

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Bakalářská práce

2024

Tereza Hesounová

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra pedologie a ochrany půd



**Fakulta životního
prostředí**

**Vliv kalamitní těžby na zásoby půdního uhlíku
Bakalářská práce**

Vedoucí práce: RNDr. Václav Tejnecký, Ph.D.

Bakalant: Tereza Hesounová

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Tereza Hesounová

Aplikovaná ekologie

Název práce

Vliv kalamitní těžby na zásoby půdního uhlíku

Název anglicky

Impact of logging due to bark beetle outbreak on soil carbon pool

Cíle práce

Cílem práce bude porovnat množství organického uhlíku v lesní půdě na plochách po těžbě dřeva a v zachovalém vzrostlém porostu. Sledovány budou i další půdní vlastnosti, jako je pH, sorpční komplex a výměnné prvky.

Metodika

Lesní porosty jsou významným úložištěm uhlíku, který je i mimo vlastní porosty uložen v půdě. To má příznivý vliv na zmírnění klimatických změn. Při změně vegetačního pokryvu z důvodu kalamitní těžby dochází ke změně v zásobách půdního uhlíku.

Práce bude mít rešeršní část, kde budou popsány lesní ekosystémy a jejich ovlivnění např. kůrovcem či suchem. Dále pak bude rešerše zaměřena na organický uhlík v půdním prostředí, metody jeho stanovení a výpočet zásob C v půdě.

V praktické části budou vzorkovány sousední plochy po kalamitní těžbě a zachovalého vzrostlého lesa. Vzorkovány budou přítomné organické, organominerální a minerální horizonty. Stanoveno bude množství organického C, pH, charakteristiky sorpčního komplexu a výměnné prvky běžnými metodami. Dále budou vypočteny zásoby organického uhlíku ve sledovaných půdách. Získaná data budou statisticky vyhodnocena.

Doporučený rozsah práce

30-40 stran

Klíčová slova

organické horizonty; kůrovec; sorpční komplex; zásoby C

Doporučené zdroje informací

- Clarke N, 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.
- Fisher RF, Binkley D 2000. *Ecology and management of forest soil*, Third edition. John Wiley & Sons, New York.
- Hume AM, Chen HYH, Taylor AR. 2018. Intensive forest harvesting increases susceptibility of northern forest soils to carbon, nitrogen and phosphorus loss. *Journal of Applied Ecology* 55:246-255.
- Nave LE, Vance ED, Swanston CW, Curtis PS. 2010. Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 259:857-866.

Předběžný termín obhajoby

2023/24 LS – FŽP

Vedoucí práce

RNDr. Václav Tejnecký, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra pedologie a ochrany půd

Konzultant

doc. Ing. Lenka Pavlů, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 2. 11. 2022

prof. Dr. Ing. Luboš Borůvka

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 20. 12. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 27. 03. 2024

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Vliv kalamitní těžby na zásoby půdního uhlíku vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědoma, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom/a, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 27.3.2024

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu práce RNDr. Václavu Tejneckému, Ph.D., za jeho podporu a ochotu, trpělivost a cenné připomínky, které mi poskytoval během celého procesu přípravy této bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat všem členům týmu projektu NAZV č. QK22020217 „Změny v lesních půdách po kalamitní těžbě – vliv odlesnění na sekvestraci uhlíku, bilanci živin a mobilitu rizikových prvků“, za možnost zapojit se do tohoto výzkumu.

ABSTRAKT

Tato práce měla za cíl porovnat množství organického uhlíku v lesní půdě na plochách kalamitních holin po kůrovcové kalamitě a plochách se sousedním zachovalým vzrostlým porostem. V rešeršní části byly shrnuty poznatky z oblasti lesních ekosystémů, významné funkce lesní půdy na ukládání uhlíku, poznatky týkající se rozsáhlých kůrovcových kalamit, které z velké míry zasáhly Českou republiku a vlivu různých způsobů těžby na ukládání uhlíku v lesních půdách. V praktické části byly pak odebrány vzorky organických a minerálních horizontů půdy do 30 cm hloubky na sedmi lokalitách v České republice, které byly výrazně zasaženy těžbou smrčín napadených kůrovcem. Odběry proběhly na vytěžené holině a v přilehlém stojícím porostu smrku. Vzorky byly laboratorně zpracovány pro hodnocení aktivního pH, vodou extrahovaného organického uhlíku (WEOC) a celkového organického uhlíku. Získaná data byla statisticky vyhodnocena. Výsledky prokázaly výrazný vliv těžby na všechny pozorované hodnoty. Hodnoty pH se zvýšily na lokalitách po těžbě ve všech odebíraných horizontech. Množství vodou extrahovaného organického uhlíku i celkového uhlíku bylo vyšší na lokalitách původních porostů a to v organickém horizontu, ale rozdíl byl zjištěn i v minerálních vrstvách hloubky 10 – 20 cm. Z výsledků vyplývá, že těžba může výrazně ovlivnit celkový uhlík i rozpustný organický uhlík v půdách vytěžených lokalit. Vzhledem k pravděpodobnosti zvýšení kůrovcových i jiných kalamit vlivem probíhající klimatické změny se jeví použití dobře zvoleného managementu na lokalitách postižených kalamitou jako zásadní pro zmírnění ztrát uhlíku z půdy a trvalou udržitelnost lesních porostů.

Klíčová slova: organické horizonty, kůrovec, sorpční komplex, zásoby C

ABSTRACT

The aim of this work was to compare the amount of organic carbon in forest soil in areas of calamitous clearings after a bark beetle calamity and areas with adjacent preserved mature vegetation. The research part summarised the knowledge in the field of forest ecosystems, the important function of forest soils on carbon storage, the knowledge related to large-scale bark beetle calamities that largely affected the Czech Republic and the influence of different harvesting methods on carbon storage in forest soils. In the practical part, soil organic and mineral horizons were sampled to a depth of 30 cm at seven sites in the Czech Republic that were significantly affected by logging of bark beetle infested forests. The sampling was carried out in the logged clearing and in the adjacent standing spruce stand. Samples were laboratory processed to assess active pH, water-extracted organic carbon (WEOC) and total organic carbon. The data obtained were statistically evaluated. The results showed a significant effect of harvesting on all observed values. The pH values increased at the sites after mining in all the sampled horizons. The amount of water-extracted organic carbon and total carbon was higher at the sites of the original stands and in the organic horizon, but the difference was also found in the mineral layers of 10-20 cm depth. The results suggest that mining can significantly affect both total carbon and soluble organic carbon in the soils of mined sites. Given the likelihood of an increase in bark beetle and other calamities due to ongoing climate change, the application of well-chosen management on calamity-affected sites appears to be essential to mitigate soil carbon loss and the continued viability of forest stands.

Keywords: organic horizons, bark beetle, sorption complex, C stocks

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Cíl práce	2
3	Literární rešerše.....	3
	3.1 Lesní ekosystémy	3
	3.1.1 Charakteristika lesních ekosystémů.....	3
	3.1.2 Funkce a struktura půdy.....	4
	3.1.3 Půdní organická hmota	5
	3.2 Organický uhlík v půdním prostředí.....	11
	3.2.1 Organický uhlík	11
	3.3 Ovlivnění lesních ekosystémů extrémními podmínkami	12
	3.3.1 Význam kůrovce pro lesní ekosystémy	12
	3.4 Kalamitní těžba	16
	3.4.1 Vliv kalamitní těžby na půdní uhlík	16
	3.4.2 Porovnání případových studií	17
4	Metodika	19
	4.1 Odběry vzorků.....	19
	4.2 Laboratorní analýzy.....	20
	4.2.1 Analýza suchých vzorků	20
	4.2.2 Stanovení množství vodou extrahovaného organického C.....	21
	4.3 Zpracování dat	21
5	Výsledky	22
	5.1 Hodnoty pH.....	22
	5.2 Vodou extrahovaný organický C	24
	5.3 Celkový obsah C.....	26
6	Diskuze.....	28
	6.1 Změny v hodnotách pH	28
	6.2 Rozpustný organický C (DOC)	29
	6.3 Celkový C.....	30
7	Závěr	31
8	Literatura	32

Seznam použitých zkratek

CO₂	– oxid uhličitý
C	– uhlík
SOC	– půdní organický uhlík
DOC	– rozpustný organický uhlík
WTH	– těžba celých stromů s následným odstraněním těžebních zbytků
WTT	– probírka / prořezávka celých stromů
WTH + S	– těžba celých stromů s následným odstraněním pařezů
SOH	– těžba pouze kmene, těžební zbytky se zanechávají na místě

1 Úvod

Lesní ekosystémy jsou funkční propojené systémy s mnoha nenahraditelnými funkcemi, ať už se jedná o koloběhy látek nebo energie, vlivy živých organismů nebo abiotických faktorů, kde každý proces a funkce jsou vzájemně závislé a dohromady vytvářející robustní, ale zároveň křehký systém. Při nedotčených podmínkách tyto systémy vykazují impozantní schopnost udržovat rovnováhu, která je zásadní pro poskytování širokého spektra ekosystémových služeb i zadržování a dlouhodobé ukládání uhlíku, které je v této době více než potřebné.

Lesní půdy se výrazně odlišují od všech ostatních půd svým složením, strukturou i funkcí. Díky zásadnímu vlivu lesní vegetace mají utvořené mnohdy výrazné organické horizonty, které jsou zásadní pro akumulaci organické hmoty a následné rozkladné procesy, které přispívají ke koloběhu a ukládání uhlíku. Kořenové systémy stromů a půdní mikroorganismy hrají důležitou roli v transformaci organické hmoty a jejím postupném ukládání v půdních horizontech. Efektivní ukládání uhlíku v půdách je nezbytné pro zachování rovnováhy ekosystémů a snižování koncentrací CO₂ v atmosféře (Binkley et Fisher, 2013). Antropogenní narušení v podobě kalamitní těžby může mít dlouhodobý dopad na kvalitu lesních půd, což může znamenat značné důsledky na funkci lesních ekosystémů a jejich schopnost odolávat klimatickým změnám. Dřeviny mají schopnost ovlivňovat koncentraci a vertikální distribuci organického uhlíku v organickém horizontu půdy a v horních minerálních vrstvách po dobu až 70 let. Největší zásoby akumulovaného organického uhlíku vykazoval právě smrk ztepilý, a to někdy i dvakrát větší pod jinými druhy stromů. To naznačuje, že tento druh má silný vliv na fixaci oxidu uhličitého v půdě a je tak cenným druhem v oblasti snižování CO₂ z atmosféry (Oostrá et al., 2006). Tento druh je zároveň nejvíce napadán lýkožroutem smrkovým v Evropě (Hlásny et al., 2021). Díky obrovské kůrovcové kalamitě, která Českou republiku zasáhla v minulých letech vzniklo velké množství studií, jak na ekologii kůrovce, jeho dopady, tak i managementová opatření. Tato opatření by měla být rozlišena dle účelů lesů, jiné aplikovat v lesích s vysokou ekologickou hodnotou a jiné v hospodářských lesích. Ale i v lesích hospodářských lze těžební zásahy účelně snižovat, například zkrácením doby obmítání nebo zanecháváním těžebních zbytků na vytěžené lokalitě (Hlásny et al., 2019). U druhého způsobu byl mnoha studiemi prokázán pozitivní vliv na zmírnění dopadů těžby na lesní půdu, které se projevilo především menší ztrátou uhlíku z půdy.

Klimatické změny přidávají k této problematice další naléhavost, neboť zvyšují frekvenci a intenzitu extrémních jevů počasí, což může v budoucnu vést a pravděpodobně povede k častějším výskytům velkých disturbancí, jako jsou sucho, větrné kalamity a s tím spojený výskyt hmyzích škůdců. Ačkoliv je situace alarmující, poskytuje také příležitost pro aplikaci adaptivních managementových strategií, které by měly být navrženy tak, aby podporovaly odolnost a regeneraci lesních půd a nahlížely na lesní ekosystém celistvým pohledem. Pokud je totiž těžba v lese prováděna s dostatečnou péčí a nedochází při ní k narušení přirozených procesů, může být její vliv na zásobu půdního uhlíku malý nebo dokonce žádný (Lal, 2005).

2 Cíl práce

Cílem práce bude porovnat množství organického uhlíku v lesní půdě na plochách po těžbě dřeva a v zachovalém vzrostlém porostu. Sledovány budou i další půdní vlastnosti, jako je pH, sorpční komplex a výměnné prvky.

Hypotéza práce: Množství uhlíku v půdě se po těžbě snižuje díky rychlejší mineralizaci půdní organické hmoty a dochází ke zvýšení pH půd na holinách.

3 Literární řešerše

3.1 Lesní ekosystémy

Lesní ekosystémy představují dynamické, vysoce produktivní systémy se složitou strukturou, funkcemi a interakcemi. Vyznačují se obrovskou biologickou rozmanitostí, poskytují různorodá stanoviště a plní zásadní a nezbytné funkce pro životní prostředí a společnost, včetně koloběhu látek, toku energie, koloběhu a zadržování vody nebo sekvestrace uhlíku, čímž přispívají k udržení globální klimatické stability (Kimmins, 2004).

3.1.1 Charakteristika lesních ekosystémů

Lesní ekosystém zahrnuje živé organismy v lese a zasahuje vertikálně vzhůru do atmosférické vrstvy obklopující lesní porosty a dolů do nejnižších vrstev půdy a skalního podloží, která je ovlivněna kořeny a biotickými procesy. Jsou to otevřené systémy v tom smyslu, že si vyměňují energii a materiály s jinými systémy, včetně sousedních lesů, vodních ekosystémů a atmosféry. Tato výměna je nezbytná pro udržení trvalé stability ekosystému (Waring et Running, 2007). Různorodost lesních ekosystémů je určena klimatickými podmínkami. Výsledkem kombinace klimatu, půdy, živočišných a rostlinných druhů, které jsou pro každou lokalitu jedinečné, je mnoho různých typů lesů po celém světě (Merganič et al., 2012). Relativní množství základních zdrojů, jako je sluneční záření, voda, živiny a průměrné teploty určují druhové složení a strukturu lesů. Klima také silně ovlivňuje vývoj půdy, což společně s druhovým složením rostlin tvoří dynamický systém, kde na sebe oba faktory vzájemně působí. Tyto vztahy dále ovlivňují ekosystémové služby a funkce lesů (Waring et Running, 2007).

Specifické rysy, jako jsou typy vegetace, klimatické podmínky a biodiverzita, jednoznačně charakterizují lesní biomy a odlišují je od ostatních biotopů. Nejdůležitějšími definujícími znaky jsou velký vliv stromů jako dominantních primárních producentů a prostorová heterogenita, která je částečně také důsledkem dominance stromů (Baldrian, 2017). Značná rozmanitost prostorového uspořádání stromů vytváří velmi rozdílné mikroprostředí, v němž se proměnné, jako je sluneční záření, teplota vzduchu a půdy, vlhkost, dostupnost živin a další, mohou značně lišit. Kromě toho se významná část lesní biomasy často nachází pod zemí, kde se struktura půdy, kvalita a množství vody a obsah různých půdních živin a plynů mohou také značně lišit. Tato heterogenita umožňuje velkou druhovou rozmanitost rostlin i živočichů (Merganič et al., 2012). Odhaduje, že lesy obsahují zhruba 90 % světové suchozemské biologické rozmanitosti (WWF 2004). Vysoká míra prostorové heterogenity je dále ovlivněna interakcí mezi organismy, včetně mikroorganismů, hub a bakterií na různých stanovištích. Tyto interakce mají zásadní význam pro koloběh živin, tvorbu půdy a celkové fungování ekosystému (Baldrian, 2017).

3.1.2 Funkce a struktura půdy

Půda

Lesní půdy jsou jedinečné a složité systémy a mnohými vlastnostmi se výrazně odlišují od půd zemědělských, pokud jde o jejich složení, strukturu a funkci. Na jejich vývoj má zásadní vliv vegetační kryt a propojený systém lesního ekosystému jako celku, kterého je půda součástí (Binkley et Fisher, 2013). Lesní půdy mají většinou dobře vymezené půdní horizonty. Ty jsou obohaceny o horizont O (nadložní organický horizont), který zapříčiňuje několik klíčových vlastností lesních půd, má značný vliv na vznik půdy a koloběh prvků v systému. Jedná se o vrstvu odumřelé biomasy, která se postupně rozkládá a obohacuje tak spodní minerální vrstvy o řadu organických látek a živin, poskytuje mikroklima velké škále půdních organismům, přispívá k eluviaci a procesu podzolizace (Binkley et Fisher, 2013). Tato vrstva je důležitá jako zdroj živin s pomalým uvolňováním, zdroj energie pro organismy a ochrana půdy před odtokem, erozí a teplotními extrémy (Bockheim, 2013). Organický horizont překrývá řadu dalších, minerálních horizontů, které odrážejí různé stupně ovlivnění půdotvornými procesy a akumulaci organických a minerálních materiálů (Bockheim, 2003).

