

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra pěstování lesů



Fakulta lesnická
a dřevařská

Struktura a dynamika vývoje přirozených bukových porostů v NPR

Voděradské bučiny

Structure and development dynamics of close-to-nature stands in
the Voděradské bučiny National Natural Reserve

Diplomová práce

Praha, 2015

Diplomant: Ing. Jan Albert

Vedoucí práce: doc. Ing. Jiří Remeš, Ph.D.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma Struktura a dynamika vývoje přirozených bukových porostů v NPR Voděradské bučiny vypracoval samostatně pod vedením doc. Ing. Jiřího Remeše, Ph.D. a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědom, že odevzdáním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Říčanech dne 16.4.2015

Jan Albert

Poděkování

Tímto bych rád poděkoval vedoucímu mé práce Jiřímu Remešovi za pomoc s výběrem tématu, vstřícný přístup, rady a pomoc při řešení a zpracování této práce. Další poděkování patří Lukáši Bílkovi za pomoc při sběru prostorových dat v terénu a Danielu Zahradníkovi za asistenci při zpracování prostorových analýz. Janu Albertovi st. a Barbaře Vohlídalové děkuji za pomoc při terénním měření.

V Říčanech dne 16.4.2015

Jan Albert

Abstrakt

Tato diplomová práce je součástí dlouhodobého sledování přirozeného vývoje bukových porostů na dvou 1 ha trvalých výzkumných plochách v Národní přírodní rezervaci Voděradské bučiny ve středních Čechách. Porosty jsou v bezzásahovém režimu více než 50 let. Součástí práce bylo opětovné měření dendrometrických charakteristik stromů po 7 letech na TVP 1, resp. po 6 letech na TVP 2, a prostorové zaměření stromů nad 3 cm výčetní tloušťky. V porostech bylo rovněž sledováno množství mrtvého dřeva. Proběhla analýza prostorové textury pomocí agregačních indexů (Hopkins-Skellam, Pielou-Mountford, Clark-Evans) a K funkce. Hodnoceny byly rovněž tloušťkové přírůsty mezi měřeními.

V porostních mezerách se začíná objevovat hojná přirozená obnova téměř výlučně buku a pokračuje rozpad horního patra porostu. Textura se ukazuje být shlukovitá pro nižší porostní patra a náhodná pro střední významněji pak horní etáž. Množství mrtvého dřeva v porostech je nižší, než je typické pro přírodní lesy. Především na TVP 1 lze očekávat progresivní rozpad korunového zápoje a nástup rozsáhlé přirozené obnovy.

Klíčová slova: přirozené bučiny, *Fagus sylvatica*, přirozená obnova, prostorová struktura, Ripleyho K funkce

Abstract

This study describes dynamics of natural regeneration of two 1-ha adjacent permanent research plots with semi-natural beech forest stands located in the natural reserve Voděradské bučiny, Central Bohemia. Both plots are kept unmanaged for more than 50 years. This work comprises measurements of basic dendrometrical data and coordinates for every tree over 3 cm DBH after 7 years, resp. 6 years, of the initial measurements. Volume of dead wood was recorded. The structure aggregation indices (Hopkins-Skellam, Pielou-Mountford, Clark-Evans) and Ripley's K-function were calculated. Diameter based increment is evaluated.

Natural regeneration appears in canopy gaps wholly composed of beech saplings. The spatial pattern analysis reveals clumping in understory of forest stands, tending to random distribution in higher layers. The rates of coarse woody debris is lower than in natural forests. More progressive gap creation is expected with further abundant regeneration in understory.

Keywords: natural forest, *Fagus sylvatica*, natural regeneration, stand structure, Ripley's K-function

OBSAH

1. Úvod	7
2. Popis druhu	8
2.1. Charakteristika buku lesního	8
2.2. Ekologické nároky a rozšíření buku lesního (<i>Fagus sylvatica</i>).....	9
2.3. Fytcenologické začlenění bučin.....	10
2.4. Historické rozšíření buku.....	11
3. Struktura a dynamika bukových porostů	12
3.1. Vývojový cyklus lesa.....	12
3.1.1. Malý vývojový cyklus lesa.....	13
3.2. Struktura porostů a přirozená obnova	13
3.3. Skupiny stromů	14
3.4. Přirozená obnova porostů	15
4. Charakteristika území Voděradských bučin	15
4.1. Poloha a vznik rezervace.....	15
4.2. Historie lesního hospodaření v oblasti rezervace.....	16
4.3. Přírodní podmínky	19
4.3.1. Geologické poměry.....	19
4.3.2. Klimatické poměry	20
4.4. Předmět ochrany rezervace	20
4.5. Hospodaření a plán péče	21
5. Metodika	22
5.1. Popis ploch.....	22
5.2. Sběr dat	23
5.3. Vyhodnocení struktury porostu.....	23
5.3.1. Tloušťková struktura	23
5.3.2. Výšková struktura porostu.....	24
5.3.3. Zakmenění	24
5.3.4. Množství dendromasy v porostech	24
5.3.5. Prostorová struktura porostu.....	27
6. Výsledky	30
6.1. Druhová struktura porostů	30
6.2. Tloušťková struktura porostů.....	31
6.3. Výšková struktura porostů	34
6.3.1. Štíhlostní koeficient	35

6.4.	Zakmenění.....	36
6.5.	Množství dendromasy.....	36
6.5.1.	Množství mrtvého dřeva.....	37
6.6.	Prostorová struktura.....	38
6.6.1.	Korunový zápoj.....	38
6.6.2.	Analýza prostorové distribuce.....	38
6.7.	Přírůst porostů.....	39
7.	Diskuze.....	42
8.	Závěr.....	44
9.	Reference.....	46
10.	Příloha.....	52

1. ÚVOD

Les je nezastupitelnou součástí středoevropské krajiny. Je v širším slova smyslu obnovitelným přírodním zdrojem. Spoluvytváří přírodní prostředí, významným způsobem strukturuje krajinu, je zdrojem důležité suroviny i inspirací pro kulturní tvorbu. V každém historickém období se formoval jiný vztah člověka k lesu. V období gotiky se les pojímal jako zdroj dřeva a pastevního prostoru na straně jedné a jako nepřátelská divočina s neproniknutelným pralesem a divokými šelmami na straně druhé. Renesance položila základy racionálního využívání lesa, které vrcholí v současné době. Moderní ekologická věda se však od tohoto utilitaristického pojetí lesa odklání a prosazuje integrované pojetí lesa jako specifického ekosystému s mnoha různými funkcemi (Fanta 2007).

Poznání přírodního stavu lesa poskytuje lesníkům znalost spontánních vývojových tendencí všech ekosystémů, které se uplatňují ve všech porostních typech, kterými je výchozí stav obvykle díky lidské činnosti nahrazen. Proto jsou poznatky o struktuře a vývoji přírodních lesů pro současné středoevropské lesní hospodářství jedním z nejdůležitějších vodítek. Zejména na těchto poznatcích bude záviset volba přírodě blízkých způsobů hospodaření, které mají mimo jiné zaručovat maximální ekologickou i biologickou rozmanitost lesních ekosystémů (Vacek & Mikeska 2007, 25). Znalosti přirozených procesů lesních ekosystémů se v posledních desetiletích čím dál více využívají v lesním hospodářství střední Evropy (Diaci 2006).

Od přelomu 19. a 20. století se v souladu s rostoucími požadavky na trvalost užitků z lesa vyvíjí celá řada metod, které se zabývají zejména problematikou struktury a textury lesních ekosystémů cíleně k hlediskům ochranným. Nejprve se jednalo o ochranu proti abiotickým činitelům (zejména proti větru), v druhé polovině 20. století proti komplexním antropogenním tlakům s dominancí průmyslových imisí a v posledních dvou desetiletích se dospělo k hlediskům ekologicko-pěstebním za účelem pěstební diferenciace dle priorit a vyváženosti jednotlivých produkčních, ekologických či environmentálních funkcí lesa. Vedle ekonomického významu lesů jako producenta obnovitelné dřevní suroviny je čím dál tím více chápán význam lesa jako nenahraditelné složky životního prostředí. Dlouhodobě se ukázalo jako nejefektivnější, když principy obhospodařování kulturních lesů vycházely z exaktních znalostí struktury a vývoje přírodních lesů (Vacek *et al.* 2007, 9–10).

Cílem předkládané práce je zhodnocení struktury a přirozené obnovy porostu ponechaného samovolnému vývoji bez hospodářských zásahů od roku 1955. Pozornost je věnována strukturálním charakteristikám a změnám ve sledovaném porostu. Práce je součástí dlouhodobého projektu sledování vývoje bukových porostů (Bílek *et al.* 2011).

2. POPIS DRUHU

2.1. Charakteristika buku lesního

Buk lesní (*Fagus sylvatica*) je strom velkých rozměrů, s rovným válcovitým kmenem a nápadně hladkou, šedou borkou. Koruna je u volně rostoucích jedinců kulovitá, v porostu metlovitá. Strom dosahuje výšek kolem 35 m a průměru kmene 1,5 m. Dožívá se věku 200 – 400 let, přičemž objem kmene může dosáhnout až 30 m³ (Chmelař 1983). Doloženy jsou ovšem i mnohem starší stromy sahající k hranici 500 let nalezené v oblastech s oceánickým klimatem v západních Pyrenejích (Bourquin-Mignot & Girardclos 2001), v lesích s vysokou nadmořskou výškou ve středomořské oblasti (Piovesan *et al.* 2003), tak i z přechodného klimatu západní Ukrajiny (Trotsiuk *et al.* 2012).

Kořenový systém je srdcovitý, hlavní kořen zkrácený větvený v soustavu silných bočních kořenů. Borka je i na starších kmenech hladká a stříbrošedá (Koblížek 1997). Kmen bývá vysoko do koruny průběžný a větve odstávají v ostrém úhlu. Zprohýbané, bělavě pýřité, později lysé, červenohnědé letorosty nesou odstávající, hnědé, dvouřadě střídavé, štíhle větvenité, ostře zašpičaté pupeny s bělavě pýřitými šupinami. Střídavé listy eliptické, 5 – 10 cm dlouhé, celokrajné, na okraji zvlněné, zašpičaté, na bázi zaokrouhlené až klínovité, v paždí žilek a na okraji listů zjara dlouze bělavě pýřité. Listy jsou ve stínu ploše rozložené, s tenkou čepelí a listy vystavené slunci jsou pevné s čepelí k okraji zdviženou. Samčí květy v paždí listů rostou v dlouze stopkatých nících svazečcích, samičí květy jsou umístěny po dvou v červenavé číšce zevně porostlé dlouze chlupatými, později dřevnatými výrůstky (Úradníček *et al.* 2009). Buk je rostlina jednodomá s jednopohlavními květy. Plodem jsou trojboké nažky nacházející se v dřevnaté číšce. Semena klíčí epigeicky (Koblížek 1997).

Vzhledem k velikosti semen buku jsou schopnosti jejich rozšiřování poměrně omezené. Primárně se rozšiřují barochorně a do vzdálenosti zhruba 20 m. To je ovšem

závislé na sklonu terénu (Wagner *et al.* 2010). Při studii v západních Alpách byl medián rozptylu semen od matečného stromu pouze 6,5 m (Sagnard *et al.* 2007). Nezanedbatelný vliv na rozptyl semen má také zoochorní rozšiřování drobnými obratlovci a ptáky (Nilsson 1985).

2.2. Ekologické nároky a rozšíření buku lesního (*Fagus sylvatica*)

Buk toleruje i značné zastínění. Často vytváří nesmíšené víceetážové porosty, protože silným cloněním vytlačuje většinu ostatních dřevin. Optimálně roste na čerstvých vlhkých, dobře provzdušněných humózních a minerálně bohatých půdách. Nesnáší půdy zamokřené a ulehlé. Citlivý je k suchu a méně i k pozdním mrazům (Koblížek 1997; Musil & Möllerová 2005). K půdním podmínkám je značně tolerantní, roste na půdách kyselých i bazických. Nesnáší pouze půdy značně vysychavé, bažinaté a zaplavované a těžké nepropustné jíly (Joyce *et al.* 1998).

Buk svým opadem listů silně ovlivňuje půdu. Na chudých horninách při nedostatku edafonu bukové listy špatně zvětrává a tak postupně vzniká vysoká pokrývka hrabanky, vespod vrstevnatě slehlá, která váže mnoho vody a zabraňuje provzdušnění. To může mít za následek vytvoření surového listnatého humusu, což znemožní růst bylinného krytu a zmlazování dřevin. Za přístupu světla a dostatečné vlhkosti se listů rychleji rozkládá. Hlavní roli hraje přitom bohatá půdní flora a fauna (Chmelař 1983).

Rozšíření buku je dáno především délkou vegetačního období (počet dní v roce, kdy průměrná denní teplota neklesá pod 10°C), přičemž limitujícím faktorem mohou být i letní sucha, která se částečně váží k ročnímu úhrnu srážek (Standovár & Kenderes 2003). Fang a Lechowicz (2006) měřeními potvrdili, že teplota a v menší míře vlhkost nejvíce ovlivňuje rozšíření druhů rodu *Fagus* po celém světě, přičemž průměrné roční teploty pro spodní a horní hranici rozšíření buku lesního byly 13,5°C a 6,6°C resp. Pro stanovení spodního limitu výskytu buku lze použít Ellenbergův koeficient (Ellenberg 1988):

$$Q = \frac{\text{průměrná teplota v červenci (°C)}}{\text{roční úhrn srážek (mm)}} \times 1000$$

Hodnoty pod 20 ukazují čistě bukové klima, mezi 20 a 30 už konkurenční síla buku klesá a při hodnotách nad 30 už dominuje dub. Ekologická amplituda buku je poměrně široká, jak je patrné i z jeho vertikálního rozšíření, kde v severnějších oblastech sahá až na hladinu moře a naopak u nás jsou i známy případy, kdy společně se smrkem vystupuje

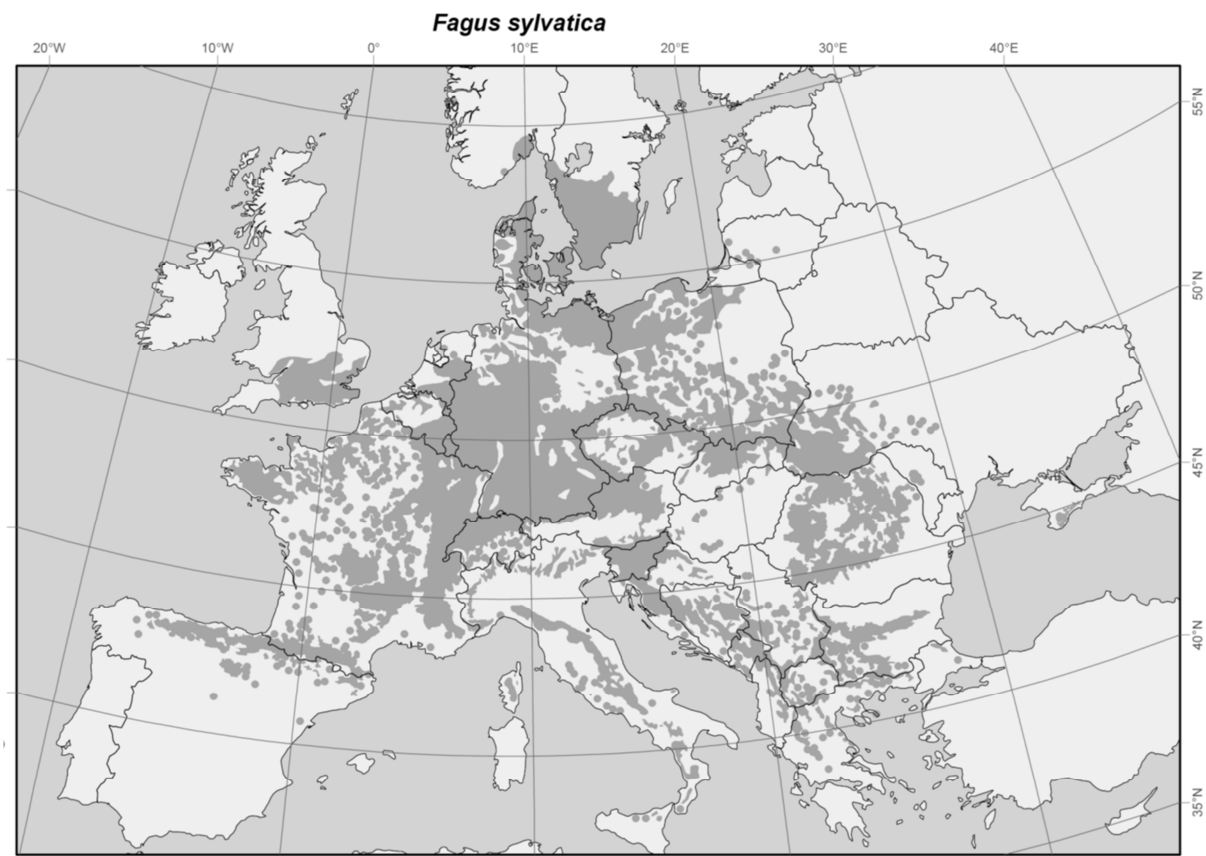
v podobě zakrslých polykormonů až k horní hranici lesa (Fanta 2007; Vacek & Jeník 2010). Na základě dendrochronologických dat bylo zjištěno, že limitujícím faktorem růstu buku v nižších polohách výskytu je dostupnost vody ve vegetačním období. Nižší srážky doprovázené vyššími teplotami mají za následek nižší tloušťkový přírůst. Naopak ve vyšších polohách jsou vyšší teploty spojeny i s vyšším přírůstem (Dittmar *et al.* 2003).

Těžiště svého rozšíření má buk v submontánním a montánním vegetačním stupni, v nižších polohách navazuje především na dub zimní a ve vyšších postupně přechází v jedlové a smrkové porosty. Má střední nároky na vláhu v půdě. V oblasti optimálního rozšíření je buk celkem indiferentní ke geologickému podkladu. Roste skoro na všech druzích hornin; vynechává jen suché písky, těžké nepropustné jíly, půdy bažinaté a rašelinné. Nejlepší bučiny jsou ovšem na dobrých humózních půdách bohatých vápníkem. Diagnostický druh svazu Fagion (Úradníček *et al.* 2009).

Jeho optimum je na čerstvě vlhkých, dobře provzdušněných, humózních a minerálně bohatých (zvláště vápníkem) půdách, výškové optimum asi od 500 do 800 m n. m. při ročních srážkách 800-1000 mm (Koblížek 1997). Celý areál buku lesního je zobrazen na Obr. 1.

2.3. Fytcenologické začlenění bučin

Ve skladbě synuzie dřevin je dominujícím druhem buk lesní, který především ve flyšových oblastech má schopnost tvořit monocenózy. Taktéž v bezjedlovém území ovládá prostor jako jediná determinanta. V klimaticko vegetační oblasti ovlivněné klimatem od Severního a Baltského moře k buku přistupuje jako přimíšený nebo až subdominující druh zejména jedle bělokorá a buk zde netvoří cenózy charakteru holých nebo typických bučin. Dle evropské fytcenologické školy náleží bučiny svazu *Fagion*. Dle vyšší klasifikace spadá tento svaz do řádu *Fagetalia sylvaticae* a dále do třídy *Quercus-Fagetea* (Štykar 2008). V ČR se bučiny dělí dle Katalogu biotopů ČR na květnaté, vápnomilné, klenové a acidofilní, přičemž největší plošné zastoupení tvoří bučiny acidofilní (Chytrý *et al.* 2001).



