC content in the surface mineral horizon, which is more affected by site conditions (Vesterdal et al. 2008, 2013, Gummesa et al. 2013).

In the long term, it is preferable that carbon (SOC) is accumulated in the mineral horizon rather than in the organic horizon (Jandl et al. 2007, Frouz et al. 2009, Rumpel & Kögel-Knabner 2011, Vesterdal et al. 2013). In fact, the organic horizon is more vulnerable as it is more influenced by both disturbances (e.g., cutting, fires) and decomposition processes, by which carbon could be released back into the atmosphere. Therefore, in terms of stable carbon sequestration into the soil, the mineral horizon plays a very important role.

In this study, we found that the SOC stock is significantly affected by stand characteristics, in terms of age, density of stocking and absolute height-yield class. An increasing trend in SOC with age class of the stand was detected both for the organic and surface mineral horizons. A similar trend was observed by Hiltbrunner et al. (2013) and Světlík et al. (2016). A slight decrease in the surface mineral horizon was evident in the 4th (61-80 years) and the 5th (81-100 years) age class. The lowest values of SOC were found in stands in the 5th age class. Stands in the 4th and 5th age classes were mostly located at lower altitude, from 2th to 5th FVZ, in sites where forests with a dominance of Norway spruce are not natural. The prevailing humus form on these sites was moder. It is possible to presuppose that this decrease in the trend of SOC content may be caused by relatively better humification compared to higher FVZ. A faster decomposition retroactively releases carbon into the atmosphere as CO₂, which in turn becomes available for potential sequestration of carbon into the tree biomass. The high ability of spruce to allocate carbon into its biomass in these age classes (especially 4th and 5th) has been

previously reported by several authors (Cienciala et al. 2006, Hiltbrunner et al. 2013, Vilén et al. 2015, Parolari & Porporato 2016). This hypothesis has been also confirmed by a long-term research by Vilén et al. (2015), which was conducted in conifer (including Norway spruce) and broad-leaved stands in the Czech Republic and Finland (from 1950-2010). The authors demonstrated that most carbon was allocated in tree biomass, especially in stands in the 4th and 5th age classes. According to Světlík et al. (2016), most carbon in Norway spruce is stored in the stem biomass (about 69.92% of the total carbon of individual tree biomass), while minor proportions are stored in the roots (16.80%). Grünwald & Bernhofer (2007) reported a carbon sequestration into biomass of 4.7 t ha⁻¹ year⁻¹ in Norway spruce stands at aged 108 years in Germany. However, in coniferous stands with production management, the input of organic matter from tree biomass to forest soil is minimal. Indeed, tree stems with bound carbon are usually exported from such stands for further processing.

Stands of Norway spruce from 6th to 8th age class show a significantly increasing trend of SOC content and a high stock in the organic and surface mineral soil horizons (Fig. 2). In the case of 6th age class, these are trees of felling maturity in production forests, while forest stands in the 7th and 8th age classes have a protective function in the study area, being located at higher altitudes (7th and 8th FVZ), where the dominant humus form is mor. In these sites, the decomposition rate decreases and there is an accumulation of organic matter and carbon in the soil (Drevník 2006), which could explain the higher SOC content. Based on our results, we can conclude that these forest stands have a manifest potential to sequester carbon into the soil, predominantly in the surface mineral horizon (Carey et al. 2001, Jandl et al. 2007, Luyssaert et al. 2008).

The content of SOC and minor differences in both soil horizons in stands in the 2nd age class can be explained by the influence of residual SOC content from the previous (cuttings) generation of forest. An increase in the difference of SOC content in organic and surface mineral horizons in the 3rd age class can be explained by the displacement of the SOC stock through the root systems growing into the deeper layers of soil. Stands in these age classes were represented only by a low number of samples, and were found mainly at lower altitudes.

During the development of forest stands used for production, density of stocking is changed through management interventions, i.e., the density of stocking decreases with increasing age, as confirmed by the significant relationship between stocking density and stand age observed in this study. Stands up to the 5th age class reached almost full stocking (the median value for density of stocking was 0.9),

while a decrease occurs in the 6th age class. The variation of the density of stocking from 4th to 6th age classes relates to the process of forest regeneration. Older protective forest stands in the 7th and 8th age class showed a lower density of stocking, although with considerable variation.

A negative relationship was also found between density of stocking and SOC in both soil horizons. The lowest SOC content in the surface mineral horizon was detected when density of stocking was 0.9–1.0 and stands were mostly in the 4th and 5th age class (Fig. 3). It is possible to conclude that the denser the forest is, the more stable the conditions are for decomposition and humification (Brady & Weil 2002), which reduce SOC content in the soil. Conversely, stands with open canopy with lower values of density of stocking (e.g., 0.3, 0.4 and 0.7) are able to sequester more carbon into the soil, especially into the mineral horizon. Moreover, a significant decreasing trend of SOC with increasing AHYC (absolute height-yield class) was observed only in the organic horizon, suggesting a significant impact of climate. Stands with higher yield class of trees, and thus with lower SOC content in soil, are located mainly in the 3rd to 6th FVZ, where the rate of decomposition and humification is faster, which is evident in the prevailing humus form moder. Stands with lower yield class and higher SOC content are located in the 7th and 8th FVZ (i.e., at sites with a natural occurrence of stands dominated by Norway spruce), where the prevailing humus form is mor, the decomposition processes take place only marginally and the carbon is stored in the soil. As for the AHYC values 16, 22, and 32, which do not conform with the general trend described above (Fig. 4), they include stands occurring on Haplic Podzol and Entic Podzol soil types. As mentioned above, this group of soils is distinguished by a distinctly higher SOC content in both horizons (Tab. 4, Fig. 6), probably due to the humus form present (Tab. 1).

Our results demonstrated a significant influence of altitude and soil group on SOC content in both soil horizons. In particular, the nature of soil (Podzol or non-Podzol) seems to be an important factor that could explain the significant differences in the SOC content observed in both soil horizons. However, stands of the Podzol soil group are located at the highest altitudes (mountain Podzol) in the study area, and are characterized by extreme values of SOC content, therefore outliers were not removed from the dataset. Nonetheless, the increasing trend of SOC content in both soil horizons along the altitudinal gradient (expressed in terms of FVZ – Fig. 5) is consistent with previous findings reported by Garten & Hanson (2006) and Tashi et al. (2016). Moreover, the lowest SOC content in the surface mineral horizon was found for stands located in the 3rd and 4th FVZ (365–580 m a.s.l.), as well as in the 4th and 6th age classes with density of stocking

around 0.9, with AHYC in the range of 18 to 28, where the decomposition process is faster (Fig. 5). These positions are unnatural for Norway spruce in the study area. Based on our results, no significant carbon storage into the soil occurs at these elevations. Furthermore, in the context of regional scenarios of anticipated global climate change (Čermák et al. 2004) and related shift in FVZ, Norway spruce growing outside of its ecological and climatic optimum is expected to suffer of impaired health conditions, reduced growth and ultimately to high mortality (already evident at present). In this context, stands with dominant Norway spruce at the lowest elevation sites are unlikely to reach the 6th age class (around 120 years), when, according to our findings, they begin to show the ability for carbon sequestration into the soil (Carey et al. 2001, Luyssaert et al. 2008).

A high and increasing SOC content in both soil horizons was found for stands located from 5th to 8th FVZ (770–1225 m a.s.l.), with the highest SOC content in the 8th FVZ (Fig. 5). There is a slowing of the decomposition process and the accumulation of soil organic matter (Drevnik 2006) due to climatic conditions. It can be stated that in these positions, the most significant carbon sequestration into the soil occurs, especially into the mineral horizon.

Norway spruce forest stands reached the highest yield class in the current 4th, 5th and 6th FVZ in the study area. At higher altitudes AHYC declines, mainly due to the effects of climate. With the expected climate change and the associated shift of FVZ, in terms of process of AHYC, the potential for carbon sequestration into the soil by Norway spruce forests will probably be higher at higher FVZ (i.e., elevation – Fig. S4 in Supplementary material), where Norway spruce naturally occurs and at sites with prevailing Haplic Podzol and Entic Podzol soil types, which showed the highest stock of SOC.

Based on the obtained results, it is apparent that forest stands with a natural dominance of Norway spruce growing at higher altitudes (from 6th to 8th FVZ) in the 6th to 8th age class with lower density of stocking (sparse stands), have a significant ability to sequester carbon into the soil, especially in the surface mineral horizon. Conversely, production forest stands, predominantly in the 4th to 5th age class, at almost full density of stocking (from 0.9 to 1.0), and located at lower altitudes (3rd and 4th FVZ, marginally in the 5th FVZ), showed a lower ability of carbon sequestration into the soil. According to many authors, Norway spruce stands of these age classes tend to demonstrate the ability to fix carbon in their biomass (Cienciala et al. 2006, Vilén et al. 2015, Parolari & Porporato 2016).

Regional scenarios of expected climate change in the study area foresaw a shift of 1–2 forest vegetation zones (Čermák et al. 2004). This change will lead the optimum

conditions for cultivation of Norway spruce to shift up to higher altitudes, i.e., towards the area of its natural distribution (Čermák & Holuša 2010, Hlásny et al. 2011, Hanewinkel et al. 2013). Current Norway spruce stands at lower altitudes and on sites outside its natural habitat will be unsuitable for its further growth and survival (Čermák et al. 2004, Čermák & Holuša 2010, Hlásny et al. 2011, Fitzgerald & Lindner 2013, Hanewinkel et al. 2013). Several studies showed that forest stands with natural dominance of Norway spruce at higher altitudes (> 600 m a.s.l.) can be very important for carbon storage (Janssens et al. 2003, Vetter et al. 2005). Our results suggest that Norway spruce forest stands in their ecological optimum will be capable of long-term survival, sustainable growth and effective carbon sequestration.

Conclusion

Our results show that the studied stand characteristics (age, density of stocking and absolute height-yield class) and site conditions (soil type, humus form, elevation gradient) have an impact on the potential for carbon sequestration in the soil of forest stands dominated by Norway spruce in the eastern part of Czech Republic. A higher content of SOC was demonstrated in the surface mineral soil horizon compared to the organic horizon, which is desirable for the long-term stability of carbon sequestration in the soil.

According to our results, older stands (age: 101–190 years) with lower density of stocking (sparse stands), located in the elevation range 1010–1225 m a.s.l. (6th to 8th FVZ, i.e., the range of natural occurrence of the Norway spruce forest), have the highest potential for long-term stable carbon sequestration in the soil (especially in the mineral soil horizon), even in the context of expected climate change.

Priority adaptive measures should be considered to face the effects of anticipated climate change on carbon sequestration in the soil, including a change of forest management towards near-natural forms which respect the potential natural vegetation. Further research is needed to better assess the effectiveness of individual species (both individually and mixed) in preserving the “carbon service” outside locations and sites of natural representation of Norway spruce.

Acknowledgements

The authors would like to thank the Palacký University Grant Agency (project IGA 2015008) for supporting this work.

References

- Andriá E, Rolo V, Jonard M, Formánek P, Poinette Q (2016). Tree species identity mediates mechanisms of top soil carbon sequestration in a Norway spruce and European beech mixed forest. *Annals of Forest Science* 73 (22): 437–447. - doi: 10.1007/s13595-015-0536-z
- Berger T, Neubauer C, Glatzel G (2002). Factors

- controlling soil carbon and nitrogen stores in pure stands of Norway spruce (*Picea abies*) and mixed species stands in Austria. *Forest Ecology and Management* 159 (1-2): 3-14. - doi: 10.1016/S0378-1127(01)00705-8
- Birdsey RA, Platinga AJ, Heath LS (1993). Past and prospective carbon storage in United States forests. *Forest Ecology and Management* 58: 33-40. - doi: 10.1016/0378-1127(93)90129-B
- Brady NC, Weil RR (2002). *The nature and properties of soils*. Prentice Hall, New Jersey, USA, pp. 960.
- Carey EV, Sala A, Keane R, Callaway RM (2001). Are old forests underestimated as global carbon sinks? *Global Change Biology* 7 (4): 339-344. - doi: 10.1046/j.1365-2486.2001.00418.x
- Ciaš P, Schelhaas MJ, Zaehle S, Piao SL, Cescatti A, Liski J, Luyssaert S, Le-Maire G, Schulze ED, Bouriaud O, Freibauer A, Valentini R, Nabuurs GJ (2008). Carbon accumulation in European forests. *Nature Geosciences* 1: 425-429. - doi: 10.1038/ng0233
- Cienciala E, Henžlík V, Zatloukal V (2006). Assessment of carbon stock change in forest - adopting IPCC LULUCF good practice guidance in the Czech Republic. *Forestry Journal* 52 (1-2): 17-28.
- Čermák P, Jankovský L, Cudlín P (2004). Risk evaluation of the climatic change impact on secondary Norway spruce stands as exemplified by the Krtiny Training Forest Enterprise. *Journal of Forest Science* 50 (6): 256-262. - doi: 10.17221/4623-JFS
- Čermák P, Holuša O (2010). Forestry adaptation measures at the decline of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stands as exemplified by the Silesian Beskids, CR. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 59 (1): 293-302. - doi: 10.1118/actaun20159010293
- Drewnik M (2006). The effect of environmental conditions on the decomposition rate of cellulose in mountain soils. *Geoderma* 132 (1-2): 116-130. - doi: 10.1016/j.geoderma.2005.04.023
- Fitzgerald J, Lindner M (2013). Adapting to climate change in European forests. Results of the MOTIVE Project. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria, pp. 108. [online] URL: <http://www.researchgate.net/publication/259821223>
- Frouz J, Pizl V, Cienciala E, Kalcik J (2009). Carbon storage in post-mining forest soil, the role of tree biomass and soil bioturbation. *Biogeochemistry* 94 (2): 111-121. - doi: 10.1007/s10533-009-9313-0
- Garten CT, Hanson PJ (2006). Measured forest soil C stocks and estimated turnover times along an elevation gradient. *Geoderma* 136 (1-2): 342-352. - doi: 10.1016/j.geoderma.2006.03.049
- Grünwald T, Bernhofer C (2007). A decade of carbon, water and energy flux measurements of an old spruce forest at the Anchor Station Tharandt. *Tellus series B Chemical and Physical Meteorology* 59 (3): 387-396. - doi: 10.1111/j.1600-0889.2007.00259.x
- Gurmesa GA, Schmidt IK, Gundersen P, Vesterdal L (2013). Soil carbon accumulation and nitrogen retention traits of four tree species grown in common gardens. *Forest Ecology and Management* 309: 47-57. - doi: 10.1016/j.foreco.2013.02.015
- Harper RJ, Tibbett M (2013). The hidden organic carbon in deep mineral soils. *Plant and Soil* 368 (1-2): 641-648. - doi: 10.1007/s11104-013-1600-9
- Hanewinkel M, Cullmann DA, Schelhaas MJ, Nabuurs GJ, Zimmermann NE (2013). Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3: 203-207. - doi: 10.1038/nclimate1687
- Hiltbrunner D, Zimmermann S, Hagedorn F (2013). Afforestation with Norway spruce on a subalpine pasture alters carbon dynamics but only moderately affects soil carbon storage. *Biochemistry* 115 (1): 251-266. - doi: 10.1007/s10533-013-9832-6
- Hlásny T, Pajtik J, Balázs B, Barcza Z, Turčáni M, Fabrika M, Sedmák R, Churkina G (2011). Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Climate Research* 47: 219-236. - doi: 10.3354/cr101024
- IPCC (2000). IPCC special report: land use, land-use change and forestry. Summary for Policy-makers. Intergovernmental Panel on Climate Change, WMO, UNEP, pp. 30. [online] URL: <http://www.ipcc.ch/pdf/special-reports/spm/srl-en.pdf>
- James J, Devine W, Harrison R, Terry T (2014). Deep soil carbon: quantification and modeling in subsurface layers. *Soil Science Society of America Journal* 78: 1-10. - doi: 10.2136/sssaj2013.06.0245nafsc
- Jandl R, Lindner M, Vesterdal L, Bauwens B, Baritz R, Hagedorn F, Johnson DW, Minkinen K, Byrne KA (2007). How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137 (3-4): 253-268. - doi: 10.1016/j.geoderma.2006.09.003
- Janssens IA, Freibauer A, Ciaš P, Smith P, Nabuurs GJ, Folberth G, Schlamadinger B, Hutjes RWA, Ceulemans R, Schulze ED, Valentini R, Dolman AJ (2003). Europe's terrestrial biosphere absorbs 7 to 12% of European anthropogenic CO₂ emissions. *Science* 300 (5625): 1538-1542. - doi: 10.1126/science.1083592
- Kern VN, Cremer M, Prietz J (2016). Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 367: 30-40. - doi: 10.1016/j.foreco.2016.02.020
- Körner C (2006). Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist* 172 (3): 393-411. - doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01886.x
- Laganière J, Paré D, Bergeron Y, Chen HYH (2012). The effect of boreal forest composition on soil respiration is mediated through variations in soil temperature and C quality. *Soil Biology and Biochemistry* 53: 18-27. - doi: 10.1016/j.soilbio.2012.04.024
- Lorenz K, Lal R (2010). *Carbon sequestration in forest ecosystems*. Springer Netherlands, New York, USA, pp. 279.
- Lundmark T, Bergh J, Nordin A, Fahvik N, Poudel Ch B (2016). Comparison of carbon balances between continuous-cover and clear-cut forestry in Sweden. *Ambio* 45 (2): 203-213. - doi: 10.1007/s13280-015-0756-3
- Luyssaert S, Schulze ED, Börner A, Knohl A, Hessenmöller D, Law BE, Ciaš P, Grace J (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455: 213-215. - doi: 10.1038/nature07276
- Marek MV, Ač A, Apltauer J, Bodlák L, Burešová R, Cienciala E, Cudlín P, Cudlínová E, Czerny R, Čížková H, Dubrovský M, Dušek J, Exnerová Z, Havráňková K, Henžlík V, Janderková J, Janouš D, Lapka M, Macků J, Matějka K, Pavelka M, Pechal L, Pokorný J, Pokorný R, Schneider J, Stará I, Stěda T, Šerna L, Taufarová K, Tomášková I, Urban O, Vyskot I, Zatloukal V, Zemek F, Žitová M (2011). *Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu [Carbon in ecosystems of Czech Republic in changing climate] (1st edn)*. Academia, Prague, Czech Republic, pp. 255. [in Czech]
- Nelson DW, Sommers LE (1982). Total carbon, organic carbon, and organic matter. In: "Methods of soil analysis: Part 2 Chemical and microbiological properties" (Page AL, Miller RH, Keeney DR, eds). American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Academic Press, Madison, WI, USA, pp. 539-580.
- Oostra S, Majdi H, Olsson M (2006). Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 21 (5): 364-371. - doi: 10.1080/02827580600950172
- Parolari AJ, Porporato A (2016). Forest soil carbon and nitrogen cycles under biomass harvest: stability, transient response, and feedback. *Ecological Modelling* 329: 64-76. - doi: 10.1016/j.ecolmodel.2016.03.003
- Post WM, Peng TH, Emanuel W, King AW, Dale VH, De Angelis DL (1990). The global carbon cycle. *American Scientist* 78 (4): 310-326. [online] URL: <http://www.as.wvu.edu/biology/bio463/globalcarbon.pdf>
- Pretzsch H, Biber P, Schütze G, Uhl E, Rötzer T (2014). Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature Communications* 5 (1): 349. - doi: 10.1038/ncomms5967
- Rumpel C, Kögel-Knabner I (2011). Deep soil organic matter - a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil* 338 (1): 143-158. - doi: 10.1007/s11104-010-0391-5
- Světlík J, Krejza J, Pokorný L, Menšík L, Kulhavý J, Mazal P (2016). Sekvestrace uhlíku smrkovým porostem (*Picea abies* (L.) Karst.) v oblasti Drahanské vrchoviny [Carbon sequestration into a spruce stand (*Picea abies* (L.) Karst.) in the Drahanská vrchovina upland]. *Zprávy lesnického výzkumu [Messages from Forestry Research]* 61: 42-53. [in Czech]
- Tashi S, Singh B, Keitel C, Adams M (2016). Soil carbon and nitrogen stocks in forests along an altitudinal gradient in the eastern Himalayas and a meta-analysis of global data. *Global Change Biology* 22 (6): 2255-2268. - doi: 10.1111/gcb.13234
- Vesterdal L, Schmidt IK, Callesen I, Nilsson LO, Gundersen P (2008). Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management* 255 (1): 35-48. - doi: 10.1016/j.foreco.2007.08.015
- Vesterdal L, Clarke N, Sigurdsson BD, Gundersen P (2013). Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management* 309: 4-18. - doi: 10.1016/j.foreco.2013.01.017
- Vetter M, Wirth C, Böttcher H, Churkina G, Schulze ED, Wutzler T, Weber G (2005). Partitioning direct and indirect human-induced ef-

