



**Česká zemědělská univerzita v Praze**

Fakulta životního prostředí

**Kvalita opadu listnatých dřevin nížinných  
lesů a realokace živin v rámci sezóny**

Diplomová práce

Bc. Lucie Mynářová

Vedoucí práce: Ing. Jan Douša, Ph.D.

Praha 2023

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Lucie Mynářová

Ochrana přírody

Název práce

**Kvalita opadu listnatých dřevin nížinných lesů a realokace živin v rámci sezóny**

Název anglicky

**The leaf litter quality of deciduous trees of lowland forests and relocation of nutrients within the season**

---

### Cíle práce

Cílem práce je kvantifikovat množství živin v listech a míru jejich realokace v rámci sezóny u vybraných zástupců listnatých dřevin nížinných lesů. Listový opad byl ještě v nedávné minulosti z lesů každoročně odebírán ve velkém množství a využíván jako stelivo pod ustájený dobytek a k následnému hnojení polí. Tato tradice využívání lesa přispívala vedle dalších způsobů hospodaření (tvorby výmladkových lesů, pastvy) k charakteru otevřených oligotrofních lesů, které pravděpodobně hostily významně vyšší diverzitu než mají lesy dnes. Současné experimenty dokládají, že pravidelné odstraňování opadu významně snižuje množství živin ve svrchních horizontech půdy, ale neví se, jak k tomuto ochuzování přispívají jednotlivé druhy dřevin. Aplikované ochraně přírody chybí přesné údaje o tom, jaké množství živin skutečně obsahují listy jednotlivých druhů dřevin a jaká je kvalita jejich opadu za účelem odhadu úbytku živin z ekosystému při aplikaci tohoto managementu.

### Metodika

Listový materiál bude odebrán dvakrát v průběhu sezóny z listů vybraných listnatých dřevin (poprvé v optimu vegetačního růstu a podruhé v období senescence bezprostředně před opadem listů).

Následně bude analyzován v laboratoři standardními metodami obsah dusíku, fosforu, uhlíku, vápníku, draslíku a hořčíku.

Poté budou vyhodnoceny mezidruhové rozdíly v obsahu jednotlivých živin, analyzovány rozdíly v kvalitě jejich opadu a realokace živin v průběhu sezóny.

Tato data budou interpretována v kontextu aplikace managementu odstraňování listového opadu pro odnos živin z ekosystému.

**Doporučený rozsah práce**

40-50 stran

**Klíčová slova**

listový opad, kvalita opadu, analýzy obsahu živin, opadavé listnaté dřeviny, sezónní alokace

**Doporučené zdroje informací**

- FITTER, A. – HAY, R. K. M. *Environmental physiology of plants*. London ; New York: Academic Press, 1981. ISBN 0122577620.
- 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(9), 2288-2297.
- Maes, S. L., Blondeel, H., Perring, M. P., Depauw, L., Brümelis, G., Brunet, J., ... & Verheyen, K. (2019). Litter quality, land-use history, and nitrogen deposition effects on topsoil conditions across European temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 433, 405-418.
- Mueller, K. E., Hobbie, S. E., Chorover, J., Reich, P. B., Eisenhauer, N., Castellano, M. J., ... & Oleksyn, J. (2015). Effects of litter traits, soil biota, and soil chemistry on soil carbon stocks at a common garden with 14 tree species. *Biogeochemistry*, 123(3), 313-327.
- Reich, P. B., Oleksyn, J., Modrzynski, J., Mrozinski, P., Hobbie, S. E., Eissenstat, D. 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.
- van Oijen, D., Feljen, M., Hommel, P., den Ouden, J., & de Waal, R. (2005). Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Applied Vegetation Science*, 8(2), 155-166.

**Předběžný termín obhajoby**

2022/23 LS – FŽP

**Vedoucí práce**

Ing. Jan Douda, Ph.D.

**Garantující pracoviště**

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 22. 2. 2023

**prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 23. 2. 2023

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Děkan

V Praze dne 01. 03. 2023

### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma Kvalita opadu listnatých dřevin nížinných lesů a realokace živin v rámci sezóny vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila, které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

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

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

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

V Praze dne .....

.....  
(podpis autora práce)



## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala Janu Häuslerovi za pomoc při práci v terénu a sběru vzorků. Také bych chtěla poděkovat svému vedoucímu práce Janu Doudovi a Janě Doudové za trpělivost a pomoc při zpracování dat a za mnoho přínosných rad, které mi dali při psaní diplomové práce. Děkuji Ivaně Plačkové a jejím kolegyním z Botanického ústavu Akademie věd ČR v Průhonicích za pomoc při přípravě a zpracovávání vzorků v laboratoři. Dále chci poděkovat rodině, příteli a všem kamarádům, kteří mě po celou dobu studia podporovali a byli mi oporou, protože bez nich bych to nezvládla.

## Abstrakt

Listový opad ovlivňuje mnoho složek lesních ekosystémů. Nejvíce působí skrze uvolňování živin do ekosystémů, na koloběhy živin, půdní mikroorganismy a podrostní vegetaci. Je známo, že kvalita jednotlivých druhů dřevin se liší. Nicméně je třeba zjistit, kolik přesně živin odchází do ekosystému skrz opad různých druhů dřevin.

Prvním cílem diplomové práce bylo analyzovat množství živin v listech jednotlivých druhů dřevin typických pro nížinné lesy. V podzimním období se druhy lišily ve vápníku, hořčíku, draslíku, dusíku a uhlíku. Největší množství živin obsahovaly jasan ztepilý, javor klen a dřín obecný.

Druhým cílem bylo analyzovat realokaci živin v listech těchto dřevin v průběhu sezóny. V množství realokovaných živin se druhy rovněž lišily v obsahu: vápníku, hořčíku, draslíku a dusíku. Nejvíce realokovaly dub zimní, dub pýřitý a buk lesní. Tyto dřeviny mají v důsledku větší resorpční účinnosti opad obsahující méně živin, který se pomalu rozkládá.

Pomocí zjištěných dat o živinách jednotlivých druhů bylo zkoumáno, jak byly lesní porosty v okolí Karlštejnu obohacovány v letech 1936 a 2008. Bylo vybráno toto období, protože právě v něm došlo k největší změně v druhovém složení dřevin a zároveň došlo k upuštění od hrabání listového opadu. V roce 2008 bylo do porostu uvolňováno skrz listový opad více vápníku, hořčíku i draslíku, protože se zde vyskytovalo více lípy srdčité, jasanu ztepilého a různých druhů javorů, což jsou sukcesně pokročilejší dřeviny více obohacující svým opadem lesní půdu.

V současnosti jsou nížinné lesy ohroženy eutrofizací a sukcesí. Tento vliv může ohrozit chráněné druhy rostlin vázané na živinami chudá stanoviště. Jedním z možných ochranných opatření je hrabání listového opadu, které by mohlo omezit či eliminovat nadměrné obohacování lesních ekosystémů.

Klíčová slova: kvalita listového opadu, realokace, hrabání listového opadu, Český kras

## **Abstract**

Leaf litter affects many components of forest ecosystems. It has the greatest impact through nutrient release into ecosystems, nutrient cycling, soil microorganisms and understory vegetation. It is known that quality of different tree species is vary. However, it is important to know exactly how much nutrients are leaving the ecosystem through the litter fall of different tree species.

The first aim of the thesis was to analyse the amount of nutrients in the leaves of different tree species, which are typical of lowland forests. In the autumn season, the species varied in calcium, magnesium, potassium, nitrogen and carbon. The highest amounts of nutrients were found in ash, sycamore and dogwood.

The second objective was to analyze the reallocation of nutrients in the leaves of these woody plants during the season. The species also differed in the amount of nutrients reallocated: calcium, magnesium, potassium and nitrogen. Winter oak, scrub oak and beech had the highest nutrient reallocation. These tree species have less nutrient-containing fallout that decomposes slowly due to their greater resorption efficiency.

Using the observed nutrient data for each species, it was investigated how the forest stands around Karlštejn were enriched between 1936 and 2008. This period was chosen because it was the one in which the greatest change in species composition of tree species occurred and at the same time leaf litter raking was abandoned. In 2008, more calcium, magnesium and potassium were released into the stand through leaf litter because there were more heart lime, ash and various species of maple, which are successional more advanced tree species that enrich the forest floor more with their litter.

The lowland forests are currently threatened by eutrophication and succession. This impact may threaten protected plant species tied to nutrient-poor habitats. One possible conservation measure is litter raking, which could reduce or eliminate the over-enrichment of forest ecosystems.

**Keywords:** litter quality, reallocation, litter raking, Bohemian Karst

## Obsah

Úvod a cíle práce.....	9
Literární rešerše.....	11
Listový opad.....	12
Realokace živin.....	22
Popis území.....	28
Popis zkoumaných dřevin.....	33
Metodika práce.....	38
Výsledky.....	41
Diskuse.....	49
Závěr.....	53
Literatura.....	54
Příloha 1.....	65
Příloha 2.....	67
Příloha 3.....	72
Příloha 4.....	79
Příloha 5.....	86
Příloha 6.....	93
Příloha 7.....	94
Příloha 8.....	95
Příloha 9.....	96
Příloha 10.....	97
Příloha 11.....	98

## Úvod a cíle práce

Na lesní ekosystémy působil člověk řadu století pomocí různých forem tradičního hospodaření v lesích pastvou, kosením, sběrem klestí, hrabáním listového opadu a mnoha dalšími vlivy (Hédl et al., 2011; Glatzel, 1991). Kromě těchto tradičních forem hospodaření probíhala i těžba dřeva za účelem zisku palivového nebo stavebního dříví. To vše způsobovalo masivní odběr živin z lesního ekosystému, který trval staletí, a způsoboval především ochuzování lesní půdy o živiny. Tomuto dopadu lidské činnosti se musely v lesích přizpůsobit jak dřeviny, tak rostliny v podrostu.

Od tradičních forem hospodaření se však začalo postupně ustupovat, až se v minulém století přestaly vykonávat úplně (Glatzel, 1991). Navíc se i ochrana přírody přikláněla ke konzervačnímu způsobu péče o chráněná území, a tak byl vyloučen vliv člověka na řadě míst, kde byl po staletí, a na který byly mnohé rostlinné druhy adaptovány a potřebovaly ho ke svému přežití. Kromě minimalizace aktivního působení člověka na přírodu však docházelo k obohacování lesů především atmosférickými depozicemi dusíku, ale také splachy hojně používaných minerálních hnojiv z okolních polí. To způsobilo radikální změnu, protože nejen že se zastavilo odebírání živin například hrabáním listového opadu, ale navíc byl lesní ekosystém výrazně obohacován o živiny. Lesní druhy rostlin, které byly přizpůsobeny na růst na stanovištích chudých na živiny, byly znevýhodněny před konkurenčně silnějšími druhy vázanými na živinami bohatá stanoviště. Postupně začalo docházet k sukcesi a velké množství lesních druhů (vázaných na živinami chudá stanoviště a otevřené světlé porosty), které byly dříve běžné, se stávaly vzácnějšími či dokonce ohroženými. Postupně docházelo ke kritické ztrátě biodiverzity (Hédl et al., 2010).

Na konci minulého století se již změnil pohled na ochranu přírody a nyní se klade důraz na aktivní management chráněných území. V současnosti se do ochranné praxe vrací tradiční formy obhospodařování, jakým je např. hrabání listového opadu, pomocí něž je možné odebrat alespoň část živin a zabránit tak další eutrofizaci lesních ekosystémů a do určité míry eliminovat sukcesi (Dzwonko et Gawroński, 2002). Odstraňování listového opadu je využíváno například v Národním parku Podyjí (Vild et al., 2015) nebo v Chráněné krajinné oblasti Český kras (Douda et al., 2017; Doudová et al., 2022). Pro efektivní aplikaci odstraňování listového opadu jako ochranného

managementu je však nutné znát kvalitu listového opadu a množství živin v listech jednotlivých dřevin. Teprve poté bude možné na základě druhového složení porostů zvážit, ve kterých z nich je třeba listový opad odstraňovat a jak často je nutné hrabání listového opadu opakovat, aby přineslo hrabání opadu kýžený ochranný efekt.

### **Cíle práce**

- První cíl této diplomové práce je kvantifikovat množství živin v listech jednotlivých druhů dřevin charakteristických pro nížinné lesy
- Druhý cíl je porovnat, jak jednotlivé druhy dřevin realokují živiny v rámci sezóny

## Literární rešerše

V současné době jsou lesy ohrožovány mnoha faktory: fragmentací, invazními druhy, přemnožením divoké zvěře v lesích, klimatickou změnou, znečištěním, eutrofizací a opuštěním od tradičního obhospodařování lesů (Rackham, 2008). Řada těchto ohrožujících faktorů je způsobena lidskou činností.

V rámci lidského působení na evropské lesy se ve většině z nich výrazně změnilo druhové složení stromového patra (Leuschner et Ellenberg, 2017). Například ve střední Evropě byla v minulosti nahrazena podstatná část přirozené listnaté vegetace jehličnatými dřevinami (McGrath et al., 2015). I dřevinná skladba lesních porostů v České republice byla v průběhu historie značně pozměněna lidskou činností. Tato změna se týkala hlavně nižších a středních poloh, kde docházelo k masivnímu nahrazování původně listnatých a smíšených porostů monokulturními smrkovými porosty velmi často intenzivně pěstovanými na nevhodných stanovištích, (kolem 250 m n. m.), kde je smrk mimo své ekologické optimum (Ammer et al., 2008).

Nížinné lesy, zejména doubravy a dubohabřiny, se přirozeně vyskytují na světlých a teplých stanovištích, často i skalnatých stanovištích. Tyto lesy byly dlouhodobě ovlivňované činností člověka nebo byly člověkem vytvořené. V současné době jsou nížinné lesy ohroženy hlavně eutrofizací vyplývající mimo jiné z upuštění od tradičních forem hospodaření (Chytrý et al., 2013, [www](http://www)). V České republice bylo prováděno mnoho forem tradičního hospodaření. Nejčastější formou bylo pařezání, hrabání listového opadu, kosení a odběr letniny (Čížek et al., 2016). Pozitivní vliv obnovení tradičních forem lesního obhospodařování je prokázán z mnoha míst po celé Evropě. Pozitivně je ovlivněna biodiverzita lesů nížin a teplých pahorkatin, v nichž se daří vytvářet příznivější podmínky pro život a růst řady chráněných a ohrožených druhů (Hédl et al., 2011).

Při změnách druhového složení dřevin v rámci probíhající sukcese, docházelo ke změnám ve složení a kvalitě listového opadu, který se v lesích nacházel a který významně ovlivňuje řadu půdních vlastností (Maes et al., 2019; Reich et al., 2005; Hobbie et al., 2006; Mueller, 2015). Nejdůležitějšími faktory regulujícími vlastnosti listů jsou klima a půda (Ordoñez et al., 2009; Chen et al., 2013). Listový opad nepůsobí

však pouze na půdu, ale i na živé organismy. Působí jak na mikroorganismy, tak na makroorganismy (Reich et al., 2005).

Rozklad rostlinného opadu prostřednictvím půdních mikroorganismů a půdními živočichy je jednou z nejvíce prozkoumaných oblastí moderní ekologie. Tento rozklad je zároveň klíčový v suchozemském koloběhu uhlíku a dusíku (Strickland et al., 2009; Swift et al., 1979). Samotný rozklad listového opadu a jiných částí rostlin především kořenů je dobře prozkoumán. Související velice důležité, ale málo zkoumané, je téma, jak se liší rozklad částí rostlin a jejich listový opad mezi jednotlivými druhy rostlin (Erdenebileg et al., 2023).

## **Listový opad**

### **Vliv listového opadu na prostředí na povrchu lesní půdy**

Vrstva listového opadu tvoří rozhraní mezi půdním povrchem a atmosférou a poskytuje půdě ochranu před srážkami (Benkobi et al., 1993) a slunečním zářením (Ogee et Brunet, 2002). Vytváří také vrstvu, která udržuje stabilní mikroklima (Ponge et al., 1993). Listový opad je hlavním zdrojem organické hmoty, která se nachází v půdě. Tato organická hmota ovlivňuje strukturu půdy a zvětšuje její stabilitu. Zároveň spolu s dalšími faktory determinuje pH ve svrchních půdních horizontech (Vavříček et Kučera, 2013). Listový opad a půdní organická hmota působí na pórovitost a provzdušněnost půdy nepřímo, protože je hlavním zdrojem potravy pro žížaly a členovce žijící v půdě (Arpin et al., 1995; Neiryneck et al., 2000). Proto všechny změny v listovém opadu a tím i v půdní organické hmotě budou mít rozsáhlý efekt na fyzikální i chemické vlastnosti půdy (van Oijen et al., 2005).

Dostatečná vrstva listového opadu čerstvě spadlého i částečně rozloženého spolu s vegetací chrání půdu před dopadem dešťových srážek (Benkobi et al., 1993). Také zabraňuje rychlému odtoku srážek, které by mohly odplavit jemný materiál z povrchu půdy a tím zabraňuje erozi (Vavříček et Kučera, 2013). Kromě toho listový opad také zadržuje srážky (Benkobi et al., 1993), protože opad má stejně jako půdní organická hmota velkou retenční schopnost. To napomáhá k maximální míře infiltrace vody do větší hloubky v půdním profilu, čímž zpomaluje ztrátu vody v důsledku odpařování (Walsh et Voigt, 1977). Listový opad udržuje na povrchu půdy mikroklima.



Odstraněním opadu dojde k většímu kolísání teploty půdy (Ponge et al., 1993) a během letních období je pak teplota půdy vyšší (Sayer, 2006). Odstranění opadu může ovlivnit cyklus uhlíku v lesním ekosystému, protože množství vody v půdě a teplota půdního povrchu jsou hlavní faktory ovlivňující půdní respiraci (Ogee et Brunet, 2002) a rychlost dekompozice (Facelli et Pickett, 1991).

### **Vliv listového opadu na koloběh živin**

Listový opad obsahuje mnoho živin, které se po rozkladu opadu uvolňují zpět do lesní půdy a poté mohou být znovu využity rostlinami (Vavříček et Kučera, 2013). Studie zabývající se hodnocením vlivu odstraňování listového opadu ukazují, že úbytek živin je zvláště výrazný, pokud odstraňování bylo prováděno dlouhodobě někdy až desítky let. Množství živin obsažené v listovém opadu je závislé na mnoha faktorech například na úrodnosti půdy, na druhovém složení lesa (Sayer, 2006), přítomnosti a množství vegetace a na kvalitě jejího opadu (van Oijen et al., 2005). Například listnaté lesy mají kvalitní opad, a proto se z něj uvolňuje více živin do lesní půdy oproti jehličnatým lesům, které mají málo kvalitní opad uvolňující málo živin do půdy.

V listovém opadu vyprodukovaném za jeden rok na jednom hektaru opadavého lesa v mírném pásu střední Evropy je množství živin odhadováno na 8,5 – 71 kg dusíku, 0,5 – 15 kg fosforu, 0,5 – 34 kg draslíku, 5,6 – 174 kg vápníku, 1 – 36 kg hořčíku (Sayer, 2006). Stejně jako je variabilní množství živin v opadu, tak je různé i množství samotného opadu, přičemž se odhaduje, že na jednom hektaru je 1,9 – 7,4 tun opadu za jeden rok. Navíc změna ve vlhkosti, teplotě půdy a pH spolu s různým množstvím listového opadu může působit na dostupnost živin. Podmínky ve vrstvě opadu a kvalita listového opadu ovlivňují rychlost dekompozice, mikrobiální aktivitu a tím pádem regulují rychlost, s jakou se živiny uvolňují z organické hmoty (Facelli et Pickett, 1991). Kapacita výměnných kationtů a nasycení půdy bázemi závisí hlavně na jejich obsahu v organické hmotě (Vavříček et Kučera, 2013).

Při odstranění listového opadu se sníží koncentrace živin v půdě, obzvláště pokud se jedná o lesy s půdami chudými na živiny, jako jsou například písčité půdy (Desie et al., 2020). Dostupnost živin může být ovlivněna i změnou výměnné kapacity kationtů, která kvůli absenci listového opadu klesá (Dzwonko et Gawronski, 2002). I

vyplavování živin se zvyšuje, pokud chybí vrstva listového opadu, což způsobuje menší koncentraci živin v horních vrstvách půdy a vyšší koncentrace v hlubších vrstvách. Vysoké ztráty zapříčiněné vyplavováním živin byly zaznamenány u dusíku na plochách, kde byl opad dlouhodobě hrabán (Mo et al., 1995). Ztráty způsobené vyplavováním dusíku mohou být dokonce větší než ztráty dusíku způsobené odebíráním listového opadu (Sayer, 2006).

Kvalita listového opadu má přímý vliv na koloběh dusíku, celkové množství dusíku v horní vrstvě půdy a půdní podmínky. V listnatých lesích byla pozorována zvýšená míra mineralizace a nitrifikace v důsledku produkce kvalitního opadu (Jerabkova et al., 2006; Mueller et al., 2015). Opad má vliv i na rychlost koloběhu dusíku v půdě, přičemž pokud se zvýší druhová bohatost stromů, ze kterých pochází listový opad, tak se zrychlí koloběh dusíku (Guckland et al., 2010).

Celkově lze říci, že kvalita listového opadu má vliv na celkové množství jednotlivých živin v půdě, množství živin dostupných pro rostliny. Mezi hlavní živiny takto ovlivněné patří uhlík, dusík a fosfor (Sayer, 2006).

### **Vliv listového opadu na acidifikaci půdy**

Dřeviny s různou kvalitou listového opadu působí na acidifikaci negativně nebo pozitivně (Jacob et al., 2009; Vavříček et Kučera, 2013). Například opad z lípy či jasanu obsahuje větší množství vápníku, který se při rozkladu snadno uvolňuje a díky tomu nedochází k výrazné acidifikaci půdy (Wäreborn, 1969).

Nordén (1994) studoval vliv jednotlivých listnatých dřevin na půdní acidifikaci v jižním Švédsku. Kvantifikoval okyselující vliv, který má listový opad jednotlivých druhů dřevin. Zjistil, že lípa srdčitá (*Tilia cordata*) okyseluje půdu nejméně v porovnání s ostatními druhy listnatých dřevin (*Fagus*, *Quercus*, *Carpinus* a *Acer*). Pravděpodobně to bylo způsobeno tím, že lípa měla o 10 – 20 % vyšší saturaci bázemi než ostatní druhy a zároveň obsahovala dvojnásobné množství Ca a Mg (Nordén, 1994).

### **Definice kvality listového opadu**

Kvalita listového opadu je běžně definována jako jeho chemické složení (Strickland et al., 2009). Nejčastěji se pro analýzu listového opadu používají hodnoty jednotlivých

obsažených prvků, kterými jsou: dusík, uhlík, fosfor, vápník, draslík, hořčík nebo jejich poměr (například: poměr C:N) (Erdenebileg et al., 2023; Sariyildiz et al., 2005). V analýzách listového opadu se také užívá množství ligninu nebo celulózy (Strickland et al., 2009, Sariyildiz et al., 2005).

Kvalita listového opadu může být chápána i jako souhrnná definice hodnoty zdroje potravy pro organismy, které se listovým opadem živí. V tom případě je definována pomocí fyzikálních i chemických kritérií (Swift et al., 1979). "Potrava" musí splňovat fyzikální (povrchové vlastnosti, struktura) a chemické (obsah jednotlivých prvků a jejich sloučenin) požadavky, aby mohlo dojít ke kolonizaci. Listový opad je jednou z hlavních složek živin pro organismy žijící v půdě (Prescott, 2002). Následné uvolňování uhlíku a živin představuje primární zdroj pro rostliny a mikroorganismy (Berg et McClaugherty, 2008). Druhové složení rostlin ovlivňuje koloběh živin v ekosystému prostřednictvím příjmu a využívání živin rostlinami, množstvím a chemickým složením listového opadu, interakcemi v rhizosféře a změnami mikroprostředí (Hättenschwiler et Gasser, 2005).

Jakékoli změny ve složení listového opadu, ať už vlivem lesního hospodaření, klimatu nebo fragmentace, mohou mít vliv na dekompoziční složky skrze změnu stanoviště, mikroklimatu a dostupnosti zdrojů (Slade et Riutta, 2012).

### **Faktory ovlivňující rozklad listového opadu**

Rozklad listového opadu je již dlouho považován za základní proces pro přeměnu organické hmoty a tok živin v půdě (Jacob et al., 2009). Rychlost rozkladu je ovlivňována mnoha faktory jako je stáří, kvalita a množství listového opadu, druh dřeviny, půdní fauna, půdní mikroorganismy, teplota, vlhkost a množství vzduchu v půdě (Attiwill et Adams, 1993). Tyto faktory lze rozdělit do tří skupin (Swift et al., 1979):

1. Vlastnosti listového opadu (chemické vlastnosti, rozměry)
2. Fyzikální a chemické podmínky v němž rozklad probíhá
3. Společenstvo rozkladačů, které zahrnuje bakterie, houby, protista a další bezobratlí živočichové

Tyto proměnné mohou společně vysvětlit většinu rozdílů v rychlosti rozkladu z různých zdrojů za nejrůznějších podmínek.

## **Vliv listového opadu na tvorbu humusu**

Svrchní vrstva půdy (top-soil) je nejaktivnější složkou v dynamice chemických látek, která probíhá v lesních ekosystémech. Tato vrstva by se dala popsat jako plocha zachycující nadzemní organickou hmotu. Dochází zde k akumulaci a přeměně organických látek dekompozičními procesy, jejichž výsledkem je formování různých humusových forem, které mají specifické složení (Green et al., 1993; Vavříček et Kučera, 2013).

Listový opad tvoří většinu nadložního humusu v lesích (Ponge, 2003). Lesní humus je méně stabilní, kyselejší a organická hmota se vyskytuje více ve formě nerozloženého opadu na povrchu půdy (Vavříček et Kučera, 2013).

Humusové formy lze definovat jako morfologické vzory, které se vyskytují v horních částech půdních profilů a jsou tvořené organickou hmotou a minerálními látkami. S přibývajícím znalostmi v oblastech dynamiky ekosystémů a vědeckých výzkumech zabývajících se půdou lze předpokládat, že humusové formy mají hlavní roli ve funkční biodiverzitě suchozemských ekosystémů. Tyto formy jsou výsledkem činnosti živočišných a mikrobiálních organismů žijících v půdě (Ponge, 2003). Podle charakteru jednotlivých horizontů humusového profilu se humus dělí na tři formy (Vavříček et Kučera, 2013).

První formou je **mor**, který se tvoří za nepříznivých podmínek pro rozklad a transformaci humusu, převážně na kyselých, minerálně chudých půdách v chladném a vlhkém klimatu. K tvorbě moru přispívá kyselý opad jehličí a hromadění odumřelých částí acidofilních druhů rostlin přizemní vegetace (Vavříček et Kučera, 2013). Typickými ekosystémy, kde se mor nachází jsou vřesoviště, jehličnaté lesy, rašeliniště a alpské louky. Většinou jsou to místa s malou produktivitou, biodiverzitou a velmi pomalou humifikací. Obvyklým půdním typem jsou podzoly (Ponge, 2003).

Další formou je **moder**, který zaujímá přechodné postavení mezi morem a poslední formou humusu mulem. Stejně jako u předchozí formy se v moderu akumuluje dobře humifikovaný organický materiál na povrchu půdy. V této formě se, ale vyskytuje více půdní fauny a je zde dominantní zoogenní dekompozice. Moder bývá vyvinutý a

tvořený částečně rozloženými rostlinnými zbytky, které mají nesoudržnou strukturu. Moder vzniká v příznivějších klimatických a půdních podmínkách, než je tomu u moru, a to jak pod jehličnatými, tak pod listnatými porosty (Vavříček et Kučera, 2013). Mezi dřeviny vytvářející moder patří duby (*Quercus spp.*) a buky (*Fagus spp.*) (Neirynek et al., 2000). Moder se vyskytuje hlavně v listnatých a jehličnatých lesích chudých na bylinné patro. Ve společenstvech se střední produktivitou a biodiverzitou. Humifikace je zde pomalá a nejčastějšími půdními typy jsou šedo-hnědé podzolové půdy (Ponge, 2003).

Poslední formou je **mul** vznikající za velmi příznivých podmínek pro rozklad a transformaci organických zbytků. Tvoří se pod listnatými nebo smíšenými porosty, hlavně v mírném až teplém klimatu, na půdách dobře zásobených živinami, propustných, na povrchu čerstvě vlhkých až vlhkých. Mul je charakteristický dobře vyvinutým humózním horizontem, nad kterým může ležet horizont opadanky. Organická hmota je do humózního horizontu vpravována činností půdních organismů, obzvláště žížal. Důsledkem velmi intenzivní činnosti zooedafonu a bakterií je rychlý rozklad organické hmoty (Vavříček et Kučera, 2013). Mezi dřeviny, jejichž listový opad se přetváří na mull jsou javory (*Acer spp.*), lípy (*Tilia spp.*) a jasany (*Fraxinus spp.*) (Neirynek et al., 2000). Mull se vyskytuje především na trávnících a v listnatých lesích s bohatým bylinným patrem. V těchto společenstvech je vysoká biodiverzita a produktivita. K humifikaci dochází rychle a hlavním půdním typem jsou hnědozemě (Ponge, 2003).

## **Rychlost rozkladu**

Rychlost rozkladu listového opadu závisí na třech faktorech (Jonsson et Wardle, 2008):

- na klimatu v širším regionálním měřítku, přičemž teplejší a vlhčí podnebí vede k rychlejšímu rozkladu
- na kvalitě listového opadu, protože opad s vyšším obsahem dusíku se rozkládá rychleji
- na charakteru a početnosti organismů rozkládajících listový opad

Při rozkladu se liší množství živin v listovém opadu různých druhů dřevin. Liší se také rychlost uvolňování jednotlivých živin, přičemž závisí na druhu dřeviny, z které

opad pochází a zároveň se jednotlivé prvky uvolňují různou rychlostí (Jacob et al., 2009). Ve studii Jacob a kolektiv (2009) uvádějí, že nejrychleji se rozkládá smíšený listový opad, což bylo zdůvodněno vyšší početností žížal, lepší kvalitou opadu a zvýšenou hodnotou pH půdy. Větší rychlost rozkladu smíšeného listového opadu může být způsobena bezobratlými, kteří se žíví opadem a vyhledávají nutričně rozmanitější stravu (Hättenschwiler et Gasser, 2005).