Obr. 1 Rozšíření buku lesního (*Fagus sylvatica*). Zdroj:

http://www.euforgen.org/fileadmin/www.euforgen.org/Documents/Maps/PDF/Fagus_sylvatica.pdf

2.4. Historické rozšíření buku

Holocenní rozšíření buku lze zjišťovat dle uchovaných pylových zrn a makrofosílií dochovaných v sedimentárních vrstvách půdy. Tyto záznamy mohou objasnit, jak se v minulosti měnil areál buku a které dřeviny ho doprovázely (Huntley & Birks 1983). Porovnání pylových záznamů a matematického modelování historického vývoje klimatu ovšem ukazuje, že změny klimatu nejsou jediným faktorem ovlivňujícím změny v rozšíření buku – mezi další patří disturbance a vnitřní biologické vlivy druhu (Giesecke *et al.* 2007).

Západovýchodní směr hlavních evropských pohoří (Sudety, Alpy, Karpaty) působil na přechodu od třetihor do čtvrtohor jako překážka migrace druhu (včetně dřevin) do jižních refugií. Řada druhů prosperujících ve třetihorách i ve čtvrtohorních meziledových dobách narazila na ústupu před ledovcem na bariéru těchto pohoří — v

případě Alp a zčásti i rovněž zaledněných Karpat — a vyhynula. Ve srovnání se Severní Amerikou je proto evropská dřevinná flóra podstatně chudší (Fanta 2007).

Vegetační pás buku a jedle imigroval z refugií od atlantiku během celého subboreálu, kdy byly podmínky nejpříznivější, přes celou Evropu od jihu k severu a severozápadu. Do střední Evropy imigroval jako poslední a pronikal k nám od jihu a jihozápadu jako klín mezi smrkové horské lesy a smíšené listnaté lesy v nižších polohách. Zvlhčení klimatu ve starším subatlantiku podporovalo mohutný rozvoj vegetačního pásu buku a jedle (Štykar 2008).

Základem pro šíření buku v poledové době jsou místa refugií v době největšího zalednění kontinentu. Dřívější studie předpokládaly, že tato refugia se nacházejí na nynější jižní hranici areálu buku lesního. Novější studie ovšem poukazují na to, že se refugia na poloostrovech ve Středomoří (Apeninský, Balkánský a Iberijský poloostrov) nepodílela na kolonizaci střední a severní Evropy. Tato území byla naopak kolonizována ze zdrojových populací, které přečkaly dobu největšího zalednění v nižších chráněných polohách (tzv. kryptických refugiích) např. v Maďarsku nebo na jižní Moravě (Bradshaw *et al.* 2010; Magri *et al.* 2006).

3. STRUKTURA A DYNAMIKA BUKOVÝCH POROSTŮ

3.1. Vývojový cyklus lesa

Pro systémové hodnocení změn dřevinného porostu má zásadní význam existence dvou vývojových cyklů lesa. Velký vývojový cyklus lesa je charakterizován sekundární sukcesí, která probíhá na ploše řádově v hektarech a v časových rozpětích desetiletí. Malý vývojový cyklus lesa probíhá v rámci klimaxu na ploškách vyjádřených desítkami arů a v časových periodách staletí (Poleno & Vacek 2007).

Vývojové fáze lesa jsou rozdílné dlouho trvající úseky života přírodního lesa, v němž se jednotlivé složky podle vnitřních zákonitostí přizpůsobují prostředí, kvalitativně a kvantitativně se mění, vznikají, rostou, vyvíjí se a zanikají. Jde o integrovaný cyklický vývoj, v jehož rámci můžeme rozlišit řadu vzájemně propojených cyklů (cyklus oběhu vody, výživy, zachování hmoty a energie atd.). Určitým nadstavbovým cyklem je

dynamický cyklický vývoj dřevinných složek přírodního lesa, tj. malý vývojový cyklus lesa, v jehož rámci můžeme rozlišit tři typická vývojová stádia: rozpadu, dorůstání a optima (Vacek & Mikeska 2007). Právě tento cyklus je typický pro porosty s dominancí buku (Standovár & Kenderes 2003).

3.1.1. MALÝ VÝVOJOVÝ CYKLUS LESA

Na průměrných klimaxových stanovištích přecházejí přípravné porosty přirozeným vývojem do lesa závěrečného s úplnou dominancí stinných dřevin, zastoupených převážně jedinci, kteří vyrůstali v mládí v zástinu. Proto se stromy v závěrečném lese většinou v dřevné části svých kmenů vyznačují hustými letokruhy, vyjadřujícími často extrémně dlouhou dobu, kterou přežily v zástinu mateřského porostu. Takový klimaxový porost může jako les závěrečný teoreticky přežívat bez časového omezení. To však v žádném případě neznamená jeho neměnnost, protože i v rámci klimaxu dochází k cyklickému střídání tří základních vývojových stádií a v jejich rámci opět různých vývojových fází (Poleno & Vacek 2007).

3.2. Struktura porostů a přirozená obnova

Při analýze rostlinných populací v porostech je nutno očekávat, že jedinci i ve stejnověkové populaci nebudou navzájem rovnocenní. Mohou se lišit v rychlosti růstu a tvorbě biomasy, takže např. někteří jedinci jsou vyšší a mají více větví a listů než jiní, liší se však také různou fází ontogenetického vývoje, tj. někteří jedinci jsou např. ještě ve vegetativní fázi, jiní již v generativní fázi, někteří odumírají atd. (Vacek & Mikeska 2007).

Vedle druhové skladby lesních porostů je její další významnou vlastností jejich prostorová struktura. Struktura porostů zahrnuje jednak rozmístění jednotlivých stromů v prostoru a jejich výšku, tak i polohu padlých kmenů v různém stádiu rozpadu. Struktura přirozených porostů je čím dál více brána v potaz jako důležitá vlastnost lesních porostů k porozumění přírodním procesům a následné aplikaci v hospodaření v lesních ekosystémech, protože právě struktura je nejčastěji ovlivňovanou vlastností porostů k dosažení hospodářských cílů (Franklin *et al.* 2002). Studium disturbancí a dynamiky struktury přírodních lesů je jeden z nejučinnějších přístupů k pochopení procesů v porostech a jejich uplatnění v přírodě blízkém lesnictví (Gamborg & Larsen 2003).

Buk lesní se dožívá 200 – 400 let a snáší dlouho dobu zastínění matečným porostem, což ho řadí mezi typické klimaxové dřeviny (Musil & Möllerová 2005). Bučiny jsou bohatě strukturované, s často třemi až čtyřmi generacemi buku, keřové patro není

příliš vyvinuto. Tato vrstevnatost se snižuje dle půdních poměrů (vysýchavější mělké půdy, prudké kamenité svahy apod.). Na velmi chudých nebo skeletnatých půdách je vertikální struktura jednodušší, a další dřeviny vstupují do uvolněnější skladby – borovice lesní (*Pinus sylvestris*), bříza bělokorá (*Betula pendula*) (Štykar 2008).

Pokud existuje v porostu spodní etáž, její odrůstání je vázáno na porušení korunového zápoje. Disturbance menšího rozsahu zato však časté jsou typickým znakem evropských lesů s převahou buku lesního (Splechna *et al.* 2005). Disturbance se může vyskytnout i ve větším měřítku jako větrné polomy, ale spíše se objevují menší mezery v zápoji odumřením skupin či jednotlivých stromů (Wagner *et al.* 2010). Kompetiční schopnosti buku vyjádřené tloušťkovým přírůstem se liší v závislosti na abiotických podmínkách (Fichtner *et al.* 2012).

Velikosti porostních mezer se liší, ale ukazuje se, že rozdělení četnosti v závislosti na velikosti mezer má negativně exponenciální charakter. To znamená, že se v porostech obvykle nachází mnoho malých porostních mezer a málo velkých. V přirozených bukových lesích činí disturbance v zápoji zhruba 1% plochy porostů ročně (Runkle 1985).

Při pozorování prostorové struktury lesa dříve obhospodařovaného a ponechaného samovolnému vývoji po dobu 50 let bylo zjištěno, že původně pravidelné rozmístění stromů v důsledku pěstování se změnilo na rozmístění spíše náhodné (Wolf 2005).

Vývraty mohou značně přispět k půdnímu vývoji a tvořit nová mikrostanoviště (Šamonil *et al.* 2009). Po vývratech se tvoří násypy a jámy, které mají značný vliv na vlastnosti půdy a vlastní mikroklima, což může ovlivňovat ujímání semenáčků jednotlivých druhů dřevin. Násypy preferuje buk lesní a jedle bělokorá (*Abies alba*) oproti smrku ztepilému, který vykazuje spíše záporný vztah k tomuto mikrostanovišti. Takováto stanoviště naprosto chybí v obhospodařovaných lesích, i když se používají přírodě blízké postupy (Šebková *et al.* 2012).

3.3. Skupiny stromů

Horizontální struktura vytváří obraz střídání různých řídkých míst, mezer, světlin s výskytem dvou či několika stromů rostoucích blízko až těsně vedle sebe, samozřejmě kromě jednotlivých stromů v nepravidelných rozestupech. Skupina je v této souvislosti definována jako společnost nejméně dvou stromů, která se od svého okolí zřetelně odlišuje. Nejčastěji jde o stromy téhož druhu a podobného sociálního postavení; společně

stojí v korunovém zápoji. Při stupňovitém zápoji však mohou skupinu tvořit stromy odlišných stromových tříd. Ve smíšených porostech to mohou být dvě i více dřevin. Skupina končí tam, kde je zápoj přerušen nebo kde se vyskytují stromy, které nevytvářejí dojem sounáležitosti se skupinou (Košulič 2003).

"Skupina" rozvíjí růstové schopnosti stromů jednak srůstáním kořenů, jednak lepší ekologickou situací uvnitř skupiny. Síla skupiny je vždy vyšší než prosté sečtení síly všech jedinců ve skupině. Jedinec ve skupině je méně zranitelný, než by byl sám. Stromy hlavního porostu (úrovňové) nemusí mít k dispozici růstový prostor, potřebný v závislosti na věku, koncentricky situovaný kolem paty stromu. Menší rozestupy stromů ve skupině nemají za následek oválný průřez kmenů (Košulič 2003).

3.4. Přirozená obnova porostů

Při přirozené obnově je důležité znát ekologické nároky dřevin a dobře plánovat pěstební zásahy v porostech. Základem přirozené obnovy je semenný materiál z matečného porostu. Přezimování životaschopných semen buku lesního se zdá být závislé na vrstvě surového humusu při zemi. Větší vrstva surového humusu má nejspíše za následek zvýšenou predaci nepoškozených semen hlodavci než na minerální půdě (Bílek *et al.* 2009; Madsen 1995). Kriticky ohrozit přirozené zmlazení ovšem mohou hlodavci pouze v semenně slabších letech (Jensen 1982). Zatímco klíčení a přežívání prvního roku buku není téměř závislé na míře oslunění povrchu, přežívání semenáčků v dalších letech již vyžaduje snížený zápoj a větší dostupnost světla (Szwagrzyk *et al.* 2001). Okus lesní zvěří také negativně ovlivňuje zmlazení buku, proto je vhodné chránit i přirozenou obnovu oplocenkami (Olesen & Madsen 2008).

4. CHARAKTERISTIKA ÚZEMÍ VODĚRADSKÝCH BUČIN

4.1. Poloha a vznik rezervace

Národní přírodní rezervace Voděradské bučiny se nachází v okrese Praha-východ převážně na katastrálním území obce Černé Voděrady (na severozápadě do ní zasahují též území obcí Vyžlovka a Louňovice), přibližně 30 km jihovýchodně od Prahy. Území je součástí rozsáhlého lesního komplexu na pravém, částečně i na levém břehu Jevanského potoka. Nachází se v prostoru mezi obcemi Louňovice, Vyžlovka, Jevany, Černé Voděrady a Struhařov. Má protáhlý lichoběžníkový tvar ve směru SZ – JV (Příloha,

Obr. 2). Nadmořská výška nejnižšího místa, u Jevanského potoka, je 345 m n. m. a nejvyššího, na vrcholu Kobyla, 501 m n. m. Lokalita spadá do přírodní lesní oblasti 10 – Středočeská pahorkatina.

Část NPR byla schválena jako evropsky významná lokalita CZ 210027 Voděradské bučiny o rozloze 317,4 ha novelou nařízení vlády č. 132/2005 Sb. ze dne 5.10.2009. Evropsky významná lokalita je celou rozlohou uvnitř NPR.

Území leží v Mnichovické pahorkatině a je součástí Jevanské plošiny. Zahrnuje návrší s nevýrazným hřebenem a pahorky mezi údolím Jevanského potoka na severovýchodě a údolím Zvánovického potoka na jihozápadě. Strmější severovýchodní svahy za Jevanským potokem jsou členité, dělené údolními bezejmenných přítoků Jevanského potoka. Přibližně po jihozápadní hranici NPR vede rozvodí mezi Jevanským a Zvánovickým potokem. Mírnější jihozápadní svahy vně NPR jsou méně členité, rozdělené údolními přítoků Zvánovického potoka (Anon. 2010).

Státní přírodní rezervace Voděradské bučiny byla vyhlášena dne 4. března 1955 vyhláškou Ministerstva kultury č.13.600/55 o celkové výměře 658,03 ha. Ve vyhlášovacím dokumentaci je vymezeno 5 rezervací úplných, přičemž nejpřísnější ochranné podmínky jsou stanoveny pro 5. úplnou rezervaci, kam je vstup povolen pouze na základě výjimky MK. Rozsah porostů ponechaných přirozenému vývoji se postupně zužoval a v lesním hospodářském plánu z roku 1981 byl již vylišen pouze jeden porostní blok tohoto druhu, v němž jsou vytyčeny 2 hektarové trvalé výzkumné plochy, a další 3 TVP umístěné v jiných porostech (Šrámek 1983a).

Současný plán péče ovšem udává rozlohu území 682,76 ha, což je částečně způsobeno mírnou změnou hranic rezervace v důsledku změny prostorového rozdělení lesa a převážně však pravděpodobně chybou ve výpočtech výměry v době vyhlášení chráněného území (Anon. 2010).

4.2. Historie lesního hospodaření v oblasti rezervace

Oblast Černokostelecka, v níž se rozprostírá i území NPR Voděradské bučiny, byla před nástupem středověkého osídlování krajiny převážně lesnatá a byla činností člověka podle výsledků dosavadních archeologických výzkumů poznamenána jen velmi málo. Z nejbližších významných archeologických nalezišť možno uvést Staré Zámky u

Doubravčic, kde byly zjištěny pozůstatky kultury knovízské z 8. století před naším letopočtem a zbytky halštatsko-laténské kultury z 5. století před naším letopočtem (Šrámek 1983a).

S postupující středověkou kolonizací tohoto území pokračovalo i odlesňování, které trvalo ve větším rozsahu až do 15. století, kdy byly již založeny téměř všechny zdejší osady. Původní osídlení bylo charakteru malých osad, nedaleko od sebe vzdálených. Většinu osad tvořilo jen několik usedlostí, které s přilehlými zemědělskými pozemky zaujímaly jen malé enklávy v komplexu lesů. Území dnešní rezervace bylo od roku 1542, kdy Slavatové přikoupili k černokosteleckému panství Louňovice, až do současné doby pod jednotnou správou. Celé území NPR bylo však až na malé výjimky stále porostlé lesem (Šrámek 1983a).

Dříví se zde až do počátku 18. století těžilo převážně jen pro potřebu panství a pouze v malé míře se prodávalo i místním usedlíkům. Pro značnou odlehlost a špatnou přístupnost voděradských lesů nebyl totiž u větších odběratelů o tamější dříví zájem. Stavební, truhlářské a nářadové dříví se zřejmě těžilo toulavým způsobem a obnova se ponechávala přírodě (Šrámek 1983a).

Způsob hospodaření na území NPR lze do jisté míry odvodit z údajů nejstarších dochovaných lesních hospodářských plánů. Od roku 1740 převažuje zde uplatnění clonných sečí nebo výstavkového hospodářství. Při použití clonných sečí byla zřejmě z důvodu podpory žádoucího buku prvním zásahem vyjímána jedle. První velkoplošný holosečný zásah s následným využitím pařezové výmladnosti k obnově je možno prokázat až z předělu 18. a 19. století. Pěstební péči byla věnována minimální pozornost. Umělá obnova lesa byla poprvé použita v období 1790 – 1800, a to s jí žaludů (Šrámek 1983a). Cizí osivo některých dřevin se začalo používat pro obnovu po roce 1860. Na základě historických údajů byly v současných lesních porostech poměrně spolehlivě identifikovány místní původní dřeviny. Pro lesní porosty ŠLP Kostelec n. Č. L. byla odvozena věková hranice, u které se předpokládá, že stromy a porosty tohoto věku a starší patří do genofondu místní populace. V NPR Voděradské bučiny a přilehlém lesním komplexu je hranice stanovena takto (vztaženo k r. 2015): smrk 160, jedle 110, borovice 160, dub 145, buk 110, habr 100, olše 140, javor mlčč 110, lípa malolistá 110 let (Anon. 2010).

Na základě lichtenštejnské lesní instrukce z roku 1802 se vyznačovaly roční seče, jejichž postupným mýcením se vytvářela věkově sestupná řada porostů. Za hlavní druh obnovy se i nadále považovalo přirozené zmlazení, k němuž se využívalo clonných sečí nebo výstavek v počtu 42 na jeden hektar. Mezernatý přirozený nárost se doplňoval sítí nebo sadbou. Hospodářskou úpravou lesů z počátku 19. století byla západní část rezervace určena k hospodaření výmladkovým způsobem a byla zde zavedena čtyřicetiletá obmýtní doba. Při obnově se však ponechávaly výstavky, takže následné porosty nabyly charakteru sdruženého lesa. Jehličnany zde byly úmyslně potlačovány (Šrámek 1983a).

Přes odbytové potíže byly lesy na území dnešní rezervace v období 1810 – 1850 dále intenzivně těženy a to zejména v druhé polovině tohoto období. Během dvaceti let zde bylo obnoveno téměř 310 ha lesů, což je skoro polovina celé rozlohy NPR. Nový hospodářský systém z roku 1848 lze charakterizovat zavedením velkoplošného hospodářství s následnou umělou obnovou převážně smrkem. Kolem roku 1865 se uskutečnil v oblasti rezervace první zpětný převod sdruženého lesa na les vysokokmenný, největší část převodů se však uskutečnila až v období 1900 – 1910 (Šrámek 1983a).

Po roce 1905 byla v černokosteleckých lesích postupně zaváděna nová pokroková koncepce hospodaření, jejímž autorem byl lesní rada Julius Wiehl. Obnova se prováděla převážně clonným způsobem v kombinaci s úzkými holosečemi. I když hlavní dřevinou zůstal i nadále smrk, zakládaly se převážně smíšené porosty. Na zmlazovaných plochách se ponechávaly výstavky a přirozené zmlazení se doplňovalo sítí nebo sadbou. Černokostecko bylo v období 1922 – 1924 postiženo rozsáhlou mniškovou kalamitou, která poznamenala především západní část dnešní NPR. Obnova byla prováděna sítí směsí osiva smrku, borovice a modřínu v poměru 65:30:5. Všude bylo současně vyséváno semeno břízy (Šrámek 1983a).

Po předání správy černokosteleckých lesů vysoké škole v roce 1935 se zcela upustilo od holosečného hospodaření a přistoupilo se zde k obnově převážně užší okrajovou clonnou sečí při maximálním využití přirozeného zmlazení. Po zřízení SPR v roce 1955 se věnovala zvýšená pozornost opětovnému zavádění jedle kotlíkovým způsobem. Protože jedle přes veškerou péči nevykazovala nadějný vývoj, od dalšího zavádění se ustoupilo. V období 1971 – 1980 se hospodaření v rezervaci vyznačovalo přechodem od skupinové obnovy zevnitř porostu k úzké okrajové seči. V letech 1981 – 1990 se přechází od maloplošných obnovních prvků k velkoplošným clonným sečím se

záměrem docílit v co největším rozsahu přirozené obnovy buku. Obdobným postupem vznikly i nynější staré bučiny (Šrámek 1983a).