fects on carbon sequestration of managed coniferous forests using model simulations and forest inventories. *Global Change Biology* 11 (5): 810-827. - doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00932.x

Viewegh J, Kusbach A, Mikeska M (2003). Czech forest ecosystem classification. *Journal of Forest Research* 49 (2): 85-93.

Vilén T, Cienciala E, Schelhaas MJ, Verkerk PJ, Lindner M, Peltola H (2015). Increasing carbon sinks in European forests: effects of afforestation and changes in mean growing stock volume. *Forestry* 89 (1): 82-90. - doi: 10.1093/forestry/cpv034

Wiesmeier M, Prietzel J, Barthold F, Spörlein P, Geuss U, Hangen E, Reischl A, Schilling B, Von Lütow M, Kögel-Knabner I (2013). Storage and drivers of organic carbon in forest soils of southeast Germany (Bavaria) - implications for carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 295: 162-172. - doi: 10.1016/j.foreco.2013.01.025

WRB (2014). World reference base for soil re-

sources 2014 (update 2015). International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports no. 106, Food and Agriculture Organization, Rome, Italy, pp. 203. [online] URL: <http://www.fao.org/3/l3794en/l3794en.pdf>

Supplementary Material

Tab. S1 - Frequency of the studied plots according to ecological series and edaphic categories.

Tab. S2 - Frequency of the analysed samples from the monitoring plots, according to density of stocking and stand age class.

Tab. S3 - SOC content (t ha⁻¹) in the organic (O) and surface mineral (A) soil horizon, according to stand age class.

Tab. S4 - SOC content (t ha⁻¹) in the organic

(O) and surface mineral (A) soil horizon, according to density of stocking of forest stands.

Fig. S1 - Location of the study area and monitoring plots. (1): Dražanská vrchovina Upland; (2): Jeseníky Mountains.

Fig. S2 - Variation of SOC content (t ha⁻¹) in the surface mineral soil horizon in relation to the absolute height-yield class (AHYC).

Fig. S3 - Comparison of SOC content (t ha⁻¹) in the organic (O) and surface mineral (A) soil horizon according to the humus forms present in the analysed dataset.

Fig. S4 - Variation of median values of absolute height-yield class (AHYC) in each represented forest vegetation zones (FVZ).

Link: Becvarova_2521@suppl001.pdf



The effect of stand characteristics on soil organic carbon content in spruce and deciduous stands

Petra Hanakova-Becvarova¹, Marian Horvath¹, Borivoj Sarapatka¹ and Vaclav Zouhar²

¹ Palacký University Olomouc, Faculty of Science, Dept. of Ecology and Environmental Sciences, Šlechtitelů 241/27, 78371 Olomouc - Holice, Czech Republic. ² Forest Management Institute (FMI), Brančův nad Labem, Branch Brno, Vrázova 1, 61600 Brno – Žabovřesky, Czech Republic.

Abstract

Aim of study: To determine the effects of stand characteristics, which closely relate to forest management practices, on the soil organic carbon (SOC) content in the organic (O) and surface mineral (A) soil horizons in spruce and deciduous stands, and to show SOC dynamics during the life of production stands.

Area of study: Spruce and deciduous stands located throughout the Czech Republic.

Material and methods: The effects of age, density of stocking and canopy of stand on SOC content in the O and A horizons, and the difference between categories of variables and the trends of SOC were evaluated in spruce and deciduous stands (401 plots) at lower and middle elevations.

Main results: SOC content changed during the life of stands. In spruce stands, a decreasing trend of SOC with stand age was found in the A horizon. In deciduous stands, SOC content was higher overall in the A horizon, fluctuating slightly with stand age, but more balanced during the life of stands. Based on the results, in terms of management of dying spruce stands and carbon sequestration, felling should be carried out in the age group of 81-120 years in spruce stands, whereas in deciduous stands felling should take place in older stands (141 years and more). Density of stocking and canopy of stand had no substantial effect of SOC content.

Research highlights: Deciduous stands have the potential to replace dying spruce stands at lower elevation in terms of carbon sequestration.

Additional key words: forest soil; carbon sequestration; age of stand; density of stocking; canopy of stand; climate change

Abbreviations used: A (surface mineral soil horizon); BD (bulk density); FMI (Forest Management Institute); FVZ (forest vegetation zone); GLM (generalized linear model); O (organic soil horizon); SOC (soil organic carbon); T (thickness of horizon)

Authors' contributions: PHB, MH and BS conceived the idea, drafted the manuscript, structured the article and edited and revised the manuscript. PHB and MH carried out the conception, research design and interpretation of data. PHB conducted data analyses. MH conducted visualization of data. BS conducted critical revision of the manuscript for important intellectual content, provided administrative and funding support and work supervision. VZ ensured and provided input data and work supervision.

Citation: Hanakova-Becvarova, P.; Horvath, M.; Sarapatka, B.; Zouhar, V (2022). The effect of stand characteristics on soil organic carbon content in spruce and deciduous stands. *Forest Systems*, Volume 31, Issue 1, e005. <https://doi.org/10.5424/fs/2022311-18824>

Supplementary material (Tables S1 and S2) accompanies the paper on SJAR's website

Received: 07 Sep 2021. **Accepted:** 15 Mar 2022.

Copyright © 2022 CSIC. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) License.

Funding: The authors received no specific funding for this work

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Correspondence should be addressed to Borivoj Sarapatka: borivoj.sarapatka@upol.cz

Introduction

The rising concentration of atmospheric CO₂, climate change and its noticeable manifestations are current problems requiring research attention. The impact of climate change has also begun to show in forest ecosystems, which play an important and irreplaceable role as carbon sinks (Lorenz & Lal, 2010). Many studies have focused on a comparison of soil organic carbon (SOC) in different types of stand (Kern *et al.*, 2016; Jonard *et al.*, 2017; Angst *et al.*, 2019). However, insufficient attention has

been paid to the effect of stand characteristics such as age of stand, density of stocking or canopy of stand, on SOC content. These stand characteristics are directly influenced by human intervention (forest management practices) carried out in production stands. Age of stand and age structure of stand are shaped and changed by human intervention in production stands, and closely relate to forest management practices, because specific forest management interventions are carried out in stands of a certain age (development stages of stand). Furthermore, density of stocking and canopy of stands are characteristics which

are directly influenced by humans via forest management interventions, and which affect the soil environment.

The species composition of forest stands in the Czech Republic has changed through history, as it has changed throughout central Europe (Klimo *et al.*, 2000). Especially at middle and lower elevation, natural deciduous stands were replaced by spruce stands. Thus, spruce stands were very often grown on unsuitable sites (e.g. on desiccant sites or waterlogged sites) and unnatural sites at lower elevation (around 250 m. a.s.l.), but also at medium elevation, where the spruce is outside its ecological optimum range (around 600-900 m. a.s.l.) and natural occurrence (around 500 m. a.s.l.). As predicted in regional scenarios for the impact of climate change on the Czech Republic by 2030 (Čermák *et al.*, 2004) and also based on the statements of other authors (Hanewinkel *et al.*, 2013; Pardos *et al.*, 2021), Norway spruce will be unable to survive at lower elevation (primarily up to 400 m a.s.l.). However, the predicted impact of climate change is already beginning to show (Pajtk *et al.*, 2018). Norway spruce stands grown primarily at lower elevation are already dying as premature stands, at around 80 years of age, but also as 40-50-year old stands, in poor health, often attacked by biological agents (insect pests, pathogens) (Holuša *et al.*, 2018) and in some cases they will not survive to felling age. These stands will have to be replaced with stands of suitable tree species composition for these positions. Based on the results of many studies (Bloňská *et al.*, 2018; López-Marcos *et al.*, 2018), it is known that deciduous, mixed stands are considered appropriate in terms of carbon sequestration. But the SOC content is not known in any particular age of stand, density of stocking, and canopy of stand and little is known about SOC dynamics during the life of the production stands.

The objective of this study was to determine the effects of stand characteristics, which closely relate to forest management practices (human interventions), on SOC content in the organic (O) and surface mineral (A) soil horizons in spruce and deciduous stands and to show the dynamics of SOC content during the life of stands. We hypothesized that: 1) stand characteristic - age of stand, density of stocking, canopy of stand, have an influence on SOC content, especially in the A horizon; 2) SOC content changes during the life of the stands; 3) deciduous stands have a higher SOC content than spruce stands, primarily in the A horizon, in comparable site conditions; and 4) deciduous stands sequester more SOC than spruce stands in the research elevation range, especially in locations where there is intensive dying of spruce (lower elevations).

Material and methods

Description of study area

This research made use of a database of forest typology compiled by the Forest Management Institute (FMI). The re-

search monitoring plots were established between 1953 and 2004. The size of the selected circular monitoring plots varied in the range of 400-500 m². The database contains information about soil conditions, including content of SOC, species composition of forest stands and stand characteristics.

The analysed samples were obtained from monitoring plots throughout the Czech Republic (Fig. 1). Mean annual air temperature in these locations fluctuates around 7.1°C (a range of 5.53-8.33°C) and mean annual precipitation is around 710 mm (a range of 479.6-1129.6 mm). Monitoring plots were located within an elevation range of 250-650 m a.s.l. (low and middle positions). The elevation range corresponds to a range of 1st-6th forest vegetation zone (FVZ). The FVZ expresses the relationship of climate, site and species composition of forest community and is usually used for evaluation of the natural zonal area (occurrence) of a given tree species. In this research, the FVZ is used in relation to predicted impact of climate change, according to regional scenarios for the Czech Republic in 2030 (Čermák *et al.*, 2004). This prediction discusses changes in distribution and composition of tree species in individual FVZs. It is predicted that Norway spruce will not be able to survive in lower forest vegetation zones (especially in 1st-3rd FVZ), i.e. in unnatural sites and unsuitable conditions for spruce. The locations of our research monitoring plots were selected with respect to areas of non-natural spruce monocultures and areas of natural occurrence of deciduous stands.

The soil conditions of research monitoring plots vary. They represent the soil groups of Cambisols, Stagnosols, Podzols, Leptosols, Retisols, Gleysols, Luvisols and Fluvisols (according to the World Reference Base – WRB, 2014). The absolute dominant soil group is Cambisols (274 samples). Soil groups are stated in descending order, from the most common, and other soil groups are represented in the order of dozens of samples. The prevalent humus form is moder. The thickness of the O horizon ranges from 1 to 35 cm (with a mean of 5 cm), while the A horizon ranges from 3 to 65 cm (with a mean of 14 cm).

Soil sampling, determination of soil organic carbon (SOC)

Soil samples were taken only once, during the growing season. They were taken from the O horizon, which included

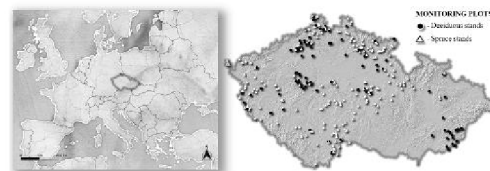


Figure 1. Location of the study area and monitoring plots.

all three layers – OL (litter), OF (fragmented) and OH (humus) –, and from the A horizon in each soil pit. Each soil pit was established in the central part of the monitoring plot. One soil pit was established on each monitoring plot, and the O and the A soil horizons were distinguished by an FMI field specialist with relevant experience of pedology, on site at the time when the soil pits were made and when the soil samples were taken, according to appropriate and current internal methodology at the time (between 1953 and 2004). The depth (thickness) of soil horizons (O and A) was subsequently measured (in cm) for each soil sample (in each soil pit). Soil samples from both studied soil horizons were analysed in the soil science laboratory at FMI in Brandyš nad Labem. All soil samples were homogenized and subsequently analysed separately for the O and A horizons.

SOC was determined by means of the chromo-sulfuric compound oxidation method (wet method), which was accompanied by titration of Mohr's salt and later with hydroquinone (Walkley & Black, 1934; Zbíral *et al.*, 2011). SOC values were calculated for both studied horizons, according to Eq. (1):

$$SOC = T \times BD \times SOC (\%) \quad (1)$$

where SOC is soil organic carbon content in Mg C ha⁻¹; T is the thickness of horizon (cm); BD is the bulk density (g cm⁻³); and SOC (%) is the percentage of SOC (Marek *et al.*, 2011). Values of bulk density were part of the methodology according to Marek *et al.* (2011) and were determined during physical analysis of soils.

Stand description

The dataset for this research included 401 stands. Based on the percentage of the main tree species (Mackň, 2012), these stands were divided into two groups: spruce stands and deciduous stands. Spruce stands are stands with 50-100% representation of Norway spruce (*Picea abies* L. H. Karst.); Norway spruce is the main tree species of these stands. Deciduous stands are stands with 50-100% representation of deciduous tree species, whereas the main tree species of stands are pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). Both of the groups of stands also comprised of based, admixed and interspersed tree species, such as Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), European larch (*Larix decidua* Mill.), silver fir (*Abies alba* Mill.), white poplar (*Populus alba* L.), black alder (*Alnus glutinosa* L. Gaertner) and European ash (*Fraxinus excelsior* L.), in addition to the main tree species.

