

Katedra ekologie a životního prostředí
Přírodovědecká fakulta
Univerzita Palackého v Olomouci



**Vliv přirozenosti dřevinné skladby lesa
na stanovištní charakteristiky
a půdní organickou hmotu**

Ing. Marián Horváth

Disertační práce
předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků
na získání titulu Ph.D. v oboru
Ekologie

Olomouc 2022

Horváth M. (2022): Vliv přirozenosti dřevinné skladby lesa na stanovištní charakteristiky a půdní organickou hmotu (doktorská disertační práce). Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci, 89 stran, 2 přílohy, česky.

Abstrakt

S ohledem na probíhající změnu klimatu a zmírňování dopadů na ekosystémy byla v této práci věnována pozornost sekvestraci uhlíku v lesní půdě. Je velmi důležité vědět, jaké parametry a proměnné ovlivňují sekvestraci uhlíku a pokusit se vyjasnit jejich vzájemné vztahy.

Cílem této práce bylo určit roli abiotických proměnných, chemických vlastností půd a parametrů lesních porostů v sekvestraci uhlíku a objasnit, které z nich by mohly ovlivnit obsah organického uhlíku v půdě (TOC) v povrchovém humusovém půdním horizontu (A horizont) v porostech smrku ztepilého a buku lesního. Vliv těchto proměnných byl studován na 81 monitorovacích plochách se smrkovými a bukovými porosty a vzájemnými směsmi těchto druhů. Studované atributy se lišily stanovištní přirozeností. Na monitorovacích plochách byly odebrány půdní vzorky a následně, laboratorně stanoveny hodnoty TOC, chemických prvků (obsah vázaných forem oxidů Fe, Al, Ca, Mg, K, Mn, P a obsah celkového půdního N) a souvisejících proměnných (BS, pH, C/N). Byl testován vliv těchto proměnných, včetně abiotických proměnných (nadmořská výška, teplota, srážky, délka vegetačního období a skupina typů půd), na obsah TOC. Byly analyzovány rozdíly v obsahu TOC mezi zastoupenými porosty (stanovištně přirozené vs. stanovištně nepřirozené, nesmíšené vs. smíšené, smrkové vs. bukové).

Výsledky tohoto výzkumu ukazují, že nadmořská výška má pozitivní vztah k obsahu TOC. Ze zkoumaných chemických vlastností půd a dalších souvisejících proměnných byl prokázán pouze vztah mezi obsahem TOC a tN. Pozitivní vztah byl prokázán také mezi stupněm přirozenosti lesa a obsahem TOC. Nejvyšší obsah TOC a tN byl pozorován v nesmíšených stanovištně přirozených smrkových porostech; tyto porosty pravděpodobně hrají ve vyšších polohách studovaném území velmi důležitou roli při sekvestraci TOC.

V souvislosti se studiem změny klimatu je známo, že lesní porosty jsou schopné ukládat organický uhlík v půdě (TOC), ale málo se ví o vlivu přirozenosti lesa na obsah TOC. Toto poznání je důležité v souvislosti s odumíráním stanovištně nepřirozených smrkových porostů. Proto je nutné určit vhodné druhové složení dřevin, které je v budoucnu nahradí. Vliv

přirozenosti lesa na obsah TOC byl studován na 248 plochách s dubovými, bukovými, smrkovými porosty a směsmi těchto druhů ve srovnatelné vegetační zóně, pro Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) H. Karst.) z hlediska klimatu nevhodné. Dosažené výsledky ukazují, že autochtonní smíšené dubové a bukové porosty, měly v nižších a středních polohách vyšší obsah TOC než alochtonní nesmíšené smrkové porosty.

Smíšené autochtonní dubové a bukové porosty (vzájemná kombinace míšení těchto druhů) by tedy mohly být považovány za vhodné porosty, které můžou nahradit odumírající stanovištně nepřirozené smrkové porosty v nižších a středních polohách ve zkoumané oblasti, a v souvislosti se změnou klimatu přitom plnit požadavky na sekvestraci uhlíku.

Klíčová slova: přirozenost lesa, půdní organický uhlík (TOC), sekvestrace uhlíku, klimatická změna, dřevinná skladba

Horváth M. (2022): Influence of naturalness of forest tree species composition on habitat characteristics and soil organic matter (Ph.D. thesis). Olomouc: Department of Ecology and Environment, Faculty of Science UP Olomouc, 89 pages, 2 appendices, in Czech.

Abstract

In the context of ongoing climate change and ecosystem mitigation, this thesis focused on carbon sequestration in forest soils. It is very important to know what parameters and variables affect carbon sequestration and try to clarify their interrelationships.

The aim of this thesis was to determine the role of abiotic variables, soils chemical properties and forest stand parameters in carbon sequestration and to clarify which of them could influence soil organic carbon (SOC) content in the surface humus soil horizon (A horizon) in stands of Norway spruce and beech. The influence of these variables was studied in 81 monitoring plots with spruce and beech stands and mutual mixtures of these species. The studied attributes varied in habitat naturalness. Soil samples were collected in the monitoring plots and then values of SOC, chemical elements (content of bound oxide forms of Fe, Al, Ca, Mg, K, Mn, P, total soil N content) and related variables (BS, pH, C/N) were determined by laboratory analysis. The influence of these variables, including abiotic variables (altitude, temperature, precipitation, length of growing season and soil type group), on SOC content was tested. Differences in SOC content between the presented stands (natural vs. unnatural, pure vs. mixed, spruce vs. beech) were analysed.

The results of this research show that elevation is positively related to SOC content. Of the studied soil chemical properties and other related variables, only the relationship between SOC content and tN was demonstrated. A positive relationship was also shown between the degree of forest naturalness and SOC content. The highest SOC and tN contents were observed in pure natural spruce stands; these stands probably play a very important role in SOC sequestration at higher elevations in the study area.

In the context of climate change studies, it is known that forest stands are capable of storing soil organic carbon (SOC), but not enough is known about the effect of forest naturalness on SOC content. This is an important knowledge in the context of the dieback of habitat-unnatural spruce stands. Therefore, it is necessary to determine the appropriate species composition of

the tree species that will replace them in the future. The effect of forest naturalness on SOC content was studied in 248 plots with oak, beech, spruce stands and mixtures of these species in a comparable vegetation zone, unsuitable for Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) in terms of climate. The results obtained show that autochthonous mixed oak and beech stands, had higher SOC contents than allochthonous pure spruce stands at lower and middle altitudes.

Therefore, mixed autochthonous oak and beech stands (mutual mixing of these species) could be considered as suitable stands to replace dying unnatural spruce stands at lower and middle elevations in the study area, while meeting the carbon sequestration requirements in the context of climate change.

Keywords: forest naturalness, soil organic carbon (SOC), carbon sequestration, climate change, tree species composition

Prohlášení: Prohlašuji, že disertační práci „Vliv přirozenosti dřevinné skladby lesa na stanovištní charakteristiky a půdní organickou hmotu“ jsem vypracoval samostatně za použití literatury a pramenů uvedených v této práci.

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

V Olomouci dne 31. 6. 2022

.....

Ing. Marián Horváth

OBSAH

Seznam publikací	9
Seznam obrázků	10
Seznam tabulek	11
1. ÚVOD.....	13
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	15
2.1. Význam studovaných chemických vlastností půd v lesním ekosystému.....	15
2.2. Význam lesních ekosystémů ve vztahu k sekvestraci uhlíku.....	18
2.3. Výskyt zájmových druhů dřevin ve studované oblasti.....	18
2.4. Definice a určení stupně přirozenosti (přirozenosti lesa).....	19
2.5. Vztah stupně přirozenosti lesa a obsahu půdního organického uhlíku.....	20
3. HYPOTÉZY A CÍL PRÁCE.....	21
4. MATERIÁL A METODIKA.....	22
4.1. Lokalizace a popis studijních ploch	22
4.2. Porostní poměry na studovaných lokalitách.....	25
4.3. Odběr vzorků, stanovení vybraných chemických charakteristik a organického uhlíku v půdě	27
4.3.1. Odběr půdních vzorků.....	27
4.3.2. Stanovení chemických prvků a organického uhlíku v půdě.....	29
4.4. Analýza dat.....	31
4.4.1. Vztah abiotických proměnných a obsahu půdního organického uhlíku.....	31
4.4.2. Vliv stupně přirozenosti lesa na obsah půdního organického uhlíku.....	33
5. VÝSLEDKY	34
5.1. Vztah abiotických proměnných na obsah půdního organického uhlíku.....	34
5.2. Vliv stupně přirozenosti lesa na obsah půdního organického uhlíku.....	41
6. DISKUSE.....	47
7. ZÁVĚR.....	53
8. LITERATURA.....	55
9. PŘÍLOHY	64
9.1. Příloha I.	65
9.2. Příloha II.	79

Seznam publikací

Tato disertační práce je založena na dvou vědeckých publikacích, které jsou v této práci uvedeny jako Příloha I. a II. Autorsky jsem se podílel na obou zmíněných pracích jako první autor, u publikace II. jsem rovněž vystupoval jako korespondenční autor.

Příloha I.

Horváth M, Bečvářová PH, Šarapatka B, Vencálek O, Zouhar V (2021). Potential relationships of selected abiotic variables, chemical elements and stand characteristics with soil organic carbon in spruce and beech stands. *iForest* 14: 320-328. – doi: 10.3832/ifor3654-014

Příloha II.

Horváth M., Hanáková Bečvářová P., Šarapatka B., Zouhar V. (2022): The impact of forest naturalness and tree species composition on soil organic carbon content in areas with unnatural occurrence of Norway spruce in the Czech Republic. *Soil & Water Res.* – <https://doi.org/10.17221/19/2022-SWR>

Seznam obrázků

Obrázek 1. Umístění studovaného území a monitorovacích ploch v datové sadě 1 (81 vzorků).....	24
Obrázek 2. Umístění studovaného území a monitorovacích ploch v datové sadě 2 (248 vzorků).....	25
Obrázek 3. PCA Biplot - projekce vstupních proměnných.....	33
Obrázek 4. Schéma vzájemných pozitivních korelací mezi nadmořskou výškou, obsahem vázaných forem oxidů fosforu (tP), celkového obsahu dusíku (tN) a půdního organického uhlíku (TOC) v A - humusovém povrchovém půdním horizontu - datová sada 1 (81) vzorků.....	35
Obrázek 5. Srovnání obsahu TOC (a) a obsahu tN (b) v A - humusovém povrchovém půdním horizontu mezi autochtonními a alochtonními lesními porosty v datové sadě 1 (81 vzorků).....	36
Obrázek 6. Srovnání obsahu TOC (a) a tN (b) v A - humusovém povrchovém půdním horizontu v 5 skupinách porostů podle zastoupení dominantních dřevin v datové sadě 1 (81 vzorků).....	37
Obrázek 7. Srovnání obsahu TOC (a) a tN (b) v A - humusovém povrchovém půdním horizontu mezi studovanými skupinami půd. Skupina „Ostatní“ zahrnuje Stagnosoly, Leptosoly a Luvisoly.....	38
Obrázek 8. Srovnání obsahu TOC (t/ha) v půdních horizontech O – nadložní organický a A – humusový povrchový ve vztahu k stupni přirozenosti.....	42
Obrázek 9. Srovnání obsahu TOC (t/ha) v půdních horizontech O – nadložní organický a A – humusový povrchový ve vztahu k (a) hlavním dřevinám porostů a (b) typu smíšení.....	44
Obrázek 10. Srovnání obsahu TOC (t/ha) v půdních horizontech O – nadložní organický a A – humusový povrchový pro smíšení (a) dub a smrk (b) buk a smrk.....	45
Obrázek 11. Distribuce vzorků v datové sadě 1 s informací o obsahu TOC v humusovém povrchovém horizontu (A – horizont) pro zastoupené skupiny půd dle nadmořské výšky.....	45
Obrázek 12. Duální graf distribuce vzorků v datové sadě 1 rozdělených do 5 skupin typů porostů podle nadmořské výšky a obsahu TOC	46

Seznam tabulek

Tabulka 1. Popisná statistika datové sady 2 (248 vzorků) pro vstupní proměnné včetně klimatických podmínek ve studované oblasti.....	24
Tabulka 2. Popis stupňů přirozenosti lesa dle ÚHÚL, převod na kategorie stanovištní původnosti.....	25
Tabulka 3. Popis studovaných porostních typů v datovém souboru 248 vzorků.....	28
Tabulka 4. Použité laboratorní metody při stanovení chemických prvků v půdních vzorcích.....	30
Tabulka 5. Popisná statistika datové sady 1 (81 vzorků) pro vstupní proměnné včetně klimatických podmínek ve studované oblasti	32
Tabulka 6. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC a tN mezi 5 skupinami porostů dle Kruskal-Wallisova testu.....	38
Tabulka 7. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC a tN mezi 5 skupinami porostů dle Kruskal-Wallisova testu.....	40
Tabulka 8. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC a tN mezi skupinami smíšených porostů podle t-testů pro nezávislé výběry.....	40
Tabulka 9. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC a tN mezi skupinami půd na všech studovaných lokalitách dle Kruskal-Wallisova testu.....	41
Tabulka 10. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC mezi porostními typy dubových a smrkových porostů v půdních horizontech O – nadložní organický a A – humusový povrchový, podle Duncanova mnohonásobného srovnávacího testu.....	44
Tabulka 11. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC mezi porostními typy bukových a smrkových porostů v půdních horizontech O – nadložní organický a A – humusový povrchový, podle Duncanova mnohonásobného srovnávacího testu.....	46

Poděkování

Chtěl bych poděkovat vedoucímu své disertační práce panu Prof. Dr. Ing. Bořivoji Šarapatkovi, CSc., který se významně podílel na jejím odborném zaměření. Rovněž bych chtěl poděkovat manželce i oběma mým dětem za trpělivost a pochopení v průběhu studia i při finalizaci disertační práce. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat kolektivu Ústavu pro Hospodářskou Úpravu Lesa v Brandýse n. Labem za poskytnutí studovaného materiálu a několika generacím terénních specialistů, kteří se podíleli na sběru dat. Pro studium dlouhověkých organismů, jež formují lesní ekosféry, je totiž jeden lidský život málo.

Tato práce byla podpořena z grantu Technologické agentury České republiky, projekt č. SS02030018 a projektu IGA Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci.

1. ÚVOD

Lesní stanoviště v České republice, stejně jako ve velké části Evropy, prošly během zalesňování koncem 18. a začátkem 19. století výraznou změnou dřevinné skladby, a to především ve vegetačních zónách jedlo-bukových a bukových lesů, stejně tak ve vegetačních zónách lesů dubo-bukových a dubových (Klimo a kol. 2000).

Přirozená druhová skladba dřevin v těchto lokalitách byla v řadě případů nahrazena produkčními smrkovými monokulturami. Tato přeměna souvisela s tehdejšími trendy intenzivních postupů v obhospodařování lesů a upřednostňováním hospodářských přínosů smrkového dřeva. Smrkové monokultury se tak staly běžnými v lokalitách pro tento dřevinný druh nevhodných a nepřirozených (Spiecker a kol. 2004; Ammer a kol. 2008; Löff a kol. 2010), což na těchto stanovištích vytlačilo autochtonní dřevinné druhy dřevin, především buk, dub a ostatní listnaté dřeviny. Předmětem studia této práce je vegetační zóna, ve které se dub a buk autochtonně vyskytují a převládají v potenciálně přirozeném druhovém složení lesních porostů.

V souvislosti s probíhající globální změnou klimatu se v současné době v České republice potýkáme s problémem mortality populace smrku ztepilého pěstovaného na nepřirozených stanovištích. Podle regionálních klimatických scénářů předpokládaného dopadu změny klimatu na Českou republiku v roce 2030 (Čermák a kol. 2004) lze předpokládat, že nejvíce postiženými porosty budou smrkové porosty v nadmořské výšce 400–600 m n. m. V tomto pásmu se očekává, že smrkové lesy téměř úplně vymizí. Výskyt smrku ztepilého bude omezen na vyšší nadmořské výšky nad 600 m n. m. (podhorské a horské lesy), tedy na místa jeho přirozeného výskytu a dominance (Čermák a kol. 2004; Čermák a Holuša 2010; Hlásny a kol. 2011).

Řada autorů v souvislosti se změnou klimatu a rostoucí koncentrací CO₂ v atmosféře akcentuje význam lesních ekosystémů, a to především schopnost lesních půd ukládat uhlík (Lorenz a Lal 2010; Pan a kol. 2011). Mnoho studií potvrzuje, že sekvestrace uhlíku v půdě se liší podle druhů dřevin, typu smíšení lesního porostu (jehličnatý vs. opadavý, nesmíšený vs. smíšený) (Vesterdal a kol. 2013; Wiesmeier a kol. 2013; Andivia a kol. 2016; Kern a kol. 2016; Angst a kol. 2019). Vlivu přirozenosti dřevinné skladby na obsah TOC však dosud nebyla věnována dostatečná pozornost.

Těžiště této práce propojuje výše uvedené, přičemž výzkum byl zaměřen na vhodné druhové složení lesních porostů tvořených stanovištně autochtonními dřevinami, které by mohly nahradit odumírající smrkové porosty v nižších a středních polohách a efektivněji přispět plnění funkce sekvestrace uhlíku.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1. Význam studovaných chemických vlastností půd v lesním ekosystému

Koloběh uhlíku, význam sekvestrace pro ekosystém

Organický uhlík v půdě pochází z dekompozice odumřelé organické hmoty rostlinného a živočišného původu. Během dekompozice dochází k mineralizaci – půdní organizmy mění strukturně složité organické formy na formu anorganickou. V průběhu tohoto procesu vzniká částečně oxid uhličitý (CO_2), který se následně uvolňuje do atmosféry. Společně s dalšími prvky (fosfor, dusík, síra) je zbytek uhlíku využit pro tvorbu organických struktur mikroorganismů a po dobu jejich života je pro rostliny nepřístupný (imobilizován). Blokace, syntéza a dekompozice uhlíku půdními organizmy, rostlinami, živočichy a atmosférou je procesem, který představuje koloběh uhlíku v ekosystému. Zásoba uhlíku vázaná organickou hmotou představuje v tomto koloběhu takzvaný významný uhlíkový sink. Degradací organické hmoty, přirozeným rozkladem nebo spalováním biomasy dochází k uvolňování vázaného uhlíku ve formě CO_2 do atmosféry. (Vavříček a Kučera 2014; Samec et al. 2008).

Řada autorů v souvislosti se změnami klimatu a rostoucí koncentrací CO_2 v atmosféře považují schopnost ukládání uhlíku v lesních ekosystémech, zejména pak sekvestrace v lesní půdě za nenahraditelnou při zmírňování dopadů těchto změn na ekosystém (Jandl a kol. 2007; Ciais a kol. 2008; Lorenz a Lal 2010; Pan a kol. 2011).

Cyklus dusíku

Přeměnu dusíku a jeho cyklu v suchozemských ekosystémech podrobně popisuje řada autorů (Šantrůčková 2014; Šimek 2003; Samec et al. 2009; Brady and Weil 2002; White 2006 in Vavříček a Kučera 2014).

Tento chemický prvek patří v ekosystému k nejrozšířenějším, je přítomen v atmosféře, hydrosféře i litosféře. V ekosystému tvoří hlavní zásobu dusíku atmosféra, ve které se nachází v dvouatomové formě jako N_2 , která je ale pro rostliny nepřístupná. Potenciálně přístupný je dusík v organické formě přítomen v půdě, je-li přeměněn činností mikroorganismů na minerální formu. Organický dusík pochází především z opadu, čerstvé organické hmoty.

Významným zdrojem dusíku v lesních ekosystémech je rozpad (mineralizace) organické hmoty. Tento způsob uvolňování dusíku (amoniifikace) je zásadním procesem obnovy koloběhu dusíku v ekosystému. Cyklus dusíku v ekosystému spočívá v obousměrných přechodech mezi půdním dusíkem a atmosferickým dusíkem. Přechod z plynného N_2 se děje prostřednictvím biologické fixace, přechod z formy organické na anorganickou probíhá díky mineralizaci. Přítomnost dusíku je významná při tvorbě chlorofylu, podílí se rovněž na stavbě aminokyselin a také bílkovin a protoplazmy, DNA a RNA, dále chitinu, peptidoglykanů, které tvoří základní složku buněčné stěny bakterií, enzymů a mnoha dalších látek. (Vavříček a Kučera 2014).

Poměr uhlíku a dusíku, C/N

Uhlík utvářející polymerní řetězce je základní stavební složkou organické hmoty. Naproti tomu je dusík hlavní složkou výživy rostlin i půdních mikroorganismů. Poměr C/N je významným indikátorem kvality probíhající dekompozice, humifikace a trofismu půd. U tohoto poměru je podstatné, aby byl uhlík vždy v přebytku. Zvyšujícím se stupněm rozkladu organické hmoty klesá poměr C/N. Zvyšujícím se poměrem C/N lze konstatovat pokles trofismu půdy i pokles hodnoty pH. (Vavříček a Kučera 2014).

Charakteristika dalších studovaných makroživin (hořčík, fosfor, vápník a draslík)

Ve výměnné formě přijatelné rostlinami je hořčík přítomný v půdě navázaný na humusojílovém sorpčním komplexu. Do půdy je doplňován prostřednictvím zvětrávacích procesů bazických a ultrabazických hornin. Je významnou součástí chlorofylu, je tedy nezbytný pro průběh fotosyntézy, rovněž pro syntézu olejů a pro aktivaci enzymů účastnících se na metabolických procesech. Podílí se na procesu přijímání energie a tvorbě rostlinného těla. Spolu s vápníkem a draslíkem je důležitý pro regulaci a udržování turgoru, pro funkci stomat. Na rozdíl od vápníku při narušení výživy migruje v rostlině do mladších orgánů ze starších (Vavříček a Kučera 2014).

Vavříček a Kučera (2014) uvádí, že i když je obsah fosforu v půdě poměrně nízký, je nezbytným makrobiogenním prvkem. Vyskytuje se v půdě v minerální i organické formě. Minerální fosfor ve formě oxidu fosforečného vytváří sloučeniny s vodou za vzniku kyseliny ortofosforečné a následně fosforečnanů. Podstatnou část celkového fosforu v půdě tvoří jeho organická forma, je významnou součástí DNA, podílí se tedy na stavbě genomu, je také součástí molekul nezbytných pro průběh první fáze fotosyntézy, jeho přítomnost v rostlinách také hraje

významnou roli v transportu živin přes buněčnou stěnu, rovněž je významným prvkem pro fruktifikaci.

Vápník a draslík se podílejí na regulaci osmotických a stomatárních procesů a jsou přítomny především v rozpustné formě ve vakuolách. Vápník je významnou složkou některých buněčných membrán a spolu s draslíkem a hořčíkem snižuje propustnost membrán, zpomaluje vstup draslíku, železa a těžkých kovů do buněk, a tím intoxikaci. Vápník je přijímán méně než draslík i v případě, že je v půdě více obsažen. Přítomnost draslíku je důležitá pro dělení a růst buněk, pro fotosyntézu, podílí se také na regulaci vodního režimu. Zvyšováním elasticity buněk zvyšuje odolnost rostlin vůči klimatickým extrémům (Vavříček a Kučera 2014).

Význam studovaných mikroživin (železo, mangan) v lesní půdě

Význam mikroelementů a jejich vliv na výživu rostlin (dřevin) podrobně popisuje Vavříček a Kučera (2014). Železo a mangan jsou považovány za nezbytné mikroelementy pro výživu rostlin. I když je jejich podíl v rostlinné biomase nízký, jejich role ve fyziologii rostlin je klíčová. Vstupují do enzymatických reakcí a účastní se fotosyntézy. Železo je také významné pro redukci dusičnanů při absorpci rostlinou, či pro fixaci atmosférického dusíku. Na silně karbonátových půdách se projevuje nedostatek mikroelementů extrémním, jednostranným chemismem, v kyselých půdách jsou značně mobilní i v případě nízkého trofismu matečné horniny. Zejména mangan je jímán v humusových látkách v humusové formě mul, z méně příznivých humusových forem (moder, mor) je však snadno vymýván.

Hliník v lesní půdě

Hliník je v kyselých půdách hojný ve výměnné formě kyselého kationtu Al^{3+} . Při zvýšeném pH je vázán s hydroxidy v nerozpustné formě v minerálu gibbsitu a na půdu nemá účinky acidifikace (snižování obsahu bází (živin)). Na zvýšenou koncentraci hliníku citlivě reaguje většina lesních dřevin, především listnatých. To se projevuje redukováním růstem nadzemních částí stromu, u mladých jedinců také kořenového systému. Zvýšená koncentrace hliníku v půdě je také doprovázená neobvykle nízkým obsahem hořčíku a vápníku v jehlicích a listech. Při nižší kvalitě humusu dochází rovněž ke zhoršené výživě rostlin dusíkem Vavříček a Kučera (2014).

2.2. Význam lesních ekosystémů ve vztahu k sekvestraci uhlíku

Roli lesních ekosystémů v globálním uhlíkovém cyklu se věnuje řada autorů. V souvislosti se změnami klimatu a rostoucí koncentrací CO₂ v atmosféře je známo, že lesní ekosystémy, a zejména lesní půdy, jsou z hlediska sekvestrace uhlíku nenahraditelné (Jandl a kol. 2007; Ciais a kol. 2008; Lorenz a Lal 2010; Pan a kol. 2011). Pozornost většiny autorů se zaměřuje na potenciál pohlcování uhlíku v lesních půdách pod různými druhy dřevin (Vesterdal a kol. 2013). Obvykle se ve vztahu k předmětné problematice porovnávají jehličnaté a listnaté lesní porosty (především smrk a buk). Mnohé studie uvádějí, že jehličnany obecně, a zejména smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) H. Karst.), obsahují v humusovém povrchovém půdním horizontu vyšší zásoby půdního organického uhlíku než jiné dřevinné druhy (Vesterdal a kol. 2013; Andivia a kol. 2015; Kern a kol. 2016; Jonard a kol. 2017). Mnoho studií souvisejících se sekvestrací uhlíku v lesní půdě potvrzuje, že dřevinný druh a druhové smíšení (jehličnatý vs. opadavý, nesmíšený vs. smíšený) (Vesterdal a kol. 2013; Wiesmeier a kol. 2013; Andivia a kol. 2016; Kern a kol. 2016; Angst a kol. 2019) má vliv na obsah půdního organického uhlíku (TOC).

V souvislosti s očekávanou změnou klimatu a zmírňování dopadů těchto změn na ekosystém se mnoho autorů zaměřuje na určení optimálního druhového složení dřevin v lesních porostech v souvislosti s akumulací (sekvestrací) uhlíku v půdě. Někteří autoři se shodují, že smíšené porosty s významným zastoupením listnatých dřevin budou hrát velmi důležitou roli při sekvestraci uhlíku, a to zejména v nižších a středních polohách (Hlásny a kol. 2011; Čermák a kol. 2004), kde se v současnosti pěstují stanovištně nevhodné smrkové porosty. Současně bude do budoucna kladen důraz také na téměř přirozené druhové složení lesních porostů a přirozené rozšíření dřevin. Přirozené druhové složení lesů je s ohledem na probíhající změny klimatu považováno za klíčový potenciální faktor udržitelnosti (Schwab a kol. 2022).

2.3. Výskyt zájmových druhů dřevin ve studované oblasti

Česká republika se v současné době potýká s problémem rozsáhlého odumírání smrkových porostů (převážně monokultur) pěstovaných na lesních stanovištích pro ně nepřirozených. Populace smrku ztepilého vymírá v důsledku kumulace negativních faktorů souvisejících s nevhodnými stanovištními podmínkami pro růst a také s nástupem dopadů změny klimatu. Proto jsou nejvíce postiženy smrkové porosty pěstované na nepřirozených stanovištích a v nepřirozených nadmořských výškách, zejména v nižších lesních vegetačních stupních (Pretzsch

a Ďurský 2002). Jedinci alochtonních smrků odumírají předčasně ve vývojové etapě vyspívání ve věku kolem 40-50 let a obvykle se nedožijí mytní zralosti (80 a více let). Vzhledem k velikosti ploch, na nichž se tyto alochtonní smrkové porosty pěstují, je nutné najít vhodné dřevinné složení, které může zastoupit tyto produkční monokultury a plnit všechny deklarované funkce lesa (Hilmers a kol. 2020), včetně sekvestrace uhlíku.

Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) H. Karst.) a buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) jsou nejvíce zastoupené dřevinné druhy v lesích České republiky. Smrk ztepilý je dominantním dřevinným druhem s podílem 50 %, ale v potenciálně přirozené dřevinné skladbě by jeho podíl neměl překročit 11 % (Čermák a kol. 2017; Ministerstvo zemědělství ČR 2018). Buk lesní je v českých lesích dominantním druhem listnáčů, jeho současný podíl činí přibližně 8 %, ale historicky jeho podíl činil přibližně 40 %, což by měl být i jeho přirozený podíl. Zastoupení dubů v současné dřevinné skladbě je v ČR 7%, naproti tomu by měl být v potenciálně přirozené druhové skladbě zastoupen 19 % (Ministerstvo zemědělství ČR 2018, Standovár a Kenderes 2003).

2.4. Definice a určení stupně přirozenosti (přirozenosti lesa)

V České republice se pro hodnocení přirozenosti lesních ekosystémů používají dva metodické přístupy. Pro hodnocení managementu lesa ve zvláště chráněných územích se používá metodika hodnocení přirozenosti lesů ČR. (Vrška a kol. 2017). Dle této metodiky stupeň přirozenosti vyjadřuje míru ovlivnění lesního ekosystému člověkem, a to jak přímým lesnickým obhospodařováním, tak nepřímo působícími antropickými vlivy.(dle MŽP 2018).

Vzhledem k charakteru studovaného materiálu (lesní porosty antropogenně ovlivňované hospodářským managementem) a cílům této práce (najít vhodné dřevinné druhy, které by mohly nahradit populaci odumírajících porostů smrku ztepilého ve vegetační zóně pro něj z hlediska klimatu nevhodné) byl pro účely tohoto výzkumu použit stupeň přirozenosti lesa podle metody Ústavu pro Hospodářskou úpravu Lesa, Brandýs nad Labem (ÚHÚL), jež je postaven na konceptu stanovištně potenciální přirozené dřevinné skladby.

Přirozenost lesních porostů je dle této metodiky vyjádřena druhovou skladbou lesního porostu. Potenciálně přirozené druhové složení je rekonstruováno jako složení přírodních lesních společenstev. Přírodní les je dle této klasifikace les s původními druhy dřevin, jehož struktura

a vzájemný poměr druhů dřevin byla člověkem poněkud změněna, ale pouze do té míry, aby nedošlo k narušení samoregulačních schopností lesa. Stupeň přirozenosti je porovnáním skutečného druhového složení každé části porostu s přirozeným potenciálním složením (Macků 2012). Přirozená druhová skladba dřevin je odvozena z lesnicko - typologických jednotek. Macků (2012) uvádí, že základní jednotkou hodnocení stupně přirozenosti je typ lesního stanoviště. Lesní typ je součástí lesa zahrnujícího všechny původní geobiocenózy s homogenními ekologickými nebo růstovými podmínkami a s explicitní amplitudou potenciální autochtonní a alochtonní produkce dřevin. Typ lesa je charakterizován dominantní druhovou kombinací fytoocenózy, půdních vlastností, stanoviště a potenciální výnosové třídy dřevin. Soubor lesních typů je vyšší jednotkou systémové hierarchie.

Stupeň přirozenosti je kategorickou proměnnou a může dosáhnout hodnot v rozmezí 0-6. Rozlišují se tyto stupně přirozenosti: 0 – nevhodné (introdukované druhy dřevin), 1 – velmi nízké (většinou nevhodné druhové složení), 2 – nízké (spíše nevhodné druhové složení), 3 – střední (kulturní les – vhodné druhové složení), 4 – vysoké (převládající přirozené druhové složení), 5 – velmi vysoké (přírodě blízké druhové složení), 6 – výjimečné (přirozené druhové složení). Takové podrobné rozdělení by vyžadovalo větší počet vzorků (lesních porostů). Stupeň přirozenosti lesa byl proto agregován do dvou skupin: stanovištně přirozená vegetace, autochtonní (lesní porosty) – se stupněm přirozenosti 4–6, a stanovištně nepřirozená vegetace, alochtonní (lesní porosty) – se stupněm přirozenosti 0–3. Toto zjednodušené rozdělení přirozenosti lesa do 2 skupin je použito ve všech analýzách a poté interpretováno v celé práci.

2.5. Vztah stupně přirozenosti lesa a obsahu půdního organického uhlíku

Vztah mezi přirozeností lesa a obsahem TOC nebyl dosud v odborné literatuře dostatečně objasněn. Přirozenost lesa, jeho hodnocení a vyjádření jako kritéria pro lesní hospodaření, je sice diskutováno v řadě odborných publikací věnovaných sekvestraci uhlíku (Brūmelis a kol. 2011; McRoberts a kol. 2012; Zimmermann a kol. 2015), rešerší dostupné literatury ale nebyly nalezeny žádné odborné publikace, které by se zabývaly vlivem stupně přirozenosti lesa (stanovištně přirozená x stanovištně nepřirozená dřevinná skladba) na schopnost ukládat organický uhlík v lesní půdě.

3. HYPOTÉZY A CÍL PRÁCE

Cíle práce:

Cílem této práce bylo zjistit vztah, resp. potenciální vliv abiotických proměnných (nadmořská výška, teplota, srážky, délka vegetačního období a skupina půdních typů), chemických vlastností půd (obsah vázaných forem oxidů Fe, Al, Ca, Mg, K, Mn, P a obsah celkového půdního N) a souvisejících proměnných (bazická saturace - nasycenost bazickými kationty, pH a poměr C/N) na obsah půdního organického uhlíku v povrchovém humusovém horizontu v porostech smrku ztepilého a buku lesního. Vzhledem k současnému problému mortality smrkových porostů v České republice bylo stěžejním cílem této práce posoudit, zda přirozenost dřevinné skladby může ovlivnit obsah TOC a zda se obsah TOC liší podle druhu hlavní dřeviny na stanovišti a jejím smíšením s jinými druhy. S tím souvisí i volba vhodných druhů dřevin, které by mohly smrkové porosty ve vegetační zóně jejich nepřirozeného výskytu v přírodních podmínkách České republiky nahradit.

Hypotézy:

Přirozená dřevinná skladba na lesním stanovišti má vliv na obsah půdního organického uhlíku

Druhové smíšení dřevin v lesním porostu má vliv na obsah půdního organického uhlíku

Druh dřeviny převládající v lesním porostu má vliv na obsah půdního organického uhlíku

Hypotézy i cíle práce tedy byly účelově konstituovány s motivem udržitelnosti funkce sekvestrace uhlíku pro další generace zakládáných lesních porostů ve vegetační zóně se zvýšenou mortalitou populace smrku ztepilého.

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1. Lokalizace a popis studijních ploch

Pro výzkum byla použita databáze lesnické typologie Ústavu pro hospodářskou úpravu lesa Brandýs n. Labem (ÚHÚL). Studované údaje byly získány z monitorovacích ploch, které byly založeny terénními specialisty ÚHÚL. Velikost vybraných kruhových monitorovacích ploch se pohybovala v rozmezí 400–500 m², což je doporučovaná výměra pro monitoring variability přírodních podmínek a porostních poměrů v podmínkách středoevropského temperátního lesa.

S ohledem na stanovené dílčí cíle výzkumu bylo pracováno se 2 samostatnými datovými sadami. Datová sada 1 (81 vzorků) byla použita pro analýzu vztahů abiotických proměnných na obsah půdního organického uhlíku v povrchovém humusovém horizontu (A-horizont) v porostech smrku ztepilého a buku lesního. Pro účely studia vlivu přirozenosti dřevinné skladby a druhového složení dřevin na obsah organického uhlíku v půdě byla analyzována datová sada 2 (248 monitorovacích ploch).

Údaje v datové sadě 1 byly odebírány v letech 1960 až 2004. Studovaná databáze obsahuje informace o půdních podmínkách včetně obsahu jednotlivých chemických prvků a druhového složení lesních porostů.

Analyzované vzorky v datové sadě 1 byly získány z monitorovacích ploch, které se převážně nacházely ve východní části České republiky, v Jeseníkách, Dražanské vrchovině, v severní části Středomoravských Karpat, Kelečské pahorkatině a částečně ve Východočeské tabuli. Geoprostorová distribuce předmětných monitorovacích ploch je zobrazena na obrázku 1. Soubor studovaných monitorovacích ploch se vyskytuje v nadmořské výšce 320–1318 m n. m. s průměrnou roční teplotou vzduchu 2,1–8,1°C a s průměrnými ročními srážkami mezi 621 mm a 1106 mm.

Půdní podmínky monitorovacích ploch byly variabilní, podle půdní klasifikace Světové referenční báze pro půdní zdroje (WRB 2014), do které byly pro účely publikací v mezinárodních vědeckých časopisech půdní typy převedeny z Taxonomického klasifikačního systému půd ČR (TKSP ČR) (Němeček a kol. 2011) a z předcházejících klasifikací lesních půd (Macků a Vokoun 1996), se jednalo o půdní skupiny Cambisolů, Podzosolů, Stagnosolů,

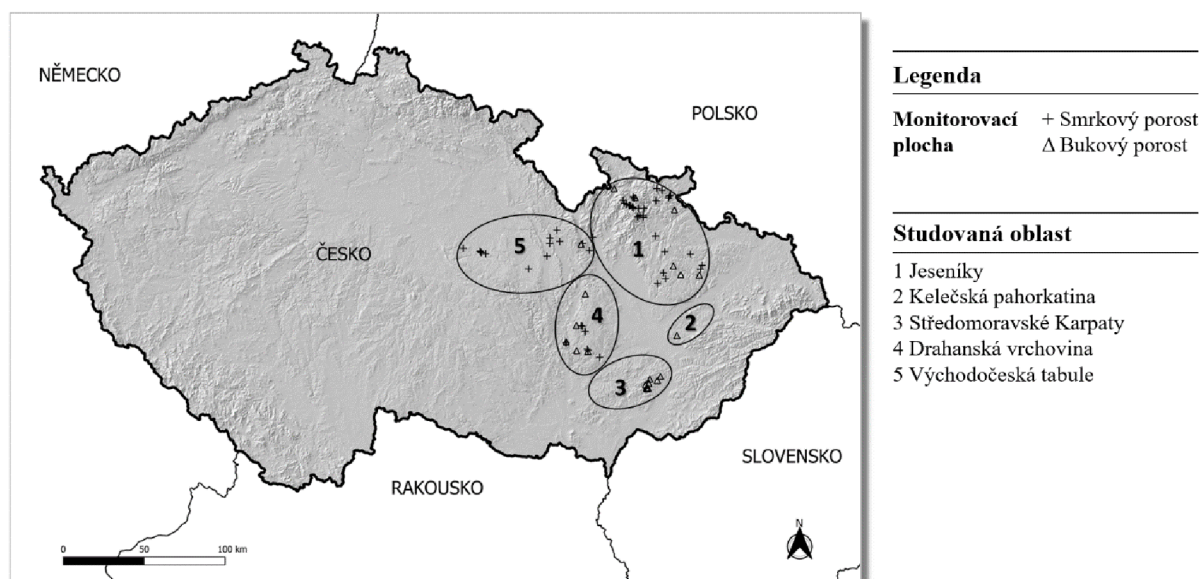
Luvisolů a Leptosolů. Dominantní půdní skupinou ve vybrané datové sadě je skupina Cambisolů. V půdní skupině Podzosoly byly dle TKSP ČR (Němeček a kol. 2011) zastoupeny půdní typy Podzoly a Kryptopodzoly. V každé půdní sondě byly odebrány vzorky z humusového povrchového horizontu (A – horizont). Mocnost horizontu se pohybovala od 1 do 35 cm (s průměrem 8 cm). Nad horizontem A byl vždy nadložní organický horizont o mocnosti 3–15 cm (průměr 7 cm).

Pro účely studia vlivu přirozenosti dřevinné skladby a druhového složení dřevin na obsah organického uhlíku v půdě byla použita data z 248 monitorovacích ploch (datová sada 2), na nichž probíhal odběr v letech 1956–2004. Geoprostorová distribuce předmětných monitorovacích ploch je zobrazena na obrázku 2. Monitorovací plochy se nacházejí v nadmořské výšce 250–680 m n. m., což odpovídá podle klasifikačního systému Lesnické typologie používaného v ČR rozsahu 1. – 4. lesního vegetačního stupně (LVS). LVS vyjadřuje vztah klimatu a druhového složení lesního společenstva a obvykle se používá pro hodnocení potenciálního přirozeného zonálního výskytu daného dřevinného druhu. V této práci byl LVS použit ve vztahu k regionálním scénářům předpokládaného dopadu změny klimatu v České republice do roku 2030 (Čermák a kol. 2004), kde jsou pro jednotlivé LVS uvedeny změny v prostorové distribuci a v druhovém složení dřevin, zejména smrku ztepilého. Všechny klimatické scénáře předpokládají, že existence populace smrku ztepilého v nižších lesních vegetačních stupních není udržitelná. Lokace studovaných monitorovacích ploch byla pro tento výzkum účelově vybrána s ohledem na alochtonní výskyt hospodářsky využívaných monokultur smrku ztepilého v současnosti postiženého zvýšenou mortalitou.