Stromy hrají klíčovou roli ve většině ekosystémů a pro svou dlouhověkost a interakce mezi vnějším prostředím a biotou mají na půdu výrazný vliv. Půda zase zpětně ovlivňuje, jak dobře se budou vyvíjet, prosperovat a přežít (Binkley et Fisher, 2013). Až 33-50 % C fixovaného stromy je alokováno do půdy prostřednictvím jejich kořenů (Baldrian, 2017), zatímco opad a mrtvé dřevo stromů jsou důležitými zdroji organické hmoty. Druh stromu také významně ovlivňuje celkovou mikrobiální aktivitu v půdě a složení mikroorganismů a houbových společenstev v různých částech ekosystému, včetně listů, podrostu a půdy. Stromy jsou do značné míry závislé na mikrobiálních symbiontech, kteří jim poskytují živiny omezující růst, jako je dusík, a to jeho mobilizací z organické hmoty a poskytováním v minerální formě, kterou mohou rostliny využít. Mykorrhizní houby a bakterie vázající dusík jsou zodpovědné za dodávku až 80 % veškerého dusíku a 75 % fosforu získaného rostlinami v lesích mírného a boreálního pásma (Baldrian, 2017).

Kořeny stromů jsou u lesních půd důležitým faktorem. Největší procento kořenů se nachází ve svrchních vrstvách půdy, kde svým postupným rozkladem obohacují půdu o organický materiál, zvyšují její infiltrační schopnost pomocí starých kořenových kanálků a mají velký význam u strmých lesních svahů, kde zvyšují smykovou pevnost půdy (Binkley et Fisher, 2013). Často ale pronikají do velké hloubky a dokáží přijímat vodu a živiny i z hlubokých půdních horizontů nebo navětralé horniny. Tyto horizonty mají proto u lesních půd mnohem větší význam než u půd zemědělských, kde pro agronomické plodiny nejsou důležité. Koruny stromů zase půdu stíní, vyrovnávají teplotní rozdíly během dne a noci a tím udržují příznivější mikroklima. (Binkley et Fisher, 2013).

Jiným způsobem se v lesních půdách pohybuje i voda, a to díky často vysokému procentu skeletu, které na jednu stranu půdu obohacuje o minerální látky, ale skeltovitá půda poskytuje rostlinám méně živin než půda s menším obsahem kamenů. Zároveň snižují množství půdou zadržené vody (Binkley et Fisher, 2013). Různé zachytávání srážek a to, jak dlouho voda v půdě zůstává ovlivňují i stromy samotné. Protože jehličnaté dřeviny neopadávají, listová plocha jejich korun je větší, zadrží po celý rok více intercepčních srážek a vykazuje větší transpiraci, než koruna listnatých dřevin. Půda pod jehličnany je tudíž sušší, což ovlivňuje ztráty prvků z půdy, které se pod různými druhy tak vyluhují rozdílnou rychlostí. Ztráty ve smrkových porostech jsou obvykle dvakrát až čtyřikrát větší než ztráty v listnatých lesích (Binkley et Fisher, 2013).

Důležitou součástí fungování lesních ekosystémů je **mrtvé dřevo** (Merganičová et al., 2012). Mrtvé dřevo poskytuje cenná stanoviště pro širokou škálu organismů, především saproxylickým druhům. Pro tento druh organismů je mrtvé dřevo klíčové a potřebují ho pro část svého životního cyklu. Jedná se především o houbové organismy, mechorosty, lišejníky, řadu bezobratlých a některé obratlovce, jako jsou ptáci a netopýři. Tyto druhy jsou považovány za nejrozmanitější skupinu v lesních ekosystémech (Merganičová et al., 2012) a tvoří zhruba čtvrtinu všech druhů, vyskytujících se v lesích, kteří jsou na mrtvém, tlejícím dřevě závislé (Schuck et al., 2004).

Pro rostlinné druhy představuje odumřelé dřevo příznivé prostředí pro jejich přirozenou obnovu a regeneraci. Je také primárním místem pro kolonizaci houbami a důležitým místem pro vývoj semenáčků, díky lepším teplotním a vlhkostním podmínkám, a to zejména v chladnějších podmínkách boreálních a horských lesů (Baldrian 2017). Odumřelé dřevo významně ovlivňuje tok hmoty, energie a živin v lesních ekosystémech a vzhledem k množství jeho biomasy je hlavním zdrojem živin a uhlíku. Živiny se z mrtvého dřeva uvolňují pomalu a po dlouhou dobu, proto mrtvé dřevo působí jako přírodní hnojivo. Mrtvé dřevo je považováno jako zásadní pro biologickou rozmanitost v lesích a jeho množství slouží jako klíčový ukazatel této rozmanitosti. Výzkumy ukazují, že rozdíly v množství mrtvého dřeva mezi hospodářsky využívanými lesy a těmi, které se rozvíjejí přirozeně bez zásahu člověka, jsou často výrazné. Tato charakteristika je proto využívána pro hodnocení míry přirozenosti a zachovalosti lesních ekosystémů (Schuck et al., 2004).

Lesní hospodaření má negativní vliv na množství mrtvého dřeva. Odumřelé nebo poškozené stromy jsou z lesa odstraňovány, krátká doba obmýtí snižuje počet starých stromů, po přirozených disturbancích se mrtvé stromy vytěží (Merganičová et al., 2012).

3.1.3 Půdní organická hmota

Velmi podstatnou část lesních půd tvoří půdní organická hmota neboli organický podíl půdy. Ta je zdrojem energie pro většinu ekologických procesů, pojivem, které podporuje agregaci a strukturu půdy a zásobárnou vody a výměnných iontů. Půdní organická hmota hraje důležitou roli při udržování produktivity stanoviště a je hlavním pohlcovačem atmosférického uhlíku,

který tvoří asi 45 % její hmotnosti. Významně se podílí na hydrologickém a živinovém cyklu lokality (Binkley et Fisher, 2013). Organická hmota tvoří většinu O horizontu půd a často tvoří 1 až 15 % svrchních minerálních horizontů A a B. Vyskytuje se v pevném, koloidním a rozpustném stavu (Binkley et Fisher, 2013).

Funkce organické hmoty a organické látky

V lesní půdě plní organická hmota několik důležitých funkcí. Zlepšuje strukturu půdy tím, že na sebe váže minerální zrna, a zvyšuje pórovitost a provzdušnění půdy. Kromě toho zmírňuje kolísání teploty půdy, slouží jako zdroj energie pro půdní mikroby a zvyšuje schopnost lesních půd zadržovat vlhkost. Po rozkladu je půdní organická hmota důležitým zdrojem živin pro rostliny (Bockheim, 2003).

Většinu organického materiálu tvoří odumřelá rostlinná biomasa. Ta je bohatá na mnoho živin, především uhlík, kyslík, vodík a v menším množství i další prvky jako je dusík a síra (Jílková et al., 2012). Rostlinná biomasa obsahuje širokou škálu organických látek včetně sacharidů, od jednoduchých cukrů po složité polysacharidy jako je celulóza a škrob, stejně jako lignin, bílkoviny, tuky a vosky (Šimek et al., 2021). Menší podíl organického materiálu tvoří živočišná biomasa včetně mikroorganismů a jejich metabolických produktů. V živočišné biomase se nachází větší podíl dusíku, především v aminokyselinách, které tvoří bílkoviny (Jílková et al., 2012). Významnou složkou živočišné biomasy je chitin, polysacharid bohatý na dusík, který je ve větším množství obsažen i ve vláknech půdních hub a půdě dodává tento limitující prvek (Šimek et al., 2021).

Množství organických látek, které každoročně do půdy vstupuje, je závislé především na klimatických podmínkách a vegetaci (Šimek et al., 2021). Tyto látky můžeme rozdělit z hlediska rozložitelnosti a dostupnosti pro organismy na dva typy - snadno dostupné (labilní) a hůře dostupné (rekalcitrantní) látky. Labilní látky zahrnují monosacharidy, organické kyseliny nebo aminokyseliny vylučované kořeny rostlin. Tyto kyseliny podporují zvětrávání hornin a uvolňování minerálních živin, zejména fosforu, čímž je zpřístupňují rostlinám a mikroorganismům. Labilní látky jsou základní složkou pro tvorbu strukturních látek, jako je celulóza a lignin, které tvoří buněčné stěny rostlinných tkání a spolu s chitinem představují rekalcitrantní látky. Tyto látky jsou mnohem hůře rozložitelné (Jílková et al., 2012). Nejnovější výzkumy naznačují, že rekalcitrantní organická hmota pocházející z mikroorganismů může být v půdě uchovávána po velmi dlouhou dobu (Li et al., 2023).

Organické horizonty

Horizonty O jsou nejvýraznějším charakteristickým znakem většiny lesních půd a někdy obsahují hlavní část organické hmoty v půdě. Často se v nich nachází 20 % nebo více celkového obsahu C v půdě (Binkley et Fisher, 2013). Horizonty O jsou zónou, v níž dochází k oxidaci obrovského množství rostlinných a živočišných zbytků na CO² a k jejich humifikaci do podoby dlouhodobých humusových sloučenin a struktur. Během procesu rozkladu slouží čerstvý opad i více zpracovaná půdní organická hmota jako zdroj uhlíku pro následující

generace organismů. Horizont O poskytuje zdroj potravy a životní prostředí nesčítaným druhům mikroflóry a fauny. Jejich činnost je zásadní pro udržení koloběhu živin, zejména dusíku, fosforu a síry (Binkley et Fisher, 2013).

O horizonty mají charakteristickou strukturu, dle které jsou klasifikovány. Obecně se rozlišují tři vrstvy, které postupují od méně zpracovaného opadu v horní části k vysoce humifikovanému materiálu v dolní části. Tyto vrstvy se nemusí vyskytovat ve všech půdách. Horní vrstva je klasicky nazývána jako opad (litter) neboli L. Jedná se o relativně čerstvý opad bez známek rozkladu. Střední vrstva F (formulning) – drť, s částečně rozloženými organickými materiály a nejspodnější vrstva obsahuje vysoce humifikovaný materiál, který dává této vrstvě název humus. Tato odlišná struktura odpovídá rozdílům v aktivitě půdních organismů a rychlosti biologických procesů, které mají za následek různou rychlost rozkladu organické hmoty (Binkley et Fisher, 2013).

O horizonty se dají klasifikovat na základě biologické aktivity do tří hlavních typů: mull při vysoké aktivitě, moder jako přechodný typ a mor v půdách s nízkou biologickou aktivitou. Odlišení těchto vrstev závisí na přítomnosti, mocnosti a kvalitě organických horizontů L, F a H (Šimek et al., 2021). Tyto vrstvy organické hmoty a jejich charakteristická mikroflóra a fauna jsou dynamickou součástí lesního prostředí a nejdůležitějším kritériem odlišujícím lesní půdy od zemědělských. O horizonty fyzicky izolují minerální půdní horizonty od extrémních teplot a vlhkosti, poskytují mechanickou ochranu před nárazy dešťových kapek a erozními silami a zlepšují míru infiltrace vody. O horizonty Mor a Moder také špatně odvádějí vlhkost vzhůru a snižují výpar z minerální půdy (Binkley et Fisher, 2013).

Rozklad organické hmoty

Organické látky jsou cenným zdrojem energie. Jakmile se opad dostane na lesní půdu, působí na něj řada makro a mikroorganismů. Při jeho rozkladu se uvolňuje uhlík převážně ve formě oxidu uhličitého, voda a energie (Bockheim, 2003). V počátečních fázích rozkladu mají největší vliv živočichové, kteří rozrušují odumřelé tkáně a působí na ně svými trávicími procesy. Tvrdší části rostlin zůstávají v půdě a podléhají rozkladu především díky bakteriím a houbám, které jsou schopné rozložit i složité látky jako lignin. Heterotrofní mikroorganismy jsou považovány za nejdůležitější rozkladače, schopné přeměnit organickou hmotu za příznivých podmínek až na CO_2 (Šimek et al., 2021). Toto působení půdních organismů je důležité pro koloběh živin, udržování pórovitosti, hydraulické vodivosti, objemové hmotnosti a detoxikačních procesů v půdě (Binkley et Fisher, 2013).

Při rozkladných procesech se uvolňuje mnoho minerálních živin. Dusík ve formě amoniakálního kationtu (NH_4^+), který je poté přeměněn na dusičnany, síra, fosfor, kationty například Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ a další anorganické neboli minerální složky. Proces rozkladu se proto nazývá mineralizace. Uvolněné minerální látky jsou buď přímo využity rostlinami a mikroorganismy jako živiny nebo se vážou na půdní koloidy, odkud mohou být znovu uvolněny pro využití. Dále vytvářejí nerozpustné minerální sloučeniny a částečně jsou také z půdy vymývány. U přirozených ekosystémů se odhaduje, že tyto živiny z rozkladu tvoří více jak 90 % potřebného dusíku a fosforu a více než 70 % vápníku a draslíku (Šimek et al., 2021).

Organické sloučeniny jsou vázány na povrchu minerálních částic, mají složitou strukturu a jsou obrovsky rozmanité (Binkley et Fisher, 2013). Proto bylo pro jejich studium nutné jejich rozpuštění v silných extračních činidlech. To vedlo ke zřejmě mylné teorii, že koncovým produktem rozkladu je humus složený z fulvokyselin, humusových kyselin a huminu. Novější teorie naznačují, že humusové látky nejsou velké polymery, ale spíše supramolekulární shluky malých molekul. Tyto struktury vznikají spojením menších organických molekul slabými vazbami, jako jsou van der Waalsovy síly, pí vazby a vodíkové můstky. Díky tomu se tyto shluky chovají jako jedna velká molekula (Šimek et al., 2021). Přestože se o složení a rozkladu půdní organické hmoty vedou spory, stále se řídí základními principy od jednoduchého ke složitému rozkladu. Nejdříve jsou snadno rozložitelné látky rychle rozloženy půdními mikroorganismy. Poté pomaleji se šířící mikroorganismy rozkládají odolnější materiály, jako je celulóza, lignin a chitin, pomocí enzymů na hydrolyzovatelné substráty. Nejsložitější a odolné složky, jako je lignin, zůstávají v půdě dlouhodobě a rozkládají se pouze při výrazné změně půdního prostředí (Li et al., 2023). Obsah organické hmoty v nenarušené, zralé lesní půdě představuje rovnováhu mezi ději dodávajícími čerstvé organické zbytky (zejména opad) a ději vedoucími k jejich rozkladu. V půdách, kde tato rovnováha existuje, je poměr uhlíku (C) a dusíku (N) stabilní. Typickým rysem postupného rozkladu organických látek je jejich postupné obohacování o dusík – poměr C : N v organické hmotě se nejčastěji pohybuje v rozmezí 10–12 : 1 (Bockheim, 2003).

Organická hmota v minerální půdě

Organická část minerální půdy je neméně důležitá. Je hlavním zdrojem živin, má zásadní význam při určování půdní struktury, objemové hmotnosti a hydraulické vodivosti a v mnoha lesních půdách se podílí na většině iontově výměnné kapacity (Binkley et Fisher, 2013). Až 90 % půdních částic tvoří minerální složky, které vznikají zvětráváním matečných hornin. Tyto minerální složky obsahují hlavně kyslík, křemík, hliník a železo a nejsou z výživového hlediska významné pro půdní organismy ani rostliny (Jílková et al., 2021). Organické látky tvoří s těmito kovy komplexy, kde organická látka působí jako donor elektronů a vzniklé sloučeniny se nazývají cheláty. Cheláty jsou obvykle lépe dostupné mikroorganismům a rostlinám více než kovy ve formě iontů a jsou tedy významné v přísunu mikroživin i v (nežádoucím) přenosu těžkých kovů do biomasy (Šimek et al., 2021).