The stands included in this research are production forests with applied forest management practices. Each stand goes through certain growth developmental stages, in which specific forest management practices are conducted and which closely relate to age of stand. The age

of research stands was in the range of 12-185 years. Stand age was categorized in age groups: 10-60 years, 61-80 years, 81-120 years, 121-140 years and 141 and more years. These age groups were based on growth developmental stages (described in detail in Table S1 [suppl]), which reflect the applied forest management practices and silvicultural measures, and with respect to a sufficient number of samples (stands) at individual groups. Therefore, the individual age groups are not of the same length.

Density of stocking expresses a relative stand density rate and serves as an indicator of the growth conditions of the stand. It is expressed as a ratio of the real stand basal area and tabular stand basal area. This is a categorical variable, which may reach values in the range of 0.1-1.0. Density of stocking must not fall below a value of 0.7 in production forests, according to forest law. Density of stocking of tree layer in this research is in the range of 0.7-1.0.

The canopy (canopy cover percentage) expresses the mutual touch (contact) and interweaving of tree branches. The canopy directly relates to density of stocking; with increasing density of stocking the canopy increases. Canopy is expressed as a percentage. The values of canopy in research stands were in the range of 50-100%.

Statistical analysis

The dataset comprised of 401 samples. This input dataset was divided into two groups: spruce stands (252 samples) and deciduous stands (149 samples) and statistical analysis was conducted separately in the O and the A soil horizons and separately for spruce stands and deciduous stands. Subsequently their comparison was made.

Statistical analysis was conducted in STATISTICA software version 13 (TIBCO Software Inc. Palo Alto, CA, USA). Descriptive statistics, especially median, mean, variance, interquartile and non-outlier range, were used to describe the dataset and for the purpose of displaying results in figures. Detailed values of individual variables are stated in Table S2 [suppl].

Firstly, data and residual normality were verified by the Shapiro-Wilk test ($p > 0.05$). The data normality, and especially the residual normality condition, for dependent variables was not met. In order to perform further statistical analysis, an appropriate transformation (Box-Cox-transformation) for values of SOC (Mg C ha⁻¹) in both soil horizons for both groups of stands was conducted. The homogeneity of variance was tested by Levene's test.

Correlation analysis of the transformed data was performed to obtain information about the relationships and dependencies between selected variables (SOC content, age of stand, density of stocking, canopy and elevation). Correlation matrix was performed at levels of significance $p < 0.05$ by means of Pearson's correlation coefficient (r).

Subsequently, Generalized Linear Model (GLM) was used for clarification of relations and influences of categorical variables (age groups, density of stocking, canopy) on the dependent quantitative variable (SOC in the O and the A horizons) and also for clarification of trends of SOC for spruce and deciduous stands. Statistical differences between categories were tested by the Scheffe's test.

The one-way analysis of variance (ANOVA) was used to determine the influence of group of stand (type of stand) on SOC content (transformed values) and Scheffe's test was used to find statistical differences in SOC content between groups (spruce stands vs. deciduous stands) in both studied soil horizons.

The t-test was used to find significant differences and to compare SOC content in individual categories of age groups, density of stocking, canopy of stand and FVZs between spruce and deciduous stands, separately in each of studied horizons. All tests were performed at 5% level of significance.

Results

Spruce stands

The correlation analysis performed on the spruce stands dataset (Table 1) showed a significant positive correlation between content of SOC in the O horizon

and age of stand ($r=0.24$; $p<0.05$). In the A horizon, a negative correlation between SOC content and age of stand ($r=-0.15$; $p<0.05$) and a positive correlation between SOC content and elevation ($r=0.15$; $p<0.05$) were proven. These stated correlations were weak but significant. Other variables did not show significant correlation.

For more detailed results, GLM was used. Outputs from GLM showed that age of stand has an influence on SOC content in the O horizon ($p=0.0002$). A significant increasing trend in SOC content in the O horizon was proven ($p=0.0003$) and a significant difference was found between age groups of 10-60 years and 121-140 years (Fig. 2a). The lowest SOC content (with a median of 10.38 Mg C ha⁻¹) in the O horizon was detected in the 10-60 year age groups, and the highest SOC content was found in the 141 and more years age group (with a median of 24.99 Mg C ha⁻¹) (Fig. 2a). In the A horizon an influence of age of stands on SOC content was also proven ($p=0.02$). In contrast with the O horizon, a significant decreasing trend in SOC content in the A horizon was detected with a slight deviation in the 121-140 year age group (Fig. 2a). The highest SOC content in the A horizon was found in the 10-60 year age group (with a median of 27.75 Mg C ha⁻¹), and the lowest in the 141 and more years age group (with a median of 15.39 Mg C ha⁻¹) (Fig. 2a). Differences in SOC content in the A horizon between age groups were not significant.

Table 1. Correlation matrix of studied variables with the Pearson correlation coefficients (r) at levels of significance $p < 0.05$ for spruce and deciduous stands in studied soil horizons, given separately.

Variable	Spruce stands		Deciduous stands	
	SOC in the O horizon	SOC in the A horizon	SOC in the O horizon	SOC in the A horizon
Age of stand	$r=0.24$	$r=-0.15$	$r=0.19$	ns
Density of stocking	ns	ns	ns	ns
Canopy	ns	ns	$r=0.22$	ns
Elevation	ns	$r=0.15$	$r=0.20$	ns

SOC: soil organic carbon. ns = non-significant

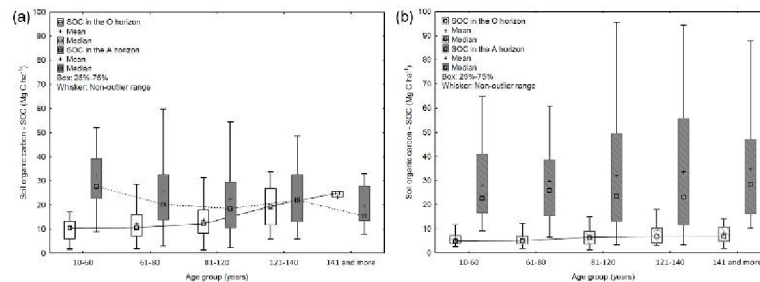


Figure 2. Comparison and trends in SOC content, in the O and A horizons in individual age groups, between spruce stands (a) and deciduous stands (b).

For other variables relating to stands, such as density of stocking and canopy, no effect on SOC content in both studied horizons was proven. Although the density of stocking did not show significant relation to SOC content, a higher SOC content in the A horizon was noticeable at lower levels of density of stocking (Fig. 3a). The figures for canopy of stand did not show any trend in SOC content, they fluctuated considerably in both horizons (Fig. 4a).

In addition to stand characteristics, the effect of elevation (categorized according to FVZs) on SOC content was also observed. In the O horizon, the effect of FVZ on SOC content ($p=0.0003$) and significant differences between 3rd FVZ and 6th FVZ, and between 4th FVZ and 6th FVZ were found. Although the increasing trend in SOC content in the O horizon from 3rd to 6th FVZ was noticeable in Fig. 5a, this trend was not statistically significant. In the A horizon, the effect of FVZ on SOC content was also proven ($p=0.0194$), in addition a significant increasing trend in SOC content was found ($p=0.0182$), but the differences between FVZs were not significant (Fig. 5a).

Deciduous stands

Correlation analysis was also performed on the deciduous stand dataset (Table 1). In the O horizon, signifi-

cant positive correlations between SOC content and the following variables were proven: age of stand ($r=0.19$; $p<0.05$), canopy ($r=0.22$; $p<0.05$) and elevation ($r=0.20$; $p<0.05$). These correlations were rather weak, but significant. In the A horizon, no significant correlation was proven.

Outputs from GLM for deciduous stands showed that age of stand had an influence on SOC content in the O horizon and a significant increasing trend in SOC content was found ($p=0.0197$) (Fig. 2b). The highest median values of SOC content were detected in the 121-140 year age group (with a median of 6.76 Mg C ha⁻¹) and the 141 and more years age group (with a median of 6.77 Mg C ha⁻¹). The lowest SOC content was found in the 10-60 year age group (with a median of 4.79 Mg C ha⁻¹) (Fig. 2b). However, the differences between age groups were not significant. In the A horizon the effect of age of stand on SOC content was not significant. The medians of SOC content in the A horizon fluctuating slightly with the age of stands (age groups), and some of age groups had considerable scatters.

Density of stocking had no significant effect on SOC content in either studied horizon. However, an increasing trend in SOC content in the O horizon, and a contrasting decreasing trend in SOC content in the A horizon, are evident in Fig. 3b.

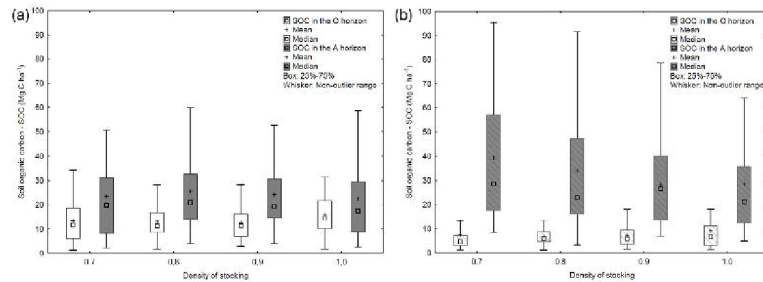


Figure 3. Comparison of SOC content, in the O and A horizons for individual levels of density of stocking of stands, between spruce stands (a) and deciduous stands (b).

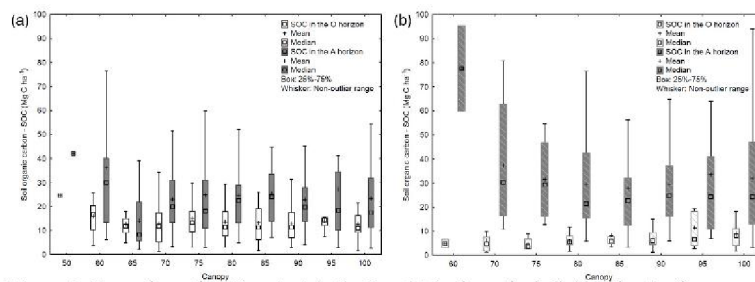


Figure 4. Comparison of SOC content, in the O and A horizons for individual levels of canopy of stands, between spruce stands (a) and deciduous stands (b).

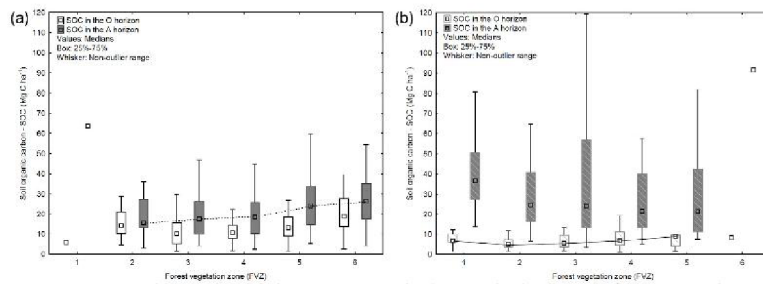


Figure 5. Comparison and trends in SOC content, in the O and A horizons in forest vegetation zones (FVZs) represented in the study area, between spruce stands (a) and deciduous stands (b).

The effect of canopy on SOC content ($p=0.0065$), and an increasing trend of SOC content in the O horizon, were further demonstrated. In Fig. 4b, it is evident that a higher SOC content was detected in stands with a higher percentage of canopy. In the A horizon the effect of canopy on SOC content was not significant, but in Fig. 4b there are noticeably higher medians of SOC content at lower percentage of canopy.

Besides stand characteristics, the effect of elevation on SOC was tested. It was proven that elevation relates with SOC content in the O horizon, a significant increasing trend in SOC content was found ($p=0.0167$) (Fig. 5b). Differences in SOC content between FVZs were not significant. In the A horizon, no effect of elevation on SOC content was proven and no differences between FVZs were found. However, it is noticeable that a higher SOC content was detected in lower FVZs, and a slightly decreasing trend in SOC content is indicated (Fig. 5b).

Comparison of spruce stands and deciduous stands

In general, significant differences in SOC content in both soil horizons were proven ($p<0.05$). A significantly higher SOC content (with a median of 11.97 Mg C ha⁻¹) in the O horizon was detected in spruce stands ($F_{1,39}=89.45$; $p=0.0000$). In contrast, a significantly higher SOC content (with a median of 24.41 Mg C ha⁻¹) in the A horizon was found in deciduous stands ($F_{1,39}=11.86$; $p=0.0007$) (Fig. 6).

When SOC content was compared in age groups, a significant increasing trend in SOC content was evident for both groups of stands (spruce and deciduous) in the O horizon, while the medians of all age groups in spruce stands are higher than the medians of deciduous stands (Figs. 2a and 2b). Significant differences in SOC content were proven between spruce and deciduous stands in age groups of 10-60 years ($p=0.0061$), 61-80 years ($p=0.0000$), 81-120 years ($p=0.0000$), 121-140 years ($p=0.0004$) and 141 and more years ($p=0.0008$) (Table 2). In the A horizon,

there is a significantly decreasing trend in SOC content in spruce stands with the variance in age group of 121-140 years, whereas in deciduous stands this trend is not evident. Significant difference in SOC content in the A horizon was proven between spruce and deciduous stands only in the 81-120 year age group ($p=0.0074$) (Table 2). In deciduous stands, SOC content fluctuated slightly within age groups, but overall SOC content is more balanced throughout the life of stands than in spruce stands.

Density of stocking had no significant effect on SOC content in either studied horizon in both groups of stands. However, in the O horizon, there was a noticeable increasing trend in SOC content, the highest SOC content was detected in full density of stocking in both groups of stands (Fig. 3a and 3b). In the spruce stands, there were also higher median values of SOC content in the O horizon in all categories of density of stocking than in deciduous stands. Significant differences in SOC content between spruce and deciduous stands were proven at stocking densities of 0.7 ($p=0.0011$), 0.8 ($p=0.0000$), 0.9 ($p=0.0000$) and 1.0 ($p=0.0000$) (Table 3). In the A horizon, a higher SOC content was apparent at lower than full density of stocking in both groups of stands (Fig. 3a

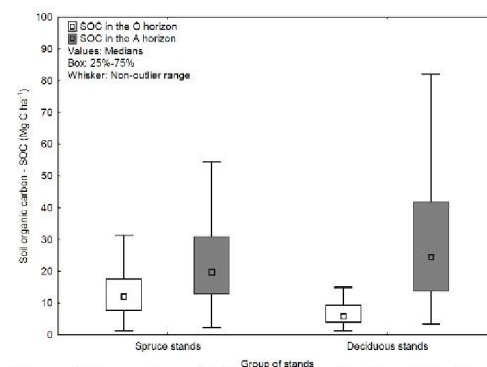


Figure 6. Comparison of SOC content, in the O and A horizons, between spruce stands and deciduous stands.

Table 2. Significant differences (*p*-values) in soil organic carbon (SOC) content, in the O and the A horizons in individual age groups, between spruce and deciduous stands, according to t-test.

Significant differences in SOC content in the O horizon							
Spruce stands							
Age group	10-60	61-80	81-120	121-140	141 and more	N (252)	
Deciduous stands	10-60	<i>p</i> =0.0061	–	–	–	15	
	61-80	–	<i>p</i> =0.0000	–	–	32	
	81-120	–	–	<i>p</i> =0.0000	–	58	
	121-140	–	–	–	<i>p</i> =0.0004	20	
	141 and more	–	–	–	–	<i>p</i> =0.0008	24
	N (149)	21	67	144	15	5	--
Significant differences in SOC content in the A horizon							
Spruce stands							
Age group	10-60	61-80	81-120	121-140	141 and more	N (252)	
Deciduous	10-60	ns	–	–	–	15	
	61-80	–	ns	–	–	32	
	81-120	–	–	<i>p</i> =0.0074	–	58	
	121-140	–	–	–	ns	20	
	141 and more	–	–	–	–	ns	24
	N (149)	21	67	144	15	5	--

N = number of samples. ns = non-significant; *p* < 0.05. – not statistically evaluated

Table 3. Significant differences (*p*-values) in SOC content, in the O and A horizons for individual levels of density of stocking, between spruce and deciduous stands, according to t-test.

Significant differences in SOC content in the O horizon						
Spruce stands						
Density of stocking	0.7	0.8	0.9	1.0	N (252)	
Deciduous stands	0.7	<i>p</i> =0.0011	–	–	21	
	0.8	–	<i>p</i> =0.0000	–	49	
	0.9	–	–	<i>p</i> =0.0000	52	
	1.0	–	–	–	<i>p</i> =0.0000	27
	N (149)	54	73	77	48	--
Significant differences in SOC content in the A horizon						
Spruce stands						
Density of stocking	0.7	0.8	0.9	1.0	N (252)	
Deciduous stands	0.7	<i>p</i> =0.0040	–	–	21	
	0.8	–	ns	–	49	
	0.9	–	–	ns	52	
	1.0	–	–	–	ns	27
	N (149)	54	73	77	48	--

N = number of samples. ns = non-significant; *p* < 0.05. – not statistically evaluated

and 3b). A significant difference in SOC content between spruce and deciduous stands was proven only in density of stocking 0.7 ($p=0.0040$).