### **Druhová bohatost dřevin**

Bylo provedeno mnoho studií týkajících se druhové bohatosti dřevin a jejich vlivu na rychlost rozkladu. Vyplynulo z nich, že s rostoucím počtem druhů stromů roste i rychlost s jakou se jejich listový opad rozkládá (Jacob et al., 2009). Avšak zvyšování druhové bohatosti nemusí mít vliv na rychlost rozkladu, pokud se jedná o druhy se stejnou kvalitou listového opadu. Naopak pokud se jedná o listový opad z různých druhů dřevin, který má zároveň odlišné chemické složení, pak způsobí vyšší druhová bohatost rostlin zvýšení rozmanitosti složek vyskytujících se v listovém opadu a ve svrchní vrstvě lesní půdy (Jacob et al., 2009). Ve smíšených porostech se z listového opadu rychleji uvolňují některé z živin (draslík, hořčík) oproti opadu z jednoho druhu dřeviny (Jacob et al., 2009).

### **Půdní fauna**

Půdní fauna hraje zásadní roli při regulaci dekompozičních procesů. V případě, že je saprofágní makrofauna (například žížaly a mnohonožky) početná, tak má zásadní vliv na rozklad listového opadu prostřednictvím fragmentace, trávení a transportu spadaného listí (Lavelle et Spain, 2001).

Druhové složení dřevin, z nichž listový opad pochází, ovlivňuje přítomnost půdní fauny. Listový opad, který je bohatý na dusík a zároveň chudý na uhlík, je vyhledávaný půdní faunou (Jacob et al., 2009). Podle studie Riutta et al. (2012) je největší vliv půdní fauny na rozklad rekalciitrátního listového opadu (obtěžně rozložitelného), jako mají dub zimní a buk lesní (Slade et Riutta, 2012). I na ostatní druhy působí půdní fauna, ale ovlivňuje je méně (Riutta et al., 2012).

Kvalita listového opadu je určující pro výskyt, množství a diverzitu mikrobiálních organismů, kteří listový opad rozkládají. Kvalita listového opadu také určuje rychlost rozkladu tohoto organického materiálu (Strickland et al., 2009).

Půdní makrofaunu mohou přímo i nepřímo ovlivňovat klimatické faktory jako měnící se teplota, srážky a množství CO<sub>2</sub> v atmosféře, přičemž se předpokládá jejich změna v mnoha ekosystémech mírného pásma. Tato změna může ovlivnit rychlost rozkladu a uvolňování živin, jejich množství nebo mineralizaci uhlíku (Aerts, 2006).

V mnoha studiích byla zjištěna souvislost mezi početností žížal a kvalitou listového opadu. Čím bohatší byl listový opad na vápník, tím větší byla početnost žížal (Hättenschwiler et Gasser, 2005). Jedna ze studií potvrdila toto zjištění u nejběžnějšího druhu žížaly v České republice. Žížala obecná, konkrétně její početnost, také pozitivně reaguje na množství vápníku v listovém opadu (Reich et al., 2005; Hobbie et al., 2006). Zároveň velká početnost žížal souvisela s rychlejším rozkladem listového opadu. Vyšší aktivita žížal může způsobit změnu v pórovitosti půdy (Neiryneck et al., 2000).

### **Mykorhizní houby**

V lesních ekosystémech jsou ektomykorhizní houby důležitým faktorem ovlivňujícím půdní biogeochemické cykly a růst rostlin (Smith et Read, 2008). Druhové složení lesa a složení listového opadu může změnit poměr hub a bakterií v lesní půdě, protože houby a bakterie preferují jinak kvalitní listový opad, který rozkládají (Thiet et al., 2006).

### **Tradiční způsoby hospodaření v lesích**

Po tisíce let byly evropské listnaté lesy obhospodařovány mnoha různými způsoby (Rackham, 2003; Bürgi et al., 2013; Glatzel, 1991). Do 18. století byl hlavní lesní produkt palivové dříví získávané z pařezin. V menší míře byly v lesích těženy plně vzrostlé stromy, které byly používány jako stavební dřevo. Lesy však neposkytovaly pouze dřevo. Sekala se zde bylinná a travinná vegetace a následně se z ní sušilo seno. Pásl se zde dobytek především ovce a kozy, ale také se do lesa vyháněla prasata, aby se živila bukvicemi nebo žaludy. Lidé zde sbíraly houby, lesní plody a ořechy, také lovili zvěř. Také byl v lesích shrabáván listový opad. Velká rozmanitost ve způsobech využití lesa vedla k heterogenitě podmínek v lesním porostu. Les býval řídký, a proto pronikalo velké množství světla do nižších lesních pater, což podporovalo vegetaci podrostu.

## Hrabání listového opadu

Hrabání odpadu bylo historicky běžnou praxí v evropských lesích (Bürgi, 1999; Glatzel, 1991). Hraběmi se odebírala biomasa spadáných listů z lesní půdy. Takto získaný materiál se využíval jako podestýlka pro hospodářská zvířata. Poté co byl opad promíchán s močí a exkrementy zvířat byl využit jako hnojivo na pole (Glatzel, 1991). Tím docházelo k opakovanému a dlouhotrvajícímu odběru živin z lesních ekosystémů. Byl to velmi silný vliv na koloběh živin v lesích a vzhledem k tomu, že probíhal po staletí, tak se na něj řada lesních druhů přizpůsobila a jeho následky jsou v lesích i v současnosti (Gimmi et al., 2013). Nakonec bylo hrabání listového opadu zakázáno, protože docházelo k snižování úrodnosti půdy, což vedlo k snížení produktivity lesa. Listový opad byl na farmách postupně nahrazen slámou, a proto bylo od hrabání steliva úplně upuštěno (Bürgi, 1999). Historie většiny forem tradičního obhospodařování je obtížné posoudit pro nedostatek písemných dokladů a stejně je to i pro hrabání listového opadu. Nicméně se podařilo zjistit, že bylo toto hospodaření rozšířeno po celé Evropě (v Německu, ve Francii, ve Švýcarsku, v České republice i na Slovensku) (Bürgi et Gimmi 2007; Gimmi et al., 2013; Hofmeister et al., 2008) a pravděpodobně to bylo vedle těžby dřeva nejrozšířenější využití lesa (Leuschner et Ellenberg, 2017). Opad byl shrabáván listový opad z listnatých i jehličnatých stromů, například ze smrku (*Picea abies*), borovice (*Pinus sylvestris*), buku (*Fagus sylvatica*) a dubu (*Quercus petraea*) (Hofmeister et al., 2008).

Experimentálně bylo prokázáno, že dlouhodobé hrabání listového opadu ochuzuje horní vrstvy půdy o živiny, zejména dusík a fosfor (Glatzel, 1991; Dzwonko et Gawroński 2002). Kromě dusíku hrabání snižuje i obsah vápníku, hořčíku a draslíku (Hofmeister et al., 2008; Doudová et al., 2022). Hrabání v lesích muselo mít významný dopad na lesní ekosystémy z hlediska odběru živin v porovnání s těžbou dřeva, protože dřevo je z většiny složené z uhlíku, zatímco listy obsahují velké množství dusíku a dalších živin (Bruckman, 2013). I v současné době můžeme pozorovat následky hrabání listového opadu, které probíhalo v minulém století a už se dlouhou dobu nepraktikuje. Následky se týkají druhové diverzity a složení rostlinných společenstev, biogeochemických cyklů i vlastností půdy (Gimmi et al., 2013). Předpokládá se, že následky odstraňování listového opadu budou ovlivňovat funkce a procesy v lesním ekosystému desítky let (Perring et al., 2015).



Bylo experimentálně zjištěno, že odstraňování listového opadu může sloužit jako management chráněných území. Pomocí něho by bylo možné zpomalit současné sukcesní trendy, při nichž dochází k přeměně acidofilních a na živiny chudých lesů na mezofilní lesy (Dzwonko et Gawroński, 2002). Tyto výsledky inspirovaly nápady, jak využít hrabání odpadu jako nástroj pro obnovu narušených ekosystémů a ochranu ohrožených druhů (Bürgi et Gimmi, 2007). Znovu zavedení tohoto kdysi tradičního obhospodařování by bylo nejlepší pro zachování druhové bohatosti oligotrofních lesů, které jsou ohrožené nadbytečným přísunem živin.

### **Změny podmínek v lesích**

Emise dusíku a síry se v druhé polovině 20. století výrazně zvýšily, což způsobilo jejich nadměrné ukládání v ekosystémech (Bouwman et al., 2002). Obohacování dusíkem má širokou řadu škodlivých účinků na přírodní a přírodě blízké ekosystémy, včetně narušení obsahu živin v půdě. To může způsobit zvýšenou náchylnost k parazitům (zejména v lesích), zvýšené emise dusíkatých skleníkových plynů z půdy a zvýšené uvolňování dusičnanů do podzemních vod. V 70. letech 20. století byla zvýšená depozice síry považována za hlavní environmentální problém. Způsobující okyselování půdy, změny v nasycení bází a kationtové výměnné kapacitě v půdě (Bouwman et al., 2002).

Významné změny druhového složení rostlin v reakci na chronickou depozici N byly zjištěny zejména v místech, kde je dusík limitující makroživinou (Diekmann et Dupré, 1997; Bobbink et al., 2003). Přebytek dusíku je tedy považován za velkou hrozbu pro biologickou rozmanitost, zejména protože se předpokládá celosvětový nárůst jeho emisí (Bouwman et al., 2002; Gilliam 2006; Phoenix et al., 2006).

Rozsah a povaha změn v lesní vegetaci bylinného patra v důsledku eutrofizace a acidifikace silně závisí na půdních vlastnostech, jako jsou hodnota pH, stav živin a dostupnost vody (Bobbink et al., 2003).

## Realokace živin

Realokace nebo také resorpce živin z listů je fyziologický proces, při kterém jsou živiny přemisťovány ze stárnoucích listů do jiných rostlinných pletiv (Aerts, 1996). Resorpce může probíhat i z jiných částí rostlin, například z jejich kořenů. Nicméně množství realokovaných živin z těchto částí je menší než množství realokované z listů (Brant et Chen, 2015). Resorpce je důležitá strategie rostlin, díky níž si rostliny zachovávají živiny. Resorpce umožňuje jejich opětovné využití, a tím snižuje závislost rostlin na získávání živin z okolí (Aerts et Chapin, 2000). Pomocí regulace resorpce jednotlivých živin a jejich množství se mohou rostliny přizpůsobovat změnám prostředí (Yan et al., 2018). Tato strategie se liší u různých rostlinných skupin a stejně tak je tomu i u různých druhů rostlin (Vitousek, 1982; Brant et Chen, 2015).

Vzhledem k tomu, že je resorpce jednotlivých živin variabilní i u jedinců či populací jednoho druhu rostlin a může se lišit i u jedné rostliny, pokud je zkoumána po více let, tak byly zavedeny termíny potencionální a realizovaná resorpce. Potencionální resorpce je maximální biochemicky dosažitelné množství resorpce, které je teoreticky dosaženo za optimálních podmínek. Realizovaná resorpce je maximální možná resorpce, které je skutečně možné dosáhnout v daném roce (Killingbeck et al., 1990).

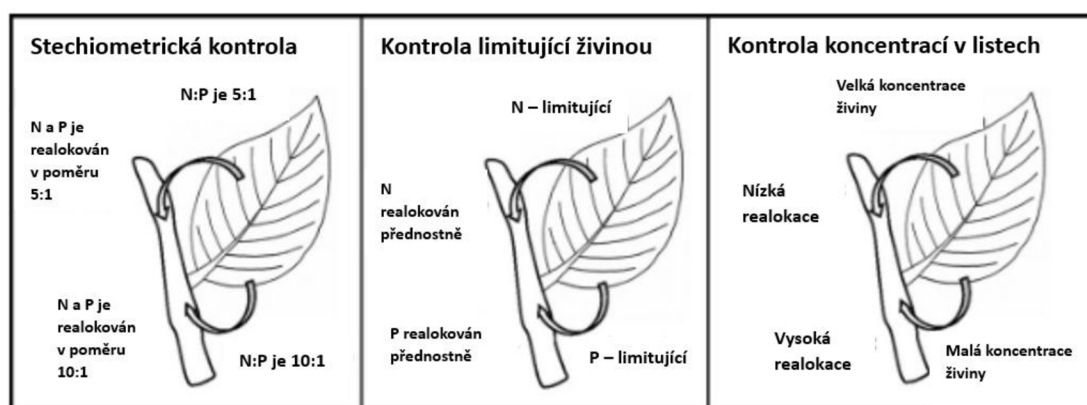
Studium realokace je důležité pro pochopení principů, pomocí nichž rostliny využívají a recyklují živiny. Zatím je však stále neznámé, jak resorpci rostliny kontrolují. Provedené studie naznačují, že se jedná o minimálně tři typy strategií resorpce živin (Chen et al., 2021):

- Stechiometrická kontrola
- Kontrola skrze limitující živinu
- Kontrola pomocí koncentrace živin v listech

Stále je třeba zkoumat, které strategie jsou v daných podmínkách využity, a zda je možné použít více strategií najednou (Chen et al., 2021).

Stechiometrická kontrola realokace určuje poměr realokovaných živin z listů, který je stejný jako poměr živin v listech. Bylo zjištěno, že pokud je v listu poměr dusík : fosfor roven 5:1, pak bude dusík a fosfor realokován ve stejném poměru 5:1 (Chen et

al., 2021). Kontrola skrze limitující živinu znamená, že rostlina bude přednostně resorbovat ze stárnoucích listů živinu, která je pro ni v danou chvíli limitující. Například pokud bude pro rostlinu limitující dusík, pak bude resorbovat více dusíku než fosforu. V opačném případě, kdy je limitující fosfor bude při resorpci upřednostňovat tento prvek před dusíkem (Chen et al., 2021). Při kontrole pomocí koncentrace živin v listech bylo pozorováno, že pokud je v listu velká koncentrace živiny, pak je realokace menší a zároveň to oplatí i opačně z listů s malým množstvím živiny je vysoká resorpce této živiny (Chen et al., 2021).



Obrázek 1 Typy kontroly realokace živin (Chen et al., 2021)

Také stále není zjištěno, jakým mechanismem je v rostlině stanoveno, kterou živinu je třeba realokovat a jak je určeno množství živin, které je třeba přesunout ze stárnoucích listů (Chen et al., 2021). Pokud by však byly v rostlinách více využívány strategie kontroly resorpce skrze limitující živinu, anebo pomocí koncentrace živin v listech, pak by mohly rostliny mít lepší adaptační schopnost na měnící se podmínky prostředí a stres (Rennenberg et Schmidt, 2010).

Pokud nebude realokace řádně prozkoumána, pak nebudeme schopni zcela pochopit hospodaření rostlin se živinami a zásadně to ovlivní naši schopnost předvídat reakce rostlin na změny prostředí (Aerts, 1996; Yan et al., 2018).

Realokace živin se obecně hodnotí pomocí dvou ukazatelů: účinnosti resorpce živin (*resorption efficiency*) a schopnosti resorpce živin (*resorption proficiency*). Účinnost resorpce je definována jako procento, o které se sníží obsah živin v odumřelých listech v porovnání se zelenými listy. Schopnost resorpce je definována jako konečný obsah nebo koncentrace živin v odumřelých listech (Killingbeck, 1996). První z nich se

zaměřuje na podíl resorbovaných listových živin a z druhého lze zjistit množství živin, o které rostlina přijde formou listového opadu a které jsou následně uvolněno do okolního prostředí (Killingbeck, 1996).

### **Faktory ovlivňující realokaci živin**

- **Půdní podmínky**

Podle výzkumu Yan et al. (2018) půdní podmínky limitují resorpci živin. Rostliny reagují na množství živin v půdě a mění účinnost přesunu živin ze starých listů do nových listů nebo zásobních orgánů. Pokud rostliny rostou na stanovištích bohatých na živiny, tak by měly mít nízkou účinnost resorpce živin. Jejich listový opad pak je kvalitnější s větším obsahem živin, což následně generuje zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou. Naopak rostliny rostoucí na stanovištích s malým množstvím živin vytvářejí méně kvalitní listový opad, protože mají vyšší účinnost resorpce. Do půdy se nakonec vrátí méně živin a vytvoří to opět zpětnou vazbu mezi rostlinou a neúrodnou půdou, která není listovým opadem obohacována, tolik jako je tomu u půd bohatých na živiny (Aerts, 1997). To potvrzuje i celosvětová analýza pokusů s hnojením, která ukázala, že zvýšená úrodnost půdy snižuje účinnost resorpce dusíku i fosforu (Yuan et Chen, 2015). Pokud se změní množství pouze dusíku, tak to negativně ovlivní resorpci fosforu a draslíku (Goodman et al., 2014), což by mohl být problém vzhledem k tomu, že primární přísun dusíku do ekosystémů je skrze atmosférickou depozici (Aerts et Chapin, 2000), která se neustále zvyšuje (Kanaikou et al., 2016).

- **Klimatické podmínky**

Podle studie Yan et al. (2018) limitují i klimatické podmínky resorpci živin. Pro popis klimatu byla použita zemská šířka, průměrná roční teplota a průměrný roční úhrn srážek. S rostoucí zeměpisnou šířkou roste i množství realokovaných živin (Yan et al., 2018; Vergutz et al., 2012). S rostoucí průměrnou roční teplotou a rostoucím průměrným ročním úhrnem srážek se snižovalo množství realokovaných živin (Yan et al., 2018). Závislost resorpce živin na klimatu se může lišit pro jednotlivé prvky (Yuan et Chen, 2009; Vergutz et al., 2012). Ve studii Yuana a Chena (2009) zjistili rozpor s některými jinými studiemi. Resorpce dusíku je podle nich závislá jak na průměrné roční teplotě, tak na průměrném úhrnu ročních srážek. Zatímco resorpce u fosforu reagovala na tyto faktory opačně (Yuan et Chen, 2009).

Teplota a srážky mají signifikantní vliv na realokaci dusíku a fosforu (Prieto et Querejeta, 2020). Reakce realokace na oteplování a sušší klima je u ostatních mikroživin a makroživin málo prozkoumaná.

Celkově lze říci, že ve více studiích se uvádí negativní vztah mezi průměrnými teplotami, průměrnými srážkami a realokací fosforu a dusíku. Zeměpisná šířka však pozitivně ovlivňuje realokaci fosforu i dusíku (Yan et al., 2018; Yuan et Chen, 2009; Prieto et Querejeta, 2019; Vergutz et al., 2012).

- **Vegetace**

Podle studie Yuan et al. (2005), která se zabývala resorpcí dusíku ze starých listů, schopnost rostliny realokovat dusík závisí na tom, do jaké funkční skupiny rostlina náleží. Rostliny byly rozděleny na stromy, keře, byliny, traviny a rostliny schopné fixovat vzdušný dusík. Zkoumaná efektivita realokace dusíku byla největší u bylin, poté u keřů, stromů a travin, nejmenší byla u rostlin schopných fixovat dusík (Yuan et al., 2005). Podle pozdější studie realokace dusíku byla signifikantně nejefektivnější u keřů stejně jako realokace fosforu, nicméně tento výsledek týkající se fosforu již nebyl signifikantní (Yan et al., 2018).

Další studie také rozdělila dřeviny na stromy a keře. Kromě toho je také rozdělila na listnaté dřeviny a jehličnaté dřeviny. Výsledkem opět bylo, že keře mají lepší schopnost resorpce živin z listů, než mají stromy. Listnaté dřeviny mají menší schopnost realokovat živiny oproti jehličnatým dřevinám (Yuan et al., 2005).

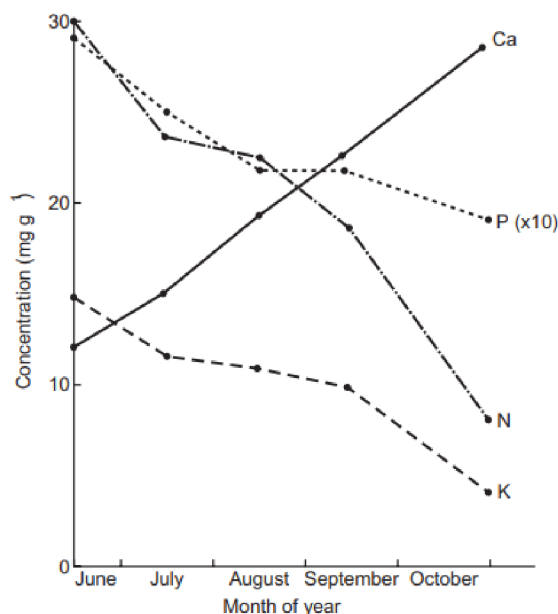
## **Dopady realokace**

Realokace živin je klíčovou složkou strategií efektivního hospodaření rostlin s živinami, a tím i produktivity a koloběhu prvků v ekosystémech (Sokolov et al., 2008). Realokace také ovlivňuje mnoho, ne-li většinu, ekosystémových procesů, včetně koloběhu uhlíku (Aerts and Chapin, 2000). Dále působí na schopnost rostlin znovu využít živiny, které se nachází v listovém opadu, pomocí změn v kvalitě listového opadu, rostliny také mohou ovlivnit vzájemně svoji kompetici (Yuan et al., 2005).

## Realokace jednotlivých prvků

Realokované mohou být z odumírajících listů nejrůznější živiny (např. dusík, fosfor, uhlík, vápník, draslík, hořčík) (Prieto et Querejeta, 2019; Vergutz et al., 2012; Fitter et Hay, 1981). Nejčastěji však bývá zkoumána realokace fosforu a dusíku (Yan et al., 2018; Yuan et al., 2005; Wright et Westboy, 2003). Méně často bývají v souvislosti s realokací zkoumány vzácnější mikrobiogenní prvky (např. zinek, mangan, měď, železo) (Du et al., 2021).

Dusík a fosfor jsou klíčové živiny pro růst rostlin a jejich resorpce má významný vliv na koloběhy těchto prvků v ekosystémech. Proto se soustředí většina studií právě na výzkum resorpce těchto živin (Brant et Chen, 2015). Často jsou vytvářeny statistické modely pro tyto procesy, v nichž se obecně uvádí, že je realokováno 50 % dusíku a fosforu. Mohlo by však být realokováno i větší procento těchto prvků a to 62–64 %. U ostatních prvků bývá odhadované procento nižší: vápník – 11 %, uhlík – 23 %, hořčík 29 %. Jedinou výjimkou je draslík, který měl nejvyšší odhadovanou realokaci 70 %. Uvedené hodnoty platí pro všechny terestrické rostliny (Vergutz et al., 2012; Brant et Chen, 2015). Autoři Fitter et Hay uvádějí podobné údaje až na to, že vápník podle nich u většiny rostlin není realokován, nýbrž je transportován do listů (Fitter et Hay, 1981).



Graf realokace živin v průběhu roku (Fitter et Hay, 1981)

## **Globální změna klimatu**

Vzhledem k tomu, že realokace živin hraje významnou roli v produkci a globálním koloběhu uhlíku (Chen et al., 2021), je nutné se jí zabývat, a to i v souvislosti se změnou klimatu. Globální oteplování a související změny srážek pravděpodobně ovlivní dostupnost živin v půdě, a tím změní, jak budou rostliny hospodařit s živinami v suchozemských ekosystémech. Dostupnost půdních živin je primárním faktorem určujícím druhové složení rostlinných společenstev a zároveň platí, že rostliny mají druhově specifický vliv na dostupnost živin v půdě. Tyto zákonitosti vztahu rostlin a půdy jsou založeny na kompromisech mezi využíváním živin a růstem rostlin (Ordoñez et al., 2009). V měnícím se prostředí může dojít ke změně interakcí mezi rostlinami a půdou, což vede k posunu v hospodaření rostlin s živinami (Ordoñez et al., 2009).

Zvětšené množství resorbovaných živin by mohlo rostlinám pomoci přežít a přizpůsobit se stresovým podmínkám (Aerts et Chapin, 2000), které budou vzhledem ke globální změně klimatu pravděpodobně stále častější.

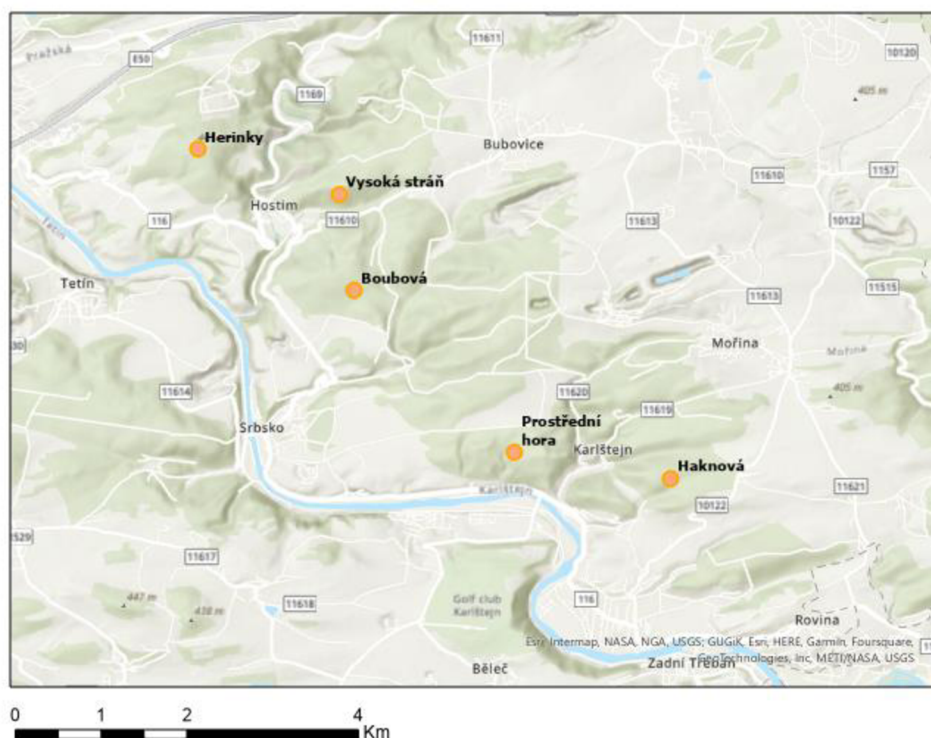
Rozdíly v množství resorbovaných živin by také mohly působit na biogeochemický koloběh prostřednictvím vlivu na kvalitu listového opadu, který ovlivňuje svým rozkladem dostupnost živin v půdě (Aerts, 1997).

Lidské aktivity urychlují globální depozici dusíku a zvýšená dostupnost dusíku může změnit stechiometrickou rovnováhu živin a následně pozměnit absorpci živin rostlinami (Liu et al., 2021). V posledních desetiletích se dvojnásobně zvýšilo uvolňované množství volného dusíku skrze spalování fosilních paliv a používání hnojiv (Bobbink et al., 2010). Hnojením fosforem a dusíkem se zvětší obsah dusíku a fosforu v listech, ale sníží se účinnost jejich realokace v rostlině. Takže by se dalo říci, že i když rostlina získá více živin z půdy, tak zároveň více ztratí skrz listový opad (Yuan et Chen, 2015).

# Popis území

## Lokalizace

Výzkum probíhal ve smíšených, především listnatých, lesích v okrese Beroun, kde byly odebrány vzorky listů z 11 listnatých dřevin na následné analýzy. Vzorky byly odebírány z pěti lokalit: Herinky, Vysoká Stráň, Boubová, Prostřední hora a Haknová. Všechny lokality jsou součástí Chráněné krajinné oblasti Český kras, Národní přírodní rezervace Karlštejn a Evropsky významné lokality Karlštejn – Koda.



Obrázek 2 Mapa znázorňující lokality, ze kterých se odebíraly vzorky, měřítko 1: 50 000

## Vývoj lesních porostů

Lesy v CHKO Český kras a jejím okolí byly postupně převáděny z nízkého lesa na střední les, a nakonec se z nich stal les vysoký. Tento proces byl pozvolný a trval několik století. První historické doklady o těžbě a obhospodařování lesů v této oblasti se dochovaly ze 14. století. Detailnější záznamy o tom, jak se hospodařilo v místních lesích, byly součástí dokumentů z 18. století. V té době převažovaly listnaté lesy obhospodařované formou pařezin, ve kterých se nacházely výstavky většinou borovicové. Jednalo se tedy převážně o nízký les. Vysokokmenný les zde v tomto



období již nebyl, protože byl ve velké míře rychle vytěžen v průběhu dřívějšího pronájmu lesních pozemků v Karlštejnském paství (Dörner et Müllerová, 2014).

Na počátku 19. století byl zdokumentován stav karlštejnských lesů Jakubem Schmidtem, který popsal jejich stav jako žalostný. Starší porosty byly složeny převážně z listnatých dřevin (buků, dubů a habrů) a v menším množství z jehličnatých dřevin (smrků a jedlí). Zatímco mladší porosty byly složeny pouze z listnatých dřevin (bříz, osik, javorů a lísek).

Po popisu stavu lesů se začalo s postupnou změnou ve formě obhospodařování. Opouštělo se od pařezení a les se ponechal vývoji směrem k lesu vysokému. Tím se měla zlepšit hospodářská kvalita lesů. V tomto období se vysoký les rozkládal na 1/6 území, na němž rostly hlavně borovice, jedle a smrky, a zbylý les byl stále obhospodařován jako les nízký (Dörner et Müllerová, 2014). V druhé polovině 19. století došlo v další části území na vybraných vhodných lokalitách opět ke změně na vysoký les. Především z důvodu malé poptávky po palivovém dříví, ale také kvůli zvyšující se poptávce po stavebním dřeví (Dörner et Müllerová, 2014).

Například lokalita Vysoká stráň tehdy spadala pod Zámecký revír, který měl velmi špatný stav způsobený nadměrnou těžbou dřeva a nedostatečným vylepšováním porostu v pařezinách. Druhové složení zde po celé 19. století zůstalo podobné. Dominoval dub, buk a habr. Dalšími dřevinami, které se zde vyskytovaly, byly břízy, osiky a lípy. Z jehličnatých dřevin zde rostly borovice a modřiny (Dörner et Müllerová, 2014).