Hospodářská činnost v minulosti se promítá do současného stavu lesních porostů v rezervaci. Pro umělou obnovu na Černokostelecku můžeme stanovit 2 důležité časové mezníky. Rok 1740, před nímž je umělá kultura téměř vyloučena a rok 1780, od něhož můžeme počítat se stále častějším umělým zalesňováním, které má již značný vliv na změnu druhové skladby (Pokorný 1958). Druhové dřevinné složení lesních porostů je výrazně odlišné od předpokládaného přirozeného stavu. Z údajů v tab. 1 vyplývá zejména velký pokles v zastoupení jedle bělokoré a naopak nárůst zastoupení smrku ztepilého (Bílek & Remeš 2006).

Tab. č. 1 Vývoj zastoupení dřevin v NPR Voděradské bučiny (Bílek & Remeš 2006).

Období	Smrk	Jedle	Borovice	Dub	Buk	Habr	Ostatní
1650	6%	44%	2%	6%	33%	4%	5%
1735-1780	6%	33%	5%	6%	39%	9%	2%
1859	13.5%	4.5%	0.3%	3%	46.1%	26.3%	6.3%
1936	33.8%	1.6%	3%	9.2%	35.5%	7.3%	9.6%
1961	30.9%	1.8%	2.5%	10.5%	38.3%	6.6%	9.4%
1991	34%	0.9%	2.2%	8.6%	42.4%	4.3%	7.6%
2010	30%	1%	2%	7,6%	48,8%	3,4%	7,2%

Při posuzování vývoje lesů na území rezervace je třeba věnovat zvláštní pozornost historickým změnám vzájemného poměru zastoupení buku a jedle. Člověk po dlouhou dobu ovlivňoval přirozený vývoj lesů v této oblasti jen toulavou těžbou, při které byl vyjímán ve větší míře buk. Tím se napomáhalo rozšiřování jedle na úkor buku. Po zavádění velkoplošného clonného obnovního postupu, při kterém byla v první fázi vyjímána přednostně jedle, se její rozšiřování značně oslabilo (Šrámek 1983b).

4.3. Přírodní podmínky

4.3.1. GEOLOGICKÉ POMĚRY

Geologicky spadá větší část rezervace do severní části středočeského plutonu. V podloží jsou říčanské žuly prostřídáné aplitickými žulami. V území převažují žuly s porfyrickou strukturou s vyrostlicemi ortoklasu v základní hrubo až středně zrnité šedé

hmotě. Aplitická žula je jemně až středně zrnitá, bez vyrostlic. Část území je překryta spraší a sprašovými hlínami. Do geologické stavby u Černých Voděrad nepatrně zasahují břidlice metamorfovaného voděradsko-zvánovického ostrova a permokarbonské arkózy překryté vrstvou spraše a sprašových hlín. Z pokryvů spraší a sprašových hlín vystupuje žula na návrších a pahorcích centrální a východní až jihovýchodní části území. Aluviální sedimenty se vyskytují omezeně v úzkých potočních nivách (Anon. 2010). Převládajícím půdním typem území jsou kambizemě, které při výchozech žul a na vyvýšeninách přecházejí do oligotrofních rankerů a na podmáčených místech a v okolí vodotečí do glejů a pseudoglejů (Natura 2000 n.d.).

Pro území jsou typické periglaciální jevy. Intenzivním mrazovým zvětráváním vznikly kary, balvanové proudy, balvanové stupně, kamenná moře a mrazové sruby. Ostrohranný mrazový rozpad je zaoblován chemickým zvětráváním (Anon. 2010).

4.3.2. KLIMATICKÉ POMĚRY

Území je charakterizované teplejším a mírně vlhkým podnebím, průměrná roční teplota zde kolísá mezi 6,5° - 7,0°C a průměrný úhrn ročních srážek dosahuje kolem 660 mm (Šrámek 1988). Data z nejbližší meteorologické stanice Říčany uvádí průměrnou roční teplotu 7,8°C a průměrný roční úhrn srážek 623 mm. Délka vegetační sezóny je více než 158 dní (Bílek *et al.* 2014).

4.4. Předmět ochrany rezervace

Předmětem vyhlášení NPR Voděradské bučiny je ochrana komplexu bukových a smíšených porostů a některých geomorfologických periglaciálních jevů. Chráněné biotopy a jejich zastoupení v rezervaci je uvedeno v tab. 2 (Anon. 2010).

Vyskytuje se zde řada živočichů vázaných na zachovalé listnaté a smíšené lesy středních poloh včetně podhorských druhů i řada teplomilných druhů světlých doubrav. Složení edafonu naznačuje, že tyto bučiny mohly být nejzápadnějším členem migračního proudu buku od východu z Karpat. Bylo zjištěno 30 druhů brouků z Červeného seznamu (např. *Cucujus cinnaberius*), a dále severské druhy hmyzenek, roztočů a chvostoskoků. V půdním edafonu Voděradských bučin byly zjištěny v inverzních polohách glaciální relikty, jeden endemit a popsán druh nového rodu (*Jevania fageticola* Rusek, 1978) z řádu chvostoskoků (*Collembola*). Byly zde zaznamenány druhy tundrové, alpínské a hercynské. Lze proto důvodně usuzovat, že v půdním edafonu se odráží vývoj území od doby ledové.

Z lesních motýlů byly zjištěny vzácnější druhy srpokřídlecovitých motýlů, hřbetozubců a přástevníků.

Tab. č. 2 Plošné zastoupení biotopů, které jsou předmětem ochrany v rezervaci. Zbylou část plochy ZCHÚ (46%) tvoří přírodní biotopy s mizivým zastoupením a člověkem silně ovlivněné nebo vytvořené biotopy: X9A-lesní kultury s nepůvodními jehličnatými dřevinami, X10-paseky s podrostem původního lesa a X6-antropogenní plochy se sporadickou vegetací mimo sídla (Anon. 2010).

Biotop	Zastoupení
L5.4 Acidofilní bučiny	37,43%
L5.1 Květnaté bučiny	5,66%
L3.1 Hercynské dubohabřiny	4,41%
L7.2 Vlhké acidofilní doubravy	2,13%
L2.2A Údolní jasano-olšové luhy	2,15%
L2.2B Údolní jasano-olšové luhy	1,52%
L7.1 Suché acidofilní doubravy	1,37%
L4 Suťové lesy	0,21%
Celkem	54%

Z měkkýšů se vyskytují citlivé lesní druhy sklovatka rudá (*Daudebardia rufa*) a vrkoč (*Vertigo substriata*). Z obojživelníků zde můžeme nalézt např. čolka horského, čolka obecného, rosničku zelenou a skokana hnědého. Z charakteristických druhů ptáků zde hnízdí budniček lesní, lejsek bělokrký, datel černý, holub doupňák, včelojed lesní, jestřáb lesní, čáp černý, výr velký a krkavec velký. Nepravidelně se zde vyskytuje na bučiny vázaný lejsek malý (Anon. 2010).

4.5. Hospodaření a plán péče

V rámci NPR Voděradské bučiny jsou dle plánu péče ZCHÚ (Anon. 2010) vylišeny dva principiálně odlišné typy managementu. Ty se liší z hlediska krátkodobých cílů i prostředků k jejich dosažení:

Management I – přísný management je vylišen v kompaktních územích s převládajícími starými porosty geograficky a geneticky původních dřevin s alespoň naznačenou prostorovou členitostí porostů a odrůstajícím zmlazením. Tyto porosty budou ponechány samovolnému vývoji, nebudou zde prováděny žádné zásahy (s výjimkou asanace

nebezpečných stromů podél značených tras na šířku jedné průměrné porostní výšky po obou stranách a odstranění hmoty překážející provozu na cestách) a veškerá mrtvá hmota bude ponechána v porostu. Cílem je zde zachování přirozených procesů obnovy lesa. Vzhledem k tomu, že je žádoucí pracovat s ucelenými kompaktními územími z hlediska dosažení kýženého efektu, byly v rámci plochy s managementem I přiřčleněny i územně související porosty, kde je žádoucí upravit dřevinou skladbu i strukturu porostů. V těchto porostech naopak budou dočasně probíhat úmyslné zásahy s cílem optimálně vyvážené přestavby v přírodě blízký les s perspektivou budoucího ponechání samovolnému vývoji a tedy směřování ke stejnému cíli jako u starých porostů buku.

Management II – řízený přírodě blízký management je uplatňován na zbytku území. Nástrojem je postupná obnova starých porostů s bukem, příp. dubem, vnášení chybějících dřevin přirozené dřevinné skladby do jednodruhových bukových porostů a postupná přeměna porostů s nepůvodní dřevinnou skladbou. Cílem je dlouhodobé směřování k pestřejším porostům druhově odpovídajícím stanovišti, s co nejbohatší vertikální strukturou blízkou se přirozeným lesům. Předpokladem je obnova pod clonnou mateřského porostu pokud možno s využitím maloplošných obnovních prvků s co nejcitlivějším využitím mikrostanovišť v rámci porostu (neuplatňovat schematické clonné seče). Násečný hospodářský způsob bude používán prakticky pouze při přeměně stanoviště nepůvodních porostů. Dlouhodobým cílem je dosažení bohaté struktury porostů stanovištěně původních dřevin na úkor samovolných procesů.

5. METODIKA

5.1. Popis ploch

Zájmové výzkumné plochy se nacházejí v severozápadní části NPR Voděradské bučiny v mírném svahu severní expozice v nadmořské výšce 457 – 477 m n. m. Dle platného hospodářského plánu náleží do oddělení 417, dílce A a porostní skupiny 17a/9a/2a. Dle zonace NPR je tento porost zařazen do 1. zóny a zároveň součástí jádrového území, kde platí bezzásahový režim. Porosty jsou bez hospodářského zásahu již více než 50 let (Příloha, Obr. č. 3). Typologicky náleží tyto plochy převážně do lesního typu 4B1 (bohatá bučina), menší část v západním cípu výzkumných ploch pak do typu

4K4 (kyselá bučina). Dominantní rostlinou bylinného patra je kyčelnice devítistá (*Dentaria enneaphyllos*) (Příloha, Obr. č. 4).

Obě plochy na sebe přímo navazují a každá má plochu 1 hektaru, přičemž tvar plochy odpovídá čtverci a straně 100 m. Tyto výzkumné plochy jsou součástí dlouhodobého sledování struktury a dynamiky bukových porostů (Bílek *et al.* 2011).

5.2. Sběr dat

Na ploše trvalých výzkumných ploch byly měřeny dendrometrické veličiny jednotlivých stromů: výčetní tloušťka ($d_{1,3}$), výška (h), výška nasazení koruny (h_k). Stromy dorostlé nad registrační hranici 3 cm tloušťky ve výčetní výšce byly označeny identifikačním číslem a výškovou značkou pro odečet tloušťky.

Tloušťka byla měřena pomocí lesnického obvodového pásma s π stupnicí. Pro měření výšky stromů byl použit výškoměr Haglöf HEC, přičemž k určení vzdálenosti od měřeného stromu sloužil dálkoměr Nikon Laser 1000A.

Zaměřování stromů v prostoru bylo prováděno pomocí technologie Field Map společnosti IFER (Institute of Forest Ecosystem Research Ltd.), který sestává z GPS, laserového dálkoměru, elektronického kompasu a přenosného počítače pro záznam dat. Tímto způsobem byla zaznamenána poloha kmene každého stromu, korunová projekce, ležící odumřelá dřevní hmota nad 10cm tloušťky. Jako bodová poloha kmene byl brán v potaz pomyslný bod ležící ve středu kmene ve výčetní výšce.

Všechna měření probíhala v době vegetačního klidu od října 2012 do dubna 2013.

5.3. Vyhodnocení struktury porostu

5.3.1. TLOUŠŤKOVÁ STRUKTURA

Po změření výčetních tlouštěk všech zaujatých stromů byly zjišťovány tloušťkové charakteristiky porostů.

Střední tloušťka porostu byla vypočtena z průměrné kruhové základny dle zjednodušeného vzorce:

$$d_g = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^k n_j \cdot d_j^2}{\sum_{j=1}^k N_j}}$$

Pro jednotlivé porosty byla vypočtena také horní tloušťka $d_{10\%}$ na základě kruhových základů 10% nejtlustších stromů.

5.3.2. VÝŠKOVÁ STRUKTURA POROSTU

Výška jednotlivých stromů byla měřena výše zmíněnými digitálními nástroji a zaznamenána s přesností na 0,5 m. Pro porosty byly sestaveny výškové křivky na základě regresních funkcí. Z výškových charakteristik byly zjištěny střední (h_d) a horní ($h_{10\%}$) výška porostu.

Pro jednotlivé stromy byl vypočítán štíhlostní koeficient, jehož velikost značí míru odolnosti stromu proti zlomům. Je poměrem výšky stromu v metrech a jeho tloušťky v centimetrech dle vzorce:

$$\check{SK} = \frac{h[m]}{d_{1,3}[cm]}$$

5.3.3. ZAKMENĚNÍ

Byl použit výpočet zakmenění dle kruhové základny porostu. Tento ukazatel byl použit pouze jako orientační, neboť je zamýšlen převážně pro stejnověké porosty. Skutečná plocha kruhové základny byla porovnávána s tabulkovou hodnotou dle vzorce

$$\rho_G = \frac{G_{sk}(ha)}{G_{TT}}$$

5.3.4. MNOŽSTVÍ DENDROMASY V POROSTECH

Na základě změřených dendrometrických veličin byla vypočtena zásoba živých a odumřelých stromů v porostech. K výpočtu byly použity dvouargumentové objemové rovnice (Petráš & Pajtk 1991). V úvahu se musí vzít empirické stanovení těchto rovnic a proto se počítají objemy pouze pro stromy s tloušťkou 10 cm a vyšší, pro niž byly tyto rovnice stanovovány.

Zjišťován byl objem kmene s kůrou a objem hroubí s kůrou dle následujících rovnic. Hodnoty konstant jsou přibližné.

d...výčetní tloušťka stromu

h...výška stromu

Buk

- a. objem kmene s kůrou

$$V = \frac{(A + B \cdot d + C \cdot d^2 + E \cdot d^3 + F \cdot h + G \cdot d \cdot h + K \cdot d^2 \cdot h + L \cdot d^3 \cdot h) \cdot \pi \cdot d^2 \cdot h}{40000}$$

A =	0,676631	F =	-3,13E-03
B =	-1,43E-02	G =	2,67E-04
C =	2,92E-04	K =	-5,91E-06
E =	-2,11E-06	L =	4,19E-08

- b. objem hroubí s kůrou

$$V = \frac{(A + B/d + C/d^2 + E/d^3 + F \cdot h + G \cdot h + G \cdot d \cdot h + K \cdot d^2 \cdot h + L \cdot d^3 \cdot h) \cdot \pi \cdot d^2 \cdot h}{40000}$$

A =	0,5647077	F =	-1,42E-03
B =	-2,325653	G =	-1,83E-06
C =	39,259493	K =	6,21E-07
E =	-2,34E+02	L =	-4,77E-09

Habr

- a. objem kmene s kůrou

$$V = (h - A)^B \cdot (C + F \cdot e^{\frac{G}{(1-K)} \cdot (d+E)^{(1-K)}})$$

A =	0	F =	0,69136026
B =	1,229	G =	2,45E+01
C =	-2,00E-04	K =	1,62254676
E =	12		

- b. objem hroubí s kůrou

$$V = (h - A)^B \cdot (C + F \cdot e^{\frac{G}{(1-K)} \cdot (d+E)^{(1-K)}})$$

A =	3	F =	1948936330
B =	1	G =	3,27E+00
C =	-2,50E-03	K =	1,09480205
E =	6		

e.....Eulerovo číslo

Smrk

- a. objem kmene s kůrou

$$V = A \cdot (d + 1)^B \cdot h^C$$

$$\begin{aligned} A &= 4,01E-05 \\ B &= 1,821816 \\ C &= 1,132062 \end{aligned}$$

b. objem hroubí s kůrou

$$V = V_{\text{objem kmene s kůrou}} - A \cdot (d+1)^B \cdot h^C$$

$$\begin{aligned} A &= 9,29E-03 \\ B &= 1,020374 \\ C &= 0,896101 \end{aligned}$$

Modřín

a. objem kmene s kůrou

$$V = h^A \cdot (B + C \cdot d^E)$$

$$\begin{aligned} A &= 1,159614 & C &= 5,22E-05 \\ B &= 2,97E-04 & E &= 1,734207 \end{aligned}$$

b. objem hroubí s kůrou

$$V = V_{\text{objem kmene s kůrou}} - A \cdot h^B \cdot (d+1)^C$$

$$\begin{aligned} A &= 1,67E-02 \\ B &= 1,083725 \\ C &= 1,440381 \end{aligned}$$

Bříza

a. objem kmene s kůrou

$$V = (h - A)^B \cdot (C + E \cdot e^{F \cdot (d+G)^K})$$

$$\begin{aligned} A &= 0 & F &= -2,04E+01 \\ B &= 1,315372 & G &= 8 \\ C &= -2,30E-04 & K &= -0,231849 \\ E &= 6,43E+01 \end{aligned}$$

b. objem hroubí s kůrou

$$V = (h - A)^B \cdot (C + E \cdot e^{F \cdot (d+G)^K})$$

A =	4,5	F =	2,32E+01
B =	1,08471	G =	5,5
C =	-1,15E-03	K =	-0,1425
E =	3,12E+04		

Pro výpočet stojícího odumřelého dřeva a zlomů byl použit Denzinův vzorec. Objem byl redukován o 3% za každý metr, o který byl měřený strom nižší než 25 m.

$$V = \frac{d_{1,3}^2}{1000}$$

Ležící kmeny a větve byly měřeny od 10 cm tloušťky na slabším konci, byla zaznamenána tloušťka na obou koncích a délka segmentu. Pro výpočet objemu byl poté použit Smalianův vzorec.

$$V = \frac{g_0 + g_n}{2} \cdot L$$

5.3.5. PROSTOROVÁ STRUKTURA POROSTU

Jako jeden z ukazatelů horizontální struktury porostu byl počítán relativní korunový zápoj. Vypočten byl jako poměr mezi korunovou projekcí jednotlivých etází (< 10 m, 10 – 20 m, > 20 m) a plochou výzkumného porostu. Rovněž byl spočten index překryvnosti, jež bere v potaz i přesah korun sousedících stromů. Spočítán byl jako poměr plochy průmětů korun k celkové ploše.

Dále byly provedeny statistické prostorové analýzy založené na vzájemné poloze jednotlivých stromů. Použitím statistických analýz zjišťujeme texturu (vzor) rozmístěný stromů na ploše, tedy zda se jedná o jejich rozmístění shlukové (skupinové), pravidelné či náhodné.

Pro zjištění prostorového rozmístění byly použity následující metody nejbližších vzdáleností:

Hopkins-Skellamův agregační index (Hopkins & Skellam 1954; Stauffer 1977) je definován rovnicí

$$A = \frac{\sum_{i=1}^N \omega_i'}{\sum_{i=1}^N \omega_i' + \sum_{i=1}^N \omega_i}$$

Veličina ω_i' představuje kvadratickou vzdálenost od náhodného stromu k nejbližšímu stromu a ω_i kvadratickou vzdálenost od jednoho stromu k dalšímu nejbližšímu.

Pielou-Montfordův agregační index (Mountford 1961; Pielou 1959; Stauffer 1977) představuje tato rovnice

$$\alpha = \frac{1}{N} \pi \left(\frac{n}{P} \right) \sum_{i=1}^N \omega_i'$$

kde n představuje počet stromů na ploše, N počet náhodných bodů, P rozlohu plochy a ω_i' kvadratickou vzdálenost od bodu k nejbližšímu stromu.

Clark-Evansův agregační index (Clark & Evans 1954; Stauffer 1977) je vyjádřen rovnicí

$$R = \frac{\bar{\delta}}{E(D)}$$

V této rovnici je $\bar{\delta}$ empirická střední hodnota vzdálenosti stromu k nejbližšímu sousednímu a $E(D)$ představuje střední hodnotu nejkratší vzdálenosti porostu s Poissonovým rozdělením stejné hustoty jako zkoumaný porost.