Část organické hmoty je v půdách trvale zakonzervována kovovými nebo jílovými minerály. Tato část je relativně stabilní a podle vlivu prostředí se opět desorbuje. Dochází tak k tvorbě různých komplexů v mnoha formách (Li et al., 2023). Vazbou organických látek na minerální částice dochází k tvorbě agregátů, které tvoří půdní strukturu. Tyto agregáty jsou spojeny různými lepivými látkami a představují fyzickou bariéru, která brání přístupu živočichů a mikroorganismů, a často vytváří i anaerobní prostředí, jež zpomaluje mikrobiální rozklad. Organické látky jsou tímto spojením často chráněny před dalším rozkladem. Organická hmota hraje klíčovou roli v tvorbě půdní struktury díky své schopnosti reagovat s minerálními částicemi (Šimek et al., 2021).

Struktura půdy se tedy skládá z agregátů a pórů mezi nimi, které umožňují zásadní pohyb vody a vzduchu. Agregáty snižují objemovou hmotnost půdy a zvyšují její pórovitost, což vede k lepší provzdušněnosti a schopnosti půdy uchovávat vodu. Množství a kvalita organické hmoty zásadně ovlivňuje stabilitu půdních agregátů a schopnost půdy zadržovat vodu. Díky těmto vlastnostem půda efektivně absorbuje vodu během deště, což brání povrchovému odtoku a erozi, zároveň uchovává vodu pro pozdější využití rostlinami a tak pomáhá předcházet suchu. Struktura půdy významně ovlivňuje růst kořenů rostlin a aktivitu půdních organismů. Velký podíl pórů usnadňuje prorůstání kořenů rostlin a pohyb živočichů a spolu s povrchem agregátů poskytují životní prostor pro mikroorganismy. Zde se odehrává také většina metabolických procesů, neboť mikroorganismy tu jsou chráněny před predátory (Jílková et al., 2021). Dlouhodobá stabilizace půdní organické hmoty částečně závisí na schopnosti minerálních povrchů půdy tuto hmotu vázat a vytvářet dlouhodobé půdní agregáty (Binkley et Fisher, 2013).

Lesy každoročně shazují obrovské množství odumřelého listí, větví a větviček, které obvykle přidávají půl až jeden kilogram materiálu na každý m² půdy. Odumření stromu vede k přísunu velmi koncentrované dávky organické hmoty na část půdního povrchu. V průběhu desetiletí a staletí může být sezónní přírůstek organické hmoty ve dřevěných pahýlech odumřelých stromů podobný pravidelnějšímu, každoročnímu přísunu menších materiálů. Jak bylo uvedeno výše, většina tohoto materiálu se poměrně rychle přemění na CO₂ a ztratí se do atmosféry a část se přemění na déle trvající organickou hmotu v půdě. Běžné odumírání kořenů (a s nimi spojených mykorhizních hyf) také přidává velké množství organické hmoty přímo do minerálního a O horizontu (Binkley et Fisher, 2013).

Cyklus C v lesních ekosystémech

Lesní ekosystémy si s okolními ekosystémy vyměňují energii, vodu a živiny - zejména uhlík (C), a hrají tak významnou roli v globálním koloběhu C. Zachycují velké množství atmosférického oxidu uhličitého (CO₂), jsou hlavním suchozemským úložištěm C a tento prvek se zde vyskytuje ve vysoké koncentraci. Uhlík se do lesních ekosystémů dostává v různé formě – plynné, ve formě rozpuštěných látek, nebo pevných částic. Je dočasně ukládán a sekvestrován v nadzemních i podzemních zásobnících ve vegetaci, detritu a půdě. Vlivem procesů vyplavování dochází k jeho ztrátám do přilehlých ekosystémů. Uhlík je tak v neustálém pohybu mezi ekosystémy (Lorenz et Lal, 2010). K hlavnímu přísunu C dochází asimilací atmosférického CO₂ během fotosyntézy stromů a rostlin. Menší vstupy C pocházejí z mikrobiálních procesů a depozice rozpuštěného, plynného a částicového C. Po vstupu do lesního ekosystému je C přenášen a rozdělován mezi různé nadzemní a podzemní rezervoáry v rostlinné, živočišné a mikrobiální biomase a v půdní organické hmotě (Lorenz et Lal, 2010). **Fotosyntéza**, tedy proces fixace CO₂ pomocí energie ze slunečního záření v zelených pletivech lesních rostlin, je hlavní přirozenou cestou vstupu C do lesních ekosystémů (Lorenz et Lal, 2010). V rostlině probíhá hlavní fotosyntetická činnost uvnitř listů. CO₂ do listu proniká stomaty - malými póry na povrchu listů, jejichž buňky obsahují fotosyntetické organely zvané chloroplasty. Fotosynteticky fixovaný C je transportován z chloroplastů do

přilehlých buněk, kde je pak syntetizován a spotřebováván nebo ukládán do floému ve formě různých cukrů a cukerných alkoholů. Tento nově fixovaný uhlík je poté přemísťován a distribuován do různých částí stromu. Úložiště uhlíku se nacházejí zejména ve vyvíjejících se listech, kmenech a větvích, reprodukčních orgánech a kořenech. Zejména kmen stromu slouží jako dominantní zásobárna uhlíku, kde je jeho nejbohatší složkou lignin (Ussiri et Lal, 2017). Část C asimilovaného fotosyntézou je ze stromu exportována do mykorhizy a půdních mikroorganismů. Po odumřetí a rozkladu rostlin se C obsažený v jejich biomase přemění na půdní organickou hmotu, která má zásadní význam pro kvalitu půdy a produkci CO₂ (Ussiri et Lal, 2017). Primárními faktory, které ovlivňují fotosyntetickou produktivitu suchozemských ekosystémů, jsou dostupnost živin, světlo, změny teploty, srážek a vlhkosti vzduchu a koncentrace CO₂ v atmosféře. Kromě toho fenologie, hustota listové plochy a struktura koruny řídí příjem CO₂ v úrovních porostu. Pokud se klima změní na příznivější pro růst, produktivita se zvýší a zvýší se příjem C z atmosféry a naopak (Stockmann et al., 2013). Jedním z hlavních způsobů uvolňování C z lesních ekosystémů je **respirace** rostlin. Kromě toho ale velké množství C uvolňuje při rozkladu opadu a organické hmoty i heterotrofní činnost rozkladačů. K menším ztrátám C dochází také při odtoku rozpuštěného, plynného a pevného C, například emisemi různých biogenních organických látek a metanu z korun stromů, emisemi sazí při požárech a vyplavováním rozpuštěného organického a anorganického C z půdy. Lesní ekosystémy tedy "dýchají", což znamená, že jako většina ekosystémů mají denní a sezónní cyklus. V létě díky dostatku slunečního záření CO₂ přijímají a v zimě jej uvolňují, stejně tak ve dne a v noci. Toto kolísání je zaznamenáno i v globální roční koncentraci CO₂ v atmosféře (Ussiri & Lal, 2017). Přibližně polovina veškerého C, který každoročně zachytí suchozemské rostliny, se přenáší do půdy. Stromy hrají v tomto procesu významnou roli, neboť přemísťují velké množství C do svých kořenů pro jejich údržbu a růst. Obsahují tedy významné množství nedávno zachyceného uhlíku, který může sloužit například jako zdroj asimilátů pro jarní růst. Pokud jsou stromy limitovány C, růst kořenů se vždy zpomaluje (Lorenz et Lal, 2010). Uhlík do lesního ekosystému vstupuje také prostřednictvím srážek. Část srážek je zachycena korunami stromů, stékají po kmenech, listech a větvích nebo prostupují skrze korunu, a pak jsou absorbovány lesní půdou. Takto je voda, která proniká do půdy, obohacena o **rozpuštěný organický uhlík (DOC)** prostřednictvím vymývání organických látek z rostlin. Srážky, které stékají po kmenech, se také mohou obohatit o organické sloučeniny, které jsou vyluhovány z kůry stromů (Lorenz et Lal, 2010).

Mezi získáním a uvolněním je CO₂ dočasně uložen ve dvou hlavních zásobnících C v lese, a to v biomase rostlin, především v kmenech stromů a půdní organické hmotě. Nejstabilnější podíl půdní organické hmoty v půdě může být však starý tisíce let a má prvořadý význam pro dlouhodobé ukládání C (Gross et Harrison, 2019). Zachycování a dlouhodobé ukládání atmosférického CO₂ způsobem, který zpomaluje jeho návrat zpět do atmosféry, se obecně nazývá **sekvestrace C** (Lal et al., 2015). Je to schopnost prostředí ukládat uhlík prostřednictvím přesunu uhlíku z krátkodobých labilních zásobníků, jako jsou listy a humus, do dlouhodobých zásobníků s pomalou dobou obratu, jako je stojící biomasa nebo rekalcitrantní organická hmota v půdě (Keenan et Williams, 2018). Půdy zadržují C nejen v blízkosti povrchu půdy, ale také v celé hloubce půdního profilu. Doba zadržení sekvestrovaného uhlíku v půdě se může pohybovat od krátkodobého (okamžitě uvolněného

zpět do atmosféry) až po dlouhodobé (tisíciletí) ukládání (Lal et al., 2015). Tato schopnost půdy ukládat organický uhlík je chápána jako vlastnost celého ekosystému, kdy se organické látky v půdě rozkládají postupně a tento rozklad je řízen environmentálními faktory, jako je přítomnost reaktivních minerálních povrchů, klima, dostupnost vody, kyselost půdy, redoxní stav půdy a půdní mikrobiální společenstvo (Lal et al., 2015).

3.2 Organický uhlík v půdním prostředí

3.2.1 Organický uhlík

Půdy mají jedinečnou schopnost zachycovat a ukládat velké množství uhlíku (C). Dle odhadů obsahují zhruba dvojnásobek až trojnásobek množství C uloženého v atmosféře a vegetaci dohromady. Většina C v půdě je ve formě organického C pocházejícího z živých organismů a je uložena po stovky až tisíce let v hlubších vrstvách půdy, zpravidla v hloubce pod 20 cm (Gross et Harrison, 2019). Organické a minerální horizonty v lesních ekosystémech obvykle obsahují velké množství uhlíkových zásob, což dokládá jejich významnou roli v cyklu uhlíku. Hlavními cestami, jakými se uhlík dostává do půdy, jsou fragmentace opadu a odumřelé biomasy, prostřednictvím kořenového systému a metabolismem mikrobiální biomasy (Lorenz et Lal, 2010). Počátečním procesem rozkladu organické hmoty je vyplavování rozpustných organických látek vodou. Z listů rostlin se vyluhují zejména rychle se rozkládající a méně odolné složky, jako jsou jednoduché cukry, polyfenoly a aminokyseliny. Vymývané látky mohou být absorbovány půdními organismy, vázány na organickou hmotu a minerály nebo mohou být odplaveny s vodou prosakující půdou jako rozpustný organický uhlík (DOC) (Lorenz et Lal, 2010). Uhlík pocházející z těchto nadzemních částí rostlin je začleněn do celkového organického uhlíku v půdě (SOC), a to buď transportem DOC z vrstvy opadu nebo smícháním částí organické hmoty do povrchových vrstev půdy prostřednictvím půdní fauny (tj. bioturbace). Bioturbace tak může (v některých ekosystémech) podstatně ovlivnit cyklus SOC v půdě, ale její význam a efektivita prudce klesají s hloubkou. Ve srovnání s transportem DOC do hlubších vrstev může být její význam pro dlouhodobé ukládání C minimální (Gross et Harrison, 2019). Oproti tomu vstup C, který je dodáván pod zem prostřednictvím kořenů a mikroorganismů, může být přímější.

Přibližně 40-50 % veškerého uhlíku, který rostliny zachytí pomocí fotosyntézy, je přemístěno do půdy. Zhruba čtvrtina tohoto C je uvolněna do půdního prostředí rostoucími kořeny prostřednictvím rhizodepozice (vyučování nízkomolekulárních organických látek kořeny rostlin). Uhlík pocházející z kořenů přispívá do půdního organického uhlíku (SOC) 1,5 až 10krát více než uhlík z nadzemních částí rostlin a může tvořit až 75 % celkového množství SOC. Ve většině ekosystémů jsou tak primárním zdrojem SOC i DOC kořeny. Průměrná doba setrvání C získaného z kořenů v půdě je více než dvakrát delší než u C získaného z nadzemních částí biomasy, který je často mineralizován již ve svrchních organických vrstvách. C pocházející z kořenů je primárním zdrojem C pro půdní mikroorganismy a jeho podstatná část tak prochází mikrobiálním zpracováním a biotransformací na další mikrobiálně

získané sloučeniny C ještě před zabudováním do SOC. Mikrobiální zpracování zvyšuje rozpustnost a potenciál ochrany organických sloučenin C, které jsou chráněny především abiotickými mechanismy zahrnujícími fyzikální ochranu v půdních mikro- a makroagregátech a minerální sorpci sloučenin DOC (Gross et Harrison, 2019). Tyto procesy ovlivňuje teplota, vlhkost, přítomná flóra a fauna a další vlastnosti ekosystému a půdy, jako např. matečné materiály, textura, mineralogie a pH (Jobbágy et Jackson, 2000). Mezi mechanismy stabilizace SOC patří tvorba půdních **agregátů**. Sorpce rozpuštěných organických sloučenin C (DOC) na minerály probíhá z velké části s jílovou frakcí. Zvláště účinnými sorbenty SOC jsou hydroxidy železa a hliníku (sekundární minerály obsahující hydroxidy železa, resp. hliníku [OH-] a slabě vázaný H₂O) některých jílových separátů. Sorpce minerálů je pravděpodobně hlavním prostředkem ochrany SOC a je důležitá zejména v hlubších vrstvách půdy. Bylo prokázáno, že podíl SOC sorbovaného na minerály se zvyšuje s hloubkou a tvoří většinu organického C uloženého v půdě. Zatímco stáří SOC v povrchové vrstvě půdy závisí především na proměnných klimatu a využití půdy, stáří SOC v hloubce je silněji spojeno s půdním typem. Organický uhlík v hlubokých vrstvách půdy tvoří většinu globálních zásob C v půdě a je většinou starý stovky až tisíce let. Tento SOC je náchylný k rozkladu v období několika desetiletí, pokud dojde ke změnám v podmínkách, za kterých se tento uhlík nahromadil (Gross et Harrison, 2019).

3.3 Ovlivnění lesních ekosystémů extrémními podmínkami

3.3.1 Význam kůrovce pro lesní ekosystémy

Základem stability přirozeného lesa je neustálý dynamický vývoj v prostoru a čase. V centru těchto proměn stojí přirozená narušení prostředí neboli disturbance, která tyto lesy formují a ovlivňují (Havira et Čada, 2018). Velice dobrým příkladem disturbance v přirozených ekosystémech jsou cyklické gradace tzv. lesních škůdců (Kindlmann et al., 2013). Kůrovec, jako přírodní disturbanční činitel, hraje spolu s abiotickými disturbancemi, jako jsou lesní požáry nebo vichřice, zásadní roli při vytváření heterogenity stanovišť. To následně ovlivňuje živé organismy a jejich ekologické interakce v různém rozsahu (Gandhi et al., 2021). Rozsáhlá přemnožení kůrovce mají zásadní dopady na biogeochemické cykly v lesních ekosystémech (Hlásny et al., 2019). Zatímco v hospodářských lesích má kůrovec dalekosáhlé negativní dopady na většinu poskytovaných ekosystémových služeb, v přirozených lesích jsou kůrovcové disturbance často oceňovány, protože přispívají k fungování ekosystémů a vytvářejí různorodější strukturu stromového patra, což v budoucnu vede ke komplexnějším lesům. Kromě toho mají výskyty kůrovce obecně pozitivní vliv na biodiverzitu. Mohou mít však i negativní účinky, jako je snížení populací některých ohrožených druhů a ohrožení poskytování ekosystémových služeb, jako je čistá pitná voda nebo snížením rekreační hodnoty krajiny (Hlásny et al., 2021a). Evropské lesy čelí poslední dobou velkému tlaku, který je způsoben kombinací mnoha antropogenních faktorů - od změny klimatu po znečištění životního prostředí až po nevhodné způsoby hospodaření, které zranitelnost lesů ještě zvyšují (Baldrian, 2017).