Dalším příkladem může být lokalita Haknová, která spadala pod revír Mořinka, kde bylo množství vysokého lesa ještě o něco menší a tento druh obhospodařování se používal na 1/7 území. Zbylé území se stále pařezilo, rostly zde: duby, habry, břízy, lípy a javory. Také zde byly vmíseny roztroušeně borovice a modřiny. Nejvzácněji se zde vyskytovaly lísky a jeřabiny.

Na konci 19. století byly lesy v okolí Karlštejnu rozděleny do čtyř hospodářských skupin: chráněný les (8 %), les vysokokmenný (17 %), nízký les (46 %) a také výmladkový les. V této době bylo poprvé zmíněno, že zdejší lesy mají i jinou než hospodářskou funkci, tedy, že mají ochrannou a krajnotvornou funkci. Jednalo se o první snahu chránit lesy v oblasti Českého krasu (Dörner et Müllerová, 2014). Stále

pokračoval trend v přeměně pařezin na vysoký les a navíc zrychloval. Již v roce 1922 tvořil vysoký les skoro polovinu porostu. Zároveň došlo na počátku 20. století k zásahu do druhové skladby lesů a začalo se pěstovat výrazně více jehličnatých dřevin. Bylo plánováno převést zbylý nízký les na vysokokmenný jehličnatý les s dominancí smrku. Nakonec se od plánů ustoupilo a postupně vznikl vysoký smíšený les. Změny druhové skladby probíhaly velmi rychle a už v roce 1936 byl smrk stejně hojný jako doposud dominující dub. Obě dřeviny tak tvořily 2/3 všech dřevin v karlštejských lesích, přičemž smrk se rozšířil na úkor buku (Dörner et Müllerová, 2014).

Od konce 2. světové války převod pařezin na vysoký les neustále zrychloval. Na konci 20. století byl vysoký les na 90% území a na zbylých 10 % byl dvouetážový porost. Došlo také k další změně druhového složení, zastoupení jehličnanů bylo 7 %. Vyskytovaly se zde smrky, borovice a výjimečně douglasky. Opět zde dominovaly duby. Dalšími listnatými dřevinami v podstatném zastoupení byly habr, buk a lípa (Dörner et Müllerová, 2014). Změny, které proběhly v minulosti, a to především v 19. a 20. století měly negativní následky na lesní ekosystém a způsobily úbytek velkého počtu vzácných i ohrožených druhů rostlin i živočichů. Z tohoto důvodu v současnosti v CHKO Český kras, stejně jako na jiných lokalitách v České republice i ve světě, probíhají pokusy o obnovení pařezin a mění se tedy i druhové složení lesů.

Druhové složení	1805	1864	1936	2008
dub	26,5%	22,6%	30,6%	20,1%
habr	20,2%	neuváděn*)	20,1%	16,2%
buk	14,9%	22,1%*	4,1%	12,1%
bříza	10,4%	14,3%	N/A	6,6%
osika	9,3%	11,8%	N/A	pod 1%
lípa	8,8%	10,0%	4,4%	13,0%
borovice lesní	5,6%	9,3%	2,3%	1,6%
borovice černá	-	-	4,4%	2,9%
javor	1,7%	1,9%	N/A	7,2%
líška	1,4%	-	N/A	-
jedle	0,5%	-	pod 1%	0,5%
modřín	0,4%	2,3%	pod 1%	4,4%
smrk	0,3%	0,2%	31,2%	3,8%
jasan	-	4,2%	N/A	7,6%
jilm	-	1,0%	N/A	-
akát	-	-	-	2,2%

Tabulka 1 Procentuální zastoupení jednotlivých druhů dřevin za více než 200 let. N/A znamená, že data nebyla dostupná. (Dörner & Müllerová, 2014)

Z tabulky lze vyčíst, že se procentuální zastoupení některých dřevin za více než 200 let změnilo. Největší změna proběhla mezi lety 1936 a 2008, kdy ubylo smrku, dubu, buku a habru. Zatímco přibylo lípy, javoru a jasanu. Na začátku tohoto období bylo postupně ukončeno tradiční hospodaření v lesích, a tak zůstala pouze těžba lesních porostů.

### **Současné druhové složení lesních porostů v CHKO Český kras**

Současná druhová skladba lesních porostů je tvořena především duby ze 40,2 %, konkrétně dubem zimním (*Quercus petraea*), dubem pýřitým (*Quercus pubescens*) a výjimečně dubem letním (*Quercus rubra*). Dále se zde z listnatých dřevin vyskytuje habr obecný (*Carpinus betulus*) se zastoupením 13,3 %, buk lesní (*Fagus sylvatica*) s 8,3 %, lípy (*Tilia spp.*) s 5,6 %, jasan (*Fraxinus sp.*) s 3,4 % a javory (*Acer spp.*) s 2,6 %. Zastoupení ostatních listnatých dřevin nedosahuje jednotlivě více jak 1 %. Výjimku tvoří pouze trnovník akát (*Robinia pseudoacacia*), který má zastoupení 1,9 %. Zastoupení jehličnatých dřevin je 21,9 %. Z toho smrk ztepilý (*Picea abies*) zaujímá 6,27 %, borovice lesní (*Pinus sylvestris*) 6,7 %, borovice černá (*Pinus nigra*) 5,1 %, modřín opadavý (*Larix decidua*) 3,3 % a jedle bělokorá (*Abies alba*) 0,4 %.

### **Geologie a pedologie**

Z geologického pohledu jsou studované lokality stejně jako celý Český kras součástí geologické jednotky Barrandienu spadající do soustavy Českého masivu. Geologický podklad území chráněné krajinné oblasti Český kras tvoří zejména vápencová souvrství, která nazýváme Pražská pánev. Oblast Pražské pánve sahá od Prahy až po území jižně od Berouna. Nejstarší horninovou vrstvou jsou sedimenty předprvohorního moře: břidlice, slepence, prachovce a vulkanické horniny. Tyto horniny tvoří podklad, na kterém se nachází vrstva mladších sedimentů (Chlupáč, 2011).

Geomorfologicky náleží většina území chráněné krajinné oblasti Český kras Hořovické pahorkatině, ale severovýchodní část je součástí Pražské plošiny (Šamonil, 2007). Typ reliéfu, který zde převažuje, je mírně zvlněná pahorkatina, která se skládá z rozsáhlé plošiny převyšované zaoblenými vrchy a kratšími hřbety. Zároveň je však

plošina protnuta kaňonovitým údolím Berounky. Převládajícím půdním typem jsou litosoly a kambizoly (Culek et al., 2013; Douša et al., 2017).

### **Klimatické podmínky**

Studované lokality stejně jako celý Karlštejnský bioregion spadají do mírně teplé oblasti MT11 (dle Quitta). Podnebí je zde mírně teplé až teplé. Celá oblast se nachází ve srážkovém stínu. Převládá zde západní proudění, které je ovlivňováno tvarem a směrem údolí (od jihozápadu k severovýchodu). V zimě je zde dostatek sněhových srážek. Sníh zde však rychle taje, a to hlavně na slunných místech. Území má teplé podnebí s ročními průměrnými teplotami od 7,7 °C do 9 °C. Podnebí je zde kvůli již zmíněnému srážkovému stínu suché až velmi suché. Rozsah srážek je od 500 mm do 550 mm. Nezanedbatelný vliv na vegetaci má i údolní teplotní inverze (Culek et al., 2013).

### **Biogeografie**

Všechny lokality, ze kterých byly odebrány vzorky, se nachází v Karlštejnském bioregionu patřícímu do Hercynské provincie. Karlštejnský bioregion se rozprostírá na jihozápadě středních Čech a zahrnuje převážnou část Hořovické pahorkatiny a také jižní část Pražské plošiny.

Z hlediska vegetace se zde vyskytuje mozaika teplomilných doubrav a dubohabřin, přičemž na jižních svazích se často nachází skalní stepi a na severních svazích suťové lesy a vápnomilné bučiny. Vegetační stupně jsou kolinní (pahorkatinný) až suprakolinní (kopcovinný). Území spadá do termofytika konkrétně do 8. okresu - Český kras (Culek et al., 2013).

## Popis zkoumaných dřevin

### **Javor babyka** (*Acer campestre*) – čeleď javorovité (*Aceraceae*)

Strom dorůstající 15 m, vzácně až 20 m, řídkěji roste ve formě keře. Vyskytuje se v teplomilných doubravách, křovinách, lesostepích a lesních lemech. Roste převážně na minerálně bohatších půdách (Bělohlávková et Slavík, 1997). Javor mléč je z hlediska kvality listového opadu a konkrétních obsahů živin málo prozkoumaný. Ve studii Maes et al. (2019) byly rozčleněny dřeviny podle skóre kvality opadu (dále LQ skóre), které nabývalo hodnot 1 až 5, přičemž 1 znamenala pomalý rozklad opadu a 5 velmi rychlý rozklad opadu. Hodnoty LQ skóre byly převzaty ze zdroje Hermy (1985). V této studii bylo uvedeno, že LQ javoru babyky je 4, což znamená, že se jeho listový opad rozkládá rychle.

### **Javor mléč** (*Acer platanoides*) – čeleď javorovité (*Aceraceae*)

Strom o výšce 20-30 m s hustou širokou vejčitou až kulovitou korunou. Vyskytuje se převážně v roklinových a suťových lesích, ale i v mezofilních dubolipových hájích a květnatých bučinách. Roste v půdách minerálně bohatých, hlinitých a čerstvě vlhkých. Půdy, ve kterých roste, mají větší příměs skeletu (Bělohlávková et Slavík, 1997). Acidifikující vliv listového opadu javora mléče je střední až nízký. Nižší vliv má pouze lípa srdčitá, jasan ztepilý a habr obecný (Nordén, 1994; Augusto et al., 2002). Javor mléč byl ve studii Maes et al. (2019) hodnocen jako dřevina s LQ skóre 3, což znamená, že se jeho listový opad rozkládá středně rychle (Maes et al., 2019).

	C/N	N	P	K	Ca	Mg
Jacob et al., 2009	36,53	11,78	0,63	10,45	24,62	2,10
Hobbie et al., 2006	68,90	6,50	1,29	6,60	19,00	1,60

Tabulka 2 Množství živin zjištěné studiiemi v listovém opadu javoru mléče v mg/g

### **Javor klen** (*Acer pseudoplatanus*) – čeleď javorovité (*Aceraceae*)

Strom dorůstající 20-40 m s obvejčitou až válcovitou korunou v zápoji. Vyskytuje se převážně v suťových a roklinových lesích s půdami čerstvě vlhkými, humózními a na živinami bohatými. Tyto půdy jsou slabě kyselé až bazické (Bělohlávková et Slavík, 1997). Listový opad javoru kleny je dobře rozložitelný. LQ skóre na škále od 1 do 5 je 3. To znamená, že se rozkládá středně rychle (Maes et al., 2019). Rychlost rozkladu

ovlivňují a podporují především mikroorganismy a žížaly. Z tohoto opadu se tvoří humusová forma mull (Neiryneck et al., 2000).

	C/N	N	P	K	Ca	Mg
Jacob et al., 2009	36,40	11,72	0,47	7,30	30,15	3,17
Hobbie et al., 2006	49,10	9,40	1,16	6,90	21,80	1,60

Tabulka 3 Množství živin zjištěné studiiemi v listovém opadu javoru klenu v mg/g

### **Habr obecný** (*Carpinus betulus*) – čeleď habrovité (*Carpinaceae*)

Strom dorůstající 6-20 m. Vyskytuje se v teplých a mírně suchých oblastech. Roste hlavně v půdách hlinitých a humózních, ale i skeletovitých a kamenitých. U tohoto druhu jsou časté druhově nespecifické ektomykorhízy (Hejný et Salvík, 2003). Podle studie Kooijmann et Hernandez (2009) má listový opad habru vyšší obsah dusíku a nižší poměr ligninu:dusíku, proto ho upřednostňují ke konzumaci různé druhy žížal, tudíž listový opad habru většinou zmizí z lesní půdy do několika měsíců (Kooijmann et Hernandez, 2009). I další studie poukazují na vysokou rychlost rozkladu listového opadu habru, pokud budeme porovnávat pouze s dřevinami, které jsou uvedené v této práci, tak se rozkládá nejrychleji (Hobbie et al., 2006). Acidifikující vliv listového opadu habru je nízký. Nižší vliv má pouze lípa srdčitá a jasan ztepilý (Nordén, 1994; Augusto et al., 2002). Habr obecný je považován za dřevinu s rychle se rozkládajícím listovým opadem (Jacob et al., 2009), i když ve studii Maes et al. (2019) uvedly, že listový opad habru má LQ skóre 3 a rozkládá se středně rychle.

	C/N	N	P	K	Ca	Mg
Jacob et al., 2009	40,08	11,02	0,61	6,24	21,49	2,86
Hobbie et al., 2006	42,70	11,00	1,85	3,90	9,20	1,50

Tabulka 4 Množství živin zjištěné studiiemi v listovém opadu habru obecného v mg/g

### **Dřín obecný** (*Cornus mas*) – čeleď dřínovité (*Cornaceae*)

Rozkladitý keř nebo malý strom o výšce 2-6 m. Vyskytuje se na teplých křovinatých stráních, skalnatých svazích, v lesních pláštích, v lesostepních světlinách, prosvětlených suchých lesích, hlavně ve světlých šipákových doubravách a subxerofilních doubravách. Roste častěji na alkalických podkladech zejména na vápenitých půdách, které jsou mělké a vysychavé (Bělohlávková et Slavík, 1997). Podle současných dostupných zdrojů nebyl dřín obecný zkoumán v oblasti kvality listového opadu ani jeho rychlost rozkladu není známa. Pravděpodobně je to

způsobeno tím, že se vyskytuje ve většině lesích pouze jako keř a v malém množství. Dřín má nejvyšší skóre kvality opadu 5 indukující velice rychlý rozklad listového opadu (Maes et al., 2019).

#### **Buk lesní (*Fagus sylvatica*) – čeleď bukovité (*Fagaceae*)**

Statný strom dorůstající 35 až 40 m s kulatou bohatě větvenou a hustou korunou. Roste na čerstvě vlhkých dobře provzdušněných půdách, které jsou humózní a minerálně bohaté (hlavně na vápník). U tohoto druhu se často vyskytuje ektomykorhiza. Buk je specifický tím, jak ovlivňuje půdu bohatým listovým opadem a silným zástínem (Hejný et Slavík, 2003). V mnoha studiích bylo zjištěno, že se bukové listí rozkládá velmi pomalu (nejpomaleji ze všech druhů zkoumaných různými studiemi) (Slade et Riutta, 2012; Jacob et al., 2009; Jacob et al., 2010). Ve studii, která probíhala v bučinách v Německu, zjistili, že silnější vrstva listového opadu udržuje stálou vlhkost a teplotu, což je ideální pro půdní faunu. V bukovém opadu bylo zjištěno nižší pH, nižší množství biomasy mikroorganismů a vyšší početnost mezofauny oproti smíšenému listovému opadu (Jacob et al., 2009). Silnější vrstva listového opadu se tvoří, protože buk má tuhý opad s nízkou kvalitou, který se pomalu rozkládá (Jacob et al., 2010). LQ skóre buku je 1, což znamená, že patří do skupiny dřevin, jejichž opad se rozkládá nejpomaleji (Maes et al., 2019). Bylo také zjištěno, že existuje korelace mezi rychlostí rozkladu bukového listového opadu a početností stejnonožců (Jacob et al., 2009). Ve studii Koojimann et Hernandez (2009) bylo zjištěno, že listový opad buku je málo vyhledáván jako potrava mikroorganismy i makroorganismy, protože tyto organismy vyhledávají nutričně bohatší potravu. Hättenschwiler a Gasser (2005) zjistili, že rozklad relativně těžko rozložitelného listového opadu z druhů, jako je buk lesní, je urychlena, pokud jsou přítomny i jiné druhy. Nízká kvalita listového opadu u buku vede k tvorbě jiné formy humusu (moder) a také podporuje acidifikaci půdy (Ponge, 2003; Aubert et al., 2004) a v okolí buků je v půdě menší obsah výměnných bází (Nordén, 1994).

	C/N	N	P	K	Ca	Mg
Jacob et al., 2009	56,06	8,30	0,36	5,67	16,80	1,21
Hobbie et al., 2006	55,90	8,40	1,41	4,20	12,90	1,10

Tabulka 5 Množství živin zjištěné studiemi v listovém opadu buku lesního v mg/g



### **Jan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) – čeleď olivovníkovité (*Oleaceae*)**

Strom dorůstající 20-35 m s podlouhle vejčitou korunou, která je poměrně řídká. Vyskytuje se v lužních lesích, pobřežních křovinách, suťových a roklinových lesích. Roste na živinami bohatých půdách, které jsou čerstvě vlhké (Bělohlávková et al., 1997). Je považován za dřevinu s rychle se rozkládajícím listovým opadem (Jacob et al., 2009). Podle studie Slade et al. (2012) se nejrychleji rozkládá právě tato dřevina (oproti javoru, dubu a buku). Jeho LQ skóre je 5, má rychle se rozkládající opad (Maes et al., 2019). I jasan má vliv na acidifikaci půdy a je považován za dřevinu velmi málo okyselující půdu, konkrétně druhou nejméně acidifikující hned po lípě srdčité (Augusto et al., 2002).

	C/N	N	P	K	Ca	Mg
Jacob et al., 2009	27,60	15,65	0,69	8,77	28,83	2,87

Tabulka 6 Množství živin zjištěné studií v listovém opadu jasanu ztepilého v mg/g

### **Lípa srdčitá (*Tilia cordata*) – čeleď lipovité (*Tiliaceae*)**

Strom dorůstající 20-30 m s hustou vejčitou až kulovitou korunou. Roste na čerstvě vlhkých, humózních, živinami bohatších půdách. Často se vyskytuje na sutích a na půdách s vyšším obsahem skeletu (Hejný et al., 1992). Lípa je považována za dřevinu s rychle se rozkládajícím listovým opadem (Jacob et al., 2009). Ve studii Maes et al. (2019) měla LQ skóre 4, což potvrzuje, že rozklad jejího opadu je rychlý. Její opad obsahuje velké množství vápníku, a proto se v něm vyskytuje více žižal, které urychlují rozklad (Reich et al., 2005; Augusto et al., 2002). Navíc je lípa považována za dřevinu s listovým opadem, který ze všech druhů listnatých dřevin minimálně acidifikuje půdu, což je způsobeno velkým obsahem kationtů  $Ca^{2+}$  a  $Mg^{2+}$  (Augusto et al., 2002; Nordén, 1994).

	C/N	N	P	K	Ca	Mg
Jacob et al., 2009 ( <i>Tilia</i> sp.)	37,93	11,89	0,63	8,03	27,47	2,58
Hobbie et al., 2006 ( <i>Tilia cordata</i> )	37,00	12,20	1,47	4,00	18,80	1,80

Tabulka 7 Množství živin zjištěné studií v listovém opadu lípy v mg/g



### **Jeřáb břek** (*Sorbus torminalis*) – čeleď jabloňovitě (*Malaceae*)

Strom nebo keř o výšce 3-12 m, přičemž keřovitá forma je méně častá. Vyskytuje se v šipákových doubravách, teplomilných doubravách, sušších dubohabřinách a vápnomilných bučinách. Jeřáb břek má malou konkurenční schopnost, proto se v lesních porostech vyskytuje pouze vtroušeně (Hejný et al., 1992). Listový opad jeřábu se rozkládá středně rychle má hodnotu LQ skóre 3 (Maes et al., 2019).

### **Dub zimní** (*Quercus petraea*) – čeleď bukovité (*Fagaceae*)

Strom 20-30 m vysoký s širokou uzavřenou korunou. Je to světlomilná dřevina rostoucí na kyselých půdách, často i na substrátech chudých na živiny, na mělkých kamenitých půdách i na vápenci. U tohoto druhu se rovněž vyskytuje ektotrofní mykorhiza (Hejný et Slavík, 2003). Dub zimní má odolný listový opad rozkládající se velmi pomalu, i když ne tak pomalu jako listí buku (Slade et Riutta, 2012; Hobbie et al., 2006), což potvrzuje i hodnota LQ skóre 1,5 (Maes et al., 2019). Duby mají hned po buku lesním listový opad, který nejvíce acidifikuje půdu. Tento vliv na půdu je mnohem větší než u ostatních listnatých dřevin (Augusto et al., 2002).

	C/N	N	P	K	Ca	Mg
Hobbie et al., 2006	37,70	12,70	1,70	5,00	12,00	1,80

Tabulka 8 Množství živin zjištěné studií v listovém opadu dubu zimního v mg/g

### **Dub pýřitý** (*Quercus pubescens*) – čeleď bukovité (*Fagaceae*)

Strom dorůstající 15 m, vzácně 20 m, avšak na exponovaných stanovištích se vyskytuje pouze v keřové formě. Dub pýřitý je světlomilná a teplomilná dřevina rostoucí hlavně na bazických substrátech. Vyskytuje se nejčastěji na výslunných svazích. Roste většinou v mělkých kamenitých, propustných a vysýchavých půdách (Hejný et Slavík, 2003). Tento druh dubu má velice pomalu rozložitelný listový opad a jeho LQ skóre je 1 (Maes et al., 2019).

# Metodika práce

## Popis sběru vzorků a laboratorních prací

### Sběr vzorků

Vzorky byly odebírány z totožných jedinců 11 druhů opadavých listnatých stromů, poprvé 7. července 2022 a podruhé 14. října 2022. První sběr vzorků byl načasován tak, aby probíhal v optimálním fyziologickém stavu stromu, tedy v době, kdy je nejvyšší fotosyntetická aktivita v sezóně a pravděpodobně největší množství živin. Druhý sběr proběhl v době senescence těsně před opadem listů, což je období po realokaci co možná největšího množství živin z listů do rostliny. V listech zůstanou pouze živiny, které se rozloží a vrátí se zpět do ekosystému.

Vzorky pocházely z území NPR Karlštejn konkrétně z 5 lokalit: Haknová, Prostřední hora, Boubová, Vysoká stráž a Herynky. Jedinou výjimkou byly vzorky javoru kleny (*Acer pseudoplatanus*), od kterého byl odebrán pouze jeden vzorek z lokality Haknová a ostatní vzorky byly odebrány z okolí obce Lysolaje (lokalita NPR Housle). Vzorky byly odebírány z více lokalit tak, aby bylo zajištěno odpovídající množství vzorků z dřevin rostoucích na různých substrátech (břidlice, vápenec).

Byly sesbírány vzorky z 11 druhů listnatých dřevin (viz. tabulka 9), a to vždy minimálně 10 listů. Listy byly sbírány ze starších osluněných větví, nikoliv z letorostů. Z větví byly odebrány, pokud to bylo možné, listy, jež nebyly poškozeny herbivory nebo jiným způsobem poničeny.

	Český název	Latinský název	Zkrácené označení	Počet vzorků
1	javor babyka	<i>Acer campestre</i>	Acer_cam	5
2	javor mléč	<i>Acer platanoides</i>	Acer_pla	5
3	javor klen	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Acer_pse	4
4	habr obecný	<i>Carpinus betulus</i>	Carp_bet	5
5	dřín obecný	<i>Cornus mas</i>	Corn_mas	5
6	buk lesní	<i>Fagus sylvatica</i>	Fagu_syl	5
7	jasan ztepilý	<i>Fraxinus excelsior</i>	Frax_exc	5
8	lípa srdčitá	<i>Tilia cordata</i>	Tili_cor	5

9	jeřáb břek	<i>Sorbus torminalis</i>	Sorb_tor	5
10	dub zimní	<i>Quercus petraea</i>	Quer_pet	5
11	dub pýřitý	<i>Quercus pubescens</i>	Qeur_pub	5

Tabulka 9 Soupis zkoumaných druhů dřevin s uvedeným počtem odebraných vzorků

## Sušení listů

Sesbírané listy byly uloženy do papírových sáčků tak, aby mohly samovolně vysychat a netvořila se na nich plíseň. Následně byly vzorky dosušeny v sušárně na České zemědělské univerzitě nebo v Botanickém ústavu v Průhonicích. Teplota sušení byla 60 °C. Nejlepší bylo vzorky usušit těsně před mletím, nebo pokud byly již usušené dopředu, tak bylo možné znovu je vložit do sušičky, protože pak jejich mletí trvalo výrazně kratší dobu.

## Mletí vzorků

Po usušení byly vzorky mlety ve vibračním mikromlýnku „pulverisette 0“ v Botanickém ústavu Akademie ČR v Průhonicích. Nasušené listy bylo nutné nejdříve nastříhat na co nejmenší kousky. Především řapíky a tužší části žilnatiny, které se v mikromlýnku špatně rozmělnovaly. Následně byla vytvořená drť vložena do mikromlýnku, na kterém se nastavil potřebný čas, po který byl vzorek mlet a amplituda. Délka doby mletí se lišila podle druhu dřeviny, závisela na tuhosti a průměru řapíku, ale také na pevnosti samotného listu. Čas mohl být ovlivněn i tím, na jak malé kousky byly listy nastříhány. Například javor mléč (*Acer platanoides*) měl největší a nejtuzší řapík ze všech zkoumaných druhů javorů, proto bylo nutné, aby byl vzorek zpracováván v mikromlýnku déle, než tomu bylo u ostatních javorů (*Acer campestre* a *Acer pseudoplatanus*).

Mikromlýnek namlel celé listy i s řapíky na prášek, který byl následně uložen do lékárenských sáčků. Takto připravené vzorky byly dále mineralizovány, filtrovány a analyzovány ve speciálních přístrojích tak, aby byly zjištěny základní prvky, ze kterých se skládaly (N, C, Ca, Mg, K, P).

Další informace o postupech, použitých metodách a přístrojích jsou uvedeny v příloze číslo 1 tohoto dokumentu, která obsahuje metodiku poskytnutou pracovníci z Botanického ústavu akademie věd ČR.

## Statistická analýza

### Kvalita listového opadu a realokace

K analýze kvality listového opadu a realokace byl použit program Rstudio, ve kterém byla provedena analýza variance, pomocí které se určilo, zda se lišily hodnoty prvků u jednotlivých druhů dřevin v letním období, v podzimním období a jejich rozdíl (realokace). Příklad použité funkce pro vápník:

```
model = aov(Ca_lety ~ Species, data = data)
```

Poté byl proveden Tukeyho posthoc test, který určil, zda se konkrétní dřeviny mezi sebou signifikantně lišily v hodnotách živin v letním období, v podzimním období a pro jejich rozdíl (realokace). Příklad funkce:

```
summary(glht(model, linfct=mcp(Species="Tukey")), test = adjusted(type = "none"))
```

## Výsledky

### Kvalita listového opadu a realokace u různých druhů dřevin

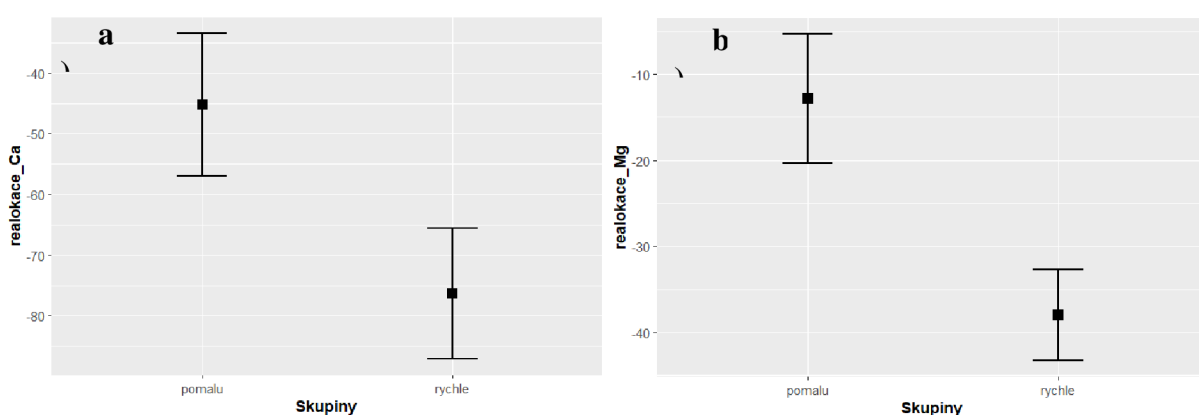
Při analýze variance hodnot živin v listech jednotlivých druhů pro letní období bylo zjištěno, že se tyto hodnoty liší v množství vápníku ( $p < 0,001$ ), hořčíku ( $p < 0,001$ ), draslíku ( $p < 0,001$ ), uhlíku ( $p < 0,001$ ), naopak množství fosforu a dusíku se nelišilo stejně jako poměr uhlíku a dusíku. Zajímavé je, že javor klen, jasan ztepilý a dřín obecný měly největší obsahy bazických kationtů  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$ . Grafy s vyobrazením závislosti množství živin v listech na jednotlivých druzích v letním období jsou uvedeny i s popisy v příloze 3.

Při analýze variance hodnot živin v listech v podzimním období bylo zjištěno, že se liší v množství vápníku ( $p < 0,001$ ), hořčíku ( $p < 0,001$ ), draslíku ( $p < 0,001$ ), dusíku ( $p < 0,001$ ), uhlíku ( $p < 0,001$ ) a v poměru uhlíku a dusíku ( $p < 0,001$ ). Jediný prvek, který se nelišil mezi druhy dřevin, byl fosfor. Grafy s vyobrazením závislosti množství živin v listech na jednotlivých druzích v podzimním období jsou uvedeny i s popisy v příloze 4.

Při analýze variance jednotlivých druhů ve změně hodnot mezi letním obdobím a podzimním obdobím, tedy jejich realokaci živin bylo zjištěno, že se liší v množství realokovaného vápníku ( $p < 0,001$ ), hořčíku ( $p < 0,001$ ), draslíku ( $p < 0,001$ ), dusíku ( $p < 0,05$ ), naopak se neliší v realokaci fosforu a uhlíku, ani v poměru uhlíku a dusíku. Grafy s vyobrazením závislosti realokace živin v listech na jednotlivých druzích jsou uvedeny i s popisy v příloze 5.