The canopy of stands had no effect on SOC content in either studied horizon in spruce stands and no trend is evident. However, all median values of SOC content in the O horizon in spruce stands were higher, overall, than median values of SOC content in the O horizon in deciduous stands (Fig. 4a and 4b). In contrast, overall higher median values of SOC content were noticeable in deciduous stands in the A horizon (but with higher scatters) than in the spruce stands. Comparison of SOC content (significant differences) at certain levels of canopy of stand between spruce and deciduous stands was not conducted, because knowledge of the existence of a trend in SOC content and the effect of canopy on SOC content in the studied horizons had greater explanatory value in this research.

When SOC was compared in the elevation gradient (categorized according to FVZs), there were apparent increasing trends in SOC content in the O horizon in both groups of stands, and in deciduous stands this trend was significant (Fig. 5a and 5b). Significant differences in SOC content were proven between spruce and deciduous stands in the 2nd FVZ ($p=0.0000$), 3rd FVZ ($p=0.0072$), 4th FVZ ($p=0.0015$), and 5th FVZ ($p=0.0022$) (Table 4). In the A horizon, the opposite trend to the O horizon was

evident. In spruce stands, there was a significant increasing trend in SOC content, whereas in deciduous stands there was a noticeable decreasing trend in SOC content (Figs. 5a and 5b). Significant differences in SOC content between spruce and deciduous stands were only proven in the 3rd FVZ ($p=0.0234$).

Discussion

In the introductory part of the discussion, we would like to address the issue of carbon determination and SOC recalculation. In this research we worked with organic carbon determined by the Walkley & Black (1934) method. Many authors state that oxidation of carbon is incomplete, with a mean recovery of 76% (Walkley & Black, 1934). Therefore, several correction factors were proposed and introduced. The correction factor for individual soils can vary between 1.16 and 1.59 (Nelson & Sommers, 1982), whereas a correction factor of 1.3 is very often used. It is difficult to choose a suitable correction factor, especially on forest soils, because true factors vary greatly between and within soils because of differences in the nature of organic matter according to soil depth and vegetation type (Grewal *et al.*, 1991), and also depending on soil parent material (Gillman *et al.*, 1986). Krishan *et al.* (2009) point out that when SOC content is evaluated from several study

Table 4. Significant differences (p -values) in SOC content, in the O and A horizons for represented forest vegetation zones (FVZs), between spruce and deciduous stands, according to t-test.

Significant differences in SOC content in the O horizon							
Spruce stands							
	FVZ	1	2	3	4	5	6
Deciduous stands	1	ns	–	–	–	–	–
	2	–	$p=0.0000$	–	–	–	–
	3	–	–	$p=0.0072$	–	–	–
	4	–	–	–	$p=0.0015$	–	–
	5	–	–	–	–	$p=0.0022$	–
	6	–	–	–	–	–	ns
Significant differences in SOC content in the A horizon							
Spruce stands							
	FVZ	1	2	3	4	5	6
Deciduous stands	1	ns	–	–	–	–	–
	2	–	ns	–	–	–	–
	3	–	–	$p=0.0234$	–	–	–
	4	–	–	–	ns	–	–
	5	–	–	–	–	ns	–
	6	–	–	–	–	–	ns

ns = non-significant; $p < 0.05$. – not statistically evaluated

areas, different correction factors can ideally be used, but this makes research very difficult. Due to the diversity of our study plots (stands) and their substrates, and also in relation to the lengthy timespan (from 1953 to 2004) of analysis conducted, we decided not to apply the correction factor (similar to Cao *et al.*, 2019, and others).

The effect of many different variables on SOC in various types of stand has already been studied (Jonard *et al.*, 2017; Angst *et al.*, 2019; Yao *et al.*, 2019; Devi, 2021). However, little attention has been paid to the relationship to SOC of stand characteristic such as age of stand (some age classes were studied in Nitsch *et al.*, 2018; Cao *et al.*, 2019; Hou *et al.*, 2019), density of stocking and canopy of stand (Noh *et al.*, 2013; Na *et al.*, 2021). There has been very little research focusing on the dynamics of SOC throughout the life of stands (Chen & Shrestha, 2012). Some studies confirm that these stand characteristics, which relate to developmental stages of forest stands, are very important not only in terms of carbon sequestration, but also in diversity-structure-productivity relationships in forest stands (Dieler *et al.*, 2017; Zeller & Pretzsch, 2019).

This research studied the impact of stand characteristics (age of stand, density of stocking and canopy of stand) which are directly influenced by human intervention through forest management practices in production stands, on SOC content. Due to the difficulty of obtaining detailed information about individual management interventions conducted in each of 401 stands between 1953-2004, we tried to find out, through the selected stand characteristics, the indirect influence of management measures (transferred influence) on SOC content.

Based on our results, it is possible to state that age of stand has an influence on SOC content. In spruce stands in the study area an increasing trend of SOC was proven in the O horizon (a similar result was found by Côté *et al.*, 2000), and a decreasing trend of SOC was proven in the A horizon (Fig. 2a). Cao *et al.* (2019) also found a decreasing trend of SOC with stand age in horizons below the upper horizon, but in the upper horizon they found the opposite trend. An increasing SOC content in the O horizon with increasing stand age can be explained by decomposition. In general, the decomposition process is slower in coniferous stands due to their litter chemistry (Reich *et al.*, 2005; Hobbie *et al.*, 2006), where biological diversity and activity in the soil is lower (Augusto *et al.*, 2015). Spruce litter is more acidic and richer in lignin than *e.g.* beech litter, hampering litter decomposition (Kem *et al.*, 2016). Therefore, the litter accumulates on the soil surface and in the O horizon with increasing age of stand, and little is transported to the A horizon (Mareschal *et al.*, 2010; Lorenz & Sören, 2019). Subsequently the SOC content in the A horizon gradually decreases with stand age. In deciduous stands an increasing trend of SOC was proven only in the O horizon, similar results were found

in the study by Chen & Shrestha (2012). However, the SOC content in this horizon in all age groups is considerably lower than in spruce stands (Fig. 2b). This again relates to decomposition. Deciduous stands create better conditions for decomposition, primarily in terms of soil pH, quality and character of litterfall, biological activity, bioturbation and thizo-decomposition (Jandl *et al.*, 2007; De Schrijver *et al.*, 2012). In the A horizon, the trend of SOC was not statistically proven, this could relate to a considerable variance in SOC content in individual age groups. For this reason, we decided to use preferably median values of SOC for comment on the results, but the mean values of SOC are also displayed in Fig. 2b. The mean values of SOC in individual age groups would indicate an increasing trend of SOC, but in our research this could be an inaccurate statement. For a more categorical result, it would be necessary to take more samples and give a more balanced representation of samples. However, the variance (interquartile ranges) showed overall higher SOC content in age groups in deciduous rather than in spruce stands (Figs. 2a and 2b). The SOC content in the A horizon fluctuated slightly in age groups of stands, but it is possible to state that SOC content throughout the life of stands was more balanced in comparison with spruce stands. A fluctuating level of SOC storage with age of stands was also demonstrated in oak stands in Austria (Bruckmann *et al.*, 2011).

In this research, the dynamics of SOC content throughout the life of production stands is demonstrated. Attention is paid to age of stand, age groups respectively, which were determined according to the development stages of stands and forest management practices carried out in production stands. Based on this research, it can be indirectly deduced, through age of stand, that management measures conducted within the care of stands and stand tending in the 10-60 and 61-80-year age groups did not show a negative effect, which would manifest in SOC content, in either of the stand groups. On the contrary, SOC content in the A horizon in these age groups is the highest in spruce stands and high in deciduous stands (Figs. 2a and 2b). Based on detected SOC content in age groups which correspond to individual growth developmental stages, and management measures conducted within them, it is possible to indirectly deduce that management intensity was at an optimal level in the study area, because some studies confirm that over-intense management measures (*e.g.* thinning) can lead to reduced SOC (Bravo-Oviedo *et al.*, 2015; Ruiz-Peinado *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2018).

In relation to the problem of spruce stands dying off at lower elevations, it will be necessary to perform sanitation measures (primarily felling) over large areas. Therefore, it would be useful to know the optimal age of felling in relation to carbon sequestration. Our results show that it would be potentially appropriate to conduct felling in

spruce stands as early as 81-120 years of age. This is due to the acceptable ratio between SOC content in the O and the A horizon - SOC content in the A horizon is comparable with older stands, and in the O horizon it is not too high. In terms of carbon sequestration, it would probably not be effective to fell older stands (141 years and more), because there is a high SOC content in the O horizon and SOC content in the A horizon is decreased (Fig. 2a). Moreover, the O horizon is very often disrupted by felling (Holuša *et al.*, 2018; Mayer *et al.*, 2020; Çómez *et al.*, 2021) and carbon can be released back into the atmosphere. In the context of the impact of climate change, it is also possible to assume that spruce stands will not be able to survive to the age of 141 years and more in the required health and wood quality at lower elevations (Dušek, 2015; Šrámek *et al.*, 2015; Holuša *et al.*, 2018). The issue of optimal felling age with regard to carbon sequestration was also studied by Van Kooten *et al.* (1995). On the other hand, in deciduous stands, there is a possible increasing trend of SOC with stand age, which would better indicate that felling could rather be conducted in older stands (141 years and more) in terms of carbon sequestration (Fig. 2b). This closely relates to felling maturity, felling age and also to physical age of deciduous trees, especially beech and oak (Pulkrab *et al.*, 2014), parameters which take longer than for spruce.

In terms of density of stocking and canopy of stands, which change with management interventions, the predicted effects on SOC content were not statistically proven in any of the groups of stands (similar results in Nilsen & Strand, 2008; Mayer *et al.*, 2020), except for the effect of canopy on SOC in the O horizon in deciduous stands. However, in spruce stands, it is noticeable that stands with less than full density of stocking had a higher SOC content in the A horizon (Fig. 3a). A study by Hernandez *et al.* (2016) conducted in *Pinus taeda* forests, also confirms a higher SOC in stands with lower stand density. In the study area, it probably indicates that sparse stands, stands with lower levels of density of stocking, are able to sequester more SOC. Similarly, also in deciduous stands, it is evident that a higher SOC content in the A horizon was detected in stands with lower values of density of stocking (Fig. 3b). Moreover, interquartile ranges of SOC in deciduous stands indicate a decreasing trend of SOC with density of stocking, but the median and mean values are too different for clear interpretation. More samples for individual levels of density of stocking would be needed. The increasing trend of SOC with canopy of stands in the O horizon, which was found in deciduous stands (Fig. 4b), can be explained by the decomposition rate (Prescott *et al.*, 2002). It is known that a higher and denser canopy of stands slows down decomposition and litter accumulates, whereas an open canopy or removal of canopy causes soil C loss due to higher insolation and warmer, more favourable soil microclimatic conditions, which stimulate

faster decomposition and soil respiration (Kulmala *et al.*, 2014; Mayer *et al.*, 2017).

The impact of selected stand characteristics on SOC content was studied in stands distinguished as either spruce or deciduous on the basis of predominant main tree species. Mixed stands and the effect of species mixing on SOC were not considered for analysis, although species mixing can have an influence on soil properties (Horváth *et al.*, 2021). The reason for this was that an adequate number of samples would not be represented in individual age groups, and categories of density of stocking and canopy, when divided into spruce, deciduous and mixed stands. Although the chosen division into spruce and deciduous stands, as two broad groups, may seem imprecise, this division was made to compare them primarily in relation to spruce monocultures dying-off in the context of climate change, and to assess the ability of deciduous stands to replace dying spruce stands with a comparable carbon sequestration function (in comparable climate conditions).

Based on comparison of spruce and deciduous stands, it is possible to summarize that deciduous stands had a higher SOC content in the A horizon (this is also confirmed by Dawud *et al.*, 2016; Kem *et al.*, 2016). This is important, because it is known that deeper soil horizons (mineral horizons) are more suitable for long-term and stable carbon sequestration. On the other hand, a higher SOC content in the O horizon was detected in spruce stands (Fig. 6). Similar results were found in a study by Kem *et al.* (2016). It is relatively well documented that conifers tend to store a relatively higher amount of SOC in a labile form in the organic layer (Wiesmeier *et al.*, 2013).

In terms of suitability of deciduous stands as a replacement for dying spruce stands in the context of carbon sequestration, it was found that deciduous stands sequester more SOC in the A horizon primarily at lower elevations (2nd-4th FVZs). Unfortunately, only one sample (stand) was represented in the 1st FVZ, therefore it could not be used to compare and comment on the results (Fig. 5a). It is lower elevations that are most affected by the die-off of spruce stands. In addition, broadleaved trees show a more stable increase in SOC stock after afforestation than other tree species (Hou *et al.*, 2019). Therefore, deciduous stands are considered appropriate in terms of carbon sequestration with a potential to replace dying spruce stands, especially within this elevation range. Moreover, deciduous and mixed stands are considered to be more resistant to drought, as one of the serious impacts of climate change (Pretzsch *et al.*, 2018; 2020; Pardos *et al.*, 2021) and form natural tree species composition of forest at these lower elevations, which is in the context of modern forestry practice based on rich composition of tree species. At the middle elevation (5th FVZ), where spruce begin to occur naturally, the SOC content was higher in spruce stands than in deciduous stands (Fig. 5a and 5b).

A higher SOC content can also be assumed in the 6th FVZ, but only one sample (stand) was represented, therefore this is only an estimation, which would have to be confirmed by further analysis.

Acknowledgements

The authors wish to thank the anonymous reviewers for their valuable and insightful comments for improvement of the manuscript. The team of authors, and Palacký University, thank the Forest Management Institute for providing data, and J&I Leckie for linguistic proofreading of the text.

References

- Angst G, Mueller KE, Eissenstat DM, Trumbore S, Freeman KH, Hobbie SE *et al.*, 2019. Soil organic carbon stability in forests: Distinct effects of tree species identity and traits. *Global Change Biol* 25(4): 1529-1546. <https://doi.org/10.1111/gcb.14548>
- Augusto L, De Schrijver A, Vesterdal L, Smolander A, Prescott C, Ranger J, 2015. Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biol Rev Camb Philos Soc* 90(2): 444-466. <https://doi.org/10.1111/brv.12119>
- Błońska E, Klamerus-Iwan A, Lasota J, Gruba P, Pach M, Pretzsch H, 2018. What characteristics of soil fertility can improve in mixed stands of Scots pine and European beech compared with monospecific stands? *Commun Soil Sci Plant Anal* 49(2): 237-247. <https://doi.org/10.1080/00103624.2017.1421658>
- Bravo-Oviedo A, Ruiz-Peinado R, Modrego P, Alonso R, Montero G, 2015. Forest thinning impact on carbon stock and soil condition in Southern European populations of *P. sylvestris* L. *For Ecol Manag* 357: 259-267. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.08.005>
- Bruckman VJ, Yan S, Hochbichler E, Glatzel G, 2011. Carbon pools and temporal dynamics along a rotation period in *Quercus* dominated high forest and coppice with standards stands. *For Ecol Manag* 262: 1853-1962. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.006>
- Cao J, Gong Y, Adamowski JF, Deo RC, Zhu G, Dong X *et al.*, 2019. Effects of stand age on carbon storage in dragon spruce forest ecosystems in the upper reaches of the Bailongjiang River basin, China. *Scientific Reports* 9: 3005. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39626-z>
- Čermák P, Jankovský L, Cudlin P, 2004. Risk evaluation of the climatic change impact on secondary Norway spruce stands as exemplified by the Křtiny Training Forest Enterprise. *J For Sci* 50(6): 256-262. <https://doi.org/10.17221/4623-JFS>
- Chen HYH, Shrestha BM, 2012. Stand age, fire and clearcutting affect soil organic carbon and aggregation of mineral soils in boreal forests. *Soil Biol Biochem* 50: 149-157. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.03.014>
- Côté L, Brown S, Paré D, Fyles J, Bauhus J, 2000. Dynamics of carbon and nitrogen mineralization in relation to stand type, stand age and soil texture in the boreal mixed wood. *Soil Biol Biochem* 32: 1079-1090. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00017-1](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00017-1)
- Çómez A, Güner ST, Tolunay D, 2021. The effect of stand structure on litter decomposition in *Pinus sylvestris* L. stands in Turkey. *Ann For Sci* 78(1): 13. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-01023-2>
- Dawud SM, Raulund-Rasmussen K, Domisch T, Finér L, Jaroszewicz B, Vesterdal L, 2016. Is tree species diversity or species identity the more important driver of soil carbon stocks, C/N ratio, and pH? *Ecosystems* 19: 645-660. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-9958-1>
- De Schrijver A, de Frenne P, Staelens J, Verstraeten G, Muys B, Vesterdal L *et al.*, 2012. Tree species traits cause divergence in soil acidification during four decades of postagricultural forest development. *Global Change Biol* 18(3): 1127-1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02572.x>
- Devi AS, 2021. Influence of trees and associated variables on soil organic carbon: A review. *J Ecol Environ* 45: 5. <https://doi.org/10.1186/s41610-021-00180-3>
- Dieler J, Uhl E, Biber P, Müller J, Rötzer T, Pretzsch H, 2017. Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *Eur J For Res* 136: 739-766. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1056-1>
- Dušek D, 2015. Potenciál pěstování smrku ztepilého v oblastech jeho chronického chřadnutí [Potential for growing Norway spruce in areas of its chronic decline]. Dissertation. Czech University of Life Sciences Prague, Czech Republic.
- Gillman GP, Sinclair DF, Beech TA, 1986. Recovery of organic carbon by the Walkley and Black procedure in highly weathered soils. *Commun Soil Sci Plant Anal* 17(8): 885-892. <https://doi.org/10.1080/00103628609367759>
- Grewal KF, Buchan GD, Sherlock RR, 1991. A comparison of three methods of organic carbon determination in some New Zealand Soils. *J Soil Sci* 42: 251-257. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1991.tb00406.x>
- Hanewinkel M, Cullmann DA, Schelhaas MJ, Nabuurs GJ, Zimmermann NE, 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3: 203-207. <https://doi.org/10.1038/nclimate1687>