Metody nejbližších vzdáleností a K funkce jsou určeny pro posouzení umístění událostí či objektů (především bodové reprezentace) a určení typu pozorované textury (náhodná, nenáhodná). Interpretace typu rozmístění prostorových jevů pro jednotlivé agregační indexy je následující

Index	Náhodné rozmístění	Shlukování	Pravidelnost
Hopkins-Skellam	$A = 0,5$	$A > 0,5$	$A < 0,5$
Pielou-Mountford	$\alpha = 1$	$\alpha > 1$	$\alpha < 1$
Clark-Evans	$R = 1$	$R < 1$	$R > 1$

K funkce odpovídá standardizovanému průměrnému počtu událostí do vzdálenosti r od libovolné události. Standardizace se provádí pomocí intenzity λ , což je střední počet událostí v plošné jednotce. K funkce poskytuje efektivní přehled prostorové závislosti událostí pro široký rozsah měřítek. Upravená rovnice pro odhad K funkce (Penttinen *et al.* 1992) zní

$$K(r) = \sum_{0 < \|x_i - x_j\| \leq r} \frac{1}{\lambda^2 s(\|x_i - x_j\|)}$$

K výpočtům prostorových analýz byl použit program PointPro 2.1 (D. Zahradník, nepubl.), přičemž ke zkonstruování intervalu spolehlivosti byla pro obě sledované plochy použita metoda Monte Carlo se 4 000 simulacemi lesa Poissonova rozdělení se shodnou porostní hustotou. Hodnoty byly porovnávány k 95% intervalu spolehlivosti.

Na rozdíl od metod nejbližších vzdáleností charakterizuje K funkce prostorové rozložení v různém měřítku. Popisuje průběh prostorové struktury s narůstající vzdáleností od daného stromu (Dixon 2002).

5.3.6. TLOUŠŤKOVÝ PŘÍRŮST

Na základě prvního a nynějšího měření dendrometrických veličin byly spočítány přírůsty založené na výčetní tloušťce, které je nejpřesnější zjišťovanou veličinou. Dle níže uvedených vztahů byly přírůsty počítány.

Běžný přírůst periodický

$$BPP = d_t - d_{t-n}$$

Průměrný přírůst periodický

$$PPP = \frac{d_t - d_{t-n}}{n}$$

Relativní přírůst (přírůstové procento) na kruhové základně

$$i_g \% = \frac{g_t - g_{t-n}}{g_t \cdot n} \cdot 100$$

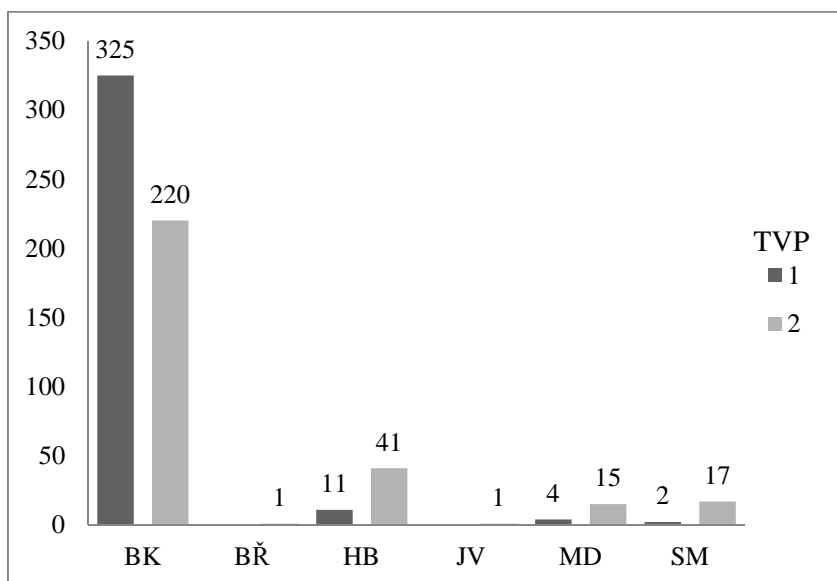
6. VÝSLEDKY

Všechny charakteristiky byly počítány pro poslední měření v době vegetačního klidu na přelomu let 2012/13 pro obě výzkumné plochy. Dále byla většina veličin pro srovnání počítána též pro hodnoty naměřené při založení trvalých výzkumných ploch, tj. na přelomu let 2005/06 pro TVP 1 a 2006/07 pro TVP 2.

6.1. Druhov \acute{a} struktura porostů

Počtem stromů na obou výzkumných plochách značně dominuje buk lesní. Na TVP 1 je buk zastoupen 323 jedinci z celkového počtu 339 stromů nad registrační hranicí, což činí 95% relativního zastoupení, 93,6% dle kruhové základny. Na druhém místě dle počtu stromů na studované ploše je habr s 11 stromy (3,24%), dále modřín se 4 jedinci (1,18%) a smrk s 2 (0,59%).

Na TVP 2 není oproti druhé ploše buk tak dominantní dřevinou. Celkový počet stromů na TVP 2 činí 295 jedinců. Buk je zastoupen 221 stromy, dle relativního zastoupení 74,7% a dle kruhové základny 64,8%. Druhou nejpočetnější dřevinou je habr s 41 stromy (13,9%), dle kruhové základny 9,7%. Následuje smrk se 17 jedinci (5,7%) a modřín s 15 (5,1%). Tyto jehličnany spolu však tvoří 24,6% kruhové základny. Dále jsou zastoupeny po 1 kusu bříza a javor. Druhov \acute{e} složení obou výzkumných ploch je zobrazeno na Grafu č. 1.



Graf č. 1 Druhov \acute{e} složení výzkumných ploch dle počtu stromů.

6.2. Tloušťková struktura porostů

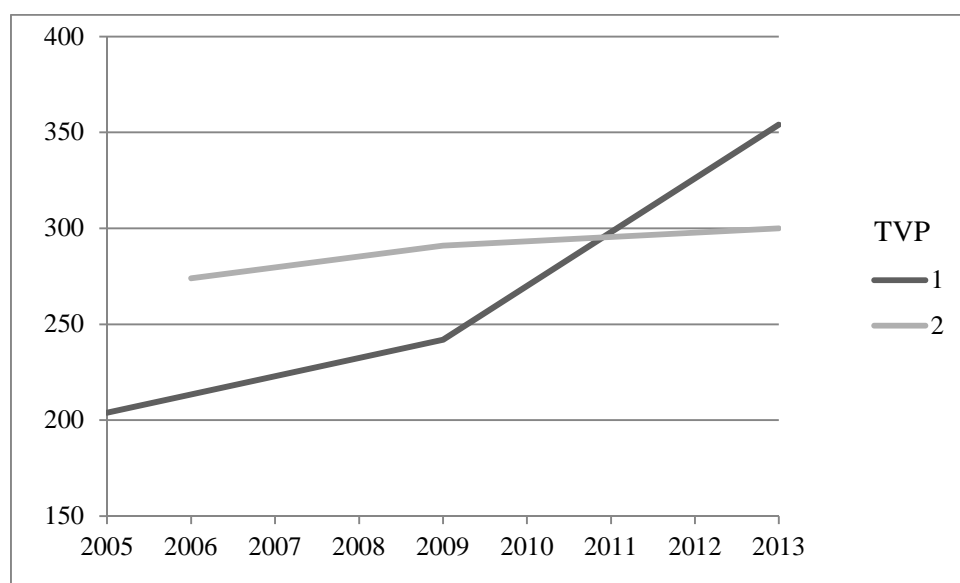
Stromy v jednotlivých porostech byly roztrženy do tloušťkových stupňů, přičemž je nutno brát v potaz, že nejsou zohledněny stromy pod registrační hranicí 3 cm. Tudíž je na histogramu nejnižší tloušťkový stupeň méně početný než následující, i když tomu tak ve skutečnosti není, jelikož se na plochách vyskytuje zmlazení menších dimenzí.

Výpočet střední tloušťky porostu z kruhové základny pro jednotlivé dřeviny na plochách je uveden v Tab. č. 3. Souhrnná hodnota střední tloušťky porostu pro všechny dřeviny činí 40 cm pro TVP 1 a 42,3 cm pro TVP 2. Pro jednotlivé porosty byla vypočtena také horní tloušťka $d_{10\%}$. Pro TVP 1 je tato hodnota 94,1 cm a pro TVP 2 činí 87,1 cm.

Tab. č. 3 Střední tloušťka z kruhové základny v cm.

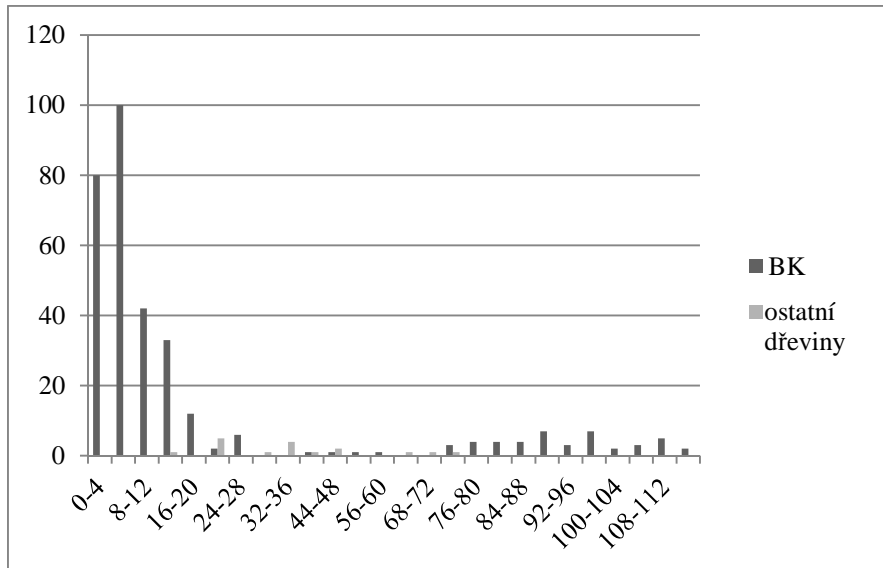
dřevina	TVP 1	TVP 2
BK	35,3	35,3
BŘ	-	38,6
HB	27,4	30,8
JV	-	47,8
MD	64,8	61,5
SM	37,3	52,6

Z grafu č. 2 je patrné dorůstání výraznějšího zmlazení na TVP 1, kde za dobu sledování porostů převýšil počet stromů nad registrační hranici druhou výzkumnou plochu.



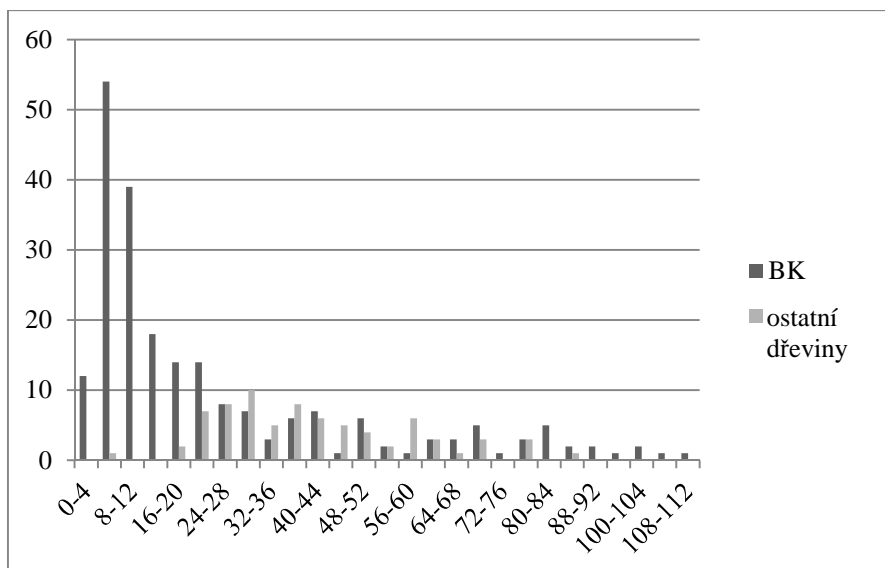
Graf č. 2 Změna počtu stromů nad registrační tloušťkou v průběhu let

Jak je patrné z grafu č. 3 vykazuje frekvenční křivka tloušťek pro TVP 1 dva vrcholy. Výraznější vrchol je tvořen nově dorůstajícím bukovým zmlazením a druhý vrchol je tvořen původním mateřským porostem velkých dimenzí. Nejtlustší strom v tomto porostu měl tloušťku 112,3 cm.



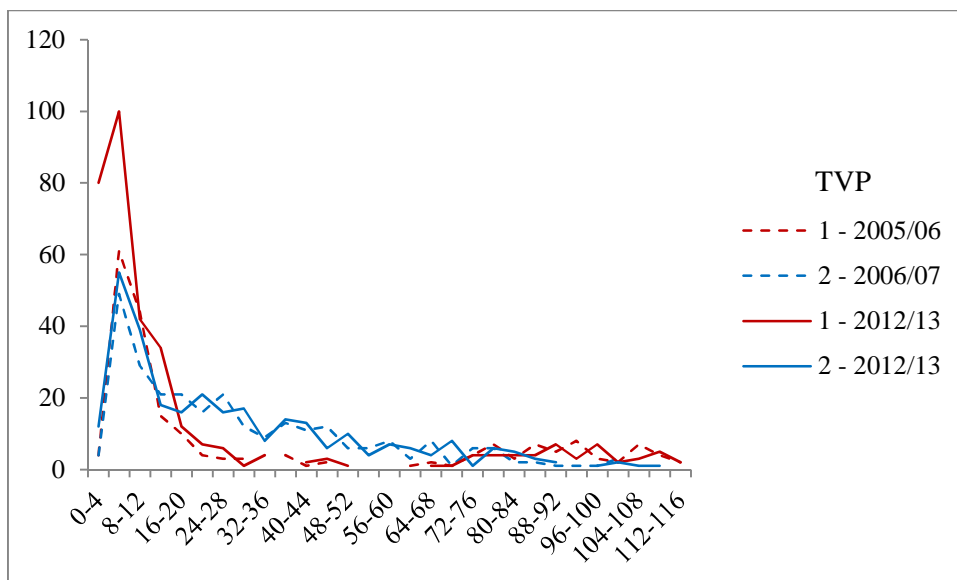
Graf č. 3 Četnost tloušťkových stupňů na TVP 1

Na rozdíl od TVP 1 se na druhé ploše vyskytují i stromy středních tloušťkových tříd a tudíž frekvenční polygon netvoří dva vrcholy, ale je jednostranně klesající. Zmlazení a nejtlustší stromy v porostu jsou převážně buky, zato střední vrstvu tvoří především dřeviny ostatní, převážně habr. Nejtlustší jedinec na této ploše má tloušťku kmene 109,9 cm. Průběh tloušťkové křivky je zobrazen na grafu č. 4.



Graf č. 4 Četnost tloušťkových stupňů na TVP 2

Na grafu č. 5 jsou zobrazeny tloušťkové křivky pro první a poslední měření na výzkumných plochách. Na změnách je vidět hlavně odrost přirozeného zmlazení na TVP 1. Nižší početnost prvního tloušťkového stupně je způsobena zkreslením z důvodu záznamu pouze stromů nad registrační hranicí 3 cm. Ve skutečnosti se jedná o nejpočetnější tloušťkový stupeň, který zahrnuje nálet přirozené obnovy.

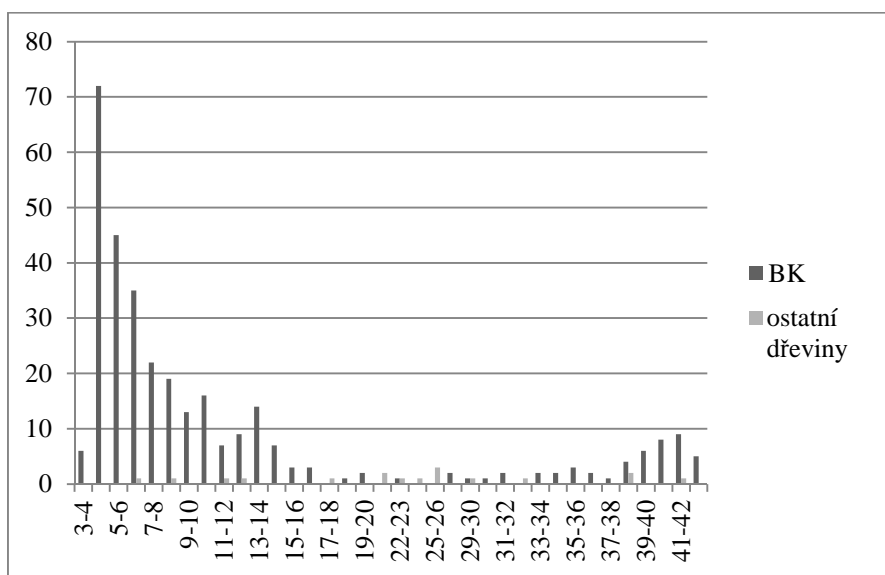


Graf č. 5 Průběh tloušťkových křivek na TVP pro první a poslední měření.

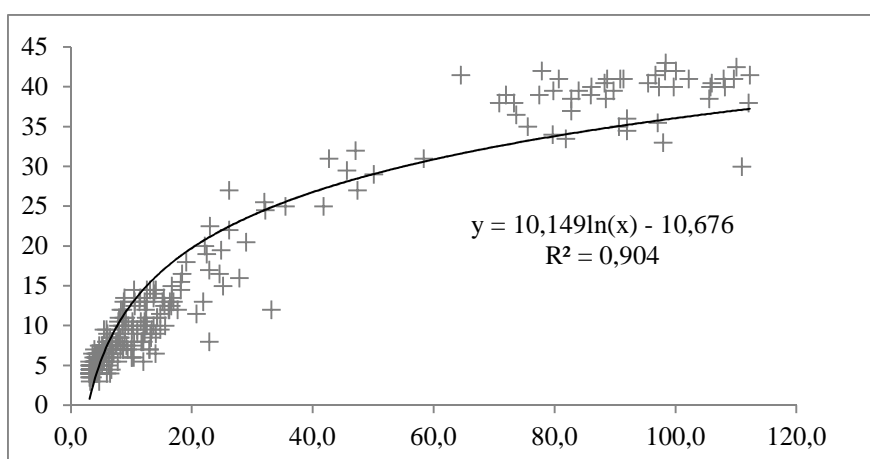
6.3. Výšková struktura porostů

Výšková struktura porostu je analogií tloušťové struktury a poměrně úzce spolu koreluje, proto je rozdělení četností v jednotlivých výškových stupních podobné frekvenčnímu polygonu tlouštěk.

Porostu na TVP 1 dominují dvě poměrně oddělené vertikální vrstvy, přičemž spodní vrstvu tvoří zmlazení buku s dorůstajícími stromy do výšky zhruba 15 m a horní vrstvu jedinci vyšší než 30 m. Vrstva střední je tvořena pouze jednotlivě vtroušenými stromy. Střední porostní výška h_d činí 26,8 m horní porostní výška $h_{10\%}$ 35,4 m.