## Kvalita listového opadu a realokace u různě rychle rostoucích dřevin

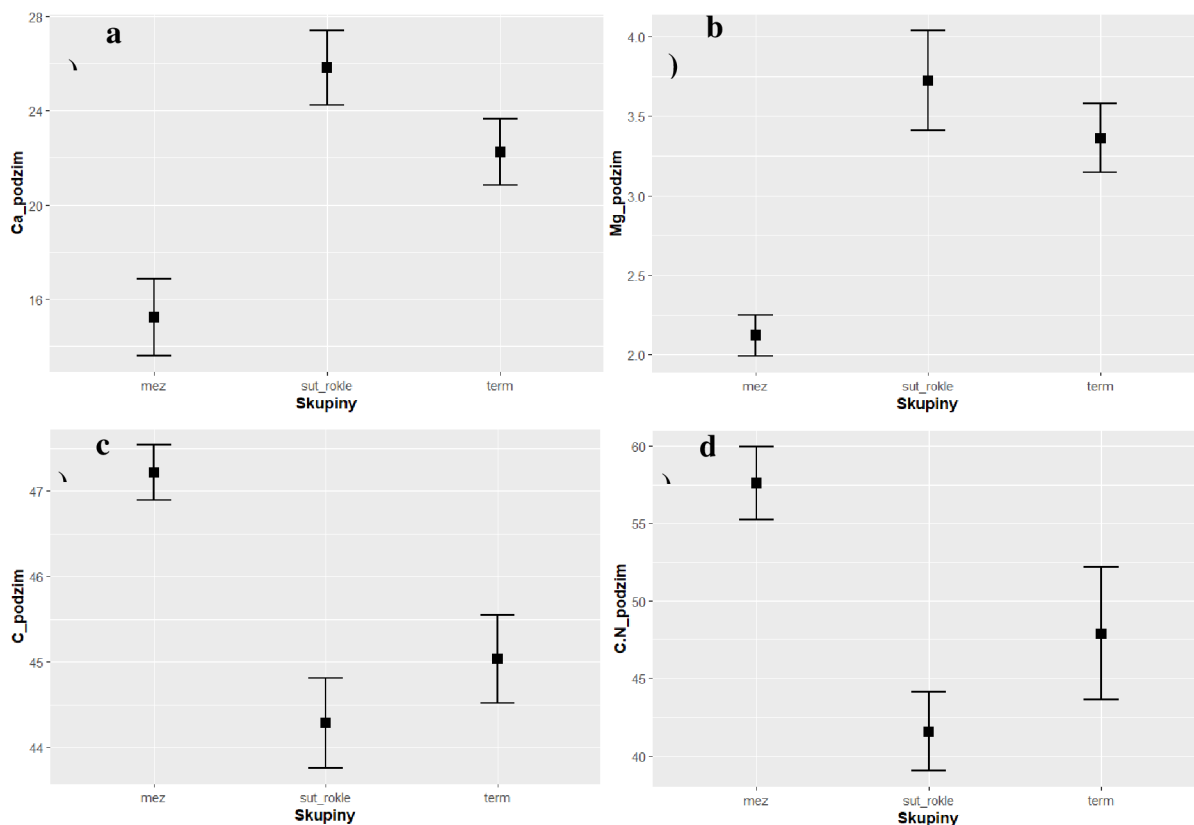
Při rozdělení druhů podle růstu na rychle rostoucí (javor klen, javor mléč, javor babyka, habr obecný, jasan ztepilý, jeřáb břek) a pomalu rostoucí (dřín obecný, buk lesní, lípu srdčitou, dub zimní a dub pýřitý) a následné analýze bylo zjištěno, že se skupiny neliší v množství živin v listech ani v letním (grafy v příloze 9) ani v podzimním období (grafy v příloze 10). Liší se pouze v redistribuci vápníku ( $p < 0,05$ ) a hořčíku ( $p < 0,007$ ), přičemž vyšší procento živin distribuují do listů na konci sezóny rychle rostoucí dřevin. Grafy znázorňující realokaci ostatních živin jsou uvedeny v příloze 11.



Grafy znázorňující realokaci vápníku (a) a hořčíku (b) u různě rychle rostoucích dřevin. Hodnoty jsou uvedeny v procentech. Kladné hodnoty ukazují na realokaci živin zpět do zásobních orgánů, zatímco záporné hodnoty indikují distribuci živin do listů.

## Kvalita listového opadu a realokace u druhů vázaných na různá stanoviště

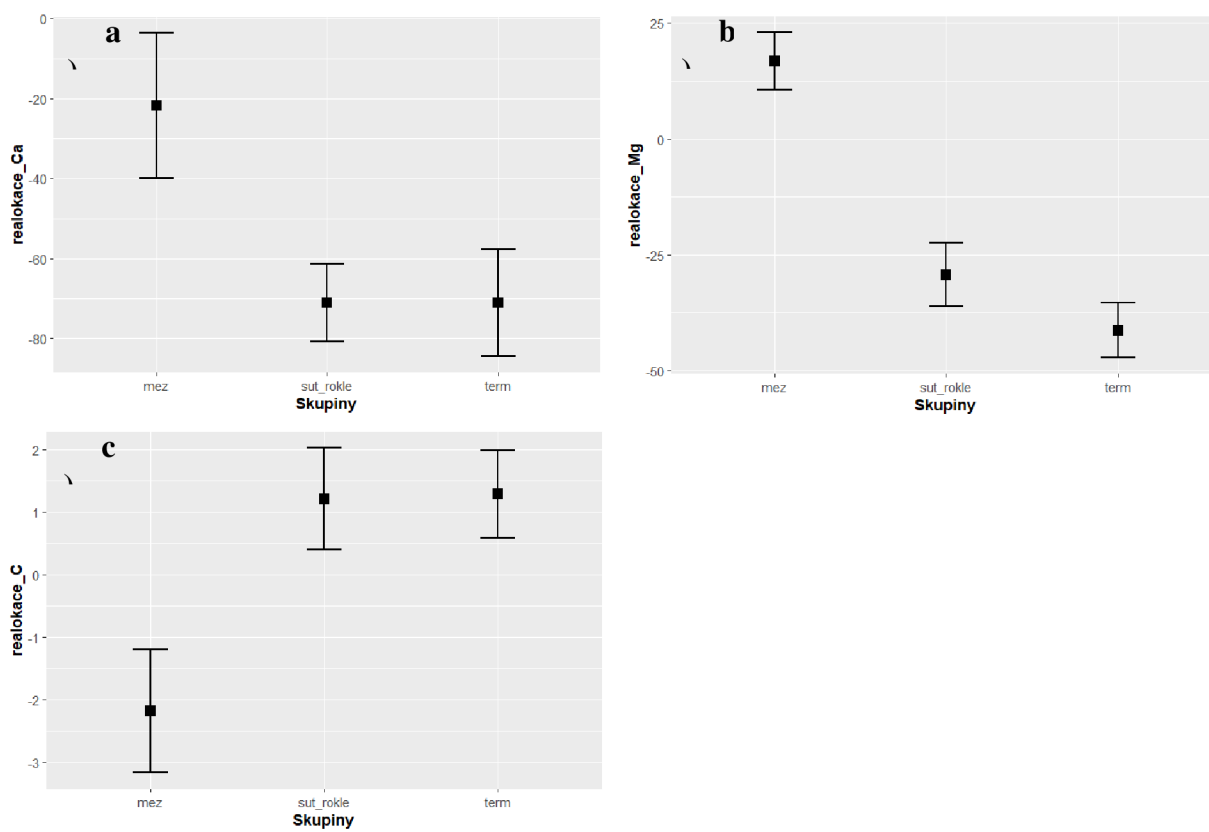
Pokud jsou druhy rozděleny podle stanovišť, ve kterých rostou, na teplá stanoviště (javor babyka, dřín obecný, jeřáb břek a dub pýřitý), na mezofilní stanoviště (buk lesní a dub zimní), na rokliny a sutě (javor mléč, javor klen, jasan ztepilý a lípa srdčitá), pak v letním období mezi sebou skupiny nemají významné rozdíly v množství jednotlivých živin nebo poměru dusíku a uhlíku. Grafy znázorňující množství živin v letním období u těchto skupin druhů jsou uvedeny v příloze 6. V podzimním období se liší v hodnotách vápníku ( $p < 0,001$ ), hořčíku ( $p < 0,001$ ), uhlíku ( $p < 0,001$ ) a v poměru uhlíku a dusíku ( $p < 0,03$ ), ale nemají významné rozdíly v množství draslíku, fosforu a dusíku. Grafy znázorňující množství živin v letním období u těchto skupin druhů jsou uvedeny v příloze 7.



Grafy znázorňující množství živin v podzimním období u druhů vázaných na různá stanoviště: a) vápník; b) hořčík; c) uhlík; d) poměr uhlíku a dusíku. Popisy: mezofilní stanoviště (mez), rokliny a sutě (sut\_rokle), teplá stanoviště (term). Hodnoty jsou uvedeny v mg/g.

V množství vápníku se významně liší druhy mezofilní, jak od teplomilných druhů, tak od druhů roklín a sutí. Tyto dvě skupiny se však od sebe výrazně nelišily. Nejméně vápníku obsahoval opad druhů vázaných na mezofilní stanoviště a nejvíce opad druhů roklí a sutí. V množství hořčíku se významně liší skupiny druhů teplomilných a mezofilních, mezofilních a druhů roklín a sutí. Naopak je tomu mezi skupinami teplomilných druhů a druhů roklí a sutí. Nejméně hořčíku bylo u mezofilních druhů a nejvíce u druhů sutí a roklí. V množství uhlíku se lišily mezofilní druhy oproti ostatním skupinám. Na rozdíl od vápníku a hořčíku bylo uhlíku nejvíce u mezofilních druhů, nejméně u druhů sutí a roklí. Rozdíl nebyl mezi teplomilnými druhy a druhy roklí a sutí. V poměru dusíku a uhlíku byl významný rozdíl pouze mezi mezofilními druhy a druhy sutí a roklí. Největší poměr byl u mezofilních druhů, střední byl u termofilních druhů a nejmenší byl u druhů roklí a sutí.

Při analýze realokace těchto skupin vázaných na různá stanoviště bylo zjištěno, že se skupiny významně liší v množství vápníku ( $p < 0,05$ ), hořčíku ( $p < 0,001$ ) a uhlíku ( $p < 0,001$ ). V hodnotách ostatních živin (draslík, fosfor, dusík) se významně nelišily, stejně jako v poměru uhlíku a dusíku.



Grafy znázorňující realokaci živin u druhů vázaných na různá stanoviště: a) vápník; b) hořčík; c) uhlík. Popisy: mezofilní stanoviště (mez), rokliny a sutě (sut\_rokle), teplá stanoviště (term). Hodnoty jsou uvedeny v procentech.

V realokaci vápníku i hořčíku se významně liší mezofilní druhy od ostatních skupin. Mezofilní druhy realokují nejméně vápníku i hořčíku. Nejvíce vápníku realokují druhy roklí a sutí. Nejvíce hořčíku realokují druhy teplomilné. V realokaci uhlíku se mezofilní druhy opět lišily od ostatních, ale v tomto případě realokovaly nejvíce uhlíku. Mezi druhy roklí a sutí a teplomilnými druhy nebyl významný rozdíl v realokaci uhlíku. Ostatní grafy znázorňující realokaci u skupin druhů rostoucích na různých typech stanovišť jsou uvedeny v příloze 8.



## Účinnost realokace jednotlivých druhů dřevin

Při analýze toho, jak se liší jednotlivé druhy mezi sebou v účinnosti resorpce či transportu živin do listů, bylo zjištěno, že se druhy mezi sebou liší u vápníku ( $p < 0,001$ ), hořčíku ( $p < 0,001$ ), draslíku ( $p < 0,001$ ) a dusíku ( $p < 0,05$ ), ale neliší se v resorpci fosforu a uhlíku. Účinnost resorpce byla vypočtena jako procento změny v množství jednotlivých živin mezi letním a podzimním obdobím.

Velmi zajímavé je zjištění ohledně realokace vápníku a hořčíku, které realokuje velmi málo druhů. Vápník realokuje pouze jediný druh dub zimní (*Quercus petraea*) s účinností resorpce 12,76 %. U ostatních druhů dochází k přesunu vápníku do listů. Jedinými dřevinami, které realokovaly hořčík byly dub zimní buk lesní. Dub zimní, jehož účinnost resorpce hořčíku (resorption efficiency) byla 26,33 %. Buk lesní, jehož účinnost resorpce hořčíku (resorption efficiency) byla 9,49 %. To, že ostatní dřeviny nerealokují tyto živiny je pravděpodobně způsobeno tím, že je jich v okolním prostředí dostatek. Rostlina je proto snadno získá pomocí kořenů z půdy a nemusí plýtvat energií na jejich realokaci.

	Ca	Mg	K	P	N	C
javor babyka	-75,23	-35,11	-0,75	43,07	55,97	1,89
javor mléč	-49,57	-23,17	30,71	55,99	57,84	-0,62
javor babyka	-67,10	-46,15	28,29	24,50	58,90	3,70
habr obecný	-62,03	-25,15	-1,48	-28,02	52,82	1,05
dřín obecný	-40,04	-33,48	5,78	20,13	48,15	2,87
buk lesní	-49,70	9,49	16,80	-1,29	65,23	-1,98
jasan ztepilý	-35,87	-18,11	6,64	30,20	50,86	2,43
jeřáb břek	-139,59	-83,00	-7,87	29,67	74,62	0,63
lípa srdčitá	-124,97	-25,32	0,25	13,38	44,45	-0,01
dub zimní	12,76	26,33	53,50	15,35	58,63	-2,22
dub pýřitý	-12,67	-29,85	75,72	54,79	46,89	0,25

*Tabulka 10 Údaje o účinnosti resorpce jednotlivých dřevin v %, u dřevin bez uvedeného údaje nedochází k realokaci. U dřevin s kladnou hodnotou dochází k realokaci živin. U dřevin se zápornou hodnotou dochází k redistribuci živin do listů.*

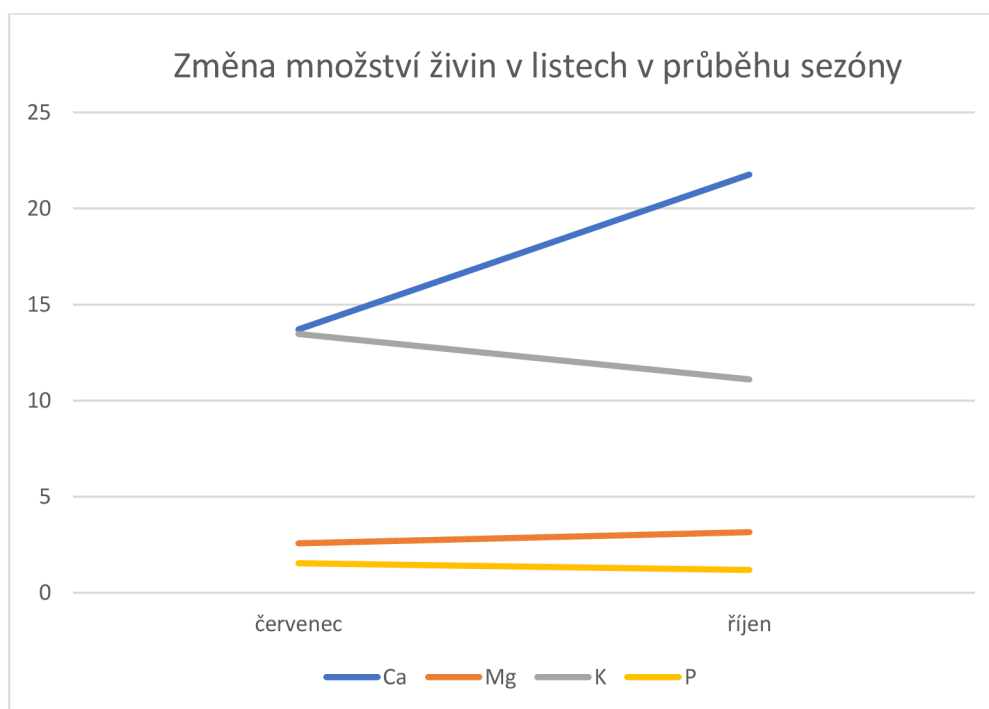
Naopak nepříliš překvapivé je zjištění, že nejvíce druhů realokuje dusík, fosfor a draslík, které patří mezi nepostradatelné makroživiny v rostlinách a často bývají

limitující pro jejich růst. Průměrná realokace zkoumaných dřevin byla u těchto prvků 27,21 % (draslík), 31,90 % (fosfor) a 55,85 % (dusík). Průměrná hodnota ostatních prvků byla 1,83 % (uhlík), 12,76 % (vápník) a 17,91 % (hořčík).

## Celková realokace

V průběhu vegetační sezóny se změnilo množství živin v listech dřevin. Množství každé živiny se měnilo jinak, buď byla živina realokována z listů zpět do rostliny nebo byla živina transportována do listů. To, zda byla realokována či transportována a v jakém množství, se u každé živiny liší.

Pokud množství živin ze všech dřevin v letním období porovnáme s množstvím živin v listech všech dřevin na podzim, zjistíme, o kolik se množství jednotlivých živin liší. Množství vápníku se zvětšilo o 58,80 %, hořčíku se zvětšilo o 22,62 %, naopak se množství snížilo u fosforu o 22,80 %, draslíku o 17,55 %, uhlíku o 0,52 %, a nejvíce se snížilo u dusíku o 57,65 % (viz. graf). Při srovnání s grafem z Fitter et Hay (1981) lze shrnout, že bylo dosaženo shodných výsledků, koncentrace vápníku v průběhu sezóny roste, zatímco koncentrace fosforu, draslíku, uhlíku a dusíku klesají.



Graf znázorňující změnu koncentrace živin v průběhu sezóny. Průměrné množství jednotlivých živin je uvedeno v mg/g.

## Změna v zastoupení lesů na Karlštejnsku a její vliv na kvalitu listového opadu

Na tomto území došlo mezi lety 1936 a 2008 k poměrně značné změně v zastoupení dřevin, které bylo doprovázeno změnou v hospodaření a silicím vlivem člověka v podobě zvětšující se atmosférické depozice.

Pomocí kvality listového opadu, která byla přepočtena podle procentuálního zastoupení dřevin, bylo odhadnuto, jak rozdílně byl lesní ekosystém obohacován v roce 1936 oproti roku 2008 za předpokladu, že se kvalita listového opadu jednotlivých dřevin nezměnila. Odhad obohacení lesa o jednotlivé živiny probíhal pomocí informací o zastoupení v letech 1936 a 2008 (viz. tabulka 9) a dat o kvalitě listového opadu jednotlivých druhů dřevin získaných při analýze vzorků. Jelikož nebyly získány vzorky ze všech dřevin, které byly zastoupeny v minulosti, tak byla dohledána kvalita listového opadu zbylých dřevin v publikovaných vědeckých článcích (Hobbie et al., 2006; Rahmonov, 2009).

Bylo zjištěno, že se v daném období množství jednotlivých živin (Ca, K, Mg, P) zvýšilo a snížil se poměr uhlíku a dusíku (tabulka 10). Pravděpodobně to bylo způsobeno menším zastoupením dřevin s málo kvalitním listovým opadem jako je například smrk, jehož zastoupení pokleslo z 31,2 % na 3,2 %. Zatímco zastoupení dřevin s kvalitnějším listovým opadem přibylo. Mezi tyto druhy patří například lípa a jasan, přičemž největší nárůst v zastoupení byl zaznamenán u lípy (nárůst z 4,4 % na 13 %).

V opadavém lese mírného pásu se na 1 hektaru vytvoří  $4\ 000 \pm 2\ 000$  kg listového opadu za rok, pak se do lesa za rok na 1 hektaru odhadem uvolní 45 kg N, 3,2 kg P a 10,5 kg K (Maes et al., 2019). Pokud použijeme hodnoty jednotlivých živin a budeme předpokládat, že se v letech 1936 a 2008 tvořilo 4000 kg listového opadu na hektar, tak zjistíme, kolik kg jednotlivých živin bylo uvolněno do lesního ekosystému skrze listový opad.

	Ca	K	Mg	P	N	C:N
1936	54,29	25,56	6,28	4,76	42,68	51,65
2008	66,99	31,25	9,04	4,79	42,24	47,87
CHKO 2023	56,57	29,26	7,53	4,46	41,36	53,41

Tabulka 11 Zobrazení změny množství živin v listovém opadu v letech 1936 a 2008, a množství živin v listovém opadu v CHKO Český kras v roce 2023. Hodnoty jsou uvedeny v kg. Pouze hodnoty poměru C:N jsou bez jednotky.

Pro porovnání je v tabulce 10 uvedeno, o kolik se přibližně obohatí jeden hektar lesa v CHKO Český kras při současné skladbě dřevin. Poměr C:N je ještě vyšší, což může znamenat, že opad způsobuje snížení pH lesní půdy. Ostatními živinami je současný teoretický les v CHKO Český kras (teoretický, protože souhrnné zastoupení dřevin neodpovídá konkrétním lesním porostům) pravděpodobně obohacován méně, než byly lesy na Karlštejnsku v roce 2008.

## Diskuse

V minulosti na nížinné lesy působilo mnoho faktorů: tlak velkých herbivorů, lidská činnost spojená s těžbou a hospodařením v lesích. Tím byla způsobena velká variabilita podmínek, která pozitivně ovlivnila druhovou bohatost těchto lesů. Nížinné lesy mají velkou diverzitu jak rostlinných, tak i živočišných druhů (Čížek et al., 2016).

Obnovením hrabání listového opadu v lesích lze ovlivnit řadu abiotických faktorů (např. pH, celkové množství živin v půdě) i biotických faktorů (např. mikroorganismy v půdě, druhové složení vegetace v podrostu) (Sayer, 2006). Hrabání listového opadu může být využito jako ochranný management k podpoření málo konkurenčně schopných druhů rostlin vázaných na chudá stanoviště, může také zabránit eutrofizaci lesních ekosystémů a jejich nežádoucí sukcesi (Dzwonko et Gawroński, 2002).

### Kvalita listového opadu

Kvalita listového opadu se u různých druhů dřevin liší, proto opad od jednotlivých dřevin obohacuje lesní půdu odlišně. Pro určení toho, jak moc druhy obohacují půdu, je důležité znát obsah živin v podzimním období těsně před opadem listů. Zkoumané dřeviny se v tomto období nejvíce lišily ve většině posuzovaných živin (vápníku, hořčíku, draslíku, dusíku, uhlíku i v poměru uhlíku s dusíkem).

Nejvíce zkoumaná proměnná v souvislosti s kvalitou listového opadu je poměr uhlíku a dusíku (Erdenebileg et al., 2023; Sariyildiz et al., 2005; Sayer, 2006; Maes et al., 2019). Dřeviny dosahující jeho největších hodnot byly jeřáb břek (*Sorbus torminalis*), buk lesní (*Fagus sylvatica*) a dub zimní (*Quercus petraea*). Jelikož mají vysoký poměr C:N, dá se předpokládat, že se bude jejich listový opad rozkládat pomaleji než u ostatních dřevin (Zhang et al., 2008). Rozklad a uvolňování živin bude nejpomalejší u dubu a buku, jelikož jsou chudé i na ostatní živiny, které naopak působí pozitivně na rychlost rozpadu (Zhang et al., 2008). To je v souladu s řadou studií zkoumajících obsah živin v listech dřevin a rychlost rozkladu opadu (Slade et Riutta, 2012; Hobbie et al., 2006, Maes et al., 2019). Navíc tyto dřeviny způsobují listovým opadem acidifikaci (Ponge, 2003; Aubert et al., 2004; Augusto et al., 2002). Proto, i když obsahují málo živin, měl by být jejich opad z lesa odebírán. Je možné, že by nemusel být opad odstraňován každoročně vzhledem k pomalému rozkladu a

uvolňování živin, nebo že by nemusel být odebírán co nejdříve po opadu listů. Nicméně toto tvrzení by bylo nutné experimentálně ověřit.

Při těchto úvahách nesmíme zapomínat na to, že pro vegetaci nížinných lesů je velmi důležité světlo dopadající na povrch lesní půdy. Při hrabání listového opadu je půda obnažena, což podporuje klíčení semen a vegetativní šíření rostlin (Douda et al., 2017, Doudová et al., 2022). Z dosavadních experimentálních prací víme, že každoroční odstraňování opadu zvyšuje diverzitu rostlin bylinného patra, chybí však studie, které by testovaly vliv míry frekvence odstraňování opadu nebo efekt odstraňování různě kvalitního opadu na bylinná lesní společenstva.

Opad dřevin bohatý na řadu živin, který mají dřívina obecná (*Cornus mas*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) a javor klen (*Acer pseudoplatanus*) se také rychle rozkládá, proto je třeba z lesů odebírat tento opad co nejčastěji a co nejdříve po opadu listů, aby nedocházelo k přílišnému obohacování lesní půdy. To má potenciálně negativní dopad na řadu druhů vázaných na stanoviště chudá na živiny, které jsou často vzácné či chráněné. Teoreticky lze vysazování těchto dřevin využít k obohacování půd a zmírnění acidifikace na lokalitách, kde je to nezbytné pro ochranu stanoviště nebo chráněných druhů, jelikož jejich listový opad obsahuje nejvíce kationtů vápníku a hořčíku.

Při rozdělení druhů do skupin podle preferovaného stanoviště bylo zjištěno, že opad druhů mezofilních stanovišť je významně chudší na vápník a hořčík. Pravděpodobně se bude rozkládat opad na těchto stanovištích pomaleji a bude se hromadit a tvořit vrstvy humusu na povrchu půdy, na níž nebo skrz ni bude pro vegetaci obtížné, ne-li nemožné, zakořenit a vyrůst. Naproti tomu teplomilné druhy produkují opad bohatší na vápník i hořčík. Na jejich stanovištích bude rychlejší koloběh živin vzhledem k tomu, že jejich opad se bude rozkládat rychleji a v půdě bude i větší množství půdních organismů rozkládajících opad (Neirynek et al., 2000).

Při rozdělení dřevin na druhy rychle a pomalu rostoucí nebyl zjištěn rozdíl mezi těmito skupinami v množství živin. To je důležité, protože rychle rostoucí dřeviny vyprodukují více biomasy, a tedy i více opadu, který je bohatý na živiny, a tudíž více obohatí lesní půdu. Toto zjištění by mohlo sloužit jako jedno z kritérií pro výběr lesů, na kterých má být hrabán listový opad. Pokud by se tedy na chráněném území

ohroženém eutrofizací nacházely v nějaké části rychle rostoucí dřeviny, měl by se v těchto částech listový opad hrabat, co možná nejčastěji.

V lesních ekosystémech, které jsou acidifikované v nežádoucí míře, by měl být odstraňován listový opad dřevin s vysokým poměrem C:N. Tyto dřeviny svým opadem přispívají ke snižování pH půdy. V této práci zkoumané dřeviny s nejvyšším poměrem C:N byly jeřáb břek (*Sorbus torminalis*), buk lesní (*Fagus sylvatica*) a dub zimní (*Quercus petraea*).

### **Realokace živin**

Při analýze realokace živin v průběhu sezóny bylo zjištěno, že většina dřevin ukládá do svých listů vápník a hořčík a zároveň realokují z listů dusík, fosfor, draslík a uhlík. To je v souladu se zjištěními Fitter et Hay (1981).

Dřeviny se lišily v množství realokovaných živin i v účinnosti realokace konkrétně u vápníku, draslíku, hořčíku a dusíku. Pokud by tedy listy dřevin opadaly dříve například kvůli suchu, pak by mohlo dojít k většímu přísunu živin. Vzhledem k tomu, že se změnou klimatu dochází často k obdobím sucha, mohlo by k tomuto jevu docházet. Navíc při vyšší průměrné teplotě rostliny realokují méně dusíku, což by také vedlo k větší eutrofizaci lesních ekosystémů (Yan et al., 2018).

### **Změna druhového složení v lesích v okolí Karlštejnu a její vliv na kvalitu listového opadu**

Z porovnání lesních porostů v letech 1936 a 2008 vyplývá, že mezi těmito roky došlo k poměrně zásadní změně druhového složení, které nakonec zapříčinilo, že se do lesní půdy skrz listový opad dostává podstatně více živin, především vápníku, draslíku a hořčíku. Zvýšení množství živin, které se uvolňuje z listového opadu, jenž byl v historii z lesů odebírán, může negativně ovlivnit řadu druhů vázaných na stanoviště chudé na živiny. Navíc v období 1936 až 2008 nedošlo pouze ke změně zastoupení dřevin a upuštění od tradičního hospodaření, ale také k velkému nárůstu atmosférické depozice dusíku a dalších sloučenin (Bouwman et al., 2002). Tato depozice způsobená lidskou činností zapříčiňuje další obohacování lesních ekosystémů. Došlo ke zvýšení poměru uhlíku a dusíku v listech dřevin, což může ukazovat na acidifikaci lesního ekosystému. Změna v tomto poměru má velký vliv na

vlastnosti humusu a půdy. Mění se s ním pH, které se při zvýšení poměru C:N snižuje. To může rovněž negativně působit na rostlinné i živočišné druhy v lesích.

Změna druhového složení lesů na území NPR Karlštejn naznačuje vývoj lesních ekosystémů od oligotrofních k mezofilním lesům. Ke stejnému závěru při výzkumu Milovického lesa došli autoři Hédler et al. (2010), kteří popisovali vývoj těchto lesů mezi lety 1953 a 2006. Při porovnání druhového složení zjistili, že se počet bylinných druhů zmenšil z 181 na 159 a počet druhů dřevin se zmenšil z 33 na 24 (Hédler et al., 2010). Je dosti pravděpodobné, že i v lesích okolo Karlštejnu došlo ke snížení druhové bohatosti. Pokud tento vliv bude přetrvávat, povede to k ohrožení a možná i vymírání dalších na tomto území dnes již vzácných druhů.



## Závěr

V minulosti byly nížinné lesy často ovlivňovány člověkem, který v nich těžil dřevo a také je obhospodařoval různými formami tradičního hospodaření. Všechny tyto činnosti měly za následek odběr živin z lesů. V současnosti v lesích dochází už jen k těžbě dřeva a na lesy negativně působí atmosférická depozice, proto jsou lesy více obohacovány o živiny. Jedním z tradičních forem obhospodařování, které by mohlo minimalizovat nebo eliminovat nadměrný přísun živin, je hrabání listového opadu.