Průměrná roční teplota vzduchu v studovaných lokalitách datové sady 2 kolísá kolem 7,3 °C (rozmezí 6,03 – 8,33 °C) a průměrné roční srážky se pohybují kolem 677 mm (rozmezí 479,6–1129,6 mm). Popisná statistika studovaného souboru dat je uvedena v tabulce 1.

Podle Světové referenční báze pro půdní zdroje (pracovní skupina IUSS WRB 2015) jsou půdní podmínky na studovaných monitorovacích plochách datové sady 2 zařazeny do půdních skupin Cambisoly (187 vzorků), Podzosoly (6 vzorků), Stagnosoly (17 vzorků), Luvisoly (9 vzorků), Leptosoly (20 vzorků), Gleysoly (1 vzorek) a Retisoly (8 vzorků). Dominantní půdní skupinou ve studovaném datasetu jsou Cambisoly, převládající humusová forma je moder. Mocnost O-horizontů se pohybuje od 1 do 35 cm (průměr 4 cm), zatímco A-horizontů od 1 do 37 cm (průměr 9 cm). Oba zkoumané půdní horizonty byly zastoupeny ve všech půdních sondách.

Obrázek 1. Umístění studovaného území a monitorovacích ploch v datové sadě 1 (81 vzorků)

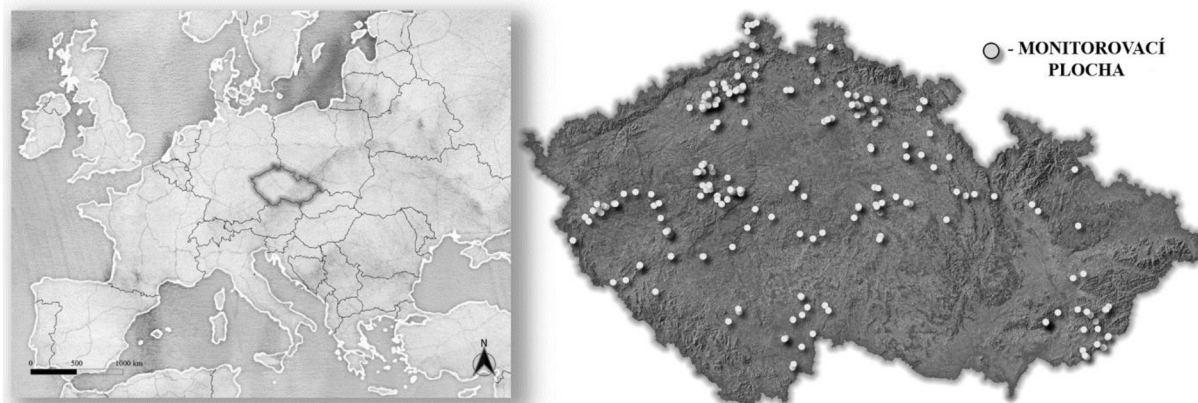


Tabulka 1. Popisná statistika datové sady 2 (248 vzorků) pro vstupní proměnné včetně klimatických podmínek ve studované oblasti

Proměnná (jednotky)	Min	Max	Průměr	Median	SD	SEM
Nadmořská výška (m n.m.)	250.0	680.0	439.9	440.0	94.3	6.0
Průměrná roční teplota vzduchu (°C)	6.0	8.3	7.3	7.4	0.5	0.0
Průměrný roční úhrn srážek (mm)	479.6	1129.6	676.8	664.6	97.8	6.2
Délka vegetačního období (dny)	145	194	178	179	9.2	0.6
Mocnost O horizontu (cm)	1.0	35.0	4.1	4.0	2.9	0.2
Mocnost A horizontu (cm)	1.0	37.0	9.3	7.0	7.1	0.4
N	248					

Min: minimální hodnota; Max: maximální hodnota; Průměr: aritmetický průměr; Median: hodnota mediánu; SD: směrodatná odchylka; SEM: střední chyba průměru; N: počet vzorků;

Obrázek 2. Umístění studovaného území a monitorovacích ploch v datové sadě 2 (248 vzorků)



4.2. Porostní poměry na studovaných lokalitách

Vztahy abiotických proměnných na obsah půdního organického uhlíku v povrchovém humusovém horizontu (A-horizont) byly studované na databázi monitorovacích ploch, které zahrnovaly porosty s 91–100 % zastoupením smrku ztepilého (*Picea abies* L. H. Karst.) a buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) – tyto porosty jsou dále označeny jako nesmíšené porosty. Kromě toho jsou zde přítomny i porosty s 50–90 % významným (dominantním) zastoupením smrku ztepilého a buku lesního – tyto porosty jsou dále označeny jako smíšené porosty. V těchto smíšených porostech s dominantním zastoupením smrku nebo buku se jako příměs vyskytují také jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.), modřín evropský (*Larix decidua* Mill.), borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.), dub letní (*Quercus robur* L.), dub zimní (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) a jednotlivě v příměsi další listnaté druhy dřevin.

Tabulka 2. Popis stupňů přirozenosti lesa dle ÚHÚL, převod na kategorie stanovištní původnosti

Stupeň přirozenosti lesa				
Stupeň	Označení	Popis	Stanovištní původnost	Počet vzorků
0	Nevhodný	introdukované druhy dřevin		
1	Velmi nízký	většinou nevhodné druhové složení	alochtonní	91
2	Nízký	spíše nevhodné druhové složení		
3	Střední	kulturní les – vhodné druhové složení		
4	Vysoký	převládající přirozené druhové složení	autochtonní	157
5	Velmi vysoký	přírodě blízké druhové složení		
6	Výjimečný	přirozené druhové složení		

Dle výše uvedeného zastoupení porostních typů a z hlediska stupně přirozenosti lesa byly porosty rozděleny do 5 skupin: nesmíšené porosty – 91–100 % smrk ztepilý – autochtonní porosty, 91–100 % smrk ztepilý – alochtonní porosty, 91–100 % buk lesní – autochtonní porosty a smíšené porosty – 50–90 % smrk ztepilý – alochtonní, 50–90 % buk lesní – autochtonní porosty.

Všechny studované porosty se nacházejí v nadmořské výšce 320-1318 m n. m. Výskyt smrku ztepilého v porostech ve studované oblasti byl v rozmezí 325–1318 m n. m., přičemž přirozený výskyt smrku ztepilého ve studované oblasti je v rozmezí 520–1318 m n. m. Výskyt smrku pod 520 m n. m. je z hlediska výskytu považován za nepřirozený. Ve studované oblasti se smrk ztepilý přirozeně vyskytuje na modálních stanovištích (bez vlivu půdního skeletu, povrchové tekoucí vody či vody v půdním profilu) od 520 do 730 m n. m., v příměsi do 20 % spolu s bukem lesním, jedlí bělokorou a případně dalšími druhy dřevin. Za přirozené smíšení smrku ztepilého s bukem a jedlí bělokorou je považována vegetační zóna v rozmezí 700-890 m n. m.. Smrk ztepilý začíná přirozeně dominovat v rozmezí 1010-1180 m n. m. a jeho převaha v lesních porostech vrcholí v rozmezí 1170-1230 m n. m. Smrk ztepilý je zde dominantním druhem v přírodních lesních společenstvích a nachází se v optimálních ekologických podmínkách. Růst smrku ztepilého je velmi omezen klimatickými podmínkami okolo 1318 m n. m. (vlajková forma habitu jedinců, trpasličí solitéry, vegetativní šíření). Výskyt buku lesního v porostech studijní oblasti se pohyboval v rozmezí 320 až 880 m n. m., což je také jeho přirozený výskyt. Buk lesní začíná převažovat v rozmezí od 450 do 560 m n. m., ale vyskytuje se v příměsi až 20 % spolu s dubem zimním a habrem obecným. Buk lesní je přirozeně dominantním druhem stromu a vyskytuje se v optimálních podmínkách (také při optimální produkci) v rozsahu 560-736 m n. m. Kromě buku se jedle bělokorá a smrk ztepilý začínají přirozeně vyskytovat také v nadmořské výšce kolem 700 m n. m., od 700 do 900 m n. m. Tyto dřevinné druhy zde tvoří autochtonní směs. V nadmořských výškách nad 900 m n. m. zastoupení buku lesního ve směsi ustupuje a začíná převládat smrk ztepilý (Klimo et al. 2000).

Ve studijní oblasti nejsou zastoupeny nepřirozené porosty buku lesního. Na druhé straně jsou zde silně zastoupeny nepřirozené porosty smrku ztepilého, zejména nepřirozené monodruhové porosty. Souvisí to s masivním zakládáním smrkových monokultur v minulosti nejen v České republice, ale v celé Evropě. Nejspíš zde proto není zastoupen ani autochtonní smíšený porost smrku ztepilého.

Stáří lesních porostů na studovaných monitorovacích plochách bylo v rozmezí 21 až 190 let. Porosty zahrnuté do tohoto výzkumu jsou lesy s aplikací managementových postupů, které jsou dlouhodobě prováděny s převládajícím hospodářským motivem. Stanoviště všech monitorovacích ploch jsou mezigeneračně využívány jako lesní půda, což zaručuje ochrana pozemků určených k plnění funkcí lesa právními předpisy v České republice. Mýtní doba lesních porostů je v České republice stanovena právními předpisy (dle MZe 1996). Věk mýtních porostů u smrku ztepilého je v rozmezí 130 let až do fyzického stáří. Fyzické stáří smrku ztepilého ve vyšších polohách, tedy v přirozených polohách u tohoto dřevinného druhu osciluje kolem 350 let. V nižších vegetačních zónách se mýtní doba pohybuje v rozmezí 100 až 130 let, na modálních stanovištích se mýtní doba pohybuje kolem 110 let. Mýtní doba porostů buku lesního se pohybuje v rozmezí 120 až 140 let, toto rozmezí platí pro modální lokality.

Pro účely studia vlivu přirozenosti dřevinné skladby a druhového složení dřevin na obsah organického uhlíku v půdě byla použita data z 248 monitorovacích ploch. Všechny studované lesní porosty byly obhospodařované běžnými postupy lesního hospodaření. Všechny monitorovací plochy byly z hlediska pokryvu lesními lokalitami. Všechny z 248 zkoumaných monitorovacích ploch byly na základě procentního podílu hlavního dřevinného druhu stromů zařazené do porostního typu (Macků 2012) – SM - smrk ztepilý (*Picea abies* L. H. Karst.), DB - duby zimní a letní (*Quercus petraea*, syn. *Q. sessilis*, *Q. sessiliflor* & *Quercus robur* L.) a BK - buk lesní (*Fagus sylvatica* L.). Zastoupení porostních typů na studovaných plochách je podrobněji popsáno v tabulce 3, převod stupně přirozenosti lesa na kategorie stanovištní původnosti je uveden v tabulce 2. V rámci smíšených porostů jsou kromě hlavních druhů dřevin v příměsí či vtroušeně zastoupeny i jiné druhy, jako je borovice lesní, topol bílý, jasan ztepilý, modřín opadavý a jedle bělokorá. Stáří zkoumaných porostů se pohybuje od 15 do 185 let, ale průměr je 96 let. Převažují dospělé porosty ve vývojové fázi kmenovina.

4.3. Odběr vzorků, stanovení vybraných chemických charakteristik a organického uhlíku v půdě

4.3.1. Odběr půdních vzorků

Všechny půdní vzorky u obou studovaných datových sad byly odebírány během vegetačního období. Půdní vzorek byl na monitorovací ploše odebrán pouze jednou. Vzorky půdy byly odebrány na každé monitorovací ploše z jedné půdní sondy (jedna půdní sonda na jednu monitorovací plochu), která byla zřízena co nejbliž středu monitorovací plochy. Každá

monitorovací plocha byla ÚHÚL určena jako reprezentativní (z hlediska lesnicko typologické klasifikace) a vzorky půdy byly z půdních horizontů odebrány terénním specialistou ÚHÚL s příslušnými zkušenostmi v oboru pedologie podle příslušné a v té době platné interní metodiky. Z tohoto důvodu jsou odebrané vzorky půdy považovány za reprezentativní.

Vzorky půdy byly z půdních sond odebírány z organického nadložního horizontu (O - horizont), který zahrnoval všechny tři vrstvy - Ol (opad), Of (drť) a Oh (měl) a z povrchového humusového půdního horizontu (A - horizont). Vzorky půdy z obou zkoumaných půdních horizontů byly homogenizovány a následně analyzovány v pedologické laboratoři ÚHÚL v Brandýse nad Labem.

Tabulka 3. Popis studovaných porostních typů v datovém souboru 248 vzorků

Zkratka	Stanovištní původnost	Hlavní druh dřeviny	Zastoupení hlavního druhu dřeviny	Zastoupení ostatních druhů dřevin	Typ smíšení	Počet vzorků
AL SM 91-100 %	AL – alochtonní	SM – Smrk ztepilý	čistý (91-100 %)	-	nesmíšený	91
AU DB 91-100 %	AU – autochtonní	DB – Dub zimní a letní	čistý (91-100 %)	-	nesmíšený	
AU DB 71-90 %	AU – autochtonní	DB – Dub zimní a letní	dominantní (71-90 %)	příměs (více než 10 %)	smíšený	94
AU DB 31-70 %	AU – autochtonní	DB – Dub zimní a letní	majoritní a základní (31-70 %)	základní (více než 30 %) a příměs (více než 10 %)	smíšený	
AU BK 91-100 %	AU – autochtonní	BK – Buk lesní	čistý (91-100 %)	-	nesmíšený	
AU BK 71-90 %	AU – autochtonní	BK – Buk lesní	dominantní (71-90 %)	příměs (více než 10 %)	smíšený	63
AU BK 31-70 %	AU – autochtonní	BK – Buk lesní	majoritní a základní (31-70 %)	základní (více než 30 %) a příměs (více než 10 %)	smíšený	

4.3.2. Stanovení chemických prvků a organického uhlíku v půdě

Vzorky půdy byly analyzovány za účelem stanovení obsahu organického uhlíku v půdě (TOC) a obsahu vázaných forem oxidů vybraných chemických prvků (železo - tFe, hliník - tAl, vápník - tCa, hořčík - tMg, draslík - tK, mangan - tMn, fosfor - tP, dusík - tN). Výpočtem byly určeny i související proměnné, jako je bazická saturace - BS, pH (pH/H₂O) a poměr uhlíku k dusíku - C/N. (tabulka 4) Všechny půdní vzorky byly před provedením analýzy v laboratoři homogenizovány.

Stanovení a laboratorní analýza obsahu vázaných forem oxidů vybraných chemických prvků (tFe, tAl, tCa, tMg, tK, tMn, tP) a dalších parametrů (BS, pH, C/N) byla provedena podle metodiky ÚHÚL (ÚHÚL 2005). Obsah těchto prvků byl podle metodiky a standardních metod ÚHÚL označen jako „obsah vázaných forem oxidů“, ačkoli někteří odborníci je označují jako „téměř úplně“ nebo „extrahované HCl“, protože byly stanoveny po vyluhování v 20% HCl. Použité laboratorní metody jsou podrobněji uvedeny v tabulce 4.

Pro stanovení TOC byla použita oxidační metoda chrom-sírové sloučeniny (mokrý metoda), která byla doprovázena titrací Mohrovou solí a později hydrochinonem (Walkley a Black 1934; Zbíral a kol. 2011). Obsah TOC byl vypočítán pro oba studované půdní horizonty podle tohoto vzorce:

$$\text{TOC} = T \times \text{BD} \times \text{TOC} (\%) \quad (1)$$

kde TOC je obsah organického uhlíku v půdě v t/ha; T je tloušťka horizontu (cm); BD je objemová hmotnost (g/cm³) a TOC (%) je procento organického uhlíku v půdě (Marek a kol. 2011). Hodnoty objemové hmotnosti (g/cm³) byly součástí metodiky podle Macků in Marek a kol. (2011) a byly stanoveny v rámci fyzické analýzy půd jako objemová hmotnost snižená (sušeno při 105 °C na konstantní hmotnost - gravimetrická metoda). Rozlišovaly se podle jednotlivých lesních vegetačních stupňů a ekologických řad. Pro různé kombinace lesních vegetačních stupňů a ekologických řad je specifická sypná hustota TOC v organickém nadložním i humusovém povrchovém horizontu. Přepočtení TOC z % na t/ha byl proveden pro lepší srovnatelnost výstupů (z hlediska TOC) s jinými souvisejícími publikacemi.

Tabulka 4. Použité laboratorní metody při stanovení chemických prvků v půdních vzorcích

Chemický prvek/parametr	Rok	Metoda dle ÚHÚL (2005): Standardní operační postupy pedologické laboratoře (SOP)	Jednotka
Obsah vázaných forem oxidů železa (Fe ₂ O ₃)	před r. 1983	Chelatometrie (výluh HNO ₃ +3 HCl nebo 2M HNO ₃)	mg/kg
	od r. 1983	Výluh 20% HCl a následné stanovení plamenovou atomovou absorpční spektroskopií (FAAS)	mg/kg
Obsah vázaných forem oxidů hliníku (Al ₂ O ₃)	před r. 1983	Přepoččet	mg/kg
	od r. 1983	Výluh 20% HCl a následné stanovení plamenovou atomovou absorpční spektroskopií (FAAS)	mg/kg
Obsah vázaných forem oxidů vápníku (CaO)	před r. 1983	Chelatometrie	mg/kg
	od r. 1983	Výluh 20% HCl a následné stanovení plamenovou atomovou absorpční spektroskopií (FAAS)	mg/kg
Obsah vázaných forem oxidů hořčíku (MgO)	před r. 1983	Chelatometrie	mg/kg
	od r. 1983	Výluh 20% HCl a následné stanovení plamenovou atomovou absorpční spektroskopií (FAAS)	mg/kg
Obsah vázaných forem oxidů draslíku (K ₂ O)	před r. 1983	Atomová emisní spektroskopie (FAES)	mg/kg
	od r. 1983	Výluh 20% HCl a následné stanovení plamenovou atomovou absorpční spektroskopií (FAAS)	mg/kg
Obsah vázaných forem oxidů manganu (MnO)	před r. 1983	Kolorimetrie	mg/kg
	od r. 1983	Výluh 20% HCl a následné stanovení plamenovou atomovou absorpční spektroskopií (FAAS)	mg/kg
Obsah vázaných forem oxidů fosforu (P ₂ O ₅)	průběžně	plamenová atomová absorpční spektroskopie (FAAS) v fosfomolybdenové modři (výluh 20% HCl)	mg/kg
Obsah celkového půdního dusíku (NH ₄ ⁺ , NO ₃ ⁻ , NO ₂ a organická forma N)	průběžně	Kjeldahl metoda (Bremner 1960, ISO 1995)	%
Bazická saturace	průběžně	BS (bazická saturace) = (KVK-EA)/KVK * 100 (%) KVK = kationtová výměnná kapacita (mg/kg) podle vzorce: $KVK = \sum Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^{+} + Na^{+} + H^{+} + Al^{3+}$ EA = extrahovatelná acidita (mg/kg) podle vzorce: $EA = \sum H^{+} + Al^{3+}$	%
pH (pH/H ₂ O)	před r. 1983	pH metr, chinhydronová a kalomelová elektroda	-
	od r. 1983	pH metr a skleněná elektroda	-
C/N	průběžně	poměr (TOC/tN)	-

4.4. Analýza dat

4.4.1. Vztah abiotických proměnných a obsahu půdního organického uhlíku

Statistická analýza datové sady 1 byla provedena v softwaru STATISTICA verze 12 (StatSoft, Inc., USA). V první fázi byl analyzován datový soubor půdních vzorků (A – horizont), který byl vytvořen z 81 monitorovacích ploch s lesními porosty, které z více než 50 % reprezentuje zastoupení smrku ztepilého a buku lesního. Statistická analýza dat byla provedena za účelem získání informací o vztazích a závislostech mezi studovanými proměnnými. Údaje zahrnovaly obsah TOC, dále soubor proměnných s obsahem vázaných forem oxidů chemických prvků (Fe, Al, Ca, Mg, K, Mn, P, N) a související proměnné, jako je bazická saturace, pH a C/N, jakož i soubor abiotických proměnných spojených s gradientem nadmořské výšky (průměrná roční teplota vzduchu, průměrné roční srážky, délka vegetačního období – tzn. souhrn dnů v roce s teplotou vyšší než 10 °C), které se týkaly přírodních podmínek v lesních lokalitách na studovaných monitorovacích plochách. Popisné statistiky těchto proměnných jsou uvedeny v tabulce 5. K určení vztahů mezi kvantitativními proměnnými byla provedena korelační analýza (korelační matice) na úrovních významnosti $p < 0,01$ a $p < 0,05$ pomocí Spearmanova korelačního koeficientu jako neparametrické verze Pearsonova korelačního koeficientu. Pro lepší pochopení korelační struktury mezi kvantitativními proměnnými byla provedena analýza PCA (Principal Component Analysis), přičemž první dvě hlavní komponenty byly vizualizovány v PCA biplotu (obrázek 3).

Na základě výstupů z PCA a korelační analýzy byl studovaný datový soubor následně rozdělen podle stupně přirozenosti lesa do 2 skupin - autochtonní porosty (35 vzorků) a alochtonní porosty (46 vzorků). Tyto dvě skupiny byly dále rozděleny podle procentuálního zastoupení dominantních druhů dřevin do 5 dílčích skupin: nesmíšené porosty – 91–100 % smrku ztepilého – autochtonní porosty (11 vzorků), 91–100 % smrku ztepilého – alochtonní porosty (30 vzorků), 91–100 % buku lesního – autochtonní porosty (13 vzorků) a smíšené porosty – 50–90 % smrku ztepilého (16 vzorků), 50–90 % buku lesního – autochtonní porosty (11 vzorků).

V každé z těchto skupin byla provedena korelační matice. Byl použit odpovídající korelační koeficient (Spearmanův a Pearsonův korelační koeficient) na základě stavu normality dat. K ověření normality byl použit Shapiro-Wilkův test, který prokázal nenormální rozložení souboru dat u skupiny nesmíšených porostů smrku ztepilého. Z tohoto důvodu byly upřednostněny neparametrické metody a testy. Na druhé straně byla prokázána běžná distribuce datových

souborů ve smíšených porostech. K určení homogenity rozptylu byl použit Levenův test. K určení odlehých (extrémních) hodnot byl použit neparametrický Dean-Dixonův test a parametrický Grubbsův test. Na základě výsledků výše uvedených testů byl proveden Kruskal-Wallisův test s cílem určit význam rozdílů mezi jednotlivými skupinami proměnných ve studovaných skupinách dat. V případě nenormální distribuce dat byl použit Kruskal-Wallisův test v kombinaci s Mann-Whitneyho U-testem. V případě normálního rozložení dat byl použit t-test. Všechny testy byly provedeny na 5% úrovni významnosti.

Pro popis datového souboru byly použity běžné popisné statistiky (medián, aritmetický průměr, rozptyl, frekvence a hodnoty minima/maxima, mezikvartilový rozsah). Pro interpretaci výstupů a pro grafické znázornění byly primárně použity střední hodnoty. V případě nenormálního rozdělení poskytuje medián relevantnější informace o střední hodnotě než aritmetický průměr, který by byl zkreslen odlehlými nebo extrémními hodnotami. V důsledku použití mediánů a za účelem zobrazení širokého rozptylu hodnot vzhledem k přítomnosti odlehlých hodnot byl v číslech uveden rozsah min-max.

Tabulka 5. Popisná statistika datové sady 1 (81 vzorků) pro vstupní proměnné včetně klimatických podmínek ve studované oblasti

Proměnná (jednotky)	Průměr	Median	SEM	Min	Max	SD
Nadmořská výška (m n.m.)	627.75	540.00	27.99	320.00	1318.00	251.90
Průměrná roční teplota vzduchu (°C)	6.23	6.73	0.17	2.10	8.13	1.56
Průměrný roční úhrn srážek (mm)	767.39	716.50	14.68	621.10	1105.90	132.13
Délka vegetačního období (dny)	161.70	172.00	2.82	93.00	191.00	25.34
pH	3.36	3.32	0.04	2.62	4.71	0.37
C/N	15.60	16.30	0.49	4.50	26.90	4.45
BS (%)	23.58	15.53	2.60	2.83	93.14	22.48
tFe (mg/kg)	28616.13	24700.00	2339.86	7260.00	90700.00	20263.77
tAl (mg/kg)	29299.20	28200.00	1752.30	3220.00	72400.00	15175.35
tMn (mg/kg)	680.80	380.00	89.71	40.00	5090.00	776.89
tCa (mg/kg)	1775.73	1200.00	203.70	200.00	9500.00	1764.05
tMg (mg/kg)	6320.40	4470.00	774.39	370.00	37000.00	6706.42
tK (mg/kg)	1850.93	1780.00	138.97	550.00	8900.00	1203.54
tP (mg/kg)	777.08	590.00	73.87	160.00	4438.00	639.71
tN (%)	0.26	0.21	0.02	0.04	1.40	0.20
TOC (t/ha)	27.06	18.60	2.78	3.68	150.48	24.99
Hloubka půdního horizontu (cm)	7.72	6.00	0.66	1.00	35.00	5.95

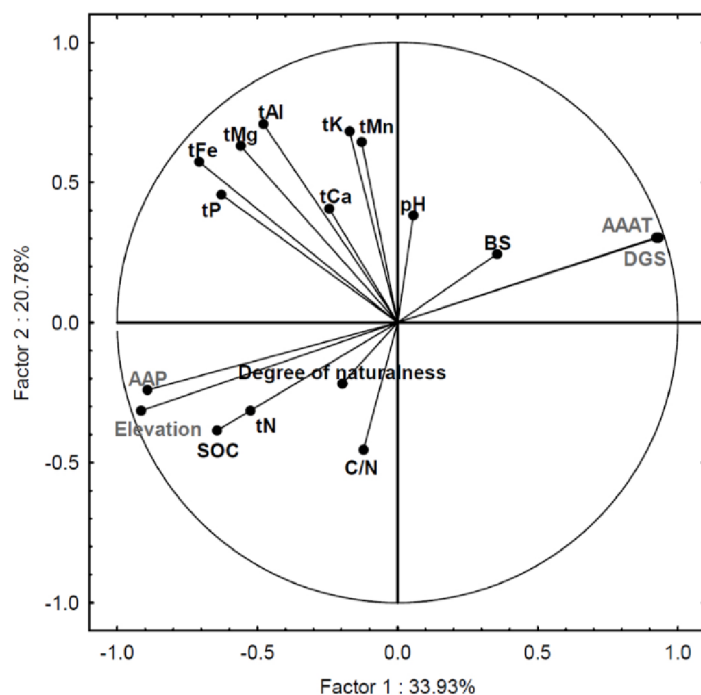
Průměr: aritmetický průměr; Median: hodnota mediánu; SEM: střední chyba průměru; Min: minimální hodnota; Max: maximální hodnota; SD = směrodatná odchylka

4.4.2. Vliv stupně přirozenosti lesa na obsah půdního organického uhlíku

K popisu datové sady 2 byly použity popisné statistiky, zejména medián, rozptyl a mezikvartilové rozmezí. Normalita dat byla ověřena Shapiro-Wilkovým testem. Pro hodnoty TOC (t/ha) v obou půdních horizontech nebyla splněna podmínka normality údajů. Proto byla provedena logaritmická transformace.

Existence vlivu vybraných kategoričkových proměnných na závislou kvantitativní proměnnou (TOC) a statistické rozdíly byly testovány pomocí analýzy rozptylu (ANOVA) a Duncanova vícenásobného srovnávacího testu. Všechny testy byly provedeny na 5% úrovni významnosti. Statistická analýza byla provedena v softwaru STATISTICA verze 13 (TIBCO Software Inc. Palo Alto, CA, USA).

Obrázek 3. PCA Biplot - projekce vstupních proměnných



AAP: průměrný roční úhrn srážek
AAAT: průměrná roční teplota vzduchu
Degree of naturalness:
stupeň přirozenosti lesa
DGS: délka vegetačního období
Elevation: nadmořská výška
SOC: půdní organický uhlík TOC

5. VÝSLEDKY

5.1. Vztah abiotických proměnných na obsah půdního organického uhlíku

Vztahy abiotických proměnných na obsah půdního organického uhlíku v povrchovém humusovém horizontu (A-horizont) byly studované na datové sadě 1. Databáze monitorovacích ploch zahrnovala 81 vzorků s lesními porosty s 91–100 % zastoupením smrku ztepilého (*Picea abies* L. H. Karst.) a lesními porosty s 91–100 % zastoupením buku lesního (*Fagus sylvatica* L.)

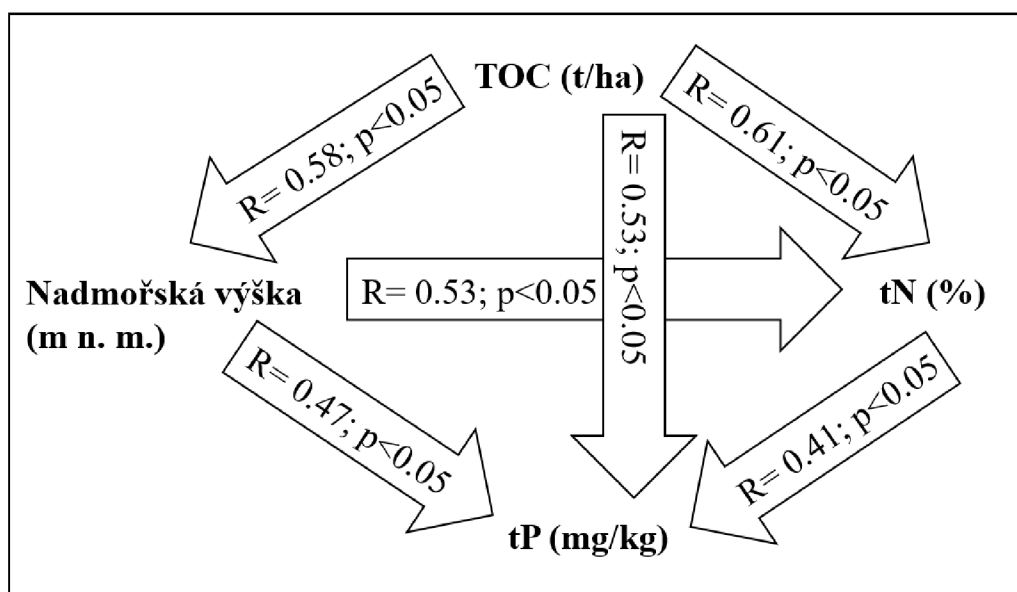
Výsledky statistických analýz provedených v datové sadě 1 ukazují významnou korelaci mezi obsahem TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu a následujícími abiotickými proměnnými: nadmořskou výškou ($R = 0,58$; $p < 0,01$), průměrnou roční teplotou vzduchu ($R = -0,58$; $p < 0,01$), průměrnými ročními srážkami ($R = 0,52$; $p < 0,01$) a délkou vegetačního období ($R = -0,58$; $p < 0,01$). Protože průměrná roční teplota vzduchu, průměrné roční srážky a délka vegetačního období velmi úzce souvisí s nadmořskou výškou, při další analýze bylo pracováno pouze s nadmořskou výškou. Obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu se zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou. Kromě TOC ve studované datové sadě koreluje tN také pozitivně s nadmořskou výškou ($R = 0,53$; $p < 0,01$).

Kromě korelací s abiotickými proměnnými prokázala statistická analýza datové sady 1 významnou pozitivní korelaci TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu s tN ($R = 0,61$; $p < 0,01$). Obsah TOC se zde rovněž zvyšuje se zvyšujícím se obsahem tN. Jiné chemické prvky vyjma fosforu nevykazovaly s obsahem TOC v datové sadě 1 statisticky významnou korelaci. Byla prokázána pozitivní korelace mezi TOC a obsahem tP ($R = 0,32$; $p < 0,05$). Při podrobnějším sledování vztahů mezi obsahem TOC a tN a obsahem TOC a tP byla zjištěna vzájemná pozitivní korelace těchto proměnných a nadmořské výšky ($tP \leftrightarrow tN$ $R = 0,41$; $p < 0,05$; $tP \leftrightarrow$ nadmořská výška $R = 0,47$; $p < 0,05$), (obrázek 4).

Další pozitivní korelace je patrná ve vztahu k obsahu TOC a stupni přirozenosti lesa. Obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu se zvyšuje s rostoucím stupněm přirozenosti ($R = 0,22$; $p < 0,05$). Na základě těchto zjištění byl datový soubor 81 vzorků rozdělen do 2 skupin – autochtonní porosty (stupeň 4-6) a alochtonní porosty (stupeň 0-3). V těchto dvou skupinách byl porovnáván obsah TOC v povrchovém humusovém horizontu A (obrázek 5a). Významně vyšší obsah TOC v půdním horizontu A byl zjištěn v autochtonních

porostech, pohyboval se v rozmezí 5,93-150,48 t/ha, medián TOC byl 26,46 t/ha. V alochtonních porostech se obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu pohyboval v rozmezí 3,68 až 64,83 t/ha, medián 17,36 t/ha. Obsah tN v A - humusovém povrchovém půdním horizontu byl také významně vyšší ($p < 0,01$) u autochtonních porostů s mediánem hodnoty 0,31 % (obrázek 5b).

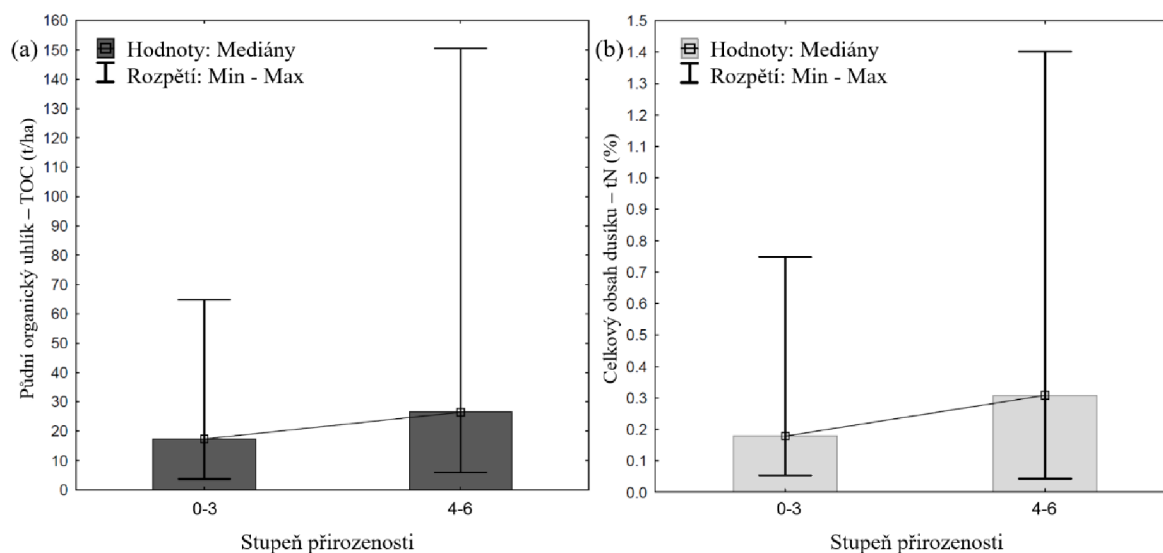
Obrázek 4. Schéma vzájemných pozitivních korelací mezi nadmořskou výškou, obsahem vázaných forem oxidů fosforu (tP), celkového obsah dusíku (tN) a půdního organického uhlíku (TOC) v A - humusovém povrchovém půdním horizontu - datová sada 1 (81) vzorků



Pro podrobnější výsledky byly zkoumány rozdíly mezi 5 skupinami porostů (podle procentuálního zastoupení dominantních druhů dřeviny). Absolutně nejvyšší obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu byl zjištěn v nesmíšených porostech – autochtonních porostech smrku ztepilého (91–100 %) s mediánem 51,27 t/ha a s pozoruhodným rozptylem v důsledku výskytu několika odlehlých hodnot (obrázek 6a). Druhý nejvyšší obsah TOC byl pozorován v autochtonních smíšených porostech buku lesního (50–90 %). Naopak nejnižší obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu byl zjištěn také v nesmíšených porostech, ale v autochtonních porostech buku lesního (91–100 %), s mediánem 11,19 t/ha. Významné rozdíly ($p < 0,01$) v obsahu TOC mezi 5 skupinami jsou uvedeny v tabulce 6. Významné rozdíly ($p < 0,01$) v obsahu TOC byly zjištěny mezi skupinami nesmíšených autochtonních smrkových porostů a nesmíšených autochtonních bukových porostů a mezi nesmíšenými autochtonními a nesmíšenými alochtonními porosty smrku

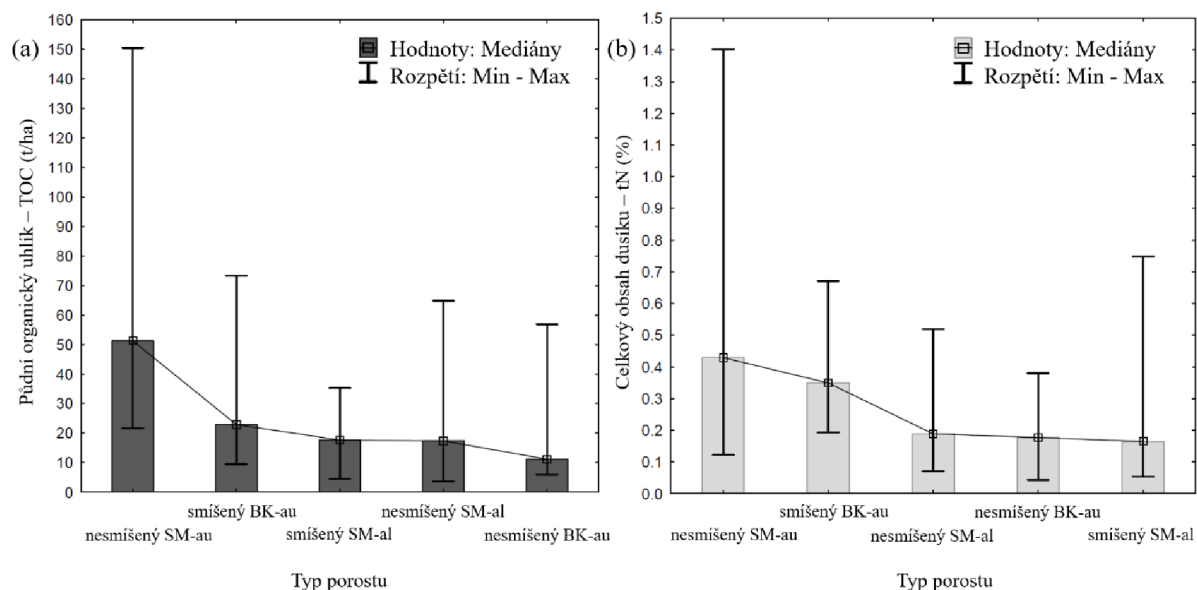
(tabulka 7). Stejné srovnání bylo provedeno ve smíšených porostech (tabulka 8), významně vyšší obsah TOC v půdním horizontu A (medián hodnoty 22,90 t/ha; $p < 0,05$) byl prokázán ve smíšených autochtonních porostech buku lesního (50-90 %).

Obrázek 5. Srovnání obsahu TOC (a) a obsahu tN (b) v A - humusovém povrchovém půdním horizontu mezi autochtonními a alochtonními lesními porosty v datové sadě I (81 vzorků)



Statistická analýza, která byla provedena pro každou skupinu porostů (podle procentuálního zastoupení dominantních druhů dřeviny), prokázala významnou pozitivní korelaci TOC s tN ve všech nesmíšených porostech (91-100 %). Obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu se zvyšuje s rostoucím obsahem tN. Korelační koeficient $R = 0,73$ v nesmíšených autochtonních porostech (91–100 %); $R = 0,59$ v nesmíšených alochtonních smrkových porostech (91–100 %) a $R = 0,71$ v nesmíšených autochtonních bukových porostech (91–100 %). Všechny korelace byly významné na úrovni významnosti $p < 0,05$. Nejvyšší obsah tN s mediánem 0,43 % byl zjištěn v nesmíšených autochtonních smrkových porostech (91–100 %) (obrázek 6b). Obsah tN zjištěný v nesmíšených alochtonních porostech smrku ztepilého (0,19 %) byl podobný obsahu tN zjištěnému v nesmíšených autochtonních bukových porostech (0,18 %). Signifikantní rozdíly v obsahu tN mezi všemi 5 studovanými skupinami jsou uvedeny v tabulce 6 a mezi skupinami nesmíšených porostů v tabulce 7. Trend obsahu tN je velmi podobný trendu obsahu TOC dle porostního typu (obrázek 6a a 6b). Jiné chemické prvky a související proměnné ve všech nesmíšených porostech nevykazovaly statisticky významnou korelaci s obsahem TOC.