- Hernandez J, del Pino A, Vance ED, Califra A, Del Giorgio F, Martinez L, Gonzalez Barrios P, 2016. *Eucalyptus* and *Pinus* stand density effects on soil carbon sequestration. For Ecol Manag 368: 28-38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.007>
- Hobbie SE, Reich PB, Oleksyn J, Ogdahl M, Zytkowskiak R, Hale C, Karolewski P, 2006. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. Ecology 87(9): 2288-2297. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2288:TSEODA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2288:TSEODA]2.0.CO;2)
- Holuša J, Lubojacký J, Čurn V, Tonka T, Lukášová K, Horák J, 2018. Combined effects of drought stress and Armillaria infection on tree mortality in Norway spruce plantations. For Ecol Manag 427: 434-445. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.031>
- Horvath M, Hanaková Bečvářová P, Šarapatka B, Venčálek O, Zouhar V, 2021. Potential relationships of selected abiotic variables, chemical elements and stand characteristic with soil organic carbon in spruce and beech stands. iForest 14: 320-328. <https://doi.org/10.3832/ifor3654-014>
- Hou G, Delang CO, Lu X, Gao L, 2019. Soil organic carbon storage varies with stand ages and soil depths following afforestation. Ann For Res 62(1): 3-20. <https://doi.org/10.15287/afr.2018.1294>
- Jandl R, Lindner M, Vesterdal L, Bauwens B, Baritz R, Hagedorn F *et al.*, 2007. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? Geoderma 137: 253-268. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.09.003>
- Jonard M, Nicolas M, Caignet I, Ponette Q, Saenger A, Coomes DA, 2017. Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. Sci Total Environ 574: 616-628. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.028>
- Kern NV, Cremer M, Prietzel J, 2016. Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. For Ecol Manag 367: 30-40. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.020>
- Klimo E, Kulhavý J, Hager H, 2000. Spruce monocultures in Central Europe: Problems and prospects. Proc Int Workshop, Bmo, Czech Republic, 22-25 June 1998. <https://efi.int/publications-bank/spruce-monocultures-central-europe-problems-and-prospects> [15 July 2021].
- Krishan G, Srivastav SK, Kumar S, Saha SK, Dadhwal VK, 2009. Quantifying the underestimation of soil organic carbon by the Walkley and Black technique -examples from Himalayan and Central Indian soils. Curr Sci 96: 1133-1136.
- Kulmala L, Aaltonen H, Berninger F, Kieloaho AJ, Levula J, Back J, *et al.*, 2014. Changes in biogeochemistry and carbon fluxes in a boreal forest after the clear-cutting and partial burning of slash. Agric For Meteorol 188: 33-44. <https://doi.org/10.1016/j.agrfor.2013.12.003>
- López-Marcos D, Martínez-Ruiz C, Turrión MB, Jonard M, Titeux H, Ponette Q, Bravo F, 2018. Soil carbon stocks and exchangeable cations in monospecific and mixed pine forests. Eur J For Res 137: 831-847. <https://doi.org/10.1007/s10342-018-1143-y>
- Lorenz K, Lal R, 2010. Carbon sequestration in forest ecosystems. Springer, Netherlands, 279 pp. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3266-9>
- Lorenz M, Sören TB, 2019. Tree species affect soil organic matter stocks and stoichiometry in interaction with soil microbiota. Geoderma 353: 35-46. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.06.021>
- Macků J, 2012. Methodology for establishing the degree of naturalness of forest stands. Acta Univ Agric Silv Mendel Brun 18: 161-165. <https://doi.org/10.11118/actaun201260050161>
- Marek MV, Ač A, Apltauer J, Bodlák L, Burešová R, Cienciala E, *et al.*, 2011. Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu [Carbon in ecosystems of Czech Republic in changing climate]. Academia Praha, Czech Republic, 253 pp.
- Mareschal L, Bonnaud P, Turpault M, Ranger J, 2010. Impact of common European tree species on the chemical and physicochemical properties of fine earth: an unusual pattern. Eur J Soil Sci 61(1): 14-23. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2009.01206.x>
- Mayer M, Sanden H, Rewald B, Godbold DL, Katzentener K, 2017. Increase in heterotrophic soil respiration by temperature drives decline in soil organic carbon stocks after forest windthrow in a mountainous ecosystem. Funct Ecol 31: 1163-1172. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12805>
- Mayer M, Prescott CE, Abaker WEA, Augusto L, Cécillon L, Ferreira GWD *et al.*, 2020. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. For Ecol Manag 446: 118-127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
- Na M, Sun X, Zhang Y, Sun Z, Rousk J, 2021. Higher stand densities can promote soil carbon storage after conversion of temperate mixed natural forests to larch plantations. Eur J For Res 140: 373-386. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01346-9>
- Nelson DW, Sommers LE, 1982. Total carbon, organic carbon, and organic matter. In: Methods of soil analysis: Part 2 Chemical and microbiological properties; Page AL, Miller RH, Keeney DR (eds). Am Soc Agron, Soil Sci Soc Am, Academic Press, Madison, USA, pp: 539-580. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr9.2.2ed.c29>
- Nilsen P, Strand LT, 2008. Thinning intensity effects on carbon and nitrogen stores and fluxes in a Norway spruce stand (*Picea abies* (L.) Karst.) stand after

- 33years. For *Ecol Manag* 256: 201-208. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.001>
- Nitsch P, Kaupenjohann M, Wulf M, 2018. Forest continuity, soil depth and tree species are important parameters for SOC stocks in an old forest (Templiner Buchheide, northeast Germany). *Geoderma* 310: 65-76. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.08.041>
- Noh NJ, Kim C, Bae SW, Lee WK, Yoon TK, Muraoka H, Son Y, 2013. Carbon and nitrogen dynamics in a *Pinus densiflora* forest with low and high stand densities. *J Plant Ecol* 6: 368-379. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt007>
- Pajtik J, Cihak T, Konôpka B, Merganicova K, Fabiánek P, 2018. Annual tree mortality and felling rates in the Czech Republic and Slovakia over three decades. *Central Eur Forest J* 64(3-4): 238-248.
- Pardos M, del Río M, Pretzsch H, Jactel H, Bielak K, Bravo F *et al.*, 2021. The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. For *Ecol Manag* 481: 118687. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118687>
- Prescott CE, 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiol* 22(15-16): 1193-1200. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.15-16.1193>
- Pretzsch H, Schütze G, Biber P, 2018. Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway spruce and European beech. *Forest Ecosyst* 5: 20. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0139-x>
- Pretzsch H, Grams T, Häberle KH, Pritsch K, Rötzer T, 2020. Growth and mortality of Norway spruce and European beech in monospecific and mixed species stands under natural episodic and experimentally extended drought. Results of the KROOF through fall exclusion experiment. *Trees* 34: 957-970. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01973-0>
- Pulkrab K, Sloup M, Sloup R, 2014. Ekonomická doba obměny. [Economic rotation period]. *Lesnický časopis - Forestry J* 60: 223-230. <https://doi.org/10.1515/forj-2015-0004>
- Reich PB, Oleksyn J, Modrzyński J, Mrozinski P, Hobbie SE, Eissenstat DM *et al.*, 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecol Lett* 8(8): 811-818. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x>
- Ruiz-Peinado R, Bravo-Oviedo A, Lopez-Senespleda E, Bravo F, 2017. Forest management and carbon sequestration in the Mediterranean region: A review. *Forest Syst* 26(2): eR04S. <https://doi.org/10.5424/fs/2017262-11205>
- Šrámek V, Novotný R, Fadrhonsová V, 2015. Chřadnutí smrkových porostů a stav lesních půd v oblasti Severní Moravy a Slezska (PLO 29 a 39) [Decay of Norway spruce stands and quality of forest soils in the region of Northern Moravia and Silesia]. *Rep Forest Res* 60(2): 147-153.
- Van Kooten GCV, Binkley CS, Delcourt G, 1995. Effect of carbon taxes and subsidies on optimal forest rotation age and supply of carbon services. *Am J Agr Econ* 77: 365-374. <https://doi.org/10.2307/1243546>
- Walkley A, Black IA, 1934. An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci* 37(1): 29-38. <https://doi.org/10.1097/00010694-193401000-00003>
- Wiesmeier M, Prietzel J, Barthold F, Spörllein P, Geuß U, Hangen E *et al.*, 2013. Storage and drivers of organic carbon in forest soils of southeast Germany (Bavaria) - Implications for carbon sequestration. For *Ecol Manag* 295: 162-172. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.025>
- WRB, 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps, update 2015. World Reference Base for Soil Resources. <http://www.fao.org/3/i3794en/I3794en.pdf> [10 Jun 2021].
- Yao X, Yu K, Deng Y, Liu J, Lai Z, 2019. Spatial variability of soil organic carbon and total nitrogen in the hilly red soil region of Southern China. *J Forest Res* 31: 2385-2394. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-01014-8>
- Zbiral J, Malý S, Vaňha M, Čuhel J, Fojtlová E, 2011. Standard operating procedure, soil analysis III. Central Institute for Supervising and Testing in Agriculture, Brno, Czech Republic, 252 pp.
- Zeller L, Pretzsch H, 2019. Effect of forest structure on stand productivity in Central European forests depends on developmental stage and tree species diversity. For *Ecol Manag* 434(1): 193-204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.024>
- Zhang X, Guan DX, Li W, Sun D, 2018. The effects of forest thinning on soil carbon stocks and dynamics: A meta-analysis. For *Ecol Manag* 429: 36-43. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.027>

Katedra ekologie a životního prostředí

Přírodovědecká fakulta

Univerzita Palackého v Olomouci



**Vliv managementových opatření na půdní prostředí lesních
ekosystémů**

Mgr. Petra Hanáková Bečvářová

Autoreferát doktorské disertační práce

Olomouc 2022

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Autoreferát doktorské disertační práce

Doktorand: **Mgr. Petra Hanáková Bečvářová**

Studijní program: P1601 Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ekologie

Název práce: Vliv managementových opatření na půdní prostředí lesních ekosystémů

Školitel: **prof. Dr. Ing. Bořivoj Šarapatka, Csc.**

Katedra ekologie a životního prostředí

Přírodovědecká fakulta

Univerzita Palackého v Olomouci

Oponenti:

.....

.....

.....

Obhajoba disertace se koná dne vhodin v učebně na Katedře ekologie a životního prostředí PřF Univerzity Palackého v Olomouci, Šlechtitelů 27, Olomouc.

S disertační prací je možné se seznámit na oddělení pro vědu a výzkum Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci, tř. 17. listopadu, Olomouc.

© Petra Hanáková Bečvářová, 2022

Hanáková Bečvářová P. 2022. Vliv managementových opatření na půdní prostředí lesních ekosystémů [doktorská disertační práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci. 129 s. 2 přílohy, česky.

Abstrakt

Lesní ekosystémy jsou velmi komplexní a úzce propojené systémy s významným potenciálem v sekvestraci uhlíku, které jsou však ovlivňovány hospodařením v lesích a také dopady klimatické změny. Problematika udržitelného lesního hospodaření, jeho adaptace na změnu klimatu a sekvestrace uhlíku jsou tak velmi aktuální témata. Tato práce je proto zaměřena na posouzení vlivu managementových opatření na půdní prostředí se zaměřením na obsah, dynamiku a schopnost sekvestrace půdního organického uhlíku (TOC) v lesních porostech.

Z hlediska dynamiky zásoby uhlíku v půdě bylo zjištěno, že obsah TOC se v průběhu života porostů mění, a věk porostů je významnou charakteristikou pro sekvestraci uhlíku s přímou vazbou na managementy. S ohledem na sekvestraci uhlíku by bylo vhodné provádět přeměnu smrkových porostů trpících chřadnutím a odumíráním v rámci managementu mýtní těžby ve věku porostů kolem 80 let (81–120 let). Zatímco v přirozeně se vyskytujících porostech s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin ve srovnatelných polohách (nižší a střední polohy), by bylo z hlediska sekvestrace uhlíku vhodnější provádět mýtní těžbu spíše ve starších porostech ve věku 141 let a více let. Také zakmenění porostů mělo vliv na obsah TOC, přičemž rozvolněné porosty vykazovaly vyšší potenciál v sekvestraci uhlíku.

Z dosažených výsledků lze konstatovat, že přirozené porosty vyšších poloh s dominancí smrku mají významnou roli v sekvestraci uhlíku. Dále lze konstatovat, že přirozeně se vyskytující listnaté porosty v nižších a částečně středních polohách jsou z hlediska schopností sekvestrace uhlíku, ale také adaptability na změnu klimatu, považovány za potenciálně vhodnou náhradu odumírajících smrkových porostů pěstovaných mimo své ekologické optimum. Managementová opatření prováděná v lesních porostech tak lze považovat za jednu z cest jak optimalizovat a adaptovat hospodaření v lesích na probíhající změnu klimatu za současného plnění všech funkcí lesa.

Klíčová slova: půdní organický uhlík, sekvestrace uhlíku, lesní porost, klimatická změna

Tento výzkum byl podporován v rámci projektu IGA (IGA 2015008) Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci.

Hanáková Bečvářová P. 2022. Influence of management measures on the soil environment of forest ecosystems [doctoral dissertation]. Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc. 129 p. 2 appendices, in Czech.

Abstract

Forest ecosystems are complex and closely connected systems with a significant potential for carbon sequestration, which are influenced by forest management, and also by climate change impacts. The issue of sustainable forest management, its adaptation to climate change and carbon sequestration are very topical issues. This work is therefore focused on assessing the impact of management measures on the soil environment with a focus on the content, dynamics, and ability to sequester soil organic carbon (SOC) in forest stands.

In terms of soil carbon stock dynamics, it was found that the TOC content changes during the life of the stands, and the age of stands is an important characteristic for carbon sequestration with a direct link to the management. Regarding to carbon sequestration, it would be appropriate to conduct a conversion of spruce stands suffering from dying within the management of the main felling at the age of stands around 80 years (81–120 years). While in naturally occurring stands with 50–100% representation of deciduous trees in comparable positions (lower and middle elevations), in terms of carbon sequestration, it would be appropriate to carry out the main felling in older stands aged 141 years and older. The density of stocking of the stands also had an effect on the SOC content, the sparse stands showing a higher potential in carbon sequestration.

From the achieved results it can be stated that natural stands of higher elevations with spruce dominance have a significant and irreplaceable role in carbon sequestration. Furthermore, naturally occurring deciduous stands in lower and partly middle elevations are considered in terms of carbon sequestration ability, but also their adaptability to climate change, as a potentially suitable replacement for dying spruce stands grown outside their ecological optimum. Management measures conducted in forest stands can thus be considered as one of the ways how to optimize and adapt forest management to the ongoing climate change while fulfilling all the functions of the forest.

Keywords: soil organic carbon, carbon sequestration, forest stand, climate change

This research was supported within IGA project (IGA 2015008) of the Faculty of Science of Palacký University in Olomouc.

Obsah

1. ÚVOD	6
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	7
2.1 Půdní uhlík a sekvestrace uhlíku v lesních ekosystémech	7
2.2 Vliv druhové skladby lesa na obsah uhlíku	7
2.3 Managementová opatření v lesních ekosystémech a jejich vliv na obsah uhlíku v půdě.	8
2.4 Vztah a vliv managementových opatření na porostní charakteristiky	9
2.5 Změna klimatu	11
3. HYPOTÉZY A CÍLE PRÁCE	12
4. MATERIÁL A METODIKA	13
4.1 Vstupní data a popis studovaného území	13
4.2 Půdní vzorkování	13
4.3 Popis porostů	14
5. VÝSLEDKY	14
5.1 Porovnání obsahu TOC v O a A horizontech u studovaných porostů	14
5.2 Abiotické a stanovištní podmínky	15
5.3 Porostní charakteristiky	16
7. ZÁVĚR	19
8. LITERATURA	21
9. SEZNAM PUBLIKACÍ AUTORA	25
9.1 Publikace zařazené do disertační práce	25
9.2 Spoluautorské publikace	25

1. ÚVOD

Půda je velmi komplexní, dynamické a rozmanité prostředí, které vyžaduje detailní výzkum zaměřený často pouze na některou jeho dílčí část. Studium koloběhu uhlíku, jeho jednotlivých forem a možnosti jeho ukládání (sekvestrace) se v důsledku klimatické změny dostávají do popředí výzkumného zájmu v posledních letech (Huang et al. 2020).