Analýza živin jednotlivých druhů dřevin nížinných lesů ukázala různý obsah pro většinu zkoumaných živin: vápník, hořčík, draslík, uhlík i dusík. Dřeviny se nelišily pouze v množství fosforu. U většiny živin byl největší obsah u javoru klenu (*Acer pseudoplatanus*), dřínu obecného (*Cornus mas*) a jasanu ztepilého (*Fraxinus excelsior*), proto by měl být jejich listový opad odstraňován tam, kde nechceme, aby docházelo k obohacování lesních půd a ohrožení druhů vázaných na živinami chudé stanoviště.

Zvlášť velká pozornost by měla být soustředěna na druhy s největším obsahem dusíku, což jsou jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*), lípa srdčitá (*Tilia cordata*) a dub pýřitý (*Quercus pubescens*). Hrabáním listového opadu těchto dřevin je možné odebrat nejvíce dusíku. Zabrání se navýšení celkového množství dusíku v půdě, a tím se může snížit dopad eutrofizace a teoreticky i možné atmosférické depozice dusíku. Především jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) se na území Chráněné krajinné oblasti Český kras šíří a svým bohatým opadem negativně ovlivňuje místní lesy stejně jako stinným charakterem porostu (Buriánek, 2009).

Hrabáním listového opadu lze ovlivnit nejen množství živin v půdě, ale i další půdní vlastnosti, půdní organismy, hrabání působí i na podrostní vegetaci a na mnoho dalších faktorů. Proto je vhodné jej využívat jako ochranný management především u lesů s nadměrným přísunem živin a v lesích s velkým zastoupením dřevin s kvalitním listovým opadem tam, kde je to ochranný relevantní. V dalším výzkumu by bylo dobré experimentálně ověřit, zda je nutné hrabání listového opadu opakovat každoročně nebo jej stačí provádět v delším časovém intervalu tak, aby přineslo kýžený ochranný efekt a minimalizovalo ekonomické náklady.

## Literatura

Aerts R., 1996: Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns?. *Journal of Ecology*, 84(4), 597–608.

Aerts R., 1997: Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability?. *Oikos*, 80(3), 603–606.

Aerts R., 2006: The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 94(4), 713–724.

Aerts R., Chapin III F.S., 2000: The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.

Ammer Ch., Bickel E., Kölling Ch., 2008: Converting Norway spruce stands with beech—a review of arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science*, 125(1), 3–26.

AOPK ČR, ©2022: Lesy (online) [cit.2012.10.22], dostupné z <<https://ceskykras.nature.cz/lesy>>.

Arpin P., Ponge J.F., Vannier G., 1995: Experimental modifications of litter supplies in a forest mull and reaction of the nematode fauna. *Fundamental and Applied Nematology*, 18(4), 371–389.

Attiwill, P. M., 1993: The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63(2-3), 247–300.

Aubert M., Bureau F., Alard D., Bardat J., 2004: Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(1), 233–248.

Augusto L., Ranger J., Binkley D., Rothe A., 2002: Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59(3), 233–253.

Bělohávková R. a Slavík B., 1997: *Květena České republiky 5*. Academia, Praha, 568 s. ISBN 80-200-0590-0.

- Benkobi L., Trlica M.J, Smith J. L., 1993: Soil loss as affected by different combinations of surface litter and rock. *Journal of Environmental Quality*, 22(4), 657–661.
- Berg B., McClaugherty C., 2008: *Plant Litter - Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*. Springer, Berlin, 338 s.
- Bobbink R., Ashmore M., Braun S., Flückiger W., Van den Wyngaert I. J., 2003: Empirical nitrogen critical loads for natural and semi-natural ecosystems: 2002 update. *Empirical critical loads for nitrogen*, 1-128.
- Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Ciederba S., Davidson E., Dentener F., Emmett B., Erisman J. W., Gilliam F., Nordin A., Pardo L., De Vries W., 2010: Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecology*, 20(1), 30-59.
- Bouwman A.F., Van Vuuren D.P., Derwent R.G., Posch M., 2002: A global analysis of acidification and eutrophication of terrestrial ecosystems. *Water Air and Soil Pollution*, 141, 349-382.
- Bouwman, A. F., van Vuuren D. P., Derwent R. G., Posch M., 2002: A global analysis of acidification and eutrophication of terrestrial ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution*, 141(1), 349-382.
- Brant A., Chen H. Y., 2015: Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 34(5), 471-486.
- Bruckman V.J., 2013: Considerations for sustainable biomass production – Assessing the nutritional status of oak dominated stands. *Energy Procedia*, 40, 165-171.
- Bürgi M., 1999: A case study of forest change in the Swiss lowlands. *Landscape Ecology*, 14, 567-576.
- Bürgi M., Gimmi U., Stuber M., 2013: Assessing traditional knowledge on forest uses to understand forest ecosystem dynamics. *Forest Ecology and Management*, 289, 115-122.
- Bürgi M., Gimmi, U., 2007: Three objectives of historical ecology: the case of litter collecting in Central European forests. *Landscape Ecology*, 22, 77-87.

- Buriánek V., 2009: Problematika expanze jasanu v Českém krasu. Zprávy lesnického výzkumu, 54(4), 262-265.
- Culek M., Gurlich V., Laštůvka Z. & Divíšek J., 2013: Biogeografické regiony České republiky. Masarykova univerzita, Brno, 447 s.
- Čížek L., Šebek P., Bače R., Beneš J., Doležal J., Dvorský M., Miklín J., Svoboda M., 2016: Metodika péče o druhově bohaté (světlé) lesy. Certifikovaná metodika. Biologické centrum AV ČR, České Budějovice, 126.
- Desie E., Vancampenhout K., Nyssen B., van den Berg L., Weijters M., van Duinen G. J., den Ouden J., Van Meerbeek K., Muys, B., 2020: Litter quality and the law of the most limiting: Opportunities for restoring nutrient cycles in acidified forest soils. *Science of the Total Environment*, 699, 1-11.
- Diekmann M., Dupré C., 1997: Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science*, 8(6), 855-864.
- Dörner P., Müllerová J., 2014: Od intenzivního pařezení k lesu ochrannému – analýza historického vývoje lesů na Karlštejnském panství. *Bohemia centralis* 32. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 425-437.
- Douda J., Doudová J., Boublík K., Kyncl M., 2017: Traditional forest management practices stop forest succession and bring back rare plant species. *Journal of Applied Ecology*, 54(3), 761-771.
- Doudová J., Douda J., Boublík K., 2022: Traditional human practices protect diversity of open forests threatened by ticking nutrient time bomb. *Biological Conservation*, 275, 109758.
- Du B., Ji H., Liu S., Kang H., Yin S., Liu C., 2021: Nutrient resorption strategies of three oak tree species in response to interannual climate variability. *Forest Ecosystems*, 8(1), 1-11.
- Dzwonko Z., Gawroński S., 2002: Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biological Conservation*, 106(3), 389-398.

- Erdenebileg E., Wang C., Yu W., Ye X., 2023: Carbon versus nitrogen release from root and leaf litter is modulated by litter position and plant functional type. *Journal of Ecology*, 111(1), 198-213.
- Facelli J. M., Pickett S. T. A., 1991: Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The botanical review*, 57, 1-32.
- Fitter A., Hay R. K. M., 1981: *Environmental physiology of plants*. Academic Press, London, 355 s. ISBN 0122577620.
- Gilliam F. S., 2006: Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 94(6), 1176-1191.
- Gimmi U., Poulter B., Wolf A., Portner H., Weber P., Bürgi M., 2013: Soil carbon pools in Swiss forests show legacy effects from historic forest litter raking. *Landscape Ecology*, 28, 835-846.
- Glatzel G., 1991: The impact of historic land use and modern forestry on nutrient relations of Central European forest ecosystems. *Fertilizer Research*, 27(1). 1-8.
- Goodman R. C., Oliet J. A., Sloan J. L., Jacobs, D. F., 2014: Nitrogen fertilization of black walnut (*Juglans nigra* L.) during plantation establishment. *Physiology of production. European journal of forest research*, 133, 153-164.
- Green R. N., Trowbridge R. L., Klinka K., 1993: Towards a taxonomic classification of humus forms. *Society of American Foresters, Forest Science*, 39(1), a0001-z0002.
- Guckland A., Corre M. D., Flessa H., 2010: Variability of Soil N Cycling and N<sub>2</sub>O Emission in a Mixed Deciduous Forest with Different Abundance of Beech. *Plant and Soil*, 336, 25-38.
- Hättenschwiler S., Gasser P., 2005: Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(5), 1519-1524.
- Hédl R., Kopecký M., Komárek J., 2010: Half century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions*, 16(2), 203-312.
- Hédl R., Szabó P., Riedl V., Kopecký M., 2011: Tradiční lesní hospodaření ve střední Evropě II. Lesy jako ekosystém. *Živa*, 59(3), 108-110.

Hejný S., Slavík B., 1992: Květena České republiky 3. Academia, Praha, 542 s. ISBN 80-200-0256-1.

Hejný S., Slavík B., 2003: Květena České republiky 2. nezměn. vyd. Academia, Praha, 557 s. ISBN 80-200-1089-0.

Hermý, M., 1985: Ecologie en fyto-sociologie van oude en jonge bossen in Binnen-Vlaanderen. *Ecology*, 755.

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(9), 2288-2297.

Hofmeister J., Oulehle F., Krám P., Hruška J., 2008: Loss of nutrients due to litter raking compared to the effect of acidic deposition in two spruce stands, Czech Republic. *Biogeochemistry*, 88, 139-151.

Chen H., Reed S. C., Lü X., Xiao K., Wang K., Li D., 2021: Coexistence of multiple leaf nutrient resorption strategies in a single ecosystem. *Science of the Total Environment*, 772, 144951.

Chlupáč I., 2011: Geologická minulost České republiky. Academia, Praha, 436 s. ISBN 9788020019615.

Chytrý M., Douša J., Roleček J., Sádlo J., Boublík K., Hédli R., Vítková M., Zelený D., Navrátilová J., Neuhäuslová Z., Petřík P., Kolbek J., Lososová Z., Šumberová K., Hrivnák R., Michalcová D., Žáková K., Danihelka J., Tichý L., Zouhar V., Kočí M., 2013: Vegetace České republiky 4. Lesní a křovinná vegetace. Academia, Praha, 552 s. ISBN 978-80-200-2299-8.

Jacob M., Viedenz K., Polle A., Thomas F.M., 2010: Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*). *Oecologia*, 164, 1083-1094.

Jacob M., Weland N., Platner Ch., Schaefer M., Leuschner Ch., Thomas F. M., 2009: Nutrient release from decomposing leaf litter of temperate deciduous forest trees along a gradient of increasing tree species diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(10), 2122-2130.

- Jerabkova L., Prescott C. E., Kishchuk B. E., 2006: Nitrogen Availability in Soil and Forest Floor of Contrasting Types of Boreal Mixedwood Forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(1), 112-122.
- Jonsson M., Wardle D., 2008: Context dependency of litter-mixing effects on decomposition and nutrient release across a long-term chronosequence. *Oikos*, 117(11), 1674–1682.
- Kanaikou M., Myriokefalitakis S., Daskalakis N., Fanourgakis G., Nenes A., Baker A. R., Tsigaridis K., Mihalopoulos N., 2016: Past, present and future atmospheric nitrogen deposition. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 73(5), 2039-2047.
- Killingbeck K.T., 1996: Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77(6), 1716-1727.
- Killingbeck K.T., 1996: Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77(6), 1716-1727.
- Killingbeck K.T., May J.D., Nyman S., 1990: Foliar senescence in an aspen (*Populus tremuloides*) clone: the response of element resorption to interramet variation and timing of abscission. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(8), 1156-1164.
- Kooijman A. M., Martinez-Hernandez G. B., 2009: Effects of litter quality and parent material on organic matter characteristics and N-dynamics in Luxembourg beech and hornbeam forests. *Forest ecology and management*, 257(8), 1732-1739
- Lavelle, P., Spain, A.V., 2001: *Soil ecology*. Kluwer Academic Publishers, New York, 654 s.
- Leuschner Ch., Ellenberg H., 2017: *Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats: vegetation ecology of Central Europe, Volume II*. Springer, Cham, 1127 s. ISBN 978-3-319-43046-1.
- Liu G., Xing Y., Wang Q., Wang L., Feng Y., Yin Z., Wang X., Liu T, 2021: Long-term nitrogen addition regulates root nutrient capture and leaf nutrient resorption in *Larix gmelinii* in a boreal forest. *European Journal of Forest Research*, 140, 763–776.

- Maes S. L., Blondeel H., Perring M. P., Depauw L., Brūmelis G., Brunet J., Decocq G., den Ouden J., Härdtle W., Hédrl R., Heinken T., Heinrichs S., Jaroszewicz B., Kirby K., Kopecký M., Máliš F., Wulf M., Verheyen K., 2019: Litter quality, land-use history, and nitrogen deposition effects on topsoil conditions across European temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 433, 405-418.
- McGrath M. J., Luysaert S., Meyfroidt P., Kaplan J. O., Bürg M., Chen Y., Erb K., Gimmi U., McInerney D., Naudts K., Otto J., Pasztor J., Ryder J., Schelhaas M. J., Valade A., 2015: Reconstructing European forest management from 1600 to 2010. *Biogeosciences*, 12(14), 4291-4316.
- Mo, J., Brown S., Lenart M., 1995: Nutrient dynamics of a human-impacted pine forest in a MAB reserve of subtropical China. *Biotropica*, 27(3), 290-304.
- Mueller K. E., Hobbie S. E., Chorover J., Reich P. B., Eisenhauer N., Castellano M. J., Chadwick O. A., Dobies T., Hale C. M., Jagodziński A. M., Kałucka I., Kieliszewska-Rokicka B., Modrzyński J., Rozen A., Skorupski M., Sobczyk Ł., Stasińska M., Trocha L. K., Weiner J., Wierzbicka A., Oleksyn J. 2015: Effects of litter traits, soil biota, and soil chemistry on soil carbon stocks at a common garden with 14 tree species. *Biogeochemistry*, 123(3), 313-327.
- Neiryneck J., Mirtcheva S., Sioen G., Lust N., 2000: Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L., and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy topsoil. *Forest Ecology and Management*, 133(3), 275–286.
- Nordén U., 1994: Influence of tree species on acidification and mineral pools in deciduous forest soils of South Sweden. *Water, Air, & Soil Pollution*, 76(3-4), 363–381.
- Ogee J., Brunet Y., 2002: A forest floor model for heat and moisture including a litter layer. *Journal of Hydrology*, 255(1-4), 212-233.
- Ordoñez J. C., van Bodegom P. M., Witte J. P. M., Wright I.J., Reich P.B., Aerts R., 2009: A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137–149.



- Perring M. P., Standish R. J., Pricce J. N., 2015: Advances in Restoration Ecology: Rising to the challenges of the coming Decades. *Ecosphere*, 6(8), 1-25.
- Phoenix G. K., Hicks W. K., Cinderby S., Kuylenstierna J. C., Stock W. D., Dentener F. J., Giller K. E., Austin A. T., Lefroy R. D. B., Gimeno B., Ashmore M. R., Ineson P., 2006: Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Global Change Biology*, 12(3), 470-476.
- Ponge J. F., 2003: Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(7), 935-945.
- Ponge, J. F., Arpin P., Vannier G., 1993: Collembolan response to experimental perturbations of litter supply in a temperate forest ecosystem. *European Journal of Soil Biology*, 29(3-4), 141-153.
- Ponge, J., 2003: Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(7), 935-945.
- Prescott C., 2002: The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree physiology*, 22(15-16), 1193-1200.
- Prieto I., Querejeta J. I., 2020: Simulated climate change decreases nutrient resorption from senescing leaves. *Global Change Biology*, 26(3), 1795-1807.
- Rackham O., 2003: *Ancient woodland: its history, vegetation and use in England*. Castlepoint Press, London, 402.
- Rackham O., 2008: Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist*, 180(3), 571-586.
- Rahmonov O., 2009: The chemical composition of plant litter of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) and its ecological role in sandy ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 29(4), 237-243.
- Reich P. B., Oleksyn J., Modrzynski 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.

Rennenberg H., Schmidt S., 2010: Perennial lifestyle—an adaptation to nutrient limitation?. *Tree Physiology*, 30(9), 1047-1049.

Riutta T., Slade E. M., Bebber D. B., Taylor M. E., Malhi Y., Riordan P., 2012: Experimental evidence for the interacting effects of forest edge, moisture and soil macrofauna on leaf litter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 49, 124–131.

Sariyildiz T., Anderson J. M., Kucuk M., 2005: Effects of tree species and topography on soil chemistry, litter quality, and decomposition in Northeast Turkey. *Soil Biology and Biochemistry*, 37(9), 1695-1706.

Sayer E. J., 2006: Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological reviews*, 81(1), 1-31.

Sayer E. J., 2006: Using Experimental Manipulation to Assess the Roles of Leaf Litter in the Functioning of Forest Ecosystems. *Biological Reviews*, 81(1), 1-31.

Slade E. M., Riutta T., 2012: Interacting effects of leaf litter species and macrofauna on decomposition in different litter environments. *Basic and Applied Ecology*, 13(5), 423-431.

Smith S., Read D., 2008: *Mycorrhizal symbiosis*, 3th edn. Academic, New York, 800 s.

Sokolov A. P., Kicklighter D. W., Melillo J. M., Felzer B. S., Schlosser C. A., Cronin T. W., 2008: Consequences of considering carbon–nitrogen interactions on the feedbacks between climate and the terrestrial carbon cycle. *Journal of Climate*, 21(15), 3776-3796.

Strickland M. S., Osburn E., Lauber C., Fierer N., Bradford M.A., 2009: Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, 23(3), 627-636.

Swift M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M., 1979: Decomposition in terrestrial ecosystems. In *Studies in ecology*. University of California Press, Berkeley, 384 s.

Šamonil P., 2007: Diverzita půd na vápencích Českého krasu: klasifikace půd a komparace klasifikačních systémů. In: *Bohemia centralis* 28. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha. 7-30.

- Thiet R.K., Frey S.D., Six J., 2006: Do growth yield efficiencies differ between soil microbial communities differing in fungal:bacterial ratios? Reality check and methodological issues. *Soil Biology & Biochemistry*, 38(4), 837–844.
- van Oijen D., Feijen M., Hommel P., den Ouden J., de Waal R., 2005: Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Applied Vegetation Science*, 8(2), 155-166.
- Vavříček D., Kučera A., 2013: *Lesnická pedologie pro posluchače LDF Mendelu v Brně*. Mendelova univerzita v Brně – Lesnická a dřevařská fakulta. Brno, 214 s.
- Vergutz L., Manzoni S., Porporato A., Novais R. F., Jackson R. B., 2012: Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82(2), 205-220.
- Vild O., Kalwij J. M., Hédl R., 2015: Effects of simulated historical tree litter raking on the understorey vegetation in a central European forest. *Applied vegetation science*, 18(4), 569-578.
- Vitousek P., 1982: Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119(4), 553-572.
- Walsh R.P.D., Voigt P. J., 1977: Vegetation litter: an underestimated variable in hydrology and geomorphology. *Journal of Biogeography*, 4, 253-274.
- Wäreborn I., 1969: Land Molluscs and Their Environments in an Oligotrophic Area in Southern Sweden. *Oikos*, 20(2), 461-479.
- Wright I. J., Westoby I., 2003: Nutrient concentration, resorption and lifespan: Leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 17(1), 10-19.
- Yan T., Zhu J., Yang K., 2018: Leaf nitrogen and phosphorus resorption of woody species in response to climatic conditions and soil nutrients: a meta-analysis. *Journal of Forestry Research*, 29, 1–9.
- Yan T., Zhu J., Yang, K., 2018: Leaf nitrogen and phosphorus resorption of woody species in response to climatic conditions and soil nutrients: a meta-analysis. *Journal of forestry research*, 29(4), 905–913.

Yuan Z. Y., Chen, H. Y., 2015: Negative effects of fertilization on plant nutrient resorption. *Ecology*, 96(2), 373-380.

Yuan Z. Y., Li L. H., Han X. G., Huang J. H., Jiang G. M., Wan S. Q., Zhang W. H., Chen, Q. S., 2005: Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *Journal of Arid Environments*, 63(1), 191-202.

Yuan Z., Chen H. Y., 2009: Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, 18(5), 532-542.

Zhang D., Hui D., Luo Y., Zhou, G., 2008: Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, 1(2), 85-93.

# **Příloha 1 – Metodika poskytnutá Ivanou Plačkovou z Botanického ústavu akademie věd ČR:**

## **Metodika elementární analýzy N C:**

Vzorek rostlinné biomasy, zhomogenizovaný a umletý na velikost částic  $< 0,1\text{mm}$ , se vysuší při  $60^\circ\text{C}$  a navažuje do cínových nádobek specializovaných pro použití přístroj (navážka 10-30 mg, podle předpokládaných obsahů prvků) a automatickým dávkovačem se aplikuje do spalovací trubice analyzátoru FLASH 2000 Thermo Scientific. Zde se vzorek spálí v proudu čistého kyslíku při teplotě  $1000^\circ\text{C}$ , v přítomnosti oxidu chromitého jako katalyzátoru. Vzniklé oxidy uhlíku a dusíku jsou po průchodu spalovací trubicí vedeny redukční trubicí ( $800^\circ\text{C}$ , náplň Cu) do sušící kolony, kde se oddělí vlhkost. Dále plyny putují přes separační kolonu do vodivostního detektoru, kde je stanovován obsah uhlíku a dusíku. Pro vyhodnocení signálu se používá software EagerSmart fy Thermo Fisher Scientific. Jako nosný plyn slouží helium.

### Literatura:

Installation Manual NA 2500 Elemental Analyzers CE Instruments, 1998

I. Monar : Mikrochimica Acta, 1972, p. 784, Analyseautomat zur simultanen Mikrobestimmung von C, H und N.

F. Ehrenberger, S.Gorbach: Methoden der organischen Elementar- und Spurenanalyse, Verlag Chemie, Weinheim, 1973

## **Stanovení celkového obsahu prvků v biomase:**

Vzorek rostlinné biomasy (umletý na velikost částic pod  $0,1\text{ mm}$ ) je po vysušení při  $60^\circ\text{C}$  mineralizován na mokré cestě (při navážce cca  $0,5\text{g}$ :  $4\text{ml}$  konc.  $\text{HNO}_3$  p.a. a  $2\text{ ml}$   $30\%$   $\text{H}_2\text{O}_2$  p.a.; při menší navážce poměrně méně) v mikrovlnné mineralizační jednotce Milestone Standard 1200 Mega.

Po vakuové filtraci se stanovení fosforu provádí fotometrickou metodou podle Olsena založenou na reakci fosforečnanů s molybdenanem amonným při použití reakční směsi s kyselinou sírovou, kyselinou askorbovou a vinanem antimonylo-draselným. Absorbance vzniklého modrého zbarvení je měřena UV-vis spektrofometrem UV-400 Unicam při  $630\text{ nm}$ .

Obsah vápníku a hořčíku se stanovuje ze stejného mineralizátu metodou absorpční atomové spektrometrie v prostředí kyseliny sírové a chloridu lantanitého pro eliminaci vlivu fosforečnanů a síranů. Obsah draslíku je stanovován metodou AAS spektrometrie z původního mineralizátu.

K analýzám v oblasti atomové spektrometrie se používá AAS Spektrometer ContrAA 700 firmy Analytik Jena, v režimu plamene C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>-vzduch, pro vápník v režimu plamene C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>-N<sub>2</sub>O.

Literatura:

Kolektiv autorů: Analýza rostlinného materiálu, Jednotné pracovní postupy, ÚKZÚZ Brno, 2014

Přehled vyzkoušených mikrovlnných tlakových rozkladů na zařízení Milestone, Chromspec s.r.o., 1994

Methods in Plant Ecology, ed. Moore P.D. Chaoman S.B., Oxford, 1986

Aspect CS software pro AA spektrometr s kontinuálním zdrojem, Analytik Jena, 2007

Provozní příručka pro AA spektrometr s kontinuálním zdrojem, Analytik Jena, 2005

## Příloha 2

Laboratorní výsledky analýzy listového opadu. V levém sloupci jsou uvedeny výsledky z listů odebraných v červenci. V pravém sloupci jsou uvedeny výsledky z listopadového odběru. Hodnoty Ca, Mg, K a P jsou uvedeny v mg/g a hodnoty C a N v %. Poměr C:N je bez jednotky.

Species	Ind	Ca_let	Mg_let	K_let	P_let	N_let	C_let	C/N_let	Ca_pod	Mg_pod	K_pod	P_pod	N_pod
Acer_cam	1	15,82	3,14	14,68	1,32	2,31	44,93	19,49	24,58	3,98	10,42	0,49	0,85
Acer_cam	2	10,29	2,87	11,13	2,28	2,88	46,61	16,21	18,57	3,49	15,3	1,69	1,02
Acer_cam	3	8,84	1,87	13,7	1,42	2,87	46,7	16,29	16,19	2,93	15	0,5	1,16
Acer_cam	4	10,32	2,88	16,22	2,04	2,73	44,47	16,26	20,78	4,38	14,75	1,28	1,55
Acer_cam	5	11,08	2,45	13,08	2,1	2,64	44,91	16,99	18,64	3,07	13,85	1,26	1,33
Acer_pla	1	13,29	2,39	18,01	1,95	2,07	44,26	21,43	21,8	3,28	9,22	0,62	0,79
Acer_pla	2	13,05	2,46	15,41	1,49	2,14	43,75	20,43	19,94	3	17,68	1,31	0,78
Acer_pla	3	10,32	2,53	12,77	1,61	2,18	44,66	20,51	16,97	2,85	7,05	0,4	0,7

Acer_pla	4	12,4	2,63	21,35	2,27	2,56	44,03	17,17	19,01	3,37	14,7	0,92	1,04
Acer_pla	5	12,59	1,96	11,41	1,43	2,94	46,52	15,82	14,5	2,25	6,05	0,59	1,69
Carp_bet	1	9,85	1,6	8,47	1,33	2,08	45,5	21,91	20,38	2,05	7,46	1,23	1,06
Carp_bet	2	14,29	1,82	9,2	1,53	3,45	48,38	14,03	19,45	1,88	10,91	3,35	1,27
Carp_bet	3	10,33	1,61	5,68	1,1	2,37	46,89	19,78	20,46	1,9	8,56	0,61	1,08
Carp_bet	4	13,9	2,02	12,52	1,26	2,49	46,48	18,67	19,05	3,12	9,11	1,76	1,26
Carp_bet	5	10,09	1,3	5,03	1,25	1,9	45,35	23,91	15,37	1,51	5,48	1,33	1,12
Corn_mas	1	29,13	4,09	12,77	2,19	1,74	41,33	23,76	37,34	4,77	20,28	1,97	0,91
Corn_mas	2	23,9	3,84	23,48	2,58	1,99	42,17	21,15	32,17	4,79	26,1	2,14	1,07
Corn_mas	3	23,7	3,29	16,7	2,84	2,99	41,7	13,97	31,57	4,07	21,35	2,81	1,61
Corn_mas	4	22,81	3,89	33,97	2,37	2,9	41,53	14,32	36,51	5,85	15,64	1,35	1,36
Corn_mas	5	23,03	2,91	17,47	0,89	1,35	42,6	31,59	34,07	4,57	14,99	0,41	0,74
Fagu_syl	1	9,17	1,92	8,28	0,97	1,96	43,66	22,23	24,24	1,89	9,58	0,34	0,73
Fagu_syl	2	14,48	2,26	10,76	1,9	1,65	46,46	28,19	21,62	2,61	6,94	2,44	0,7



Fagu_syl	3	7,62	3,02	3,14	1,24	3,07	49,9	16,25	9,59	1,57	7,28	0,42	0,68
Fagu_syl	4	12,55	2,15	10,49	1,44	2,43	45,43	18,72	15,7	2,03	9,06	1,37	0,89
Fagu_syl	5	12,89	2,61	9,95	1,32	2,42	46,02	19	13,75	2,72	2,61	2,41	1,01
Frax_exc	1	20,98	3,75	22,48	2,75	3,31	43,78	13,24	22,48	3,54	25,53	2,42	1,29
Frax_exc	2	26,9	5,22	20,46	1,77	2,97	42,31	14,25	29,84	5,75	15,09	0,88	1,4
Frax_exc	3	23,05	4,71	15,87	1,08	1,68	42,44	25,2	37,27	7,11	9,86	0,52	0,93
Frax_exc	4	15,48	2,38	11,35	1,02	2,61	45,09	17,29	24,67	2,92	7,51	0,89	1,81
Frax_exc	5	24,94	3,57	21,75	1,77	2,32	42,22	18,18	37,03	3,87	27,81	1,15	0,9
Sorb_tor	1	8,73	2,03	17,06	1,96	2,79	46,74	16,76	21,66	3,42	16,14	0,28	0,58
Sorb_tor	2	10,71	1,65	13,15	1,59	2,22	46,72	21,07	22,38	3,1	12,87	3,02	0,77
Sorb_tor	3	11,4	1,74	9,96	1,16	2,28	46,03	20,2	20,46	3,68	11,09	0,79	0,77
Sorb_tor	4	5,7	1,99	12,04	1,4	2,76	49,45	17,91	24,24	3,91	17,22	0,68	0,52
Sorb_tor	5	9,89	1,79	11,47	1,06	2,03	45,94	22,6	22,5	2,71	11,37	0,28	0,43
Tili_cor	1	9,02	1,86	10,88	1,8	2,32	47,08	20,33	19,77	2,16	9,36	0,84	1,05