Biologie a ekologie kůrovce

Kůrovci patří do rozmanité podčeledi nosatců (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) s celosvětovým rozšířením (Hlásny et al., 2021a). Dospělí kůrovci vyhledávají vhodné stromy, aby se dostali k čerstvému lýku potřebnému pro vývoj larev (Hlásny et al., 2021b). Samci vnikají do kůry, kde si staví malé komůrky ve vnitřní kůře a pomocí vypouštěných feromonů lákají nejen samičky, ale i ostatní samce k hromadnému náletu na již oslabený strom. Po spáření budují samičky dlouhé chodby, podél kterých kladou vajíčka. Larvy se líhnou a vytvářejí si potravní chodbičky daleko od samičí štol. Po kuklení a fázi dospívání se noví jedinci vylíhnou ze stromu a buď se rozptýlí na zimoviště nebo napadnou nové stromy a proces se opakuje (Hlásny et al., 2019). Larvy i nedospělá stádia nově vykuklených brouků se živí a vyvíjejí do dospělosti ve floému (lýko stromu), odkud vyžíráním a tunelováním likvidují hlavní borku (Hlásny et al., 2021a). To je pro stromy obvykle fatální, protože stovky současně útočících brouků ničí vnitřní kůru a narušují transport živin ke kořenům. Brouci také infikují stromy mírně fytopatogenními houbami a bakteriemi. Tyto modráskové houby a další mikroorganismy mohou broukům pomáhat tak, že poskytují larvám živiny, chrání je před patogeny a zvyšují jejich toleranci vůči nízkým teplotám. Také zvyšují schopnost brouků překonávat obranu stromů tím, že metabolizují jejich obranné chemické látky. Houby zároveň blokují transport vody v bělí stromů (Hlásny et al., 2021a). Kůrovci mají také řadu přirozených nepřátel, jako jsou predátoři (především datlové, brouci, mouchy, roztoči), parazité (vosy, háďátka) a patogeny. Ti během vývoje a šíření kůrovce usmrcejí část každé generace (Hlásny et al., 2019).

Převážná většina druhů kůrovců se rozmnožuje pouze v odumřelých stromech, hraje cennou roli v koloběhu živin a slouží jako potrava pro ostatní živočichy. Několik druhů (v Evropě především kůrovec smrkový *Ips typographus*) však kolonizuje stresované a odumírající stromy a jakmile jejich populace vzroste, začnou masově napadat i velké množství zdravých stromů. Tyto druhy jsou pro lesnictví nejzávažnější a mají celkově negativní jak sociální a ekonomické, tak ekologické dopady (Hlásny et al., 2019). Životní strategie kůrovců jsou úzce spjaty s jejich hostitelskými stromy. Běžně jsou schopny se rozmnožovat pouze v jednom rodu stromů a mohou využívat strom pouze jednu nebo dvě generace, než se zdroje v kůře vyčerpají. Stromy mají propracovanou chemickou, anatomickou a fyziologickou obranu, která jim umožňuje po většinu času odolávat útokům kůrovců. Příkladem obrany stromů jsou nekrotické léze, které se tvoří kolem napadení broukem ve floému v kombinaci s produkcí terpenů a dalších toxických chemických látek a tok pryskyřice. Tyto obranné mechanismy mohou být pro dospělé brouky, jejich potomstvo a houbové společníky brouků smrtelné (Hlásny et al., 2019). Obráně se mohou vyhnout tak, že vstupují pouze do stromů, které jsou již mrtvé, jako jsou stromy poškozené větrem, nebo do stromů, které jsou vystaveny silnému fyziologickému stresu, např. v důsledku sucha, napadení kořenů, stísněnosti, stáří nebo defoliace. Takto stresované stromy nejsou dostatečně silné nato, aby se napadení ubránily (Hlásny et al., 2019).

Vliv klimatických podmínek

Rychlost vývoje brouků a někdy i počet generací za rok se zvyšuje s teplotou a očekává se, že se bude zvyšovat v reakci na změnu klimatu (Hlásny et al., 2019). Teplé počasí bez srážek během jarních a letních měsíců může způsobit časnější rojení, významně urychlit vývoj nedospělých stadií a umožnit tak dokončení dalších generací brouků za rok (Doležal, 2013). Teplé a mírné zimy zase snižují úmrtnost přezimujících lýkožroutů (Hlásny et al., 2021a). Doležal (2013) ale uvádí, že mírná zima může přezimujícím lýkožroutům ublížit více než dlouhodobě nízké teploty. Tělo lýkožrouta je na nízké teploty totiž velice dobře přizpůsobeno. Produkuje látky zastavující mrznutí, takzvané kryoprotektory, díky nimž dokáže přežít i velmi nízké teploty pod bodem mrazu. Kromě toho má lýkožrout další adaptace, které mu pomáhají přežít při nízkých teplotách. Tato přizpůsobení ale mohou být významně narušena během nezvykle teplých zim, kdy dlouhodobé teploty nad bodem mrazu znamenají vyšší energetické výdaje. Brouci musí doplňovat energii občasným žírem, který je ale limitován stavem lýka v místech přezimování (Doležal, 2013).

Změna klimatu umožňuje šíření brouků do vyšších nadmořských výšek a zeměpisných šířek, a tak zvyšuje jejich biotop. Zvyšuje také pravděpodobnost extrémních jevů, jako jsou vichřice, požáry nebo sucho (Hlásny et al., 2021b). Zejména sucho v rámci oteplování klimatu bude dále stresovat stromy a povede ke zhoršené obraně hostitele a úspěšnější kolonizaci a reprodukci lýkožroutů. Oblasti, ve kterých dochází ke kombinaci teplých a sušších podmínek, tak mohou být vystaveny obzvláště silnému populačnímu napadení (Gandhi et al., 2021).

Faktory podporující masové výskyty kůrovce

Nabídka náchylných hostitelských stromů je klíčovým faktorem, který určuje schopnost populací kůrovce překročit práh epidemie a přejít z endemické úrovně na úroveň ohniska. Specifickými spouštěči epidemií kůrovce mohou být například rozsáhlé větrné polomy, které mohou poskytnout velké množství nechráněného rozmnožovacího materiálu. Dále je to především velké sucho nebo stáří porostu, které mohou snížit odolnost stromů, a způsoby hospodaření, které podporují rozmnožování brouků (Hlásny et al., 2019). Lýkožrout smrkový *I. typographus* je primárním ohniskovým druhem kůrovců v Evropě a jeho hlavním hostitelem je smrk ztepilý (Hlásny et al., 2021a). Ve střední Evropě byl smrk ztepilý rozsáhle vysazován mimo areál svého původního rozšíření na úkor jiných, převážně původních listnatých dřevin, a to pro jeho dobrý růst a příznivé technické vlastnosti (Hlásny et al., 2021b). Vznikly tak rozsáhlé plochy tzv. sekundárních lesů, které vykazují stále větší problémy se zdravím a vitalitou a jsou náchylné k různým disturbancím, z nichž nejvýznamnější jsou vítr, kůrovec a sucho. Tuto situaci dramaticky zhoršily klimatické změny, které ještě více narušily obranyschopnost stromů a zvýhodnily kůrovce. Homogenní struktura většiny sekundárních lesů tyto vlivy umocňuje a usnadňuje rozmnožování a šíření kůrovce (Hlásny et al., 2019).

Ovlivnění lesních ekosystémů

Výskyt kůrovce má hluboké a dlouhodobé dopady na lesní ekosystémy. Tyto dopady jsou stejně proměnlivé jako prostorové měřítko narušení kůrovcem, od usmrcení jednotlivých stromů až po narušení celé krajiny (Hlásny et al., 2019). Zahubení hostitelských stromů způsobuje změny ve vodních poměrech, ukládání uhlíku a koloběhu živin v lesích (Edburg et al., 2012). Lýkožrouti přednostně napadají a usmrcují hostitelské stromy s větším průměrem, přičemž stromy s menším průměrem a podrostovou vegetaci ponechávají nezasázeny. Když je strom napaden, brouci vnesou do xylému již zmiňované patogenní houby, které snižují a nakonec znemožní transport vody kmenem. Na základě této skutečnosti dochází k poklesu fotosyntézy kvůli snížené schopnosti listů přijímat CO₂, což vede k nedostatečnému příjmu uhlíku. Nakonec, stromy odumírají buď kvůli tomuto nedostatku uhlíku, selhání vodního systému nebo kombinaci obou problémů (Edburg et al., 2012).

Snížená vodivost v napadených stromech vede i k menšímu příjmu dusíku. Po úspěšném napadení kůrovcem se snižuje průchodnost stomat (otvorů na listech) stromů (Edburg et al., 2012). Tato reakce je stejná jako reakce stromů na sucho - stomatální vodivost a hydraulika rostlin jsou úzce propojeny (Gandhi et al., 2021). Pokud odumře více stromů v porostu, vlivy se rozšíří na úroveň ekosystému (Edburg et al., 2012). V důsledku snížené spotřeby vody stromy se zvyšuje dostupnost vody v půdě i její odtok, z půdy se sníží výpar a poklesne její teplota. To hraje klíčovou roli ve spojení mezi biogeofyzikálními a biogeochemickými procesy - např. růstem a rozkladem rostlin (Edburg et al., 2012). Tyto změny spolu se snížením příjmu živin stromy, počátečním odumíráním kořenů a přísunem opadu relativně bohatého na N vedou k vyšší dostupnosti minerálního dusíku v půdě (Edburg et al., 2012). Ohniska kůrovce však mohou také vyvolat ztráty dusíku ze systému, např. ve formě vyplavování dusičnanů (Hlásny et al., 2019).

Opad jehličí může také změnit načasování odtoku vody, protože dochází ke snížení intercepce korun stromů. Otevřenější koruny také umožňují, aby se do podrostu dostalo více slunečního světla a srážek. Tyto změny zvyšují rychlost tání sněhu, sublimace a výparu na povrchu půdy (Gandhi et al., 2021). Protože rozklad a mikrobiální příjem N závisí na teplotě a vlhkosti půdy, je koloběh C a N silně závislý na výše uvedených změnách struktury koruny a koloběhu vody. Zvýšený přísun organické hmoty z opadu jehličí a z odumřelých kořenů pravděpodobně vede ke zvýšené dekompozici (Edburg et al., 2012). Kvůli sníženému příjmu uhlíku v důsledku odumírání stromů a jeho zvýšené ztrátě z podrostu a půdy v důsledku zvýšené aktivity dekompozitorů epidemie snižují množství uhlíku uloženého v lesních ekosystémech po dobu několika desítek let (Gandhi et al., 2021).

Tyto přímé dopady na abiotické prostředí často charakterizují několik prvních let po napadení broukem. Následně kumulativní účinky vody, světla a živin podnítí sukcesi rostlin, která zase může nasměrovat toto prostředí k jiným podmínkám. Zatímco zvýšené množství slunečního světla v korunách stromů bude pravděpodobně přetrvávat po dlouhou dobu, s růstem přeživších stromů a podrostových rostlin se změní mikroklima v jejich okolí. Dostupnost vody v prvních letech po vypuknutí epidemie může podpořit růst přeživších stromů a

podrostových rostlin a dodatečná transpirace může v podstatě nahradit množství vody ztracené z napadených stromů. Během krátké doby se tedy koloběh vody vrátí do rovnováhy podobné stavu před napadením (Gandhi et al., 2021).

Výskyt kůrovce běžně vede k nárůstu obnovy stromů, keřů a bylinných společenstev v prvních několika letech nebo desetiletích po narušení a podněcuje výrazné zvýšení celkové obnovy biomasy. Stejně tak může být podpořena celková diverzita zasaženého ekosystému (Gandhi et al., 2021). V oblastech, kde lesní hospodaření v minulosti výrazně změnilo druhové složení stromů, může přemnožení kůrovce podporovat vývoj druhové skladby, která lépe odpovídá místním podmínkám. Výskyt kůrovce tak může podpořit heterogenitu lesní krajiny. Zvýšení dostupnosti světla a velké množství mrtvého dřeva je prospěšné pro značnou část lesních organismů. V důsledku toho mnoho druhů, včetně některých významných druhů z červeného seznamu, reaguje na kůrovcové disturbance pozitivně. Nicméně to, jak kůrovcová ohniska ovlivní jednotlivé druhy, silně závisí na jejich nárocích na stanoviště a životní strategii, přičemž jsou uváděny jak pozitivní, tak negativní účinky. Pozitivní účinky kůrovcových disturbance na biodiverzitu mohou být však výrazně negovány asanační těžbou (Hlásny et al., 2019).

Epidemie kůrovce v Evropě se zintenzivňují již více než dvacet let, ale nedávný nárůst úmrtnosti smrků v několika evropských zemích, s epicentrem v České republice, byl bezprecedentní. Epidemii vyvolalo extrémně suché klima posledních let, které nahradilo roli větru jako notorického spouštěče epidemie ve střední Evropě. Tento nebývale velký rozsah kůrovcové kalamity v evropských zemích způsobil i obrovské asanační zásahy (Hlásny et al., 2021b).

3.4 Kalamitní těžba

3.4.1 Vliv kalamitní těžby na půdní uhlík

Těžba biomasy představuje zásah do lesního ekosystému, při kterém je povrch půdy zpravidla narušen či dočasně změněn a který zásadně mění jak fyzické, tak biologické charakteristiky půdy (Binkley et Fisher, 2013). Proces těžby obvykle zahrnuje ve větší či menší míře odstranění porostu, což vede ke změnám v mikroklimatu a vlhkostním režimu stanoviště (Hume et al., 2017). Těžba způsobuje narušení povrchové vrstvy půdy a přípravou půdy pro novou výsadbu zase většinou dochází k promíchání nadložní a minerální vrstvy. Tento proces má za následek zvýšení aktivity půdních organismů, které pak může vést k urychlenému uvolňování CO₂ do atmosféry prostřednictvím respirace (Binkley et Fisher, 2013). Zásahy do lesního ekosystému mají mnohostranné důsledky pro bilanci uhlíku (C) v půdě. Nejenže dochází ke změně množství a přísunu detritického C, ale také se mění složení půdních mikrobiálních společenstev a jsou ovlivňovány klimatické podmínky, které regulují rostlinné a mikrobiální procesy. Odstraněním vegetace dochází k proměně mikroklimatu,

mění se vzájemné interakce mezi rostlinami a půdou a tím i schopnost lesních půd akumulovat uhlík a další prvky (Hume et al., 2017).

Konkrétně, odstranění nadložní vrstvy půdy v důsledku těžby způsobuje nárůst teploty půdy, což může zrychlit rozklad organické hmoty. Toto zrychlení rozkladu může vést k intenzivnější heterotrofní respiraci, což znamená vyšší uvolňování uhlíku do atmosféry. Kromě toho, může dojít i ke zvýšenému vyplavování rozpuštěného organického uhlíku (DOC) a dusíku, stejně jako k uvolnění amoniaku (NH_4^+) a dusičnanů (NO_3^-), což má další dopady na chemickou rovnováhu a uhlíkový cyklus v půdním prostředí. Tímto způsobem těžba biomasy ovlivňuje nejen přímou uhlíkovou bilanci, ale také širší ekologické procesy v lesních ekosystémech, což má dalekosáhlé důsledky pro udržitelnost a funkčnost těchto systémů (Hume et al., 2017).

Pochopení dopadu lesní těžby je pro udržitelné hospodaření v lesích zásadní, přesto však přetrvává mnoho nejasností ohledně toho, jak těžba ovlivňuje dynamiku prvků v půdě (Hume et al, 2017). Rozvoj bioenergetiky jako udržitelnější alternativy k fosilním palivům způsobil v posledních desetiletích zvýšený tlak na lesy po celém světě (Clarke et al, 2020). Při konvenční těžbě dřeva (těžba pouze kmene včetně prořezávky pouze kmene, SOH) se v lesích ponechávají větve, vrcholky a pařezy. Intenzivní těžební metody, jako je těžba celých stromů s následným odstraněním těžebních zbytků (WTH) nebo dokonce i s odstraněním pařezů (WTH+S), způsobují odvážení velkého množství živin z lesních lokalit ve formě rostlinných zbytků. To může vést k významnému úbytku prvků z půdy (Hume et al, 2017), což může mít důsledky pro fungování lesního ekosystému (Clark et al, 2020).

3.4.2 Porovnání případových studií

Výsledky mnoha světových studií dokazují, že těžba lesů měla komplexní vliv ať už na celkovou zásobu prvků v půdě nebo jejich poměry a ovlivnila jejich koncentrace. Vliv těžby se lišil v závislosti na tom, zda byly hodnoceny horní (organický horizont) nebo hlubší (minerální) vrstvy půdy, lišil se dle intenzity těžby a byl různý pod různým druhem porostu. Rozsáhlá analýza Clarke et al. (2020) se zaměřovala na účinky různých způsobů těžby v jehličnatých lesích severského regionu na lesní a minerální půdu. Porovnávala dopady těžby pouze kmene (SOH), kdy se namíste zanechávají tzv. těžební zbytky, jako jsou větve, vrcholky stromů a pařezy s dopady celostromové (WTH) těžby nebo prořezávky, kdy se zužitkují veškeré posttěžební zbytky a celostromové těžby s následným odstraněním i pařezů (WTH + S).