Dopady probíhající klimatické změny se začínají projevovat také v lesních ekosystémech, které hrají významnou a nezastupitelnou roli v sekvestraci uhlíku (Lorenz a Lal 2010; Wang a Huang 2020; Devi et al. 2021). Mnoho autorů zaměřilo svou výzkumnou pozornost na sledování a následné porovnávání obsahu půdního organického uhlíku (TOC) v různých typech porostů a v souvislosti s působením řady různých faktorů či parametrů prostředí. Avšak jen malá pozornost byla věnována studiu vlivu a vztahů mezi obsahem TOC a porostními charakteristikami, které úzce souvisí s managementovými opatřeními prováděnými v lesních porostech. Tímto opatřením může být zásah, který souvisí s hospodářskou úpravou lesa (např. probírka, prořezávka, mýtní těžba) a je prováděn v určité vývojové fázi a věku lesního porostu, dále také přestavba porostů (ve prospěch stanovištěně vhodnější dřevinné skladby), ale také ponechání porostu samovolnému vývoji. Provádění různých managementových opatření v lesních porostech tak formuje a mění strukturu a dřevinnou skladbu porostů, ale ovlivňuje také půdní prostředí.

Dřevinná skladba lesních porostů v České republice, stejně jako v celé střední Evropě, byla v průběhu historie značně změněna. Změny v druhové skladbě se významně dotkly především nižších a středních poloh (Klimo et al. 2000), kde docházelo k masivnímu nahrazování původně listnatých a smíšených porostů monokulturními smrkovými porosty velmi často intenzivně pěstovanými na nevhodných a z hlediska nadmořské výšky na primárně nepřírozených stanovištích, kde je smrk mimo své ekologické optimum (Löff et al. 2010). V posledních desetiletích však dochází k významnému chřadnutí a následnému odumírání těchto smrkových porostů, které souvisí s řadou různých faktorů a je umocňováno projevy klimatické změny.

V kontextu prognózovaných dopadů klimatických změn bude proto nezbytné nalézt vhodnou druhovou skladbu porostů a to jak z hlediska stanovištního tak i klimatického, která bude schopná nahradit odumírající smrkové porosty za současného plnění všech funkcí lesa, včetně sekvestrace uhlíku. Managementová opatření tak mohou být jednou z cest jak optimalizovat a adaptovat hospodaření v lesích na probíhající změnu klimatu, a jak dosáhnout udržitelného hospodaření v lesních porostech.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1 Půdní uhlík a sekvestrace uhlíku v lesních ekosystémech

Uhlík patří k základním stavebním prvkům veškeré biomasy, je obsažen ve všech organických látkách, a je součástí velké řady půdních procesů. Význam uhlíku v půdě je širokospektrální, avšak v poslední době je akcentována jeho sekvestrace (akumulace) v půdě, jakožto jedno z mitigačních opatření změny klimatu (Lal 2004).

Lesní ekosystémy jsou nezastupitelným a významným úložištěm uhlíku. Odhaduje se, že lesní ekosystémy ukládají přibližně 45–70 % veškerých světových zásob půdního uhlíku (Lorenz a Lal 2010). Lesní ekosystémy tedy lze oprávněně považovat za největší suchozemské uhlíkové úložiště (tzv. sink) s akumulacním potenciálem kolem $1\text{--}3 \times 10^{15}$ g C ročně (Pan et al. 2011). Většina veškerého uhlíku v lesní půdě je ve formě organického uhlíku, který je zastoupen převážně do 1 m hloubky a jeho zásoba kolísá v závislosti na typu lesního porostu a klimatických podmínkách (Jobbágy a Jackson 2000).

Ve vztahu k dlouhodobému a stabilnímu ukládání uhlíku v půdě je žádoucí, aby byl uhlík akumulován spíše v hlubších horizontech půdy (podpovrchové, minerální horizonty) než ve svrchních organických horizontech (Rumpel a Kögel-Knabner 2011; Vesterdal et al. 2013). Svrchní vrstva půdy, především organický horizont, který často tvoří jen několik centimetrů půdy, je nejvíce zranitelný vůči abiotickým faktorům (výkyvy teplot a vlhkosti, přivalové srážky, eroze, požáry atd.) a je nejvíce ovlivněn různými disturbancemi (v lesích např. obnažením půdního krytu po těžbě, těžbou samotnou, přibližováním dřeva, pěstebními opatřeními). Zatímco navazující organominerální, minerální horizont půdy je vůči těmto disturbancím a procesům více chráněn a je proto považován za stabilnější úložiště uhlíku především z dlouhodobého hlediska.

2.2 Vliv druhové skladby lesa na obsah uhlíku

Obsah a zásoba uhlíku ať už v organickém či organominerálním půdním horizontu se velmi úzce odvíjí od přítomného vegetačního krytu, v případě lesní půdy dle lesního porostu. Přítomný lesní porost má tedy významný a bezprostřední vliv na obsah organického uhlíku v lesní půdě, který je ovlivněn tím, zda se jedná o jehličnatý či listnatý porost, dále dle zastoupení jednotlivých druhů dřevin a v neposlední řadě také dle smíšení dřevin.

Řada studií prokázala, že obecně jehličnany, z nichž nejvíce smrk, mají vyšší obsah organického uhlíku a tedy i vyšší schopnost sekvestrace uhlíku především v organickém

horizontu půdy, ve srovnání s listnatými porosty (Kern et al. 2016; Park a Ro 2018). To je dáno skutečností, že skladba lesních porostů významně předurčuje rychlost rozkladu organické hmoty v půdě a opadu a s tím související formy humusu. V jehličnatých porostech probíhá v důsledku chemismu opadu rozklad mnohem pomaleji než v listnatých porostech (Hobbie et al. 2006). Při srovnání obsahu organického uhlíku v organominerálním (minerálním) horizontu půdy jehličnanů a listnáčů již výsledky studií nejsou tak konzistentní, dokonce řada výzkumu neprokázala žádný rozdíl v obsahu.

Kromě vlivu druhové skladby dřevin se na obsahu uhlíku v půdě podílí také vliv smíšení porostu, zda se jedná o monokulturu či o smíšený porost. Na základě řady výzkumů lze obecně shrnout, že významnou roli v sekvestraci uhlíku v půdě mají smrkové porosty (Andivia et al. 2016; Kern et al. 2016), které se vyznačují vyšší mocností organického horizontu s výraznou zásobou organického uhlíku v tomto horizontu, obzvláště pak ve vyšších nadmořských výškách, kde svým zastoupením také dominují. Smíšené a listnaté porosty mají však nezastupitelnou roli v sekvestraci uhlíku především v hlubších vrstvách půdy, v minerálním horizontu, a to v nižších a středních nadmořských výškách, které jsou jim přirozené (Devi et al. 2021; López-Marcos et al. 2018). Z hlediska celkové zásoby uhlíku v půdě tak mohou být tyto porosty vzájemně vyrovnány a rozhodnou konkrétní stanovištní a klimatické podmínky na dané lokalitě.

2.3 Managementová opatření v lesních ekosystémech a jejich vliv na obsah uhlíku v půdě

Způsoby hospodaření, ale především hospodářské zásahy prováděné v lesích můžeme také nazvat jako managementová opatření. Managementovým opatřením v lesích tedy může být zásah, který souvisí s hospodářskou úpravou lesa a je prováděn v určité vývojové fázi a věku lesního porostu. Nejčastěji se jedná o zásahy prováděné v rámci výchovy porostů např. prořezávky a probírky, přičemž cílem těchto zásahů je odstranění netvárných jedinců, úprava druhové skladby a prostorového rozmístění dřevin pro zdravý vývoj porostu, a umožnění optimálních přírůstků a produkce nadějným jedincům. Na základě této dosavadní péče se porost dostává do vývojové etapy dospělého, mýtního porostu, kdy dochází k obnově porostů často prostřednictvím dalšího managementového zásahu a tím je mýtní těžba (Poleno a Vacek 2009). Velký význam při provádění těchto výše uvedených managementů má ve vztahu k obsahu uhlíku, potažmo ke schopnosti jeho sekvestrace, především intenzita, vhodné načasování a četnost těchto zásahů v průběhu života porostů. Samozřejmě druhová skladba

porostů a stanovištní podmínky jsou klíčové faktory, které způsobují výrazné odlišnosti ve schopnosti sekvestrace uhlíku. Současně je nutné ke všem těmto zmíněným zásahům v lesních porostech přistupovat obezřetně a pokud možno průběžně sledovat jejich projevy v půdním prostředí tak, aby mohla být přizpůsobena a optimalizována intenzita zásahu konkrétním stanovištním podmínkám za současného plnění všech funkcí lesa.

Stejně tak lze za managementové opatření považovat i přestavbu porostů ve smyslu změny druhové skladby a s tím související změnu porostního typu, která se obvykle provádí při obnově lesního porostu zalesněním stanovištně vhodnější dřevinnou skladbou. Obdobně lze také pohlížet na ponechání porostu samovolnému vývoji, resp. ponechání porostu dosažení jeho fyziologického věku (např. kategorie lesů ochranných). Všechny tyto zmíněné managementové zásahy se podílí nejen na změnách v lesním porostu, ale především v porostních charakteristikách, prostřednictvím nich lze nepřímo sledovat vliv prováděných managementů na obsah TOC, resp. na sekvestraci uhlíku v půdě.

2.4 Vztah a vliv managementových opatření na porostní charakteristiky

Provádění výše uvedených antropogenních zásahů, managementových opatření v lesních porostech ovlivňuje a působí na půdní prostředí, a současně formují věkovou a prostorovou strukturu včetně druhové skladby lesních porostů. Proto je možné působení managementových zásahů sledovat prostřednictvím porostních charakteristik, jimiž jsou především věk, zakmenění, zápoj, absolutní výšková bonita porostu, a jejich změny, ve vztahu k obsahu organického uhlíku v půdě. Jednotlivé managementové zásahy jsou úzce spjaty s určitou vývojovou fází porostu a jeho věkem, tedy v určitém věku porostu se v porostech hospodářského lesa provádí určité zásahy, které se promítnou změnou např. v zakmenění či zápoji.

Vzhledem k tomu, že hospodaření v lesích je úzce vázáno na růstové prostředí, které je předurčeno stanovištními podmínkami a také výškovou stupňovitostí vegetace (Marek et al. 2011), je třeba sledovat a vnímat obsah uhlíku v půdě také v širším kontextu prostředí.

Věk porostu

Vliv věku porostu na obsah uhlíku v půdě byl prokázán řadou výzkumů (Hiltbrunner et al. 2013; Zhao et al. 2019 a další), avšak jejich porovnání je velice obtížné. Lze ale zobecnit, že řada výzkumů prováděných v jehličnatých, převážně smrkových, porostech se shoduje, že s rostoucím věkem porostu se zvyšuje obsah uhlíku v půdě, obzvláště

v organickém ale i v minerálním horizontu (Zhao et al. 2019; Liu et al. 2021). Existují však také studie, které potvrzují spíše opačný (klesající) trend v organickém či v minerálním horizontu jehličnanů (Chen et al. 2013; Seedre et al. 2015; Cao et al. 2019). V listnatých či smíšených porostech se obsah uhlíku v jednotlivých horizontech s ohledem na věk porostu velmi liší v důsledku rozmanitosti zkoumaných druhů dřevin. Sun et al. (2015) prokázali rostoucí obsah uhlíku s věkem listnatých porostů jak v organickém tak v minerálním horizontu půdy, zatímco Wang et al. (2020) prokázali klesající trend celkového půdního s věkem porostů. Trend obsahu uhlíku s věkem však nemusí být vždycky přímý a jednoznačný, ale může fluktuovat (Cha et al. 2019).

Zakmenění porostu

Zakmenění porostu je další porostní charakteristikou, která je významně ovlivňována managementovými zásahy v lese. Na et al. (2021) zjistili, že celkový obsah uhlíku v půdě se zvyšuje s rostoucí hustotou modřínového porostu. Rostoucí trend obsahu uhlíku se zvyšující se hustotou porostu jak u jehličnatých, tak u listnatých porostů byl potvrzen také dalšími autory (Truax et al. 2018; Sun et al. 2019). Na druhou stranu Noh et al. (2013) zjistili vyšší obsah uhlíku v půdě u borových porostů s nižší hustotou než u těch s vyšší hustotou, a Zhang et al. (2021) u borových porostů se střední hustotou porostů. Současně také existují výzkumy, které nepotvrdily souvislost mezi hustotou porostu a obsahem uhlíku v půdě (Noh et al. 2013; Mayer et al. 2020).

Zápoj porostu

Ve srovnání s předchozími charakteristikami porostu, byla sledování vlivu zápoje na obsah uhlíku v půdě věnována jen malá výzkumná pozornost. To může být dáno tím, že vzhledem k úzké a přímé souvislosti zápoje se zakmeněním, je pozornost věnována spíše zakmenění. Muñoz et al. (2007) ve svém výzkumu prokázali souvislost zápoje s obsahem uhlíku v půdě, přičemž u porostů s vyšším zápojem byl zjištěn vyšší obsah organického uhlíku jak v organickém, tak minerálním horizontu půdy (obdobně také Yücesan et al. 2019; Baul et al. 2021). Řada autorů se jednoznačně shoduje, že obsah uhlíku v půdě pod zapojeným porostem je více chráněn před působením abiotických činitelů, které urychlují půdní respiraci, procesy rozkladu a zpětného uvolňování uhlíku do atmosféry (Wu et al. 2021).

Absolutní výšková bonita (AVB)

Absolutní výšková bonita odráží produkční schopnosti dřeviny na daném stanovišti. V dostupné opublikované zahraniční literatuře je však problematické nalézt ekvivalentní charakteristiku k AVB dřeviny používané u nás. Proto je srovnání výsledků velmi obtížné. Avšak sledování potenciálního vlivu AVB (jako definované porostní charakteristice v našich podmínkách) na obsah organického uhlíku v půdě by bylo rozšířením již sledovaných charakteristik a celkovým přínosem ke studované problematice.

2.5 Změna klimatu

Dle predikovaných a očekávaných projevů a dopadů změny klimatu v lesních ekosystémech, obzvláště v souvislosti s trendem vývoje a změn ve vegetační stupňovitosti respektive posunu lesních vegetačních stupňů (Garamvoelgyi a Hufnagel 2013; Machar et al. 2018; Sedmáková et al. 2019), bude dotčena především druhová skladba lesních porostů, obzvláště pak nejzastoupenější dřevina lesů ČR – smrk ztepilý (*Picea abies*).

Porosty smrku pěstované v nižších polohách (do 3. LVS, částečně i ve 4. LVS), mimo ekologické optimum smrku, budou značně rizikové z hlediska dalšího vývoje v rámci očekávané změny klimatu (Čermák et al. 2004). Lze očekávat, že smrk v těchto polohách dlouhodobě nepřežije (Hlásný et al. 2011). Vzhledem k těmto predikcím tak bude třeba hledat vhodnou druhovou skladbu dřevin, která bude potenciálně schopná nahradit stávající smrkové porosty pěstované v polohách nejvíce ohrožených a zranitelných očekávanými dopady změny klimatu, tedy především v nižších ale částečně také ve středních polohách, u nichž se již v současnosti projevuje výrazné chřadnutí a následné odumírání.

Potenciální vhodnost porostů a jejich dřevinná skladba při nahrazení (resp. převodu) odumírajících monokulturních smrkových porostů nižších až středních poloh by tak měla být zvažována jak z hlediska stanovištních a klimatických podmínek, tak z hlediska schopnosti plnit všechny funkce lesa včetně funkce sekvestrace uhlíku. Navíc by měla být schopna do jisté míry odolávat působení projevů klimatické změny. Hledání vhodné druhové skladby porostů tak bude pravděpodobně cílem řady současných výzkumů lokálního až regionálního charakteru, soustředěné na konkrétní území. Výsledky tohoto výzkumu také přispějí k této problematice.

3. HYPOTÉZY A CÍLE PRÁCE

Cíle práce:

Hlavním cílem této disertační práce bylo posoudit vliv managementových opatření prováděných v lesních porostech (sledovaný prostřednictvím vybraných porostních charakteristik) na půdní prostředí se zaměřením na obsah a dynamiku uhlíku (ve smyslu TOC) v půdě v rámci různých stanovištních podmínek a jeho schopnost sekvestrace v různých typech porostů. Koncept celé práce je zasazen do kontextu klimatické změny a jejích očekávaných dopadů na lesní ekosystémy. Dílčí cíle tvoří mozaiku umožňující dosažení hlavního cíle.