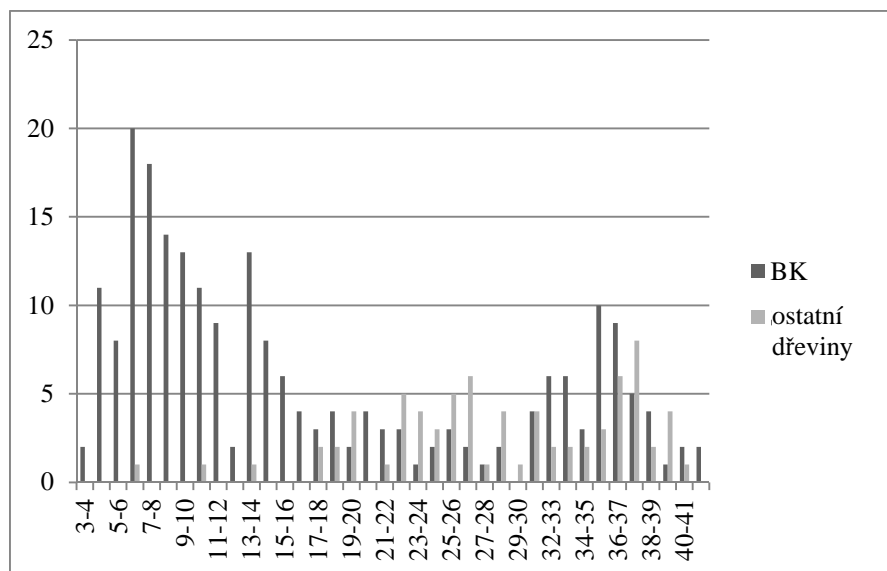
Graf č. 6 Rozdělení stromů dle výšky na TVP 1



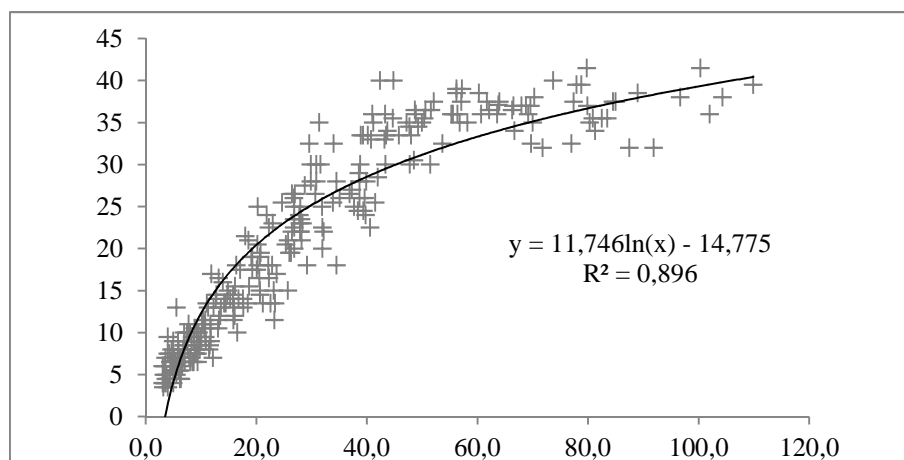
Graf č. 7 Výšková křivka TVP 1

Porost na vedlejší ploše TVP 2 je mnohem více výškově diferencovaný. Porostu opět početně dominují vrstva nižší s převážným zastoupením obnovy buku a vrstva

úrovňových dominantních stromů, zde už s větším zastoupením ostatních dřevin, převážně jehličnatých. V tomto porostu je mnohem více rozeznatelná střední vrstva s větším zastoupením habru. Střední porostní výška h_d všech dřevin činí 29,2 m a horní výška $h_{10\%}$ 37,7 m.



Graf č. 8 Rozdělení stromů dle výšky na TVP 2



Graf č. 9 Výšková křivka TVP 2

6.3.1. ŠTÍHLOSTNÍ KOEFICIENT

Tento koeficient charakterizuje vztah mezi výškou stromu a jeho výčetní tloušťkou. Je často užívaným ukazatelem stability stromu proti ohrožení zlomu sněhem a větrem. Čím je tento koeficient větší, tím jsou stromy méně odolné. Pro buk se uvádí mezní hodnoty stability mezi 1,8 a 2,2 (Korpel 1991).

Pokud se pomínou stojící pahýly po zlomech, kolísají hodnoty na TVP 1 mezi 0,27 až 1,81 a na TVP 2 od 0,35 do 2,38. Celkem přesahují hodnotu 2 pouze 2 stromy. Na hranici ohrožení se nacházejí stromy ze spodní etáže se zvýšeným výškovým přírůstem. S přihlédnutím k tomu, že jsou stromy clonění matečním porostem, nehrozí zde velké riziko poškození z důvodu přeštíhlení.

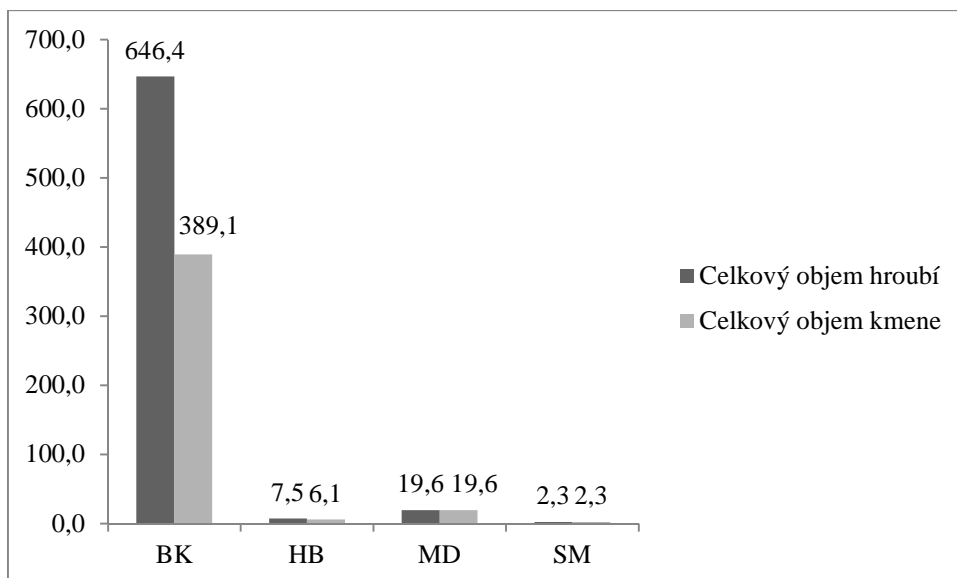
6.4. Zakmenění

Bylo počítáno zakmenění z kruhové základny pro bukovou složku porostu. Na TVP 1 odpovídá zakmenění 10 při zastoupení 93,6% kruhové základny. Na TVP 2 činí 6,6 při zastoupení 64,8%. To v obou případech odpovídá zakmenění přesahující 10 při zohlednění zastoupení. Reálnému zakmenění to ovšem zcela neodpovídá, neboť je odečet tabulkových hodnot podhodnocen v důsledku snížení středních hodnot porostu výskytem zmlazení ve spodní etáži.

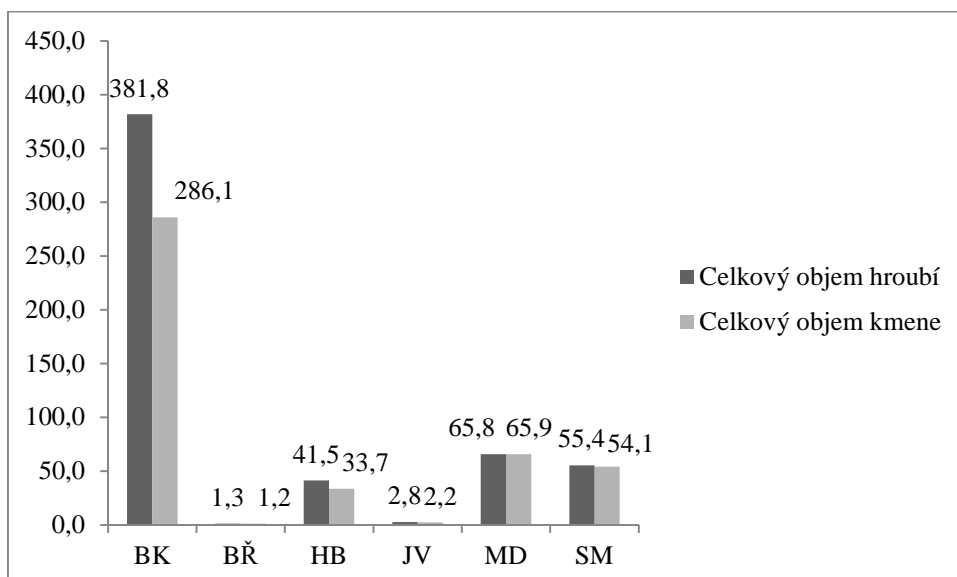
6.5. Množství dendromasy

V množství zásoby biomasy, tedy objemu dřeva, vyskytující v porostech značně dominuje buku v obou případech. Na TVP 1 činí celková zásoba hroubí 675,9 m³. Z ostatních druhů je zastoupen nejvíce modřín s 19,6 m³, dále habr 7,5 m³ a smrk 2,3 m³. Celková zásoba dřeva kmenů vypočtená pomocí empirických rovnic činí 417,1 m³. Pro buk 389,1 m³, modřín 19,6 m³, habr 6,1 m³, smrk 2,3 m³.

Na druhé ploše je zastoupení ostatních dřevin větší, stále je však dominance v zásobě buku v zásobě dřeva značná. Celková zásoba hroubí činí 548,6 m³. Oproti předchozí ploše je podíl ostatních dřevin patrnější. Na druhém místě v zásobě je modřín s 65,8 m³, dále smrk 55,4 m³, habr 41,5 m³, nepatrně pak javor 2,8 m³ a bříza 1,3 m³. Objem kmenů činí na této ploše celkem 443,2 m³. Jednotlivě pak pro buk 286,1 m³, modřín 65,9 m³, smrk 54,1 m³, habr 33,7 m³, javor 2,2 m³ a břízu 1,2 m³.



Graf č. 10 Objem dendromasy na TVP 1 dle druhu dřevin



Graf č. 11 Objem dendromasy na TVP 2 dle druhu dřevin

6.5.1. MNOŽSTVÍ MRTVÉHO DŘEVA

Zjišťováno bylo množství mrtvého dřeva od tloušťky 10 cm. Umístění v porostech je zaznamenáno v mapě. Na ploše TVP 1 bylo zjištěno 30 m³ ležícího mrtvého dřeva. Stojícího odumřelého dřeva se v tomto porostu nachází 19 m³. Na TVP 2 bylo zaznamenáno 46 m³ ležícího dřeva a 4,5 m³ stojících mrtvých torz.

6.6. Prostorová struktura

Rozmístění jednotlivých stromů v prostoru s vyznačenými korunovými projekcemi je patrné z mapy, na nichž je vyznačeno též umístění mrtvého ležícího dřeva (Příloha, Mapa č. 1 a 2).

6.6.1. KORUNOVÝ ZÁPOJ

Pro jednotlivé etáže a plochy byl vypočten relativní zápoj, který vyjadřuje obsazení korunového prostoru, a index překryvnosti, jež odráží i překryvy korun sousedních stromů a proto může přesáhnout hodnotu 100%. Vypočtené hodnoty jsou uvedeny v tabulce č. 4. Korunový zápoj horního a středního patra je zobrazen v příloze (Mapa č. 3 a 4).

Tab. č. 4 Relativní zápoj a index překryvnosti pro jednotlivé etáže (horní > 20 m, střední 10 – 20 m, spodní < 10 m).

TVP1

etáž	počet stromů	relativní zápoj	index překryvnosti
horní	61	79,9%	105,6%
střední	65	14,9%	17,4%
spodní	213	15,5%	18,1%
vše	339	87,2%	141,1%

TVP2

etáž	počet stromů	relativní zápoj	index překryvnosti
horní	137	73,1%	96,9%
střední	72	23,1%	27,2%
spodní	86	9,1%	9,8%
vše	295	84,5%	133,9%

6.6.2. ANALÝZA PROSTOROVÉ DISTRIBUCE

Charakteristiky prostorové textury porostů byly počítány pro celé porosty i pro jednotlivé etáže (vysoká > 20 m, střední 10 – 20 m, nízká < 10 m). Výsledky analýzy prostorové textury stromů jsou uvedeny v tabulce č. 5. Statisticky významné výsledky jsou zvýrazněny. Prostorové rozložení stromů ve většině pater vykazuje shlukování, kromě horní etáže (stromy nad 20 m) na TVP 1, kde je rozmístění stromů prokazatelně pravidelné.

Tab. č. 5 Výsledky analýzy struktury dle agregačních indexů. Výsledky tučně jsou statisticky významné (hladina významnosti 0,05).

Index	TVP 1				TVP 2			
	2005/6		2012/13		2006/07		2012/13	
	pozorované	očekávané	pozorované	očekávané	pozorované	očekávané	pozorované	očekávané
<i>celý porost</i>								
Hopkins-Skellam	0,563	0,491	0,656	0,486	0,518	0,499	0,501	0,500
Pielou-Mountford	1,456	1,067	1,979	1,023	1,111	1,064	1,071	1,064
Clark-Evans	0,917	0,997	0,869	0,995	1,023	1,026	1,023	1,025
<i>spodní etáž</i>								
Hopkins-Skellam	0,759	0,498	0,802	0,496	0,677	0,497	0,706	0,498
Pielou-Mountford	2,932	1,112	3,296	1,062	1,612	1,115	1,820	1,108
Clark-Evans	0,714	1,049	0,737	1,028	0,793	1,051	0,743	1,047
<i>střední etáž</i>								
Hopkins-Skellam	0,671	0,498	0,835	0,505	0,614	0,498	0,613	0,496
Pielou-Mountford	2,239	1,148	3,691	1,154	1,616	1,136	1,604	1,121
Clark-Evans	0,843	1,062	0,715	1,049	0,875	1,056	0,949	1,056
<i>horní etáž</i>								
Hopkins-Skellam	0,354	0,497	0,497	0,498	0,529	0,500	0,505	0,498
Pielou-Mountford	0,769	1,130	1,248	1,136	1,258	1,099	1,174	1,090
Clark-Evans	1,282	1,057	1,217	1,057	1,077	1,037	1,101	1,038

Z těchto výsledků je patrné, že shlukovitá struktura se objevuje převážně na TVP 1, přičemž je nejvýraznější ve spodní etáži, kde se objevují kotlíky zmlazení.

Výsledky K funkce jsou zobrazeny graficky v příloze (Graf č. 14 a 15). Pozorovaný průběh K funkce je zobrazen plnou čarou, očekávaný průběh přerušovanou a 95% intervaly spolehlivosti tečkovanou. Funkce byla počítána pro první a poslední měření na plochách a tři etáže porostu. Pokud se křivka pozorované funkce K nachází nad očekávanou hodnotou mimo konfidenční interval, je struktura prokazatelně nahloučená. Pokud se křivka nachází v konfidenčním intervalu je rozdělení náhodné a pokud klesne pod tento interval, je v daném rozsahu vzdáleností pravidelné.

6.7. Přírůst porostů

Srovnáván byl stav při posledním provedeném měření v rámci této práce v době vegetačního klidu na přelomu let 2012/13 se stavem z prvního měření z let 2005/06 na TVP 1, resp. 2006/07 na TVP 2. Zjišťován byl tedy běžný přírůst periodický za dobu 7 let na TVP 1, resp. 6 let na TVP 2. Změny ve struktuře porostů za sledované období jsou zobrazeny v příloze (Mapa č. 5 a 6).

Hodnoty nejvyššího zjištěného běžného a také průměrného periodického přírůstu (PPP) u jednotlivých stromů jsou uvedeny v tabulce č. 4. Maximální běžný přírůst (BPP) za sledované období byl pro buk 8,15 cm, což odpovídá průměrnému ročnímu přírůstu 1,16 cm.

Tab. č. 4 Hodnoty maximálního běžného (BPP) a průměrného (PPP) tloušťkového periodického přírůstu v porostech dle dřevin v cm pro nejrychleji rostoucí jedince.

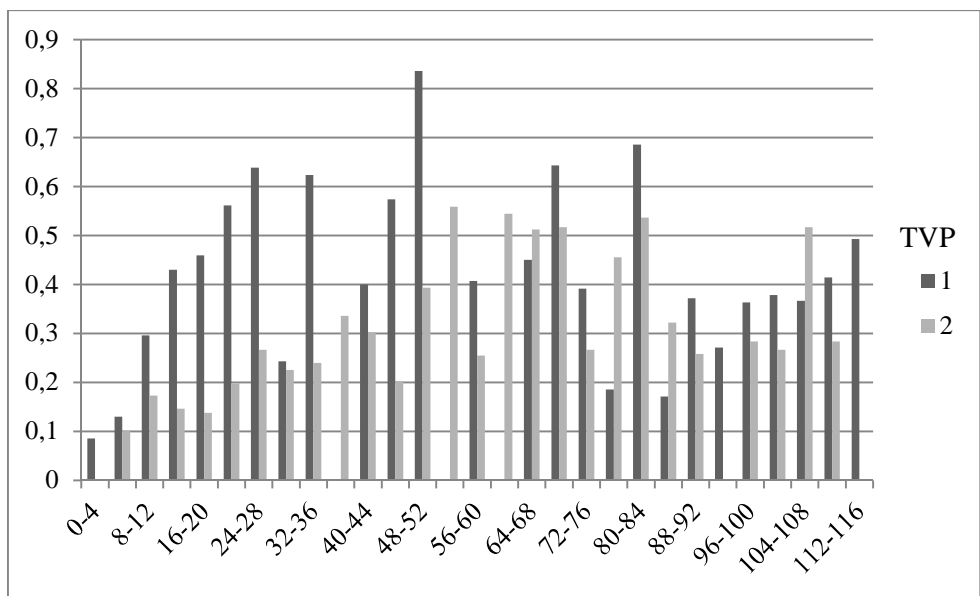
dřevina	BPP		PPP	
	TVP 1	TVP 2	TVP 1	TVP 2
BK	8,2	5,9	1,16	0,98
HB	5,8	2	0,83	0,33
SM	4,0	5,5	0,56	0,92
MD	4,9	3,7	0,70	0,62
BŘ	-	0,8	-	0,13
JV	-	0,5	-	0,08

V tabulce č. 5 jsou uvedeny hodnoty průměrného periodického přírůstu pro celé porosty na jednotlivých TVP i souhrnně pro obě plochy. Nejvyššího průměrný přírůst činil 0,52 cm za rok pro modřín na TVP 1.

Tab. č. 5 Hodnoty průměrného periodického přírůstu (PPP) dle TVP a dřevin v cm.

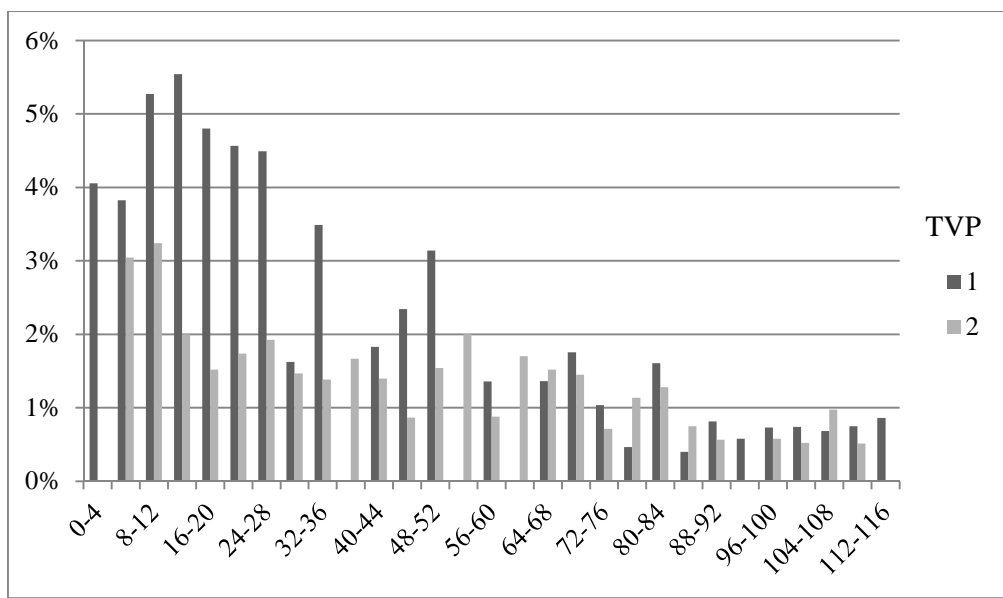
dřevina	PPP		
	TVP 1	TVP 2	vše
BK	0,32	0,24	0,28
HB	0,51	0,12	0,21
SM	0,49	0,43	0,43
MD	0,52	0,33	0,37
BŘ	-	0,13	0,13
JV	-	0,08	0,08

Byly též srovnány tloušťkové průměrné periodické přírůsty v závislosti na tloušťkovém stupni. Na grafu č. 12 nejsou vidět zřetelné rozdíly v přírůstech mezi jednotlivými tloušťkovými stupni. Extrémy jsou většinou způsobené jediným zastoupením v příslušném stupni.