Tili_cor	2	13,42	1,4	9	0,95	2,31	47,54	20,59	27,03	2,84	10,79	1,47	1,53
Tili_cor	3	12,61	2,82	8,15	1,21	2,49	45,42	18,21	27,75	1,9	11,34	1,15	1,37
Tili_cor	4	9,77	2,75	9,19	1,18	1,8	45,85	25,45	22,53	3,22	5,81	0,68	1,39
Tili_cor	5	7,84	2,07	5,27	1,01	2,5	47,93	19,14	21,38	3,52	5,08	1,2	1,01
Quer_pet	1	16,95	3,06	21,24	0,88	1,94	44,74	23,09	12,47	2,1	11,29	1,44	0,91
Quer_pet	2	13,77	2,38	20,66	2,81	2,45	45,89	18,73	13,11	1,64	9,88	1,48	0,89
Quer_pet	3	16,16	2,63	14,24	1,12	2,32	46,84	20,22	20,08	2,13	5,2	0,42	0,8
Quer_pet	4	11,77	3,33	24,58	1,05	2,17	47,6	21,95	11,96	2,63	9,48	1,64	0,9
Quer_pet	5	18,3	2,7	18,05	0,87	1,54	45,84	29,71	9,54	1,89	10,08	0,71	0,81
Quer_pub	1	12,17	2,05	21,77	1,59	2,43	46,35	19,08	13,87	2,27	5,51	1,56	1,98
Quer_pub	2	14,65	2,19	14,4	1,7	3,09	47,39	15,32	22,49	2,07	3,95	0,24	0,77
Quer_pub	3	14,92	2,1	22,46	1,54	3,06	47,73	15,59	10,28	3,32	3,82	0,64	0,75
Quer_pub	4	14,26	2,7	10,89	1,63	2,69	46,84	17,4	16,76	4,23	4,21	0,74	1,1
Quer_pub	5	14,9	2,38	13,04	1,87	3,07	47,92	15,63	16,48	2,93	2,56	0,59	3,01

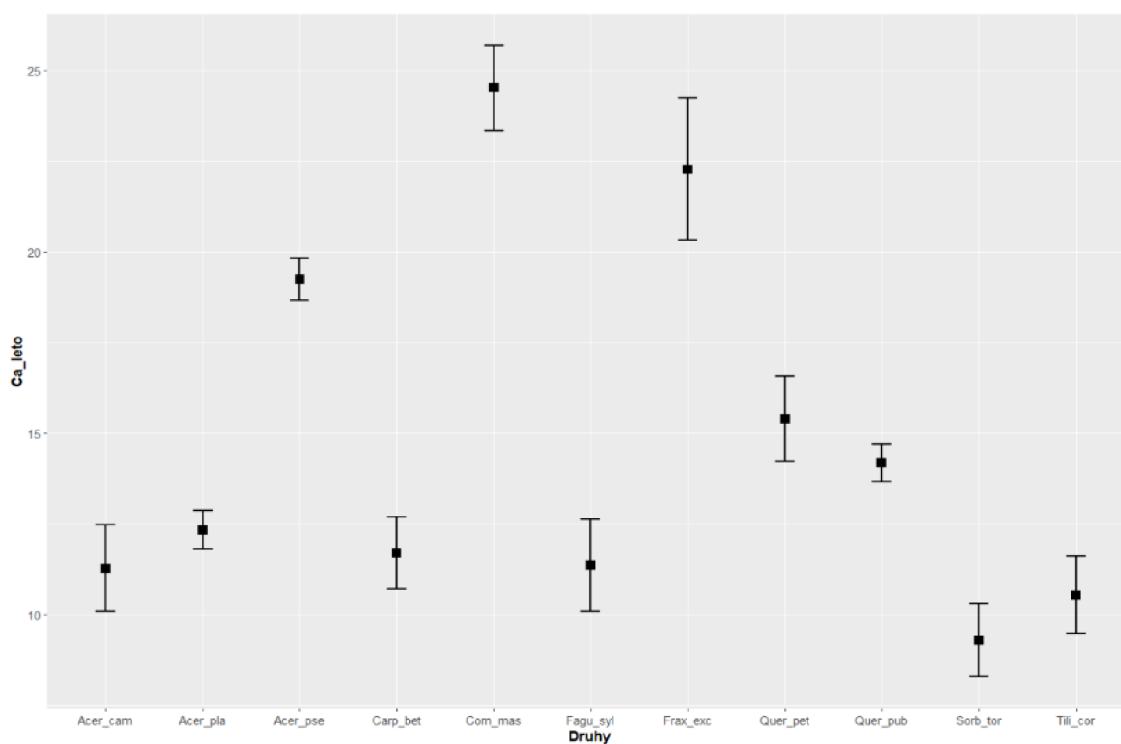
Acer_pse	1	18,65	3,02	19,37	1,25	3,83	46,26	12,07	34,35	4,38	15,44	0,62	1,43
Acer_pse	2	19,67	3,77	7,91	1,44	2,11	46,28	21,89	34,27	5,28	7,1	1,06	0,84
Acer_pse	3	20,64	3,45	13,68	0,96	1,67	44,33	26,61	32,43	5,77	2,5	0,81	0,83
Acer_pse	4	18,02	2,84	21,4	3,81	2,27	42,14	18,53	27,59	3,69	19,67	3,14	0,97

### Příloha 3 – Grafy množství živin v listovém opadu v letním období

#### Vápník

V listovém opadu v letním období byla hodnota vápníku v rozmezí od 9,28 mg/g (jeřáb břek) do 24,52 mg/g (dřín obecný). Podle množství vápníku lze druhy vzestupně seřadit: jeřáb břek < lípa srdčitá < javor babyka < buk lesní < habr obecný < javor mlč < dub pýřitý < dub zimní < javor klen < jasan ztepilý < dřín obecný.

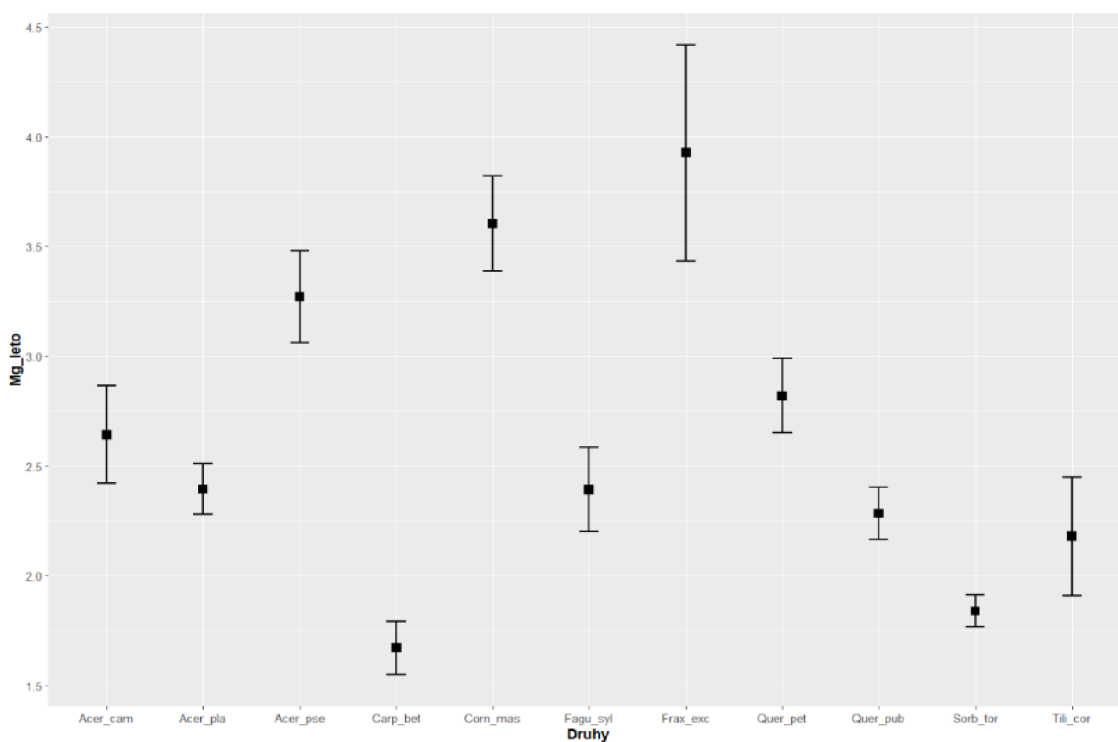
Druhy javor klen, dřín obecný a jasan ztepilý měly signifikantně vyšší hodnoty vápníku. Nejméně vápníku bylo obsaženo v listovém opadu jeřába břeku a lípy srdčité.



## Hořčík

V listovém opadu v letním období byla hodnota hořčíku v rozmezí od 1,67 mg/g (habr obecný) do 3,92 mg/g (jasan ztepilý). Podle množství hořčíku lze druhy vzestupně seřadit: habr obecný < jeřáb břek < lípa srdčitá < dub pýřitý < buk lesní < javor mléč < javor babyka < dub zimní < javor klen < dřín obecný < jasan ztepilý.

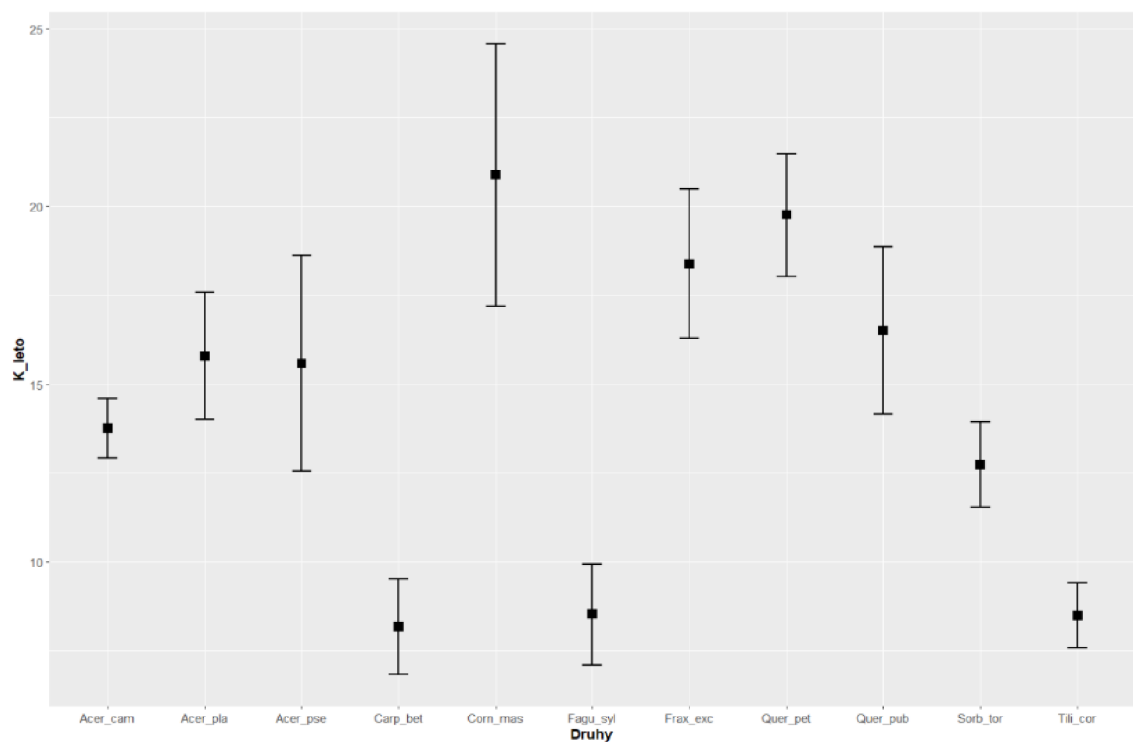
Jasan ztepilý má největší obsah hořčíku a významně se liší od všech ostatních druhů kromě dvou dalších druhů bohatých na hořčík, javoru klenu a dřínu obecného. Tyto tři druhy mají významně vyšší obsah hořčíku oproti ostatním druhům dřevin.



## Draslík

Největší obsah draslíku měli dřín, dub zimní a jasan. Rozdíl oproti ostatním dřevinám nebyl však signifikantní. Nejmenší obsah draslíku byl v opadu habru, buku a lípy. Tento rozdíl již signifikantní byl.

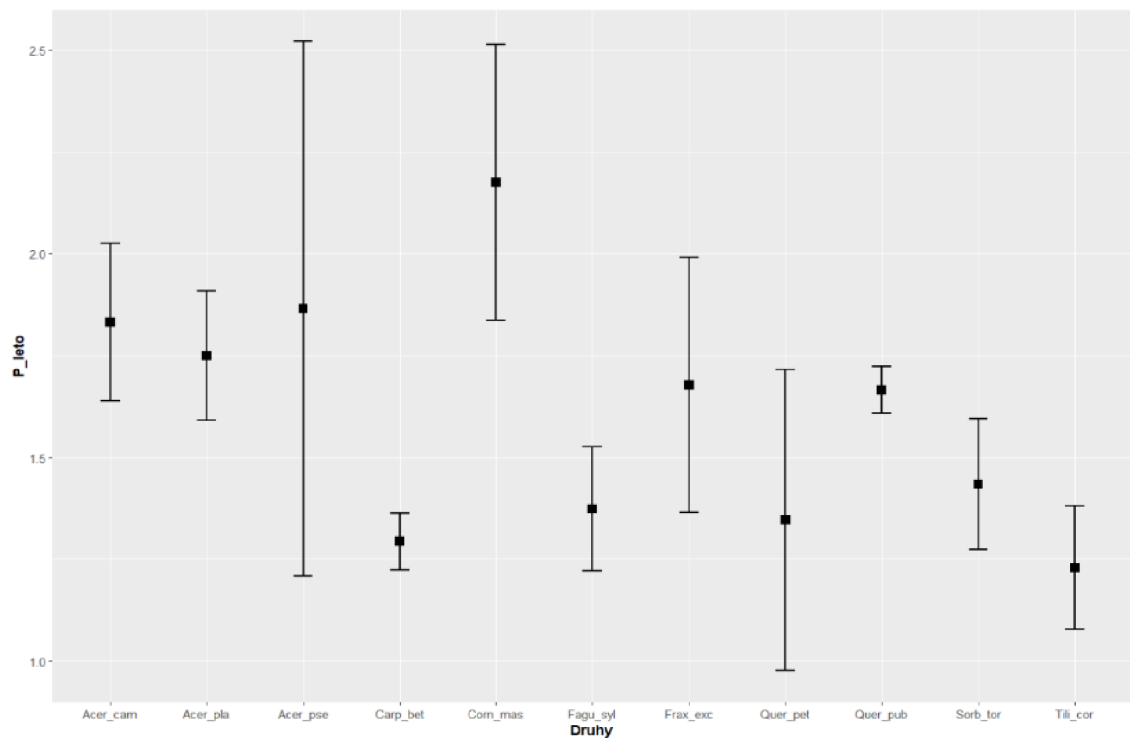
V listovém opadu v letním období byla hodnota draslíku v rozmezí od 8,18 mg/g (habr obecný) do 20,88 mg/g (dřín obecný). Podle množství draslíku lze druhy vzestupně seřadit: habr obecný < lípa srdčitá < buk lesní < jeřáb břek < javor babyka < javor klen < javor mléč < dub zimní < jasan ztepilý < dub pýřitý < dřín obecný.



## Fosfor

Druhem s největším obsahem fosforu je dřín obecný. Tento obsah však není signifikantně vyšší oproti ostatním dřevinám. Celkově se dřeviny v obsahu P příliš neliší.

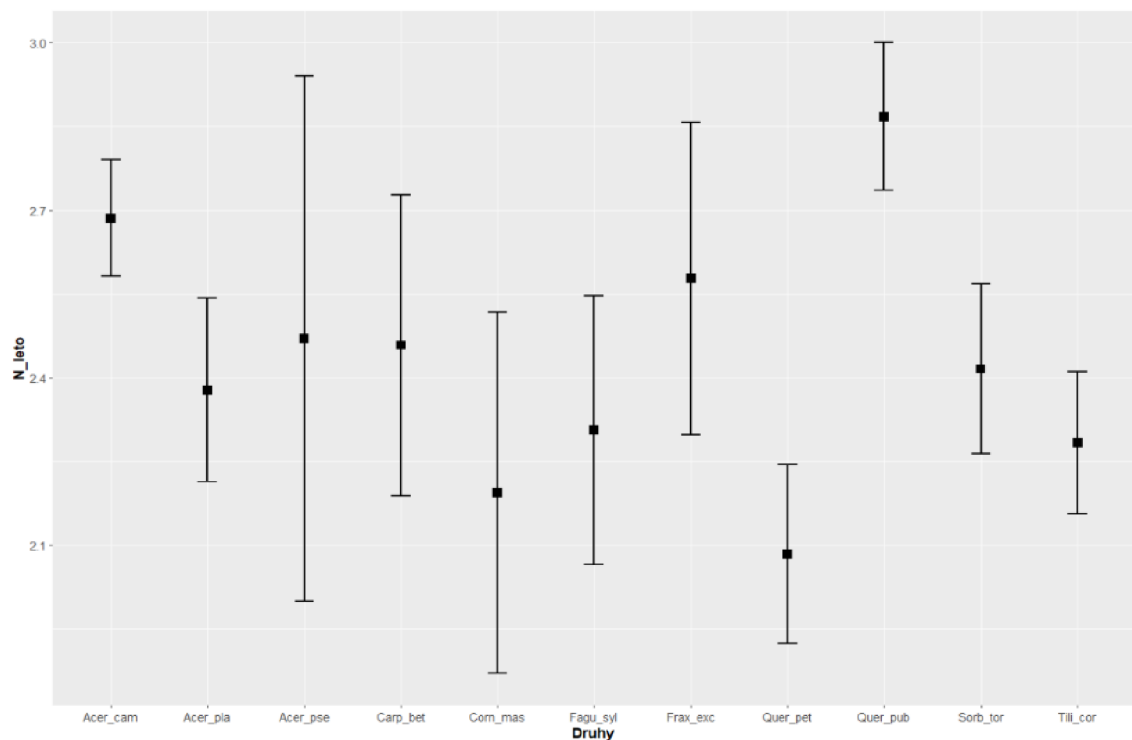
V listovém opadu v letním období byla hodnota fosforu v rozmezí od 1,23 mg/g (lípa srdčitá) do 2,17 mg/g (dřín obecný). Podle množství draslíku lze druhy vzestupně seřadit: lípa srdčitá < habr obecný < dub zimní < buk lesní < jeřáb břek < dub pýřitý < jasan ztepilý < javor mléč < javor babyka < javor klen < dřín obecný.



## Dusík

Dřevinou s největším procentem dusíku v listech v letním období je dub pýřitý, a naopak s nejnižším je dub letní. Rozdíl je signifikantní pouze u této dvojice dřevin u ostatních se procento dusíku signifikantně neliší.

V listovém opadu v letním období byla hodnota dusíku v rozmezí od 2,08 % (dub zimní) do 2,87 % (dub pýřitý). Podle množství dusíku lze druhy vzestupně seřadit: dub zimní < dřín obecný < lípa srdčitá < buk lesní < javor mléč < jeřáb břek < habr obecný < javor klen < jasan ztepilý < javor babyka < dub pýřitý.

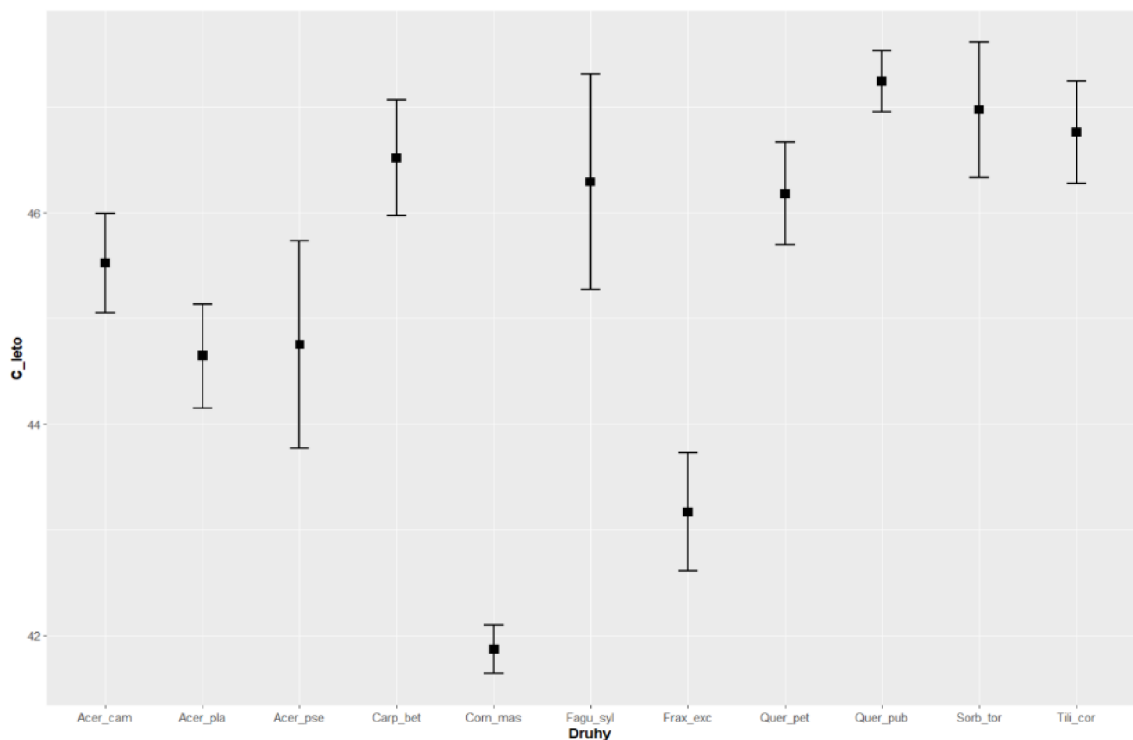




## Uhlík

Dřevina s největším procentem uhlíku v opadu jsou dub letní, jeřáb břek a lípa srdčitá. Rozdíl oproti ostatním není signifikantní. Nejméně dusíku má dřín a jasan, jejichž procentuální obsah uhlíku se signifikantně liší od ostatních.

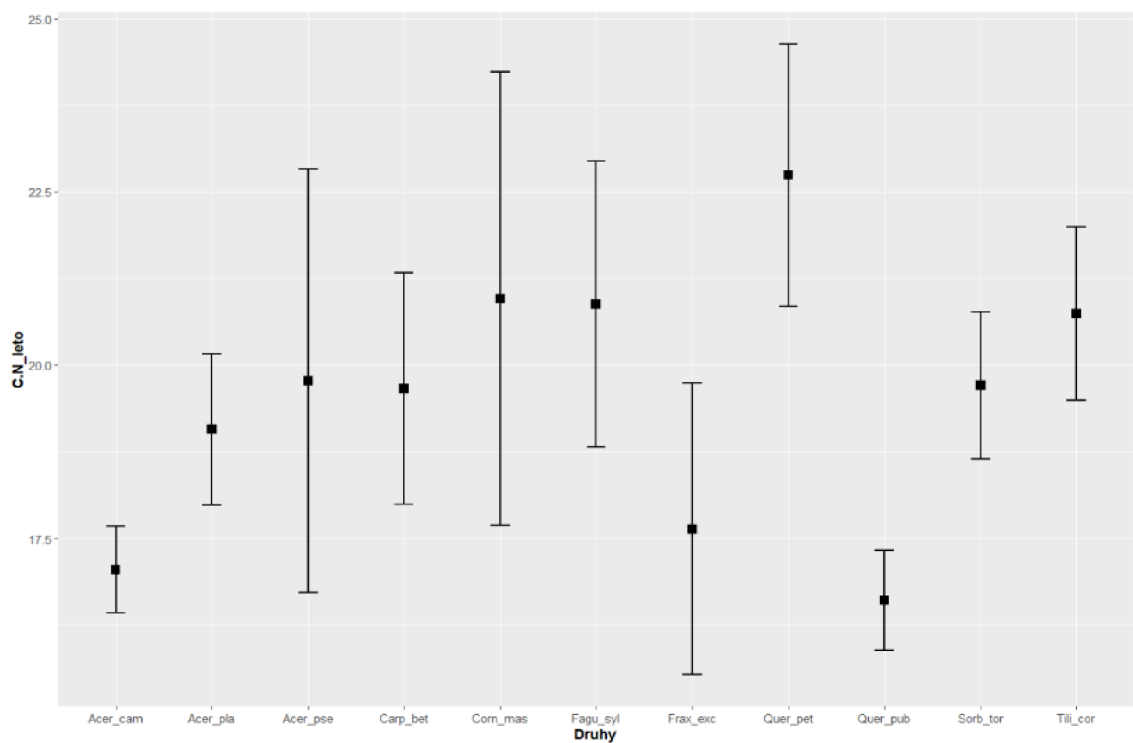
V listovém opadu v letním období byla hodnota uhlíku v rozmezí od 41,87 % (dřín obecný) do 47,25 % (dub pýřitý). Podle množství uhlíku lze druhy vzestupně seřadit: dřín obecný < jasan ztepilý < javor mléč < javor klen < javor babyka < dub zimní < buk lesní < habr obecný < lípa srdčitá < jeřáb břek < dub pýřitý.



## Poměr C:N

V poměrech uhlíku a dusíku se dřeviny příliš neliší. Signifikantní je pouze rozdíl mezi dubem letním s nejvyšším poměrem a dubem pýřitým a javorem babykou, kteří mají poměry uhlíku a dusíku nejnižší.

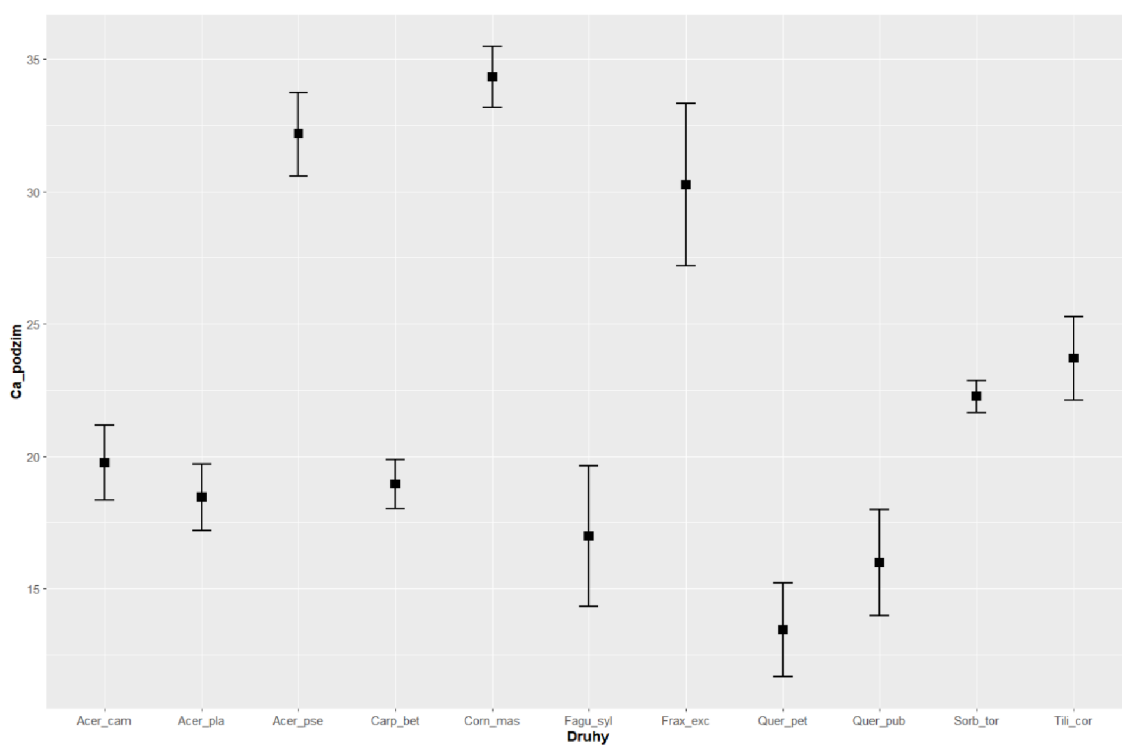
V listovém opadu v letním období byla hodnota poměru uhlíku a dusíku (C:N) v rozmezí od 16,47 (dub pýřitý) do 22,17 (dub zimní). Podle poměru uhlíku a dusíku lze druhy vzestupně seřadit: dub pýřitý < jasan ztepilý < javor babyka < javor klen < javor mléč < habr obecný < dřín obecný < jeřáb břek < buk lesní < lípa srdčitá < dub zimní.



## Příloha 4 – Grafy znázorňující množství živin v listech v podzimním období

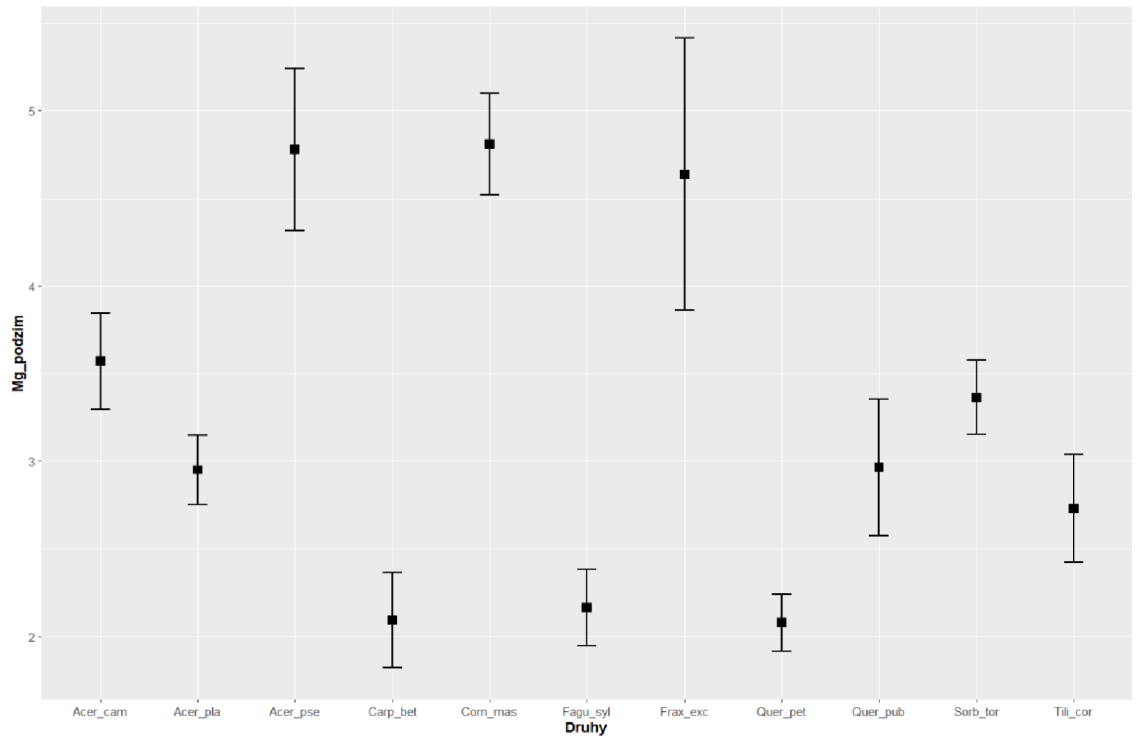
### Vápník

V listovém opadu v podzimním období byla hodnota vápníku v rozmezí od 13,43 mg/g (dub zimní) do 34,33 mg/g (dřín obecný). Podle množství vápníku lze druhy vzestupně seřadit: dub zimní < dub pýřitý < buk lesní < javor mléč < habr obecný < javor babyka < jeřáb břek < lípa srdčitá < jasan ztepilý < javor klen < dřín obecný.