Dílčí cíle:

- Analýza zásoby uhlíku v organickém a minerálním horizontu půdy v různých typech studovaných lesních porostů
- Posouzení vlivu porostních charakteristik (věk, zakmenění, zápoj a absolutní výšková bonita porostů) na obsah TOC v různých typech studovaných lesních porostů
- Posouzení vlivu vybraných klimatických (teplota, srážky, délky vegetačního období, nadmořská výška) a stanovištních poměrů (skupina půd, humusová forma) na obsah TOC v různých typech studovaných lesních porostů
- Posouzení schopnosti studovaných listnatých porostů s hlavními dřevinami bukem a dubem nahradit chřadnoucí a odumírající smrkové porosty v kontextu klimatické změny za současného plnění funkce sekvestrace uhlíku
- Posouzení možností a optimalizace managementových opatření prováděných v lesních porostech ve vztahu k přeměně druhové skladby porostů

Hypotézy:

- Dynamika obsahu TOC se v průběhu života porostů mění.
- Porostní charakteristiky, které jsou přímo ovlivňovány prováděnými managementovými opatřeními v lesních porostech, mají vliv na obsah TOC.
- Listnaté porosty mají vyšší schopnost sekvestrace než smrkové porosty ve srovnatelných stanovištních podmínkách, především v nižších polohách.

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1 Vstupní data a popis studovaného území

Pro účely tohoto výzkumu byla použita databáze typologie lesů, jejímž garantem je Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs nad Labem (ÚHÚL). Tato databáze zahrnuje široké spektrum charakteristik a údajů o lesních porostech, půdním prostředí a abiotických podmínkách pro každou individuální monitorovací plochu. Výzkum byl prováděn na monitorovacích plochách kruhového tvaru o velikosti od 400 do 500 m², které byly založeny v letech 1953–2004 v rámci celého území České republiky. Studované lesní porosty v rámci monitorovacích ploch se nacházely v rozmezí nadmořských výšek 250–1318 m n. m., s průměrnou roční teplotou od 2,1 do 8,3 °C a s průměrnými ročními srážkami od 479 mm do 1129 mm. Z hlediska lesní vegetační stupňovitosti dle Plívy (1987) byly studované porosty v rozsahu 1.–9. lesního vegetačního stupně (LVS). Byly tedy zastoupeny jak porosty nižších a středních poloh, tak i porosty vyšších poloh (horské lesy). Převažující skupinou půd byly Kambisoly, ale zastoupeny byly také Podzosoly, Stagnosoly, Gleysoly, Retisoly, Leptosoly, Luvisoly a Fluvisoly (dle WBR 2014). V rámci studovaného území byly zastoupeny všechny základní formy humusu, přičemž dominantní byl moder. V rámci půdních horizontů byl rozlišen organický (O) půdní horizont a svrchní minerální (A) horizont.

4.2 Půdní vzorkování

V centrální části každé studované monitorovací plochy byly v průběhu let 1953–2004 odebrány reprezentativní půdní vzorky z organického (O) horizontu, který zahrnoval vrstvy L (opadanka), F (fermentační), H (humifikační) a svrchního minerálního/minerálního (A) horizontu půdy. Odebrané vzorky půdy z těchto půdních horizontů byly pro potřeby analýz patřičně předpřipraveny, vysušeny, homogenizovány, a následně pro každý horizont samostatně analyzovány v půdní laboratoři ÚHÚL Brandýs nad Labem.

Ve všech půdních vzorcích zahrnutých do tohoto výzkumu byl stanoven obsah celkového půdního organického uhlíku (TOC, anglicky SOC – soil organic carbon). Ke stanovení obsahu organického uhlíku byla využita metoda oxidimetrického stanovení dle Walkley a Black (1934). Takto stanovený obsah organického uhlíku je uváděn v %. Pro zjištění zásoby organického uhlíku v půdě, který je uváděn v jednotkách t/ha, byl použit přepočít (Marek et al. 2011) prostřednictvím této rovnice:

$SOC (t/ha) = \text{tloušťka horizontu (cm)} \times \text{redukovánaá objemová hmotnost (g/cm}^3) \times \text{TOC (\%)}$

redukovánaá objemová hmotnost byla stanovena v rámci fyzikální rozborů neporušených vzorků půd, tloušťka jednotlivých horizontů byla stanovena v rámci popisu půdní sondy při odběru půdních vzorků.

4.3 Popis porostů

Studované území zahrnovalo lesní porosty, jež byly tvořeny smrkem ztepilým (*Picea abies* L. H. Karst.), bukem lesním (*Fagus sylvatica* L.) a dubem letním (*Quercus robur* L.) jako hlavními, převažujícími dřevinnými druhy ve smyslu procentuálního zastoupení v rámci porostního typu dle Macků (2012). Kromě hlavní dřeviny byly v porostech přimíšené nebo vtroušené také další druhy dřevin (*Pinus sylvestris* L., *Larix decidua* Mill., *Abies alba* Mill., *Populus alba* L., *Alnus glutinosa* L. Gaertner, *Fraxinus excelsior* L.). Tyto porosty byly pro potřeby dílčích výzkumů rozděleny do 3 skupin (typů) porostů v rámci dílčích datasetů a následně kategorizovány jako porosty s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého, porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého a porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (buku lesního a dubu letního jako hlavních dřevin).

Lesní porosty zahrnuté do výzkumu jsou převážně hospodářskými porosty, v nichž probíhá kontinuální management. Jednotlivá managementová opatření, která jsou v porostech prováděna, jsou bezprostředně spjata s určitou vývojovou fází lesa, která má přímou vazbu na věk porostu. Věk porostů ve studovaném území byl v rozsahu 12–190 let. Zakmenění studovaných porostů se pohybovalo v rozmezí 0,3–1,0. Zápoj porostů se pohyboval v rozmezí 50–100 %. Absolutní výšková bonita porostů (AVB) studovaných porostů byla v rozsahu 14–36 m.

5. VÝSLEDKY

5.1 Porovnání obsahu TOC v O a A horizontech u studovaných porostů

Na základě výsledků tohoto výzkumu byl ve všech studovaných typech porostů prokázán vyšší obsah TOC v A horizontu ve srovnání s obsahem TOC v O horizontu. Z hlediska dlouhodobé a stabilní sekvestrace uhlíku v půdě je žádoucí, aby byl uhlík přednostně akumulován a sekvestrován spíše v hlubších (minerálních) horizontech půdy

(Rumpel a Kögel-Knabner 2011; Vesterdal et al. 2013), které nejsou tolik ohroženy disturbancemi různého typu (těžba, požár, apod.).

V našem výzkumu zjištěno, že obsahy TOC v A horizontu u porostů s dominantním (91–100 %) zastoupením smrku ztepilého, které se ve studovaném území vyskytovaly spíše ve vyšších nadmořských výškách, a porostů s 51–100 % zastoupením listnatých dřevin (buku a dubu), jež se vyskytovaly ve středních polohách, byly srovnatelné. Toto zjištění poukazuje na rovnocennost a význam smrkových porostů vyšších až horských poloh v sekvestraci uhlíku. Současně však při porovnání porostů středních poloh (porostů s 50–100 % zastoupením smrku a porostů s 50–100 % zastoupením listnáčů) byl námi prokázán vyšší obsah TOC v A horizontu u porostů listnatých. Lze tedy konstatovat, že ve středních polohách, kde jsou listnaté porosty v přirozeném prostředí a naopak smrkové porosty mimo své ekologické optimum, jsou listnaté porosty schopny lépe plnit funkci sekvestrace uhlíku. Toto zjištění je podstatné v kontextu problematiky odumírání smrkových porostů pěstovaných v nižších polohách, mimo jejich ekologické optimum, a při hledání vhodné náhrady těchto porostů za současného plnění srovnatelné funkce sekvestrace uhlíku.

5.2 Abiotické a stanovištní podmínky

V porostech s dominantním zastoupením smrku ztepilého byla námi potvrzena souvislost mezi obsahem TOC a abiotickými proměnnými, z nichž nejvýznamnější byla nadmořská výška, která je současně adekvátní k lesní vegetační stupňovitosti ve smyslu kategorizace do lesních vegetačních stupňů (LVS). V obou typech smrkových porostů ve studovaném území (porosty s dominantním zastoupením smrku ztepilého a porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého) byly v obou sledovaných horizontech půdy patrné rostoucí trendy obsahu TOC s nadmořskou výškou kategorizovanou do LVS, které byly obzvláště výrazné v A horizontu. Porosty s převažujícím nepřirozeným rozšířením smrku vyskytující se především ve 2. až 4. LVS vykazovaly pouze nízkou schopnost sekvestrace uhlíku do půdy, zatímco smrkové porosty v přirozených polohách od 5. až do 8. LVS vykazovaly vysoké obsahy TOC obzvláště v A horizontu a lze jim tak přisuzovat významnou schopnost sekvestrace. Naopak porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin vykazovaly nepatrně rostoucí trend obsahu TOC s nadmořskou výškou (resp. LVS) pouze v O horizontu, zatímco v A horizontu jsme zaznamenali spíše klesající trend v obsahu TOC, i když tento nebyl průkazný. Lze tedy předpokládat, že listnaté porosty plní významnou funkci sekvestrace uhlíku především v nižších polohách (2.–4. LVS), kde se vyskytují přirozeně.

Obsah TOC se liší také svým obsahem dle humusové formy (Kukuļs et al. 2020). Nejvyšší obsahy TOC v obou studovaných horizontech byly námi prokázány u humusové formy mor. Také jsme prokázali významný vliv skupiny půd respektive referenční třídy (skupiny) půd na obsah TOC. Skupina podzosoly zahrnující půdní typy podzoly a kryptopodzoly se vyznačovala výrazně vysokými obsahy TOC, obzvláště v A horizontu.

5.3 Porostní charakteristiky

Na sledované porostní charakteristiky, bylo v našem výzkumu pohlíženo jako na charakteristiky porostu, které jsou přímo ovlivňovány lidskými zásahy prostřednictvím managementových opatření prováděných v lesních porostech. Proto byly vybrané porostní charakteristiky zvoleny jako sledované proměnné umožňující pozorovat a zkoumat přenesený (nepřímý) vliv provedených managementových opatření v lesních porostech na obsah TOC.

Z hlediska dynamiky obsahu TOC lze konstatovat, že s věkem porostů se obsah TOC mění. Ve všech typech studovaných porostů jsme prokázali rostoucí trend obsahu TOC v O horizontu s rostoucím věkem porostu (obdobně také Hiltbrunner et al. 2013; Cao et al. 2019), přičemž ve smrkových typech porostů (s dominantním zastoupením smrku a s 50–100 % zastoupením smrku) byl obsah TOC vyšší a rostoucí trend výraznější ve srovnání s listnatými porosty (s 50–100 % zastoupením listnáčů).

Z hlediska stabilní sekvestrace je významná zásoba TOC především v A horizontu. Porosty s dominantním zastoupením smrku ztepilého vykazovaly rostoucí trend obsahu TOC v A horizontu s věkem porostů, s mírnými poklesy v obsahu TOC ve 4. věkové třídě (61–80 let) a 5. věkové třídě (81–100 let). Tyto porosty se vyznačovaly výraznou schopností sekvestrovat uhlík v A horizontu ve vyšším věku, především v 7. a 8. věkové třídě. Tyto porosty se současně vyskytovaly ve vyšších polohách (7. a 8. LVS), které klimaticky nahrávají k akumulaci TOC. Lze tedy konstatovat, že porosty s dominantním zastoupením smrku plní významnou a nezastupitelnou roli sekvestrace uhlíku především ve vyšších nadmořských výškách, tedy v polohách, které jsou pro výskyt smrku přirozené, a to i v přirozeně dominantním zastoupení.

Naopak porosty s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (porosty středních poloh) vykazovaly klesající trend obsahu TOC v A horizontu s věkem porostů. Porosty s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin nevykazovaly trend v obsahu TOC v A horizontu s věkem porostů. I přesto je celkově možné konstatovat, že obsah TOC v A horizontu porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin byl v průběhu života lesních porostů více vyrovnaný ve

srovnání se smrkovými porosty (jak porosty s 50–100 % zastoupením smrku, tak porosty s dominantním 91–100 % zastoupením smrku).

Ve vztahu k prováděným managementovým opatřením můžeme prostřednictvím věku nepřímo konstatovat, že u všech studovaných porostů nebyl zaznamenán výrazný či zřetelný negativní vliv zásahů prováděných v rámci péče o porosty a výchovy porostů (tedy ve věku 10–80 let), který by se projevil na obsahu TOC, především v O horizontu primárně vystavenému souvisejícím disturbancím. Celkově lze tedy shrnout a konstatovat, že intenzita managementových opatření prováděných v rámci péče o porosty (prostrhávky, protrhávky, vylepšování, plecí seč a další) stejně jako v rámci výchovy porostů (prořezávky, probírky apod.) byla ve studovaném území pravděpodobně vhodně a optimálně zvolena, respektive nebyly zaznamenány negativní projevy v obsahu TOC.

V souvislosti s problematikou odumírání plošně rozsáhlých smrkových (především monokulturních) porostů pěstovaných mimo jejich ekologické optimum primárně v nižších nadmořských výškách, bude nezbytné zvolit takové vhodné managementové opatření, které umožní postupnou náhradu těchto porostů. Výsledky tohoto výzkumu ukazují, že v porostech s 50–100 % zastoupením smrku, tedy ve smrkových porostech nižších a středních poloh, by bylo vhodné provádět těžbu s ohledem na sekvestraci uhlíku spíše ve věku porostu 81–120 let. V této věkové skupině je přijatelný poměr mezi obsahem TOC v O a A horizontu, neboť obsah TOC v A horizontu je srovnatelný se staršími porosty a obsah TOC v O horizontu není příliš vysoký s ohledem na potenciální zpětné uvolnění uhlíku do atmosféry při případném narušení či destrukci tohoto horizontu při těžbě (Holuša et al. 2018; Mayer et al. 2020). Z hlediska sekvestrace uhlíku by pravděpodobně nebylo efektivní provádět těžbu ve starších porostech (kolem 141 let a více), neboť obsah TOC v O horizontu je vysoký a obsah TOC v A horizontu již začíná klesat. Současně v kontextu dopadů klimatické změny je třeba také zmínit, že stávající odumírající smrkové porosty nižších poloh s velkou pravděpodobností nebudou schopny přežít do vyššího věku např. věku 141 let a více let v přijatelném zdravotním stavu a s ekonomickým cílem (kvalita a upotřebitelnost dřeva). Tyto porosty velmi často odumírají už jako předmýtní porosty v důsledku rozsáhlého a často kombinovaného napadení především hmyzími a patogeními činiteli (Holuša et al. 2018), které je ještě umocněno klimatickými extrémními doprovozenými klimatickou změnou.

U porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin nižších a středních poloh, vyskytujících se v těchto polohách přirozeně, byla zásoba TOC v A horizontu v průběhu života těchto porostů poměrně vyrovnaná a je evidentní, že neměla s věkem klesající trend. S ohledem na pozorované střední a mediánové hodnoty obsahů TOC a jejich rozptyly v

jednotlivých věkových skupinách by bylo vhodnější provádět těžbu spíše ve starších porostech ve věku 141 let a více let. To úzce souvisí také s mytní zralostí a obecně vyšším mytním věkem, ale také fyzickým věkem listnatých porostů, obzvláště buku a dubu ve srovnání se smrkem.

Porosty s dominantním zastoupením smrku, ačkoliv jsou označovány za porosty vyšších poloh (s průměrnou nadmořskou výškou kolem 700 m n. m), se vyskytovaly ve značném rozsahu nadmořských výšek, zahrnovaly jak porosty s přirozeným rozšířením smrku tak s nepřirozeným rozšířením smrku, které se svou schopností sekvestrovat TOC výrazně odlišovaly. V případě hospodářských porostů vyskytujících se převážně v nižších a částečně středních nadmořských výškách (2. až 5. LVS), tedy v polohách s nepřirozeným výskytem porostů s dominancí smrku, byly patrné výrazně nízké obsahy TOC v A horizontu ve 4. a 5. věkové třídě (ve věku 61–80 let a 81–100 let). Tyto porosty jsou v důsledku kombinovaného vlivu nevhodných stanovištních podmínek a častých a významných ataků biotických činitelů ve špatném zdravotním stavu, který vyúsťuje již zmíněným chřadnutím, postupným odumíráním a rozpadem porostu. V těchto porostech by proto bylo vhodné provádět těžbu ve věku kolem 80 let, kdy porosty v důsledku všech těchto faktorů mají sníženou schopnost sekvestrace uhlíku do půdy. O možnostech změny doby obmýetí respektive o jejím snížení jakožto nástroji ke zmírnění rizika náhlého rozpadu velkého množství především smrkových porostů pojednává řada autorů (Albrich et al. 2018; Jandl et al. 2019).