Graf č. 12 Hodnoty průměrného tloušťkového přírůstu (PPP) dle tloušťkových stupňů v cm.

Byl zjišťován též relativní přírůst (přírůstové procento) na kruhové základně. Pro názornost je uveden v grafu č. 13 relativní přírůst na kruhové základně. Z něhož je patrné, že stromy s nižší tloušťkou přirůstají rychleji relativně ke své velikosti. Přírůsty na TVP 1 jsou též v nižších stupních významně vyšší.



Graf č. 13 Relativní přírůst (přírůstové procento) na kruhové základně dle tloušťkových stupňů.

7. DISKUZE

V této práci je analyzována dynamika převážně bukových porostů v bezzásahovém režimu za poměrně krátké období z hlediska vývojových cyklů lesa. Srovnávány byly dendrometrické veličiny a prostorové vzorce rozmístění stromů. Z důvodu neexistence čistě přírodních zachovaných lesů se zabývá současný výzkum procesy v přirozených polopřirodních bukových lesích Evropy (Fichtner *et al.* 2012; Standovár & Kenderes 2003; Wagner *et al.* 2010).

Na zkoumaných plochách jsou patrné pozůstatky lesnického hospodaření (Příloha, Obr. č. 5), které se vyznačovalo probírkami za účelem dosažení rovnoměrného rozložení stromů v porostu. Horní etáž studovaných porostů byla obnovena velkoplošnou clonnou sečí mezi lety 1820 - 1850 a udržována jako stejnověký porost. Je možné, že zkoumané výzkumné plochy byly ponechány přirozenému vývoji právě proto, že zde došlo k porušení korunového zápoje padnutím úrovněvého stromu a tím se podpořila bohatá přirozená obnova v kotlíku na TVP 1.

Svým charakterem odpovídá TVP 1 ranému stadiu rozpadu, kdy začínají stromy horního patra podléhat nákazám dřevokazných hub a zlomům. TVP 2 odpovídá spíše stadiu dorůstání a má rovnoměrněji rozdělené četnosti jednotlivých tloušťkových tříd, jejichž křivka připomíná tvar obráceného J typického pro přirozené lesy nebo výběrné hospodaření.

Pro studium prostorových vazeb a rozložení stromů po ploše je nutné brát v potaz dva soubory procesů, které působí proti sobě. Prvním z nich je na hustotě populace závislá vnitrodruhová konkurence, která nastává při nedostatku dostupných zdrojů pro strom a je vyjádřena samozřed'ovacím zákonem (Peet & Christensen 1987). Působením tohoto procesu by mělo vést postupem času k pravidelnému prostorovému rozložení stromů (Hughes 1988). Proti tomuto působí procesy, které mají za následek tvorbu mozaik a shlukovité textury. Tyto procesy jsou ovlivněny mozaikou mikrostanovišť a mezer v korunovém zápoji (Peterson & Pickett 1990; Rademacher *et al.* 2004; Wagner *et al.* 2010) a porostní minulostí (Wolf 2005). Kotlíková obnova způsobená uvolněním korunového zápoje odstraněním jednoho či více stromů horního patra vytváří vhodnější podmínky, které mohou vést k nahloučení stromů (Beatty 1984; Diaci *et al.* 2012; Petritan *et al.* 2013). K tvorbě mikrostanovišť přispívá též tvorba jam a náspů po vývratech

(Šamonil *et al.* 2009; Šebková *et al.* 2012). Tento jev se vyskytuje též na výzkumných plochách (Příloha, Obr. č. 6).

Pro evropské bučiny je typická plošně méně rozsáhlá přirozená obnova, které je vázáná na porušení korunového zápoje (Diaci *et al.* 2012; Paluch 2007; Rademacher *et al.* 2004). Výsledné zmlazení by mělo být nahloučené v těchto mezerách. V závislosti na struktuře korunového prostoru však může pronikat difúzní světlo hlouběji do porostu (Canham 1988). Obnova se tak může objevit i mimo tyto mezery v zápoji a zároveň může nízký porost buku přežívat mnoho let v zástínu (Szwagrzyk *et al.* 2001).

Zhodnocením agregačních indexů vypočítaných pro výzkumné plochy se potvrzuje pro spodní patro zmlazení nahloučení stromů, které je nejvíce znatelné na TVP 1. Pravidelné rozmístění lze pozorovat pouze u horní etáže TVP 1 v době prvního měření. Analýza prostorových vzorů větší škále vzdáleností je vidět na grafech průběhu K funkce (příloha č. 1 a 2). Změna typu rozdělení s rostoucí vzdáleností není jednoznačná na žádné křivce funkce. Pouze u horní etáže TVP 1 z prvního měření je možné zaznamenat tendence k pravidelnosti struktury na vzdálenostech menších než 12 m, ve větších vzdálenostech křivka osciluje na hranici intervalu spolehlivosti. Na grafech lze též vidět srovnání mezi jednotlivými měřeními v čase. Posun průběhu křivek lze pozorovat na TVP 2, kdy pro spodní etáž se křivka v čase vzdaluje, tzn. textura je více nahloučená. A naopak křivka střední a horní etáže se více blíží náhodnému rozložení.

Z uvedených charakteristik porostů lze zařadit jednotlivé plochy do stádií vývojového cyklu lesa. Na TVP 1 lze pozorovat přechod ze stádia optima do stádia rozpadu, kdy začínají odumírat stromy horního patra a v podrostu se začíná objevovat ve větším měřítku zmlazení. TVP 2 náleží do stádia dorůstání s téměř úplným zápojem horního patra a silnějším vertikálním zápojem.

Na TVP 1 se celková zásoba živého dřeva mírně snížila v důsledku zlomů stromů, což nestačil přírůst porostu kompenzovat. Vzhledem k tomu, že na TVP 2 nedošlo k žádnému zlomu či vývratu u stromů větších dimenzí zvýšila se mírně i zásoba. Množství mrtvého dřeva v porostech nedosahuje průměrných hodnot ($130 \text{ m}^3/\text{ha}$) pro bezzásahová území bučin (Christensen *et al.* 2005). Důvodem může být ne příliš dlouhá doba, kdy se v porostech nehospodaří, ale také například náhodné krádeže padlého dřeva, které jsou jasně patrné dle řezů na ležících kmenech. Krádežím lze také přisuzovat zmizení několika

živých stromů, po kterých lze dohledat pařezy s evidentní řeznou plochou (Příloha, Obr. č. 7).

Mrtvému dřevu v porostech je přisuzován velký význam, jak z hlediska biodiverzity různých skupin organismů (Harmon *et al.* 1986), tak z hlediska obnovy porostů, kdy pomáhá vytvořit vhodná mikrostanoviště pro uchycení určitých druhů dřevin (Szewczyk & Szwagrzyk 1996).

Pro hodnocení přírůstu stromů bylo zvoleno pouze porovnání přírůstů založených na měření tloušťky, jelikož měření výšky a následné výpočty objemu jsou zatíženy velkou náhodnou chybou a použití empirických rovnic je taktéž velmi zjednodušující. Problémem může být též srovnávání průměrných přírůstů za odlišné období. U TVP 2 započalo měření o rok později. Z tohoto hodnocení zvláště vynikají podúrovňové dorůstající stromy, což je nejvíce patrné na relativním přírůstu kruhové základny (Graf č. 13). Tato zvýšená rychlost růstu je nejspíše způsobena otevíráním korunového zápoje a větší dostupností světla v podrostu (Madsen 1994). Sledováním přírůstu dominantních stromů hlavního porostu lze do určité míry předpovídat mortalitu stromů. Snížené přírůsty za posledních 10 – 20 let indikují sníženou vitalitu jedinců a předpovídají blízké odumření (Gillner *et al.* 2013).

Přírůstu a jejich změnám v závislosti na změnách klimatu je v současné době věnováno mnoho studií založených na dendrochronologických analýzách. V druhé polovině 20. století je pozorován zvýšený přírůst porostů buku, který je přisuzován zvýšeným koncentracím CO₂, zvýšenou depozicí dusíku, prodloužením vegetační sezóny, ale také změnou hospodaření (Pretzsch *et al.* 2014). Na druhou stranu od konce 70. let 20. století je pozorován pokles přírůstu na určitých stanovištích (Dittmar *et al.* 2003; Latte *et al.* 2015). Společně se změnou klimatických poměrů na některých stanovištích je nejvíce diskutovanou hrozbou zvýšená koncentrace troposférického ozonu, která vyvolává poškození pletiv a abiotický stres (Baumgarten *et al.* 2000; Braun *et al.* 2014; Hoshika *et al.* 2015).

8. ZÁVĚR

Tato práce je součástí dlouhodobého sledování vývoje po 60 let neobhospodařovaných bukových porostů v NPR Voděradské bučiny. Její součástí bylo

obnovení terénního značení stromů na trvalých výzkumných plochách, zjištění dendrometrických charakteristik a doplnění zájmových stromů nad registrační hranicí 3 cm.

Hlavní pozornost byla věnována změnám v porostech s důrazem na prostorovou strukturu stromů. Hodnoceno bylo jejich vzájemné postavení a změna textury v průběhu přirozené obnovy. Pro spodní etáže je typický trend shlukování, kdy přirozená obnova prospívá na plochách s dostupnějšími zdroji. S odrůstáním stromů a s tím spojenou mortalitou v důsledku kompetice se rozdělení posouvá k náhodnému (Paluch 2007).

V daných podmínkách se buk velice dobře zmlazuje a odrost náletu je závislý na porušení korunového zápoje, jak je vidět na odrůstající obnově na výzkumných plochách. Z náletu dále odrůstá téměř výhradně buk, na výzkumných plochách se zmlazení jedle nevyskytuje. V lesích Voděradských bučin je zastoupení jedle nyní velmi malé oproti historii a přirozenému druhovému složení. Otázkou zůstává, zda podporovat obnovu jedle v bezzásahových zónách. Smíšené porosty listnatých a jehličnatých dřevin vykazují větší využití korunového prostoru a mohou mít větší produktivitu (Bayer *et al.* 2013; Pretzsch 2014).

Porosty na těchto výzkumných plochách nemají problém s přirozenou obnovou v bezzásahovém režimu a postupně se blíží strukturně rozrůzněným přirozeným porostům. Avšak 2 ha velikost těchto ploch je pro sledování přirozené dynamiky bukových lesů poměrně omezená.

Studium na těchto plochách je též značně ovlivněno krádežemi nejenom mrtvého ležícího dřeva, ale i kácením stojících jedinců, přestože se plochy nacházejí uprostřed rezervace a přístupové cesty jsou osazeny závorami. Zdá se tak, že tomuto počínání nelze účinně zabránit. Na výzkumných plochách se předpokládá další výzkum, aby bylo možné hodnotit další dynamiku obnovy těchto porostů.

9. REFERENCE

- Anon., 2010. Plán péče o NPR Voděradské bučiny na období 2011 - 2020, 2010.
- Anon., 2011. *Natura 2000*. http://www.nature.cz/natura2000-design3/web_lokality.php?cast=1805&akce=karta&id=1000040821 [Accessed 22 Mar 2011].
- Baumgarten, M., H. Werner, K.-H. Häberle, L.D. Emberson, P. Fabian & R. Matyssek, 2000. Seasonal ozone response of mature beech trees (*Fagus sylvatica*) at high altitude in the Bavarian forest (Germany) in comparison with young beech grown in the field and in phytotrons, *Environmental Pollution* 109(3), 431–42.
- Bayer, D., S. Seifert & H. Pretzsch, 2013. Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning, *Trees* 27(4), 1035–47.
- Beatty, S.W., 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants., *Ecology* 65(5), 1406–19.
- Bílek, L. & J. Remeš, 2006. Současná prostorová a druhová struktura porostů NPR Voděradské bučiny – výsledek lesního hospodaření v uplynulých stoletích, in *Historie a Vývoj Lesů v Českých Zemích*, ed. P. Neuhöferová. Srní: ČZU - FLE, 85–91.
- Bílek, L., J. Remeš, V. Podrázský, D. Rozenbergar, J. Diaci & D. Zahradník, 2014. Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia – the role of heterogeneity and micro-habitat factors, *Dendrobiology* 71, 59–71.
- Bílek, L., J. Remeš & D. Zahradník, 2009. Natural regeneration of senescent even-aged beech (*Fagus sylvatica* L.) stands under the conditions of central Bohemia, *Journal of Forest Science* 55(4), 145–55.
- Bílek, L., J. Remeš & D. Zahradník, 2011. Managed vs. unmanaged. Structure of beech forest stands (*Fagus sylvatica* L.) after 50 years of development, Central Bohemia, *Forest Systems* t. 20 (1) p. 122-138, .
- Bourquin-Mignot, C. & O. Girardclos, 2001. Construction d'une longue chronologie de hêtres au pays basque: la forêt d'Iraty et le Petit Age Glaciaire, *Sud-Ouest Européen.Revue de Géographie des Pyrénées et du Sud-Ouest* (11), 59–71.
- Bradshaw, R.H.W., N. Kito & T. Giesecke, 2010. Factors influencing the Holocene history of *Fagus*, *Forest Ecology and Management* 259(11), 2204–12.
- Braun, S., C. Schindler & B. Rihm, 2014. Growth losses in Swiss forests caused by ozone: Epidemiological data analysis of stem increment of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* Karst., *Environmental Pollution* 192, 129–38.
- Canham, C.D., 1988. An index for understory light levels in and around canopy gaps, *Ecology* 69(5), 1634–38.
- Chmelař, J., 1983. *Dendrologie S Ekologií Lesních Dřevin* Vyd. 1. Praha: Státní pedagogické nakladatelství.

Christensen, M., K. Hahn, E.P. Mountford, P. Ódor, T. Standovár, D. Rozenbergar, J. Diaci, S. Wijdeven, P. Meyer, S. Winter & T. Vrska, 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves, *Forest Ecology and Management* 210(1–3), 267–82.

Chytrý, M., T. Kučera & M. Kočí, 2001. *Katalog biotopů České republiky: interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd*. : Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.

Clark, P.J. & F.C. Evans, 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations, *Ecology* (35), 445–53.

Diaci, J., 2006. *Nature-based forestry in Central Europe alternatives to industrial forestry and strict preservation*. Ljubljana: Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire = Biotechnical Faculty, Department of Forestry and Renewable Forest Resources.

Diaci, J., T. Adamic & A. Rozman, 2012. Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing, *Forest Ecology and Management* 285(0), 20–28.

Dittmar, C., W. Zech & W. Elling, 2003. Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study, *Forest Ecology and Management* 173(1–3), 63–78.

Dixon, P.M., 2002. Ripley's K function, in *Encyclopedia of Environmetrics*, eds. A. El-Shaarawi & W.W. Piegorsch. Chichester: John Wiley, 1796–1803.

Ellenberg, H.H., 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*. : Cambridge University Press.

Fang, J. & M.J. Lechowicz, 2006. Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world, *Journal of Biogeography* 33(10), 1804–19.

Fanta, J., 2007. Lesy a lesnictví ve střední Evropě I. Přírodní podmínky pro existenci lesa, *Živa* (1), 18–22.

Fichtner, A., K. Sturm, C. Rickert, W. Härdtle & J. Schrautzer, 2012. Competition response of European beech *Fagus sylvatica* L. varies with tree size and abiotic stress: minimizing anthropogenic disturbances in forests, *Journal of Applied Ecology* 49(6), 1306–15.

Franklin, J.F., T.A. Spies, R.V. Pelt, A.B. Carey, D.A. Thornburgh, D.R. Berg, D.B. Lindenmayer, M.E. Harmon, W.S. Keeton, D.C. Shaw, K. Bible & J. Chen, 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example, *Forest Ecology and Management* 155(1–3), 399–423.

Gamborg, C. & J.B. Larsen, 2003. 'Back to nature'—a sustainable future for forestry?, *Forest Ecology and Management* 179(1–3), 559–71.

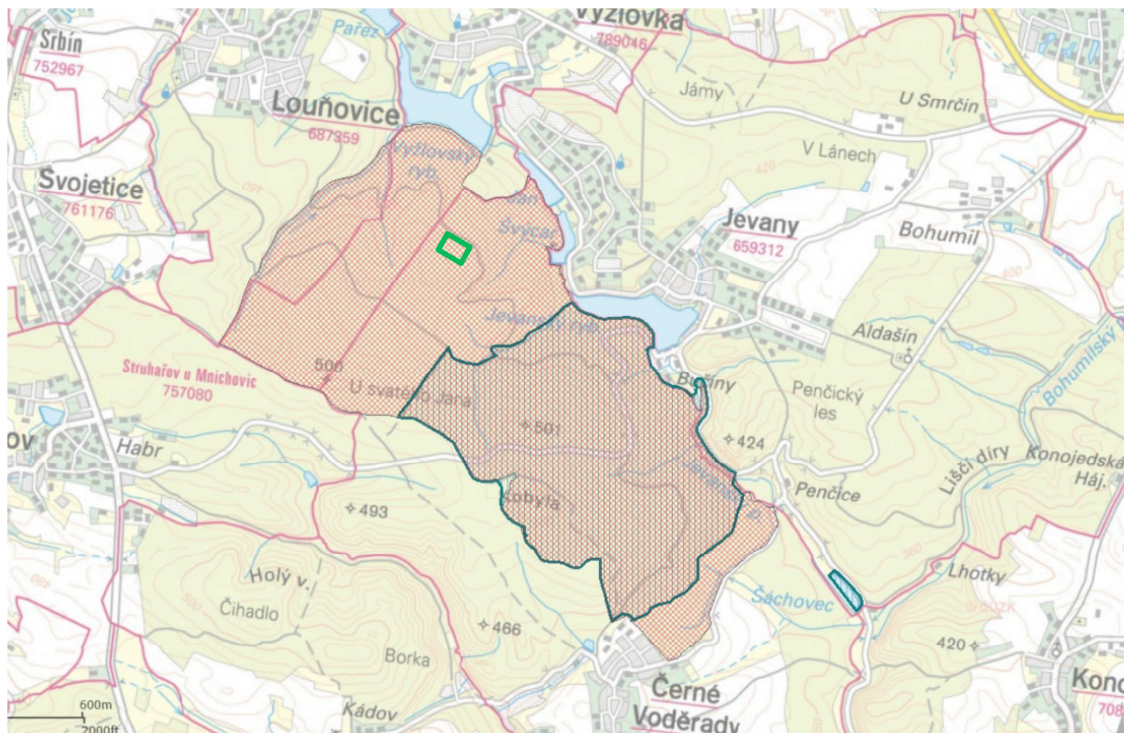
- Giesecke, T., T. Hickler, T. Kunkel, M.T. Sykes & R.H.W. Bradshaw, 2007. Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L., *Journal of Biogeography* 34(1), 118–31.
- Gillner, S., N. Rüger, A. Roloff & U. Berger, 2013. Low relative growth rates predict future mortality of common beech (*Fagus sylvatica* L.), *Forest Ecology and Management* 302, 372–78.
- Harmon, M.E., J.F. Franklin, F.J. Swanson, P. Sollins, S.V. Gregory, J.D. Lattin, N.H. Anderson, S.P. Cline, N.G. Aumen, J.R. Sedell, G.W. Lienkaemper, K. Cromack & K.W. Cummins, 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems: Advances in ecological research, *Advances in Ecological Research* (15), 133–276.
- Hopkins, B. & J.G. Skellam, 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals, *Annals of botany* 18, 213–27.
- Hoshika, Y., M. Watanabe, M. Kitao, K.-H. Häberle, T.E.E. Grams, T. Koike & R. Matyssek, 2015. Ozone induces stomatal narrowing in European and Siebold's beeches: A comparison between two experiments of free-air ozone exposure, *Environmental Pollution* 196, 527–33.
- Hughes, G., 1988. Spatial dynamics of self-thinning, *Nature* 336(6199), 521–521.
- Huntley, B. & H.J.B. Birks, 1983. *An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0-13000 Years Ago.* : Cambridge University Press.
- Jensen, T.S., 1982. Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests, *Oecologia* 54(2), 184–92.
- Joyce, P., J. Huss, R. McCarthy, A. Pfeifer & E. Hendrick, 1998. Growing broadleaves: silvicultural guidelines for ash, sycamore, wild cherry, beech and oak in Ireland., *Growing broadleaves: silvicultural guidelines for ash, sycamore, wild cherry, beech and oak in Ireland.*
- Koblížek, J., 1997. Fagaceae – bukovité, in *Květena České Republiky*. 2. nezměn. vyd, eds. S. Hejný & B. Slavík. Praha: Academia.
- Korpel', Š., 1991. *Pestovanie Lesa* 1. vyd. Bratislava: Príroda.
- Košulič, M., 2003. *Skupinová probírka*. Přírodě blízké lesnictví - Skupinová probírka 28 October 2003 . <http://pbl.fri13.net/index.php?mod=clanky&id=42> [Accessed 25 Jun 2013].
- Latte, N., F. Lebourgeois & H. Claessens, 2015. Increased tree-growth synchronization of beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to climate change in northwestern Europe, *Dendrochronologia* 33, 69–77.
- Madsen, P., 1994. Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light intensity and soil water content, *Scandinavian Journal of Forest Research* 9(1-4), 316–22.