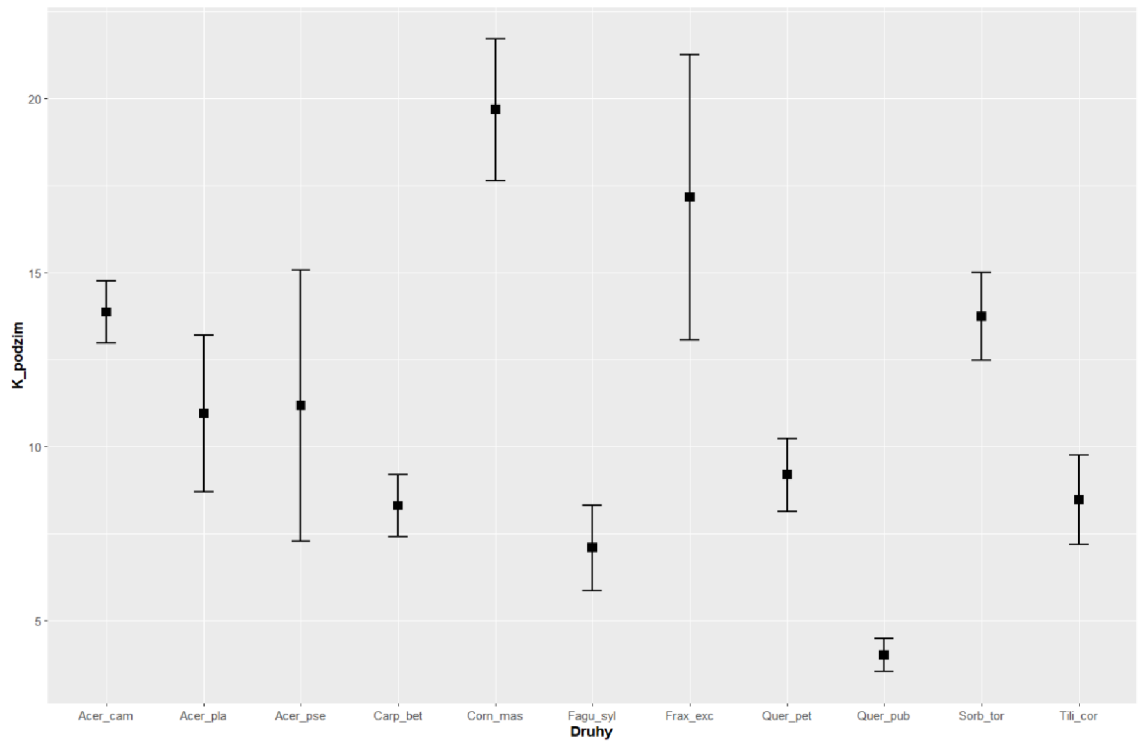
## Hořčík

V listovém opadu v podzimním období byla hodnota hořčíku v rozmezí od 2,08 mg/g (dub zimní) do 4,81 mg/g (dřín obecný). Podle množství hořčíku lze druhy vzestupně seřadit: dub zimní < habr obecný < buk lesní < lípa srdčitá < javor mlč < dub pýřitý < jeřáb břek < javor babyka < jasan ztepilý < javor klen < dřín obecný.



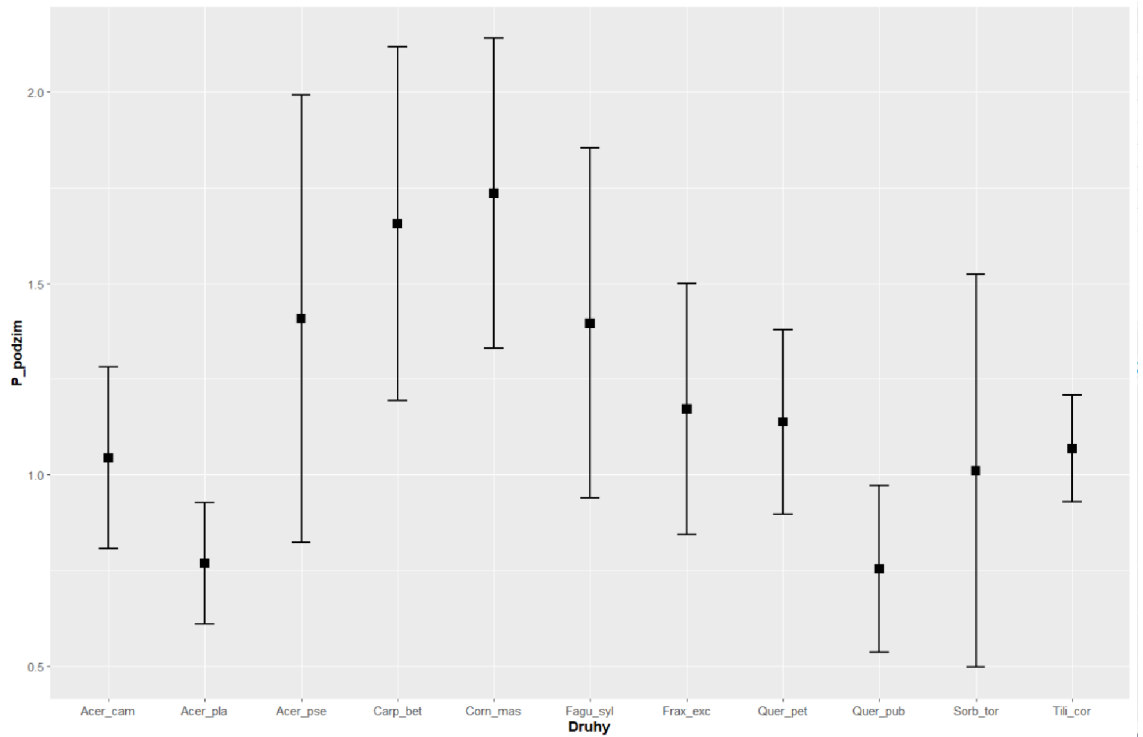
## Draslík

V listovém opadu v podzimním období byla hodnota draslíku v rozmezí od 4,01 mg/g (dub pýřitý) do 19,67 mg/g (dřín obecný). Podle množství draslíku lze druhy vzestupně seřadit: dub pýřitý < buk lesní < habr obecný < lípa srdčitá < dub zimní < javor mléč < javor klen < jeřáb břek < javor babyka < jasan ztepilý < dřín obecný.



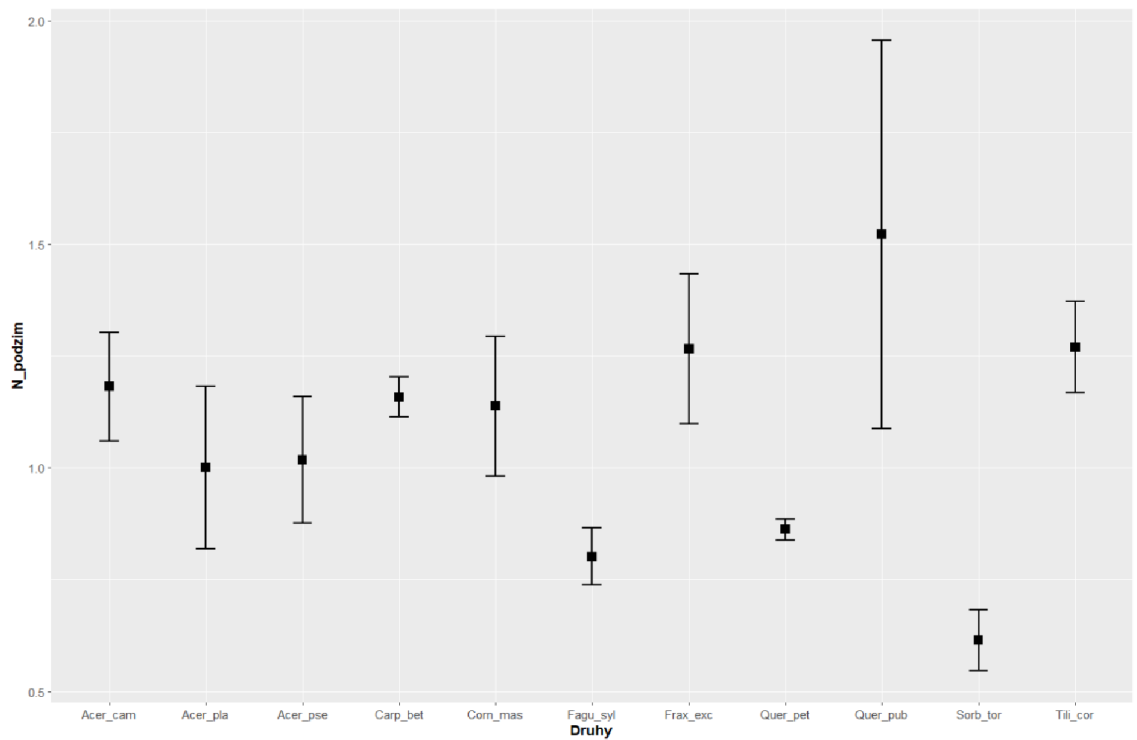
## Fosfor

V listovém opadu v podzimním období byla hodnota fosforu v rozmezí od 0,75 mg/g (dub pýřitý) do 1,73 mg/g (dřín obecný). Podle množství fosforu lze druhy vzestupně seřadit: dub pýřitý < javor mlíč < jeřáb břek < javor babyka < lípa srdčitá < dub zimní < jasan ztepilý < buk lesní < javor klen < habr obecný < dřín obecný.



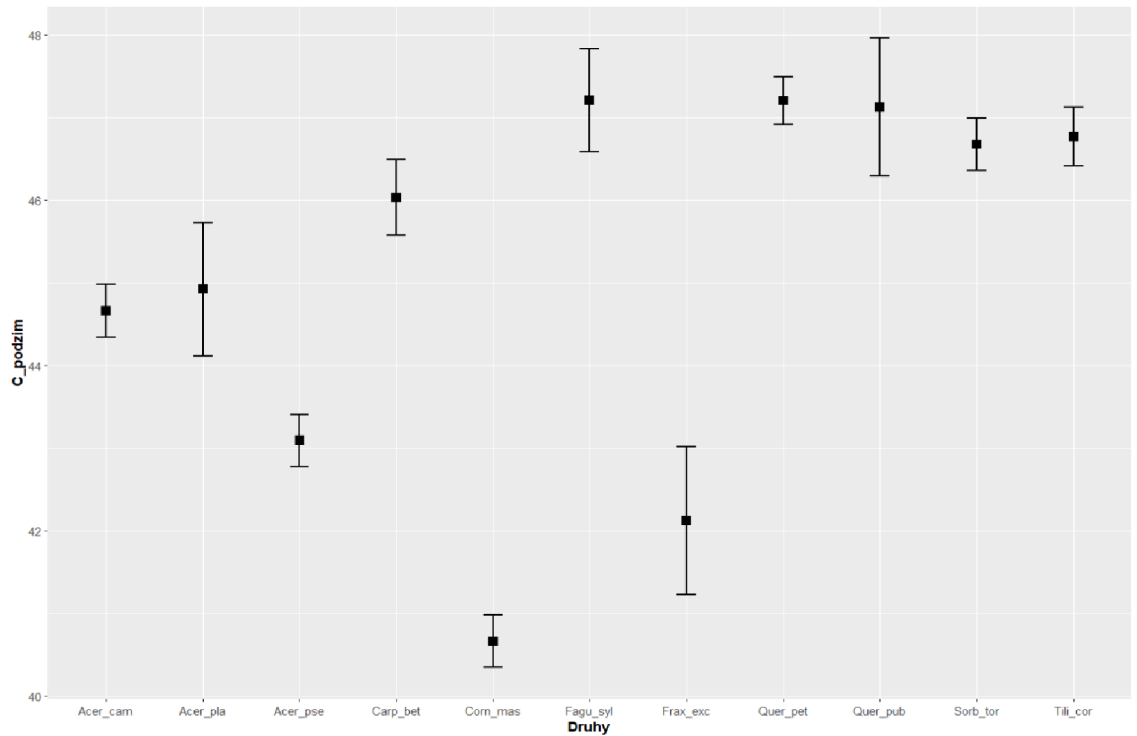
## Dusík

V listovém opadu v podzimním období byla hodnota dusíku v rozmezí od 0,61 % (jeřáb břek) do 1,52 % (dub pýřitý). Podle množství dusíku lze druhy vzestupně seřadit: jeřáb břek < buk lesní < dub zimní < javor mléč < javor klen < dřín obecný < habr obecný < javor babyka < jasan ztepilý < lípa srdčitá < dub pýřitý.



## Uhlík

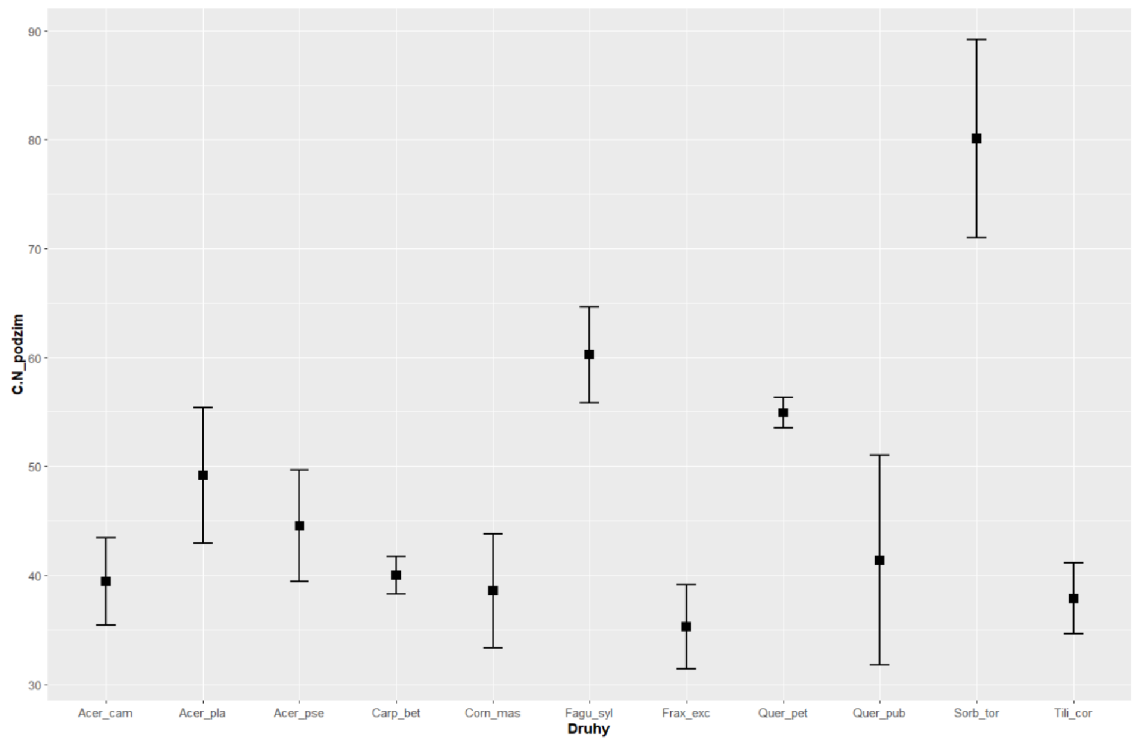
V listovém opadu v podzimním období byla hodnota uhlíku v rozmezí od 40,67 % (dřín obecný) do 47,21 % (buk lesní). Podle množství uhlíku lze druhy vzestupně seřadit: dřín obecný < jasan ztepilý < javor klen < javor babyka < javor mléč < habr obecný < jeřáb břek < lípa srdčitá < dub pýřitý < dub zimní < buk lesní.





## Poměr C:N

V listovém opadu v podzimním období byla hodnota poměru uhlíku a dusíku (C:N) v rozmezí od 30,94 (dub pýřitý) do 76,14 (jeřáb břek). Podle poměru uhlíku a dusíku lze druhy vzestupně seřadit: dub pýřitý < jasan ztepilý < dřín obecný < lípa srdčitá < javor babyka < habr obecný < javor klen < javor mléč < dub zimní < buk lesní < jeřáb břek.



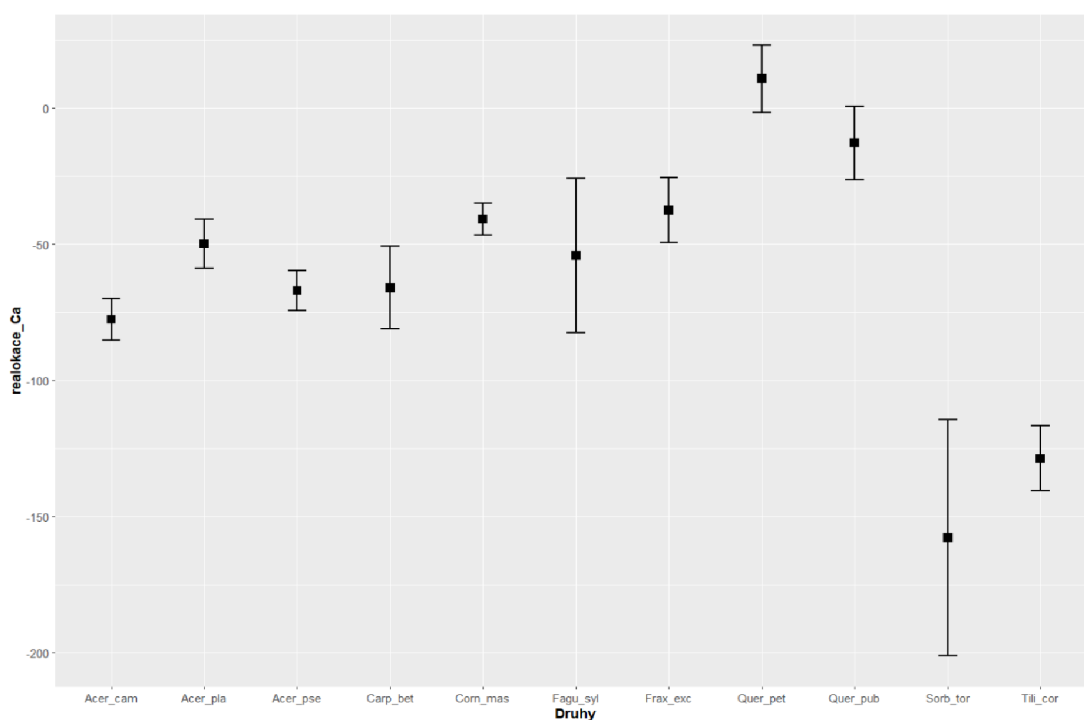
## Příloha 5 – Grafy znázorňující realokaci živin u dřevin

### Vápník

Pouze dub zimní realokoval vápník z listů v průběhu sezóny, přičemž se jeho množství snížilo o 1,96 mg/g. U ostatních dřevin docházelo k nárůstu množství vápníku v listech. Nejméně přibýlo vápníku u dubu zimního 0,18 mg/g. Nejvíce přibýlo vápníku u lípy srdčité 13,16 mg/g, což je opravdu velké množství vzhledem k tomu, že v letním období měla lípa srdčítá pouze 10,53 mg/g, tak do podzimního období obsah vápníku v listech více než zdvojnásobila.

Dřeviny lze podle nárůstu množství vápníku v listech vzestupně seřadit: dub pýřitý < buk lesní < javor mléč < habr obecný < jasan ztepilý < javor babyka < dřín obecný < javor klen < jeřáb břek < lípa srdčítá.

Jedinou dřevinou, která realokovala vápník byl dub zimní, jehož účinnost resorpce vápníku (resorption efficiency) byla 12,76 %.

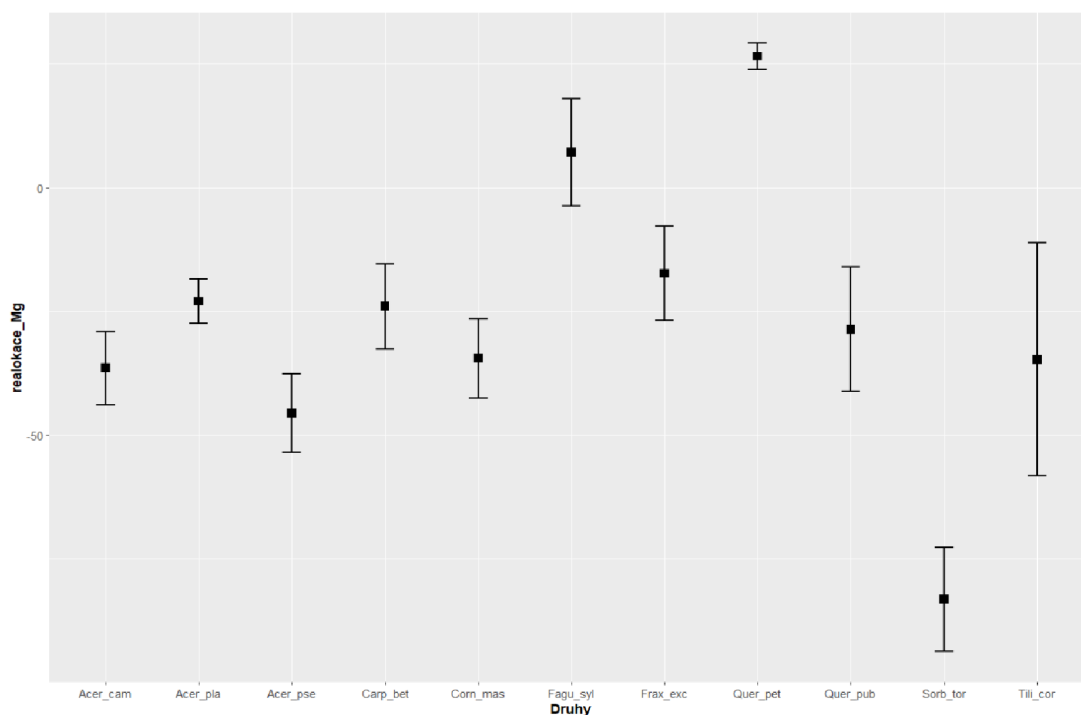


## Hořčík

Pouze dva druhy realokovaly hořčík z listů v průběhu sezóny. Dub zimní množství hořčíku se v jeho listech snížilo o 0,74 mg/g a buk lesní množství hořčíku se v jeho listech snížilo o 0,23 mg/g. U ostatních dřevin docházelo k nárůstu množství hořčíku v listech. Nejméně přibýlo hořčíku u habru obecného 0,42 mg/g a nejvíce u jeřába břeku 1,53 mg/g.

Dřeviny lze podle nárůstu množství hořčíku v listech vzestupně seřadit: habr obecný < lípa srdčitá < javor mléč < dub pýřitý < jasan ztepilý < javor babyka < dřín obecný < javor klen < jeřáb břek.

Jedinými dřevinami, které realokovaly hořčík byly dub zimní buk lesní. Dub zimní, jehož účinnost resorpce hořčíku (resorption efficiency) byla 26,33 %. Buk lesní, jehož účinnost resorpce hořčíku (resorption efficiency) byla 9,49 %.

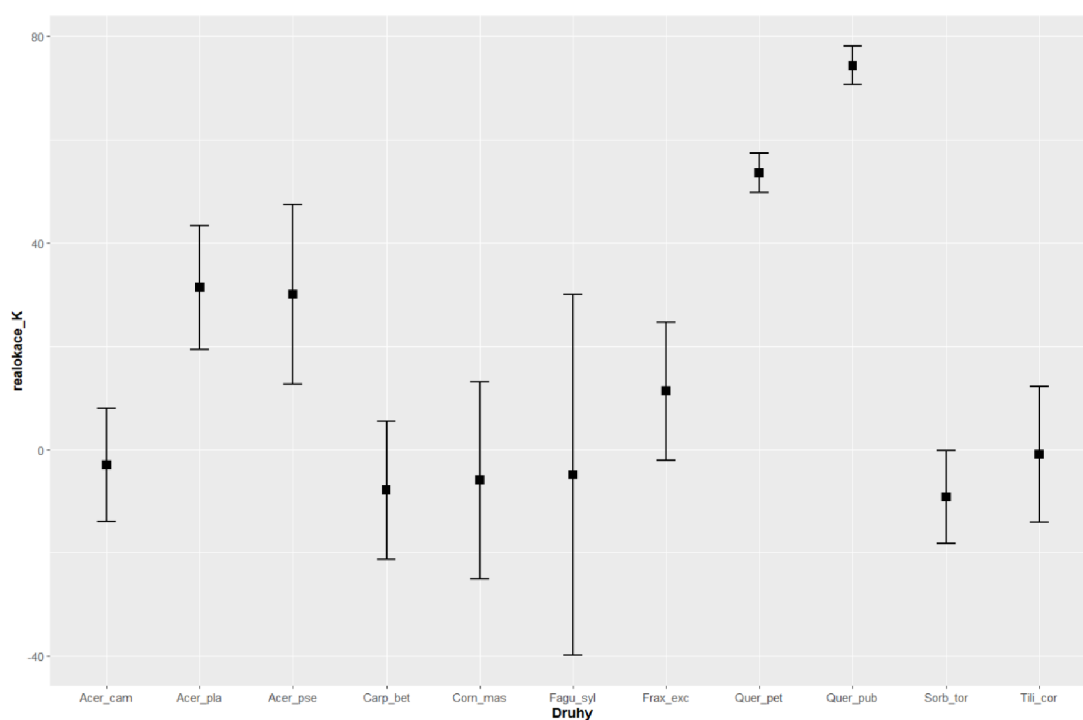


## Draslík

Většina dřevin realokovala draslík v průběhu sezóny. Výjimkou byly pouze jeřáb břek, habr obecný a javor babyka, jejichž množství draslíku v listech se v průběhu sezóny zvýšilo. Nejvíce realokoval draslík dub pýřitý, jehož množství se snížilo o 12,5 mg/g, nejméně realokovala draslík lípa srdčitá, jejíž množství draslíku se snížilo jen o 0,02 mg/g.

Dřeviny lze podle množství realokovaného draslíku vzestupně seřadit: lípa srdčitá < dřín obecný < jasan ztepilý < buk lesní < javor klen < javor mléč < dub zimní < dub pýřitý.

Významně se od ostatních dřevin (s výjimkou javora kleny a javora mléče) lišily dub zimní a dub pýřitý, jejichž účinnost resorpce draslíku (resorption efficiency) byla 53,50% a 72,75 %. Draslík také realokovaly tyto dřeviny javor klen (28,29 %), javor mléč (55,99 %), buk lesní (16,80 %), jasan ztepilý (6,64 %), lípa srdčitá (0,25 %) a dřín obecný (5,78 %).



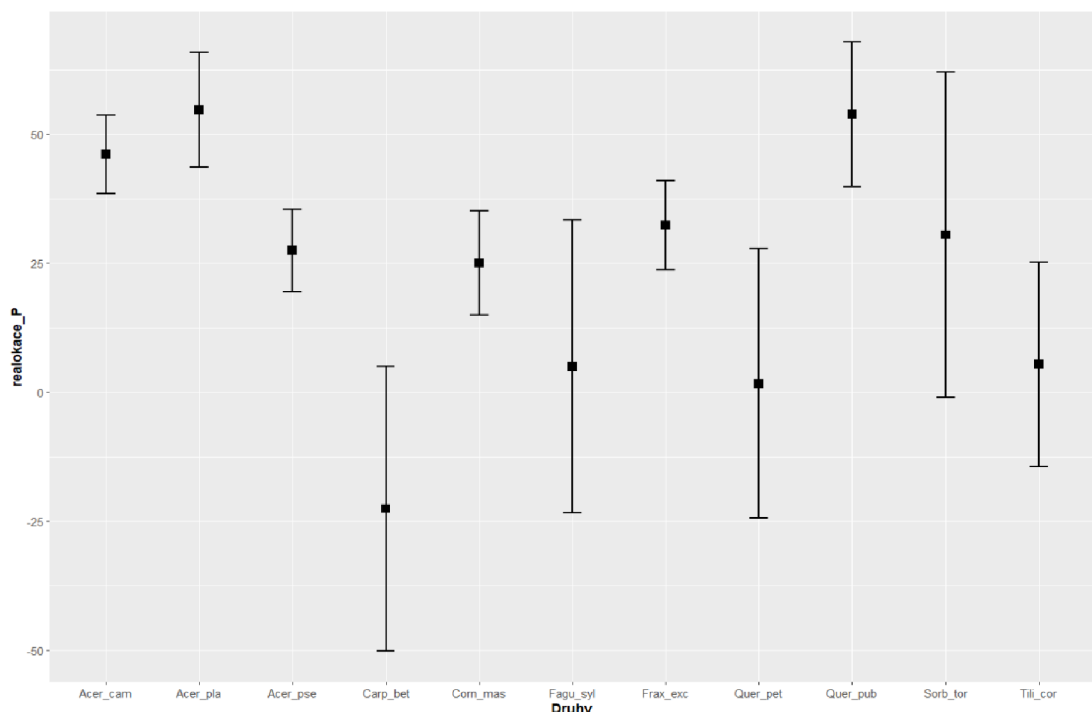
## Fosfor

Většina dřevin realokovala fosfor v průběhu sezóny. Výjimkou byly pouze habr obecný a buk lesní, jejichž množství fosforu v listech se v průběhu sezóny zvýšilo u habru o 0,02 mg/g a u buku o 0,36 mg/g. Nejvíce realokoval fosfor javor mléč, jehož množství fosforu v listech se snížilo o 0,98 mg/g a nejméně realokovala lípa srdčitá, jejíž množství fosforu se snížilo jen o 0,16 mg/g.

Dřeviny lze podle množství realokovaného draslíku vzestupně seřadit: lípa srdčitá < dub zimní < jeřáb břek < dřín obecný < javor klen < jasan ztepilý < javor < babyka < dub pýřitý < javor mléč.