Z hlediska sekvestrace uhlíku jsou významné především porosty 7. a 8. věkové třídy (121–140 let a 141–160 let), které se současně nacházely ve vyšších až horských polohách (7. a 8. LVS) s přirozenou dominancí smrku, náležejících do kategorie lesů ochranných, kde těžba s ekonomickým účelem není prioritní. Tyto porosty vykazovaly výrazně vysoké obsahy TOC v obou studovaných horizontech. V případě těchto porostů tak lze rozhodně konstatovat, že plní významnou a nezastupitelnou roli sekvestrace uhlíku, a proto by měly být ponechány k plnění primárně mimoprodukčních funkcí.

V porostech s dominantním zastoupením smrku ztepilého byl studován také vliv zakmenění a AVB na obsah TOC. Tyto porosty vykazovaly klesající obsah TOC v obou studovaných horizontech s rostoucím zakmeněním. Porosty s nižšími hodnotami zakmenění (0,3; 0,4 i 0,7) s přirozenou dominancí smrku (ve vyšších polohách) dosahovaly vysokých obsahů TOC obzvláště v A horizontu. Naopak v hospodářských porostech (v nižších polohách) s nejvyššími hodnotami zakmenění (1,0 a 0,9) byly zjištěny nízké obsahy TOC. Z hlediska zakmenění tak lze konstatovat, že porosty s dominantním zastoupením smrku s rozvolněným charakterem mají vyšší schopnost sekvestrace uhlíku do půdy ve srovnání

s porosty plně zapojenými. Dále byla sledována také AVB, která je na základě dosažených výsledků považována za velmi těžko uchopitelnou porostní charakteristiku pro managementová opatření prováděná v lesních porostech, neboť je významně ovlivněná klimatem a odráží především kvalitu stanoviště. Ačkoliv byly v porostech s vyšší AVB zjištěny nižší obsahy TOC pouze v O horizontu, lze to objasnit právě abiotickými a stanovištními podmínkami, neboť vyšší AVB byly zaznamenány v porostech nižších a středních nadmořských výšek (3. až 6. LVS), zatímco nižší AVB byly detekovány v porostech vyšších poloh (7. a 8. LVS).

V porostech s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého a v porostech s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin nebyla zjištěna prokazatelná souvislost mezi zakmeněním a obsahem TOC. Avšak je třeba zmínit, že ve smrkových porostech byly patrné vyšší obsahy TOC v A horizontu v porostech s nižším než plným zakmeněním. Vliv zápoje na obsah TOC byl v našem výzkumu prokázán pouze v O horizontu u porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin, u smrkových porostů nevykazovaly obsahy TOC žádnou souvislost s hodnotami zápoje. Rostoucí trend obsahu TOC s rostoucím zápojem v O horizontu u listnatých porostů lze vysvětlit rychlostí dekompozice (Prescott et al. 2002). Na základě dosažených výsledků by bylo v rámci budoucích managementových opatření v lesních porostech a především z hlediska sekvestrace uhlíku vhodné pracovat se zápojem, jako s porostní charakteristikou, jejíž potenciální vliv na obsah TOC může být teprve umocněn klimatickou změnou a to především ve svrchních horizontech půdy.

7. ZÁVĚR

Sekvestrace uhlíku, chřadnutí a následné odumírání smrkových porostů pěstovaných mimo jejich ekologické optimum, optimalizace a udržitelné lesního hospodaření, to všechno jsou aktuální témata velmi často skloňovaná v posledních letech především v kontextu probíhající změny klimatu a jejích dalších očekávaných dopadů v lesních ekosystémech. Tento výzkum zahrnuje kombinaci těchto témat se zaměřením na studium vlivu managementových opatření prováděných v lesních porostech, který byl sledován prostřednictvím změn ve vybraných porostních charakteristikách, na půdní prostředí se zaměřením na obsah a dynamiku uhlíku (ve smyslu TOC) v půdě v rámci různých stanovištních podmínek a schopnost jeho sekvestrace v porostech.

Na základě dosažených výsledků bylo z hlediska dynamiky zásoby uhlíku v půdě zjištěno, že obsah TOC se v průběhu života porostu mění. V porostech s dominantním

zastoupením smrku ztepilého se obsah TOC v A horizontu s věkem zvyšoval, zatímco v porostech s 50–100 % zastoupením smrku ztepilého (porosty nižších a středních poloh) klesal a u porostů s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin (porosty nižších a středních poloh) nebyl patrný žádný trend, zásoba TOC v A horizontu byla v průběhu života těchto porostů poměrně vyrovnaná. Z hlediska zakmenění vykazovaly všechny studované typy porostů vyšší obsahy TOC v A horizontu spíše při nižších hodnotách zakmenění (rozvolněné porosty), a lze u nich předpokládat tedy vyšší schopnost sekvestrace uhlíku do půdy ve srovnání s plně zapojenými porosty. U zápoje a absolutní výškové bonity porostů nebyl prokázán významný vliv na sekvestraci uhlíku.

Prostřednictvím sledovaných porostních charakteristik lze z hlediska managementových opatření konstatovat, že potenciální přeměnu smrkových porostů trpících chřadnutím a odumíráním by bylo vhodné provádět v rámci managementu mýtní těžby s ohledem na sekvestraci uhlíku ve věku porostů kolem 80 let (81–120 let). Zatímco v přirozeně se vyskytujících porostech s 50–100 % zastoupením listnatých dřevin ve srovnatelných polohách (nižší a střední polohy), by bylo z hlediska sekvestrace uhlíku vhodnější provádět mýtní těžbu spíše ve starších porostech ve věku 141 let a více let.

Celkově lze z dosažených výsledků konstatovat, že přirozené smrkové porosty vyšších poloh (s přirozenou dominací smrku) mají významný potenciál v sekvestraci uhlíku a plní významnou a nezastupitelnou roli uhlíkového sinku. Dále lze konstatovat, že přirozeně se vyskytující listnaté porosty (s majoritním podílem buku a dubu) v nižších a částečně středních polohách jsou z hlediska schopnosti sekvestrace uhlíku považovány za potenciálně vhodnou náhradu odumírajících smrkových porostů pěstovaných mimo své ekologické optimum. Navíc jsou považovány za porosty s vyšší schopností adaptace a rezistence vůči projevům klimatické změny, především dopadům sucha. Managementová opatření prováděná v lesních porostech tak lze považovat za jednu z cest jak reagovat, optimalizovat a adaptovat hospodaření v lesích na probíhající změnu klimatu za současného plnění všech funkcí lesa, mezi něž patří i funkce sekvestrace uhlíku.

V rámci dalšího výzkumu by bylo vhodné soustředit se na zkoumání dalších listnatých a také smíšených porostů s ohledem na zastoupení jednotlivých druhů dřevin, s využitím opomíjených druhů dřevin v kontextu bohaté druhové skladby, a jejich potenciálu při přeměně druhové skladby porostů a současně při sekvestraci uhlíku.

8. LITERATURA

- Albrich K, Rammer W, Thom D, Seidl R. 2018. Trade-offs between temporal stability and level of forest ecosystem services provisioning under climate change. *Ecological Applications* 28(7):1884–1896.
- Andivia E, Rolo V, Jonard M, Formánek P, Ponette Q. 2016. Tree species identity mediates mechanisms of top soil carbon sequestration in a Norway spruce and European beech mixed forest. *Annals of Forest Science* 73(22):437–447.
- Baul TK, Chowdhury AI, Uddin Md.J, Hasan MK, Kilpeläinen A, Nandi R, Sultana T. 2021. Forest carbon stocks under three canopy densities in Sitapahar natural forest reserve in Chittagong Hill Tracts of Bangladesh. *Forest Ecology and Management* 492:119217.
- Cao J, Gong Y, Adamowski JF, Deo RC, Zhu G, Dong X, et al. 2019. Effects of stand age on carbon storage in dragon spruce forest ecosystems in the upper reaches of the Bailongjiang River basin, China. *Scientific Reports* 9:3005.
- Čermák P, Jankovský L, Cudlín P. 2004. Risk evaluation of the climatic change impact on secondary Norway spruce stands as exemplified by the Křtiny Training Forest Enterprise. *Journal of Forest Science* 50(6):256–262.
- Devi AS. 2021. Influence of trees and associated variables on soil organic carbon: a review. *Journal of Ecology and Environment* 45:5.
- Garamvoelgyi A, Hufnagel L. 2013. Impacts of climate change on vegetation distribution No. 1. Climate change induced vegetation shifts in the Palearctic region. *Applied Ecology and Environmental Research* 11:79–122.
- Hiltbrunner D, Zimmermann S, Hagedorn F. 2013. Afforestation with Norway spruce on a subalpine pasture alters carbon dynamics but only moderately affects soil carbon storage. *Biochemistry* 115(1):251–266.
- Hlásny T, Pajtík J, Balázs B, Barcza Z, Turčáni M, Fabrika M, et al. 2011. Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Climate Research* 47:219–236.
- Hobbie SE, Reich PB, Oleksyn J, Ogdahl M, Zytkowskiak R, Hale C, et al. 2006. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology* 87(9):2288–2297.
- Holuša J, Lubojacký J, Čurn V, Tonka T, Lukášová K, Horák J. 2018. Combined effects of drought stress and *Armillaria* infection on tree mortality in Norway spruce plantations. *Forest Ecology and Management* 427:434–445.

- Huang L, Zhou M, Lv J, Chen K. 2020. Trends in global research in forest carbon sequestration: A bibliometric analysis. *Journal of Cleaner Production* 252:119908.
- Cha J-Y, Cha YK, Oh N-H. 2019. The Effects of Tree Species on Soil Organic Carbon Content in South Korea. *JRG Biogeosciences* 124(3):708–716.
- Chen G-S, Yang Z-J, Gao R, Xie J-S, Guo J-F, Huang Z-Q, Yang Y-S. 2013. Carbon storage in a chronosequence of Chinese fir plantations in southern China. *Forest Ecology and Management* 300:68–76.
- Jandl R, Spathelf P, Bolte A, Prescott CE. 2019. Forest adaptation to climate change – is non management an option? *Annals of Forest Science* 76, 48.
- Jobbágy E, Jackson R. 2000. The Vertical Distribution of Soil Organic Carbon and Its Relation to Climate and Vegetation. *Ecological Applications* 10:423–436.
- Kern NV, Cremer M, Prietzel J. 2016. Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 367:30–40.
- Klimo E, Kulhavý J, Hager H. 2000. Spruce Monocultures in Central Europe: Problems and Prospects. Proceedings 33 of the International Workshop in Brno; 22–25 June 1998; Brno, Czech Republic. Joensuu, Finland: European Forest Institute. 208 p.
- Kukuļs I, Nikodemus O, Kasparinskis R, Žīgure Z. 2020. Humus forms, carbon stock and properties of soil organic matter in forests formed on dry mineral soils in Latvia. *Estonian Journal of Earth Sciences* 69(2):63–75.
- Lal R. 2004. Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science* 304(5677):1623–1627.
- Liu T, Peng D, Tan Z, Guo J, Zhang Y. 2021. Effects of stand density on soil respiration and labile organic carbon in different aged *Larix principis-rupprechtii* plantations. *Ecological Processes* 10, 44.
- Löf M, Bergquist J, Brunet J, Karlsson M, Welander NT. 2010. Conversion of Norwa spruce stands to broadleaved woodland-regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecological Bulletins* 53:165–174.
- Lorenz K, Lal R. 2010. Carbon Sequestration in Forest Ecosystems. New York: Springer Netherlands. 279 p.
- López-Marcos D, Martínez-Ruiz C, Turrión M-B, Jonard M, Titeux H, Ponette Q, et al. 2018. Soil carbon stocks and exchangeable cations in monospecific and mixed pine forests. *European Journal of Forest Research* 137:831–847.

- Macků J. 2012. Methodology for establishing the degree of naturalness of forest stands. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 18:161–165.
- Machar I, Vlckova V, Salek L, Pechanec V, Nowak A, Nowak S, et al. 2018. Environmental modelling of forest vegetation zones as a support tool for sustainable management of central european spruce forests. *Journal of Landscape Ecology* 11(3):45–63.
- Marek MV, Ač A, Apltaufer J, Bodlák L, Burešová R, Cienciala E, et al. 2011. Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu. 1st. ed. Praha: Academia. 255 s.
- Mayer M, Prescott CE, Abaker WEA, Augusto L, Cécillon L, Ferreira GWD, et al. 2020. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management* 466:118127.
- Muñoz C, Zagal E, Ovalle C. 2007. Influence of trees on soil organic matter in Mediterranean agroforestry systems: an example from the ‘Espinal’ of central Chile. *European Journal of Soil Science* 58:728–735.
- Na M, Sun X, Zhang Y, Sun Z, Rousk J. 2021. Higher stand densities can promote soil carbon storage after conversion of temperate mixed natural forests to larch plantations. *European Journal of Forest Research* 140:373–386.
- Noh NJ, Kim C, Bae SW, Lee WK, Yoon TK, Muraoka H, Son Y. 2013. Carbon and nitrogen dynamics in a *Pinus densiflora* forest with low and high stand densities. *Journal of Plant Ecology* 6:368–379.
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton RA, Kauppi PE, Kurz WA, et al. 2011. A large and persistent carbon sink in the world’s forests. *Science* 333(6045):988–993.
- Park JS, Ro HM. 2018. Temporal Variations in Soil Profile Carbon and Nitrogen during Three Consecutive Years of N-15 Deposition in Temperate Oak and Pine Forest Stands. *Forests* 9:338.
- Pliva K. 1987. Typologický klasifikační systém ÚHÚL. Brandýs nad Labem: Nakladatelství ÚHÚL. 52 s.
- Poleno Z, Vacek S. 2009. Pěstění lesů III: Praktické postupy pěstování lesů. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce. 952 s.
- Prescott CE. 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* 22(15-16):1193–1200.
- Rumpel C, Kögel-Knabner I. 2011. Deep soil organic matter – a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil* 338(1):143–158.
- Sedmáková D, Sedmák R, Bosela M, Ježík M, Blaženec M, Hlásny T, et al. 2019. Growth climate responses indicate shifts in the competitive ability of European beech and

- Norway spruce under recent climate warming in East-Central Europe. *Dendrochronologia* 54:37–48.
- Seedre M, Kopáček J, Janda P, Bače R, Svoboda M. 2015. Carbon pools in a montane old growth Norway spruce ecosystem in Bohemian Forest: Effects of stand age and elevation. *Forest Ecology and Management* 346:106–113.
- Sun X, Wang W, Razaq M, Sun H. 2019. Effects of stand density on soil organic carbon storage in the top and deep soil layers of *Fraxinus mandshurica* plantations. *Austrian Journal of Forest Science* 1:27–44.
- Vesterdal L, Clarke N, Sigurdsson BD, Gundersen P. 2013. Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management* 309:4–18.
- Walkley A, Black IA. 1934. An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37(1):29–38.
- Wang S, Huang Y. 2020. Determinants of soil organic carbon sequestration and its contribution to ecosystem carbon sinks of planted forests. *Global Change Biology* 26(5):3163–3173.
- Wu D, Staab M, Yu M. 2021. Canopy Closure Retards Fine Wood Decomposition in Subtropical Regenerating Forests. *Ecosystems* 24:1875–1890.
- Yücesan Z, Kezik U, Hacisalihoglu S. 2019. Effects of canopy on soil erosion and carbon sequestration in a Pedunculate Oak (*Quercus robur* L. subsp. *robur* L.) coppice stand during the conversion process into high forest. *Austrian Journal of Forest Science* 136(1):46–66.
- Zhang Y, Liu T, Guo J, Tan Z, Dong W, Wang H. 2021. Changes in the understory diversity of secondary *Pinus tabulaeformis* forests are the result of stand density and soil properties. *Global Ecology and Conservation* 28:e01628.
- Zhao K, Fahey TJ, Liang D, Jia Z, Ma L. 2019. Effects of Long-Term Successive Rotations, Clear-Cutting and Stand Age of Prince Rupprecht's larch (*Larix principis-rupprechtii* Mayr) on Soil Quality. *Forests* 10, 932.

9. SEZNAM PUBLIKACÍ AUTORA

9.1 Publikace zařazené do disertační práce

Bečvářová P, Horváth M, Šarapatka B, Zouhar V. 2018. Dynamics of soil organic carbon (SOC) content in stands on Norway spruce (*Picea abies*) in central Europe. *iForest* 11:734–743.

Hanakova-Becvarova P, Horvath M, Sarapatka B, Zouhar V. 2022. The effect of stand characteristics on soil organic carbon content in spruce and deciduous stands. *Forest Systems* 31(1):e005.

9.2 Spoluautorské publikace

Horváth M, **Hanáková Bečvářová P**, Šarapatka B, Vencálek O, Zouhar V. 2021. Potential relationships of selected abiotic variables, chemical elements and stand characteristics with soil organic carbon in spruce and beech stands. *iForest* 14:320–328.

Horváth M, **Hanáková Bečvářová P**, Šarapatka B, Zouhar V. 2022. The impact of forest naturalness and tree species composition on soil organic carbon content in areas with unnatural occurrence of Norway spruce in the Czech Republic. *Soil & Water Research* 17:139–148.