

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



Sousedský efekt mezi horním stromovým patrem
a podrostem v horském smíšeném lese

Diplomová práce

Autor: Bc. Marek Matouš

Vedoucí práce: Ing. Radek Bače, Ph. D.

2016

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Marek Matouš

Lesní inženýrství

Název práce

Sousedský efekt mezi horním stromovým patrem a podrostem v horském smíšeném lese

Název anglicky

Overstory-understory neighborhood effect in mountain mixed forest

Cíle práce

Cílem práce bude zjistit,

- 1/ jak jednotlivé druhy dřevin horního stromového patra horského smíšeného lesa působí na utváření banky zmlazení vlastního druhu v jejich blízkosti;
- 2/ podle zjištěných znamének a sil sousedského efektu se popíše koexistence dřevin v různých scénářích disturbančního režimu

Metodika

1. Prostorový sběr dat o horním stromovém patře a obnově dřevin v přirozeném horském smíšeném lese
2. Matematické a statistické zpracování dat.
3. Příprava práce.

Doporučený rozsah práce
40 – 50 stran textu bez příloh

Klíčová slova

Smrk ztepilý, jedle bělokorá, buk lesní, zmlazení, disturbance, susedský efekt, horský smíšený les

Doporučené zdroje informací

- Bače, R., Janda, P., & Svoboda, M. (2009). Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezí. *Silva Gabreta*, 15(1), 67-84.
- Bače, R., Svoboda, M., & Janda, P. (2011). Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of Central Europe: logs vs. stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica*, 45(5), 1065-1078.
- Frelich, L. E., & Reich, P. B. (1999). Minireviews: neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems*, 2(2), 151-166.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J. C., Claveau, Y., Kelly, C., & Lechowicz, M. J. (1999). Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(6), 812-823.
- Mori, A., & Takeda, H. (2004). Effects of undisturbed canopy structure on population structure and species coexistence in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 200(1), 89-100.
- Motta, R., Berretti, R., Castagneri, D., Dukić, V., Garbarino, M., Govedar, Z., ... & Meloni, F. (2011). Toward a definition of the range of variability of central European mixed *Fagus-Abies-Picea* forests: the nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Canadian Journal of Forest Research*, 41(9), 1871-1884.
- Nakashizuka, T. (2001). Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4), 205-210.
- Rooney, T. P., McCormick, R. J., Solheim, S. L., & Waller, D. M. (2000). Regional variation in recruitment of hemlock seedlings and saplings in the upper Great Lakes, USA. *Ecological Applications*, 10(4), 1119-1132.
- Royo, A. A., & Carson, W. P. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(6), 1345-1362.
- Wild, J., Kopecký, M., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Edwards-Jonášová, M., & Herben, T. (2014). Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation Science*, 25(6), 1327-1340.


Předběžný termín obhajoby
2015/16 LS – FLD

Vedoucí práce
Ing. Radek Bače, Ph.D.

Garantující pracoviště
Katedra ekologie lesa

Konzultant
ing. Pavel Janda, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 4. 11. 2015
doc. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.
Vedoucí katedry



Elektronicky schváleno dne 19. 12. 2015
prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.
Děkan

V Praze dne 12. 02. 2016

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma:

Sousedský efekt mezi horním stromovým patrem a podrostem v horském smíšeném lese, vypracoval samostatně pod vedením Ing. Radka Bače, Ph. D., a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

„Jsem si vědom, že zveřejněním 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 Praze dne 20. 4. 2016

.....

Tímto děkuji Ing. Radkovi Bače, Ph. D. za nabídku tohoto tématu a za trpělivost a cenné rady při konzultacích o zpracování mé práce. Také bych chtěl poděkovat všem členům Katedry ekologie lesa, díky kterým mi byly umožněny terénní výjezdy pro sběr dat, plné zážitků a přátelské atmosféry.

Abstrakt

Cílem této práce je popsat sousedské efekty úrovnových stromů a podrostu ve smíšených přirozených horských lesích v podmínkách střední Evropy. Konkrétně se tedy jedná o sousedské efekty buku lesního (*Fagus sylvatica* L.), smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst) a jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.).