Výsledky této analýzy potvrzují, že všechny intenzivní způsoby těžby (WTT, WTH, WTH + S) vedly k významnému snížení zásoby půdního organického uhlíku (SOC) a snížení celkových zásob N ve svrchních vrstvách lesní půdy. Tím částečně vyvrací závěry několika starších studií. Například studie Hume et al. (2018) uvádí, že celkové zásoby uhlíku (C) v lesní a minerální vrstvě půdy zůstávají různou intenzitou těžby z velké části neovlivněny. Clarke et al. (2020) dále potvrzuje, že došlo k většímu snížení koncentrací živin a pomalejšímu růstu při intenzivních způsobech těžby. Tyto účinky se nejvíce projevíly v organických horizontech (FF). Méně pak v minerální půdě, kde byly průměrné zásoby nebo

koncentrace SOC nižší (Clarke et al., 2020), nicméně Hume et al. (2017) uvádí, že se koncentrace C a N v minerální půdě se po této metodě zvýšily.

Ze všech půdních vrstev se v organické vrstvě s rostoucí intenzitou sklizně biomasy nejvíce snižovaly zásoby SOC a TN (Clarke et al., 2020). V této vrstvě měla těžba negativní dopad i na koncentrace C, N a P a také snížila poměr C:N v této vrstvě. Největší negativní vliv na koncentrace C a N v této vrstvě měla metoda WTH (Hume et al., 2017).

V organické vrstvě bylo po WTH výrazně nižší i pH (průměrně o - 2 %). To se shodovalo s významným zvýšením výměnné půdní acidity (průměrně o 16 %) v této vrstvě a významným snížením bazické saturace (průměrně o - 9 %). Lesní půda byla tedy na plochách WTH ve srovnání s plochami SOH kyselejší (pokles pH a BS, nárůst EA).

V mnoha obhospodařovaných lesích dochází ke složitým narušením, například k předepsanému vypalování lokality po těžbě nebo k asanační těžbě po požáru (HF) (Hume et al., 2017). Takto složené disturbance mohou ovlivnit koncentrace a zásoby prvků v půdě výrazněji než samotná těžba nebo požár (Hume et al., 2017). Pokud rozdělíme dopady různých intenzit těžby, pak těžba s následným vypalováním (HF) měla na zásoby C a N v lesní půdě největší vliv - výrazně snížila jejich zásoby v této vrstvě půdy.

Studie se shodují na klesajícím účinku intenzivních těžebních metod s rostoucí hloubkou půdy. Těžba má obecně větší vliv ve vrchních vrstvách půdy než v podpovrchových, kde zpravidla nebyly zjištěny žádné účinky (Hume et al., 2017). Ani analýza Clarke et al. (2020) neprokázala, že by způsob těžby měl vliv na organické horizonty, u kterých nebyly zjištěny žádné účinky.

Studie potvrzuje hypotézu, že vliv intenzivní celostromové těžby je silnější v teplejším klimatu. V dynamice půdních prvků hrála roli také doba od těžby - rozdíly mezi účinky různých typů těžby v organické vrstvě (FF) a svrchní vrstvě půdy se s časem obecně snižovaly, ale pravděpodobně přetrvávaly několik desetiletí. Koncentrace ve svrchní vrstvě půdy na intenzivně sklizených plochách a na plochách SOH se k sobě v časovém rozpětí 37 let nijak významně nepřiblížily, což naznačuje, že k obnově této vrstvy půdy je zapotřebí delší doba. Výsledky studie také naznačily, že některé půdní živiny se mohou s časem od sklizně obnovovat rychleji než jiné. Rozdíl v počáteční zvýšené kyselosti se časem snížil (Clarke et al., 2020).

4 Metodika

Tato práce je zpracovávána v rámci projektu NAZV QK22020217 „Změny v lesních půdách po kalamiční těžbě - vliv odlesnění na sekvestraci uhlíku, bilanci živin a mobilitu rizikových prvků“, na kterém se podílejí VULHM, Mendelu a ČZU. Já jsem se podílela na odběrech, zpracování a analýzách půdních vzorků (zejména pH a DOC).

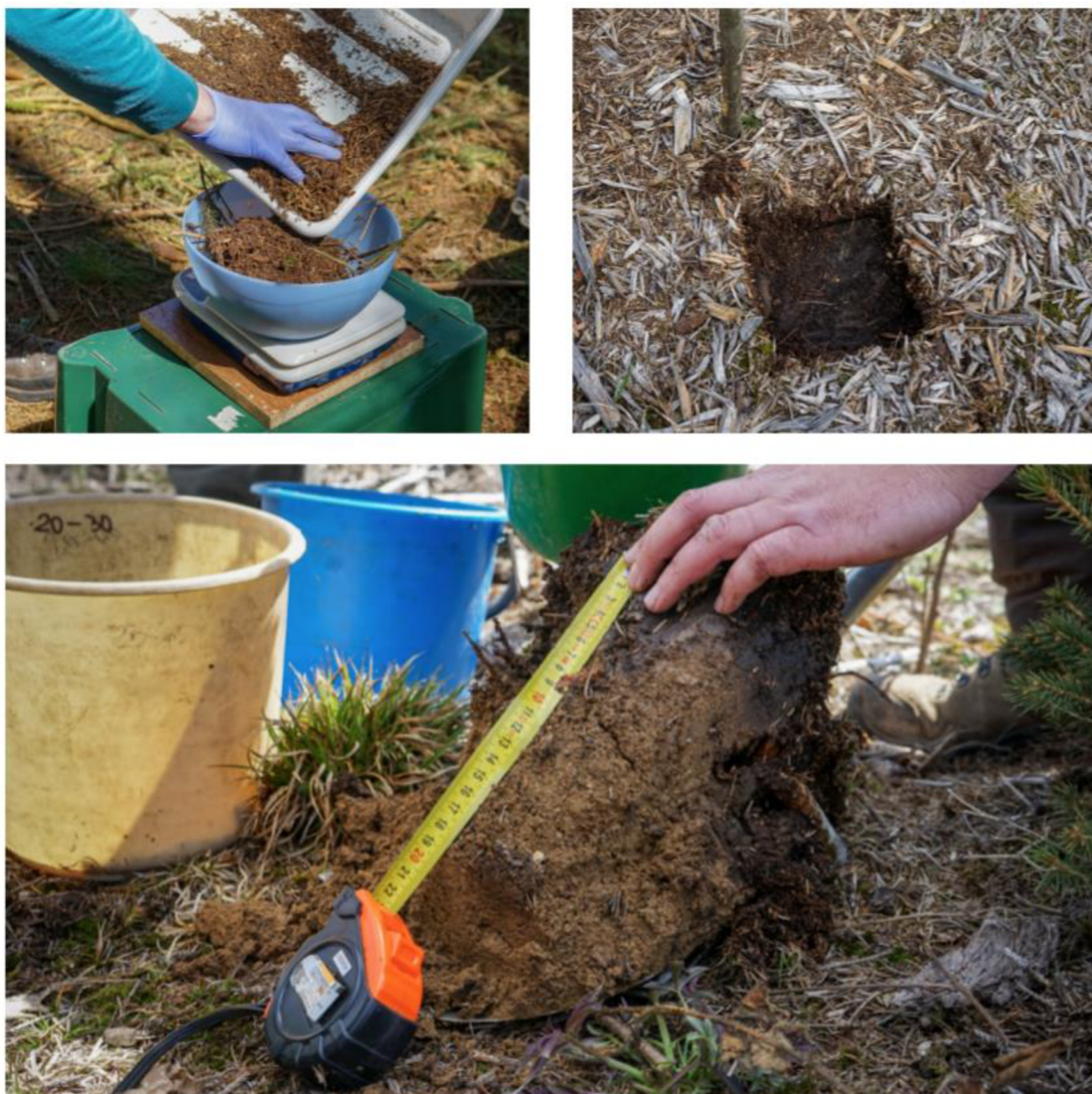
4.1 Odběry vzorků

Odběry půdních vzorků probíhaly na plochách I. úrovně mezinárodního monitoringu zdravotního stavu lesů ICP Forests, kde byly lesní porosty smýceny v důsledku kůrovcové kalamity. Lokality se nacházely v průměrné nadmořské výšce 600 m. n. m. s různým geologickým podložím, uvedeným v tabulce 1. Odběry probíhaly v období od května do listopadu v roce 2022 a 2023.

Tabulka 1: Odběrné lokality a jejich nadmořská výška, půdotvorný substrát a lesní typ

Lokalita	Nadmořská výška (m. n. m.)	Datum odběru vzorku	Půdotvorný substrát	Lesní typ
Velká Bíteš	532	2023	porfyroblastická, muskovitická ortorula	4S1
Nová Brtnice	642	2023	pararula	5S1
Rytířsko	534	2022	pararula	5B7
Nové Valteřice	686	2022	slepence, brekcie, křemenné pískovce	5S1
Bítovány	639	2022	pararula	5B1
Kuničky	599	2022	zbrídlíčnatělý biotitický granodiorit	4S1
Černá hora	506	2022	šedý, biotitický granodiorit	4S1

Pro porovnání množství organického uhlíku v lesní půdě mezi plochami kalamičních holin a plochami zachovalého porostu byly odebrány vzorky půdy ze sedmi lokalit (obr. 1). Na těchto lokalitách byl uplatňován rozdílný management těžebních zbytků, jako je úklid klestu nebo drcení, případně frézování klestu. Na každé lokalitě byly vybrány 1 – 2 plochy k odběru vzorků a obdobně byly tyto plochy vybrány v kontrolních sousedních smrkových porostech. Na každé ploše byla odebrána svrchní organická vrstva půdy (horizonty L, F a H) pomocí rámečku o rozměrech 25 x 25 cm. Odstraněny byly kořeny a klest o průměru větším jak 2 cm. Odběr se uskutečnil vždy v pěti opakováních a z této odebrané organické hmoty byl vytvořen směsný vzorek. Směsné vzorky byly souběžně odebrány i z minerální půdy z hloubek 0–10 cm, 10–20 cm a 20–30 cm a to jako směsný vzorek vždy z pěti bodů.



Obrázek 1. Odběry vzorků na studovaných lokalitách.

4.2 Laboratorní analýzy

Vzorky byly rozděleny na dvě části dle způsobu uchování a dalšího zpracování. První část vzorků byla vysušena pro metody analýz v suchém a přesátém stavu, druhá část vzorků byla uchována v čerstvém stavu (zamražena) pro stanovení vodou extrahovaného organického uhlíku (WEOC).

4.2.1 Analýza suchých vzorků

Vzorky byly v laboratoři vysušeny při 40 °C a větší části rostlinných a živočišných zbytků byly separovány a odstraněny. Následně byly homogenizovány, přesáty přes síto s velikostí ok 2 mm a upraveny na analytickou jemnost. Tyto vzorky byly použity pro stanovení celkového organického C. Celkový obsah C (Ctot) byl stanoven pomocí elementárního analyzátoru LECO (Německo) v laboratořích VULHM.

4.2.2 Stanovení množství vodou extrahovaného organického C

U zamražených půdních vzorků byla provedena extrakce deionizovanou vodou (vodivost $< 0,055 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ a současně $< 2 \text{ ng TOC L}^{-1}$ a Crystal Adrona). Do 50 ml centrifugačních PE lahviček byl odvážen 1 g vzorku u nadložního organického horizontu FH a 4 g vzorku u minerálních horizontů hloubky 0 – 10, 10 – 20 a 20 – 30 cm. Lahvičky byly uzavřeny a protřepány horizontálně po dobu 60 minut (125 kmitů/min) na reciproční třepače při stabilní laboratorní teplotě. Suspenze byla odstředěna na centrifuze po dobu 10 minut na 4000 ot./min. Následně byly vzorky přefiltrovány přes nylonový membránový filtr 0,45 μm (Cronus Membrane Filter Nylon 0,45 μm , UK). Pomocí pH metru (pH metr inoLab pH Level 1 WTW, Německo) byla zjištěna hodnota pH ve vodném extraktu.

Stanovení organického uhlíku bylo provedeno spektroskopicky po oxidaci chromsírovou směsí (WEOCo). Nejprve byly připraveny standardy bezvodé glukózy (p.a., Lach-Ner, ČR), ze které byly zhotoveny vodné roztoky o koncentracích 0-50 $\text{mg C}\cdot\text{l}^{-1}$. Následně byly do silnostěnných skleněných zkumavek pipetovány 2 ml vzorku a přidány 3 ml chromsírové směsi. Chromsírová směs byla připravena z 10 ml roztoku 25 $\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ dichromanu draselného, 25ml deionizované vody a 73ml 95% kyseliny sírové. Zkumavky byly poté uzavřeny víčkem, intenzivně protřepány a vloženy do sušárny zahřáté na teplotu 135 °C, kde zůstaly 45 minut. Poté byly vzorky vyjmuty a po vychladnutí a opětovném intenzivním protřepání byla měřena absorbance při 340 nm na UV/VIS spektrofotometru 8453 značky Hewlett Packard (USA). Množství vodou extrahovatelného organického uhlíku bylo odečteno z kalibrační křivky (Tejnecký et al., 2014).

4.3 Zpracování dat

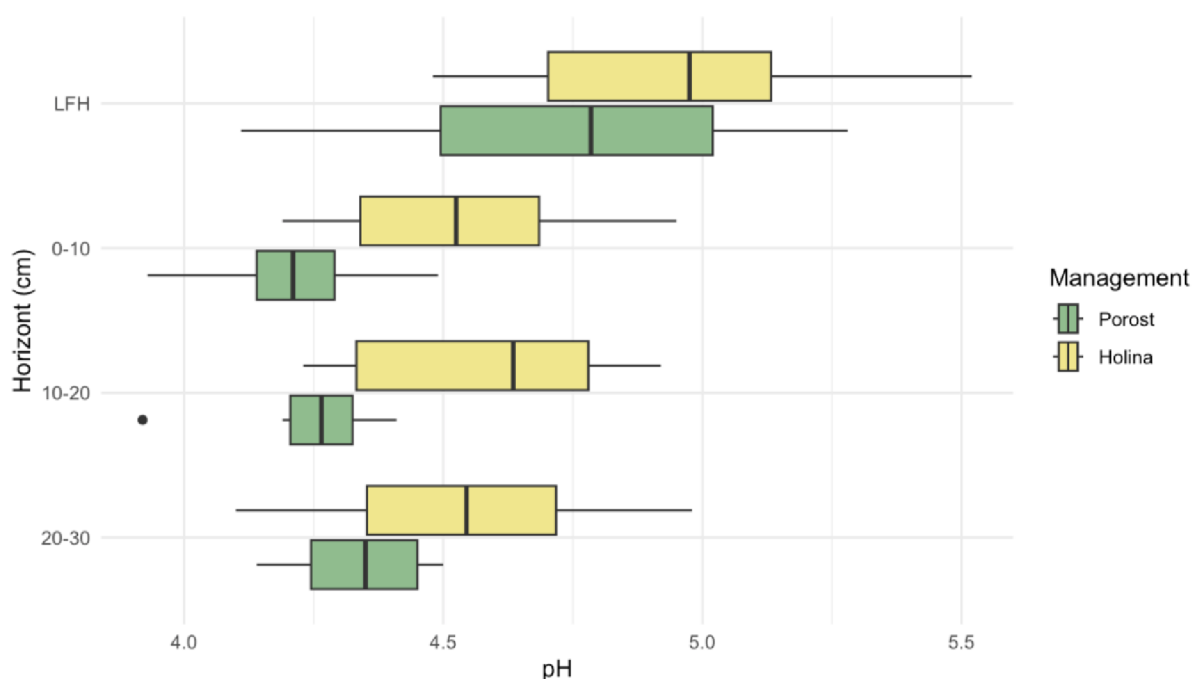
Získané hodnoty byly testovány pomocí statistického programu R, Rstudio verze 2023.09.1+494. Data byla zpracována vícefaktorovou analýzou rozptylu (ANOVA), kde byl porovnáván vliv managementu (holina vs. stojící porost) a půdních horizontů (LFH, 0–10 cm, 10–20 cm a 20–30 cm) na získané hodnoty, tedy pH, DOC a celkový C. U všech těchto hodnot byl sestaven model typu aov s interakcemi, kde získané hodnoty závisely na typu managementu ovlivňovaného druhem horizontu. Model byl sumarizován a byla aplikována funkce Anova druhého typu. Získané výsledky byly posuzovány dle p hodnoty se stanovenými nulovými hypotézami, kdy za statisticky významné byly pokládány hodnoty na hladině pravděpodobnosti $p < 0,05$. Dále byly otestovány rezidua testem normality a tyto i celkové výsledky byly interpretovány graficky. U všech dat byly také stanoveny základní hodnoty popisné statistiky, jako je minimum, maximum, průměry, směrodatné odchylky a počty měření.