Obrázek 6. Srovnání obsahu TOC (a) a tN (b) v A - humusovém povrchovém půdním horizontu v 5 skupinách porostů podle zastoupení dominantních dřevin v datové sadě 1 (81 vzorků)



(nesmišený SM-au): autochtonní porosty s 91-100% zastoupením smrku ztepilého
 (smíšený BK-au): autochtonní porosty s 50-90% zastoupením buku lesního
 (smíšený SM-al): alochtonní porosty s 50-90% zastoupením smrku ztepilého
 (nesmišený SM-al): alochtonní porosty s 91-100% zastoupením smrku ztepilého
 (nesmišený BK-au): autochtonní porosty s 91-100% zastoupením buku lesního

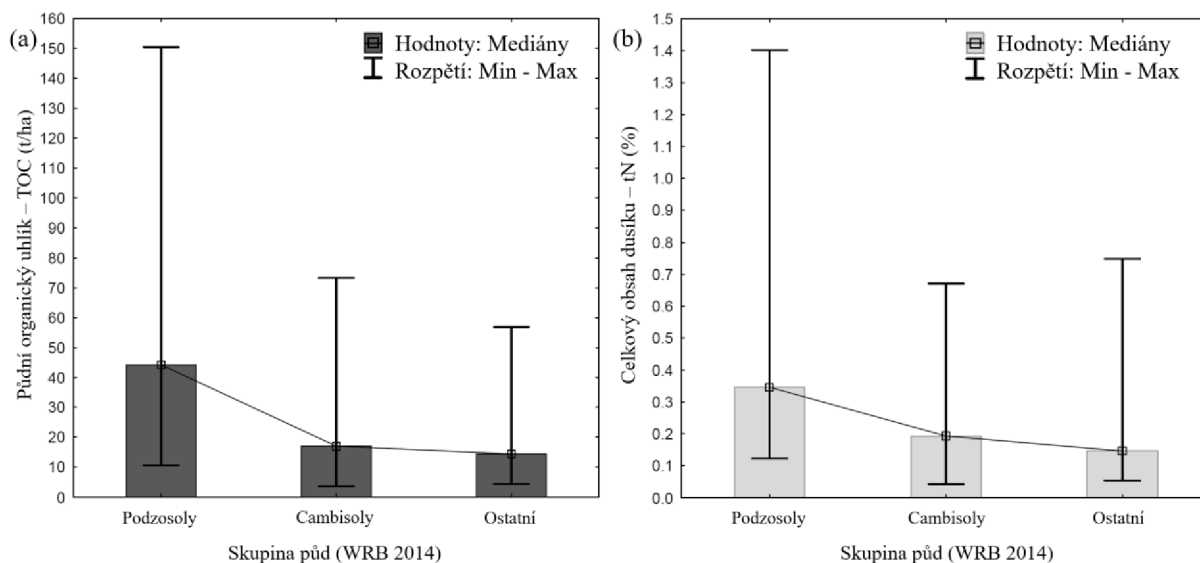
U smíšených porostů (50-90 %) byla pozitivní korelace mezi TOC a tN zjištěna pouze v případě autochtonních bukových porostů ($r = 0,63$, $p < 0,05$), kde střední hodnota tN byla 0,35 %. U smíšených alochtonních smrkových porostů nebyla korelace významná. Rozdíl v obsahu tN mezi skupinami smíšených porostů je významný ($p < 0,05$), stejně jako rozdíl v obsahu TOC (tabulka 8). Navíc pozitivní korelace mezi obsahem TOC a tP ($r = 0,69$, $p < 0,05$) byla zjištěna pouze u autochtonních smíšených bukových porostů. V provedené statistické analýze nebyly prokázány žádné další korelace nebo potenciální vztahy TOC s analyzovanými chemickými prvky. Vzhledem k výskytu několika odlehlých hodnot však byla zjištěna souvislost mezi TOC a skupinou půd. V souboru 81 vzorků byl nejvyšší obsah TOC pozorován ve skupině Podzosoly s mediánem 44,20 t/ha (obrázek 7a). Podzosoly také vykázaly nejvyšší rozptyl v obsahu TOC. Nejnižší obsah TOC byl zjištěn v skupině půd ostatní, kde střední hodnota byla pouze 14,40 t/ha. Významné rozdíly v obsahu TOC byly pozorovány mezi Podzosoly a Cambisoly a mezi Podzosoly a ostatními půdními typy (tabulka 9).

Tabulka 6. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC a tN mezi 5 skupinami porostů dle Kruskal-Wallisova testu

Půdní organický uhlík - TOC (t/ha), p < 0.01					
	nesmíšený SM-au	nesmíšený SM-al	nesmíšený BK-au	smíšený SM-al	smíšený BK-au
nesmíšený SM-au	—	p = 0.000307	p = 0.000299	p = 0.000285	ns.
nesmíšený SM-al	p = 0.000307	—	ns.	ns.	ns.
nesmíšený BK-au	p = 0.000299	ns.	—	ns.	ns.
smíšený SM-al	p = 0.000285	ns.	ns.	—	ns.
smíšený BK-au	ns.	ns.	ns.	ns.	—
Celkový obsah dusíku - tN (%), p < 0.05					
	nesmíšený SM-au	nesmíšený SM-al	nesmíšený BK-au	smíšený SM-al	smíšený BK-au
nesmíšený SM-au	—	p = 0.008479	ns.	p = 0.005001	ns.
nesmíšený SM-al	p = 0.008479	—	ns.	ns.	p = 0.024039
nesmíšený BK-au	ns.	ns.	—	ns.	ns.
smíšený SM-al	p = 0.005001	ns.	ns.	—	p = 0.013301
smíšený BK-au	ns.	p = 0.024039	ns.	p = 0.013301	—

(nesmíšený SM-au): autochtonní porosty s 91-100% zastoupením smrku ztepilého
 (smíšený SM-al): alochtonní porosty s 50-90% zastoupením smrku ztepilého
 (smíšený BK-au): autochtonní porosty s 50-90% zastoupením buku lesního
 (nesmíšený SM-al): alochtonní porosty s 91-100% zastoupením smrku ztepilého
 (nesmíšený BK-au): autochtonní porosty s 91-100% zastoupením buku lesního
 ns. = není-signifikantní

Obrázek 7. Srovnání obsahu TOC (a) a tN (b) v A - humusovém povrchovém půdním horizontu mezi studovanými skupinami půd. Skupina „Ostatní“ zahrnuje Stagnosoly, Leptosoly a Luvisoly



V souvislosti se vztahem mezi TOC a tN byl u těchto skupin půdy porovnáván také obsah tN. Obsah tN byl také nejvyšší ve skupině půd Podzosoly (medián 0,35 %) (obrázek 7b). Nejnižší obsah tN byl zjištěn v skupině půd ostatní, jejíž střední hodnota byla 0,15 %. Mezi stejnými skupinami půd byly pozorovány významné rozdíly v obsahu tN jako i u TOC, tyto rozdíly jsou uvedeny v tabulce 9. Trend obsahu tN je tedy u půdních skupin ve zkoumaném souboru dat podobný trendu obsahu TOC.

Loglineární modely

Složitější posouzení faktorů ovlivňujících obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu je založeno na lineárním modelu, kdy $\log(\text{TOC})$ byl považován za závislou proměnnou. (Přirozený) logaritmus byl použit z toho důvodu, aby se předešlo problémům způsobeným vychýlením distribuce TOC v půdním horizontu A. Porovnány byly čtyři různé typy porostů: nesmíšené porosty (91–100 %) smrku ztepilého a buku lesního a smíšené porosty (50–90 %) smrku ztepilého a buku lesního. Faktor udávaný dominantními druhy stromů (smrk ztepilý/buk lesní) se v tomto případě shoduje s kategorizovaným faktorem přirozenosti (autochtonní/alochtonní). Pátá skupina zahrnutá v původním souboru údajů – nesmíšené autochtonní porosty smrku ztepilého – byla z této analýzy vyloučena, protože skupina se v několika aspektech výrazně liší od zbývajících čtyř skupin (vyšší nadmořská výška a další abiotické faktory, převládající půdní skupina Podzosoly). Zbývajících čtyři skupiny se významně neliší ani v nadmořské výšce, ani v půdách, a proto jsou způsobilé pro srovnání.

Model odhalil výrazně vyšší obsah TOC ve smíšených porostech buku lesního ($p = 0,02$). Obsah TOC je ve srovnání se třemi zbývajících skupinami vyšší o 24 %. Mezi zbývajících třemi skupinami nejsou významné rozdíly. Model také zahrnuje faktor nadmořské výšky. Odhaduje se, že obsah TOC vzroste o 8,6 % při 100 m převýšení ($p = 0,0006$). Obsah TOC lze popsat následujícími rovnicemi:

$$\log(\text{TOC}) = 0,95 + 0,00083 \text{ nadmořské výšky, pro smíšené porosty buku lesního}$$

$$\log(\text{TOC}) = 0,73 + 0,00083 \text{ nadmořské výšky, pro zbývajících porosty}$$

Vliv skupiny půd nebyl významný.

Pro tN lze použít obdobný model. Opět se ukazuje, že obsah (tN) v A - humusovém povrchovém půdním horizontu je vyšší v porostu buku lesního ($p < 0,0001$). Je dvakrát vyšší (o 100 %) ve srovnání s koncentrací ve zbývajících třech skupinách (rozdíly mezi těmito třemi

skupinami nejsou významné). Obsah tN v A - humusovém povrchovém půdním horizontu se zvyšuje o 21,3 % při 100 m převýšení ($p < 0,0001$). Obsah tN je popsán následujícími rovnicemi:

$$\log(tN) = -2.61 + 0.00193 \text{ nadmořské výšky, pro smíšené porosty buku lesního}$$

$$\log(tN) = -2.80 + 0.00193 \text{ nadmořské výšky, pro zbývající porosty}$$

Vliv skupiny půd nebyl významný.

Tabulka 7. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC a tN mezi 5 skupinami porostů dle Kruskal-Wallisova testu

Půdní organický uhlík - TOC (t/ha), $p < 0.01$			
	nesmíšený SM-au	nesmíšený SM-al	nesmíšený BK-au
nesmíšený SM-au	—	$p = 0.000202$	$p = 0.000182$
nesmíšený SM-al	$p = 0.000202$	—	ns.
nesmíšený BK-au	$p = 0.000182$	ns.	—
Celkový obsah dusíku - tN (%), $p < 0.05$			
	nesmíšený SM-au	nesmíšený SM-al	nesmíšený BK-au
nesmíšený SM-au	—	$p = 0.002051$	$p = 0.019608$
nesmíšený SM-al	$p = 0.002051$	—	ns.
nesmíšený BK-au	$p = 0.019608$	ns.	—

(nesmíšený SM-au): porostní typ autochtonní s 91-100 % zastoupením Smrku ztepilého

(nesmíšený SM-al): porostní typ alochtonní s 91-100 % zastoupením Smrku ztepilého

(nesmíšený BK-au): porostní typ autochtonní s 91-100 % zastoupením Buku lesního

ns. = není-signifikantní

Tabulka 8. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC a tN mezi skupinami smíšených porostů podle t-testů pro nezávislé výběry

Půdní organický uhlík - TOC (t/ha), $p < 0.01$		
	smíšený SM-al	smíšený BK-au
smíšený SM-al	—	$p = 0.020808$
smíšený BK-au	$p = 0.020808$	—
Celkový obsah dusíku - tN (%), $p < 0.05$		
	smíšený SM-al	smíšený BK-au
smíšený SM-al	—	$p = 0.020632$
smíšený BK-au	$p = 0.020632$	—

(smíšený BK-au): smíšený porostní typ autochtonní s 50-90 % zastoupením Buku lesního

(smíšený SM-al): smíšený porostní typ alochtonní s 50-90 % zastoupením Smrku ztepilého

Tabulka 9. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC a tN mezi skupinami půd na všech studovaných lokalitách dle Kruskal-Wallisova testu

Půdní organický uhlík - TOC (t/ha), p < 0.01			
	Podzosoly	Cambisoly	Ostatní
Podzosoly	—	0.000419	0.002872
Cambisoly	0.000419	—	ns.
Ostatní	0.002872	ns.	—
Celkový obsah dusíku - tN (%), p < 0.05			
	Podzosoly	Cambisoly	Ostatní
Podzosoly	—	0.001920	0.001656
Cambisoly	0.001920	—	ns.
Ostatní	0.001656	ns.	—

ns. = není-signifikantní

5.2. Vliv stupně přirozenosti lesa na obsah půdního organického uhlíku

Pro účely studia vlivu přirozenosti dřevinné skladby a druhového složení dřevin na obsah organického uhlíku v půdě v organickém půdním horizontu O a – humusovém povrchovém horizontu A byla použita datová sada 2 (248 monitorovacích ploch) Zastoupení porostních typů na studovaných plochách je podrobněji popsáno v tabulce 3.

O - organický půdní horizont

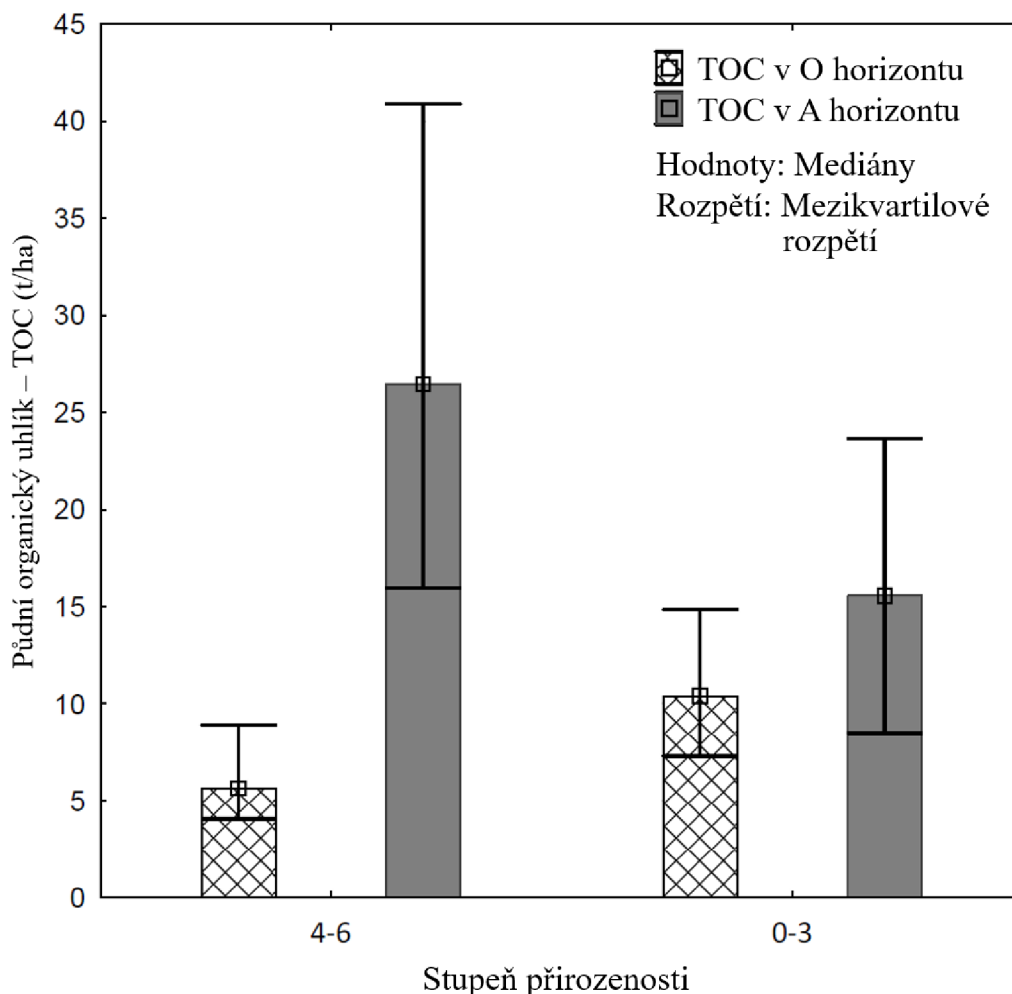
Analýza rozptylu (ANOVA) prokázala významný vliv stupně přirozenosti lesa na obsah TOC ($F = 43,34$; $p < 0,001$). Byl zjištěn významný rozdíl mezi skupinami stupně přirozenosti dřevinné skladby 0-3 a 4-6, zatímco vyšší obsah TOC byl zjištěn ve skupině 0-3 s mediánem 10,40 t/ha. Ve skupině 4-6 byla střední hodnota TOC pouze 5,65 t/ha (obrázek 8).

Kromě stupně přirozenosti lesa byl prokázán vliv typu smíšení (nesmíšené vs. smíšené porosty) na obsah TOC ($F = 15,77$; $p < 0,001$) a významný rozdíl mezi nesmíšenými a smíšenými porosty. V nesmíšených porostech byl zjištěn vyšší obsah TOC s mediánem 8,85 t/ha, zatímco ve smíšených porostech byl medián pouze 5,33 t/ha (obrázek 9b).

Byl také prokázán vliv hlavních druhů dřevin (buk, dub, smrk) v porostech na obsah TOC ($F = 21,68$; $p < 0,001$). Byly zjištěny významné rozdíly mezi porosty buku a smrku ($p < 0,001$) a mezi porosty dubu a smrku ($p < 0,001$). V obsahu TOC se bukové a dubové porosty významně nelišily ($p > 0,05$). Výrazně nejvyšší obsah TOC byl zjištěn ve smrkových porostech s mediánem 10,40 t/ha. Na druhé straně byl nejnižší obsah TOC zjištěn v bukových porostech s mediánem 5,43 t/ha (obrázek 9a). Na základě výše uvedených zjištění byly lesní porosty

rozděleny na 2 skupiny, přičemž byl prokázán vliv porostního typu na obsah TOC ($F = 8,07$; $p < 0,001$). Byl rovněž zjištěn významný rozdíl v obsahu TOC mezi jednotlivými porostními typy. Lze konstatovat, že všechny porosty se výrazně lišily od AL SM 91–100 % v obsahu TOC. Při porovnání dubových typů porostů s AL SM 91–100 % porostů bylo patrné, že nejvyšší obsah TOC byl prokázán v AL SM 91–100 %, s mediánem 10,40 t/ha (obrázek 10a). Nebyly zjištěny žádné významné rozdíly v obsahu TOC mezi typy dubových porostů (tabulka 10), i když obsah TOC klesá s rostoucím procentuálním zastoupením dubu. Při porovnání bukových porostních typů s AL SM 91–100 % porostů bylo rovněž prokázáno, že nejvyšší obsah TOC byl prokázán v AL SM 91–100 % (obrázek 10b). Druhý nejvyšší obsah TOC (po AL SM 91–100 % porostů) byl zjištěn v AU BK 91–100 % porostů s mediánem 6,58 t/ha (obrázek 4b). U bukových porostů byl zjištěn významný rozdíl v obsahu TOC mezi porosty AU BK 91–100 % a AU BK 71–90 % (tabulka 11).

Obrázek 8. Srovnání obsahu TOC (t/ha) v půdních horizontech O – nadložní organický a – humusový povrchový ve vztahu k stupni přirozenosti



A – humusový povrchový horizont

Stejně jako v O horizontu byl prokázán významný vliv stupně přirozenosti lesa na obsah TOC také v horizontu A ($F = 27,34$; $p < 0,001$) a významný rozdíl ($p < 0,001$) byl zjištěn mezi skupinami stupně přirozenosti 0-3 a 4-6. Významně vyšší obsah TOC byl zjištěn ve skupině 4-6 s mediánem 30,61 t/ha, zatímco ve skupině 0-3 byl medián pouze 19,07 t/ha (obrázek 8). Tento trend je ve srovnání s horizontem O opačný.

V horizontu A byl také prokázán vliv typu smíšení (nesmíšený / smíšený) na obsah TOC ($F = 7,44$; $p < 0,007$). Byl prokázán významný rozdíl mezi nesmíšenými a smíšenými porosty. Vyšší obsah TOC byl zjištěn ve smíšených porostech s mediánem 31,02 t/ha ve srovnání s nesmíšenými porosty s mediánem 23,95 t/ha (obrázek 9b). To je také opačný trend než v horizontu O.

Kromě výše uvedeného byl patrný také významný vliv dřeviny (buk, dub, smrk) na obsah TOC, s významnými rozdíly mezi bukem a smrkem ($p < 0,001$) a mezi dubem a smrkem ($p < 0,001$). V obsahu TOC se bukové a dubové porosty významně nelišily ($p > 0,05$), stejně jako v O horizontu. Výrazně nejvyšší obsah TOC byl zjištěn u dubových porostů (střední hodnota 32,04 t/ha) a nejnižší u smrkových porostů (střední hodnota 19,07 t/ha) (obrázek 9a).

Stejně jako v O horizontu, je významný vliv porostního typu na obsah TOC ($F = 5,90$; $p < 0,001$) s významnými rozdíly prokázanými mezi porostními typy v horizontu A. Při porovnání porostů dubového porostního typu s AL SM 91–100 % porosty bylo zjištěno, že všechny typy porostů dubového porostního typu se významně liší od AL SM 91–100 % porostů (tabulka 10). Nejvyšší obsah TOC byl zjištěn v porostech AU DB 71-90 %, medián byl 33,63 t/ha (obrázek 10a). Na druhé straně nejnižší obsah TOC v tomto srovnání byl zjištěn v AL SM 91–100 % porostů s mediánem 15,55 t/ha. Tento trend je opačný než v horizontu O. Při porovnání porostů bukového porostního typu s AL SM 91–100 % porostů byl prokázán významný rozdíl pouze mezi AU BK 91–100 % porosty a AL SM 91–100 % porosty (tabulka 11), ačkoli klesající trend v obsahu TOC je patrný v porostech s následujícím pořadím: AU BK 31–70 % > AU BK 91–100 % > AU BK 71–90 % > AL SM 91–100 %. Rozdíly mezi bukovými porosty nebyly významné. Nejvyšší obsah TOC v bukových porostních typech je ve skupině porostů AU BK 31–70 % s mediánem hodnoty 21,23 t/ha (obrázek 10b). Na druhé straně nejnižší obsah TOC v tomto srovnání byl zjištěn ve skupině porostů AL SM 91–100 %, podobně jako ve srovnání s porosty dubového porostního typu.

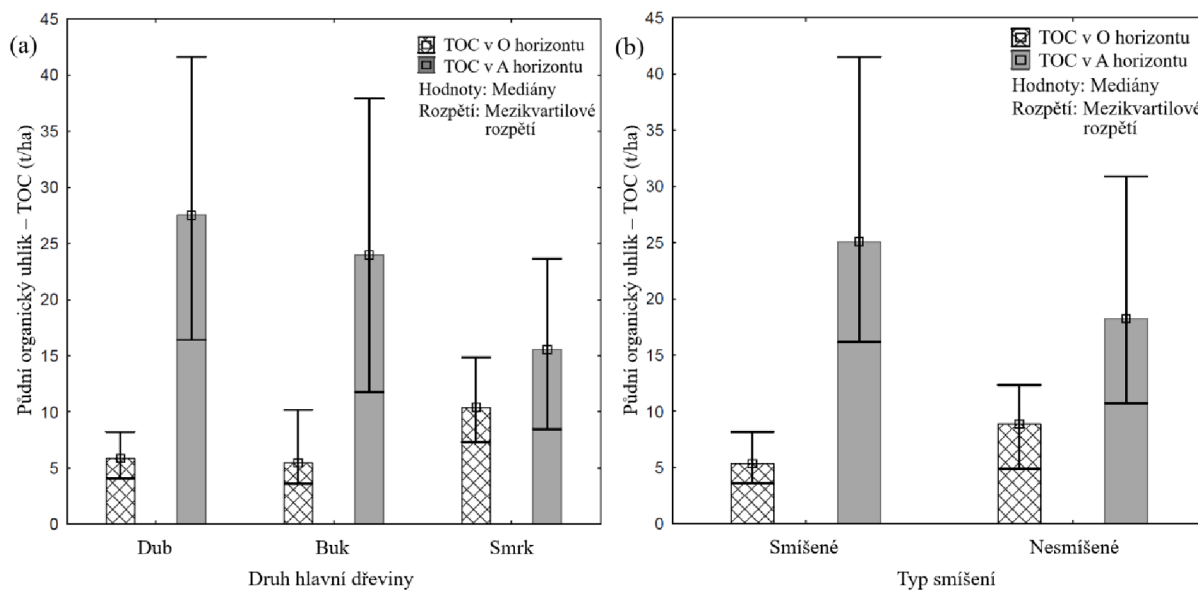
Tabulka 10. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC mezi porostními typy dubových a smrkových porostů v půdních horizontech O – nadložní organický a – humusový povrchový, podle Duncanova mnohonásobného srovnávacího testu

Půdní organický uhlík - TOC (t/ha) v O horizontu, p < 0.05				
Typ porostu zkratka	AL SM 91-100 %	AU DB 91-100 %	AU DB 71-90 %	AU DB 31-70 %
AL SM 91-100 %	–	p = 0.000057	p = 0.000367	p = 0.000335
AU DB 91-100 %	p = 0.000057	–	ns.	ns.
AU DB 71-90 %	p = 0.000367	ns.	–	ns.
AU DB 31-70 %	p = 0.000335	ns.	ns.	–

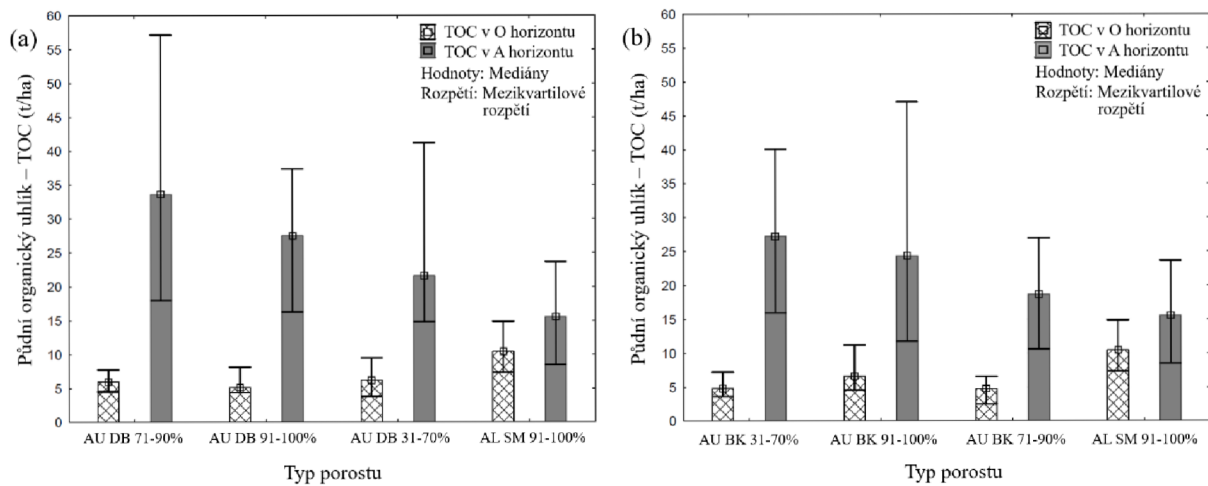
Půdní organický uhlík - TOC (t/ha) v A horizontu, p < 0.05				
Typ porostu zkratka	AL SM 91-100 %	AU DB 91-100 %	AU DB 71-90 %	AU DB 31-70 %
AL SM 91-100 %	–	p = 0.002865	p = 0.000008	p = 0.005654
AU DB 91-100 %	p = 0.002865	–	ns.	ns.
AU DB 71-90 %	p = 0.000008	ns.	–	ns.
AU DB 31-70 %	p = 0.005654	ns.	ns.	–

ns. = není-signifikantní

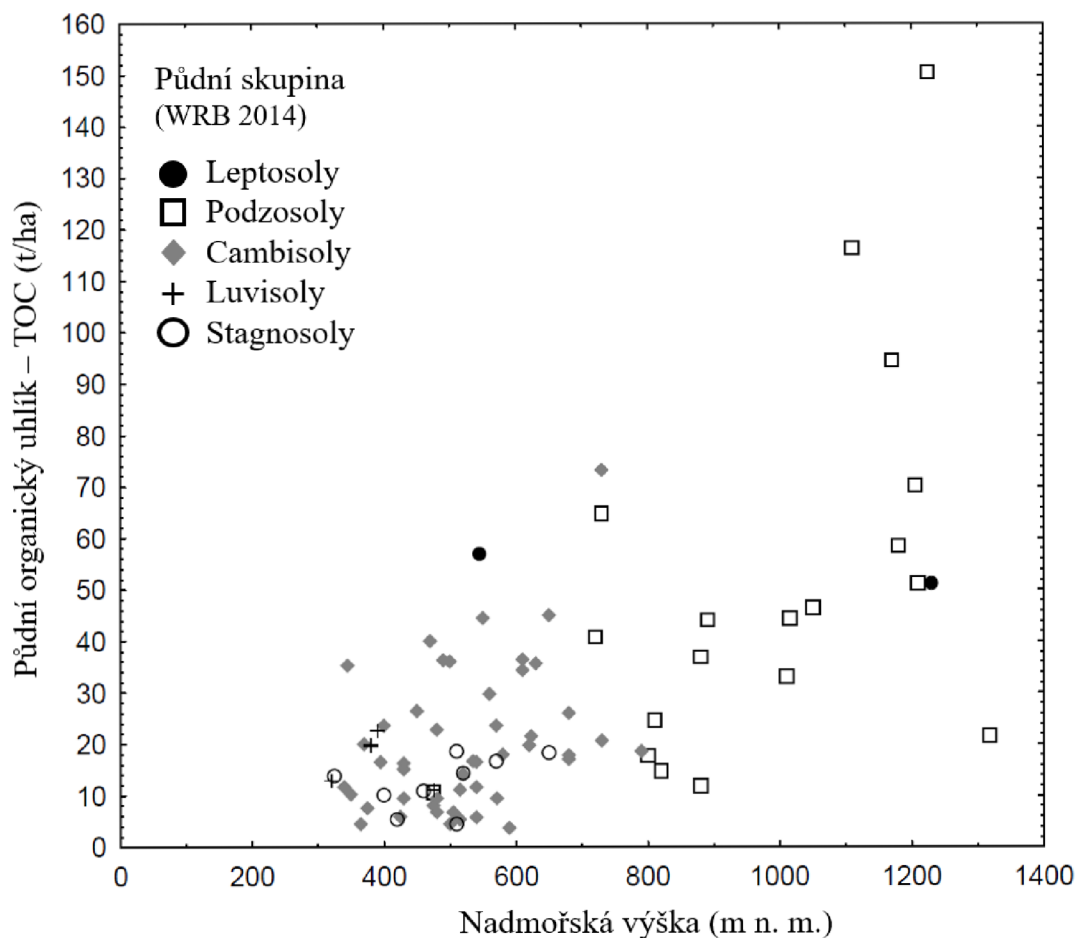
Obrázek 9. Srovnání obsahu TOC (t/ha) v půdních horizontech O – nadložní organický a – humusový povrchový ve vztahu k (a) hlavním dřevinám porostů a (b) typu smíšení



Obrazek 10. Srovnání obsahu TOC (t/ha) v půdních horizontech O – nadložní organický a A – humusový povrchový pro smíšení (a) dub a smrk (b) buk a smrk



Obrazek 11. Distribuce vzorků v datové sadě 1 s informací o obsahu TOC v humusovém povrchovém horizontu (A – horizont) pro zastoupené skupiny půd dle nadmořské výšky



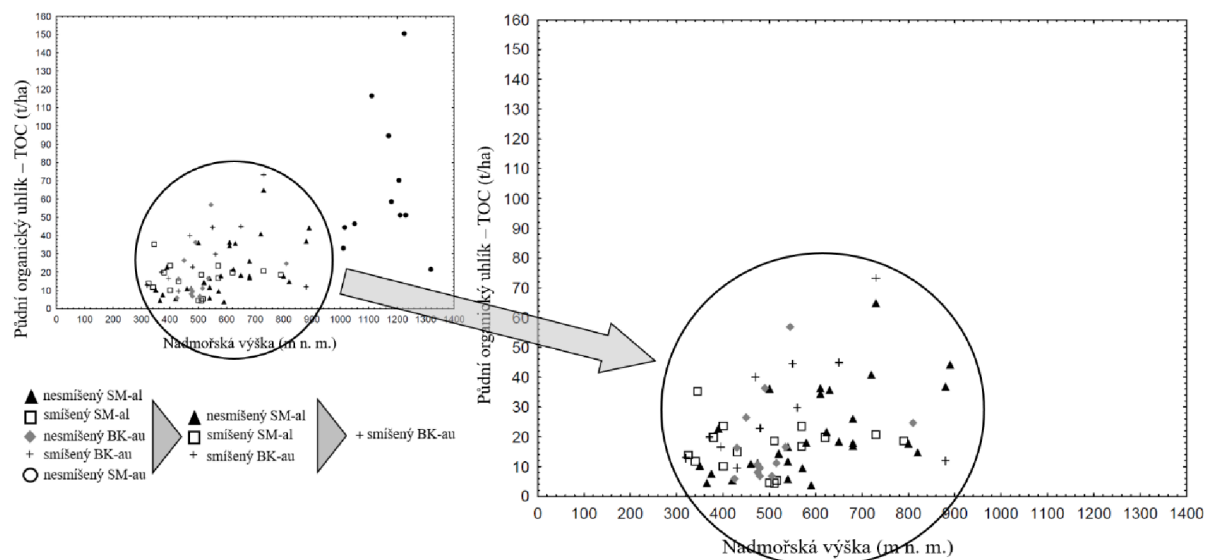
Tabulka 11. Signifikantní rozdíly v obsahu TOC mezi porostními typy bukových a smrkových porostů v půdních horizontech O – nadložní organický a A – humusový povrchový, podle Duncanova mnohonásobného srovnávacího testu

Půdní organický uhlík - TOC (t/ha) v O horizontu, p < 0.05				
Typ porostu zkratka	AL SM 91-100 %	AU BK 91-100 %	AU BK 71-90 %	AU BK 31-70 %
AL SM 91-100 %	–	p = 0.044032	p = 0.000031	p = 0.004125
AU BK 91-100 %	p = 0.044032	–	p = 0.026978	ns.
AU BK 71-90 %	p = 0.000031	p = 0.026978	–	ns.
AU BK 31-70 %	p = 0.004125	ns.	ns.	–

Půdní organický uhlík - TOC (t/ha) v A horizontu, p < 0.05				
Typ porostu zkratka	AL SM 91-100 %	AU BK 91-100 %	AU BK 71-90 %	AU BK 31-70 %
AL SM 91-100 %	–	p = 0.042505	ns.	ns.
AU BK 91-100 %	p = 0.042505	–	ns.	ns.
AU BK 71-90 %	ns.	ns.	–	ns.
AU BK 31-70 %	ns.	ns.	ns.	–

ns. = není-signifikantní

Obrázek 12. Duální graf distribuce vzorků v datové sadě 1 rozdělených do 5 skupin typů porostů podle nadmořské výšky a obsahu TOC



(nesmíšený SM-au): autochtonní porosty s 91-100% zastoupením smrku ztepilého
 (smíšený BK-au): autochtonní porosty s 50-90% zastoupením buku lesního
 (smíšený SM-al): alochtonní porosty s 50-90% zastoupením smrku ztepilého
 (nesmíšený SM-al): alochtonní porosty s 91-100% zastoupením smrku ztepilého
 (nesmíšený BK-au): autochtonní porosty s 91-100% zastoupením buku lesního

V pravé části (detail) černý kruh vymezuje rozsah nadmořské výšky a obsahu TOC, kde by mohly být nepřírozené smrkové porosty nahrazeny smíšenými přirozenými bukovými porosty (viz text). Porosty patřící do stejné skupiny podle dominantních dřevin a stupně přirozenosti jsou označeny stejným symbolem.

6. DISKUSE

Z výsledků našeho výzkumu jasně vyplývá, že výškový gradient jako společný faktor abiotických proměnných ovlivňuje obsah TOC i tN v povrchovém humusovém horizontu (A-horizont). Lze konstatovat, že s rostoucí nadmořskou výškou se obsah TOC a tN zvyšuje. Tento trend potvrdila také řada autorů (Chang a kol. 2015; Tashi a kol. 2016; Bojko a kol. 2017; Bojko a Kabala 2017; Hernandez a kol. 2017; Wang a kol. 2017; Callesen a kol. 2007). Několik autorů však popisuje i opačný trend (Sheikh a kol. 2009; Bangroo a kol. 2017). Podle řady autorů byly vysoké obsahy TOC a tN zjištěny v horských lesích (ve vyšších polohách) od tropických přes subtropické až po mírné oblasti (Bu a kol. 2012; Chang a kol. 2015; Yang a kol. 2016). Vyšší obsah TOC a tN v horských lesích (ve vyšších polohách) lze vysvětlit nižší teplotou a vyššími srážkami, s tím souvisejícím pomalejším rozkladem a vyšším podílem biomasy jemných kořenů v kořenové části pod povrchem (vyšší poměr kořenového vlášení), aby se maximalizoval příjem živin, je-li dostupnost živin omezena v důsledku nižšího rozkladu (Soethe a kol. 2006; Chang a kol. 2015).

Kromě toho bylo také zjištěno, že obsah tN souvisí s obsahem TOC. Vědecká literatura již dlouho diskutuje o vlivu ukládání dusíku na obsah uhlíku (ukládání TOC) v lesní půdě, ale výsledky nejsou jednoznačné, i když převládá názor, že mezi nimi existuje pozitivní vztah (Chen a kol. 2017; Tipping a kol. 2017; Oulehle a kol. 2018). Ze získaných výsledků je možné konstatovat, že vyšší obsah tN byl zjištěn v porostech s vyšším obsahem TOC, byla prokázána také jejich pozitivní korelace. Na základě tohoto zjištění je možné předpokládat nebo odvodit pozitivní vliv tN na obsah TOC a sekvestraci uhlíku. Podle meta-analýzy Janssens a kol. (2010) lze předpokládat, že depozice dusíku brání rozkladu organické hmoty a tím stimuluje sekvestraci uhlíku v temperátních lesních půdách, kde dusík neomezuje mikrobiální růst. Úloha ukládání dusíku při zvyšování čisté primární produkce a následná sekvestrace uhlíku v evropských lesích je však stále předmětem diskusí s odlišnými vědeckými názory (Magnani a kol. 2007; de Vries a kol. 2008).

V provedených analýzách byl rovněž zkoumán vztah mezi dalšími chemickými prvky (obsah vázaných forem oxidů Fe, Al, Ca, Mg, K a Mn) nebo souvisejícími proměnnými (BS, pH, C/N) a obsahem TOC. Žádná z těchto proměnných neovlivnila obsah TOC (obrázek 3). Proto jim v dalším výzkumu nebyla věnována zvláštní pozornost. Pouze fosfor vykazoval pozitivní korelaci s obsahem TOC. Při podrobnějším sledování vztahů mezi obsahem TOC a tN a obsahem TOC a tP byla zjištěna vzájemná pozitivní korelace těchto proměnných a nadmořské

výšky. Vzájemná pozitivní korelace mezi těmito čtyřmi proměnnými byla prokázána pouze u datasetu se souborem 81 vzorků. Na základě tohoto zjištění by bylo možné uvažovat o možném synergickém pozitivním účinku těchto proměnných na sekvestraci uhlíku. Pro potvrzení této hypotézy by však bylo nutné opakovaně provádět podobné sledování vztahů na větším souboru dat.

Vztah mezi obsahem TOC a stupněm přirozenosti byl prokázán již v základním souboru dat (dataset 81 vzorků). Proto byl následně tento datový soubor rozdělen do dvou skupin – autochtonní porosty a alochtonní porosty a bylo zjištěno, že v půdě (A-horizont) pod stanovištně přirozenými porosty je vyšší obsah TOC a tN (obrázek 5a a 5b). Vztah mezi přirozeností lesa a obsahem TOC nebyl dosud v odborné literatuře dostatečně objasněn. Přirozenost lesa, jeho hodnocení a vyjádření jako kritéria pro lesní hospodaření, je diskutováno v řadě publikací (Brūmelis a kol. 2011; McRoberts a kol. 2012; Zimmermann a kol. 2015), ale nebyly nalezeny žádné publikace, které by se zabývaly vlivem stupně přirozenosti lesa (stanovištně přirozená x nepřirozená dřevinná skladba) na schopnost ukládat organický uhlík v půdě. Díky zjištěním o možném vlivu nebo souvislosti stupně přirozenosti lesa na obsah TOC a také o schopnosti ukládat TOC byly pro získání podrobnějších výstupů porosty rozděleny podle stupně přirozenosti lesa a porostního typu do 5 skupin porostů. Po tomto podrobnějším rozdělení ale nebyl v žádné skupině stejný počet vzorků. Důvodem byl omezený počet získaných vzorků. V zájmové oblasti je například jen malý počet stanovištně přirozených nesmíšených smrkových porostů, který je omezen plošným rozsahem horských lesů. Na druhé straně je v oblasti studie významné zastoupení stanovištně nepřirozených smrkových porostů. Také je třeba poznamenat, že vzorky v stanovištně nepřirozených nesmíšených bukových porostech, stanovištně přirozených smíšených porostech smrku ztepilého a stanovištně nepřirozených smíšených bukových porostech nebyly v datovém souboru ze studované oblasti přítomny.