- Madsen, P., 1995. Effects of seedbed type on wintering of beech nuts (*Fagus sylvatica*) and deer impact on sprouting seedlings in natural regeneration, *Forest Ecology and Management* 73(1–3), 37–43.
- Magri, D., G.G. Vendramin, B. Comps, I. Dupanloup, T. Geburek, D. Gömöry, M. Latałowa, T. Litt, L. Paule, J.M. Roure, I. Tantau, W.O. Van Der Knaap, R.J. Petit & J.-L. De Beaulieu, 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences, *New Phytologist* 171(1), 199–221.
- Mountford, M.D., 1961. On E. C. Pielou's Index of Non-Randomness, *The Journal of Ecology* 49(2), 271.
- Musil, I. & J. Möllerová, 2005. *Listnaté Dřeviny*. Praha: Česká zemědělská univerzita.
- Nilsson, S.G., 1985. Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals., *Oikos* 44(1), 157–64.
- Olesen, C.R. & P. Madsen, 2008. The impact of roe deer (*Capreolus capreolus*), seedbed, light and seed fall on natural beech (*Fagus sylvatica*) regeneration, *Forest Ecology and Management* 255(12), 3962–72.
- Paluch, J.G., 2007. The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.)–silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: A patch-mosaic perspective, *Forest Ecology and Management* 253(1–3), 161–70.
- Peet, R.K. & N.L. Christensen, 1987. Competition and Tree Death, *BioScience* 37(8), 586–95.
- Penttinen, A., D. Stoyan & H.M. Henttonen, 1992. Marked Point Processes in Forest Statistics, *Forest Science* 38(4), 806–24.
- Peterson, C.J. & S.T.A. Pickett, 1990. Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow, *J. Veg. Sci.* 1, 657–62.
- Petráš, R. & J. Pajtík, 1991. Sústava česko-slovenských objemových tabuliek drevín, *Lesnícky časopis* 37(1), 49–56.
- Petritan, A.M., R.S. Nuske, I.C. Petritan & N.C. Tudose, 2013. Gap disturbance patterns in an old-growth sessile oak (*Quercus petraea* L.)–European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest remnant in the Carpathian Mountains, Romania, *Forest Ecology and Management* 308, 67–75.
- Pielou, E.C., 1959. The Use of Point-to-Plant Distances in the Study of the Pattern of Plant Populations, *The Journal of Ecology* 47(3), 607.
- Piovesan, G., M. Bernabei, A. Di Filippo, M. Romagnoli & B. Schirone, 2003. A long-term tree ring beech chronology from a high-elevation old-growth forest of Central Italy, *Dendrochronologia* 21(1), 13–22.
- Pokorný, J., 1958. Počátky lesní kultury na Černokostecku a původ používaného osiva v období 1790 - 1920, *Sborník fakulty lesnické* (1), 21–44.

- Poleno, Z. & S. Vacek, 2007. *Pěstování Lesů I.: Ekologické Základy Pěstování Lesů* 1. vyd. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce.
- Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures, *Forest Ecology and Management* 327, 251–64.
- Pretzsch, H., P. Biber, G. Schütze, E. Uhl & T. Rötzer, 2014. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870, *Nature Communications* 5, .
- Rademacher, C., C. Neuert, V. Grundmann, C. Wissel & V. Grimm, 2004. Reconstructing spatiotemporal dynamics of Central European natural beech forests: the rule-based forest model BEFORE, *Forest Ecology and Management* 194(1–3), 349–68.
- Runkle, J., 1985. Chapter 2 - Disturbance Regimes in Temperate Forests, in *Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, eds. Stewart T. Pickett & P.S. White. San Diego: Academic Press, 17–33.
- Sagnard, F., C. Pichot, P. Dreyfus, P. Jordano & B. Fady, 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest, *Ecological Modelling* 203(3–4), 464–74.
- Šamonil, P., L. Antolík, M. Svoboda & D. Adam, 2009. Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains, *Forest Ecology and Management* 257(3), 1148–56.
- Šebková, B., P. Šamonil, M. Valtera, D. Adam & D. Janík, 2012. Interaction between tree species populations and windthrow dynamics in natural beech-dominated forest, Czech Republic, *Forest Ecology and Management* 280(0), 9–19.
- Splechtna, B.E., G. Gratzer & B.A. Black, 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest—A spatial dendro-ecological analysis, *Journal of Vegetation Science* 16(5), 511–22.
- Šrámek, O., 1983a. SPR Voděradské bučiny – I. část. Působení člověka a škodlivých přírodních činitelů na vývoj lesů, *Památky a příroda* (3), 166–71.
- Šrámek, O., 1983b. SPR Voděradské bučiny – II. část. Vývoj lesů, *Památky a příroda* (4), 241–48.
- Standovár, T. & K. Kenderes, 2003. A review on natural stand dynamics in beechwoods of East Central Europe, *Applied ecology and environmental research* 1(1), 19–46.
- Stauffer, H.B., 1977. *Application of the Indices of Nonrandomness of Pielou, Hopkins and Skellam, and Clark and Evans*, 166, .
- Štykar, J., 2008. *Lesnická Fytocenologie a Typologie* Vyd. 1. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně.
- Szewczyk, J. & J. Szwagrzyk, 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand, *Vegetatio* 122(1), 37–46.

- Szwagrzyk, J., J. Szewczyk & J. Bodziarczyk, 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival, *Forest Ecology and Management* 141(3), 237–50.
- Trotsiuk, V., M.L. Hobi & B. Commarmot, 2012. Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians), *Forest Ecology and Management* 265, 181–90.
- Úradníček, L., P. Maděra, S. Tichá & J. Koblížek, 2009. *Dřeviny České Republiky* 2., přeprac. vyd. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce.
- Vacek, S. & J. Jeník, 2010. Přirozené hřížení buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) v ekotonu alpské hranice lesa v Krkonoších, *Opera Corcontica* 2010(47), 215–24.
- Vacek, S. & M. Mikeska, 2007. Vývoj v přírodních lesích, in *Obhospodařování Bohatě Strukturovaných a Přírodě Blízkých Lesů*. 1. vyd. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce.
- Vacek, S., J. Simon & J. Remeš, 2007. *Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů*. : Lesnická práce.
- Wagner, S., C. Collet, P. Madsen, T. Nakashizuka, R.D. Nyland & K. Sagheb-Talebi, 2010. Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects, *Forest Ecology and Management* 259(11), 2172–82.
- Wolf, A., 2005. Fifty year record of change in tree spatial patterns within a mixed deciduous forest, *Forest Ecology and Management* 215(1–3), 212–23.

10. PŘÍLOHA



Obr. 2 Lokalizace NPR Voděradské bučiny a EVL Voděradské bučiny (Natura 2000) na základní mapě s vyznačením TVP. Zdroj: <http://mapy.nature.cz>



Obr. 3 Pohled do porostu na TVP 1 s přirozeným kotlíkem zmlazení.



Obr. 4 Jarní aspekt bylinného patra.



Obr. 5 Obhospodařovaný stejnověký porost ve Voděradských bučinách.

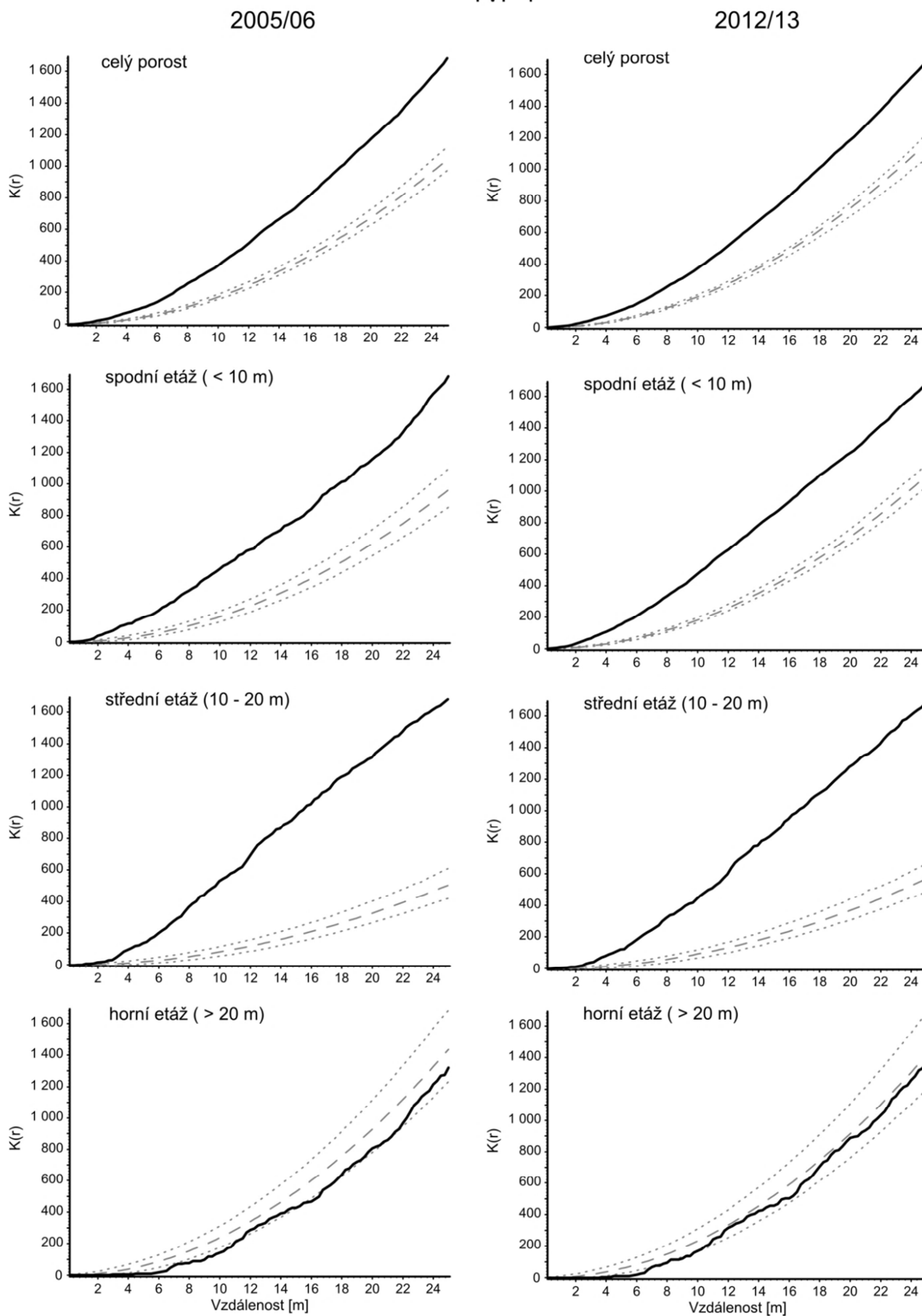


Obr. 6 Vývrát buku vytváří různá mikrostanoviště, jáma – násep.

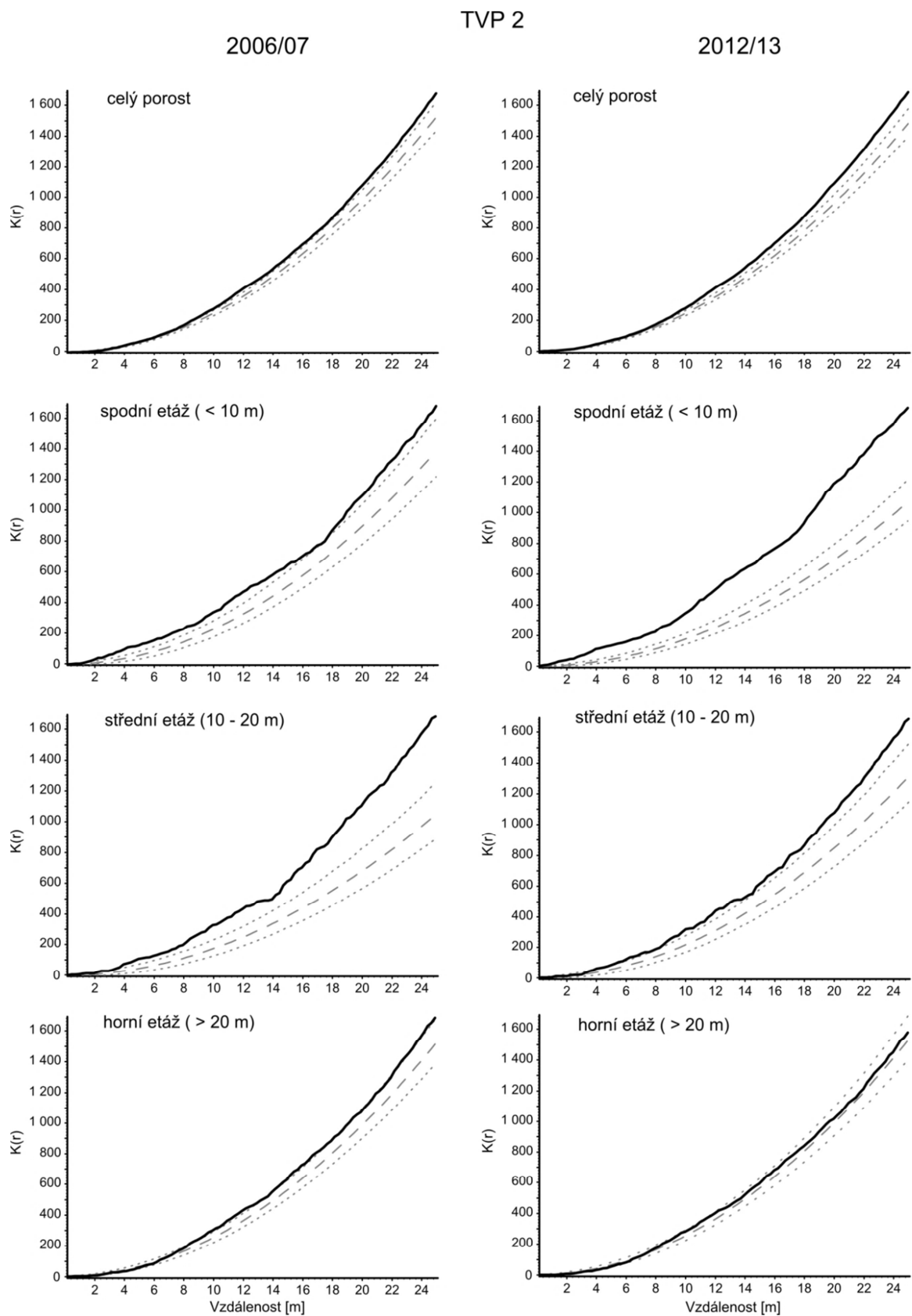


Obr. 7 Pařez po krádeži habru z výzkumné plochy.