5 Výsledky

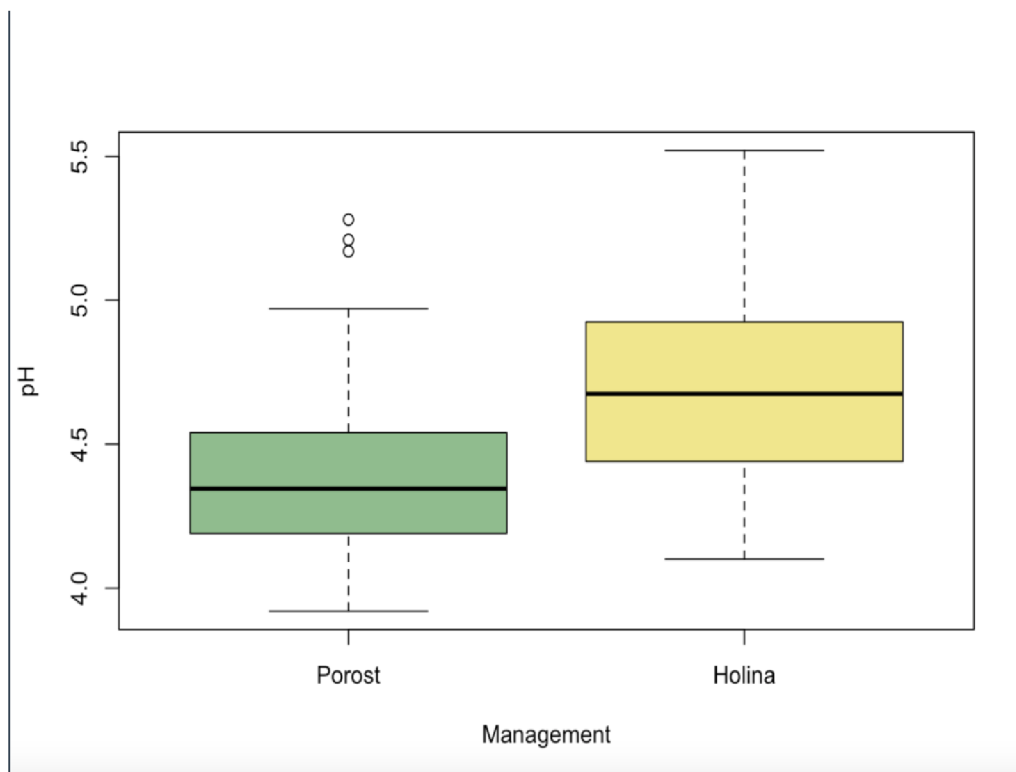
5.1 Hodnoty pH

Na vybraných stanovištích bylo pH půd silně kyselé a pohybovalo se v rozmezí od 3,92 po 5,52. Nejvyšší hodnoty pH byly naměřeny v horizontu LFH jak v původních porostech, tak na kalamitních holinách, ale pH holin celkově převyšovalo pH v porostech. V ostatních horizontech hodnoty pH narůstaly s hloubkou půdního profilu od vrstvy 0-10 cm. Nejvyšší průměrné pH bylo naměřeno v horizontu LFH na managementu holin (4,95). Nejnižší průměrné pH bylo naměřeno v horizontu hloubky 0-10 cm na managementu stávajících porostů (4,2). Celkový počet měření hodnot pH byl 82, z toho 48 na managementu holin a 34 měření bylo provedeno na půdních vzorcích u managementu stávajících porostů.

Hladina významnosti u faktoru management pro hodnoty pH byla statisticky významná i na hladině významnosti $< 0,001$ ($p < 0,001$). Vzhledem k tomuto výsledku se dá říci, že management má na dané lokalitě výrazný vliv na hodnoty pH půdy. Ještě nižší hodnotu analýza prokázala u faktoru horizontů ($p < 0,001$), což dokládá velmi výrazný vliv půdních horizontů na hodnoty pH. Na druhou stranu vzájemný vliv mezi managementem a horizonty nebyl statisticky významný ($p = 0,697$). Tato zjištění shrnuje obrázek 2. Obrázek 3 pak přehledně porovnává rozdíly průměrných hodnot mezi plochami holin a plochami se zachovalým porostem.

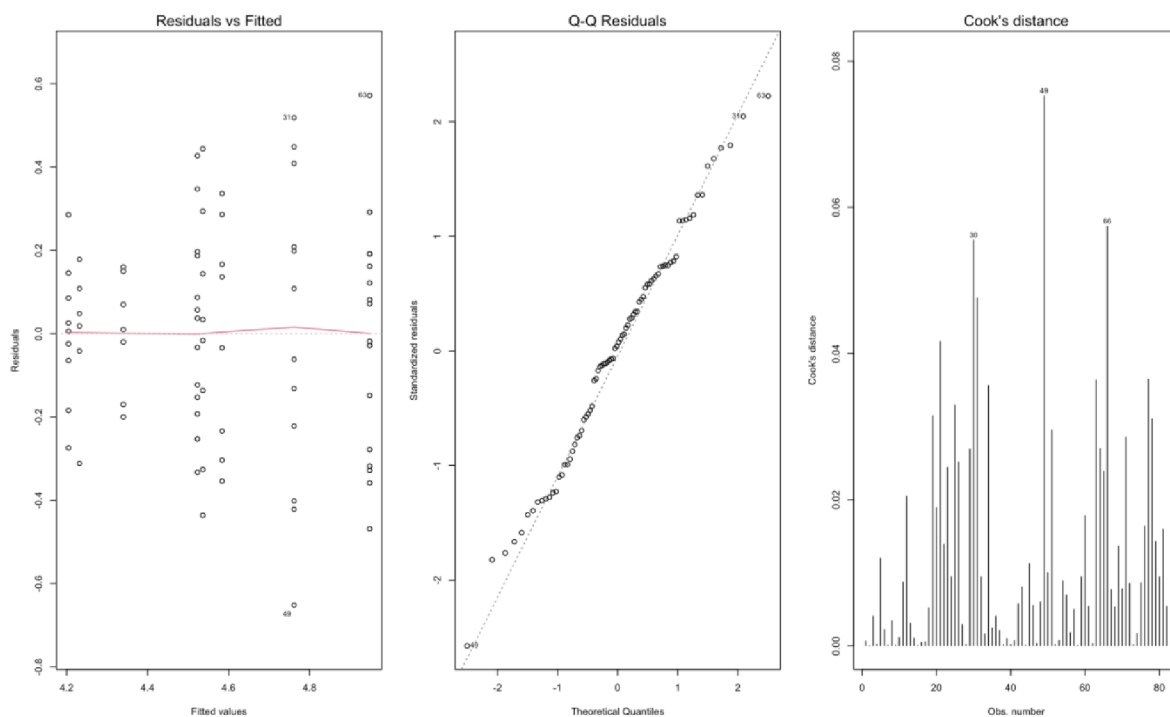


Obrázek 2. Boxplot - distribuce hodnot pH dle půdních horizontů a typu managementu (n = 82).



Obrázek 3. Porovnání hodnot pH bez vlivu horizontů na lokalitách holin a porostů (n = 82).

Test normality potvrdil normální rozdělení reziduí, použitá analýza je tedy v souladu s normalitou. Obrázek 4 pak shrnuje předpoklady pro zvolenou analýzu – tedy normalitu chyb, jejich nezávislost a rozptyl. Kvantilový graf potvrzuje normalitu reziduí a Cookovy distance zobrazují odlehle hodnoty měření.



Obrázek 4. Grafické znázornění testu předpokladů pro analýzu rozptylu pro veličinu pH (n = 82).

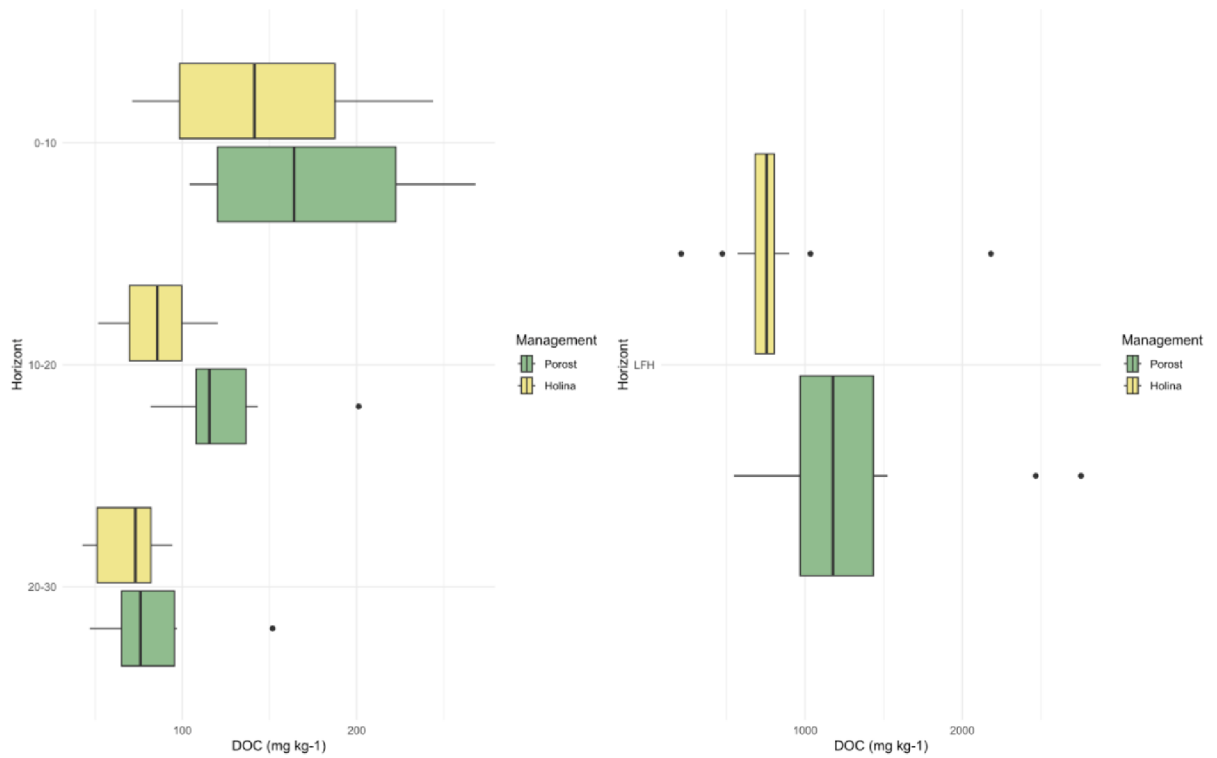
5.2 Vodou extrahovaný organický C

Naměřené hodnoty DOC se pohybovaly od $42,6 \text{ mg kg}^{-1}$ do 2754 mg kg^{-1} . Nejvyšší průměrné množství DOC bylo obecně stanoveno v LFH horizontech, nejvíce na lokalitách se zachovalým porostem (1333 mg kg^{-1}). Nejnižší průměrné množství bylo naměřeno na lokalitách po těžbě – tedy managementu holin v půdních horizontech hloubky 20-30 cm ($68,3 \text{ mg kg}^{-1}$). Průměrné hodnoty na lokalitách původních porostů byly celkově vyšší než hodnoty na lokalitách holin. Množství DOC se zřetelně snižovalo s hloubkou půdního profilu. Pro stanovení DOC bylo provedeno celkově 81 měření, 34 na plochách zachovalého lesního porostu a 47 na holinách.

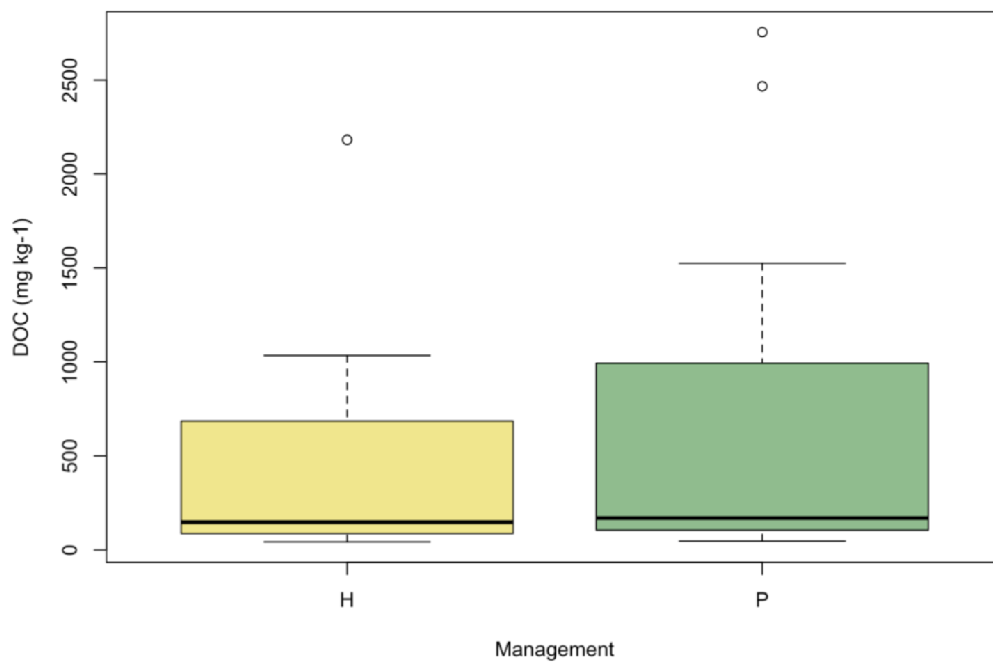
Velmi nízká hladina významnosti ($p < 0,001$) prokázala výrazný vliv půdních horizontů na hodnoty DOC a i ovlivnění managementem se prokázalo jako statisticky významné, a to na hladině významnosti 0,01 ($p = 0,005$). U hodnot DOC se prokázalo i vzájemné ovlivnění managementu a půdních horizontů jako statisticky významné ($p = 0,015$).

Pro lepší přehlednost byl souhrnný graf hodnot rozdělen na dva, kdy jsou hodnoty zobrazeny zvlášť pro horizont LFH a zvlášť pro organické horizonty (obr. 5). Celkově pak naměřené hodnoty porovnává obecnější obr. 6, který porovnává hodnoty DOC jen mezi managementem holin a porostů. U grafického zobrazení parametrů normality byla u kvantilového grafu

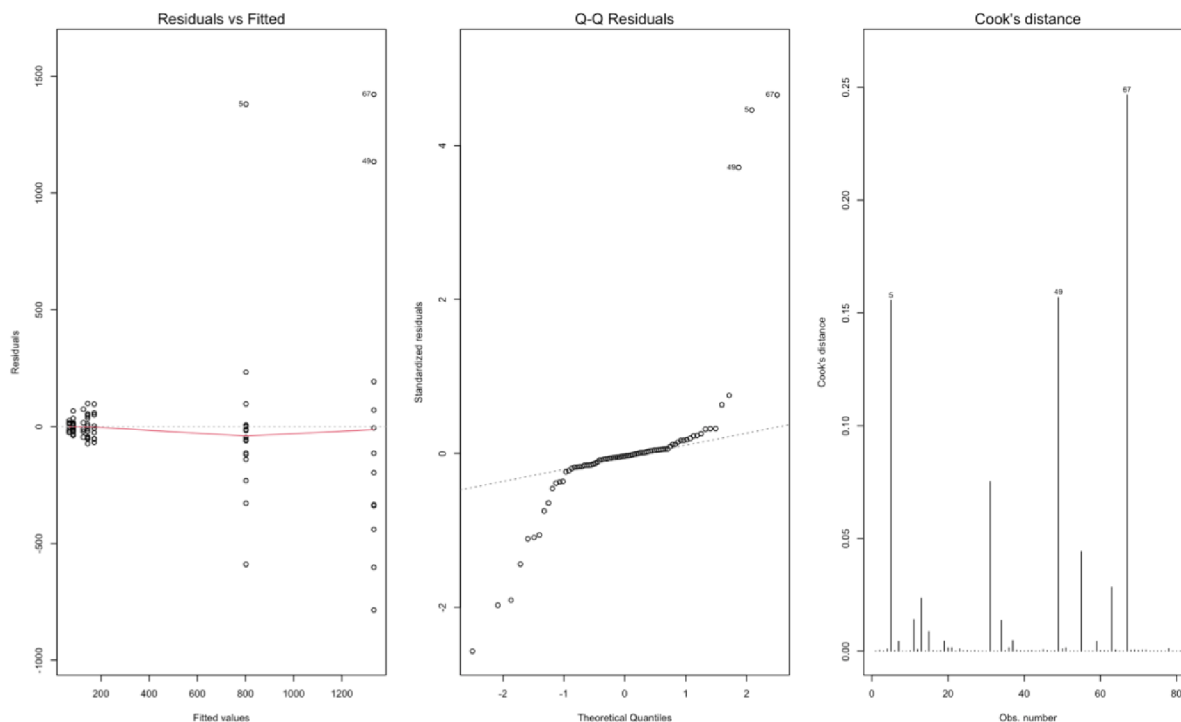
výrazně porušena normalita na obou koncích grafu a i test normality nepotvrdil normální rozdělení reziduí (obr. 7).