Zkusné plochy jsou na území středního Slovenka. Na 60 zkusných plochách byly zaznamenávány počty jedinců výše uvedených druhů a rozděleny podle sociálního postavení (od 6 cm DBH). Obnova těchto druhů byla rozdělena do 4 výškových kategorií. U 30 stromů pro každý druh, se též počítalo zmlazení pod konkrétní korunou na ploše 4 m². Data se vyhodnocovala především pomocí zobecněného lineárního modelu v programu R. Zde se hodnotil vztah četnosti jedinců různých kategorií podrostu a horního patra a vztah četnosti obnovy jednotlivých druhů pod konkrétní korunou.

Nejsilnější pozitivní sousedský efekt vzhledem byl zaznamenán u jedle bělokoré ve všech kategoriích zmlazení ($p < 0,001$). Ta zároveň slaběji negativně ovlivňovala zmlazení buku. U smrku byl pozitivní sousedský efekt prokázán pouze mezi horní úrovní a obnovou od 0,5 m do 1,3 m. Ostatní kategorie obnovy smrku byly v příliš malých početnostech na prokazování těchto vztahů. U buku byl sousedský efekt horního stromového patra a vlastního podrostu slabý nebo neutrální u obnovy pokročilé. Semenáčky do 0,5 m se však pod jedlí a smrkem vyskytovali minimálně. Buk také významně negativně ovlivňoval všechny kategorie obnovy jedle ($p < 0,001$). U všech dřevin je tedy sousedský efekt podrostu a horního patra více či méně pozitivní, alespoň pro nižší výškové kategorie podrostu. Tento efekt poukazuje na druhovou stabilitu těchto lesů i v menším měřítku.

Klíčová slova: Smrk ztepilý, jedle bělokorá, buk lesní, zmlazení, disturbance, sousedský efekt, horský smíšený les.

Abstract

The object of this study is to describe overstory-understory neighbourhood effects in natural mountain mixed forests in environmental conditions of central Europe. Namely, the neighbourhood effect of European beech (*Fagus sylvatica* L.), silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.).

The sample plots are situated in central Slovakia. On 60 plots, counts of individuals of these species were recorded and divided by social status (from 6 cm of DBH). Regeneration of these species, was divided into 4 high categories. For 30 trees of each species, regeneration was also counted under specific crown in the area of 4 m². The data was evaluated mainly by the generalized linear model in R statistical program. Here was evaluated the relationship between individuals of different categories of understory and overstory and the dependence between counts of regeneration of each species under specific crown.

The strongest positive overstory-understory neighbourhood effect, was observed for the silver fir in all categories of regeneration ($p < 0.001$). It also weakly negatively affected the regeneration of beech. For spruce, the positive neighbourhood effect was demonstrated only among the trees of upper level and saplings from 0.5 to 1.3 meters. Other categories of spruce saplings, were in too small quantities for demonstrating these relationships. Positive overstory-understory neighbourhood effect of beech was weak, or neutral for advanced regeneration. But seedlings to 0,5 m height, were in minimum quantity under spruce and fir crown. Beech also significantly negatively influenced all regeneration categories of silver fir ($p < 0.001$). So, for each species, the overstory-understory neighbourhood effect is more or less positive, at least for lower height regeneration categories. This effect suggest also to small scale species stability of these forests.

Key words: Norway spruce, silver fir, European beech, regeneration, disturbance, neighbourhood effect, mountain, mixed forests.