Významný rozdíl v množství fosforu byl pouze mezi habrem a javorem mléčem, habrem a javorem babykou, lípou a javorem mléčem, habrem a dubem pýřitým, habrem a jeřábem břekem.

Účinnost resorpce fosforu u dřevin byla 55,99 % u javoru babyky, 54,79 % u dubu pýřitého, 43,07 % u dubu zimního, 30,20 % u javoru mléče, 29,67 % u javoru kleny, 24,50 % u buku lesního, 20,13 % u jasanu ztepilého, 15,35 % dřínu obecného a 13,37 % u jeřába břeku.

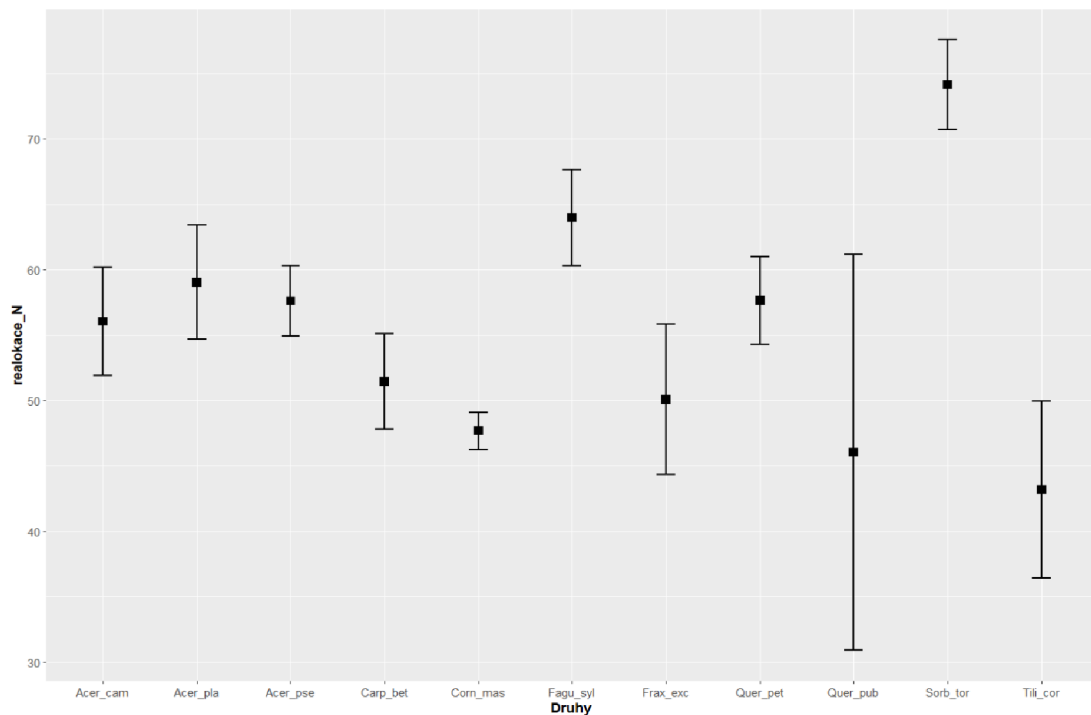


## Dusík

Dusík realokovaly všechny dřeviny. Nejvíce ho realokoval jeřáb břek, protože množství dusíku se zmenšilo z 2,41 % na 0,61 % (změna o 1,8 %). Nejméně realokovala dusík lípa, jejíž množství dusíku se zmenšilo z 2,28 % na 1,27 % (změna o 1,06 %).

Dřeviny lze podle množství realokovaného dusíku vzestupně seřadit: lípa srdčitá < dřín obecný < dub zimní < habr obecný < jasan ztepilý < dub pýřitý < javor mlč < javor klen < javor babyka < buk lesní < jeřáb břek.

Významný rozdíl pouze mezi těmito dřevinami: jeřáb břek a javor babyka, jeřáb břek a habr obecný, jeřáb břek a dřín obecný, dub pýřitý a buk lesní, lípa srdčitá a buk lesní, jeřáb břek a jasan ztepilý, jeřáb břek a dub pýřitý, jeřáb břek a lípa srdčitá.

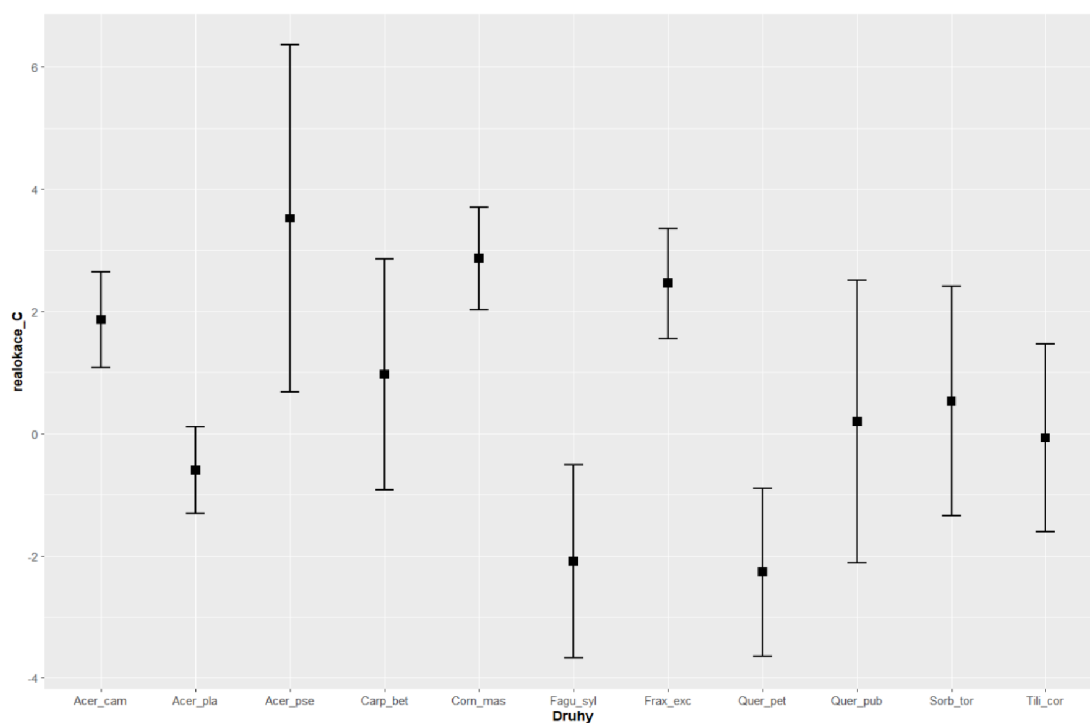


## Uhlík

U čtyřech druhů (dub zimní > buk lesní > javor mlč > lípa srdčitá) se zvýšilo množství uhlíku. Nejvíce u dubu zimního z 46,18 % na 47,21 % (změna o 1,03). Nejméně u lípy srdčité z 46,76 % na 46,77 % (změna o 0,01).

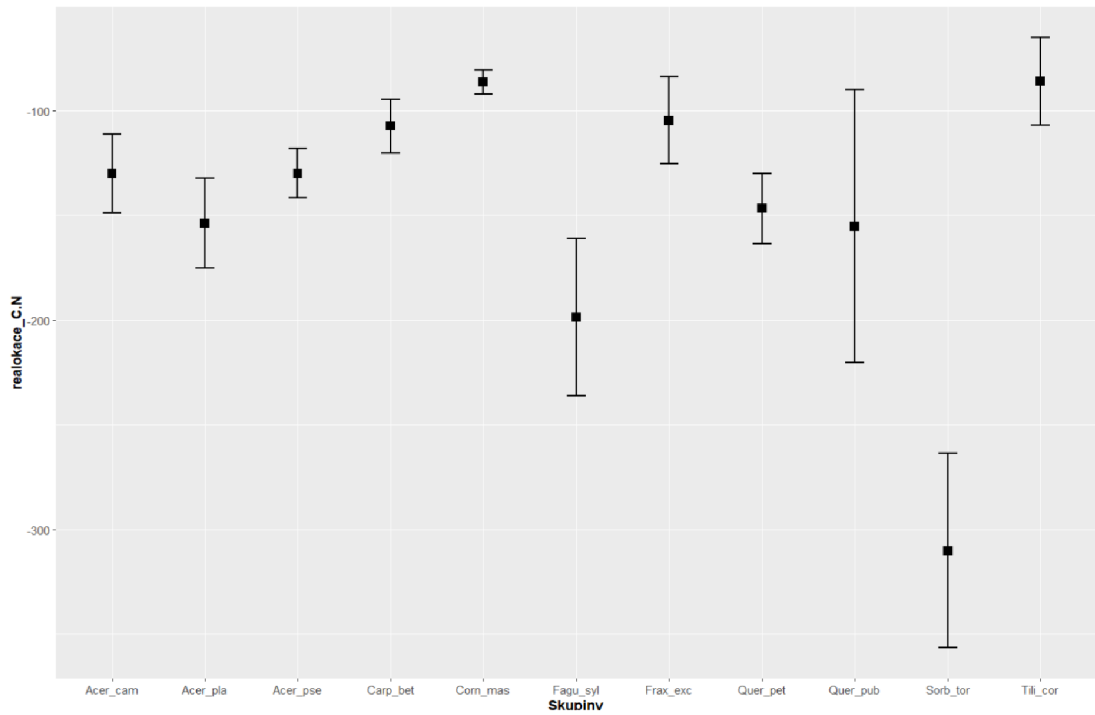
U ostatních dřevin došlo k realokaci dusíku. Nejvíce se realokoval uhlík u javora klenu (změna o 1,65) a nejméně realokoval uhlík dub pýřitý (změna o 0,11). Podle množství realokovaného uhlíku lze dřeviny vzestupně seřadit: dub pýřitý < jeřáb břek < habr obecný < javor babyka < jasan ztepilý < dřín obecný < javor klen.

Významný rozdíl byl pouze mezi dřevinami: javor klen a buk lesní, javor klen a dub zimní, buk lesní a dřín obecný, dub zimní a dřín obecný, buk lesní a jasan ztepilý, dub zimní a jasan ztepilý. Tedy mezi některými dřevinami, u nichž uhlíku nejvíce přibylo (dub zimní a buk lesní) a dřevinami u nichž byl uhlík nejvíce realokován (javor klen, dřín obecný, jasan ztepilý).



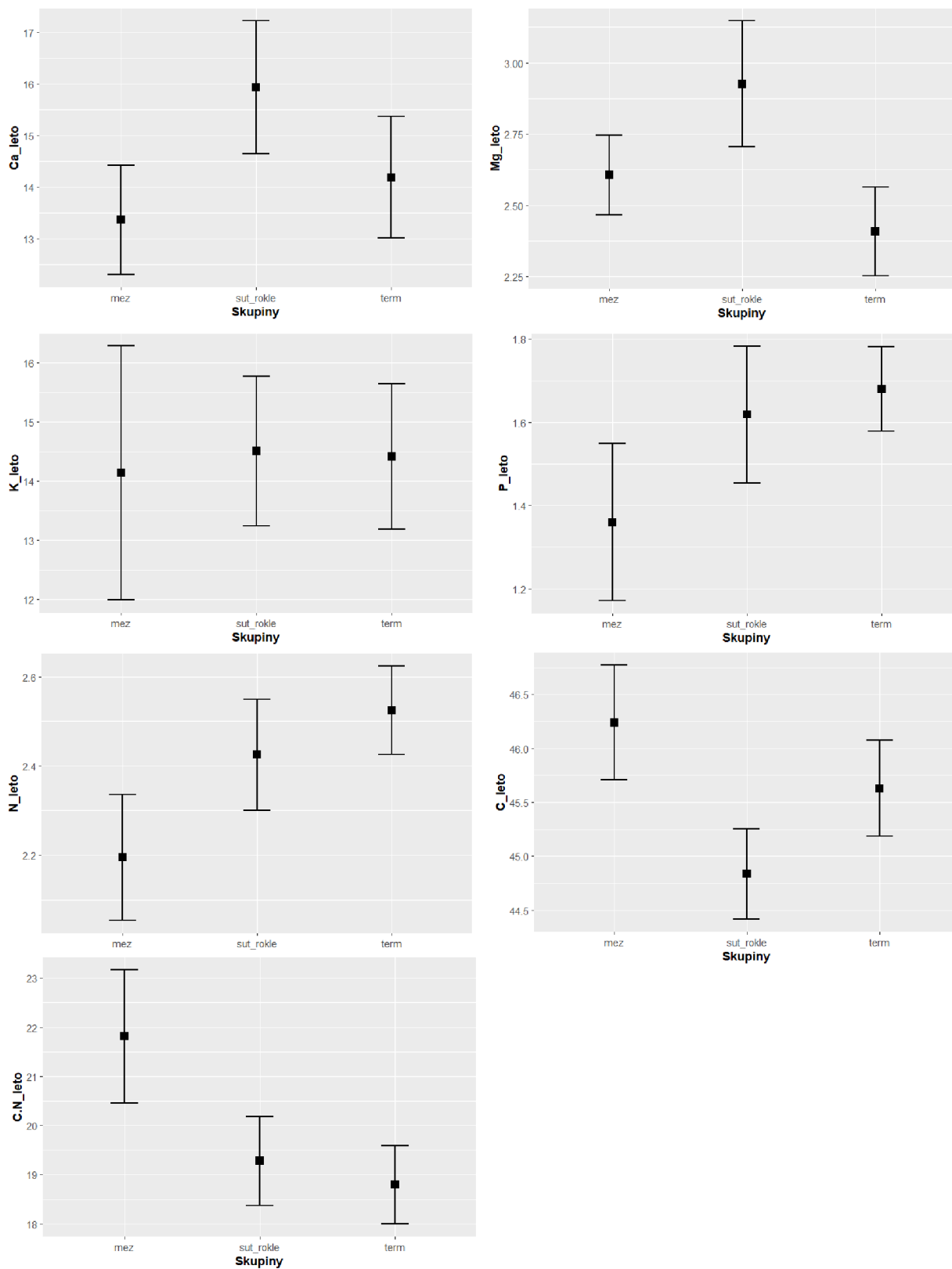
## Poměr C:N

U všech dřevin se poměr C:N zmenšil nejvíce tomu bylo u jeřábu břeku a nejméně u dubu pýřitého. Podle velikosti změny v poměru C:N lze dřeviny vzestupně seřadit: dub pýřitý < lípa srdčitá < jasan ztepilý < dřín obecný < habr obecný < javor babyka < javor klen < javor mléč < dub zimní < buk lesní < jeřáb břek.

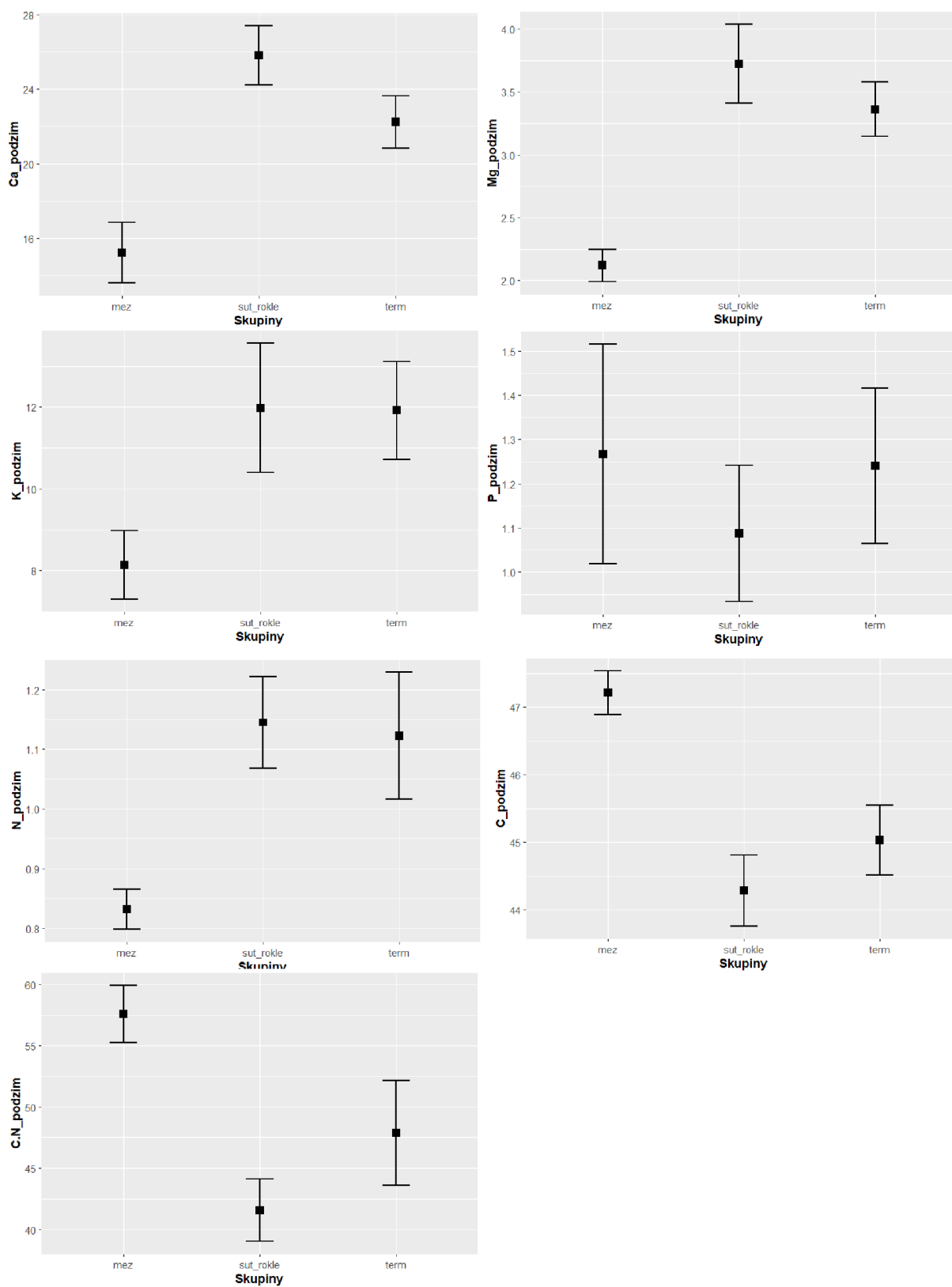




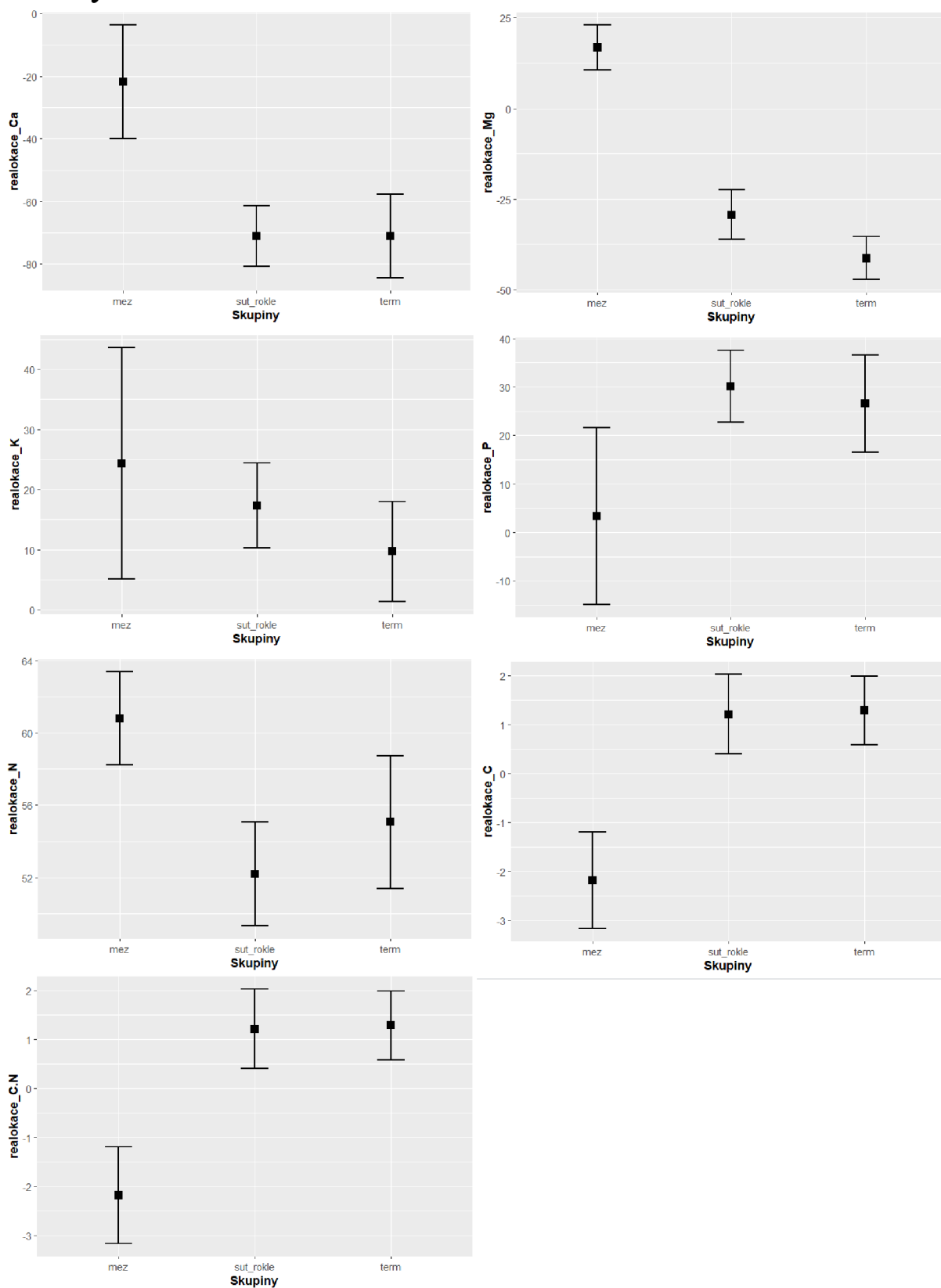
## Příloha 6 – Grafy znázorňující kvalitu opadu v letním období u druhů vázaných na různá stanoviště



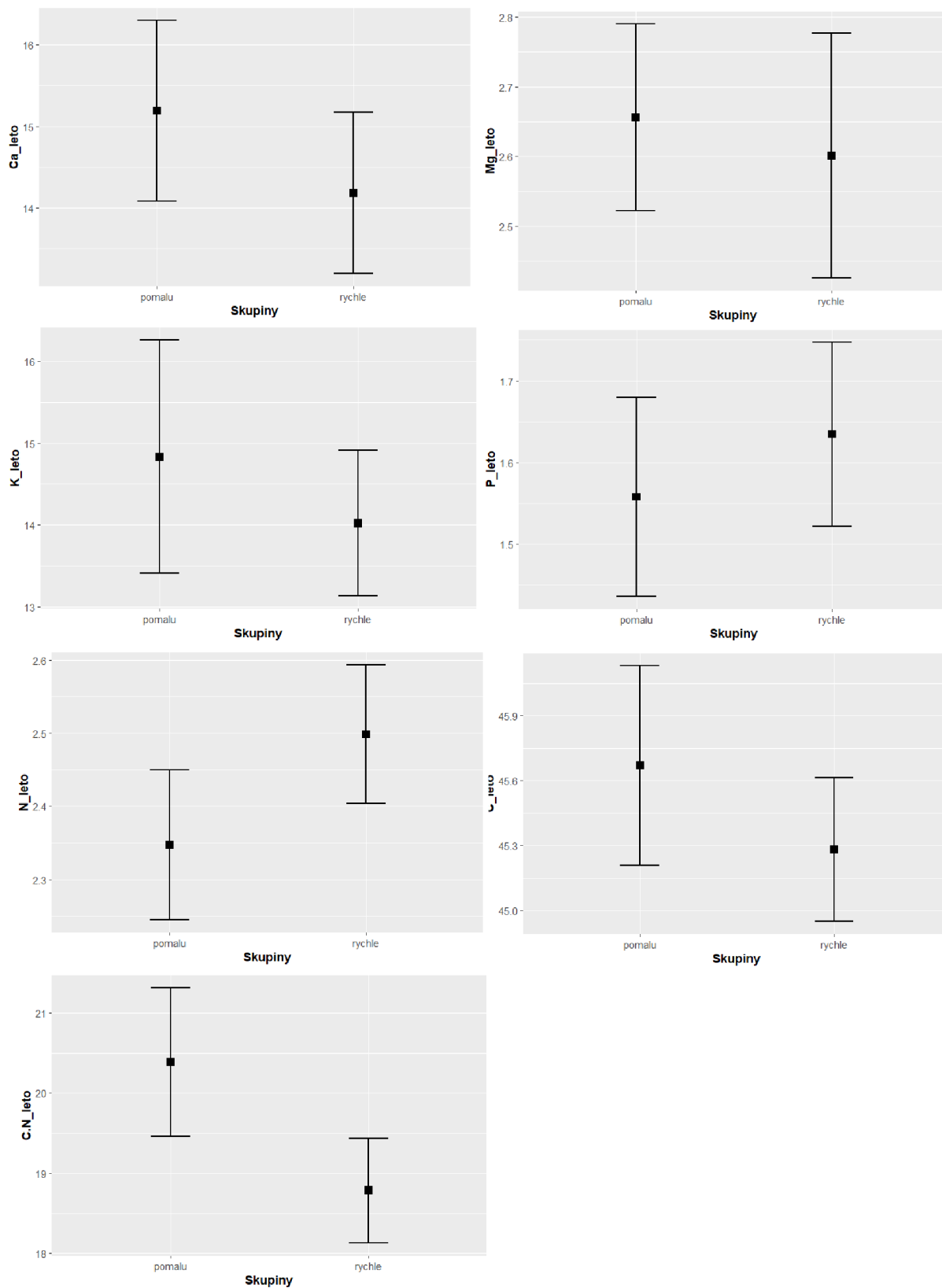
## Příloha 7 – Grafy znázorňující kvalitu opadu v podzimním období u druhů vázaných na různá stanoviště



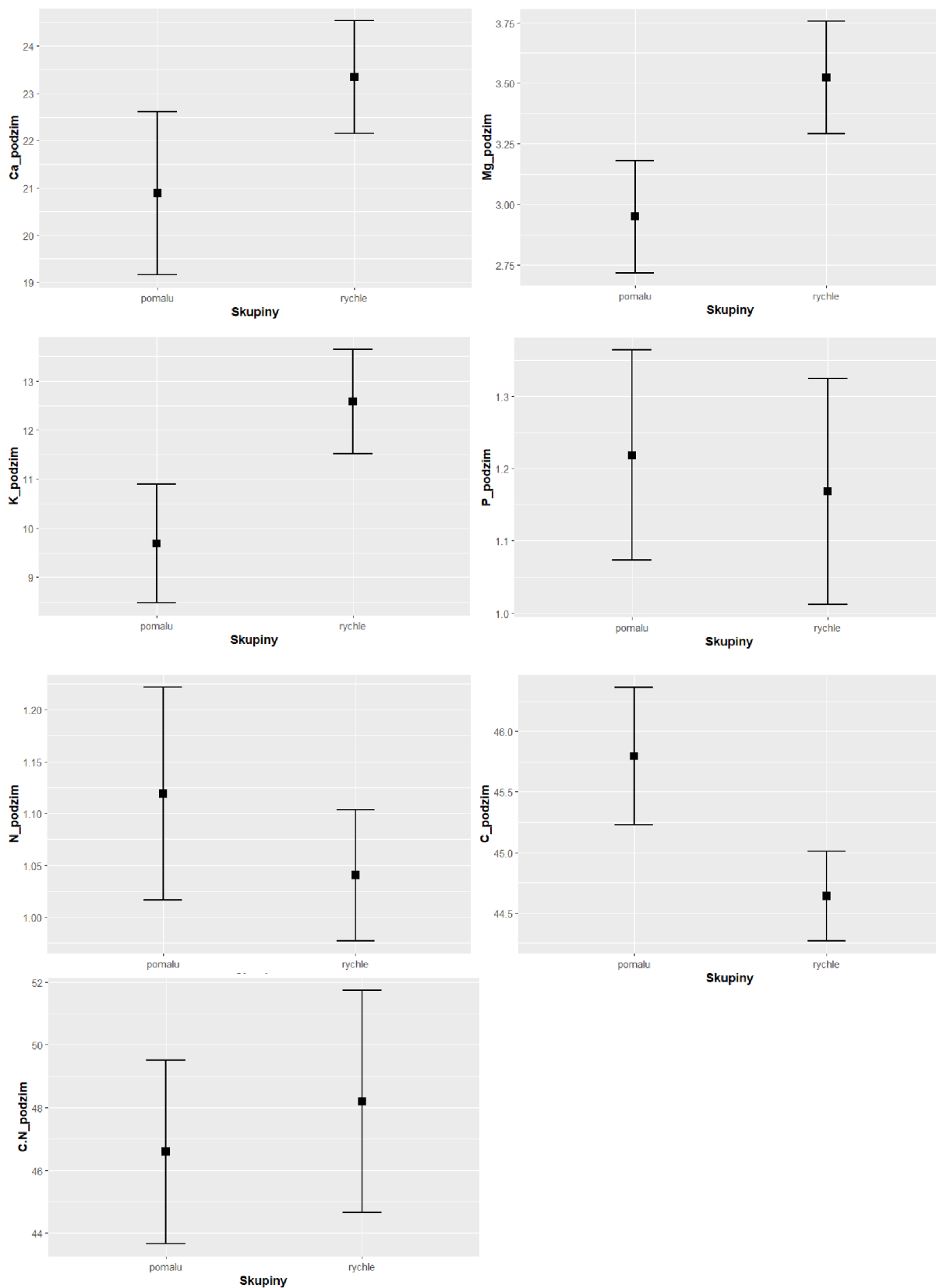
## Příloha 8 – Grafy znázorňující realokaci u druhů vázaných na různá stanoviště



## Příloha 9 – Grafy znázorňující kvalitu opadu v letním období u různě rychle rostoucích druhů



## Příloha 10 – Grafy znázorňující kvalitu opadu v podzimním období u různě rychle rostoucích druhů



## Příloha 11 – Grafy znázorňující realokaci u různě rychle rostoucích druhů