Dosažené výsledky potvrzují hypotézy mnoha autorů (Kern a kol. 2016; Bojko a Kabala 2017, Park a Ro 2018), a to, že více TOC je uloženo pod jehličnany než pod listnáči. Vyšší obsah TOC a také tN byl zjištěn v autochtonních nesmíšených smrkových porostech než v autochtonních nesmíšených bukových porostech. Oulehle a kol. (2018) rovněž prokázal vyšší obsah dusíku pod smrkovými porosty ve srovnání s porosty bukovými. Vyšší obsah TOC a tN přímo souvisí s rozdílem v nadmořské výšce a s tím souvisejícím přirozeným zonálním výskytem skupin půd, v nichž se porosty ve studované oblasti vyskytují. Autochtonní nesmíšené smrkové porosty se vyskytují od 1010 do 1318 m n. m. (s mediánem 1180 m n. m.)

a dominantní skupinou půd jsou zde Podzsolesy. Zatímco autochtonní nesmíšené bukové porosty se vyskytují od 425 do 810 m n. m. (s mediánem 480 m n. m.) a dominantní skupinou půd jsou Cambisoly. Stanovištně přirozené nesmíšené smrkové porosty jsou porosty, které hrají velmi důležitou a nezastupitelnou roli při sekvestraci TOC. Ze všech sledovaných porostů mají nejvyšší obsah TOC a také nejvyšší obsah tN (obrázek 6a a 6b).

Kromě nesmíšených porostů byl studován také obsah TOC a obsah tN ve smíšených porostech. Bylo zjištěno, že v stanovištně přirozených smíšených bukových porostech je obsah TOC (a také obsah tN) přítomen více než v stanovištně nepřirozených smíšených smrkových porostech nebo stanovištně nepřirozených nesmíšených smrkových porostech (obrázek 6a a 6b).

V souvislosti s vlivem nadmořské výšky a skupiny půd je možné konstatovat, že srovnávané porosty vyskytující se ve srovnatelných výškových pásmech (stanovištně přirozený smíšený bukový porostní typ - 320-880 m n. m., stanovištně nepřirozený smíšený smrkový porostní typ - 325-790 m n. m. a stanovištně nepřirozený nesmíšený smrkový porostní typ - 350-890 m n. m.) mají společnou dominantní půdní skupinu Cambisoly (obrázek 11). Tyto porosty se liší stupněm přirozenosti lesa, takže lze předpokládat, že stupeň přirozenosti lesa je pro tyto porosty důležitým parametrem ve vztahu k sekvestraci TOC. S ohledem na zjištění, že stanovištně přirozené smíšené bukové porosty mají vyšší obsah TOC než stanovištně nepřirozené smíšené a stanovištně nesmíšené smrkové porosty (podobné výsledky zveřejnili také Kern a kol. 2016; Dawud a kol. 2017), by bylo vhodné zvážit přeměny stávajících stanovištně nepřirozených smrkových porostů na stanovištně přirozené smíšené bukové porosty (obrázek 12). V souvislosti s narůstajícím problémem mortality smrkových porostů pěstovaných na stanovištně nepřirozených lokalitách v České republice a v souvislosti s globální změnou klimatu (Klímko a kol. 2000; Kolström a kol. 2012; Neuner a Knoke 2017) se považuje za vhodné zvážit posílení funkce sekvestrace uhlíku při obnově a přeměně těchto porostů. Podle Andivia a kol. (2015) může směs buku lesního a smrku ztepilého vést k přenosu TOC z organických nadložních vrstev do lépe chráněné minerální půdní vrstvy, což by mohlo být prospěšné pro dlouhodobou sekvestraci TOC.

Pozornost byla mimo jiné věnována i vztahu mezi obsahem TOC, tN a skupinou půd a nadmořskou výškou (Batjes 2014; Bojko a Kabala 2017). Nejvyšší obsah TOC a tN ze všech půdních skupin byl prokázán v Leptosolech, tento výsledek ale nejde vydávat za relevantní výstup, protože v této skupině půd byly přítomny pouze 2 vzorky. Proto je to zmiňováno pouze

v diskusi jako podnět k dalšímu sledování a výzkumu s vyšším počtem vzorků pro tuto skupinu půd. Vzhledem k nerovnoměrnému a nízkému počtu vzorků v některých skupinách půd byly skupiny půd rozděleny do 3 skupin (Podzosoly, Cambisoly a ostatní). Nejvyšší obsah TOC a tN byl prokázán ve skupině půd Podzosoly (obrázek 7a a 7b). Skupina půd Podzosoly zahrnovala všechny extrémní hodnoty (krajní hodnoty) TOC. Po zjištění, že Podzosoly obsahují výrazně vyšší obsah TOC ve svrchních půdních horizontech, byly tyto vzorky záměrně zachovány v datovém souboru. Strand a kol. (2016) uvedli, že podzolové půdy mají větší podíl horizontu C v minerálních půdách (asi 60 %) ve srovnání s ostatními minerálními půdami (Regosoly 36 % a Gleysoly 41 %) a že obsah tN je podobný. Bojko a Kabala (2017) rovněž zjistili nejvyšší obsah TOC ve skupině půd Podzosoly a rovněž prokázali velmi podobný trend u skupin půd Luvisoly < Cambisoly < Podzosoly stejně jako u výsledků tohoto výzkumu (obrázek 7a). V českých podmínkách obecně i zjednodušeně řečeno platí, že určité typy půd (skupiny půd) se vyskytují převážně zonálně v určitých nadmořských výškách, například ve vyšších nadmořských výškách převažuje skupina půd Podzosoly (obrázek 11). Proto je nutné poznamenat souvislost v tom, že výrazně nejvyšší obsah TOC a tN byl zjištěn v stanovištně přirozených nesmíšených smrkových porostech vyskytujících se v nejvyšší nadmořské výšce ve studované oblasti, kde se zonálně vyskytuje více Podzosolů. Tyto skutečnosti podporují hypotézu, že nesmíšené smrkové porosty rostoucí v přirozených lokalitách a přírodních podmínkách mohou skutečně plnit nepostradatelnou funkci sekvestrace uhlíku.

Ačkoli mnohé lesní porosty v České republice či v Evropě nejsou z hlediska druhového složení autochtonní, v odborné literatuře není věnována téměř žádná pozornost vlivu přirozenosti dřevinné skladby na obsah TOC. Na základě výsledků této práce je možné konstatovat, že stupeň přirozenosti lesa má ve zkoumané oblasti vliv na obsah TOC. Bylo zjištěno, že autochtonní porosty mají vyšší obsah TOC než alochtonní porosty v půdním horizontu A (obrázek 8). Pro půdní horizont O byl zjištěn opak. To lze vysvětlit rozdílem v procesech rozkladu. Autochtonní porosty ve studovaném území jsou především listnaté porosty a podmínky pro rozkladné procesy jsou optimální, rozklad je relativně rychlý. To může souviset s vyšší biologickou rozmanitostí a aktivitou v půdě (Prescott 2002; Augusto a kol. 2015). Je známo, že žížaly umožňují přenos uhlíku z lesní půdy do minerální půdy bioturbací (Devliegher a Verstraete 1997; Reich a kol. 2005; Frouz a kol. 2009). Kromě toho lze předpokládat, že TOC se trvale mění jako součást organické hmoty půdy a jeho sekvestrace v půdním horizontu O je omezena (Vesterdal a kol. 2012). Alochtonní porosty jsou ve studovaném území především jehličnaté (smrkové) a podmínky pro rozkladné procesy nejsou vhodné. Rozklad je pomalejší

kvůli značnému množství opadu (Hobbie a kol. 2006). Obsah TOC v půdním horizontu O je zde proto vyšší a pouze malé množství TOC je transportováno do půdního horizontu A (Lorenz a Sören 2019; Mareschal a kol. 2010). Mnoho studií (Vesterdal a kol. 2013; Rumpel a Kögel-Knabner 2011; Frouz a kol. 2009; Jandl a kol. 2007) se shoduje na tom, že půdní organický uhlík (TOC) by měl být přednostně uložen v hlubších půdních horizontech, protože svrchní organický horizont je zranitelnější a více ovlivněn disturbancemi (např. těžbou, požáry, erozí), abiotickými faktory a také rozkladnými procesy. Celkově tedy není organický nadložní horizont vhodný pro dlouhodobé a stabilní ukládání uhlíku. Proto byl tento výzkum zaměřen především na TOC v humusovém povrchovém horizontu A.

Dále bylo zjištěno, že smíšené porosty mají v půdním horizontu A vyšší obsah TOC než nesmíšené porosty (obrázek 9b), což prokázala i řada autorů (Andivia a kol. 2016; Kern a kol. 2016; Błońska a kol. 2018; López-Marcos a kol. 2018). To se pravděpodobně týká kořenového systému a opadu (Finér a kol. 2007), protože listnaté porosty mají větší kořenovou biomasu, díky které mají v kořenové části větší vstup uhlíku do minerálních půdních horizontů a mohou způsobit větší akumulaci uhlíku (Andivia a kol. 2016). Opačný trend byl zjištěn v půdním horizontu O (obrázek 9a). To úzce souvisí se značným množstvím opadu asimilačních orgánů a pomalejším rozkladem. Na základě těchto výsledků je možné konstatovat, že ve studované oblasti jsou smíšené porosty pro sekvestraci uhlíku vhodnější než nesmíšené porosty, protože ukládají více TOC v půdním horizontu A. Je však třeba mít na paměti, že není možné jednoznačně prohlásit, že smíšené porosty jsou obecně nejvhodnější z hlediska sekvestrace uhlíku, protože je známo, že smrkové porosty, zejména ve vyšších nadmořských výškách, mohou sekvestrovat větší množství TOC (Kern a kol. 2016; Bojko a Kabala 2017; Jonard a kol. 2017; Bečvářová a kol. 2018).

V našem výzkumu byl v půdním horizontu A prokázán rostoucí trend TOC u dřevinných druhů smrku<buku<dubu (obrázek 9a). Tento výsledek je zajímavý, protože mnohé studie se shodují na tom, že smrkové porosty mají v půdním horizontu A vyšší zásoby TOC než bukové porosty (Gurmesa a kol. 2013; Andivia a kol. 2016). To by mohlo souviset právě se stupněm přirozenosti lesa, protože tyto smrkové porosty jsou alochtonní (nevhodná nadmořská výška a stanoviště). Na druhou stranu existují rovněž studie, které potvrzují výsledky této práce (Vesterdal a kol. 2008; Frouz a kol. 2009; Mareschal a kol. 2010). Často je to ve vztahu ke kořenové biomase. Podle Finér a kol. (2007) je jemná kořenová biomasa větší u buku než u jehličnanů. Kořenové systémy smrku upřednostňují především podpovrchové půdní horizonty

(Puhe a kol. 2013). Stejně tak rozmanitost, úživnost a aktivita žížal, které jsou známy tím, že přimíchávají materiál z organického nadložního horizontu do hlubších půdních horizontů (Devliegher a Verstraete 1997), je u smrkových porostů nižší než u bukových nebo dubových porostů (Schelfhout 2010). V půdním horizontu O byl zjištěn téměř opačný trend obsahu TOC u druhů buk<dub<smrk ve srovnání s půdním horizontem A (obrázek 9a). Podobné výsledky byly zjištěny i v jiných studiích (Frouz a kol. 2009; Gurmesa a kol. 2013; Andivia a kol. 2016). Tato zjištění potvrzují některé výsledky jiných autorů, a jsou důležitá pro námi řešenou oblast, protože poskytují informace o obsahu TOC ve studovaných půdních horizontech pod lesními porosty s různými hlavními dřevinami. Dubové porosty (autochtonní porosty ve studované oblasti), které mají vyšší obsah TOC v půdním horizontu A než smrkové porosty (alochtonní porosty ve studované oblasti), mohou funkci sekvestrace uhlíku plnit schopněji.

Kromě výše uvedeného bylo při srovnání autochtonních dubových porostů s alochtonními smrkovými porosty (monokulturami) zjištěno, že všechny porosty se zastoupením dubu mají v půdním horizontu A vyšší obsah TOC než smrkové porosty (obrázek 10a), přičemž dubové porosty s přimíšením jiných dřevinných druhů (AU DB 71–90 %) mají ve studovaném materiálu nejvyšší obsah TOC. Pretzsch a kol. (2013) pojednává o přínosech pěstování dubů ve směsích, konkrétně s bukem, kdy jedním z přínosů je, že lesy těchto dřevinných druhů jsou považovány za tolerantnější vůči klimatickým vlivům a očekává se, že se při změně klimatu stanou důležitou dřevinnou směsí. To je rovněž důležité při úvahách o vhodných dřevinách v souvislosti s pohlcováním uhlíku a změnou klimatu, které by nahradily odumírající smrkové porosty.

Podobných výsledků bylo dosaženo při srovnání autochtonních bukových porostů s alochtonními smrkovými monokulturami (AL SM 91–100 %). V tomto srovnání mají bukové porosty se základním a významným zastoupením buku (AU BK 31-70 %) nejvyšší obsah TOC v půdním horizontu A (obrázek 10b). V porostech se zastoupením buku bylo rovněž prokázáno, že kombinace buku a jiných dřevin je z hlediska sekvestrace uhlíku vhodnější.

Podstatným výstupem tohoto výzkumu je skutečnost, že smíšené porosty ve studijní oblasti jsou pro dlouhodobou a stabilní sekvestraci uhlíku vhodnější než nesmíšené porosty. Za klíčové zjištění lze rovněž považovat, že autochtonní porosty dubu a buku jsou schopny nahradit odumírající alochtonní smrkové porosty a zároveň mohou do budoucna plnit lepší funkci sekvestrace uhlíku.

7. ZÁVĚR

Výsledky této práce prokazují, že nadmořská výška má pozitivní vztah s obsahem TOC a tN v povrchovém humusovém horizontu A v porostech smrku ztepilého a buku lesního. Ze zkoumaných chemických prvků a příbuzných odvozených proměnných byl prokázán pouze úzký pozitivní vztah mezi TOC a obsahem tN. Byl rovněž prokázán pozitivní vztah stupně přirozenosti lesa a obsahu TOC. Vyšší obsah TOC byl prokázán u stanovištně přirozených porostů než u porostů stanovištně nepřirozených.

Po rozdělení porostů podle zastoupení dřevin (smrk x buk) a druhového smíšení (nesmíšené x smíšené) bylo zjištěno, že nejvyšší obsah TOC byl v nesmíšených autochtonních smrkových porostech. Lze tedy konstatovat, že tyto porosty mohou plnit velmi důležitou a nenahraditelnou funkci při sekvestraci TOC.

V souvislosti s problémem mortality alochtonních smrkových porostů byl v 1. až 4. lesním vegetačním stupni zjištěn druhý nejvyšší obsah TOC ve smíšených stanovištně přirozených bukových porostech ve srovnání se smíšenými stanovištně nepřirozenými smrkovými porosty a nesmíšenými stanovištně nepřirozenými smrkovými porosty. Smíšené autochtonní bukové porosty by mohly být považovány za vhodnou náhradu smrkových porostů rostoucích na nepřirozených lokalitách, zejména v souvislosti s globální změnou klimatu a plněním funkce sekvestrace uhlíku.

Analýzou studovaného materiálu bylo rovněž prokázáno, že stupeň přirozenosti lesa (autochtonní duby a buky vs. alochtonní smrkové porosty), smíšení (smíšené vs. nesmíšené porosty), jednotlivé druhy dřevin a při podrobnějším členění také porostní typ mají vliv na obsah TOC. S ohledem na dlouhodobou a stabilní sekvestraci uhlíku, by měla být věnována větší pozornost humusovému povrchovému půdnímu horizontu A než nadložnímu organickému horizontu O.

Celkově lze na základě dosažených výsledků konstatovat, že autochtonní a smíšené porosty ve zkoumané oblasti (v 1. až 4. lesním vegetačním stupni) měly vyšší obsah TOC než alochtonní a nesmíšené porosty a proto je možné je považovat za vhodnější pro sekvestraci uhlíku. Klíčovým zjištěním je také skutečnost, že autochtonní dubové a bukové porosty, především ve směsích, jsou schopny ve studované oblasti nahradit odumírající alochtonní smrkové porosty

(monokultury) a zároveň jsou schopné lépe zajistit funkci sekvestrace uhlíku a zároveň vykazují lepší odolnost vůči změně klimatu. Tyto výsledky mohou mít praktické uplatnění pro praxi při pěstování lesů a mohou přispět k tvorbě adaptačních strategií v souvislosti se změnou klimatu.

Změny lesního hospodaření směrem k přírodě blízkým formám a respektování modelů potenciální přirozené vegetace se v současnosti, zejména s ohledem na očekávanou změnu klimatu, jeví jako vhodný způsob, jak přispět k plnění funkce sekvestrace uhlíku. Další výzkum této problematiky by měl směřovat k ověření dosažených zjištění na větším datovém souboru a zároveň se zaměřením na nalezení jiných vhodných porostních typů (zahrnujících jiné druhy dřevin a kombinací jejich vzájemných směsí), které mohou schopně plnit funkci sekvestrace uhlíku (tzv. „uhlíková služba“).

8. LITERATURA

- Ammer C., Bickel E., Kölling C. (2008): Converting Norway spruce stands with beech – a review of arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science*, 125(1): 3–26.
- Andivia E., Rolo V., Jonard M., Formánek P., Ponetta Q. (2015): Effect of species composition on carbon and nitrogen stocks in forest floor and mineral soil in Norway spruce and European beech mixed forests. *Communication à un colloque (Conference Paper)*. In: *Geophysical Research Abstracts*, 2015, p. 4901. [online 15 Jun 2019] URL: <http://hdl.handle.net/2078.1/162993>.
- Andivia E., Rolo V., Jonard M., Formánek P., Ponette Q. (2016): Tree species identity mediates mechanisms of top soil carbon sequestration in a Norway spruce and European beech mixed forest. *Annals of Forest Science*, 73: 437–447.
- Angst G., Mueller K.E., Eissenstat D.M., Trumbore S., Freeman K.H., Hobbie S.E., Chorover J., Oleksyn J., Reich P.B., Mueller C.W. (2019): Soil organic carbon stability in forests: Distinct effects of tree species identity and traits. *Global Change Biology*, 25(4): 1529–1546.
- Augusto L., De Schrijver A., Vesterdal L., Smolander A., Prescott C., Ranger J. (2015): Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 90(2): 444–466.
- Bangroo SA., Najjar GR., Rasool A. (2017): Effect of altitude and aspect on soil organic carbon and nitrogen stocks in the Himalayan Mawer Forest Range. *Catena* 158: 63–68.
- Batjes NH. (2014): Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science* 65: 10–21.
- Bečvářová P., Horváth M., Šarapatka B., Zouhar V. (2018): Dynamics of soil organic carbon (SOC) content in stands of Norway spruce (*Picea abies*) in central Europe. *iForest*, 11(6): 734–742.
- Błońska E., Klamerus-Iwanb A., Lasotaa J., Grubaa P., Pachc M., Pretzsch H. (2018): What Characteristics of Soil Fertility Can Improve in Mixed Stands of Scots Pine and European Beech Compared with Monospecific Stands? *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 49(2): 237–247.

- Bojko O., Kabala C. (2017): Organic carbon pools in mountain soils - Sources of variability and predicted changes in relation to climate and land use changes. *Catena*, 149: 209–220.
- Bojko O., Kabala C., Mendyk L., Markiewicz M., Pagacz-Kostrzewa M., Glina B. (2017): Labile and stabile soil organic carbon fractions in surface horizons of mountain soils - relationships with vegetation and altitude. *Journal of Mountain Science* 14: 2391-2405.
- Bremner JM. (1960): Determination of nitrogen in soil by Kjeldahl method. *Journal of Agriculture Science* 55: 11-33.
- Brūmelis G., Jonsson BG., Kouki J., Kuuluvainen T., Shorohova E. (2011): Forest naturalness in northern Europe: perspectives on processes, structures and species diversity. *Silva Fennica* 45: 807-821.
- Bu X., Ruan H., Wang L., Ma W., Ding J., Yu X. (2012): Soil organic matter in density fractions as related to vegetation changes along an altitude gradient in the Wuyi Mountains, southeastern China. *Applied Soil Ecology* 52: 42-47.
- Callesen I., Raulund-Rasmussen K., Westman CJ., Tau-Strand L. (2007): Nitrogen pools and c:n ratios in well-drained nordic forest soils related to climate and soil texture. *Boreal Environment Research* 12: 681-692.
- Chang R., Wang G., Fei R., Yang Y., Ji L., Fan J. (2015): Altitudinal Change in Distribution of Soil Carbon and Nitrogen in Tibetan Montane Forests. *Soil Science Society of America Journal* 79: 1455-1469.
- Chen ZJ., Geng SC., Zhang JH., Setälä H., Gu Y., Wang F., Zhang X., Wang XX., Han SJ. (2017): Addition of nitrogen enhances stability of soil organic matter in a temperate forest. *European Journal of Soil Science* 68: 189-199.
- Ciais P., Schelhaas MJ., Zaehle S., Piao SL., Cescatti A., Liski J., Luysaert S., Le Maire G., Schulze ED., Bouriaud O., Freibauer A., Valentini R., Nabuurs GJ. (2008): Carbon accumulation in European forests. *Nature Geosciences* 1: 425-429.
- Čermák P., Holuša O. (2010): Forestry adaptation measures at the decline of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stands as exemplified by the Silesian Beskids, CR. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 59: 293-302.
- Čermák P., Jankovský L., Cudlín P. (2004): Risk evaluation of the climatic change impact on secondary Norway spruce stands as exemplified by the Křtiny Training Forest Enterprise. *Journal of Forest Science*, 50(6): 256–262.

- Čermák P., Mikita T., Kadavý J. (2017): Budoucnost hospodaření se smrkem v období předpokládaných klimatických změn [The future of spruce management during the anticipated climate change]. *Lesnická práce [Forestry work]* 96: 13-15.
- Dawud SM., Vesterdal L., Raulund-Rasmussen K. (2017): Mixed-Species Effects on Soil C and N Stocks, C/N Ratio and pH Using a Transboundary Approach in Adjacent Common Garden Douglas-Fir and Beech Stands. *Forests* 8: 95.
- Devliegher W., Verstraete W. (1997): The effect of *Lumbricus terrestris* on soil in relation to plant growth: Effects of nutrient-enrichment processes (NEP) and gut-associated processes (GAP). *Soil Biology and Biochemistry*, 29(3-4): 341–346.
- de Vries W., Solberg S., Dobbertin M., Sterba H., Laubhahn D., Reinds GJ., Nabuurs G-J., Gundersen P., Sutton MA. (2008): Ecologically implausible carbon response? *Nature* 451: E1-E3.
- Finér L., Helmisaari H.-S., Löhmus K., Majdi H., Brunner I., Børja I., Eldhuset T., Goldbold D., Grebenc T., Konôpka B., Kraigher H., Möttönen M.-R., Ohasi M., Olekysen J., Ostonen I., Uri V., Vanguelovs E. (2007): Variation in fine root biomass of three European tree species: beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce, (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems*, 141(3): 394–405.
- Forest Management Institute (FMI) (2005): Forest Management Institute: Standard Operational Procedures of Pedological Laboratory (SOP). Forest Management Institute, Brandýs nad Labem, Czech Republic. Internal material, depon in: Forest Management Institute, Brandýs nad Labem, Czech Republic, nonpaged document.
- Frouz J., Pižl V., Cienciala E., Kalčík J. (2009): Carbon storage in post-mining forest soil, the role of tree biomass and soil bioturbation. *Biogeochemistry*, 94: 111–121.
- Gurmesa G.A., Schmidt I.K., Gundersen P., Vesterdal L. (2013): Soil carbon accumulation and nitrogen retention traits of four tree species grown in common gardens. *Forest Ecology and Management*, 309: 47–57.
- Hernandez L., Alberdi I., Jandl R., Blujdea VNB., Lehtonen A., Kriiska K., Alberdi I., Adermann V., Cañellas I., Marin G., Moreno-Fernández D., Ostonen I., Varik M., Didion M. (2017): Towards complete and harmonized assessment of soil carbon stocks and balance in forests: The ability of the Yasso07 model across a wide gradient of climatic and forest conditions in Europe. *Science of The Total Environment* 599: 1171-1180.

- Hilmers T., Biber P., Knoke T., Pretzsch H. (2020): Assessing transformation scenarios pure Norway spruce to mixed uneven-aged forests in mountain areas. *European Journal of Forest Research*, 139: 567–584.
- Hlásny T., Pajtík J., Balázs B., Barcza Z., Turčáni M., Fabrika M., Sedmák R., Churkina G. (2011): Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Climate Research*, 47: 219–236.
- Hobbie S.E., Reich P.B., Oleksyn J., Ogdahl M., Zytkowskiak R., Hale C., Karolewski P. (2006): Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, 87(9): 2288–2297.
- ISO (1995): ISO 11261:1995 Soil quality – Determination of total nitrogen – Modified Kjeldahl method. International Organisation for Standardization. Czech version norm ČSN ISO 11261 (836415). Office for Technical Standardization, Metrology and State Testing, Prague, Czech Republic, pp. 4.
- IUSS Working Group WRB (2015): World Reference Base for Soil Resources 2014, Update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome, FAO.
- Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Johnson D.W., Minkinen K., Byrne K.A. (2007): How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 137: 253–268.
- Janssens IA., Dieleman W., Luysaert S., Subke J-A., Reichstein M., Ceulemans R., Ciais P., Dolman AJ., Grace J., Matteucci G., Papale D., Piao SL., Schulze E-D., Tang J., Law BE. (2010): Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience* 3: 315-322.
- Jonard M., Nicolas M., Caignet I., Ponette Q., Saenger A., Coomes, D.A. (2017): Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of the Total Environment*, 574: 616–628.
- Kern N.V., Cremer M., Prietzel J. (2016): Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 367: 30–40.
- Klimo E., Kulhavý J., Hager H., (2000): Spruce Monocultures in Central Europe, Problems and Prospects. Proceedings 33 of the International Workshop in Brno, 22–25 June 1998, Brno, Czech Republic. Joensuu, Finland: European Forest Institute, 208 p.

- Kolström M., Lindner M., Vilén T., Maroschek M., Seidl R., Lexer MJ., Netherer S., Kremer A., Delzon S., Barbati A., Marchetti M., Corona P (2012): Reviewing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry. *Forests* 2: 961-982.
- Löf M., Bergquist J., Brunet J., Karlsson M., Welander N.T. (2010): Conversion of Norway spruce stands to broadleaved woodland-regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecological Bulletins*, 53: 165–174.
- Lorenz K., Lal R. (2010): *Carbon Sequestration in Forest Ecosystems*. Springer Netherlands, New York, USA, pp. 279.
- Lorenz K., Lal R. (2011): *Carbon Sequestration in Forest Ecosystems*. Netherlands, Springer: 271–277.
- Lorenz M., Sören T.-B. (2019): Tree species affect soil organic matter stocks and stoichiometry in interaction with soil microbiota. *Geoderma*, 353: 35–46.
- López-Marcos D., Martínez-Ruiz C., Turrión M.-B., Jonard M., Titeux H., Ponette Q., Bravo F. (2018): Soil carbon stocks and exchangeable cations in monospecific and mixed pine forests. *European Journal of Forest Research*, 137: 831–847.
- Macků J. (2012): Methodology for establishing the degree of naturalness of forest stands. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, 18: 161–165.
- Macků J., Vokoun J. (1996): Klasifikační systém půd. *ÚHÚL*, 54 s.
- Magnani F., Mencuccini M., Borghetti M., Berbigier P., Berninger F., Delzon S., Grelle A., Hari P., Jarvis PG., Kolari P., Kowalski AS., Lankreijer H., Law BE., Lindroth A., Loustau D., Manca G., Moncrieff JB., Rayment M., Tedeschi V., Valentini R., Grace J. (2007): The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature* 447: 848-852.
- Marek M.V., Ač A., Apltauer J., Bodlák L., Burešová R., Cienciala E., Cudlín P., Cudlínová E., Czerný R., Čížková H., Dubrovský M., Dušek J., Exnerová Z., Havránková K., Henžlík V., Janderková J., Janouš D., Lapka M., Macků J., Matějka K., Pavelka M., Pechal L., Pokorný J., Pokorný R., Schneider J., Stará L., Středa T., Šefrna L., Taufarová K., Tomášková I., Urban O., Vyskot I., Zatloukal V., Zemek F., Zitová M. (2011): *Carbon in ecosystems of Czech Republic in changing climate*. Prague, Academia: 129–177. (in Czech).

- Mareschal L., Bonnaud P., Turpault M., Ranger J. (2010): Impact of common European tree species on the chemical and physicochemical properties of fine earth: an unusual pattern. *European Journal of Soil Science*, 61(1): 14–23.
- McRoberts RE., Winter S., Chirici G., LaPoint E. (2012): Assessing Forest Naturalness. *Forest Science* 58: 294-309.
- MZe (1996): Vyhláška Ministerstva zemědělství č. 84/1996 Sb., o lesním hospodářském plánování
- MŽP (2018): Vyhláška Ministerstva životního prostředí č. 24/2018 Sb., o plánech péče, zásadách péče a podkladech k vyhlášení, evidenci a označování chráněných území
- Nelson DW., Sommers LE (1982): Total carbon, organic carbon, and organic matter. In: *Methods of soil analysis: Part 2 Chemical and microbiological properties* (Page AL, Miller RH, Keeney DR, eds). American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Academic Press, Madison, USA, pp. 539-580.
- Němeček J. a kol. (2011): Taxonomický klasifikační systém půd České republiky, ČZU Praha, 94 s.
- Neuner S., Knoke T. (2017): Economic consequences of altered survival of mixed or pure Norway spruce under a dryer and warmer climate. *Climate Change* 140: 519-531.
- Oulehle F., Tahovská K., Chuman T., Evans CHD., Hruška J., Růžek M., Bárta J. (2018): Comparison of the impacts of acid and nitrogen additions on carbon fluxes in European conifer and broadleaf forests. *Environmental Pollution* 238: 884-893.
- Pan Y., Birdsey R., Fang J., Houghton R. A., Birdsey R. A. (2011): A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045): 988–993.
- Park JS., Ro HM. (2018): Temporal Variations in Soil Profile Carbon and Nitrogen during Three Consecutive Years of N-15 Deposition in Temperate Oak and Pine Forest Stands. *Forests* 9: 338.
- Prescott C.E. (2002): The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*, 22(15-16): 1193–1200.
- Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.-P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A. (2013): Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, 132(2): 263–280.

- Pretzsch H., Ďurský J. (2002): Growth Reaction of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) to Possible Climatic Changes in Germany. A Sensitivity Study. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121: 145–154.
- Puhe J. (2013): Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – a review. *Forest Ecology and Management*, 175: 253–273.
- Reich P.B., Oleksyn J., Modrzyński J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D.M., Chorover J., Chadwick O.A., Hale C.M., Tjoelker M.G. (2005): Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*, 8(8): 811–818.
- Rumpel C., Kögel-Knabner I. (2011): Deep soil organic matter – a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil*, 338: 143–158.
- Samec P. (ed.) (2008): *Změny klimatu a lesnictví. ČZU v Praze, Praha*. 142 s. ISBN 978-80-213-1841-0.
- Sheikh MA., Kumar M., Bussmann RW. (2009): Altitudinal variation in soil organic carbon stock in coniferous subtropical and broadleaf temperate forests in Garhwal Himalaya. *Carbon Balance Management* 4: 6.
- Schelfhout S. (2010): *Tree species effects on earthworm communities in Danish and Flemish forests [Ph.D. Thesis]*. Ghent, University of Ghent, Faculty of Bioscience Engineering.
- Schwab N., Bürzle B., Böhner J., Chaudhary R.P., Scholten T., Schickhoff U. (2022): Environmental Drivers of Species Composition and Tree Species Density of a Near Natural Central Himalayan Treeline Ecotone: Consequences for the Response to Climate Change. In: Schickhoff U., Singh R., Mal S. (eds.): *Mountain Landscapes in Transition. Sustainable Development Goals Series*. Cham., Springer: 349–370.
- Soethe N., Lehmann J., Engels C. (2006): The vertical pattern of rooting and nutrient uptake at different altitudes of a South Ecuadorian montane forest. *Plant Soil* 286: 287–299.
- Spiecker H., Hansen J., Klimo E., Skovsgaard J.P., Sterba H., von Teuffel K. (2004): *Norway Spruce Conversion – Options and Consequences*. European Forest Research Institute Research Reports No. 18. Leiden, Boston, Köln, Brill.
- Standovár T., Kenderes K. (2003): A review on natural stand dynamics in beechwoods of east central Europe. *Ecology and Environmental Research* 1: 19–46.
- Strand NT., Callesen I., Dalsgaard L., de Wit HA. (2016): Carbon and nitrogen stocks in Norwegian forest soils - The importance of soil formation, climate, and vegetation type for organic matter accumulation. *Canadian Journal of Forest Research* 46: 1–1b.

- Tashi S., Singh B., Keitel C., Adams M. (2016): Soil carbon and nitrogen stocks in forests along an altitudinal gradient in the eastern Himalayas and a meta-analysis of global data. *Global Change Biology* 22: 2255-2268.
- Tipping E., Davies JAC., Henrys PA., Kirk GJD., Lilly A., Dragosits U., Carnell EJ., Dore AJ., Sutton MA., Tomlinson SJ. (2017): Long-term increases in soil carbon due to ecosystem fertilization by atmospheric nitrogen deposition demonstrated by regional scale modelling and observations. *Scientific Reports* 7: 1890.
- Vavříček D., Kučera A. (2014): Lesnická pedologie pro posluchače LDF Mendelu v Brně. Skriptum, Mendelova univerzita v Brně, Ústav geologie a pedologie LDF, 182 s.
- Vesterdal L., Clarke N., Sigurdsson B.D., Gundersen P. (2013): Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 309: 4–18.
- Vesterdal L., Elberling B., Christiansen J.R., Callesen I., Schmidt I.K. (2012): Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 264: 185–196.
- Vesterdal L., Schmidt I. K., Callesen I., Nilsson L.O., Gundersen P. (2008): Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 255: 35–48.
- Vrška T., Šamonil P., Král K., Adam D., Hort L., Janik D., Unar P. (2017): Metodika stanovení přirozenosti lesů v ČR. Metodika, Brno, Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, v.v.i. odbor ekologie lesa, 33 s.
- Walkley A., Black I.A. (1934): An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37(1): 29–38.
- Wang S., Zhuang Q., Wang Q., Jina X., Han Ch. (2017): Mapping stocks of soil organic carbon and soil total nitrogen in Liaoning Province of China. *Geoderma* 305: 250-263.
- Wiesmeier M., Prietzel J., Barthold F., Spörlein P., Geuß U., Hangen E., Reischl A., Schilling B., von Lützw M., Kögel-Knabner I. (2013): Storage and drivers of organic carbon in forest soils of southeast Germany (Bavaria) – Implications for carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, 295: 162–172.
- WRB-IUSS Working Group (2014): World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015, International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps (World Soil Resources Reports No. 106). Food and Agriculture

- Organization, Rome, Italy, pp. 203. Web site. [online 23 May 2020] URL: <http://www.fao.org/3/i3794en/I3794en.pdf>
- Yang R., Zhang G., Liu F., Lu Y., Yang F., Yang F., Yang M., Zhao Y-G., Li D-CH. (2016): Comparison of boosted regression tree and random forest models for mapping topsoil organic carbon concentration in an alpine ecosystem. *Ecological Indicators* 60: 870-878.
- Zbiral J., Malý S., Váňa M., Čuhel J., Fojtlová E., Čížmár D., Žalmanová A., Srnková J., Obdržálková E. (2011): Standard Operating Procedure, Soil analysis III. Brno, Central Institute for Supervising and Testing in Agriculture. (in Czech)
- Zimmermann J., Hauck M., Dulamsuren Ch., Leuschner CH. (2015): Climate Warming Related Growth Decline Affects *Fagus sylvatica*, But Not Other Broad-Leaved Tree Species in Central European Mixed Forests. *Plant Ecology* 18: 560-572.
- Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2017 [Report on the state of forests and forest management of the Czech Republic in 2017] (2018): Ministerstvo zemědělství České republiky [Ministry of Agriculture of the Czech Republic], Prague, Czech Republic. pp. 118. Web site. [online 20 May 2020]. URL: http://www.uhul.cz/images/ke_stazeni/zelenazprava/ZZ_2017.pdf.

9. PŘÍLOHY

Příloha I.

Horváth M, Bečvářová PH, Šarapatka B, Vencálek O, Zouhar V (2021): Potential relationships of selected abiotic variables, chemical elements and stand characteristics with soil organic carbon in spruce and beech stands. *iForest* 14: 320-328. – doi: 10.3832/ifor3654-014

Příloha II.

Horváth M., Hanáková Bečvářová P., Šarapatka B., Zouhar V. (2022): The impact of forest naturalness and tree species composition on soil organic carbon content in areas with unnatural occurrence of Norway spruce in the Czech Republic. *Soil & Water Res.* – <https://doi.org/10.17221/19/2022-SWR>

Potential relationships of selected abiotic variables, chemical elements and stand characteristics with soil organic carbon in spruce and beech stands

Marián Horváth ⁽¹⁾,
 Petra Hanáková Bečvářová ⁽¹⁾,
 Bořivoj Šarapatka ⁽¹⁾,
 Ondřej Vencálek ⁽²⁾,
 Václav Zouhar ⁽³⁾

Increasing attention is given to carbon sequestration in forest soil with regard to climate change and the mitigation of its impacts; therefore, it is very important to know which parameters and variables could influence carbon sequestration and throw light on their relationships. The aim of this study is to assess the role of abiotic variables, chemical elements and stand parameters in soil carbon sequestration, and clarify which of these could affect soil organic carbon (SOC) content in the surface mineral horizon in Norway spruce and European beech stands in the Czech Republic. We analyzed 81 monitoring plots within pure and mixed stands of spruce and beech with different degrees of forest naturalness. In each monitoring plot, SOC content, chemical elements (content of bound forms of oxides: tFe, tAl, tCa, tMg, tK, tMn, tP, tN) and related variables (BS, pH, C/N) were measured. The effect of these variables, including abiotic variables (elevation, temperature, precipitation, duration of growing season and soil group) on SOC content was tested, and differences between represented stands (natural vs. unnatural, pure vs. mixed, spruce vs. beech) were analyzed. The results showed that elevation has a positive relationship to SOC content. Of the studied chemical elements and related variables, only tN content was significantly related to SOC content. A positive relationship was also demonstrated between forest naturalness and SOC content. The highest SOC and tN contents were observed in pure natural Norway spruce stands, which likely play a very important role in SOC sequestration. In the context of the current issue of unnatural Norway spruce stands in the Czech Republic, a higher SOC content was found in mixed natural European beech stands than in either pure or mixed unnatural Norway spruce stands. Therefore, replacing the unnatural Norway spruce stands in the study area with mixed natural European beech stands could represent a viable alternative to current forest management in terms of soil carbon sequestration, especially in the context of global climate change and spruce dieback.

□ (1) Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacký University Olomouc, Šlechtitelů 241/27, 783 71 Olomouc - Holice (Czech Republic); (2) Department of Mathematical Analysis and Applications of Mathematics, Faculty of Science, Palacký University Olomouc 17, listopadu 12, 771 46 Olomouc (Czech Republic); (3) Forest Management Institute, Brandýs nad Labem, Branch Brno, Vrážova 1, 61600 Brno - Zábovresky (Czech Republic)

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

Received: Sep 17, 2020 - Accepted: May 11, 2021

Citation: Horváth M, Bečvářová PH, Šarapatka B, Vencálek O, Zouhar V (2021). Potential relationships of selected abiotic variables, chemical elements and stand characteristics with soil organic carbon in spruce and beech stands. *iForest* 14: 320-328. - doi: 10.3832/ifor3654-014 [online 2021-07-09]

Communicated by: Marco Borghetti

Keywords: Soil Organic Carbon (SOC), Carbon Sequestration, Forest Soil, Norway Spruce, European Beech, Chemical Elements

Introduction

The role of forest ecosystems in the global carbon cycle, and subsequently in carbon sequestration, is clear and fairly well documented (Jandl et al. 2007, Ciaia et al. 2008, Lorenz & Lal 2010). The attention of most authors focuses on the potential for carbon sequestration in soils beneath various tree species (Vesterdal et al. 2013). Coniferous and deciduous forest stands (mainly spruce and beech) are usually compared. Many studies reported that conifers in general, and especially Norway spruce, contain higher SOC stock in the mineral horizon than other tree species (Vesterdal et al. 2013, Andivia Muñoz et al. 2015, Kern et al. 2016, Jonard et al. 2017).

Norway spruce (*Picea abies* [L.] H. Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) are the most common tree species in the Czech Republic. Norway spruce is the dominant tree species with a share of 50%, but in natural tree species composition its share should not exceed 11% (Čermák et al.

2017, Czech Ministry of Agriculture 2018). European beech is the dominant broadleaf tree species; its current share is around 8%, but historically it was about 40% and that should also be its natural share in forests (Czech Ministry of Agriculture 2018, Standovář & Kenderes 2003).

The present proportion of Norway spruce is significantly higher than its original natural range, not only in the Czech Republic but throughout Central Europe. Klíma et al. (2000) stated that its present distribution originates from the reforestation of extensive clear-cut areas carried out in the late 18th and early 19th centuries in the zone of fir/beech and beech plant communities as well as in the oak/beech and oak zones. The spruce monoculture distribution is also similar in other Central European countries. In connection with silviculture of economically advantageous tree species, it became common for Norway spruce stands (the so-called secondary spruce forests) to be grown intensively (cultivated) also on un-

suitable and primarily unnatural sites (Ammer et al. 2008, Löff et al. 2010). Growing spruce forests on unnatural sites meant forcing out and removing the site-natural tree species, often the beech, but also other tree species.