Obsah

1. SEZNAM TABULEK, OBRÁZKŮ A GRAFŮ	11
1.1. Tabulky.....	<i>Chyba! Záložka není definována.</i>
1.2. Obrázky.....	<i>Chyba! Záložka není definována.</i>
1.3. Grafy.....	<i>Chyba! Záložka není definována.</i>
2. ÚVOD	13
3. CÍLE PRÁCE	14
4. LITERÁRNÍ REŠERŠE	15
4.1. EKOLOGICKÁ CHARAKTERISTIKA STŘEDOEVROPSKÝCH PRALESŮ 5 A 6 LESNÍHO VEGETAČNÍHO STUPNĚ.....	15
4.2. SOUSEDSKÝ EFEKT: TYPY A CHARAKTERISTIKA.....	17
4.3. VLASTNOSTI DŘEVIN VE VZTAHU K SOUSEDSKÉMU EFEKTU A KOEXISTENCI.....	19
4.3.1. Buk lesní (<i>Fagus sylvatica</i> L.).....	20
4.3.2. Jedle bělokorá (<i>Abies alba</i> Mill.).....	21
4.3.3. Smrk ztepilý (<i>Picea abies</i> [L.] Karst.).....	21
4.3.4. Srovnání vlivu daných dřevin na chemismus půdy a podrost.....	22
4.4. KOEXISTENCE DŘEVIN V HORSKÝCH LESÍCH MÍRNÉHO PÁSMU.....	24
4.4.1. Charakter a typy koexistence.....	24
4.4.2. Strategie obnovy.....	25
4.5. DISTURBANCE A JEJÍ VZTAH K SOUSEDSKÉMU EFEKTU.....	28
5. METODIKA	32
5.1. ZÁJMOVÉ ÚZEMÍ.....	32
5.2. SBĚR DAT.....	33
5.3. ZPRACOVÁNÍ DAT.....	34
6. VÝSLEDKY	35
6.1. DRUHOVÁ SKLADBA POROSTU A DYNAMIKA OBNOVY.....	35
6.2. SOUSEDSKÝ EFEKT.....	37
6.2.1. Buk lesní.....	38
6.2.2 Smrk ztepilý.....	41
6.2.3 Jedle bělokorá.....	44
6.4. PŘÍMÝ EFEKT KORUNY.....	47
7. DISKUSE	50

7.1. HUSTOTA ZMLAZENÍ	50
7.2 ZJIŠTĚNÝ SOUSEDSKÝ EFEKT	50
7.3. MĚNÍ SE DRUHOVÉ SLOŽENÍ PŘIROZENÝCH LESŮ?	52
7.4 ZJIŠTĚNÝ SOUSEDSKÝ EFEKT VE VZTAHU K DISTURBANCI.....	53
8. ZÁVĚR.....	54
9. LITERATURA.....	55

1. Seznam tabulek, obrázků a grafů

1.1. Tabulky

Tab. 1: Kategorie dynamiky lesa (A-D) a jejich reakce na disturbance v souvislosti s typem sousedského efektu	30
Tab. 2: Průměrné zastoupení dřevin na zkusné ploše v jednotlivých kategoriích.	35
Tab. 3: Průměrný pokles jedinců v %, z nižší výškové kategorie obnovy do vyšší.	37
Tab. 4: Výsledné hodnoty pro vysvětlující proměnné, jež nejvhodněji charakterizují variabilitu obnovy buku	38
Tab. 5: Výsledné hodnoty charakterizující vztah dospělých stromů buku s kategoriemi bukové obnovy.	38
Tab. 6: Výsledné hodnoty pro vysvětlující proměnné, jež nejvhodněji charakterizují variabilitu obnovy smrku.	41
Tab. 7: Výsledné hodnoty charakterizující vztah dospělých stromů smrku s kategoriemi smrkové obnovy.	41
Tab. 8: Výsledné hodnoty pro vysvětlující proměnné, jež nejvhodněji charakterizují variabilitu obnovy, jedle.	44
Tab. 9: Výsledné hodnoty charakterizující vztah dospělých stromů jedle s kategoriemi jedlové obnovy.	44

1.2. Obrázky

Obrázek 1: Prostorová druhová distribuce v závislosti na síle sousedského efektu. Výstup ze simulace MOSAIC.	19
Obrázek 2: Lokalizace zkusných ploch na mapě Slovenska.	32

1.3. Grafy

Graf 1: Průměrná hustota jedinců obnovy na 1 ha.	36
Graf 2: Průměrná hustota jedinců na 1 ha nad 6 cm DBH.	36
Graf 3: Predikovaná početnost buku v rozmezí výšek 0,5 m – 1,3 m na ploše 1000 m ² v závislosti na počtech smrku a jedle v horní úrovni.	39