Obrázek 5. Distribuce vodou extrahovatelného organického C dle půdních horizontů a managementu. Nalevo porovnání v minerálních horizontech, napravo v horizontu LFH (n = 81).



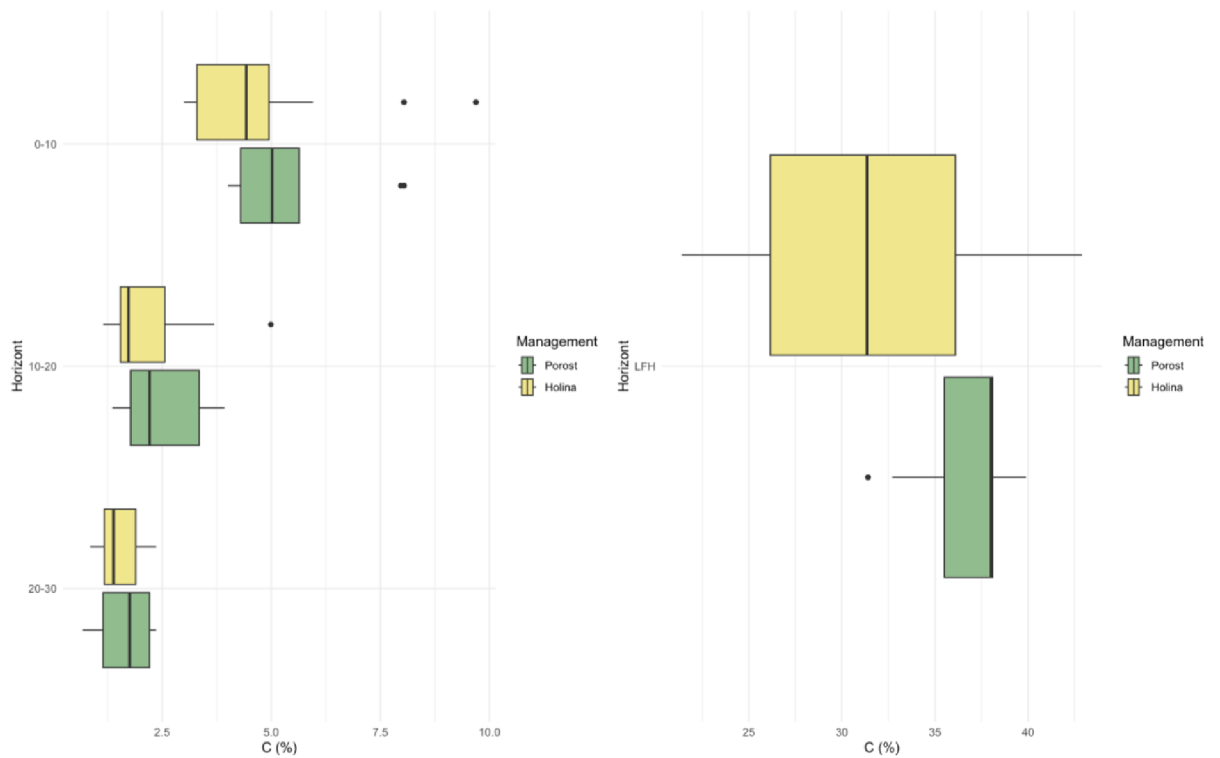
Obrázek 6. Porovnání hodnot DOC ve všech horizontech mezi holinami a porosty (n = 81).



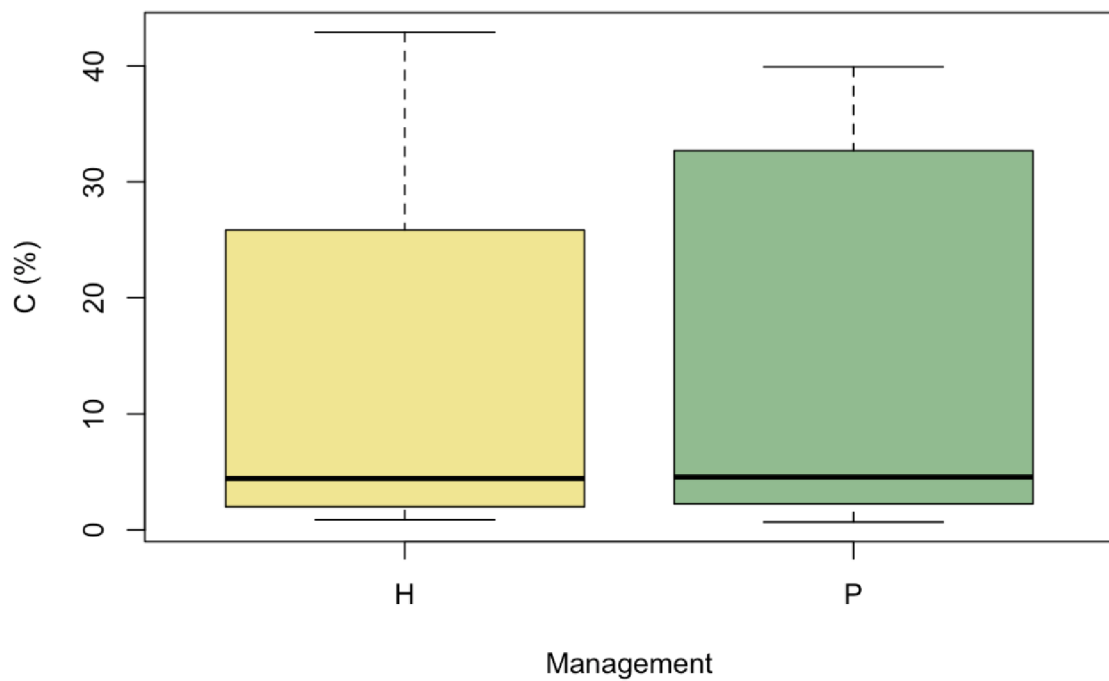
Obrázek 7. Grafické znázornění testu předpokladů pro analýzu rozptylu pro veličinu DOC (n = 81).

5.3 Celkový obsah C

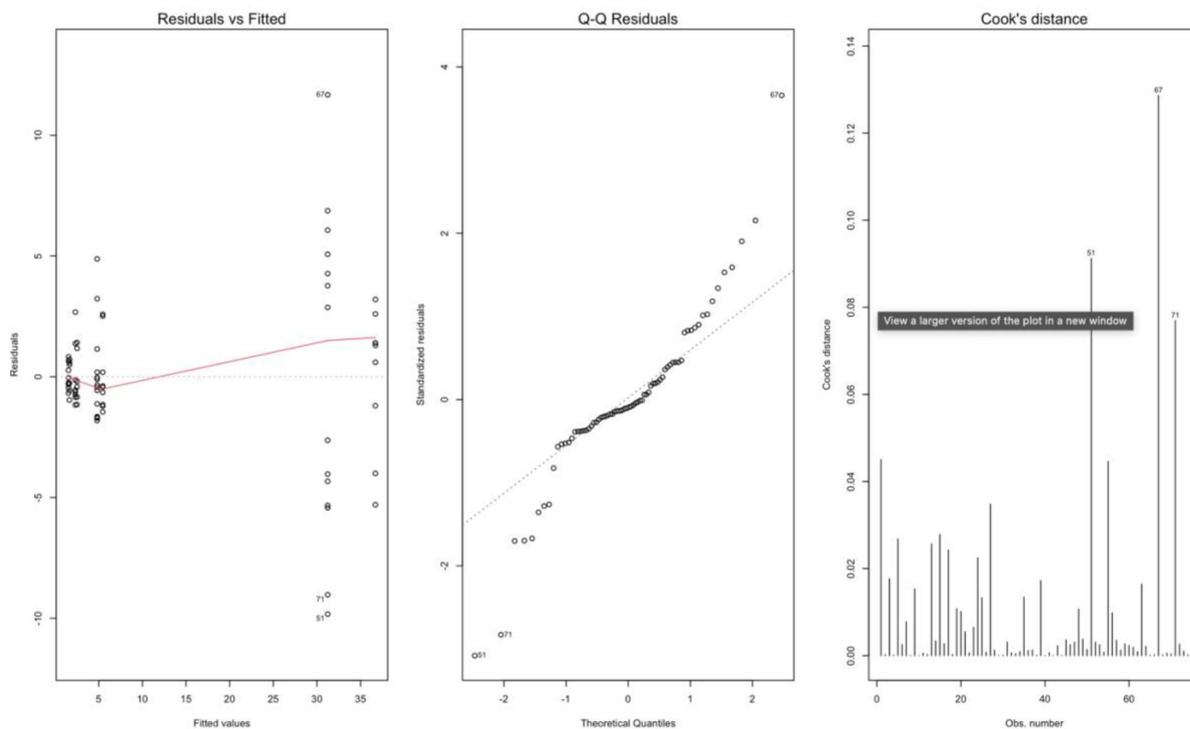
Nejvíce celkového C bylo opět stanoveno v organických LFH horizontech. Nejvyšší průměrná hodnota byla naměřena ve stávajících porostech v horizontu LFH (36,7 %). Nejnižší průměrná hodnota (1,53 %) byla naměřena v půdním horizontu v hloubce 20-30 cm u managementu holín. Průměrné množství celkového uhlíku bylo ve všech horizontech vyšší na zachovalých porostech a výrazně se snižovalo s hloubkou půdního profilu. Celkově bylo provedeno 74 měření pro hodnoty celkového C, z toho 30 na managementu stávajícího porostu a 44 na holinách. Hladina významnosti u vlivu managementu na celkový C vyšla nízká ($p = 0.016$), což opět dokládá vliv managementu na množství celkového C v půdě. Velmi nízká hodnota vyšla u faktoru horizontů ($p < 0,001$), tedy statisticky významná i na hladině významnosti 0,01. To značí významný vliv hloubky horizontu na hodnoty celkového C. Tato zjištění shrnuje obr. 8, pro větší přehlednost opět rozdělen na dva grafy, kdy jeden zobrazuje hodnoty celkového C jen u půdních horizontů LFH a druhý u minerálních horizontů. Přehledně pak porovnává obrázek 9. U reziduí nebyla potvrze nanormalita, což dokládá kvantilový graf (obr. 10), kde jsou hodnoty na obou koncích značně odlehle od křivky.



Obrázek 8. Distribuce celkového C v % dle půdních horizontů a managementu. Nalevo zobrazení celkového C jen v minerálních horizontech, napravo v horizontu LFH (n = 74).



Obrázek 9. Porovnání hodnot celkového C ve všech horizontech mezi holinami a porosty (n = 74).



Obrázek 10. Grafické znázornění testu předpokladů pro analýzu rozptylu pro veličinu Ctot (n = 74).

6 Diskuze

6.1 Změny v hodnotách pH

Většinu lesních půd na území České republiky lze považovat za silně nebo středně kyselé, přičemž půdy pod jehličnatými lesními porosty vykazují obecně nižší hodnoty pH, než půdy v lesích s převahou listnatých dřevin. Kyselost lesních půd ČR je zapříčiněna jejich vznikem na kyselém podloží (granity, ruly). Tato kyselost byla zvýšena lesním hospodařením zaměřeným na smrkové lesní monokultury, historickým odstraňováním klestu a také dlouhodobým vystavením lesů kyselým depozicím (Šantrůčková et al., 2019). U smrku ztepilého je obvykle téměř vždy nejnižší pH z běžných druhů, a to v důsledku chemické struktury stálezeleného opadu a zachycování kyselých atmosférických sloučenin (Lladó et al., 2018). Naměřené hodnoty pH, které bylo silně kyselé, s hodnotami pohybujícími se v rozmezí od 3,92 do 5,52, tedy souhlasí s těmito poznatky.

Nejvyšší hodnoty pH byly naměřené v horizontu LFH na plochách u obou porovnávaných typů managementu. Vyšší pH u svrchních vrstev půd může být v původním porostu zapříčiněno například větším uvolňováním výměnných bazických kationtů z opadu, což udržuje nízkou úroveň acidifikace. Cykulace Ca^{2+} a Mg^{2+} kationtů z korun stromů obvykle

zvýšuje nasycení bázi a pH směrem k povrchu organických lesních půdních horizontů (Lladó et al., 2018).

Dřeviny a stanoviště s kyselým opadem mohou mít nižší aktivitu půdních živočichů, organický a minerální horizont se tak méně promíchávají (Binkley et Fisher, 2013), což je vidět na hodnotách mezi organickým horizontem a vrstvou minerální půdy v hloubce 0-10 cm. Překvapivě, pH holin celkově převyšovalo pH v porostech. Vytěžení lokalit mohlo tedy vést k dočasnému zvýšení pH, možná díky absenci intercepce emisí ze stromů, rychlejšímu rozkladu organického materiálu v důsledku náhlých teplotních extrémů a tím uvolnění většího množství zásaditých iontů. Těžba může zvýšit rychlost rozkladu, který obecně spotřebovává H^+ kationty za vzniku oxidu uhličitého a kyslíku. Zvýšení intenzity těchto procesů může neutralizovat velkou část kyselosti, která vznikla během vývoje předchozího porostu (Binkley et Fisher, 2013). Clarke et al. (2021) ve své studii uvádí, že hodnoty pH v lesních půdách po intenzivní těžbě vykazovaly počáteční nárůst a následný postupným pokles. Jeho výsledky obecně naznačují nižší hodnoty pH při intenzivní těžbě v krátkodobém horizontu a postupný návrat do původního stavu, který ale může trvat až několik desítek let dle ovlivnění různými stanovištními faktory a především půdním typem. Studie Lampa et al. (2019) zase prokázala, že pH půdy může mít velký vliv na obnovu dřevin po těžbě. Při studiích porovnávajících přirozenou obnovu porostů na plochách s asanačními zásahy a bez se vliv pH půdy projevil jako důležitější, než faktor asanace. Navíc se ukázalo, že zvýšené hodnoty pH půdy na plochách po těžbě pozitivně ovlivňují druhovou diverzitu v postdisturbanční vegetační sukcesi (Lampa et al., 2019).

6.2 Rozpuštěný organický C (DOC)

Nejvyšší průměrné množství DOC bylo stanoveno v LFH horizontech a klesalo s hloubkou půdního profilu. Organické horizonty jsou klíčovým zdrojem organického uhlíku, kdy vlivem rozkladu a vymývání dochází k uvolňování tohoto uhlíku do rozpuštěné formy (DOC), která se dále dostává do hlubších zásobníků SOC. Hlavním zdroje je tedy především opad a vymývání z organické hmoty. DOC může proto výrazně odrážet změny v lesním ekosystému, jako je odstranění porostu a změny v podrostní vegetaci (Hubová et al., 2018).