Currently, forest managers in the Czech Republic are struggling with the problem of spruce monocultures grown on unnatural habitats in the context of global climate change and the associated dieback of spruce. According to regional scenarios for the predicted impact of climate change for the Czech Republic in 2030 (Čermák et al. 2004), it is possible to assume that the most affected stands will be Norway spruce stands in the elevation range of 400-600 m a.s.l. In this range, it is expected that spruce forests will almost completely disappear. The occurrence of Norway spruce will be limited to higher elevations above 600 m a.s.l. (mountain forests), i.e., locations where this species is naturally occurring and dominant (Čermák et al. 2004, Čermák & Holuša 2010, Hlásný et al. 2011). Therefore, it is necessary to find a suitable stand composition of natural tree species which could replace these unnatural stands, ensuring at the same time a comparable carbon sequestration.

The main aim of this study was to assess the relationship or potential influence of abiotic variables (elevation, temperature, precipitation, duration of growing season and soil group), chemical elements (content of bound forms of oxides of Fe, Al, Ca, Mg, K, Mn, P and N) and related variables (base saturation, pH, and C/N ratio) on SOC content in the surface mineral horizon in

stands of Norway spruce and European beech. Due to the current problem of unnatural spruce stands in the Czech Republic, our objectives were to assess whether forest naturalness can influence SOC content, and whether SOC content varies according to tree species and mixture, with the final goal to attempt to find a suitable stand composition which could replace the unnatural Norway spruce stands in the Czech Republic, especially in the context of global climate change, so as to fulfill at least a comparable carbon sequestration function.

Material and methods

Description of study area

In this study, the database of forest typology (at the Forest Management Institute – FMI) was used. This data was acquired from monitoring plots, which were determined by the FMI.

The research included 81 monitoring plots established between 1960 to 2004 from the database of forest typology. The geographic location of each monitoring plot is defined. The database contains information on soil conditions of the site, including content of individual chemical elements and species composition of forest stands. The size of selected circular monitoring plots varied in the range of 400-500 m².

The monitoring plots were mainly established in the eastern part of the Czech Republic, in the Jeseníky Mountains, the Dražanská vrchovina Upland, the Středomoravské Karpaty Mountains, the Kelečská pahorkatina Hills and partly in the Vy-

chodočeská tabule (Fig. 1). The selected set of plots occurs within an elevation range of 320-1318 m a.s.l. with an average annual air temperature of 2.1-8.1 °C and an average annual precipitation between 621 and 1106 mm.

Soil conditions at the monitoring plots largely vary; according to the World Reference Base (WRB-IUSS Working Group 2014), they represent the soil groups of Cambisols, Podzols, Stagnosols, Luvisols and Leptosols. The dominant soil group in the selected set is Cambisols.

Soil samples were taken from the surface mineral soil horizon (the A horizon) in each soil pit. The thickness of surface mineral soil horizons ranged from 1 to 35 cm (with an arithmetic mean of 8 cm). An organic horizon with thickness ranging 3-15 cm (mean = 7 cm) was always present above the A horizon.

Stand description

The dataset of 81 monitoring plots included stands with 91-100% representation (share) of Norway spruce and European beech; these stands were marked as pure stands. In addition, stands with 50-90% major (dominant) representation of spruce and beech were also present; these stands were marked as mixed stands. In these mixed stands, with dominance of spruce or beech, other species are present such as Silver fir (*Abies alba* Mill.), European larch (*Larix decidua* Mill.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), Pedunculate oak (*Quercus robur* L.), Sessile oak (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) and some other broadleaf species, either admixed or interspersed.

All the studied stands are located within an elevation range of 320-1318 m a.s.l. Norway spruce stands in the study area occur in the range of 325-1318 m a.s.l., but natural occurrence is in the range of 520-1318 m a.s.l. The occurrence of spruce below 520 m a.s.l. is considered unnatural in terms of site. Norway spruce occurs naturally on modal sites (without affecting the soil skeleton, flowing water and water in soil profile) from 520 to 730 m a.s.l. in an admixture of up to 20% along with beech, silver fir, and possibly other tree species. A natural mixture of spruce with beech and silver fir becomes prevalent in the range of 700-890 m a.s.l. Norway spruce begins to be naturally dominant in stands in the range 1010-1180 m a.s.l., culminating at 1170-1230 m. a.s.l. where the species becomes dominant in natural forest communities and is in optimal ecological conditions. Spruce growth is very limited by climatic conditions around 1318 m a.s.l. (flag forms of growth, dwarf solitaires, vegetative spread). The occurrence of European beech in stands of the study area was in the range of 320 to 880 m a.s.l., which is also its natural occurrence. It begins to prevail in the range of 450-560 m a.s.l., but occurs in admixture of up to 20% along with Sessile oak and European hornbeam. European beech is the naturally dominant tree

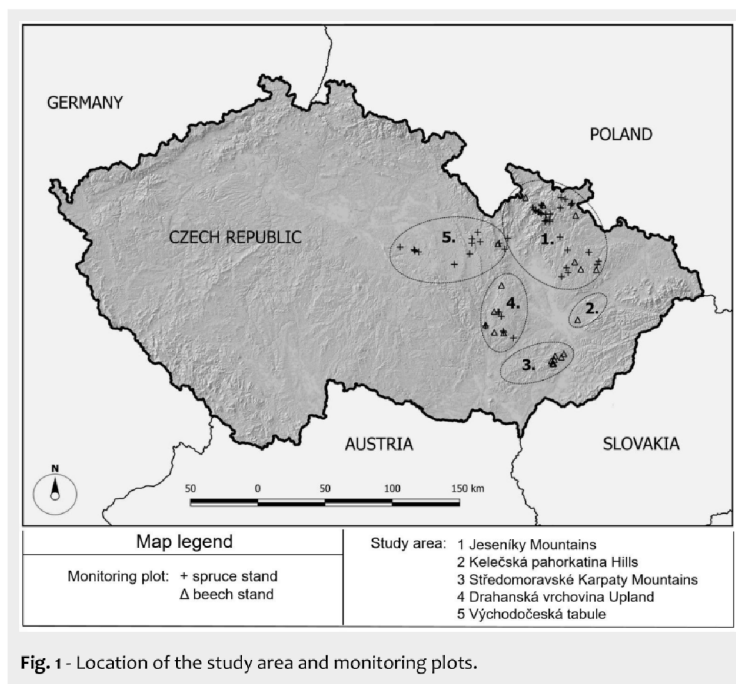


Fig. 1 - Location of the study area and monitoring plots.

Soil organic carbon and chemical elements in spruce and beech stands

species and occurs in optimal conditions (also in production optimum) in the range of 560-736 m a.s.l. Besides beech, Silver fir and Norway spruce also begin to occur naturally at an elevation of around 700 m a.s.l., and these tree species form a mixture from 700 to 900 m a.s.l. At higher elevations, the European beech recedes from the mixture into the understory, and the Norway spruce begins to dominate.

In the study area, there is no representation of unnatural stands of European beech. On the other hand, there is a heavy presence of unnatural stands of Norway spruce, especially unnatural pure stands, due to the massive establishment of monocultures. Therefore, there is probably no representation of natural mixed Norway spruce stands.

The age of the tree layer in the monitoring plots was in the range of 21 to 190 years. Stands included in this study are forests with applied forest management practices, which are conducted for economic purpose. All monitoring plots had been covered by forests for several generations; this is guaranteed by forest legislation, so there was no other way of using these plots in the past. The rotation period for Norway spruce is determined by law in the Czech Republic and is in the range of 130 years to physical age (physical rotation, physical age of Norway spruce fluctuates around 350 years) at higher elevation, thus in natural sites for this tree species. At other (lower) elevation levels the rotation period is in the range of 100 to 130 years, on modal sites the rotation period fluctuates around 110 years. The rotation period for European beech is in the range of 120 to 140 years; this range applies also on modal sites.

Definition and determination of degree of naturalness (forest naturalness)

Forest naturalness can be evaluated and expressed by various methods. Since we used the database of forest typology, the degree of naturalness was determined according to the Forest Management Institute method.

The naturalness of forest stands is expressed by the species composition of the stand. Natural species composition was reconstructed as the composition of natural forest communities. A natural forest is a forest with its original tree species, whose composition and proportion has been somewhat altered by man, but only to the extent that the forest self-regulating abilities have not been disrupted. The degree of naturalness is derived from the comparison of the actual species composition of each part of a stand with its natural potential composition (Macků 2012), which is derived from typological units. Macků (2012) states that the forest sites type is the basic unit for evaluation of the degree of naturalness. Forest sites type is a part of a forest which includes all original geobioscenes with homogenous ecological or growth

conditions and explicit amplitude of potential autochthonous and allochthonous tree species production. The forest type is characterized by a dominant species combination of phytocenosis, soil properties, habitat and potential yield class of the tree species. Forests types complex is a higher unit of system hierarchy (Typological System of the Forest Management Institute).

The degree of naturalness is a categorical variable taking values in the range of 0-6. The following degrees of naturalness are distinguished: 0 - unsuitable (introduced tree species); 1 - very low (mostly unsuitable composition); 2 - low (rather unsuitable composition); 3 - medial (culture forest - appropriate composition); 4 - high (mostly natural composition); 5 - very high (near natural composition); 6 - exceptional (natural composition). The adoption of such classification requires a sufficient number of samples (stands) per class to support statistical analysis. Therefore, the above classes were pooled in two groups: (i) natural vegetation (stands), with a degree of naturalness of 4-6; (ii) unnatural vegetation (stands), with a degree of naturalness of 1-3. This simplified classification was used in all further analyses.

Soil sampling, determination of soil organic carbon (SOC) and chemical elements

Soil samples were taken at each of the 81 monitoring plots during the growing season. Each soil sample was taken only once from a single soil pit (one soil pit in each monitoring plot) established in the central part of the monitoring plot. Each monitoring plot was established by the FMI as a representative site. Soil samples were taken from the A horizon by a FMI specialist with relevant experience of pedology, according to appropriate and current internal methodology at the time.

Soil samples were analysed in the laboratory at FMI in Brandýs nad Labem to determine the content of soil organic carbon (SOC) as well as the content of bound forms of oxides of selected chemical elements (iron: tFe; aluminium: tAl; calcium: tCa; magnesium: tMg; potassium: tK; manganese: tMn; phosphorus: tP; nitrogen: tN). Related variables, such as basic saturation (BS), pH (pH/H₂O), and the ratio of carbon to nitrogen (C/N) were also determined. All soil samples were homogenized before the analysis.

For determination of SOC, the chromosulfuric compound oxidation method was used, which was accompanied by titration of hydroquinone (wet method – Nelson & Sommers 1982). For a better comparison with related studies, SOC values were converted from units of % to units of t ha⁻¹ for the surface mineral horizon, according to methodology proposed by Macků (Marek et al. 2011). The thickness of horizons in cm, bulk density (g cm⁻³), and content of soil organic carbon SOC (%) were then entered into the recalculation (of SOC in % to SOC in

t ha⁻¹). Values of bulk density (g cm⁻³) were determined as bulk density reduced (dried at 105 °C to constant weight – gravimetric method). These values were part of the methodology by Macků in Marek et al. (2011), because for various combinations of forest vegetation zones and ecological series, specific bulk density for SOC in the surface mineral horizon is determined.

The determination of content of bound forms of oxides of selected chemical elements (tFe, tAl, tCa, tMg, tK, tMn, tP) and other soil parameters (BS, pH, C/N) was performed according to FMI methodology at the FMI pedological laboratory in Brandýs nad Labem (FMI 2005). The content of the above elements was determined after leachate in 20% HCl (see Tab. S1 in Supplementary material for details) and marked as “content of bound forms of oxides”, according to FMI methodology and standard methods.

Statistical analysis

Statistical analysis was conducted using the software STATISTICA® v. 12 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA). Descriptive statistics for the analyzed variables are reported in Tab. S2 (Supplementary material). First, the dataset of 81 soil samples was analyzed. The relationships and dependencies between soil variables (SOC content; soil content of tFe, tAl, tCa, tMg, tK, tMn, tP, tN; BS, pH and C/N ratio) and a set of abiotic variables associated with the elevation gradient (average annual air temperature, average annual precipitation, duration of growing season, i.e., sum of days with temperature above 10 °C) were analyzed by means of Spearman's correlation coefficients ($\alpha = 0.05$). For a better understanding of correlation structure among quantitative variables, PCA (Principal Component Analysis) was performed and the first two principal components were visualized in biplot (Fig. S1 in Supplementary material).

Based on the outputs from PCA and correlation analysis, the dataset of 81 monitoring plots was first divided into 2 groups, according to the degree of naturalness of stands: natural stands (35 plots) and unnatural stands (46 plots), following the methodology described above. These two groups were further subdivided into 5 partial datasets, according to the percentage representation of the dominant tree species in the stands and their degree of naturalness: (i) *pure SP-na*: natural stands with 91-100% of Norway spruce (n=11); (ii) *pure SP-un*: unnatural stands with 91-100% of Norway spruce (n=30); (iii) *pure BE-na*: natural stands with 91-100% of European beech (n=13); (iv) *mixed SP-un*: unnatural stands with 50-90% of Norway spruce (n=16); (v) *mixed BE-na*: natural stands with 50-90% of European beech (n=11). Correlation analysis among the studied variables was performed independently for each of these partial datasets and a correlation matrix was obtained for each subset.

Spearman's or Pearson's correlation co-

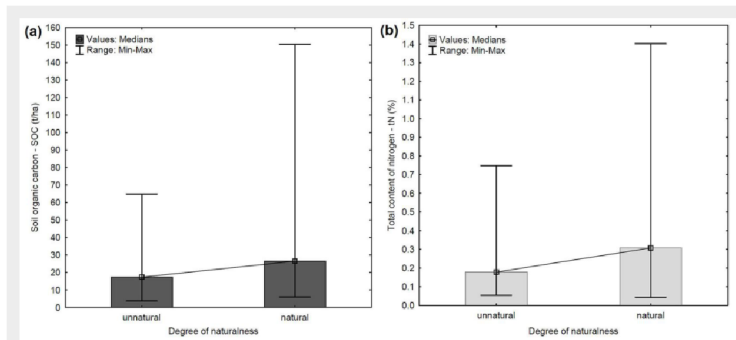


Fig. 2 - Comparison of SOC content (a) and tN content (b) in the mineral soil horizon between natural and unnatural stands at the 81 monitoring plots.

efficients were used, according to the data normality condition. To verify normality, the Shapiro-Wilk test was used. Non-normal distribution of datasets of pure stands has been demonstrated. For this reason, non-parametric methods and tests were preferred. On the other hand, normal distribution of datasets has been demonstrated in mixed stands. Levene's test was used to determine homogeneity of variance. To determine the outlier (extreme) values, the non-parametric Dean-Dixon test and the parametric Grubbs' test were used. Based on the results of the above tests, the Kruskal-Wallis test was conducted to determine the significance of differences between individual groups of variables in the datasets. The Kruskal-Wallis test was used in combination with the Mann-Whitney U test in the case of non-normal distribution of data, while in the case of normal distribution of data the t-test was used. All tests were performed at 5% level of significance.

Description of the dataset made use of common descriptive statistics (median,

arithmetic mean, variance, frequency and values of minimum/maximum, interquartile range). For the interpretation of outputs and graphic representation of results, median values were primarily used as they are less sensitive to outliers or extreme values than arithmetic mean values.

Results

The results showed a significant correlation between content of SOC and the following abiotic variables: elevation ($R = 0.58$; $p < 0.01$), average annual air temperature ($R = -0.58$; $p < 0.01$), average annual precipitation ($R = 0.52$; $p < 0.01$), and duration of growing season ($R = -0.58$; $p < 0.01$). Because average annual air temperature, average annual precipitation and duration of growing season are all very closely related to elevation, only this latter variable has been included in further analyses. Indeed, the content in SOC increases with increasing elevation. In addition to SOC, the tN also correlates positively with elevation ($R = 0.53$; $p < 0.01$).

In addition to correlations with abiotic

variables, a significant positive correlation of SOC with tN ($R = 0.61$; $p < 0.01$) was detected. The other chemical elements did not show any significant correlation with SOC content, except for phosphorus (tP) which was positively correlated with SOC ($R = 0.32$; $p < 0.05$). A detailed analysis of the relationships among SOC, tN and tP content and elevation showed mutual positive correlations (e.g., tP-tN: $R = 0.41$, $p < 0.05$; tP-elevation: $R = 0.47$, $p < 0.05$ – see also Fig. S2 in Supplementary material). Additionally, a positive correlation between SOC content and the degree of naturalness of stands was found.

The SOC content noticeably increases with increasing degree of naturalness of the analyzed stands ($R = 0.22$; $p < 0.05$) using the dataset of 81 monitoring plots. Therefore, the content of SOC in the mineral soil horizon was compared between natural stands and unnatural stands (35 and 42 plots, respectively – Fig. 2a). A significantly higher content of SOC was detected in natural stands, ranging from 5.93 to 150.48 t ha⁻¹, with a median of 26.46 t ha⁻¹, whilst in unnatural stands SOC content varied in the range 3.68-64.83 t ha⁻¹, with a median of 17.36 t ha⁻¹. Content of tN was also significantly ($p < 0.01$) higher in natural stands, with a median value 0.31% (Fig. 2b).

For more detailed results, differences between 5 groups of stands (according to the percentage representation of the dominant tree species and degree of naturalness of the stand) were found. The absolute highest content of SOC was found in pure SP-na (pure natural Norway spruce stands, 91-100% share) with a median of 51.27 t ha⁻¹ and a remarkable variance due to the presence of several outlier values (Fig. 3a). The second highest content of SOC was observed in mix BE-na (natural mixed European beech stands, 50-90%). On the other hand, the lowest content of SOC was also found in pure stands, but in pure BE-na (natural European beech stands, 91-100%), with a median of 11.19 t ha⁻¹. Significant differences ($p < 0.01$) in SOC content between the 5 groups are reported in Tab. 1. Significant differences ($p < 0.01$) in SOC content were found between the groups of pure natural Norway spruce stands and pure natural European beech stands and between pure natural and pure unnatural Norway spruce stands (Tab. 2). The same comparison was made in mixed stands (Tab. 3), finding a significantly higher SOC content (median value: 22.90 t ha⁻¹; $p < 0.05$) in mixed BE-na (mixed natural European beech stands, 50-90 %).

We also found a significant positive correlation of SOC with tN in all pure stands (91-100%), with SOC content increasing with increasing tN content. The correlation coefficient (R) between these variables was 0.73 in pure SP-na (pure natural Norway spruce stands, 91-100% representation), 0.59 in pure SP-un (pure unnatural Norway spruce stands, 91-100%) and 0.71 in pure BE-na stands (pure natural European beech

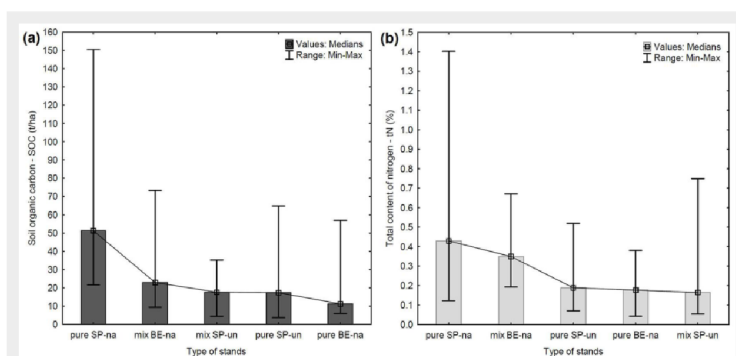


Fig. 3 - Comparison of SOC (a) and tN content (b) in mineral soil horizon in 5 groups of stands according to the representation of the dominant tree species. (pure SP-na): pure natural stands with 91-100% representation of Norway spruce; (mix BE-na): mixed natural stands with 50-90% representation of European beech; (mix SP-un): mixed unnatural stands with 50-90% representation of spruce; (pure SP-un): pure unnatural stands with 91-100% representation of spruce; (pure BE-na): pure natural stands with 91-100% representation of beech.

stands, 91-100%). All the above correlations were significant at $p < 0.05$. The highest content of tN, with a median of 0.43%, was detected in *pure SP-na* (pure natural Norway spruce stands, 91-100% – Fig. 3b). The content of tN observed in pure unnatural Norway spruce stands was similar to that recorded for pure natural European beech stands (0.19% vs. 0.18%, respectively). Significant differences in tN content between the 5 groups are displayed in Tab. 1, and between groups of pure stands in Tab. 2. The trend of tN content is very similar to the trend of SOC content according to type of stand (Fig. 3a, Fig. 3b). Other chemical elements and related variables did not show any significant correlation with SOC content in all pure stands.

In mixed stands (50-90% representation of the dominant species), a positive correlation between SOC and tN was found only in the case of natural beech stands (*mixed BE-na*: $r = 0.63$, $p < 0.05$), where the median value of tN was 0.35%. For mixed unnatural spruce stands (*mixed SP-un*), the correlation was not significant. The difference in tN content between groups of mixed stands was significant ($p < 0.05$), as well as the difference in SOC content (Tab. 3). In addition, a positive correlation between SOC content and tP ($r = 0.69$, $p < 0.05$) was found only in natural mixed beech stands (*mixed BE-na*).

No further correlations or potential relationships of SOC were found with the other chemical elements under analysis. However, due to the presence of several outlier values, a connection between SOC and group of soil was revealed. In the dataset of 81 samples, the highest SOC content was observed in the Podzols group, with a median of 44.20 t ha⁻¹ (Fig. 4a). Podzols also showed the highest variance in SOC content. The lowest SOC content was detected in the group “Other” (which includes Stagnosols, Leptosols, and Luvisols), where the median value was only 14.40 t ha⁻¹. Significant differences in SOC content were observed between Podzols and Cambisols and between Podzols and the Other group (Tab. 4). The content of tN was also compared among these groups of soil. The highest tN content was recorded in the Podzols group (median of 0.35% – Fig. 4b), while the lowest was detected in the Other group (median value of 0.15%). As observed for SOC, significant differences in tN content were found between the same groups of soil (Tab. 4). The trend of tN content is similar to the trend of SOC content for soil groups.

Log-linear models

A more complex assessment of factors influencing the SOC content is based on a linear model where log(SOC) was considered as a dependent variable. The (natural) logarithm was used to avoid problems caused by skewness of the distribution of SOC. Four different stand types were compared: the pure stands (91-100% representation) of

Tab. 1 - Significant differences (p-values) in SOC and tN content between the 5 groups of stands after Kruskal-Wallis tests. (*pure SP-na*): pure natural stands with 91-100% representation of Norway spruce; (*mix BE-na*): mixed natural stands with 50-90% representation of European beech; (*mix SP-un*): mixed unnatural stands with 50-90% representation of Norway spruce; (*pure SP-un*): pure unnatural stands with 91-100% representation of Norway spruce; (*pure BE-na*): pure natural stands with 91-100% representation of European beech; (ns): non-significant.

Variable	Group	<i>pure SP-na</i>	<i>pure SP-un</i>	<i>pure BE-na</i>	<i>mixed SP-un</i>	<i>mixed BE-na</i>
Soil organic carbon (SOC, t ha ⁻¹ – $p < 0.01$)	<i>pure SP-na</i>	-	0.000307	0.000299	0.000285	ns
	<i>pure SP-un</i>	0.000307	-	ns	ns	ns
	<i>pure BE-na</i>	0.000299	ns	-	ns	ns
	<i>mixed SP-un</i>	0.000285	ns	ns	-	ns
	<i>mixed BE-na</i>	ns	ns	ns	ns	-
Total nitrogen content (tN, % – $p < 0.05$)	<i>pure SP-na</i>	-	0.008479	ns	0.005001	ns
	<i>pure SP-un</i>	0.008479	-	ns	ns	0.024039
	<i>pure BE-na</i>	ns	ns	-	ns	ns
	<i>mixed SP-un</i>	0.005001	ns	ns	-	0.013301
	<i>mixed BE-na</i>	ns	0.024039	ns	0.013301	-

Tab. 2 - Significant differences (p-values) in SOC and tN content between the groups of pure stands according to Kruskal-Wallis tests. (*pure SP-na*): pure natural stands with 91-100% representation of Norway spruce; (*pure SP-un*): pure unnatural stands with 91-100% representation of Norway spruce; (*pure BE-na*): pure natural stands with 91-100% representation of European beech.

Variable	Group	<i>pure SP-na</i>	<i>pure SP-un</i>	<i>pure BE-na</i>
Soil organic carbon (SOC, t ha ⁻¹ – $p < 0.01$)	<i>pure SP-na</i>	-	0.000202	0.000182
	<i>pure SP-un</i>	0.000202	-	-
	<i>pure BE-na</i>	0.000182	-	-
Total nitrogen content (tN, % – $p < 0.05$)	<i>pure SP-na</i>	-	0.002051	0.019608
	<i>pure SP-un</i>	0.002051	-	-
	<i>pure BE-na</i>	0.019608	-	-

Tab. 3 - Significant differences (p-values) in SOC and tN content between groups of mixed stands according to t-tests for independent samples. (*mix BE-na*): mixed natural stands with 50-90% representation of European beech; (*mix SP-un*): mixed unnatural stands with 50-90% representation of Norway spruce.

Variable	Group	<i>mixed SP-un</i>	<i>mixed BE-na</i>
Soil organic carbon (SOC, t ha ⁻¹ – $p < 0.01$)	<i>mixed SP-un</i>	-	0.020808
	<i>mixed BE-na</i>	0.020808	-
Total nitrogen content (tN, % – $p < 0.05$)	<i>mixed SP-un</i>	-	0.020632
	<i>mixed BE-na</i>	0.020632	-

Norway spruce and of European beech and given by the dominant tree species (Norway spruce/European beech) coincides with the categorised factor of naturalness

Tab. 4 - Significant differences (p-values) in SOC and tN content between soil groups according to Kruskal-Wallis tests. (ns): non-significant.

Variable	Group	Podzols	Cambisols	Other
Soil organic carbon (SOC, t ha ⁻¹ – $p < 0.01$)	Podzols	-	0.000419	0.002872
	Cambisols	0.000419	-	ns
	Other	0.002872	ns	-
Total nitrogen content (tN, % – $p < 0.05$)	Podzols	-	0.001920	0.001656
	Cambisols	0.001920	-	ns
	Other	0.001656	ns	-

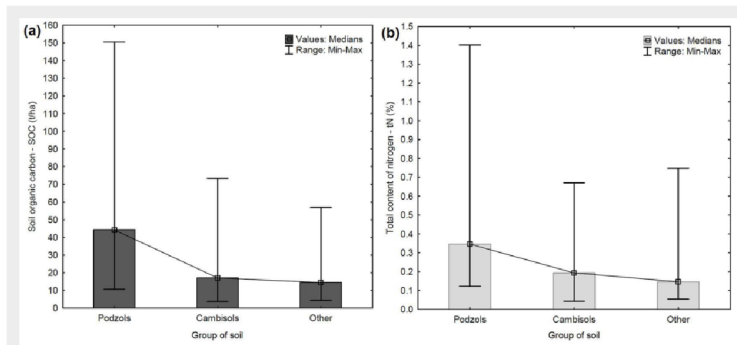


Fig. 4 - Comparison of SOC (a) and tN content (b) in mineral soil horizon between the different soil groups. (Other): includes Stagnosols, Leptosols, and Luvisols.

(unnatural/natural) in this case. The fifth group included in the original data set (*i.e.*, the pure natural stands of Norway spruce) was excluded from this analysis because it differed significantly for several aspects from the remaining four groups (higher elevation and other abiotic factors, prevailing Podzols soil group). The remaining four groups did not differ significantly either in elevation or in soils, and, therefore, they were eligible for comparison.

The model revealed a significantly higher SOC content in the mixed European beech stands ($p = 0.02$). Their content of SOC was higher by 24% when compared with the three remaining groups. There were no significant differences between the remaining groups. The model also includes the factor of elevation. It was estimated that SOC content increases by 8.6% with a 100 m increase in elevation ($p = 0.0006$). For mixed European beech stands, the SOC content can be described as follows (eqn. 1):

$$\log(SOC) = 0.95 + 0.00083 \text{ elevation} \quad (1)$$

while for the remaining stands (eqn. 2):

$$\log(SOC) = 0.73 + 0.00083 \text{ elevation} \quad (2)$$

The effect of soil group was not significant. An analogous model can be fitted for tN, resulting in a higher tN content for the European beech stands ($p < 0.0001$). It is twice as high (100% higher) when compared with the tN concentration in the remaining three groups, whose differences were not significant. The content of tN increases by 21.3% with a 100 m increase in elevation ($p < 0.0001$). For mixed European beech stands, the tN content can be described as follows (eqn. 3):

$$\log(tN) = -2.61 + 0.00193 \text{ elevation} \quad (3)$$

and for the remaining stands (eqn. 4):

$$\log(tN) = -2.80 + 0.00193 \text{ elevation} \quad (4)$$

The effect of soil group was not significant.

Discussion

Our results confirmed that elevation gradient, as a common factor underlying many abiotic variables, influences the content of SOC and tN in forest stands. With increasing elevation both SOC and tN contents increase. This trend has been previously reported by a number of studies (Chang et al. 2015, Tashi et al. 2016, Bojko et al. 2017, Bojko & Kabala 2017, Hernandez et al. 2017, Wang et al. 2017; for tN, Callesen et al. 2007). However, several studies also showed the opposite trend (Sheikh et al. 2009, Bangroo et al. 2017). According to several authors, high SOC and tN stocks have been found in mountain forests (at higher elevation) from tropical, to subtropical, to temperate regions (Bu et al. 2012, Chang et al. 2015, Yang et al. 2016). Higher SOC and tN content at higher elevations can be explained by the lower temperature and higher precipitation, which reduce the decomposition rate, as well as by the higher proportion of fine-root biomass and the high root:shoot ratio of trees, which maximize the nutrient uptake when nutrient availability is limited as a result of lower decomposition (Soethe et al. 2006, Chang et al. 2015).

In this study, we also found that tN content is associated with SOC content. Scientific literature has long discussed the effect of nitrogen deposition on carbon content (SOC storage) in forest soil, but the results are uncertain, although the prevailing opinion in scientific discussion is of a positive relationship between them (Chen et al. 2017, Tipping et al. 2017, Oulehle et al. 2018). Our results showed that tN content is higher in stands with high SOC content, and a positive correlation between them has been demonstrated. Based on this finding, it is possible to hypothesize the positive effect of tN on SOC content and carbon sequestration. According to meta-analysis by Janssens et al. (2010), it can be assumed that nitrogen deposition impedes organic matter decomposition, thus favoring carbon sequestration, in temperate forest soils where nitrogen does not limit microbial growth. However, the role of nitro-

gen deposition in increasing net primary production (NPP), and the subsequent carbon sequestration in European forests, is still a subject of debate with contrasting scientific opinions (Magnani et al. 2007, De Vries et al. 2008).

The relationship between other chemical elements (content of bound forms of oxides of Fe, Al, Ca, Mg, K and Mn) or related variables (BS, pH, C/N) and SOC content were also considered in this study. None of these variables (except phosphorous) affected the SOC content in the studied stands (see Fig. S1 in Supplementary material). The mutual positive correlation of SOC, tN, and tP with elevation in our dataset of 81 monitoring plots allows to speculate the potential synergistic positive effect of these variables on carbon sequestration. However, in order to confirm this hypothesis, it will be necessary to repeat similar analyses on larger datasets.

We observed a significant relationship between SOC content and the degree of naturalness in the studied stands. Moreover, a higher content of SOC and tN was recorded in the soil of natural stands (Fig. 2a, Fig. 2b). The relationship between forest naturalness and SOC content is not sufficiently elucidated. Forest naturalness, its assessment and use as a criterion for forest management, is discussed in many publications (Brumelis et al. 2011, McRoberts et al. 2012, Zimmermann et al. 2015), but no studies focused on the influence of forest naturalness on the ability to store soil organic carbon. To throw light on this topic, we divided the 81 monitoring plots into 5 groups, according to forest naturalness and predominant tree species. However, there was an unequal number of samples in each group due to the limited number of plots analyzed. Indeed, only a small number of natural pure Norway spruce stands are present in the studied area, due to limited extension of mountain forests. On the other hand, the study area has a significant representation of unnatural Norway spruce stands. It should also be noted that samples from unnatural pure European beech stands, natural mixed Norway spruce stands and unnatural mixed European beech stands were not present in the dataset from the study area.

Our results support the evidence that more SOC is stored under coniferous trees than broadleaf trees (Kern et al. 2016, Bojko & Kabala 2017, Park & Ro 2018). Higher SOC and tN content were found in natural pure Norway spruce stands than in natural pure European beech stands. Oulehle et al. (2018) also proved a higher content of nitrogen under spruce stands than beech stands. The higher content of SOC and tN directly relates to differences in elevation and the associated occurrence of a group of soils on which the stands naturally grow in the study area. Indeed, the natural pure Norway spruce stands occur from 1010 to 1318 m a.s.l. (with a median of 1180 m a.s.l.) where the dominant group of soils is Pod-

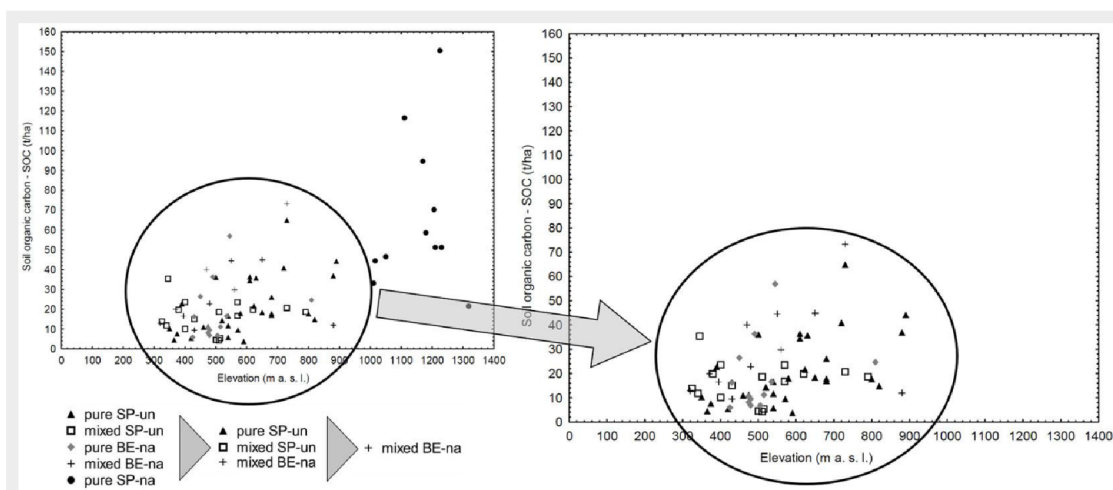


Fig. 5 - Dual chart of the 81 individual stands divided in 5 groups according to elevation and SOC content. In the right panel (detail), the black circle highlights the range of elevation and SOC content where unnatural spruce stands could be replaced by mixed natural beech stands (see text). Stands belonging to the same group, according to dominant tree species and degree of naturalness, are indicated by the same symbol. (*pure SP-na*): pure natural stands with 91-100% representation of Norway spruce; (*mix BE-na*): mixed natural stands with 50-90% representation of European beech; (*mix SP-un*): mixed unnatural stands with 50-90% representation of Norway spruce; (*pure SP-un*): pure unnatural stands with 91-100% representation of Norway spruce; (*pure BE-na*): pure natural stands with 91-100% representation of European beech.

zols; whereas the natural pure European beech stands occur from 425 to 810 m a.s.l. (with a median of 480 m a.s.l.) where the dominant group of soils is Cambisols. Natural pure Norway spruce stands play a very important and irreplaceable role in sequestration of SOC. Of all the observed stands, they showed the highest SOC content and also the highest tN content (Fig. 3a, Fig. 3b).

In this study, the SOC (and tN) content was higher in natural mixed European beech stands, compared with unnatural mixed Norway spruce stands or unnatural pure Norway spruce stands (Fig. 3a, Fig. 3b). These stands occur at comparable elevations (natural mixed European beech: 320-880 m a.s.l.; unnatural mixed Norway spruce: 325-790 m a.s.l.; unnatural pure Norway spruce: 350-890 m a.s.l.) where the common dominant soil group is Cambisols (see also Fig. S3 in Supplementary material). These stands differ in their forest naturalness, so it can be assumed that forest naturalness is, for these stands, an important parameter in relation to SOC sequestration. Moreover, we found that natural mixed European beech stands had a higher SOC content than unnatural mixed and pure Norway spruce stands. Similar results were also reported by Kern et al. (2016) and Dawud et al. (2017). Based on the above evidence, it would be advisable to consider establishing natural mixed European beech stands in the considered elevation belt, thus replacing existing unnatural Norway spruce stands (Fig. 5). In the context of increasing problems of dieback of Norway spruce stands grown on unnatural sites in the Czech Republic, and of

global climate change (Klimo et al. 2000, Kolström et al. 2012, Neuner & Knoke 2017), it is appropriate to consider the function of sequestration of carbon in the restoration and conversion of these stands. According to Andivia Muñoz et al. (2015) an admixture of individual European beech and Norway spruce trees may lead to a transfer of SOC from the forest floor to the better protected mineral soil layer, which might be beneficial for long-term SOC sequestration.

In this study, attention has also been paid to the relationship between SOC and tN content and soil group and elevation (Batjes 2014, Bojko & Kabala 2017). Among all the soil groups, the highest content of SOC and tN was observed in the Leptosols, though this results was based on two samples only. Therefore, further research with a higher number of samples for this soil type (soil group) are needed. Due to the uneven and low number of samples in some soil groups, the soil groups were divided into 3 groups (Podzols, Cambisols and Other). The highest SOC and tN content was demonstrated in the Podzols soil group (Fig. 4a, Fig. 4b), which included all extreme values (outliers) of SOC. After finding that Podzols contain significantly higher content of SOC in upper soil horizons, these samples were intentionally kept in the dataset. Strand et al. (2016) stated that Podzolic soils have a larger fraction of profile C in mineral soil (about 60%) compared with other mineral soils (Regosolic: 36%; Gleysolic: 41%), and that tN content is similar. Bojko & Kabala (2017) also found the highest content of SOC in the Podzols group and also demonstrated a trend in SOC content Luvisols < Cam-

bisols < Podzols which is very similar to our results (Fig. 4a). In the context of Czech forests, certain soil types (soil groups) predominantly occur at certain elevations (for example Podzols prevail at high altitude – Fig. S3 in Supplementary material). These evidence supports the hypothesis that natural pure Norway spruce stands growing in natural sites and conditions can indeed fulfill the indispensable function of SOC sequestration.

Conclusion

Our results show that elevation has a positive relationship with SOC and tN content in the surface mineral horizon of Norway spruce and European beech stands. Of the studied chemical elements and related variables, only a close positive relationship between SOC and tN content was observed. A positive relationship of forest naturalness and SOC content was also demonstrated, with a higher SOC content in natural stands compared with unnatural stands.

The comparison of soil samples between tree species (spruce vs. beech) and stand types (pure vs. mixed) revealed the highest SOC content in pure natural Norway spruce stands. We conclude that these stands can perform a very important and irreplaceable function in the sequestration of SOC. The second highest SOC content was found in mixed natural European beech stands, which was higher than that observed for mixed unnatural Norway spruce stands and pure unnatural Norway spruce stands. Therefore, regarding carbon sequestration in the soil, mixed European beech stands could be considered suitable for the replacement of Norway spruce stands grown

ing at unnatural sites, especially in the context of global climate change and current spruce dieback.

Changing forest management to near-natural forms and respecting models of potential natural vegetation seems to be a suitable way of fulfilling the carbon sequestration function, especially under the anticipated climate change. Further research should be done on larger datasets aimed at finding other suitable stand types (including other tree species and admixtures) which can effectively and successfully perform the carbon sequestration functions (“carbon service”).

Acknowledgements

This work was supported by the Technology Agency of the Czech Republic (project No. S502030018). The authors wish to thank four anonymous reviewers for their valuable and insightful comments which significantly improved the original manuscript. The authors and the Palacký University thank the Forest Management Institute for providing data.