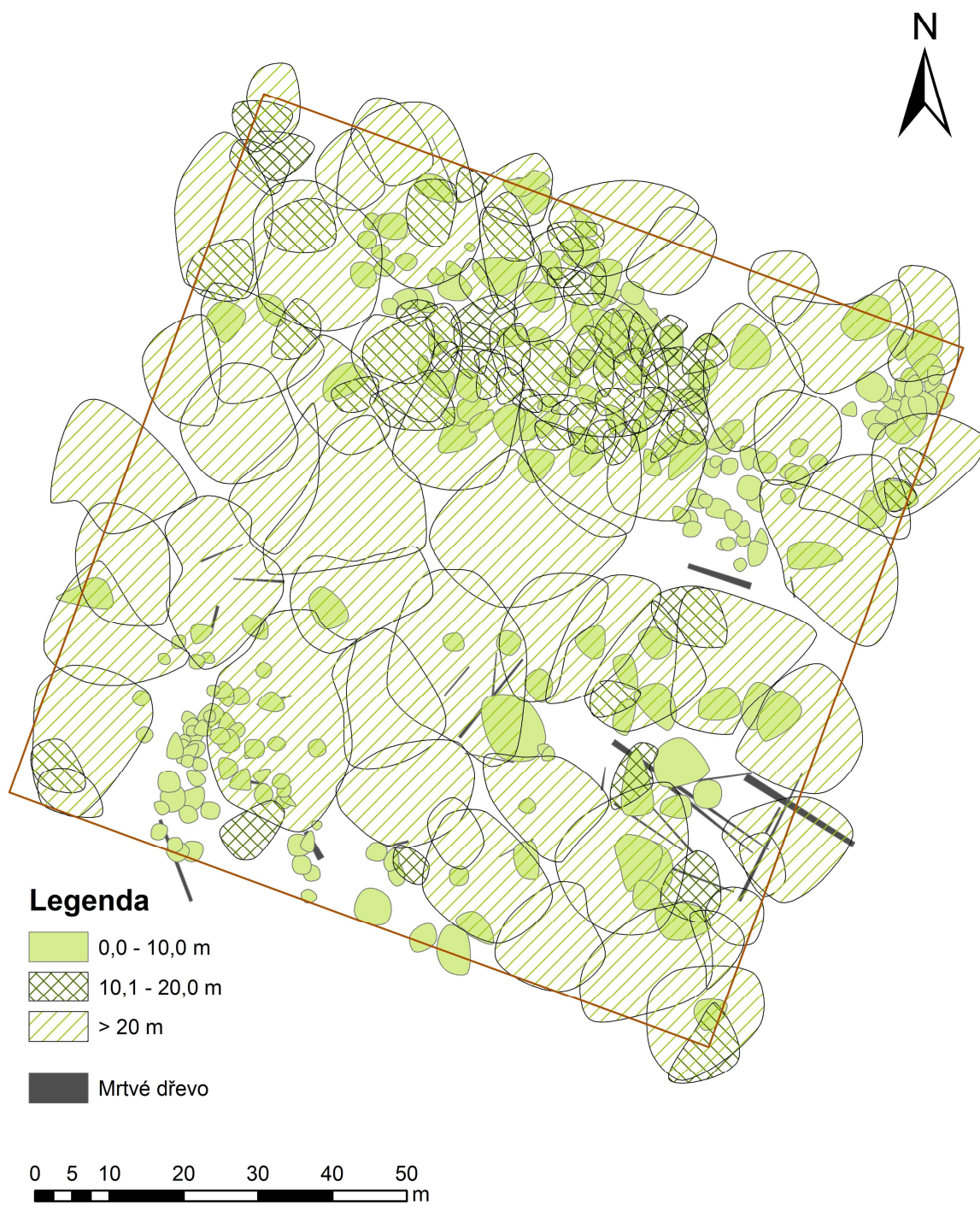
TVP 1



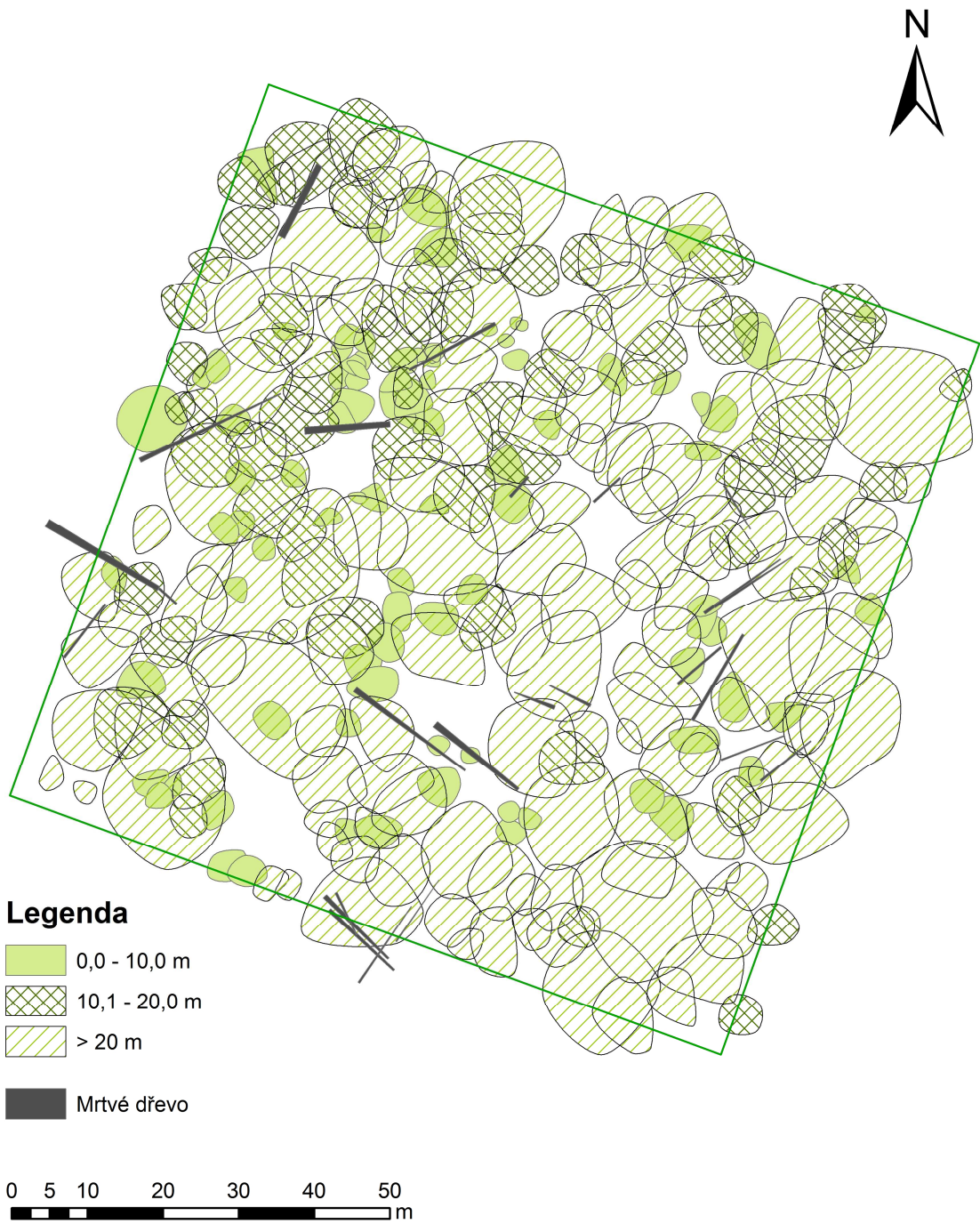
Graf č. 14 Průběhy K funkce pro TVP 1; plnou čarou pozorovaný průběh funkce, přerušovaně očekávaný, tečkovaně interval spolehlivosti (95%).



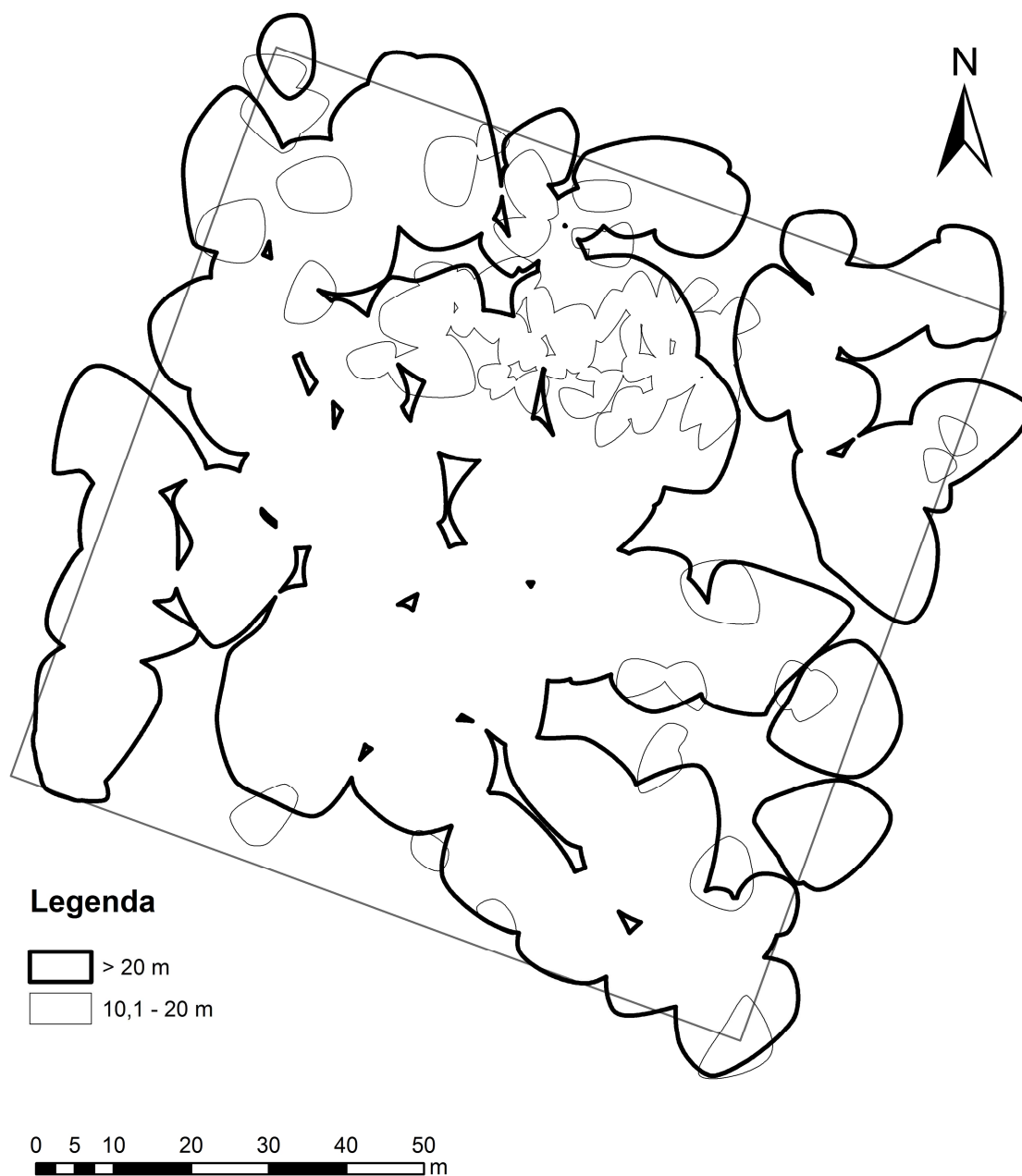
Graf č. 15 Průběhy K funkce pro TVP 1; plnou čarou pozorovaný průběh funkce, přerušovaně očekávaný, tečkovaně interval spolehlivosti (95%).



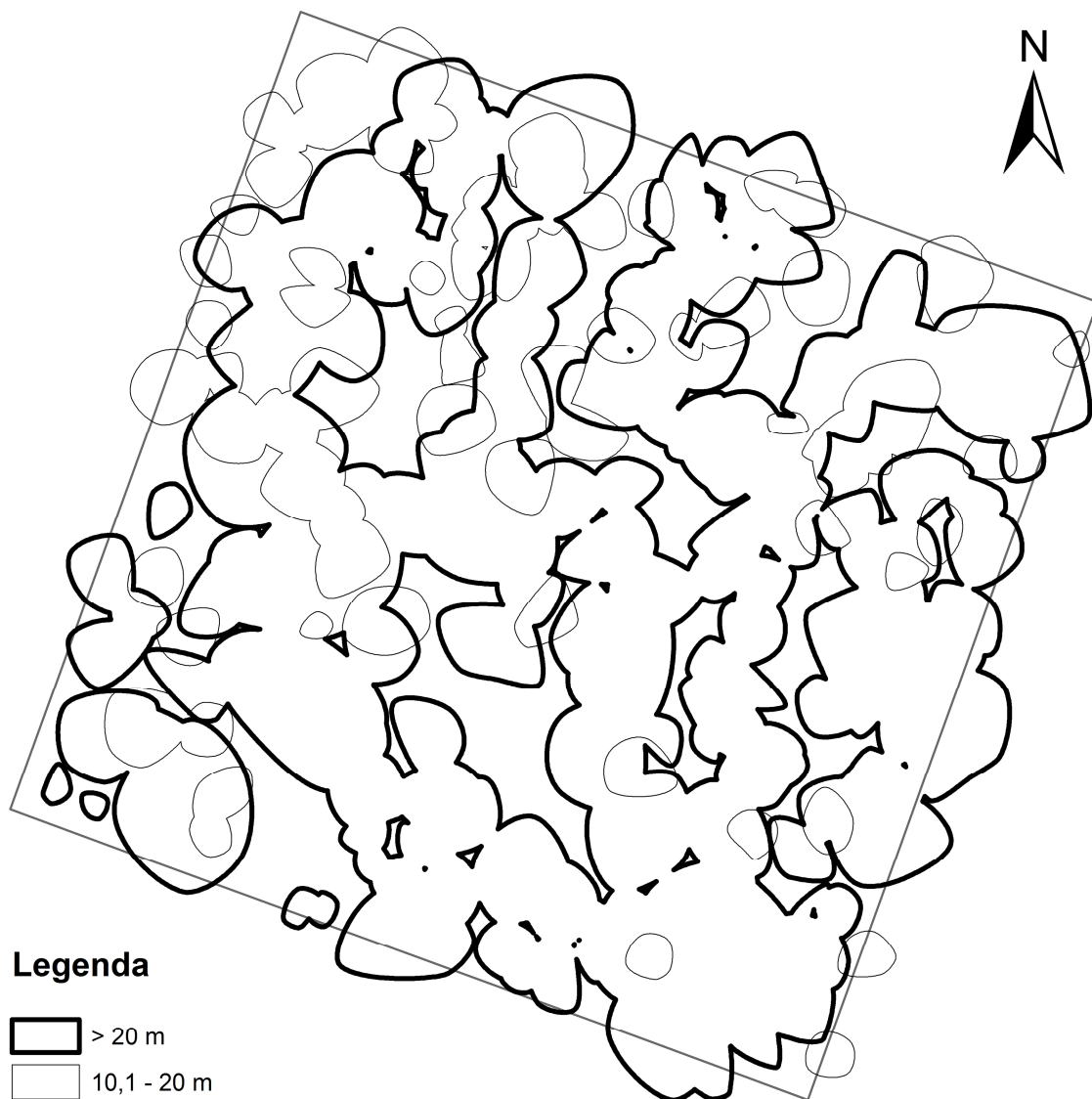
Mapa č. 1 Prostorová struktura korunového prostoru na TVP 1 s rozlišením jednotlivých etáží.



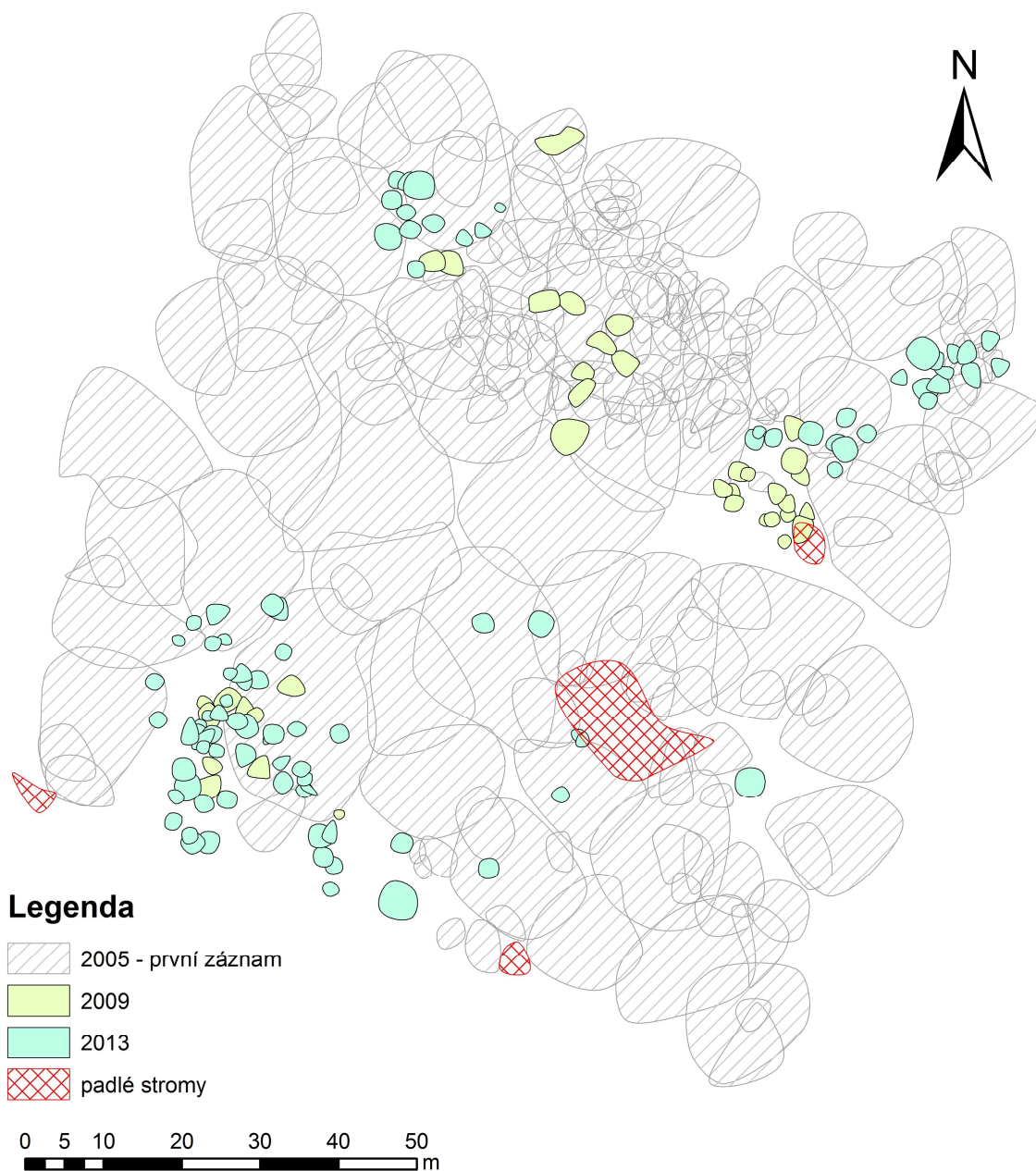
Mapa č. 2 Prostorová struktura korunového prostoru na TVP 2 s rozlišením jednotlivých etází.



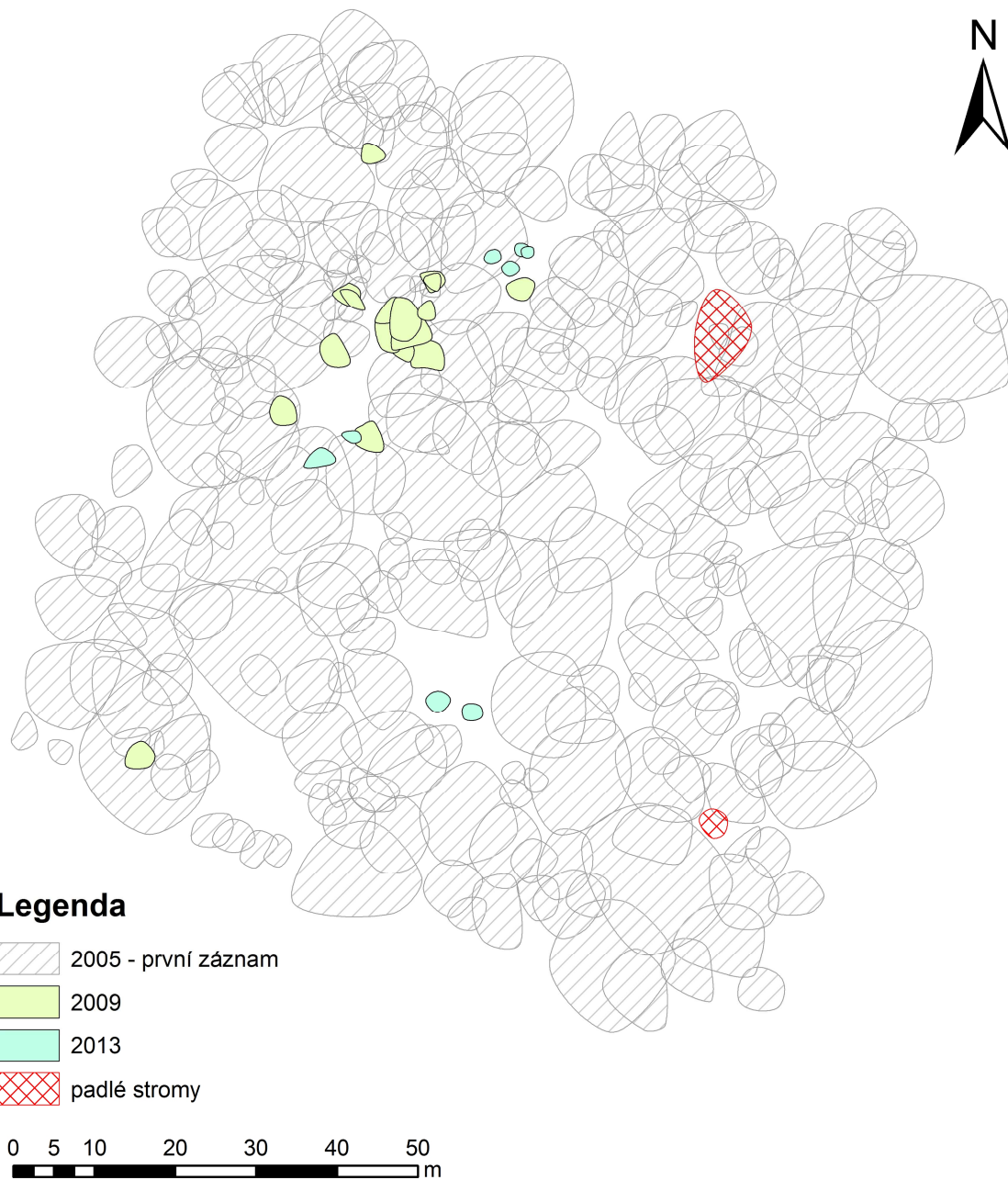
Mapa č. 3 Korunový zápoj horní a střední etáže na TVP 1.



Mapa č. 4 Korunový zápoj horní a střední etáže na TVP 2.



Mapa č. 5 Změna struktury porostu TVP 1 při jednotlivých měřeních.



Mapa č. 6 Změna struktury porostu TVP 2 při jednotlivých měřeních.