Tyto změny pravděpodobně reflektují i naměřené hodnoty DOC, kdy průměrné hodnoty na lokalitách původního vzrostlého lesa byly celkově vyšší než hodnoty na lokalitách po kalamitní těžbě. Studie Bowering et al. (2020), která porovnávala stávající porosty a kalamitní plochy v boreálních oblastech Kanady, vysvětluje snížení hodnot DOC po těžbě několika faktory. Jejich výsledky dokázaly, že na lokalitách vzrostlých porostů má organický horizont větší mocnost než na vytěžených plochách vlivem opadu, což má za následek větší zásobu SOC v organickém horizontu. To může způsobit větší vyplavování DOC do minerálních horizontů, což potvrdili i Fröberg et al. (2011), když porovnávali větší toky DOC z tlustších O horizontů porostů smrku ztepilého oproti porostům břízy bělokoré. Jehličnatý opad se také oproti listnatému pomaleji rozkládá a jehličnaté lesní půdy s nízkým pH upřednostňují činnost půdních hub, které jsou k nízkému pH tolerantnější než bakterie (Jílková et al., 2020).

Vzhledem ke změně klimatických podmínek po těžbě, především v teplotě a vlhkosti, a kvůli zhutnění půdy pojezdem lesní techniky, by mohlo docházet k úbytku těchto houbových organismů. Z dlouhodobého hlediska by to mohlo vést ke zpomalení rozkladu SOC v organických horizontech a tím i k úbytku DOC. Počáteční zvýšená mikrobiální aktivita na vytěžených plochách na druhou stranu může vést ke zvýšení toku DOC z povrchových do hlubších vrstev půdy a přinést tak značné množství čerstvých sloučenin C. To může potenciálně zvýšit rozklad starých zásob SOC a vyplavování DOC prostřednictvím tzv. priming efektu, kdy náhlé zvýšení čerstvého C zvýší mikrobiální aktivitu i v hlubších vrstvách půdy (Stockmann et al., 2013).

6.3 Celkový C

Výsledky ukázaly, že průměrné množství celkového C v zachovalých porostech celkově převyšovalo množství celkového C na stanovištích po kalamitní těžbě, neboli že množství celkového C se po kalamitní těžbě snížilo, a to průměrně o 9,72 %. Nejvíce se toto projevilo u svrchních organických horizontů. Tyto výsledky se shodují s mnoha světovými studiemi a potvrzují, že lesní management, zvláště kalamitní těžba může mít na ukládání uhlíku v půdě podstatný vliv. I když různé studie vykazovaly různé výsledky pravděpodobně kvůli značné variabilitě půd a faktorů, které na půdy působí, jako jsou klimatické podmínky, vliv různých druhů dřevin nebo lokální specifické faktory prostředí, rozsáhlejší studie potvrzují obecný pokles C po těžbě. Nave et al. (2010) porovnávali studie těžby lesů mírného pásma po celém světě a zjistili, že těžba v průměru snížila celkový obsah C v půdě o 8 % (+– 3%) a novější studie James et Harrison (2016) uvádí již ztráty v průměru o 11 – 14 %, což odpovídá i výsledkům této práce. Zároveň se tyto výsledky shodují i na tom, že největší ztráty C jsou zaznamenány u svrchních organických horizontů. Ty jsou obecně náchylnější k poklesu C po těžbě, než je tomu u zásob C v minerálních půdách (Nave et al., 2010) a to z několika důvodů. Předně to jsou významné rozdíly ve velikosti zásob, doby obnovy a molekulárních vlastnostech C uloženého v různých hloubkách lesní půdy, což může způsobit, že lesní půda je citlivější na narušení nebo management než minerální půda (Nave et al., 2010).

Organické horizonty jsou také nejvíce vystaveny antropogenním vlivům a jsou na ně tedy nejcitlivější. Tyto horizonty jsou přímo ovlivňované vegetačním krytem a přeměnou organické hmoty, zatímco hlubší minerální vrstvy jsou více ovlivněny pedogenními procesy (Borůvka et al., 2005). Minerální půdy se také vyznačují větší rozmanitostí než organické horizonty, což znamená, že dopady těžby mohou být v organickém horizontu více patrnější jednoduše kvůli jeho menší variabilitě (Hume et al., 2018). Clarke et al. (2021) shodně zjistili významnější ztrátu celkového C pro organické horizonty než pro minerální půdu a toto zjištění odůvodňují například rychlejší mineralizací půdní organické hmoty po těžbě především vlivem změny teploty, kdy se v teplejších a sušších podmínkách organická hmota rozkládá rychleji vlivem zvýšené mikrobiální aktivity (Gross et Harrison, 2019). Tato teorie dobře koresponduje i s výsledky pH v této studii.

Nejnižší průměrná hodnota celkového C (1,53 %) byla naměřena v půdním horizontu v hloubce 20-30 cm na kalamitních holínách, což naznačuje výraznou ztrátu půdního C v důsledku narušení půdy a snížené akumulace organického materiálu i v těchto hloubkách. V minerálních půdách bývá ztráta C po těžbě obvykle nižší než v organických horizontech, ale tato menší ztráta může představovat větší celkovou ztrátu C z minerální půdy lesů (James et Harrison, 2016). Vliv těžby na tráty půdního C v hlubších minerálních horizontech je v neposlední řadě značně ovlivněn jednotlivými půdními typy, o čemž pojednávají studie např. Nave et al. (2010) nebo James et Harrison (2016). U každého typu dochází k jinak velkým (případně žádným) ztrátám a u každého typu je proces obnovy jinak dlouhý, kdy nejdelší proces obnovy byl zaznamenán pravděpodobně u podzolů, kde je odhadován až na 75 let. Mnoho zmiňovaných studií, zabývajících se problematikou ztrát C z půdy po těžbách posuzuje zároveň i rozdílné výsledky v závislosti na typu a intenzitě těžby. Jejich výsledky obecně prokazují menší ztráty C z půdy, pokud jsou na vytěžených lokalitách zanechávány těžební zbytky a pařezy, jak uvádí např. Clarke et al. (2021). Vzhledem k rozsahu kůrovcové kalamity, která v posledních letech zasáhla Českou republiku, by tento způsob managementu mohl účinně zmírnit dopady asanačních zásahů nejen na množství celkového C, který se vlivem těžby ztrácí, ale i následnou akumulaci DOC.

7 Závěr

Výsledky mé práce prokázaly významný vliv lesní těžby na hodnoty pH, DOC i celkového C v lesní půdě, což se shodovalo s výsledky mnoha světových studií. Ukázalo se výrazné ovlivnění těchto hodnot půdními horizonty a u hodnot DOC se prokázalo i působení managementu na distribuci DOC v jednotlivých horizontech.

U hodnot pH byly oproti očekávání celkové hodnoty vyšší u holin než u původních porostů, což bylo odůvodněno jako dočasné zvýšení pH po vytěžení porostu důsledkem změny stanovištních podmínek. Nejvyšší hodnoty pH byly naměřeny ve svrchních horizontech LFH na plochách u obou porovnávaných typů managementu a pH narůstalo s hloubkou půdního profilu od vrstvy 0-10 cm. Množství DOC i celkového C bylo nejvyšší v LFH horizontech na lokalitách zachovalého porostu a nejnižší na lokalitách po těžbě v půdních horizontech hloubky 20-30 cm. Celkově byly obě tyto hodnoty vyšší v původních porostech a znatelně se snižovaly s hloubkou půdního profilu. U obou hodnot byl také prokázán statisticky významný vliv managementu i půdních horizontů. Průměrné snížení celkového C po kalamitní těžbě se shodovalo s výsledky světových studií, zabývajících se touto problematikou.

8 Literatura

Seznam literatury

- Baldrian P., 2017: Forest microbiome: Diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews* 41(2). 109-130. DOI: 10.1093/femsre/fuw040
- Binkley D. et Fisher R., 2013: *Ecology and Management of Forest Soils: Fourth Edition*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, 368 s.
- Bockheim J., 2013: Forest soils. In: Raymond Y., Ronald G. (eds.): *Introduction to Forest Ecosystem Science and Management, Third Edition*. John Wiley & Sons. Spojené státy americké. 98-113.
- Boering K., Edwards K., Prestegard K, Zhu X., Ziegler S. 2020: Dissolved organic carbon mobilized from organic horizons of mature and harvested black spruce plots in a mesic boreal region. *Biogeosciences*, 17, 581–595. DOI: 10.5194/bg-17-581-2020
- Boruvka L., Mladkova L., Drabek O. 2005: Factors controlling spatial distribution of soil acidification and Al forms in forest soils. *Journal of Inorganic Biochemistry*. 99: 1796–1806.
- Clarke N., Kiær L., Kjønås O., Bárcena T., Vesterdal L., Stupak I., Finér L., Jacobson S., Armolaitis K., Lazdina D., Stefánsdóttir H., Sigurdsson B. 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. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118877
- Doležal P., 2013: Jak se žije v lese (smrkovém) – kapitoly ze života lýkožrouta smrkového. *Živa* 5: 229-230.
- Edburg S., Hicke J., Brooks P., Pendall E., Ewers B., Norton U., Gochis D., Gutmann E., Meddens A. 2012: Cascading impacts of bark beetle-caused tree mortality on coupled biogeophysical and biogeochemical processes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10 (8), 416-424. DOI: 10.1890/110173
- Fröberg M., Berggren D., Bergkvist B., Bryant C., Mulder J. 2006: Concentration and fluxes of dissolved organic carbon (DOC) in three Norway spruce stands along a climatic gradient in Sweden. *Biogeochemistry*. 77(1): 1–23. DOI: 10.1007/s10533-004-0564-5
- Gandhi K., Miller C., Fornwalt P., Frank J. 2021: Bark beetle outbreaks alter biotic components of forested ecosystems. In: Ghandi K., Hofstetter R. (eds.): *Bark Beetle Management, Ecology, and Climate Change*. Elsevier Science Publishing, United States, 227-259.
- Gross C. et Harrison, R. 2019: The case for digging deeper: Soil organic carbon storage, dynamics, and controls in our changing world. *Soil Systems* 3 (2), 28. DOI:10.3390/soilsystems3020028
- Havira M., Čada V., 2018: Lýkožrout smrkový v horských smrčínách – hrozba, nebo příležitost? *Ochrana přírody* 2: 30-33.
- Hlány T., Krokene P., Liebhold A., Montagné-Huck C., Müller J., Qin H., Raffa K., Schelhaas M.J., Seidl R., Svoboda M., 2019: Living with bark beetles: impacts, outlook and management options. From *Science to Policy* 8. European Forest Institute. P. 52. DOI:10.3633/fs08.
- Hlásny T., König L., Krokene P., Lindner M., Montagné-Huck C., Müller J., Qin H., Raffa, K. F., Schelhaas M. J., Svoboda M., Viiri H., Seidl R., 2021a: Bark Beetle Outbreaks in Europe:

- State of Knowledge and Ways Forward for Management. *Current Forestry Reports* 7(3), 138-165. DOI: 10.1007/s40725-021-00142-x
- Hlásny T., Zimová S., Merganičová K., Štěpánek P., Modlinger R., Turčáni M., 2021b: Devastating outbreak of bark beetles in the Czech Republic: Drivers, impacts, and management implications. *Forest Ecology and Management* 490. 119075. DOI:10.1016/j.foreco.2021.119075
- Hubová P., Tejnecký V., Češková M., Borůvka L., Němeček K., Drábek O. 2018: Behaviour of aluminium in forest soils with different lithology and herb vegetation cover. *Journal of Inorganic Biochemistry*, 181. 139-144. DOI: 10.1016/j.jinorgbio.2017.09.017
- Hume A., Chen H., Taylor A. 2018: Intensive forest harvesting increases susceptibility of northern forest soils to carbon, nitrogen and phosphorus loss. *Journal of Applied Ecology* 55 (1), 246-255. DOI: 10.1111/1365-2664.12942
- James J. et Harrison R. 2016: The effect of harvest on forest soil carbon: A meta-analysis. *Forests*, 7(12), 308. DOI: 10.3390/f7120308
- Jílková V., Jandová K., Cajthaml T., Devetter M., Kukla J., Starý J., Vacířová A. 2020: Organic matter decomposition and carbon content in soil fractions as affected by a gradient of labile carbon input to a temperate forest soil. *Biology and Fertility of Soils*, 56(3). 411–421. DOI:10.1007/s00374-020-01433-4
- Jobbágy E. et Jackson R. 2000: The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10 (2), 423–436.
- Keenan T. et Williams C. 2018: The terrestrial carbon sink. *Annual Review of Environment and Resources* 43, 219-243. DOI: 10.1146/annurev-environ-102017-030204
- Kimmins J., 2004: Forest Ecology. In: Northcote T., Hartman G. (eds): *Fishes and Forestry: Worldwide Watershed Interactions and Management*. Blackwell Science Ltd, Oxford. 17-43. DOI:10.1002/9780470995242
- Kindlmann P., Matějka K., Doležal P. 2013: Co je za přemnožováním (gradací) lýkožrouta smrkového na Šumavě. *Živa* 5: 231-233.
- Lal R., 2005: Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 220 (1–3), 242-258. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.08.015
- Lal R., Negassa W., Lorenz K. 2015: Carbon sequestration in soil. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 15. 79-86. DOI: 10.1016/j.cosust.2015.09.002
- Lampa M., Belyazid S., Zanchi G., Akselsson C. 2019: Effects of whole-tree harvesting on soil, soil water and tree growth – A dynamic modelling exercise in four long-term experiments. *Ecological Modelling*, 414. 108832. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2019.108832
- Li Q., Wang L., Fu Y., Lin D., Hou M., Li X., Hu D., Wang, Z. 2023: Transformation of soil organic matter subjected to environmental disturbance and preservation of organic matter bound to soil minerals: a review. *Journal of Soils and Sediments* 23(3), 1485-1500. DOI:10.1007/s11368-022-03381-y
- Lladó S., López-Mondéjar R., Baldrian P. 2018: Drivers of microbial community structure in forest soils. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 102 (10), 4331-4338. DOI: 10.1007/s00253-018-8950-4

- Lorenz K. et Lal R. 2010: Carbon Sequestration in Forest Ecosystems. Springer Science & Business Media, Dordrecht, 279. DOI: 10.1007/978-90-481-3266-9
- Merganič J., Merganičová K., Marušák R., Audolenská V., 2012: Plant Diversity of Forests. In: Blanco J., Yueh-HsinLo (eds.): Forest Ecosystems - More than Just Trees. InTech, Rijeka. 3-28.
- Merganičová K., Merganič J., Svoboda M., Bače R., Šebeň V. 2012: Deadwood in Forest Ecosystems. In: Blanco J., Yueh-HsinLo (eds.): Forest Ecosystems - More than Just Trees. InTech, Rijeka. 3-28.
- Nave L., Vance E., Swanston C., Curtis, P. 2010: Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 259 (5), 857-866. DOI:10.1016/j.foreco.2009.12.009
- 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
- Šantrůčková H., Cienciala E., Kaňa J., Kopáček J. 2019: The chemical composition of forest soils and their degree of acidity in Central Europe. *Science of the Total Environment* 687. 96-103. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.06.078
- Šimek M., Hynšt J., Malý S. 2021: Živá půda 9. Cyklus uhlíku a půdní organická hmota. *Živa* 4/2021, 174-181.
- Schuck A., Meyer p., Menke N., Lier M., Lindner M. 2004: Forest biodiversity indicator: dead wood - a proposed approach towards operationalising the MCPFE indicator. In: Marchetti M. (ed.): *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - from ideas to operationality*. EFI Proceedings, Finland. No. 51, pp. 49-77.
- Stockmann U., Adams M., Crawford J., Field D., Henakaarchchi N., Jenkins M., Minasny B., McBratney A., Courcelles V., Singh K., Wheeler I., Abbott L., Angers D., Baldock J., Bird M., Brookes P., Chenu C., Jastrow J., Lal R., Lehmann J., O'Donnel G., Parton W., Whitehead D., Zimmermann, M. 2013: The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 164. 80-99. DOI:10.1016/j.agee.2012.10.001
- Tejnecký V., Drábek O., Nikodem A., Vokurková P., Němeček K., Borůvka L. 2014: Rychlé stanovení vodou extrahovatelného uhlíku z lesních půd. *Zprávy lesnického výzkumu* 59 (3), 155-159.
- Ussiri D., Lal R. 2017: *Carbon Sequestration for Climate Change Mitigation and Adaptation*. Springer International Publishing, Cham, 279.
- Waring R. et Running S., 2007: *Forest Ecosystems: Analysis at Multiple Scales*. Academic Press, Amsterdam; Boston: 440. DOI: 10.1016/b978-012370605-8.50005-0

Online zdroje:

WWF, © 2004: Living planet report. (Online).[cit. 2024.02.25] Available at: <https://wwfeu.awsassets.panda.org/downloads/lpr2004.pdf>