References

- Ammer C, Bickel E, Kölling C (2008). Converting Norway spruce stands with beech - a review of arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science* 125: 3-26. [online] URL: <http://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20093290174>
- Andivia Muñoz E, Rolo V, Jonard M, Formánek P, Ponetta Q (2015). Effect of species composition on carbon and nitrogen stocks in forest floor and mineral soil in Norway spruce and European beech mixed forests. In: “EGU General Assembly 2015”. Vienna (Austria) 12-17 Apr 2015. *Geophysical Research Abstracts*, vol. 2015, pp. 4901. [online] URL: <http://hdl.handle.net/2078.1/162993>
- Bangroo SA, Najar GR, Rasool A (2017). Effect of altitude and aspect on soil organic carbon and nitrogen stocks in the Himalayan Mawer forest range. *Catena* 158: 63-68. - doi: [10.1016/j.catena.2017.06.017](https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.06.017)
- Batjes NH (2014). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science* 65: 10-21. - doi: [10.1111/ejss.12114_2](https://doi.org/10.1111/ejss.12114_2)
- Bojko O, Kabala C (2017). Organic carbon pools in mountain soils - Sources of variability and predicted changes in relation to climate and land use changes. *Catena* 149: 209-220. - doi: [10.1016/j.catena.2016.09.022](https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.09.022)
- Bojko O, Kabala C, Mendyk L, Markiewicz M, Pa-gacz-Kostrzewa M, Głina B (2017). Labile and stabile soil organic carbon fractions in surface horizons of mountain soils - relationships with vegetation and altitude. *Journal of Mountain Science* 14: 2391-2405. - doi: [10.1007/s11629-017-4449-1](https://doi.org/10.1007/s11629-017-4449-1)
- Bremner JM (1960). Determination of nitrogen in soil by Kjeldahl method. *Journal of Agriculture Science* 55: 11-33. - doi: [10.1017/S0021859600021572](https://doi.org/10.1017/S0021859600021572)
- Brumelis G, Jonsson BG, Kouki J, Kuuluvainen T, Shorohova E (2011). Forest naturalness in northern Europe: perspectives on processes, structures and species diversity. *Silva Fennica* 45: 807-821. - doi: [10.14214/sf.446](https://doi.org/10.14214/sf.446)
- Bu X, Ruan H, Wang L, Ma W, Ding J, Yu X (2012). Soil organic matter in density fractions as related to vegetation changes along an altitude gradient in the Wuyi Mountains, southeastern China. *Applied Soil Ecology* 52: 42-47. - doi: [10.1016/j.apsoil.2011.10.005](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.10.005)
- Callesen I, Raulund-Rasmussen K, Westman CJ, Tau-Strand L (2007). Nitrogen pools and C:N ratios in well-drained nordic forest soils related to climate and soil texture. *Boreal Environment Research* 12: 681-692. [online] URL: <http://helda.helsinki.fi/bitstream/handle/10138/235558/ber12-6-681.pdf>
- Čermák P, Jankovský L, Ludlín P (2004). Risk evaluation of the climatic change impact on secondary Norway spruce stands as exemplified by the Krtiny Training Forest Enterprise. *Journal of Forest Science* 50: 256-262. - doi: [10.17221/4623-JFS](https://doi.org/10.17221/4623-JFS)
- Čermák P, Holuša O (2010). Forestry adaptation measures at the decline of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stands as exemplified by the Silesian Beskids, CR. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 59: 293-302. - doi: [10.1118/actaun201159010293](https://doi.org/10.1118/actaun201159010293)
- Čermák P, Mikita T, Kadavý J (2017). Budoucnost hospodaření se smrkem v období předpokládaných klimatických změn [The future of spruce management during the anticipated climate change]. *Lesnická práce [Forestry work]* 96: 13-15. [in Czech]
- Chang R, Wang G, Fei R, Yang Y, Ji L, Fan J (2015). Altitudinal change in distribution of soil carbon and nitrogen in Tibetan montane forests. *Soil Science Society of America Journal* 79: 1455-1469. - doi: [10.2136/sssaj2015.02.0055](https://doi.org/10.2136/sssaj2015.02.0055)
- Chen ZJ, Geng SC, Zhang JH, Setälä H, Gu Y, Wang F, Zhang X, Wang XX, Han SJ (2017). Addition of nitrogen enhances stability of soil organic matter in a temperate forest. *European Journal of Soil Science* 68: 189-199. - doi: [10.1111/ejss.12404](https://doi.org/10.1111/ejss.12404)
- Ciais P, Schelhaas MJ, Zaehle S, Piao SL, Cescatti A, Liski J, Luysaert S, Le Maire G, Schulze ED, Bouriaud O, Freibauer A, Valentini R, Nabuurs GJ (2008). Carbon accumulation in European forests. *Nature Geosciences* 1: 425-429. - doi: [10.1038/ngeo233](https://doi.org/10.1038/ngeo233)
- Czech Ministry of Agriculture (2018). Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2017 [Report on the state of forests and forest management of the Czech Republic in 2017]. Ministry of Agriculture of the Czech Republic, Prague, Czech Republic. pp. 118. [in Czech] [online] URL: http://www.uhul.cz/imag/ke_stazeni/zelenazprava/ZZ_2017.pdf
- Dawud SM, Vesterdal L, Raulund-Rasmussen K (2017). Mixed-species effects on soil C and N stocks, C/N ratio and pH using a transboundary approach in adjacent common garden Douglas-fir and beech stands. *Forests* 8: 95. - doi: [10.3390/f8040095](https://doi.org/10.3390/f8040095)
- De Vries W, Solberg S, Dobbertin M, Sterba H, Laubhahn D, Reinds GJ, Nabuurs G-J, Gundersen P, Sutton MA (2008). Ecologically implausible carbon response? *Nature* 451 (7180): E1-E3. - doi: [10.1038/nature06579](https://doi.org/10.1038/nature06579)
- FMI (2005). Standard operational procedures of pedological laboratory (SOP). Internal publication, Forest Management Institute, Brandýs nad Labem, Czech Republic.
- Hernandez L, Alberdi I, Jandl R, Blujdea VNB, Lehtonen A, Kriska K, Alberdi I, Adermann V, Cañellas I, Marin G, Moreno-Fernández D, Ostonen I, Varik M, Didion M (2017). Towards complete and harmonized assessment of soil carbon stocks and balance in forests: the ability of the Yasso07 model across a wide gradient of climatic and forest conditions in Europe. *Science of The Total Environment* 599: 1171-1180. - doi: [10.1016/j.scitotenv.2017.03.298](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.298)
- Hlásný T, Pajtk J, Balázs B, Barcza Z, Turčáni M, Fabrika M, Sedmák R, Churkina G (2011). Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Climate Research* 47: 219-236. - doi: [10.3354/cro1024](https://doi.org/10.3354/cro1024)
- ISO (1995). ISO 11261:1995 Soil quality - Determination of total nitrogen - Modified Kjeldahl method. International Organisation for Standardization, Czech version norm CSN ISO 11261 (836415), Office for Technical Standardization, Metrology and State Testing, Prague, Czech Republic, pp. 4.
- Jandl R, Lindner M, Vesterdal L, Bauwens B, Baritz R, Hagedorn F, Johnson DW, Minkinen K, Byrne KA (2007). How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137: 253-268. - doi: [10.1016/j.geoderma.2006.09.003](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.09.003)
- Janssens IA, Dieleman W, Luysaert S, Subke J-A, Reichstein M, Ceulemans R, Ciais P, Dolman AJ, Grace J, Matteucci G, Papale D, Piao SL, Schulze E-D, Tang J, Law BE (2010). Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience* 3: 315-322. - doi: [10.1038/ngeo0844](https://doi.org/10.1038/ngeo0844)
- Jonard M, Nicolas M, Caignet I, Ponette Q, Saenger A, Coomes DA (2017). Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of The Total Environment* 574: 616-628. - doi: [10.1016/j.scitotenv.2016.09.028](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.028)
- Kern VN, Cremer M, Prietzel J (2016). Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management* 367: 30-40. - doi: [10.1016/j.foreco.2016.02.020](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.020)
- Klimo E, Kulhavý J, Hager H (2000). Spruce monocultures in Central Europe: problems and prospects. *EFI Proceedings no. 33*, Joensuu, Finland, pp. 209.
- Kolström M, Lindner M, Vilén T, Maroschek M, Seidl R, Lexer MJ, Netherer S, Kremer A, Delzon S, Barbati A, Marchetti M, Corona P (2012). Reviewing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry. *Forests* 2: 961-982. - doi: [10.3390/f2040961](https://doi.org/10.3390/f2040961)
- Lorenz K, Lal R (2010). Carbon sequestration in forest ecosystems. Springer Netherlands, Dordrecht, Netherlands, pp. 279. - doi: [10.1007/978-90-481-3266-9_6](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3266-9_6)
- Löff M, Bergquist J, Brunet J, Karlsson M, We-lander NT (2010). Conversion of Norway spruce stands to broadleaved woodland-regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecological Bulletins* 53: 165-174. [online] URL: <http://www.jstor.org/stable/41442028>

- Macků J (2012). Methodology for establishing the degree of naturalness of forest stands. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 18: 161-165.
- Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Hari P, Jarvis PG, Kolari P, Kowalski AS, Lankreijer H, Law BE, Lindroth A, Loustau D, Manca G, Moncrieff JB, Rayment M, Tedeschi V, Valentini R, Grace J (2007). The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature* 447: 848-852. - doi: [10.1038/nature05847](https://doi.org/10.1038/nature05847)
- Marek MV, Ač A, Apltauer J, Bodlák L, Burešová R, Cienciala E, Cudlín P, Cudlínová E, Czerny R, Cíková H, Dubrovský M, Dušek J, Exnerová Z, Havránková K, Henlík V, Janderková J, Janouš D, Lapka M, Macků J, Matějka K, Pavelka M, Pechal L, Pokorný J, Pokorný R, Schneider J, Stará L, Středa T, Taufarová K, Tomášková I, Urban O, Vyskot I, Zatloukal V, Zemek F, Žitová M (2011). Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu [Carbon in ecosystems of Czech Republic in changing climate] (1st edn). Academia, Prague, Czech Republic, pp. 255. [in Czech]
- McRoberts RE, Winter S, Chirici G, LaPoint E (2012). Assessing forest naturalness. *Forest Science* 58: 294-309. - doi: [10.5849/forsci.10-075](https://doi.org/10.5849/forsci.10-075)
- Nelson DW, Sommers LE (1982). Total carbon, organic carbon, and organic matter. In: "Methods of Soil Analysis: Part 2 Chemical and Microbiological Properties" (Page AL, Miller RH, Keeney DR eds). American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Academic Press, Madison, WI, USA, pp. 539-580.
- Neuner S, Knoke T (2017). Economic consequences of altered survival of mixed or pure Norway spruce under a dryer and warmer climate. *Climate Change* 140: 519-531. - doi: [10.1007/s10584-016-1891-y](https://doi.org/10.1007/s10584-016-1891-y)
- Oulehle F, Tahovská K, Chuman T, Evans CHD, Hruška J, Růček M, Bárta J (2018). Comparison of the impacts of acid and nitrogen additions on carbon fluxes in European conifer and broadleaf forests. *Environmental Pollution* 238: 884-893. - doi: [10.1016/j.envpol.2018.03.081](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.03.081)
- Park JS, Ro HM (2018). Temporal variations in soil profile carbon and nitrogen during three consecutive years of N-15 deposition in temperate oak and pine forest stands. *Forests* 9: 338. - doi: [10.3390/f9060338](https://doi.org/10.3390/f9060338)
- Sheikh MA, Kumar M, Bussmann RW (2009). Altitudinal variation in soil organic carbon stock in coniferous subtropical and broadleaf temperate forests in Garhwal Himalaya. *Carbon Balance and Management* 4 (1): 151. - doi: [10.1186/1750-0680-4-6](https://doi.org/10.1186/1750-0680-4-6)
- Soethe N, Lehmann J, Engels C (2006). The vertical pattern of rooting and nutrient uptake at different altitudes of a South Ecuadorian montane forest. *Plant and Soil* 286: 287-299. - doi: [10.1007/s11104-006-9044-0](https://doi.org/10.1007/s11104-006-9044-0)
- Standovář T, Kenderes K (2003). A review on natural stand dynamics in beechwoods of east central Europe. *Ecology and Environmental Research* 1: 19-46. - doi: [10.15666/aeer/01019046](https://doi.org/10.15666/aeer/01019046)
- Strand NT, Callesen I, Dalsgaard L, De Wit HA (2016). Carbon and nitrogen stocks in Norwegian forest soils - The importance of soil formation, climate, and vegetation type for organic matter accumulation. *Canadian Journal of Forest Research* 46 (12): 1459-1473. - doi: [10.1139/cjfr-2015-0467](https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0467)
- Tashi S, Singh B, Keitel C, Adams M (2016). Soil carbon and nitrogen stocks in forests along an altitudinal gradient in the eastern Himalayas and a meta-analysis of global data. *Global Change Biology* 22: 2255-2268. - doi: [10.1111/gcb.13234](https://doi.org/10.1111/gcb.13234)
- Tipping E, Davies JAC, Henrys PA, Kirk GJD, Lilly A, Dragosits U, Camell EJ, Dore AJ, Sutton MA, Tomlinson SJ (2017). Long-term increases in soil carbon due to ecosystem fertilization by atmospheric nitrogen deposition demonstrated by regional scale modelling and observations. *Scientific Reports* 7 (1): 376. - doi: [10.1038/s41598-017-02002-w](https://doi.org/10.1038/s41598-017-02002-w)
- Vesterdal L, Clarke N, Sigurdsson BD, Gundersen P (2013). Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management* 309: 4-18. - doi: [10.1016/j.foreco.2013.01.017](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.017)
- Wang S, Zhuang Q, Wanga Q, Jina X, Han C (2017). Mapping stocks of soil organic carbon and soil total nitrogen in Liaoning Province of China. *Geoderma* 305: 250-263. - doi: [10.1016/j.geoderma.2017.05.048](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.05.048)
- WRB-IUSS Working Group (2014). World reference base for soil resources 2014, update 2015. World Soil Resources Reports no. 106, Food and Agriculture Organization, Rome, Italy, pp. 203. [online] URL: <http://www.fao.org/3/i3794en/i3794en.pdf>
- Yang R, Zhang G, Liu F, Lu Y, Yang F, Yang F, Yang M, Zhao Y-G, Li D-CH (2016). Comparison of boosted regression tree and random forest models for mapping topsoil organic carbon concentration in an alpine ecosystem. *Ecological Indicators* 60: 870-878. - doi: [10.1016/j.ecoind.2015.08.036](https://doi.org/10.1016/j.ecoind.2015.08.036)
- Zimmermann J, Hauck M, Dulamsuren C, Leuschner C (2015). Climate warming related growth decline affects *Fagus sylvatica*, but not other broad-leaved tree species in Central European mixed forests. *Plant Ecology* 18: 560-572. - doi: [10.1007/s10021-015-9849-x](https://doi.org/10.1007/s10021-015-9849-x)

Supplementary Material

Tab. S1 - The methods used for determination of content of bound forms of oxides of chemical elements (tFe, tAl, tCa, tMg, tK, tMn, tP) and other parameters (BS, pH, C/N), according to FMI methodology at the FMI pedological laboratory in Brandýs nad Labem (FMI 2005).

Tab. S2 - Descriptive statistics of a dataset of 81 samples for all input variables.

Fig. S1 - Biplot - projection of input variables.

Fig. S2 - Diagram of mutual positive correlations among elevation, content of bound forms of oxides of phosphorus (tP), total content of nitrogen (tN) and soil organic carbon (SOC).

Fig. S3 - Distribution of samples with information about the SOC content attributed to represented soil groups at different elevations.

Link: Horvath_3654@suppl001.pdf

Supplementary Material

Tab. S1 - The methods used for determination of content of bound forms of oxides of chemical elements (tFe, tAl, tCa, tMg, tK, tMn, tP) and other parameters (BS, pH, C/N), according to FMI methodology at the FMI pedological laboratory in Brandýs nad Labem (FMI 2005).

Chemical element/parameter	Year	Method according to FMI (2005): Standard Operational Procedures of Pedological Laboratory (SOP)	Final units
Total content of Fe (Fe ₂ O ₃)	until 1983	Chelatometry (leachate of Aqua regia or 2M nitric acid)	mg kg ⁻¹
	since 1983	Leachate of 20% HCl and subsequent determination by flame atomic absorption spectroscopy (FAAS)	mg kg ⁻¹
Total content of Al (Al ₂ O ₃)	until 1983	Calculation	mg kg ⁻¹
	since 1983	Leachate of 20% HCl and subsequent determination by flame atomic absorption spectroscopy (FAAS)	mg kg ⁻¹
Total content of Ca (CaO)	until 1983	Chelatometry	mg kg ⁻¹
	since 1983	Leachate of 20% HCl and subsequent determination by flame atomic absorption spectroscopy (FAAS)	mg kg ⁻¹
Total content of Mg (MgO)	until 1983	Chelatometry	mg kg ⁻¹
	since 1983	Leachate of 20% HCl and subsequent determination by flame atomic absorption spectroscopy (FAAS)	mg kg ⁻¹
Total content of K (K ₂ O)	until 1983	Flame atomic emission spectroscopy (FAES)	mg kg ⁻¹
	since 1983	Leachate of 20% HCl and subsequent determination by flame atomic absorption spectroscopy (FAAS)	mg kg ⁻¹
Total content of Mn (MnO)	until 1983	Colorimetry	mg kg ⁻¹
	since 1983	Leachate of 20% HCl and subsequent determination by flame atomic absorption spectroscopy (FAAS)	mg kg ⁻¹
Total content of P (P ₂ O ₅)	continuously	Spectrometric determination (FAAS) in the form of a phosphomolybdate blue (leachate of 20% HCl)	mg kg ⁻¹
Total content of N (ammonia-N, nitrate-N, nitrite-N and organic nitrogen)	continuously	Kjeldahl method (Bremner 1960, ISO 1995)	%
Base saturation	continuously	BS (base saturation) = (CEC-EA)/CEC · 100 (%) CEC = cation exchange capacity (mg kg ⁻¹ units) calculation formula: CEC = Σ Ca ²⁺ +Mg ²⁺ +K ⁺ +Na ⁺ +H ⁺ +Al ³⁺ EA = extractable acidity (mg kg ⁻¹ units) calculation formula: EA = Σ H ⁺ +Al ³⁺	%
pH (pH/H ₂ O)	until 1983	pH meter, quinhydrone and calomel electrodes	-
	since 1983	pH meter and a glass electrode	-
C/N	continuously	Ratio parameter (SOC/tN)	-

Horvath M, Hanakova Becvarova P, Sarapatka B, Vencalek O, Zouhar V (2021).
Potential relationships of selected abiotic variables, chemical elements and stand characteristics with soil organic carbon in spruce and beech stands
 iForest – Biogeosciences and Forestry – doi: [10.3832/ifor3654-014](https://doi.org/10.3832/ifor3654-014)

Tab. S2 - Descriptive statistics of a dataset of 81 samples for all input variables.

Variable (units)	Mean	Median	SEM	Min	Max	SD
Elevation (m a. s. l.)	627.75	540.00	27.99	320.00	1318.00	251.90
AAAT (°C)	6.23	6.73	0.17	2.10	8.13	1.56
AAP (mm)	767.39	716.50	14.68	621.10	1105.90	132.13
DGS (days)	161.70	172.00	2.82	93.00	191.00	25.34
pH	3.36	3.32	0.04	2.62	4.71	0.37
C/N	15.60	16.30	0.49	4.50	26.90	4.45
BS (%)	23.58	15.53	2.60	2.83	93.14	22.48
tFe (mg kg⁻¹)	28616.13	24700.00	2339.86	7260.00	90700.00	20263.77
tAl (mg kg⁻¹)	29299.20	28200.00	1752.30	3220.00	72400.00	15175.35
tMn (mg kg⁻¹)	680.80	380.00	89.71	40.00	5090.00	776.89
tCa (mg kg⁻¹)	1775.73	1200.00	203.70	200.00	9500.00	1764.05
tMg (mg kg⁻¹)	6320.40	4470.00	774.39	370.00	37000.00	6706.42
tK (mg kg⁻¹)	1850.93	1780.00	138.97	550.00	8900.00	1203.54
tP (mg kg⁻¹)	777.08	590.00	73.87	160.00	4438.00	639.71
tN (%)	0.26	0.21	0.02	0.04	1.40	0.20
SOC (t ha⁻¹)	27.06	18.60	2.78	3.68	150.48	24.99
Depth of horizon (cm)	7.72	6.00	0.66	1.00	35.00	5.95

Mean: arithmetic mean; Median: median value; SEM: standard error of the mean; Min: minimum value; Max: maximum value; SD: standard deviation.

Fig. S1 - Biplot – Projection of input variables. Variables relating to site conditions are marked in grey. Other variables (chemical elements but also forest naturalness) are marked in black. Abbreviations used: AAP – average annual precipitation (mm); DGS – duration of growing season (days); AAAT – average annual air temperature (°C); BS – base saturation (%); pH – pH/H₂O; tMn – content of bound forms of manganese oxides (mg kg⁻¹); tK – content of bound forms of potassium oxides (mg kg⁻¹); tCa – content of bound forms of calcium oxides (mg kg⁻¹); tAl – content of bound forms of aluminium oxides (mg kg⁻¹); tMg – content of bound forms of magnesium oxides (mg kg⁻¹); tFe – content of bound forms of iron oxides (mg kg⁻¹); tP – content of bound forms of phosphorus oxides (mg kg⁻¹); tN – total content of nitrogen (%); C/N – ratio of carbon to nitrogen; SOC – soil organic carbon (t ha⁻¹).

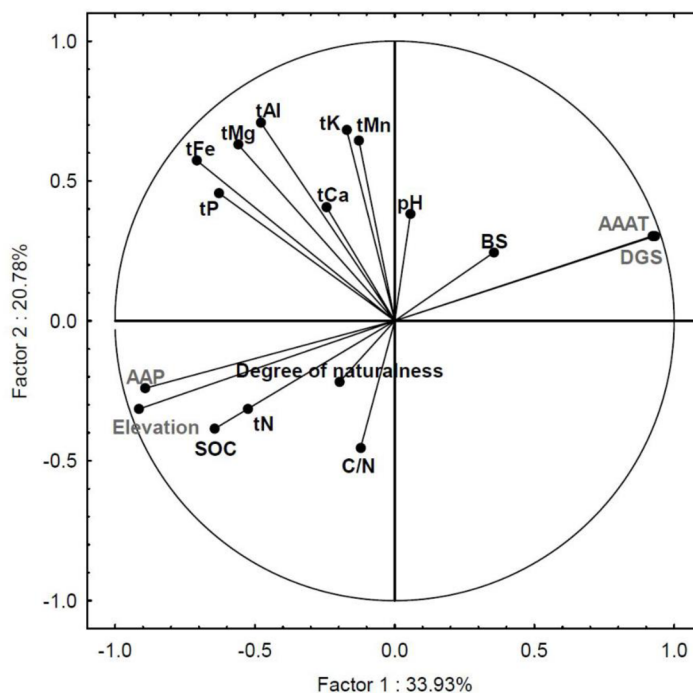


Fig. S2 - Diagram of mutual positive correlations among elevation, content of bound forms of oxides of phosphorus (tP), total content of nitrogen (tN) and soil organic carbon (SOC). (R): Spearman's correlation coefficient; (p): p-value associated to correlation coefficient.

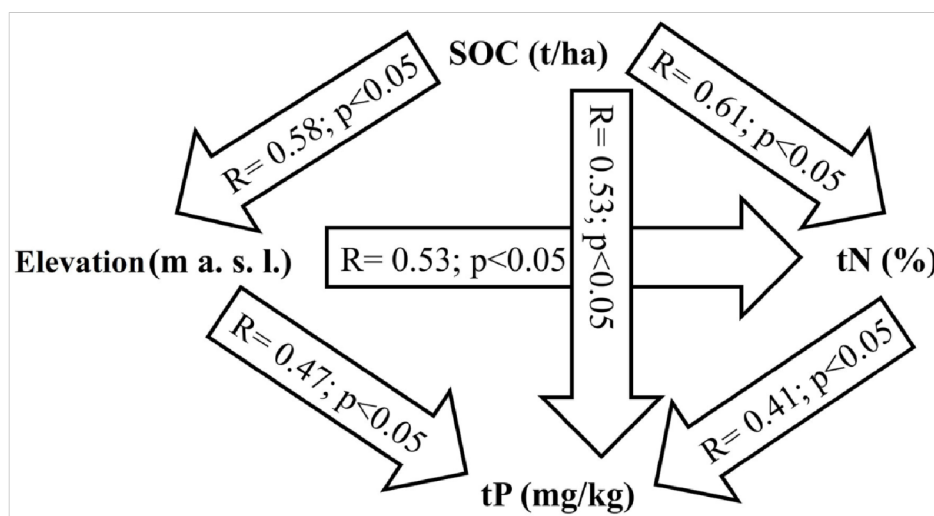
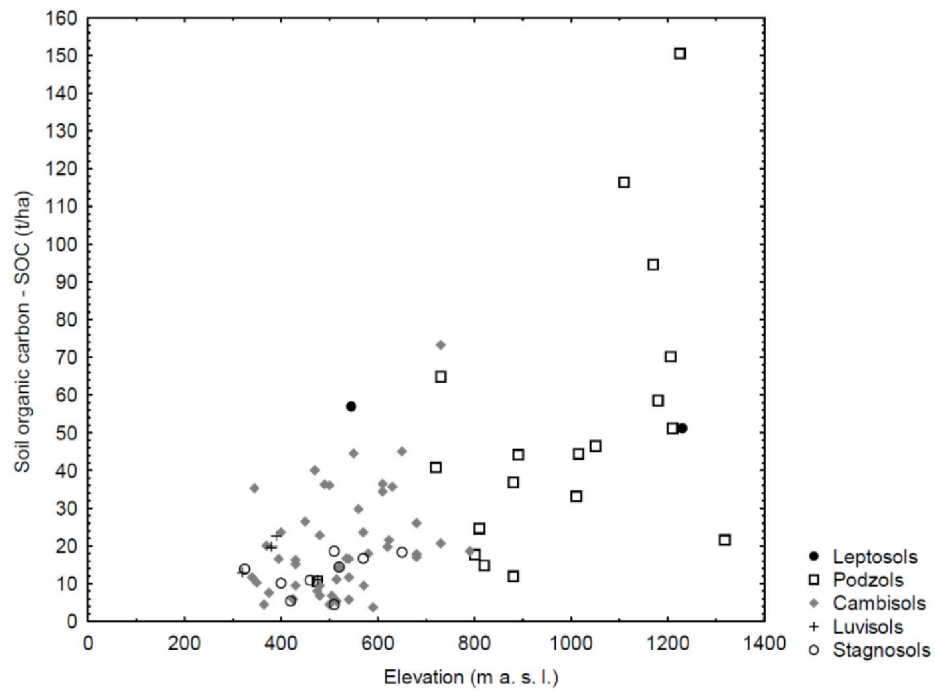


Fig. S3 - Distribution of samples with information about the SOC content attributed to represented soil groups at different elevations.



<https://doi.org/10.17221/19/2022-SWR>

The impact of forest naturalness and tree species composition on soil organic carbon content in areas with unnatural occurrence of Norway spruce in the Czech Republic

MARIÁN HORVÁTH^{1*}, PETRA HANÁKOVÁ BEČVÁŘOVÁ¹,
BOŘIVOJ ŠARAPATKA¹, VÁCLAV ZOUHAR²

¹Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science,
Palacký University Olomouc, Olomouc-Holice, Czech Republic

²Forest Management Institute, Brandýs nad Labem, Branch Brno, Brno, Czech Republic

*Corresponding author: marian.horvath@outlook.com

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

Abstract: Climate change has increased attention paid in the research to forest soils and tree species composition, in respect to the potential for carbon sequestration. It is known that forest stands are able to store soil organic carbon (SOC), but little is known about the effect of forest naturalness on SOC content. This is important in relation of dying of unnatural spruce stands. It is necessary to determine a suitable composition of tree species which will replace them. This research is based on 248 plots with oak, beech, and spruce stands and mixtures of these species, with measured values of SOC. Our results show that autochthonous and mixed stands, in terms of tree species composition, in the study area had a higher SOC content than allochthonous and pure stands. In addition, it was found that autochthonous oak and beech stands, especially in mixtures, had a higher SOC content than allochthonous spruce stands (monocultures). On the basis of the presented results, it is possible to optimize the future tree species composition of stands in the study area, which currently have an allochthonous representation of spruce, to provide better function of carbon sequestration and resistance to climate change.

Keywords: carbon sequestration; climate change; forest naturalness; forest soil

In terms of climate change and increasing atmospheric CO₂ concentration, it is well known that forest ecosystems, and especially forest soils, are irreplaceable as carbon sinks (Lorenz & Lal 2010; Pan et al. 2011). Many studies confirm that carbon sequestration in soil varies with tree species, type of stand (coniferous vs. deciduous, pure vs. mixed) (Vesterdal et al. 2013; Wiesmeier et al. 2013; Andivia et al. 2016; Kern et al. 2016; Angst et al. 2019),

and has an influence on SOC content in the soil. However, insufficient attention has been paid to the influence of forest naturalness on soil organic carbon (SOC) content.

Forests in the Czech Republic, as in much of Europe, underwent significant change in tree species composition during reforestation in the late 18th and early 19th centuries in the fir/beech and beech zones, and also in the oak/beech and oak zones (Klimo et al.

Supported by the Internal Grant Agency of Palacký University, Czech Republic, Project No. IGA_PrF_2022_013.

2000). This includes forest vegetation zones in our study area, where oak and beech occur naturally and dominate in natural tree species composition. Natural tree species composition in these locations was replaced by spruce monocultures in a number of cases. This conversion related to intensive forest management practices and the economic benefits of spruce wood. Spruce monocultures thus became common on sites unsuitable and unnatural for the species (Spiecker et al. 2004; Ammer et al. 2008; Löff et al. 2010), forcing out the site-natural tree species, primarily beech, oak and other broadleaf trees.

The Czech Republic is currently facing a problem of large-scale dying of spruce stands (monocultures) grown on sites unnatural to them. The population of Norway spruce is dying due to a cumulation of negative factors relating to unsuitable conditions for growth and also the onset of the effects of climate change. Therefore, spruce stands grown on unnatural sites and at unnatural altitudes are the most affected, mainly in lower forest vegetation zones (Pretzsch & Ďurský 2002). Allochthonous spruce stands are already dying as premature stands, aged around 40–50 years, and will not live to felling age. Due to the size of the areas on which these allochthonous spruce stands are grown, it is necessary to find suitable composition of tree species which can replace these monocultures, fulfil all the functions of the forest (Hilmers et al. 2020), including carbon sequestration. Many authors focus on determining optimal composition of tree species in forest stands in the context of anticipated climate change and impact, and of carbon sequestration. Some authors agree that mixed stands with major representation of broadleaf tree species

will play a very important role in carbon sequestration, especially at lower and mid elevation (Čermák et al. 2004; Hlásný et al. 2011), where spruce stands are currently grown. At the same time, emphasis will also be placed on near-natural tree species composition of stands and natural distribution of tree species, which are considered as potential factors for viability with regard to climate change (Schwab et al. 2022). Forest naturalness is a closely related and also potentially interesting characteristic, in the context of climate change, and especially in terms of carbon sequestration potential.

In this research we hypothesized that: (1) forest naturalness has an influence on SOC content, (2) mixed and pure stands differ in SOC content, (3) main tree species of stand has an influence on SOC content, (4) a more detailed division to type of stands differ in SOC content.

MATERIAL AND METHODS

Description of study area. For our research we used data from 248 monitoring plots from a database of forest typology compiled by the Forest Management Institute (FMI) in Brandýs nad Labem between 1956–2004 (Figure 1). The size of selected circular monitoring plots varied in the range of 400 to 500 m². Monitoring plots were located within an elevation range of 250–680 m a.s.l., which corresponds to a range of 1st–4th forest vegetation zone (FVZ). The FVZ expresses the relationship of climate, site and species composition of forest community and is usually used for evaluation of the natural zonal area (occurrence) of a given tree species. In this re-

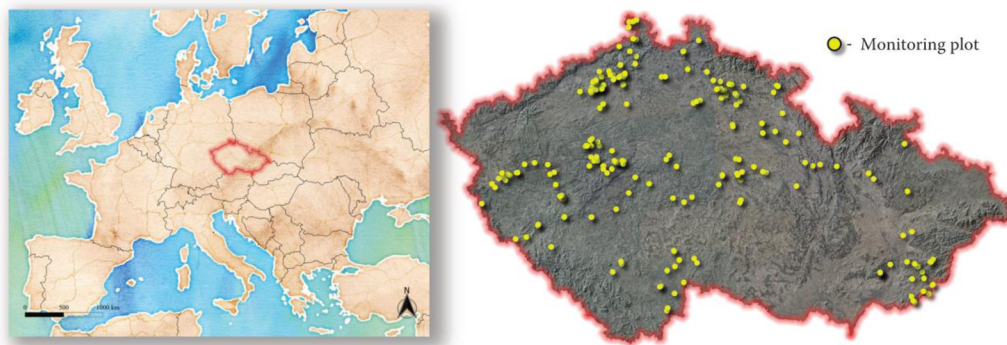


Figure 1. Location of the study area and monitoring plots

<https://doi.org/10.17221/19/2022-SWR>

search FVZ is used in relation to regional scenarios for predicted impact of climate change within the Czech Republic by 2030 (Čermák et al. 2004), where changes in distribution and composition of tree species, especially Norway spruce, are stated in individual FVZs. It is predicted that Norway spruce will not be able to survive in lower forest vegetation zones. The locations of our research monitoring plots were selected with respect to areas of allochthonous spruce monocultures. Mean annual air temperature in these locations fluctuates around 7.3 °C (a range of 6.03–8.33 °C) and mean annual precipitation is around 677 mm (a range of 479.6–1129.6 mm) (for more details see Table S1 in Electronic Supplementary Material (ESM)).

According to the World Reference Base (IUSS Working Group WRB 2015), soil conditions on the monitoring plots relate to the soil groups of Cambisols (187 samples), Podzols (6 samples), Stagnosols (17 samples), Luvisols (9 samples), Leptosols (20 samples), Gleysols (1 sample) and Retisols (8 samples). The dominant soil group is Cambisols, the prevalent humus form is moder. The thickness of O horizons ranges from 1 to 35 cm (with a mean of 4 cm), while A horizons range from 1 to 37 cm (with a mean of 9 cm). Both studied soil horizons were represented in all soil pits.

Soil sampling, determination of soil organic carbon. Soil samples were taken from the organic soil horizon (O horizon), which included all three layers – OL (litter), OF (fragmented) and OH (humus), and from the surface mineral soil horizon (A horizon) in soil pits. Each soil pit was established in the central parts of the monitoring plot. For this reason, the soil samples taken are considered representative. One soil pit was established on each monitoring plot, and the O and the A soil horizons were distinguished by a field FMI specialist with relevant experience of pedology, according to appropriate and current internal methodology at the time. Soil samples from both studied soil horizons were homogenized and subsequently analyzed in the soil science laboratory at FMI in Brandýs nad Labem.

For determination of SOC, the chromo-sulfuric compound oxidation method (wet method) was used, which was accompanied by titration of Mohr's salt and later with hydroquinone (Walkley & Black 1934; Zbíral et al. 2011). SOC stock were calculated for both studied horizons, according to this formula Marek et al. (2011):

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

where:

SOC – soil organic carbon content (t/ha);

T – the thickness of horizon (cm);

BD – the bulk density (g/cm³);

SOC (%) – percentage of soil organic carbon.

Values of bulk density were part of the methodology according to Marek et al. (2011) and were determined as part of the physical analysis of soils.

Stand description. Forest management practices were applied in all studied stands. All monitoring plots had been forest-covered for several generations. A dataset of 248 investigated plots includes type of stand, based on the percentage of the main tree species (Macků 2012) – Norway spruce (*Picea abies* L.H. Karst.), Pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.), as described in more detail in Table 1. Within mixed stands, admixed and interspersed tree species are also represented, such as Scots pine, White poplar, European ash, European larch and Silver fir, in addition to the main tree species. The age of the studied stands ranges from 15–185 years, but the average is 96 years. Mature stands predominate.

Definition of degree of naturalness (forest naturalness). Concerning naturalness, forest typology was used when setting the degree of naturalness of forest stands. This was based on comparison of actual species composition at the level of potential natural vegetation by the FMI method. The natural tree species composition is derived from the model composition for classification units (forest sites type) of the FMI Typological System (Macků 2012). Forest sites type is based on a part of forest including all original geobiosphere with homogenous ecological or growth conditions and with explicit amplitude of potential autochthonous and allochthonous tree species production (Macků 2012). The forest type is characterized by a dominant species combination of phytocenosis, soil properties, habitat and potential yield class of the tree species.

The degree of naturalness is a categorical variable and it may reach values in the range of 0–6. Individual degrees of naturalness are described in Table 2. Such a detailed division would require a larger number of samples (stands). Therefore, the degree of naturalness was amalgamated into two groups: mostly autochthonous vegetation (stands) – with a degree of naturalness of 4–6, and mostly allochthonous vegetation (stands) – with a degree of naturalness

Table 1. Description of studied types of stands

Abbreviation of type of stand	Forest naturalness	Main tree species	Representation of main tree species	Representation of other tree species	Mixture type	No. of samples
AL SP 91–100%	AL – allochthonous	SP – Norway spruce	pure (91–100%)	–	pure	91
AU OAK 91–100%	AU – autochthonous	OAK – Pedunculate oak	pure (91–100%)	–	pure	
AU OAK 71–90%	AU – autochthonous	OAK – Pedunculate oak	dominant (71–90%)	interspersed (up to 10%)	mixed	94
AU OAK 31–70%	AU – autochthonous	OAK – Pedunculate oak	major and basic (31–70%)	admixed (up to 30%) and interspersed (up to 10%)	mixed	
AU BE 91–100%	AU – autochthonous	BE – European beech	pure (91–100%)	–	pure	
AU BE 71–90%	AU – autochthonous	BE – European beech	dominant (71–90%)	interspersed (up to 10%)	mixed	63
AU BE 31–70%	AU – autochthonous	BE – European beech	major and basic (31–70%)	admixed (up to 30%) and interspersed (up to 10%)	mixed	

of 0–3, for the sake of simplification. This simplified division of forest naturalness into 2 groups is used in all analyzes, and is then interpreted throughout the article.

Statistical analysis. Descriptive statistics, especially median, variance and interquartile range, were used to describe the dataset. Data normality was verified by a Shapiro-Wilk test. The data normality condition was not met for values of SOC (t/ha) in both soil horizons. Therefore, the log-transformation was conducted.

The existence of influence of selected categorical variables on the dependent quantitative variable (SOC) and statistical differences were tested using analysis of variance (ANOVA) and Duncan's multiple comparison test. All tests were performed at 5% level of significance.

Statistical analysis was conducted in STATISTICA software Version 13 (TIBCO Software Inc. Palo Alto, USA).

RESULTS

O – organic soil horizon. Analysis of variance (ANOVA) proved significant influence of forest naturalness on SOC content ($F = 43.34$; $P < 0.001$). Significant difference between naturalness groups 0–3 and 4–6 was detected, whereas a higher SOC content was found in group 0–3 with a median of 10.40 t per ha. In group 4–6 a median value of SOC was only 5.65 t/ha (Figure 2).

In addition to forest naturalness, the influence of mixture type (pure vs. mixed stands) on SOC content ($F = 15.77$; $P < 0.001$) and significant differ-

Table 2. Description of degrees of naturalness established by Forest Management Institute in Brandýs nad Labem

Degree	Designation	Description	Naturalness category	No. of samples
0	unsuitable	introduced tree species		
1	very low	mostly unsuitable composition		
2	low	rather unsuitable composition	allochthonous	91
3	medial	culture forest – appropriate composition		
4	high	mostly natural composition		
5	very high	near natural composition	autochthonous	157
6	exceptional	natural composition		

<https://doi.org/10.17221/19/2022-SWR>

ence between pure and mixed stands were proven. In pure stands, a higher SOC content was detected, with a median of 8.85 t/ha, whereas in mixed stands the median value was only 5.33 t/ha (Figure 3A).

The influence of main tree species (beech, oak, spruce) in stands on SOC content was also proven ($F = 21.68$; $P < 0.001$). Significant differences were detected between beech and spruce ($P < 0.001$) and between oak and spruce ($P < 0.001$) stands. Beech and oak stands did not differ significantly ($P > 0.05$) in SOC content. The significantly highest SOC content was found in spruce stands, with a median of 10.40 t/ha. On the other hand, the lowest SOC content was detected in beech stands, with a median of 5.43 t/ha (Figure 3B).

Based on the findings mentioned above, stands were divided into types of stand. The influence of type of stand on SOC content was proven ($F = 8.07$; $P < 0.001$). A significant difference in SOC content between types of stand was also detected. It can be stated that all types of stand differed significantly from AL SP 91–100% in SOC content. When oak types of stand were compared with AL SP 91–100% stands, it was noticeable that the highest SOC content was demonstrated in AL SP 91–100%, with a median of 10.40 t/ha (Figure 4A). No significant differences in SOC content were found between oak types of stand (Table 3), although SOC content decreases with increasing percentage representation of oak. When beech types of stand were compared with AL SP 91–100% stands, it was also proven that

the highest SOC content was demonstrated in AL SP 91–100% (Figure 4B). The second highest content of SOC (after AL SP 91–100% stands) was detected in AU BE 91–100% stands, with a median of 6.58 t/ha (Figure 4B). In beech types of stand significant difference was found in SOC content between AU BE 91–100% and AU BE 71–90% stands (Table 4).

A – surface mineral horizon. As in the O horizon a significant influence of forest naturalness on SOC content was also proven in the A horizon ($F = 27.34$; $P < 0.001$) and a significant difference ($P < 0.001$) was detected between naturalness groups 0–3 and 4–6. Significantly higher content of SOC was detected in the 4–6 group with a median of 30.61 t/ha, while in the 0–3 group the median value was only 19.07 t/ha (Figure 2). It is an opposite trend to that in the O horizon.

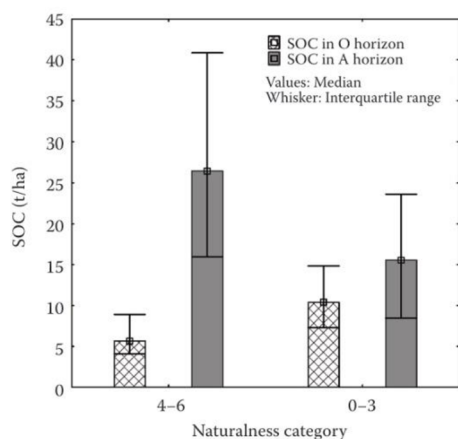


Figure 2. Variation of soil organic carbon (SOC) content in the O – organic and A – surface mineral soil horizons in relation to naturalness category

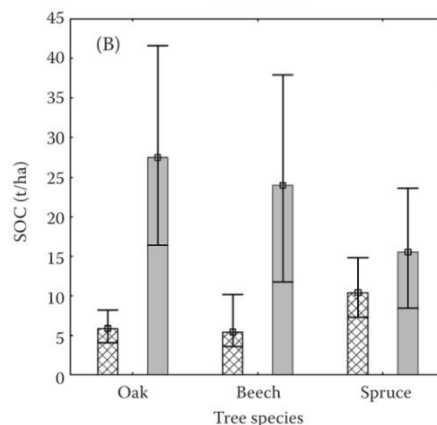
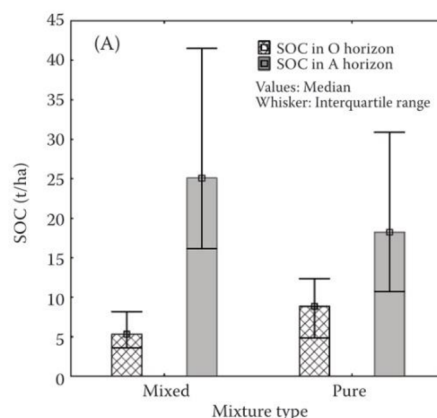


Figure 3. Variation of soil organic carbon (SOC) content in the O – organic and A – surface mineral soil horizons in relation to mixture type (A) and main tree species of stands (B)

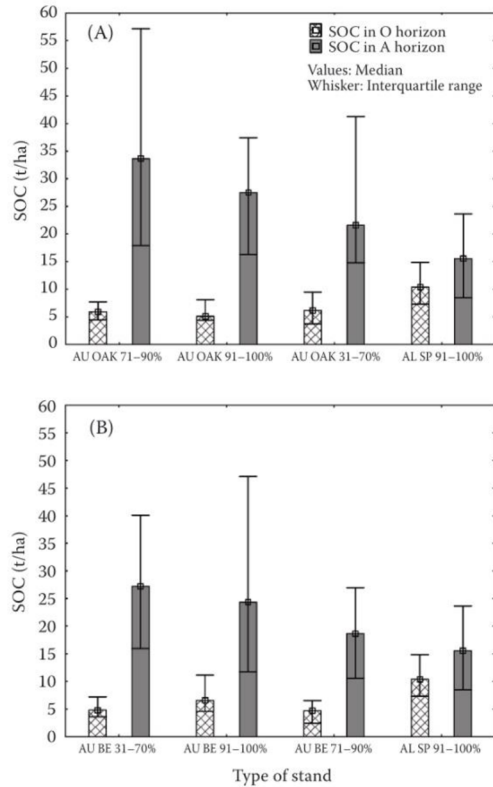


Figure 4. Comparisons of soil organic carbon (SOC) content in the O – organic and A – surface mineral soil horizons for oak and spruce (A) and beech and spruce (B) types of stand

For explanation of stand types abbreviations see Table 1

Also, in the A horizon, the influence of mixture type (pure × mixed) on SOC content was proven ($F = 7.44$; $P < 0.007$). Significant difference between pure and mixed stands was demonstrated. A higher content of SOC was detected in mixed stands, with a median of 31.02 t/ha, than in pure stands, with a median of 23.95 t/ha (Figure 3A). This is also an opposite trend to that in the O horizon.

Besides the aforementioned, a significant influence of tree species (beech, oak, spruce) on SOC content was also evident, with significant differences between beech and spruce ($P < 0.001$) and between oak and spruce ($P < 0.001$) stands. Beech and oak stands did not differ significantly ($P > 0.05$) in SOC content, as in the O horizon. The significantly highest content of SOC was detected in oak stands (median value 32.04 t/ha), and the lowest in spruce stands (median value 19.07 t/ha) (Figure 3B).

As in the O horizon, a significant influence of type of stand on SOC content ($F = 5.90$; $P < 0.001$) with significant differences proven between them in the A horizon. When oak types of stand were compared with AL SP 91–100% stands, it was found that all oak types of stand differ significantly from AL SP 91–100% stands (Table 3). The highest content of SOC was detected in AU OAK 71–90% stands, with a median of 33.63 t/ha (Figure 4A). On the other hand, the lowest content of SOC in this comparison was found in AL SP 91–100% stands, with a median of 15.55 t/ha. This trend is opposite to that in the O horizon. When beech types of stand were compared with AL SP 91–100% stands, significant difference was proven only between AU BE 91–100% stands and AL SP

Table 3. Significant differences in soil organic carbon (SOC) content between oak types of stand and spruce type of stand in the O – organic and A – surface mineral soil horizons according to Duncan’s multiple comparison test

Abbreviation of type of stand	AL SP 91–100%	AU OAK 91–100%	AU OAK 71–90%	AU OAK 31–70%
O horizon (SOC; $P < 0.05$)				
AL SP 91–100%	–	0.000057	0.000367	0.000335
AU OAK 91–100%	0.000057	–	ns	ns
AU OAK 71–90%	0.000367	ns	–	ns
AU OAK 31–70%	0.000335	ns	ns	–
A horizon (SOC; $P < 0.05$)				
AL SP 91–100%	–	0.002865	0.000008	0.005654
AU OAK 91–100%	0.002865	–	ns	ns
AU OAK 71–90%	0.000008	ns	–	ns
AU OAK 31–70%	0.005654	ns	ns	–

For explanation of stand types abbreviations see Table 1; ns – non-significant

<https://doi.org/10.17221/19/2022-SWR>

Table 4. Significant differences in soil organic carbon (SOC) content between beech types of stand and spruce type of stand in the O – organic and A – surface mineral soil horizons according to Duncan's multiple comparison test

Abbreviation of type of stand	AL SP 91–100%	AU BE 91–100%	AU BE 71–90%	AU BE 31–70%
O horizon (SOC; $P < 0.05$)				
AL SP 91–100%	–	0.044032	0.000031	0.004125
AU BE 91–100%	0.044032	–	0.026978	ns
AU BE 71–90%	0.000031	0.026978	–	ns
AU BE 31–70%	0.004125	ns	ns	–
A horizon (SOC; $P < 0.05$)				
AL SP 91–100%	–	0.042505	ns	ns
AU BE 91–100%	0.042505	–	ns	ns
AU BE 71–90%	ns	ns	–	ns
AU BE 31–70%	ns	ns	ns	–

For explanation of stand types abbreviations see Table 1; ns – non-significant

91–100% stands (Table 4), although a decreasing trend in SOC content is noticeable in the following order: AU BE 31–70% > AU BE 91–100% > AU BE 71–90% > AL SP 91–100% stands. Differences between beech types of stand were not significant. The highest content of SOC in beech types of stand was detected in AU BE 31–70% stands, with a median value of 21.23 t/ha (Figure 4B). On the other hand, the lowest content of SOC in this comparison was found in AL SP 91–100% stands, as well as in oak types of stand.

DISCUSSION

Although many stands are not autochthonous in their species composition or on a certain site, almost no attention has been paid to the influence of forest naturalness on SOC content. Based on our results, it is possible to state that forest naturalness has an influence on SOC content in the study area. It was found that autochthonous stands have a higher SOC content than allochthonous stands in the A horizon (Figure 2). The opposite was found for the O horizon. It is possible to explain this by the difference in decomposition processes. Autochthonous stands are primarily broadleaf stands in the study area, and conditions for decomposition processes are optimal, decomposition is relatively rapid. This can relate to higher biological diversity and activity in the soil (Prescott 2002; Augusto et al. 2015). It is known that earthworms enable the transport of carbon from forest floor to mineral soil through bioturbation (Devliegher & Verstraete 1997; Reich et al. 2005;

Frouz et al. 2009). In addition, it can be assumed that SOC is in permanent turnover as part of soil organic matter, and its sequestration is limited in the O horizon (Vesterdal et al. 2012). Allochthonous stands are primarily coniferous (spruce) in the study area, and conditions for decomposition processes are unsuitable. Decomposition is slower due to a considerable amount of litterfall (Hobbie et al. 2006). Therefore, SOC content in the O horizon is higher here, and only a small amount of SOC is transported to the A horizon (Mareschal et al. 2010; Lorenz & Sören 2019). Many studies (Jandl et al. 2007; Frouz et al. 2009; Rumpel & Kögel-Knabner 2011; Vesterdal et al. 2013) agree that carbon (SOC) should preferably be stored in deeper soil horizons, because the organic horizon is more vulnerable and more influenced by disturbance (e.g., cutting, fires, erosion), abiotic factors and also decomposition processes. Overall, the organic horizon is not suitable for long-term and stable carbon storage. Therefore, our research was focused primarily on SOC in the mineral horizon.

It was further found that mixed stands have a higher SOC content in the A horizon than pure stands (Figure 3A), which has also been proven by a number of authors (Andivia et al. 2016; Kern et al. 2016; Błońska et al. 2018; López-Marcos et al. 2018). This probably relates to the root system and litterfall (Finér et al. 2007), as it is known that deciduous stands have greater root biomass, thanks to which they have greater root litter as C input to the mineral soil horizon and can induce a greater accumulation of carbon (Andivia et al. 2016). The opposite trend was found in the O horizon (Figure 3A). This closely

relates to a considerable amount of litterfall and slower decomposition. Based on these results, it is possible to state that mixed stands are more suitable for carbon sequestration than pure stands in the study area, because they store more SOC in the A horizon. However, it is necessary to bear in mind, that it is not possible to state that mixed stands, in general, are the most suitable in terms of carbon sequestration, because it is known that Norway spruce stands, especially in higher altitudes, can sequester a large amount of SOC (Kern et al. 2016; Bojko & Kabala 2017; Jonard et al. 2017; Bečvářová et al. 2018).

In our research an increasing trend of SOC in spruce < beech < oak tree species was proven in the A horizon (Figure 3B). This result is interesting, because many studies agree that spruce stands have a higher stock of SOC in the mineral soil horizon than beech stands (Gurmesa et al. 2013; Andivia et al. 2016). This could relate to forest naturalness, because these spruce stands are allochthonous (unsuitable elevation and sites). On the other hand, there are studies which confirm our results (Vesterdal et al. 2008; Frouz et al. 2009; Mareschal et al. 2010). This is often in relation to the root biomass. According to Finér et al. (2007), fine root biomass is greater under beech than under conifers. Root systems of spruce have a preference especially for forest floors (Puhe 2003). Likewise the diversity, abundance and activity of earthworms, which are known for their incorporation of material from forest floor into deeper soil horizons (Devliegher & Verstraete 1997), is lower in spruce stands than in beech or oak stands (Schelfhout 2010). In the O horizon, an almost opposite trend of SOC was detected for beech \leq oak < spruce tree species, compared with the A horizon (Figure 3B). Similar results were found in other studies (Frouz et al. 2009; Gurmesa et al. 2013; Andivia et al. 2016). These findings are not groundbreaking, confirming some results of other authors, but they are important for the study area, because they provide information about SOC content in the studied horizons under stands with different main tree species. Oak stands (autochthonous stands in our study area) which have a higher SOC content in the A horizon than spruce stands (allochthonous stands in our study area), are more able to perform function of carbon sequestration.

In addition to the above, when comparing autochthonous oak stands with allochthonous spruce stands (monocultures) it was found that all oak types of stand have a higher SOC content in the A horizon than spruce stands (Figure 4A), whereas oak stands with admixed other tree species (AU OAK 71–90%) have

the highest SOC content of all oak types of stand. Pretzsch et al. (2013) discusses the benefits of growing oak in mixtures, specifically with beech, one of the benefits is that forests from these species are considered more tolerant to climatic effects and are expected to become important mixture under climate change. This is important when considering suitable stands to replace dying spruce stands in the context of carbon sequestration and climate change.

Similar results were achieved when autochthonous beech stands were compared with allochthonous spruce monocultures (AL SP 91–100%). Beech stands with basic and major representation of beech (AU BE 31–70%) have the highest SOC content in the A horizon in this comparison (Figure 4B). In beech stands, it was also proven that a mix of beech and other tree species is more suitable in term of carbon sequestration.

A substantial output of this research is the fact that mixed stands are more suitable for long-term and stable carbon sequestration than pure stands in the study area. It is also considered a key finding that autochthonous stands of oak and beech, are able to replace the dying allochthonous spruce stands, and can perform a better function of carbon sequestration in a same time.

CONCLUSION

Our results show that forest naturalness (autochthonous oak and beech vs. allochthonous spruce stands), mixture type (mixed vs. pure stands), individual tree species, and in a more detailed breakdown also type of stand had an influence on SOC content. In terms of long-term and stable carbon sequestration, more attention during research was paid to the surface mineral horizon than the organic horizon.

Overall, from this research it is possible to state, that autochthonous and mixed stands in the study area (in a range of 1st–4th forest vegetation zones) had a higher SOC content than allochthonous and pure stands, and are considered to be more suitable for carbon sequestration. A key finding is also the fact that autochthonous oak and beech stands, primarily in mixtures, are able to replace dying allochthonous spruce stands (monocultures) in the study area, while also providing better function of carbon sequestration and showing better resistance to climate change. These results can have practical application for silviculture practice and can contribute to the creation of adaptive strategies in the context of climate change.

<https://doi.org/10.17221/19/2022-SWR>

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

REFERENCES

- Ammer C., Bickel E., Kölling C. (2008): Converting Norway spruce stands with beech – A review of arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science*, 125: 3–26.
- Andivia E., Rolo V., Jonard M., Formánek P., Ponette Q. (2016): Tree species identity mediates mechanisms of top soil carbon sequestration in a Norway spruce and European beech mixed forest. *Annals of Forest Science*, 73: 437–447.
- Angst G., Mueller K.E., Eissenstat D.M., Trumbore S., Freeman K.H., Hobbie S.E., Chorover J., Oleksyn J., Reich P.B., Mueller C.W. (2019): Soil organic carbon stability in forests: Distinct effects of tree species identity and traits. *Global Change Biology*, 25: 1529–1546.
- Augusto L., De Schrijver A., Vesterdal L., Smolander A., Prescott C., Ranger J. (2015): Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 90: 444–466.
- Bečvářová P., Horváth M., Šarapatka B., Zouhar V. (2018): Dynamics of soil organic carbon (SOC) content in stands of Norway spruce (*Picea abies*) in central Europe. *iForest*, 11: 734–742.
- Blońska E., Klammerus-Iwanb A., Lasotaa J., Grubaa P., Pachc M., Pretzsch H. (2018): What characteristics of soil fertility can improve in mixed stands of Scots pine and European beech compared with monospecific stands? *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 49: 237–247.
- Bojko O., Kabala C. (2017): Organic carbon pools in mountain soils – Sources of variability and predicted changes in relation to climate and land use changes. *Catena*, 149: 209–220.
- Čermák P., Jankovský L., Cudlín P. (2004): Risk evaluation of the climatic change impact on secondary Norway spruce stands as exemplified by the Křtiny Training Forest Enterprise. *Journal of Forest Science*, 50: 256–262.
- Devliegher W., Verstraete W. (1997): The effect of *Lumbricus terrestris* on soil in relation to plant growth: Effects of nutrient-enrichment processes (NEP) and gut-associated processes (GAP). *Soil Biology and Biochemistry*, 29: 341–346.
- Finé L., Helmisaari H.-S., Löhmus K., Majdi H., Brunner I., Børja I., Eldhuset T., Goldbold D., Grebenc T., Konópka B., Kraigher H., Möttönen M.-R., Ohasi M., Oleksyn J., Ostonen I., Uri V., Vanguelovs E. (2007): Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems*, 141: 394–405.
- Frouz J., Pižl V., Cienciala E., Kalčík J. (2009): Carbon storage in post-mining forest soil, the role of tree biomass and soil bioturbation. *Biogeochemistry*, 94: 111–121.
- Gurmesa G.A., Schmidt I.K., Gundersen P., Vesterdal L. (2013): Soil carbon accumulation and nitrogen retention traits of four tree species grown in common gardens. *Forest Ecology and Management*, 309: 47–57.
- Hilmers T., Biber P., Knoke T., Pretzsch H. (2020): Assessing transformation scenarios pure Norway spruce to mixed uneven-aged forests in mountain areas. *European Journal of Forest Research*, 139: 567–584.
- Hlásny T., Pajtík J., Balázs B., Barcza Z., Turčáni M., Fabrika M., Sedmák R., Churkina G. (2011): Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Climate Research*, 47: 219–236.
- Hobbie S.E., Reich P.B., Oleksyn J., Ogdahl M., Zytkowski R., Hale C., Karolewski P. (2006): Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, 87: 2288–2297.
- IUSS Working Group WRB (2015): World Reference Base for Soil Resources 2014, Update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome, FAO.
- Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn E., Johnson D.W., Minkkinen K., Byrne K.A. (2007): How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 137: 253–268.
- Jonard M., Nicolas M., Caignet I., Ponette Q., Saenger A., Coomes D.A. (2017): Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of the Total Environment*, 574: 616–628.
- Kern N.V., Cremer M., Prietzel J. (2016): Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 367: 30–40.
- Klimo E., Kulhavý J., Hager H. (2000): Spruce Monocultures in Central Europe: Problems and Prospects. EFI Proceedings No. 33. Joensuu, European Forest Institute.
- Löf M., Bergquist J., Brunet J., Karlsson M., Welander N.T. (2010): Conversion of Norway spruce stands to broadleaved woodland-regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecological Bulletins*, 53: 165–174.
- Lorenz K., Lal R. (2010): Carbon Sequestration in Forest Ecosystems. Netherlands, Springer: 271–277.

<https://doi.org/10.17221/19/2022-SWR>

- Lorenz M., Sören T.-B. (2019): Tree species affect soil organic matter stocks and stoichiometry in interaction with soil microbiota. *Geoderma*, 353: 35–46.
- López-Marcos D., Martínez-Ruiz C., Turrión M.-B., Jonard M., Titeux H., Ponette Q., Bravo F. (2018): Soil carbon stocks and exchangeable cations in monospecific and mixed pine forests. *European Journal of Forest Research*, 137: 831–847.
- Macků J. (2012): Methodology for establishing the degree of naturalness of forest stands. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, 18: 161–165.
- Marek M.V., Ač A., Apltauer J., Bodlák L., Burešová R., Cienčiala E., Cudlín P., Cudlínová E., Czerný R., Čížková H., Dubrovský M., Dušek J., Exnerová Z., Havránková K., Henžlík V., Janderková J., Janouš D., Lapka M., Macků J., Matějka K., Pavelka M., Pechal L., Pokorný J., Pokorný R., Schneider J., Stará L., Středa T., Šefrna L., Taufarová K., Tomášková I., Urban O., Vyskot I., Zatloukal V., Zemek F., Zitová M. (2011): Carbon in Ecosystems of Czech Republic in Changing Climate. Prague, Academia: 129–177. (in Czech).
- Mareschal L., Bonnaud P., Turpault M., Ranger J. (2010): Impact of common European tree species on the chemical and physicochemical properties of fine earth: An unusual pattern. *European Journal of Soil Science*, 61: 14–23.
- Pan Y., Birdsey R., Fang J., Houghton R.A., Birdsey R.A. (2011): A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333: 988–993.
- Prescott C.E. (2002): The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*, 22: 1193–1200.
- Pretzsch H., Ďurský J. (2002): Growth reaction of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) to possible climatic changes in Germany. A sensitivity study. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121: 145–154.
- Pretzsch H., Bielak K., Block J., Bruchwald A., Dieler J., Ehrhart H.-P., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zasada M., Zingg A. (2013): Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, 132: 263–280.
- Puhe J. (2003): Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – A review. *Forest Ecology and Management*, 175: 253–273.
- Reich P.B., Oleksyn J., Modrzyński J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D.M., Chorover J., Chadwick O.A., Hale C.M., Tjoelker M.G. (2005): Linking litter calcium, earthworms and soil properties: A common garden test with 14 tree species. *Ecology Letters*, 8: 811–818.
- Rumpel C., Kögel-Knabner I. (2011): Deep soil organic matter – A key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil*, 338: 143–158.
- Schelfhout S. (2010): Tree species effects on earthworm communities in Danish and Flemish forests [Ph.D. Thesis.] Ghent, University of Ghent, Faculty of Bioscience Engineering.
- Schwab N., Bürzle B., Böhner J., Chaudhary R.P., Scholten T., Schickhoff U. (2022): Environmental drivers of species composition and tree species density of a near natural Central Himalayan treeline ecotone: Consequences for the response to climate change. In: Schickhoff U., Singh R., Mal S. (eds.): *Mountain Landscapes in Transition*. Sustainable Development Goals Series. Cham, Springer: 349–370.
- Spiecker H., Hansen J., Klimo E., Skovsgaard J.P., Sterba H., von Teuffel K. (2004): Norway Spruce Conversion – Options and Consequences. European Forest Research Institute Research Reports No. 18. Leiden, Boston, Köln, Brill.
- Vesterdal L., Schmidt I.K., Callesen I., Nilsson L.O., Gundersen P. (2008): Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 255: 35–48.
- Vesterdal L., Elberling B., Christiansen J.R., Callesen I., Schmidt I.K. (2012): Soil respiration and rates of soil carbon turnover differ among six common European tree species. *Forest Ecology and Management*, 264: 185–196.
- Vesterdal L., Clarke N., Sigurdsson B.D., Gunderson P. (2013): Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 309: 4–18.
- Walkley A., Black I.A. (1934): An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37: 29–38.
- Wiesmeier M., Prietzel J., Barthold F., Spörlein P., Geuß U., Hangen E., Reischl A., Schilling B., von Lützwitz M., Kögel-Knabner I. (2013): Storage and drivers of organic carbon in forest soils of southeast Germany (Bavaria) – Implications for carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, 295: 162–172.
- Zbiral J., Malý S., Váňa M., Čuhel J., Fojtlová E., Čížmár D., Žalmanová A., Srnková J., Obdržálková E. (2011): Standard Operating Procedure, Soil analysis III. Brno, Central Institute for Supervising and Testing in Agriculture. (in Czech)

Received: February 3, 2022

Accepted: March 28, 2022

Online first: April 13, 2022

The impact of forest naturalness and tree species composition on soil organic carbon content in areas with unnatural occurrence of Norway spruce in the Czech Republic

MARIÁN HORVÁTH¹, PETRA HANÁKOVÁ BEČVÁŘOVÁ¹,
BOŘIVOJ ŠARAPATKA¹, VÁCLAV ZOUHAR²

Electronic Supplementary Material (ESM)

The authors are fully responsible for both the content and the formal aspects of the electronic supplementary material. No editorial adjustments were made.

Table S1. Descriptive statistics of a dataset of 248 samples for input variables including climate conditions within study area

Variable	Min	Max	Mean	Median	SD	SEM
Elevation (m a.s.l.)	250.0	680.0	439.9	440.0	94.3	6.0
MAAT (°C)	6.0	8.3	7.3	7.4	0.5	0.0
MAP (mm)	479.6	1129.6	676.8	664.6	97.8	6.2
DGS (days)	145	194	178	179	9.2	0.6
Thickness of O horizon (cm)	1.0	35.0	4.1	4.0	2.9	0.2
Thickness of A horizon (cm)	1.0	37.0	9.3	7.0	7.1	0.4
No. of samples	248					

Min – minimum value; max – maximum value; mean – arithmetic mean; median – median value; SD – standard deviation; SEM – standard error of mean; MAAT – mean annual air temperature; MAP – mean annual precipitation; DGS – duration of growing season

Katedra ekologie a životního prostředí

Přírodovědecká fakulta

Univerzita Palackého v Olomouci



**Vliv přirozenosti dřevinné skladby lesa
na stanovištní charakteristiky
a půdní organickou hmotu**

Ing. Marián Horváth

Autoreferát doktorské disertační práce

Olomouc 2022

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta

Autoreferát doktorské disertační práce

Uchazeč: Ing. Marián Horváth

Studijní program: P1601 Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ekologie

Název práce: Vliv přirozenosti dřevinné skladby lesa na stanovištní charakteristiky
a půdní organickou hmotu

Školitel: prof. Dr. Ing. Bořivoj Šarapatka, Csc.
Katedra ekologie a životního prostředí
Přírodovědecká fakulta
Univerzita Palackého v Olomouci

Oponenti:
.....
.....
.....

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

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

© Marián Horváth, 2022

Horváth M. (2022): Vliv přirozenosti dřevinné skladby lesa na stanovištní charakteristiky a půdní organickou hmotu (doktorská disertační práce). Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci, 89 stran, 2 přílohy, česky.

Abstrakt

S ohledem na probíhající změnu klimatu a zmírňování dopadů na ekosystémy byla v této práci věnována pozornost sekvestraci uhlíku v lesní půdě. Je velmi důležité vědět, jaké parametry a proměnné ovlivňují sekvestraci uhlíku a pokusit se vyjasnit jejich vzájemné vztahy.

Cílem této práce bylo určit roli abiotických proměnných, chemických vlastností půd a parametrů lesních porostů v sekvestraci uhlíku a objasnit, které z nich by mohly ovlivnit obsah organického uhlíku v půdě (TOC) v povrchovém humusovém půdním horizontu (A horizont) v porostech smrku ztepilého a buku lesního. Vliv těchto proměnných byl studován na 81 monitorovacích plochách se smrkovými a bukovými porosty a vzájemnými směsmi těchto druhů. Studované atributy se lišily stanovištní přirozeností. Na monitorovacích plochách byly odebrány půdní vzorky a následně, laboratorně stanoveny hodnoty TOC, chemických prvků (obsah vázaných forem oxidů Fe, Al, Ca, Mg, K, Mn, P a obsah celkového půdního N) a souvisejících proměnných (BS, pH, C/N). Byl testován vliv těchto proměnných, včetně abiotických proměnných (nadmořská výška, teplota, srážky, délka vegetačního období a skupina typů půd), na obsah TOC. Byly analyzovány rozdíly v obsahu TOC mezi zastoupenými porosty (stanovištně přirozené vs. stanovištně nepřirozené, nesmíšené vs. smíšené, smrkové vs. bukové).

Výsledky tohoto výzkumu ukazují, že nadmořská výška má pozitivní vztah k obsahu TOC. Ze zkoumaných chemických vlastností půd a dalších souvisejících proměnných byl prokázán pouze vztah mezi obsahem TOC a tN. Pozitivní vztah byl prokázán také mezi stupněm přirozenosti lesa a obsahem TOC. Nejvyšší obsah TOC a tN byl pozorován v nesmíšených stanovištně přirozených smrkových porostech; tyto porosty pravděpodobně hrají ve vyšších polohách studovaném území velmi důležitou roli při sekvestraci TOC.

V souvislosti se studiem změny klimatu je známo, že lesní porosty jsou schopné ukládat organický uhlík v půdě (TOC), ale málo se ví o vlivu přirozenosti lesa na obsah TOC. Toto poznání je důležité v souvislosti s odumíráním stanovištně nepřirozených smrkových porostů. Proto je nutné určit vhodné druhové složení dřevin, které je v budoucnu nahradí. Vliv přirozenosti lesa na obsah TOC byl studován na 248 plochách s dubovými, bukovými, smrkovými porosty a směsmi těchto druhů ve srovnatelné vegetační zóně, pro Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) H. Karst.) z hlediska klimatu nevhodné. Dosažené výsledky ukazují, že autochtonní smíšené dubové a bukové porosty, měly v nižších a středních polohách vyšší obsah TOC než alochtonní nesmíšené smrkové porosty.

Smíšené autochtonní dubové a bukové porosty (vzájemná kombinace míšení těchto druhů) by tedy mohly být považovány za vhodné porosty, které můžou nahradit odumírající stanovištně nepřirozené smrkové porosty v nižších a středních polohách ve zkoumané oblasti, a v souvislosti se změnou klimatu přitom plnit požadavky na sekvestraci uhlíku.

Klíčová slova: přirozenost lesa, půdní organický uhlík (TOC), sekvestrace uhlíku, klimatická změna, dřevinná skladba

Horváth M. (2022): Influence of naturalness of forest tree species composition on habitat characteristics and soil organic matter (Ph.D. thesis). Olomouc: Department of Ecology and Environment, Faculty of Science UP Olomouc, 89 pages, 2 appendices, in Czech.

Abstract

In the context of ongoing climate change and ecosystem mitigation, this thesis focused on carbon sequestration in forest soils. It is very important to know what parameters and variables affect carbon sequestration and try to clarify their interrelationships.

The aim of this thesis was to determine the role of abiotic variables, soils chemical properties and forest stand parameters in carbon sequestration and to clarify which of them could influence soil organic carbon (SOC) content in the surface humus soil horizon (A horizon) in stands of Norway spruce and beech. The influence of these variables was studied in 81 monitoring plots with spruce and beech stands and mutual mixtures of these species. The studied attributes varied in habitat naturalness. Soil samples were collected in the monitoring plots and then values of SOC, chemical elements (content of bound oxide forms of Fe, Al, Ca, Mg, K, Mn, P, total soil N content) and related variables (BS, pH, C/N) were determined by laboratory analysis. The influence of these variables, including abiotic variables (altitude, temperature, precipitation, length of growing season and soil type group), on SOC content was tested. Differences in SOC content between the presented stands (natural vs. unnatural, pure vs. mixed, spruce vs. beech) were analysed.

The results of this research show that elevation is positively related to SOC content. Of the studied soil chemical properties and other related variables, only the relationship between SOC content and tN was demonstrated. A positive relationship was also shown between the degree of forest naturalness and SOC content. The highest SOC and tN contents were observed in pure natural spruce stands; these stands probably play a very important role in SOC sequestration at higher elevations in the study area.

In the context of climate change studies, it is known that forest stands are capable of storing soil organic carbon (SOC), but not enough is known about the effect of forest naturalness on SOC content. This is an important knowledge in the context of the dieback of habitat-unnatural spruce stands. Therefore, it is necessary to determine the appropriate species composition of the tree species that will replace them in the future. The effect of forest naturalness on SOC content was studied in 248 plots with oak, beech, spruce stands and mixtures of these species in a comparable vegetation zone, unsuitable for Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) in terms of climate. The results obtained show that autochthonous mixed oak and beech stands, had higher SOC contents than allochthonous pure spruce stands at lower and middle altitudes.

Therefore, mixed autochthonous oak and beech stands (mutual mixing of these species) could be considered as suitable stands to replace dying unnatural spruce stands at lower and middle elevations in the study area, while meeting the carbon sequestration requirements in the context of climate change.

Keywords: forest naturalness, soil organic carbon (SOC), carbon sequestration, climate change, tree species composition

OBSAH

1. ÚVOD.....	6
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED.....	7
2.1. Význam studovaných chemických vlastností půd v lesním ekosystému.....	7
2.2. Význam lesních ekosystémů ve vztahu k sekvestraci uhlíku.....	9
2.3. Výskyt zájmových druhů dřevin ve studované oblasti.....	10
2.4. Definice a určení stupně přirozenosti (přirozenosti lesa)	10
2.5. Vztah stupně přirozenosti lesa a obsahu půdního organického uhlíku.....	11
3. HYPOTÉZY A CÍL PRÁCE.....	12
4. MATERIÁL A METODIKA.....	12
4.1. Lokalizace a popis studijních ploch.....	12
4.2. Porostní poměry na studovaných lokalitách.....	14
4.3. Odběr vzorků, stanovení vybraných chemických charakteristik a organického uhlíku v půdě.....	15
4.3.1. Odběr půdních vzorků.....	15
4.3.2. Stanovení chemických prvků a organického uhlíku v půdě.....	15
5. VÝSLEDKY	15
5.1. Vztah abiotických proměnných na obsah půdního organického uhlíku.....	15
5.2. Vliv stupně přirozenosti lesa na obsah půdního organického uhlíku.....	18
6. ZÁVĚR.....	20
7. LITERATURA.....	21
8. SEZNAM PUBLIKACÍ AUTORA.....	26
8.1 Publikace zařazené do disertační práce.....	26
8.2 Spoluautorské publikace.....	26

1. ÚVOD

Lesní stanoviště v České republice, stejně jako ve velké části Evropy, prošly během zalesňování koncem 18. a začátkem 19. století výraznou změnou dřevinné skladby, a to především ve vegetačních zónách jedlo-bukových a bukových lesů, stejně tak ve vegetačních zónách lesů dubo-bukových a dubových (Klimo a kol. 2000). Přírozená druhová skladba dřevin v těchto lokalitách byla v řadě případů nahrazena produkčními smrkovými monokulturami. Smrkové monokultury se tak staly běžnými v lokalitách pro tento dřevinný druh nevhodných a nepřírozených (Spiecker a kol. 2004; Ammer a kol. 2008; Löff a kol. 2010), což na těchto stanovištích vytlačilo autochtonní dřevinné druhy. Předmětem studia této práce je vegetační zóna, ve které se dub a buk autochtonně vyskytují a převládají v potenciálně přírozeném druhovém složení lesních porostů.

V souvislosti s probíhající globální změnou klimatu se v současné době v České republice potýkáme s problémem mortality populace smrku ztepilého pěstovaného na nepřírozených stanovištích. Podle regionálních klimatických scénářů předpokládaného dopadu změny klimatu na ČR v roce 2030 (Čermák a kol. 2004) lze předpokládat, že nejvíce postiženými porosty budou smrkové porosty v nadmořské výšce 400–600 m n. m. V tomto pásmu se očekává, že smrkové lesy téměř úplně vymizí. Výskyt smrku ztepilého bude omezen na vyšší nadmořské výšky nad 600 m n. m. (podhorské a horské lesy), tedy na místa jeho přírozeného výskytu a dominance (Čermák a kol. 2004; Čermák a Holuša 2010; Hlásny a kol. 2011).

Řada autorů v souvislosti se změnou klimatu a rostoucí koncentrací CO₂ v atmosféře akcentuje význam lesních ekosystémů, a to především schopnost lesních půd ukládat uhlík (Lorenz a Lal 2010; Pan a kol. 2011). Mnoho studií potvrzuje, že sekvestrace uhlíku v půdě se liší podle druhů dřevin, typu smíšení lesního porostu (jehličnatý vs. opadavý, nesmíšený vs. smíšený) (Vesterdal a kol. 2013; Wiesmeier a kol. 2013; Andivia a kol. 2016; Kern a kol. 2016; Angst a kol. 2019). Vlivu přírozenosti dřevinné skladby na obsah TOC však dosud nebyla věnována dostatečná pozornost.

Těžiště této práce propojuje výše uvedené, přičemž výzkum byl zaměřen na vhodné druhové složení lesních porostů tvořených stanovištně autochtonními dřevinami, které by mohly nahradit odumírající smrkové porosty v nižších a středních polohách a efektivněji přispět plnění funkce sekvestrace uhlíku.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1. Význam studovaných chemických vlastností půd v lesním ekosystému

Organický uhlík v půdě pochází z dekompozice odumřelé organické hmoty rostlinného a živočišného původu. Během dekompozice dochází k mineralizaci. V průběhu tohoto procesu vzniká částečně oxid uhličitý (CO_2), který se následně uvolňuje do atmosféry. Zásoba uhlíku vázaná organickou hmotou představuje v tomto koloběhu takzvaný uhlíkový sink. Degradací organické hmoty, přirozeným rozkladem nebo spalováním biomasy dochází k uvolňování vázaného uhlíku ve formě CO_2 do atmosféry. (Vavříček a Kučera 2014; Samec et al. 2008). Řada autorů v souvislosti se změnami klimatu a rostoucí koncentrací CO_2 v atmosféře považují schopnost ukládání uhlíku v lesních ekosystémech, zejména pak sekvestrace v lesní půdě za nenahraditelnou při zmírňování dopadů těchto změn na ekosystém (Jandl a kol. 2007; Ciais a kol. 2008; Lorenz a Lal 2010; Pan a kol. 2011).

Přeměnu dusíku a jeho cyklu v suchozemských ekosystémech podrobně popisuje řada autorů (Šantrůčková 2014; Šimek 2003; Samec et al. 2009; Brady and Weil 2002; White 2006 in Vavříček a Kučera 2014). Tento chemický prvek patří v ekosystému k nejrozšířenějším. Významným zdrojem dusíku v lesních ekosystémech je rozpad (mineralizace) organické hmoty. Cyklus dusíku v ekosystému spočívá v obousměrných přechodech mezi půdním dusíkem a atmosferickým dusíkem. Přechod z plynného N_2 se děje prostřednictvím biologické fixace, přechod z formy organické na anorganickou probíhá díky mineralizaci. Přítomnost dusíku je významná při tvorbě chlorofylu, podílí se rovněž na stavbě aminokyselin a také bílkovin a protoplazmy, DNA a RNA, dále chitinu, peptidoglykanů, které tvoří základní složku buněčné stěny bakterií, enzymů a mnoha dalších látek. (Vavříček a Kučera 2014).

Uhlík utvářející polymerní řetězce je základní stavební složkou organické hmoty. Naproti tomu je dusík hlavní složkou výživy rostlin i půdních mikroorganismů. Poměr C/N je významným indikátorem kvality probíhající dekompozice, humifikace a trofismu půd. U tohoto poměru je podstatné, aby byl uhlík vždy v přebytku. Zvyšujícím se stupněm rozkladu organické hmoty klesá poměr C/N. Zvyšujícím se poměrem C/N lze konstatovat pokles trofismu půdy i pokles hodnoty pH. (Vavříček a Kučera 2014).

Ve výměnné formě přijatelné rostlinami je hořčík přítomný v půdě navázaný na humusojílovém sorpčním komplexu. Do půdy je doplňován prostřednictvím zvětrávacích procesů bazických a ultrabazických hornin. Je významnou součástí chlorofylu, je tedy nezbytný pro průběh fotosyntézy, rovněž pro syntézu olejů a pro aktivaci enzymů účastnících se na metabolických procesech. Podílí se na procesu přijímání energie a tvorbě rostlinného těla. Spolu s vápníkem a draslíkem je důležitý pro regulaci a udržování turgoru, pro funkci stomat. Na rozdíl od vápníku při narušení výživy migruje v rostlině do mladších orgánů ze starších (Vavříček a Kučera 2014).

Vavříček a Kučera (2014) uvádí, že i když je obsah fosforu v půdě poměrně nízký, je nezbytným makrobiogenním prvkem. Vyskytuje se v půdě v minerální i organické formě. Minerální fosfor ve formě oxidu fosforečného vytváří sloučeniny s vodou za vzniku kyseliny ortofosforečné a následně fosforečnanů. Podstatnou část celkového fosforu v půdě tvoří jeho organická forma, je významnou součástí DNA, podílí se tedy na stavbě genomu, je také součástí molekul nezbytných pro průběh první fáze fotosyntézy, jeho přítomnost v rostlinách také hraje významnou roli v transportu živin přes buněčnou stěnu, rovněž je významným prvkem pro fruktifikaci.

Vápník a draslík se podílejí na regulaci osmotických a stomatárních procesů a jsou přítomny především v rozpustné formě ve vakuolách. Vápník je významnou složkou některých buněčných membrán a spolu s draslíkem a hořčíkem snižuje propustnost membrán, zpomaluje vstup draslíku, železa a těžkých kovů do buněk, a tím intoxikaci. Vápník je přijímán méně než draslík i v případě, že je v půdě více obsažen. Přítomnost draslíku je důležitá pro dělení a růst buněk, pro fotosyntézu, podílí se také na regulaci vodního režimu. Zvyšováním elasticity buněk zvyšuje odolnost rostlin vůči klimatickým extrémům (Vavříček a Kučera 2014).

Význam mikroelementů a jejich vliv na výživu rostlin (dřevin) podrobně popisuje Vavříček a Kučera (2014). Železo a mangan jsou považovány za nezbytné mikroelementy pro výživu rostlin. I když je jejich podíl v rostlinné biomase nízký, jejich role ve fyziologii rostlin je klíčová. Vstupují do enzymatických reakcí a účastní se fotosyntézy. Železo je také významné pro redukci dusičnanů při absorpci rostlinou, či pro fixaci atmosférického dusíku. Na silně karbonátových půdách se projevuje nedostatek mikroelementů extrémním, jednostranným chemismem, v kyselých půdách jsou značně mobilní i v případě nízkého trofismu matečné horniny. Zejména mangan je jímán v humusových látkách v humusové formě mul, z méně příznivých humusových forem (moder, mor) je však snadno vymýván.

Hliník je v kyselých půdách hojný ve výměnné formě kyselého kationtu Al^{3+} . Při zvýšeném pH je vázán s hydroxidy v nerozpustné formě v minerálu gibbsitu a na půdu nemá účinky acidifikace (snižování obsahu bází (živin)). Na zvýšenou koncentraci hliníku citlivě reaguje většina lesních dřevin, především listnatých. To se projevuje redukováním růstem nadzemních částí stromu, u mladých jedinců také kořenového systému. Zvýšená koncentrace hliníku v půdě je také doprovázená neobvykle nízkým obsahem hořčíku a vápníku v jehlicích a listech. Při nižší kvalitě humusu dochází rovněž ke zhoršené výživě rostlin dusíkem Vavříček a Kučera (2014).

2.2. Význam lesních ekosystémů ve vztahu k sekvestraci uhlíku

Roli lesních ekosystémů v globálním uhlíkovém cyklu se věnuje řada autorů. V souvislosti se změnami klimatu a rostoucí koncentrací CO_2 v atmosféře je známo, že lesní ekosystémy, a zejména lesní půdy, jsou z hlediska sekvestrace uhlíku nenahraditelné (Jandl a kol. 2007; Ciais a kol. 2008; Lorenz a Lal 2010; Pan a kol. 2011). Pozornost většiny autorů se zaměřuje na potenciál pohlcování uhlíku v lesních půdách pod různými druhy dřevin (Vesterdal a kol. 2013). Obvykle se ve vztahu k předmětné problematice porovnávají jehličnaté a listnaté lesní porosty (především smrk a buk). Mnohé studie uvádějí, že jehličnany obecně, a zejména smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) H. Karst.), obsahují v humusovém povrchovém půdním horizontu vyšší zásoby půdního organického uhlíku než jiné dřevinné druhy (Vesterdal a kol. 2013; Andivia a kol. 2015; Kern a kol. 2016; Jonard a kol. 2017). Mnoho studií souvisejících se sekvestrací uhlíku v lesní půdě potvrzuje, že dřevinný druh a druhové smíšení (jehličnatý vs. opadavý, nesmíšený vs. smíšený) (Vesterdal a kol. 2013; Wiesmeier a kol. 2013; Andivia a kol. 2016; Kern a kol. 2016; Angst a kol. 2019) má vliv na obsah půdního organického uhlíku (TOC).

V souvislosti s očekávanou změnou klimatu a zmírňování dopadů těchto změn na ekosystém se mnoho autorů zaměřuje na určení optimálního druhového složení dřevin v lesních porostech v souvislosti s akumulací (sekvestrací) uhlíku v půdě. Někteří autoři se shodují, že smíšené porosty s významným zastoupením listnatých dřevin budou hrát velmi důležitou roli při sekvestraci uhlíku, a to zejména v nižších a středních polohách (Hlásny a kol. 2011; Čermák a kol. 2004), kde se v současnosti pěstují stanovištně nevhodné smrkové porosty. Přirozené

druhové složení lesů je s ohledem na probíhající změny klimatu považováno za klíčový potenciální faktor udržitelnosti (Schwab a kol. 2022).

2.3. Výskyt zájmových druhů dřevin ve studované oblasti

Česká republika se v současné době potýká s problémem rozsáhlého odumírání smrkových porostů (převážně monokultur) pěstovaných na lesních stanovištích pro ně nepřírozených. Populace smrku ztepilého vymírá v důsledku kumulace negativních faktorů souvisejících s nevhodnými stanovištními podmínkami pro růst a také s nástupem dopadů změny klimatu. Proto jsou nejvíce postiženy smrkové porosty pěstované na nepřírozených stanovištích a v nepřírozených nadmořských výškách, zejména v nižších lesních vegetačních stupních (Pretzsch a Ďurský 2002). Jedinci alochtonních smrků odumírají předčasně ve vývojové etapě vyspívání ve věku kolem 40-50 let a obvykle se nedožijí mýtní zralosti (80 a více let). Vzhledem k velikosti ploch, na nichž se tyto alochtonní smrkové porosty pěstují, je nutné najít vhodné dřevinné složení, které může zastoupit tyto produkční monokultury a plnit všechny deklarované funkce lesa (Hilmers a kol. 2020), včetně sekvestrace uhlíku.

Smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) H. Karst.) a buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) jsou nejvíce zastoupené dřevinné druhy v lesích České republiky. Smrk ztepilý je dominantním dřevinným druhem s podílem 50 %, ale v potenciálně přirozené dřevinné skladbě by jeho podíl neměl překročit 11 % (Čermák a kol. 2017; Ministerstvo zemědělství ČR 2018). Buk lesní je v ČR dominantním druhem listnáčů, jeho současný podíl činí přibližně 8 %, ale historicky jeho podíl činil přibližně 40 %, což by měl být i jeho přirozený podíl. Zastoupení dubů v současné dřevinné skladbě je v ČR 7%, naproti tomu by měl být v potenciálně přirozené druhové skladbě zastoupen 19 % (Ministerstvo zemědělství ČR 2018, Standovár a Kenderes 2003).

2.4. Definice a určení stupně přirozenosti (přirozenosti lesa)

V České republice se pro hodnocení přirozenosti lesních ekosystémů používají dva metodické přístupy. Pro hodnocení managementu lesa ve zvláště chráněných územích se používá metodika hodnocení přirozenosti lesů ČR. (Vrška a kol. 2017, dle MŽP 2018). Vzhledem k charakteru studovaného materiálu a cílům této práce byl pro účely tohoto výzkumu použit stupeň

přirozenosti lesa podle metody Ústavu pro Hospodářskou úpravu Lesa, Brandýs nad Labem (ÚHÚL).

Přirozenost lesních porostů je dle této metodiky vyjádřena druhovou skladbou lesního porostu. Potenciálně přirozené druhové složení je rekonstruováno jako složení přírodních lesních společenstev. Přírodní les je dle této klasifikace les s původními druhy dřevin, jehož struktura a vzájemný poměr druhů dřevin byla člověkem poněkud změněna, ale pouze do té míry, aby nedošlo k narušení samoregulačních schopností lesa. Stupeň přirozenosti je porovnáním skutečného druhového složení porostu s přirozeným potenciálním složením (Macků 2012). Přirozená druhová skladba dřevin je odvozena z lesnicko - typologických jednotek. Macků (2012) uvádí, že základní jednotkou hodnocení stupně přirozenosti je typ lesního stanoviště. Lesní typ je součástí lesa zahrnujícího všechny původní geobiocenózy s homogenními ekologickými nebo růstovými podmínkami a s explicitní amplitudou potenciální autochtonní a alochtonní produkce dřevin. Soubor lesních typů je vyšší jednotkou systémové hierarchie. Stupeň přirozenosti je kategorickou proměnnou a může dosáhnout hodnot v rozmezí 0-6, od 0 – nevhodné (introdukované druhy dřevin) po 6 – výjimečné (přirozené druhové složení). Stupeň přirozenosti lesa byl pro náš výzkum agregován do dvou skupin: stanovištně přirozená vegetace, autochtonní – se stupněm přirozenosti 4–6, a stanovištně nepřirozená vegetace, alochtonní – se stupněm přirozenosti 0–3.

2.5. Vztah stupně přirozenosti lesa a obsahu půdního organického uhlíku

Vztah mezi přirozeností lesa a obsahem TOC nebyl dosud v odborné literatuře dostatečně objasněn. Přirozenost lesa, jeho hodnocení a vyjádření jako kritéria pro lesní hospodaření, je sice diskutováno v řadě odborných publikací věnovaných sekvestraci uhlíku (Brūmelis a kol. 2011; McRoberts a kol. 2012; Zimmermann a kol. 2015), rešerší dostupné literatury ale nebyly nalezeny žádné odborné publikace, které by se zabývaly vlivem stupně přirozenosti lesa na schopnost ukládat organický uhlík v lesní půdě.

3. HYPOTÉZY A CÍL PRÁCE

Cíle práce:

Cílem této práce bylo zjistit vztah, resp. potenciální vliv abiotických proměnných (nadmořská výška, teplota, srážky, délka vegetačního období a skupina půdních typů), chemických vlastností půd (obsah vázaných forem oxidů Fe, Al, Ca, Mg, K, Mn, P a obsah celkového půdního N) a souvisejících proměnných (bazická saturace - nasycenost bazickými kationty, pH a poměr C/N) na obsah půdního organického uhlíku v povrchovém humusovém horizontu v porostech smrku ztepilého a buku lesního. Vzhledem k současnému problému mortality smrkových porostů v České republice bylo stěžejním cílem této práce posoudit, zda přirozenost dřevinné skladby může ovlivnit obsah TOC a zda se obsah TOC liší podle druhu hlavní dřeviny na stanovišti a jejím smíšením s jinými druhy. S tím souvisí i volba vhodných druhů dřevin, které by mohly smrkové porosty ve vegetační zóně jejich nepřirozeného výskytu v přírodních podmínkách České republiky nahradit.

Hypotézy:

Přirozená dřevinná skladba na lesním stanovišti má vliv na obsah půdního organického uhlíku
Druhové smíšení dřevin v lesním porostu má vliv na obsah půdního organického uhlíku
Druh dřeviny převládající v lesním porostu má vliv na obsah půdního organického uhlíku

Hypotézy i cíle práce tedy byly účelově konstituovány s motivem udržitelnosti funkce sekvestrace uhlíku pro další generace zakládáných lesních porostů ve vegetační zóně se zvýšenou mortalitou populace smrku ztepilého.

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1. Lokalizace a popis studijních ploch

Pro výzkum byla použita databáze lesnické typologie Ústavu pro hospodářskou úpravu lesa Brandýs n. Labem (ÚHÚL). Studované údaje byly získány z monitorovacích ploch, které byly založeny terénními specialisty ÚHÚL. Velikost vybraných kruhových monitorovacích ploch se pohybovala v rozmezí 400–500 m².

S ohledem na stanovené dílčí cíle výzkumu bylo pracováno se 2 samostatnými datovými sadami. Datová sada 1 (81 vzorků) byla použita pro analýzu vztahů abiotických proměnných na obsah půdního organického uhlíku v povrchovém humusovém horizontu (A-horizont) v porostech smrku ztepilého a buku lesního. Pro účely studia vlivu přirozenosti dřevinné skladby a druhového složení dřevin na obsah organického uhlíku v půdě byla analyzována datová sada 2 (248 monitorovacích ploch).

Údaje v datové sadě 1 byly odebírány v letech 1960 až 2004. Studovaná databáze obsahuje informace o půdních podmínkách včetně obsahu jednotlivých chemických prvků a druhového složení lesních porostů. Tyto vzorky byly získány z monitorovacích ploch, které se převážně nacházely ve východní části České republiky, v Jeseníkách, Dražanské vrchovině, v severní části Středomoravských Karpat, Kelečské pahorkatině a částečně ve Východočeské tabuli. Soubor studovaných monitorovacích ploch se vyskytuje v nadmořské výšce 320–1318 m n. m. s průměrnou roční teplotou vzduchu 2,1–8,1°C a s průměrnými ročními srážkami mezi 621 mm a 1106 mm.

Půdní podmínky monitorovacích ploch datové sady 1 byly variabilní, podle půdní klasifikace Světové referenční báze pro půdní zdroje (WRB 2014), do které byly pro účely publikací v mezinárodních vědeckých časopisech půdní typy převedeny z Taxonomického klasifikačního systému půd ČR (TKSP ČR) (Němeček a kol. 2011) a z předcházejících klasifikací lesních půd (Macků a Vokoun 1996), se jednalo o půdní skupiny Cambisolů, Podzsolů, Stagnosolů, Luvisolů a Leptosolů. Dominantní půdní skupinou ve vybrané datové sadě je skupina Cambisolů. V půdní skupině Podzsolů byly dle TKSP ČR (Němeček a kol. 2011) zastoupeny půdní typy Podzoly a Kryptopodzoly. V každé půdní sondě byly odebrány vzorky z humusového povrchového horizontu (A – horizont). Mocnost horizontu se pohybovala od 1 do 35 cm (s průměrem 8 cm). Nad horizontem A byl vždy nadložní organický horizont o mocnosti 3–15 cm (průměr 7 cm).

Pro účely studia vlivu přirozenosti dřevinné skladby a druhového složení dřevin na obsah organického uhlíku v půdě byla použita data z 248 monitorovacích ploch (datová sada 2), odebíraná v letech 1956–2004. Monitorovací plochy se nacházejí v nadmořské výšce 250–680 m n. m., což odpovídá podle klasifikačního systému Lesnické typologie používaného v ČR rozsahu 1. – 4. lesního vegetačního stupně (LVS). V této práci byl LVS použit ve vztahu k regionálním scénářům předpokládaného dopadu změny klimatu v České republice do roku 2030

(Čermák a kol. 2004), kde jsou pro jednotlivé LVS uvedeny změny v prostorové distribuci a v druhovém složení dřevin, zejména smrku ztepilého. Všechny klimatické scénáře předpokládají, že existence populace smrku ztepilého v nižších lesních vegetačních stupních není udržitelná. Průměrná roční teplota vzduchu v studovaných lokalitách datové sady 2 kolísá kolem 7,3 °C (rozmezí 6,03 – 8,33 °C) a průměrné roční srážky se pohybují kolem 677 mm (rozmezí 479,6–1129,6 mm).

Podle Světové referenční báze pro půdní zdroje (pracovní skupina IUSS WRB 2015) jsou půdní podmínky na studovaných monitorovacích plochách datové sady 2 zařazeny do půdních skupin Cambisoly, Podzosoly, Stagnosoly, Luvisoly, Leptosoly, Gleysoly a Retisoly. Dominantní půdní skupinou ve studovaném datasetu jsou Cambisoly, převládající humusová forma je moder. Mocnost O-horizontů se pohybuje od 1 do 35 cm (průměr 4 cm), zatímco A-horizontů od 1 do 37 cm (průměr 9 cm). Oba zkoumané půdní horizonty byly zastoupeny ve všech půdních sondách.

4.2. Porostní poměry na studovaných lokalitách

Vztahy abiotických proměnných na obsah půdního organického uhlíku v povrchovém humusovém horizontu (A-horizont) byly studované na databázi 81 monitorovacích ploch, které zahrnovaly porosty s 91–100 % zastoupením smrku ztepilého (*Picea abies* L. H. Karst.) a buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) – tyto porosty jsou dále označeny jako nesmíšené porosty. Kromě toho jsou zde přítomny i porosty s 50–90 % významným (dominantním) zastoupením smrku ztepilého a buku lesního – tyto porosty jsou dále označeny jako smíšené porosty. Dle výše uvedeného zastoupení porostních typů a z hlediska stupně přirozenosti lesa byly porosty rozděleny do 5 skupin. Stáří lesních porostů na studovaných monitorovacích plochách bylo v rozmezí 21 až 190 let. Porosty zahrnuté do tohoto výzkumu jsou hospodářské lesy.

Pro účely studia vlivu přirozenosti dřevinné skladby a druhového složení dřevin na obsah organického uhlíku v půdě byla použita data z 248 monitorovacích ploch. Všechny studované lesní porosty byly obhospodařované běžnými postupy lesního hospodaření. Všechny z 248 zkoumaných monitorovacích ploch byly na základě procentního podílu hlavního dřevinného druhu stromů zařazeny do porostního typu (Macků 2012) – SM - smrk ztepilý (*Picea abies* L. H. Karst.), DB - duby zimní a letní (*Quercus petraea*, syn. *Q. sessilis*, *Q. sessiliflor* & *Quercus*

robur L.) a BK - buk lesní (*Fagus sylvatica* L.). Stáří zkoumaných porostů se pohybuje od 15 do 185 let, průměr je 96 let. Převažují porosty ve vývojové fázi kmenovina.

4.3. Odběr vzorků, stanovení vybraných chemických charakteristik a organického uhlíku v půdě

4.3.1. Odběr půdních vzorků

Půdní vzorky u obou studovaných datových sad byly odebírány během vegetačního období. Půdní vzorek byl na monitorovací ploše odebrán pouze jednou. Vzorky půdy byly odebrány na každé monitorovací ploše z jedné půdní sondy v centrální části monitorovací plochy. Vzorky půdy byly z půdních sond odebírány z organického nadložního horizontu (O - horizont), který zahrnoval všechny tři vrstvy - Ol (opad), Of (drť) a Oh (měl) a z povrchového humusového půdního horizontu (A - horizont).

4.3.2. Stanovení chemických prvků a organického uhlíku v půdě

Vzorky půdy byly analyzovány v laboratoři ÚHÚL v Brandýse nad Labem za účelem stanovení obsahu organického uhlíku v půdě (TOC), obsahu vázaných forem oxidů vybraných chemických prvků (železo - tFe, hliník - tAl, vápník - tCa, hořčík - tMg, draslík - tK, mangan - tMn, fosfor - tP) a obsahu celkového půdního N. Výpočtem byly určeny i související proměnné, jako je bazická saturace - BS, pH (pH/H₂O) a poměr uhlíku k dusíku - C/N.

Pro stanovení TOC byla použita oxidační metoda chrom-sírové sloučeniny (mokrý metoda), která byla doprovázena titrací Mohrovou solí a později hydrochinonem (Walkley a Black 1934; Zbíral a kol. 2011). Obsah TOC byl vypočítán podle metodiky Macků in Marek (2011). Stanovení a laboratorní analýza obsahu vázaných forem oxidů vybraných chemických prvků (tFe, tAl, tCa, tMg, tK, tMn.), obsahu celkového půdního N a dalších parametrů (BS, pH, C/N) byla provedena podle metodiky ÚHÚL (ÚHÚL 2005).

5. VÝSLEDKY

5.1. Vztah abiotických proměnných na obsah půdního organického uhlíku

Výsledky statistických analýz provedených v datové sadě 1 ukazují významnou korelaci mezi obsahem TOC v půdním horizontu A a následujícími abiotickými proměnnými: nadmořskou

výškou, průměrnou roční teplotou vzduchu, průměrnými ročními srážkami a délkou vegetačního období. Protože průměrná roční teplota vzduchu, průměrné roční srážky a délka vegetačního období velmi úzce souvisí s nadmořskou výškou, při další analýze bylo pracováno pouze s nadmořskou výškou. Obsah TOC v půdním horizontu A se zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou. Kromě TOC ve studované datové sadě koreluje tN také pozitivně s nadmořskou výškou. Kromě korelací s abiotickými proměnnými prokázala statistická analýza datové sady 1 významnou pozitivní korelaci TOC v půdním horizontu A s tN. Obsah TOC se zde rovněž zvyšuje se zvyšujícím se obsahem tN. Jiné chemické prvky vyjma fosforu nevykazovaly s obsahem TOC v datové sadě 1 statisticky významnou korelaci. Byla prokázána pozitivní korelace mezi TOC a obsahem tP. Při podrobnějším sledování vztahů mezi obsahem TOC a tN a obsahem TOC a tP byla zjištěna vzájemná pozitivní korelace těchto proměnných a nadmořské výšky.

Další pozitivní korelace je patrná ve vztahu k obsahu TOC a stupni přirozenosti lesa. Obsah TOC v půdním horizontu A se zvyšuje s rostoucím stupněm přirozenosti. Na základě těchto zjištění byl datový soubor 81 vzorků rozdělen do 2 skupin – autochtonní porosty a alochtonní porosty (stupeň 0-3). V těchto dvou skupinách byl porovnáván obsah TOC v povrchovém humusovém horizontu A. Významně vyšší obsah TOC v půdním horizontu A byl zjištěn v autochtonních porostech. Obsah tN v půdním horizontu A byl také významně vyšší u autochtonních porostů.

Pro podrobnější výsledky byly zkoumány rozdíly mezi 5 skupinami porostů (podle procentuálního zastoupení dominantních druhů dřeviny). Absolutně nejvyšší obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu byl zjištěn v nesmíšených porostech – autochtonních porostech smrku ztepilého (91–100 %). Druhý nejvyšší obsah TOC byl pozorován v autochtonních smíšených porostech buku lesního (50–90 %). Naopak nejnižší obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu byl zjištěn také v nesmíšených porostech, ale v autochtonních porostech buku lesního (91–100 %).

Významné rozdíly v obsahu TOC byly zjištěny mezi skupinami nesmíšených autochtonních smrkových porostů a nesmíšených autochtonních bukových porostů a mezi nesmíšenými autochtonními a nesmíšenými alochtonními porosty smrku. Stejně srovnání bylo provedeno ve smíšených porostech, významně vyšší obsah TOC v půdním horizontu A byl prokázán ve smíšených autochtonních porostech buku lesního.

Statistická analýza, která byla provedena pro každou skupinu porostů (podle procentuálního zastoupení dominantních druhů dřeviny), prokázala významnou pozitivní korelaci TOC s tN ve všech nesmíšených porostech (91-100 %). Obsah TOC v A - humusovém povrchovém půdním horizontu se zvyšuje s rostoucím obsahem tN. Nejvyšší obsah tN byl zjištěn v nesmíšených autochtonních smrkových porostech (91–100 %). Obsah tN zjištěný v nesmíšených alochtonních porostech smrku ztepilého byl podobný obsahu tN zjištěnému v nesmíšených autochtonních bukových porostech. Trend obsahu tN je velmi podobný trendu obsahu TOC dle porostního typu. Jiné chemické prvky a související proměnné ve všech nesmíšených porostech nevykazovaly statisticky významnou korelaci s obsahem TOC.

U smíšených porostů (50-90 %) byla pozitivní korelace mezi TOC a tN zjištěna pouze v případě autochtonních bukových porostů. U smíšených alochtonních smrkových porostů nebyla korelace významná. Rozdíl v obsahu tN mezi skupinami smíšených porostů je významný, stejně jako rozdíl v obsahu TOC. Navíc pozitivní korelace mezi obsahem TOC a tP byla zjištěna pouze u autochtonních smíšených bukových porostů.

V provedené statistické analýze nebyly prokázány žádné další korelace nebo potenciální vztahy TOC s analyzovanými chemickými prvky. Byla však zjištěna souvislost mezi TOC a skupinou půd. V souboru 81 vzorků byl nejvyšší obsah TOC pozorován ve skupině Podzosoly. Nejnižší obsah TOC byl zjištěn v skupině půd ostatní. Významné rozdíly v obsahu TOC byly pozorovány mezi Podzosoly a Cambisoly a mezi Podzosoly a ostatními půdními typy. V souvislosti se vztahem mezi TOC a tN byl u těchto skupin půdy porovnáván také obsah tN. Obsah tN byl také nejvyšší ve skupině půd Podzosoly. Nejnižší obsah tN byl zjištěn v skupině půd ostatní. Mezi stejnými skupinami půd byly pozorovány významné rozdíly v obsahu tN jako i u TOC. Trend obsahu tN je tedy u půdních skupin ve zkoumaném souboru dat podobný trendu obsahu TOC.

Loglineární modely

Složitější posouzení faktorů ovlivňujících obsah TOC v půdním horizontu A je založeno na lineárním modelu, kdy $\log(\text{TOC})$ byl považován za závislou proměnnou. Porovnány byly čtyři různé typy porostů: nesmíšené porosty (91–100 %) smrku ztepilého a buku lesního a smíšené porosty (50–90 %) smrku ztepilého a buku lesního. Faktor udávaný dominantními druhy stromů (smrk ztepilý/buk lesní) se v tomto případě shoduje s kategorizovaným faktorem přirozenosti

(autochtonní/alochtonní). Pátá skupina zahrnutá v původním souboru údajů – nesmíšené autochtonní porosty smrku ztepilého – byla z této analýzy vyloučena, protože skupina se v několika aspektech výrazně liší od zbývajících čtyř skupin (vyšší nadmořská výška a další abiotické faktory, převládající půdní skupina Podzosoly). Zbývajících čtyři skupiny se významně neliší ani v nadmořské výšce, ani v půdách, a proto jsou způsobilé pro srovnání.

Model odhalil výrazně vyšší obsah TOC ve smíšených porostech buku lesního. Obsah TOC je ve srovnání se třemi zbývajících skupinami vyšší. Mezi zbývajících třemi skupinami nejsou významné rozdíly. Pro tN lze použít obdobný model. Opět se ukazuje, že obsah (tN) v půdním horizontu A je vyšší v porostu buku lesního. Je dvakrát vyšší ve srovnání s koncentrací ve zbývajících třech skupinách (rozdíly mezi těmito třemi skupinami nejsou významné). Vliv skupiny půd nebyl významný.

5.2. Vliv stupně přirozenosti lesa na obsah půdního organického uhlíku

O - organický půdní horizont

Analýza rozptylu (ANOVA) prokázala v datové sadě 2 významný vliv stupně přirozenosti lesa na obsah TOC. Byl zjištěn významný rozdíl mezi skupinami stupně přirozenosti dřevinné skladby 0-3 a 4-6, zatímco vyšší obsah TOC byl zjištěn ve skupině 0-3. Kromě stupně přirozenosti lesa byl prokázán vliv typu smíšení (nesmíšené vs. smíšené porosty) na obsah TOC a významný rozdíl mezi nesmíšenými a smíšenými porosty. V nesmíšených porostech byl zjištěn vyšší obsah TOC než ve smíšených porostech.

Byl také prokázán vliv hlavních druhů dřevin (buk, dub, smrk) v porostech na obsah TOC. Byly zjištěny významné rozdíly mezi porosty buku a smrku a mezi porosty dubu a smrku. V obsahu TOC se bukové a dubové porosty významně nelišily. Výrazně nejvyšší obsah TOC byl zjištěn ve smrkových porostech. Na druhé straně byl nejnižší obsah TOC zjištěn v bukových porostech. Na základě výše uvedených zjištění byly lesní porosty rozděleny na 2 skupiny, přičemž byl prokázán vliv porostního typu na obsah TOC. Byl rovněž zjištěn významný rozdíl v obsahu TOC mezi jednotlivými porostními typy. Lze konstatovat, že všechny porosty se v obsahu TOC výrazně lišily od AL SM 91–100 %. Při porovnání dubových typů porostů s AL SM 91–100 % porostů bylo patrné, že nejvyšší obsah TOC byl prokázán v AL SM 91–100 %. Nebyly zjištěny žádné významné rozdíly v obsahu TOC mezi typy dubových porostů, i když obsah TOC klesá s rostoucím procentuálním zastoupením dubu. Při porovnání bukových porostních typů s AL

SM 91–100 % porostů bylo rovněž prokázáno, že nejvyšší obsah TOC byl prokázán v AL SM 91–100 %. Druhý nejvyšší obsah TOC (po AL SM 91–100 % porostů) byl zjištěn v AU BK 91–100 % porostů. U bukových porostů byl zjištěn významný rozdíl v obsahu TOC mezi porosty AU BK 91–100 % a AU BK 71–90 %.

A – humusový povrchový horizont

Stejně jako v O horizontu byl prokázán významný vliv stupně přirozenosti lesa na obsah TOC také v horizontu A a významný rozdíl byl zjištěn mezi skupinami stupně přirozenosti 0-3 a 4-6. Významně vyšší obsah TOC byl zjištěn ve skupině 4-6. Tento trend je ve srovnání s horizontem O opačný. V horizontu A byl také prokázán vliv typu smíšení (nesmíšený / smíšený) na obsah TOC. Byl prokázán významný rozdíl mezi nesmíšenými a smíšenými porosty. Vyšší obsah TOC byl zjištěn ve smíšených porostech ve srovnání s nesmíšenými porosty. To je také opačný trend než v horizontu O. Kromě výše uvedeného byl patrný také významný vliv dřeviny (buk, dub, smrk) na obsah TOC, s významnými rozdíly mezi bukem a smrkem a mezi dubem a smrkem. V obsahu TOC se bukové a dubové porosty významně nelišily, stejně jako v O horizontu. Výrazně nejvyšší obsah TOC byl zjištěn u dubových porostů a nejnižší u smrkových porostů.

Stejně jako v O horizontu, je významný vliv porostního typu na obsah TOC s významnými rozdíly prokázány mezi porostními typy v horizontu A. Při porovnání porostů dubového porostního typu s AL SM 91–100 % porosty bylo zjištěno, že všechny typy porostů dubového porostního typu se významně liší od AL SM 91–100 % porostů. Nejvyšší obsah TOC byl zjištěn v porostech AU DB 71-90 %. Na druhé straně nejnižší obsah TOC v tomto srovnání byl zjištěn v AL SM 91–100 % porostů. Tento trend je opačný než v horizontu O. Při porovnání porostů bukového porostního typu s AL SM 91–100 % porostů byl prokázán významný rozdíl pouze mezi AU BK 91–100 % porosty a AL SM 91–100 % porosty, ačkoli klesající trend v obsahu TOC je patrný v porostech s následujícím pořadím: AU BK 31–70 % > AU BK 91–100 % > AU BK 71–90 % > AL SM 91–100 %. Rozdíly mezi bukovými porosty nebyly významné. Nejvyšší obsah TOC v bukových porostních typech je ve skupině porostů AU BK 31–70 %. Na druhé straně nejnižší obsah TOC v tomto srovnání byl zjištěn ve skupině porostů AL SM 91–100 %, podobně jako ve srovnání s porosty dubového porostního typu.

6. ZÁVĚR

Výsledky této práce prokazují, že nadmořská výška má pozitivní vztah s obsahem TOC a tN v povrchovém humusovém horizontu A v porostech smrku ztepilého a buku lesního. Ze zkoumaných chemických prvků a příbuzných odvozených proměnných byl prokázán pouze úzký pozitivní vztah mezi TOC a obsahem tN. Byl rovněž prokázán pozitivní vztah stupně přirozenosti lesa a obsahu TOC. Vyšší obsah TOC byl prokázán u stanovištně přirozených porostů než u porostů stanovištně nepřirozených.

Po rozdělení porostů podle zastoupení dřevin (smrk x buk) a druhového smíšení (nesmíšené x smíšené) bylo zjištěno, že nejvyšší obsah TOC byl v nesmíšených autochtonních smrkových porostech. Lze tedy konstatovat, že tyto porosty mohou plnit velmi důležitou a nenahraditelnou funkci při sekvestraci TOC. V souvislosti s problémem mortality alochtonních smrkových porostů byl v 1. až 4. lesním vegetačním stupni zjištěn druhý nejvyšší obsah TOC ve smíšených stanovištně přirozených bukových porostech ve srovnání se smíšenými stanovištně nepřirozenými smrkovými porosty a nesmíšenými stanovištně nepřirozenými smrkovými porosty. Smíšené autochtonní bukové porosty by mohly být považovány za vhodnou náhradu smrkových porostů rostoucích na nepřirozených lokalitách, zejména v souvislosti s globální změnou klimatu a plněním funkce sekvestrace uhlíku.

Analýzou studovaného materiálu bylo rovněž prokázáno, že stupeň přirozenosti lesa (autochtonní duby a buky vs. alochtonní smrkové porosty), smíšení (smíšené vs. nesmíšené porosty), jednotlivé druhy dřevin a při podrobnějším členění také porostní typ mají vliv na obsah TOC. S ohledem na dlouhodobou a stabilní sekvestraci uhlíku, by měla být věnována větší pozornost humusovému povrchovému půdnímu horizontu A než nadložnímu organickému horizontu O.

Celkově lze na základě dosažených výsledků konstatovat, že autochtonní a smíšené porosty ve zkoumané oblasti (v 1. až 4. lesním vegetačním stupni) měly vyšší obsah TOC než alochtonní a nesmíšené porosty a proto je možné je považovat za vhodnější pro sekvestraci uhlíku. Klíčovým zjištěním je také skutečnost, že autochtonní dubové a bukové porosty, především ve směsích, jsou schopny ve studované oblasti nahradit odumírající alochtonní smrkové porosty (monokultury) a zároveň jsou schopné lépe zajistit funkci sekvestrace uhlíku a zároveň vykazují

lepší odolnost vůči změně klimatu. Tyto výsledky mohou mít praktické uplatnění pro praxi při pěstování lesů a mohou přispět k tvorbě adaptačních strategií v souvislosti se změnou klimatu.

Změny lesního hospodaření směrem k přírodě blízkým formám a respektování modelů potenciální přirozené vegetace se v současnosti, zejména s ohledem na očekávanou změnu klimatu, jeví jako vhodný způsob, jak přispět k plnění funkce sekvestrace uhlíku. Další výzkum této problematiky by měl směřovat k ověření dosažených zjištění na větším datovém souboru a zároveň se zaměřením na nalezení jiných vhodných porostních typů (zahrnujících jiné druhy dřevin a kombinací jejich vzájemných směsí), které mohou schopně plnit funkci sekvestrace uhlíku (tzv. „uhlíková služba“).

7. LITERATURA

- Ammer C., Bickel E., Kölling C. (2008): Converting Norway spruce stands with beech – a review of arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science*, 125(1): 3–26.
- Andivia E., Rolo V., Jonard M., Formánek P., Ponetta Q. (2015): Effect of species composition on carbon and nitrogen stocks in forest floor and mineral soil in Norway spruce and European beech mixed forests. *Communication à un colloque (Conference Paper)*. In: *Geophysical Research Abstracts*, 2015, p. 4901. [online 15 Jun 2019] URL: <http://hdl.handle.net/2078.1/162993>.
- Andivia E., Rolo V., Jonard M., Formánek P., Ponette Q. (2016): Tree species identity mediates mechanisms of top soil carbon sequestration in a Norway spruce and European beech mixed forest. *Annals of Forest Science*, 73: 437–447.
- Angst G., Mueller K.E., Eissenstat D.M., Trumbore S., Freeman K.H., Hobbie S.E., Chorover J., Oleksyn J., Reich P.B., Mueller C.W. (2019): Soil organic carbon stability in forests: Distinct effects of tree species identity and traits. *Global Change Biology*, 25(4): 1529–1546.
- Brūmelis G., Jonsson B.G., Kouki J., Kuuluvainen T., Shorohova E. (2011): Forest naturalness in northern Europe: perspectives on processes, structures and species diversity. *Silva Fennica* 45: 807-821.

- Ciais P., Schelhaas MJ., Zaehle S., Piao SL., Cescatti A., Liski J., Luysaert S., Le Maire G., Schulze ED., Bouriaud O., Freibauer A., Valentini R., Nabuurs GJ. (2008): Carbon accumulation in European forests. *Nature Geosciences* 1: 425-429.
- Čermák P., Holuša O. (2010): Forestry adaptation measures at the decline of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stands as exemplified by the Silesian Beskids, CR. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 59: 293-302.
- Čermák P., Jankovský L., Cudlín P. (2004): Risk evaluation of the climatic change impact on secondary Norway spruce stands as exemplified by the Křtiny Training Forest Enterprise. *Journal of Forest Science*, 50(6): 256–262.
- Čermák P., Mikita T., Kadavý J. (2017): Budoucnost hospodaření se smrkem v období předpokládaných klimatických změn [The future of spruce management during the anticipated climate change]. *Lesnická práce [Forestry work]* 96: 13-15.
- Forest Management Institute (FMI) (2005): Forest Management Institute: Standard Operational Procedures of Pedological Laboratory (SOP). Forest Management Institute, Brandýs nad Labem, Czech Republic. Internal material, depon in: Forest Management Institute, Brandýs nad Labem, Czech Republic, nonpaged document.
- Hilmers T., Biber P., Knoke T., Pretzsch H. (2020): Assessing transformation scenarios pure Norway spruce to mixed uneven-aged forests in mountain areas. *European Journal of Forest Research*, 139: 567–584.
- Hlásny T., Pajtk J., Balázs B., Barcza Z., Turčáni M., Fabrika M., Sedmák R., Churkina G. (2011): Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Climate Research*, 47: 219–236.
- ISO (1995): ISO 11261:1995 Soil quality – Determination of total nitrogen – Modified Kjeldahl method. International Organisation for Standardization. Czech version norm ČSN ISO 11261 (836415). Office for Technical Standardization, Metrology and State Testing, Prague, Czech Republic, pp. 4.
- IUSS Working Group WRB (2015): World Reference Base for Soil Resources 2014, Update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106. Rome, FAO.
- Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Johnson D.W., Minkinen K., Byrne K.A. (2007): How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma*, 137: 253–268.

- Jonard M., Nicolas M., Caignet I., Ponette Q., Saenger A., Coomes, D.A. (2017): Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of the Total Environment*, 574: 616–628.
- Kern N.V., Cremer M., Prietzel J. (2016): Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 367: 30–40.
- Klimo E., Kulhavý J., Hager H., (2000): Spruce Monocultures in Central Europe, Problems and Prospects. Proceedings 33 of the International Workshop in Brno, 22–25 June 1998, Brno, Czech Republic. Joensuu, Finland: European Forest Institute, 208 p.
- Löf M., Bergquist J., Brunet J., Karlsson M., Welander N.T. (2010): Conversion of Norway spruce stands to broadleaved woodland-regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecological Bulletins*, 53: 165–174.
- Lorenz K., Lal R. (2010): *Carbon Sequestration in Forest Ecosystems*. Springer Netherlands, New York, USA, pp. 279.
- Lorenz K., Lal R. (2011): *Carbon Sequestration in Forest Ecosystems*. Netherlands, Springer: 271–277.
- Macků J. (2012): Methodology for establishing the degree of naturalness of forest stands. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, 18: 161–165.
- Macků J., Vokoun J. (1996): Klasifikační systém půd. ÚHÚL, 54 s.
- Marek M.V., Ač A., Apltauer J., Bodlák L., Burešová R., Cienciala E., Cudlín P., Cudlínová E., Czerný R., Čížková H., Dubrovský M., Dušek J., Exnerová Z., Havránková K., Henžlík V., Janderková J., Janouš D., Lapka M., Macků J., Matějka K., Pavelka M., Pechal L., Pokorný J., Pokorný R., Schneider J., Stará L., Středa T., Šefrna L., Taufarová K., Tomášková I., Urban O., Vyskot I., Zatloukal V., Zemek F., Zitová M. (2011): Carbon in ecosystems of Czech Republic in changing climate. Prague, Academia: 129–177. (in Czech).
- McRoberts RE., Winter S., Chirici G., LaPoint E. (2012): Assessing Forest Naturalness. *Forest Science* 58: 294-309.
- MŽP (2018): Vyhláška Ministerstva životního prostředí č. 24/2018 Sb., o plánech péče, zásadách péče a podkladech k vyhlášení, evidenci a označování chráněných území
- Nelson DW., Sommers LE (1982): Total carbon, organic carbon, and organic matter. In: *Methods of soil analysis: Part 2 Chemical and microbiological properties* (Page AL, Miller RH, Keeney DR, eds). American Society of Agronomy, Soil Science Society of America, Academic Press, Madison, USA, pp. 539-580.

- Němeček J. a kol. (2011): Taxonomický klasifikační systém půd České republiky, ČZU Praha, 94 s.
- Pan Y., Birdsey R., Fang J., Houghton R. A., Birdsey R. A. (2011): A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045): 988–993.
- Pretzsch H., Ďurský J. (2002): Growth Reaction of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) to Possible Climatic Changes in Germany. A Sensitivity Study. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121: 145–154.
- Samec P. (ed.) (2008): Změny klimatu a lesnictví. ČZU v Praze, Praha. 142 s. ISBN 978-80-213-1841-0.
- Schwab N., Bürzle B., Böhner J., Chaudhary R.P., Scholten T., Schickhoff U. (2022): Environmental Drivers of Species Composition and Tree Species Density of a Near Natural Central Himalayan Treeline Ecotone: Consequences for the Response to Climate Change. In: Schickhoff U., Singh R., Mal S. (eds.): *Mountain Landscapes in Transition. Sustainable Development Goals Series*. Cham., Springer: 349–370.
- Spiecker H., Hansen J., Klimo E., Skovsgaard J.P., Sterba H., von Teuffel K. (2004): Norway Spruce Conversion – Options and Consequences. *European Forest Research Institute Research Reports No. 18*. Leiden, Boston, Köln, Brill.
- Standovár T., Kenderes K. (2003): A review on natural stand dynamics in beechwoods of east central Europe. *Ecology and Environmental Research* 1: 19-46.
- Vavříček D., Kučera A. (2014): Lesnická pedologie pro posluchače LDF Mendelu v Brně. Skriptum, Mendelova univerzita v Brně, Ústav geologie a pedologie LDF, 182 s.
- Vesterdal L., Clarke N., Sigurdsson B.D., Gunderson P. (2013): Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 309: 4–18.
- Vrška T., Šamonil P., Král K., Adam D., Hort L., Janik D., Unar P. (2017): Metodika stanovení přirozenosti lesů v ČR. *Metodika*, Brno, Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, v.v.i. odbor ekologie lesa, 33 s.
- Walkley A., Black I.A. (1934): An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37(1): 29–38.
- Wiesmeier M., Prietzel J., Barthold F., Spörlein P., Geuß U., Hangen E., Reischl A., Schilling B., von Lützow M., Kögel-Knabner I. (2013): Storage and drivers of organic carbon in forest soils of southeast Germany (Bavaria) – Implications for carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, 295: 162–172.

- WRB-IUSS Working Group (2014): World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015, International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps (World Soil Resources Reports No. 106). Food and Agriculture Organization, Rome, Italy, pp. 203. Web site. [online 23 May 2020] URL: <http://www.fao.org/3/i3794en/I3794en.pdf>
- Zbiral J., Malý S., Váňa M., Čuhel J., Fojtlová E., Čižmár D., Žalmanová A., Srnková J., Obdržálková E. (2011): Standard Operating Procedure, Soil analysis III. Brno, Central Institute for Supervising and Testing in Agriculture. (in Czech)
- Zimmermann J., Hauck M., Dulamsuren Ch., Leuschner CH. (2015): Climate Warming Related Growth Decline Affects *Fagus sylvatica*, But Not Other Broad-Leaved Tree Species in Central European Mixed Forests. *Plant Ecology* 18: 560-572.
- Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2017 [Report on the state of forests and forest management of the Czech Republic in 2017] (2018): Ministerstvo zemědělství České republiky [Ministry of Agriculture of the Czech Republic], Prague, Czech Republic. pp. 118. Web site. [online 20 May 2020]. URL: http://www.uhul.cz/images/ke_stazeni/zelenazprava/ZZ_2017.pdf.

8. SEZNAM PUBLIKACÍ AUTORA

8.1 Publikace zařazené do disertační práce

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

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

8.2 Spoluautorské publikace

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

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