Graf 4: Predikovaná početnost buku v rozmezí výšek 1,3 m - 2,5 m na ploše 1000 m ² v závislosti na počtech smrku a jedle horní úrovně.	39
Graf 5: Predikovaná početnost buku nad 2,5 m do 6cm DBH na ploše 1000 m ² v závislosti na počtech jedle horní a střední úrovně.	40
Graf 6: Predikovaná početnost smrku v rozmezí výšek 0,5 m – 1,3 m na ploše 1000 m ² v závislosti na počtech smrku a buku horní úrovně.	42
Graf 7: Predikovaná početnost smrku v rozmezí výšek 1,3 m – 2,5 m na ploše 1000 m ² v závislosti na počtech smrku horní úrovně (nesignifikantní) a buku střední úrovně.	43
Graf 8: Predikovaná početnost smrku nad 2,5 m do 6 cm DBH na ploše 1000 m ² v závislosti na počtech smrku střední úrovně (nesignifikantní) a buku střední úrovně.	43
Graf 9: Predikovaná početnost jedle v rozmezí výšek 0,5 m – 1,3 m na ploše 1000 m ² v závislosti na počtech buku střední úrovně a jedle horní úrovně.	45
Graf 10: Predikovaná početnost jedle v rozmezí výšek 1,3 m – 2,5 m na ploše 1000m ² v závislosti na počtech buku střední úrovně a jedli horní úrovně.	46
Graf 11: Predikovaná početnost jedle nad 2,5 m do 6 cm DBH na ploše 1000 m ² v závislosti na počtech buku střední úrovně jedle horní úrovně.	46
Graf 12.: Četnost zmlazení buku do 0,5 m pod korunami daných druhů.	48
Graf 13.: Četnost zmlazení buku do 0,5 m pod korunami daných druhů.	48
Graf 14.: Četnost zmlazení jedle do 0,5 m pod korunami daných druhů.	49

2. Úvod

Sousedský efekt je jednou z biotických interakcí, která částečně formuje druhové složení a horizontální strukturu lesa. Jedná se o efekt jednotlivých dřevin na pravděpodobnost nahrazení vlastního druhu v korunové vrstvě tím samým, či jiným druhem na daném místě v rámci sousedství. Sousedský efekt může být pozitivní, negativní či neutrální. Kromě efektu horního stromového patra a podrostu, existuje efekt disturbančně-aktivační, který je typický například pro jisté typy borových lesů, pro něž jsou disturbance obnovní výhodou, a udržuje tím dané druhové složení. Tato práce se však především zabývá prvním typem, který se ve smrko-buko-jedlových lesích pravděpodobně vyskytuje. Lesy s tímto pozitivním efektem jsou druhově stabilní po narušeních menšího charakteru. Lesy bez jakéhokoliv typu sousedského efektu, bývají vždy druhově labilní v čase. Sousedský efekt ovlivňuje i formu smíšení, kdy dřeviny s pozitivním sousedským efektem mají tendenci minimalizovat hranici se dřevinami ostatního druhu a vytváří se větší shluky.

Smyslem této práce, je vyhodnotit, zdali se sousedský efekt horního stromového patra a podrostu ve smrko-jedlo-bukových horských lesích nachází, případně jakou má sílu u jednotlivých dřevin, a zdali je spíše pozitivní, neutrální či negativní. Poté se rovněž popíše mezidruhový vztah horního patra a hustoty zmlazení. Dále je cílem srovnat vývoj těchto lesů po disturbanci, dokumentovaný v literatuře, s typem zjištěného sousedského efektu.

Pojem sousedský efekt se v evropské literatuře příliš neuplatňuje. Je spíše spojen s výzkumem mezidruhových vztahů v lesích Severní Ameriky (Frelich a Reich 1995; Frelich a kol. 1998). Pro naše podmínky a dřeviny není příliš mnoho prací, které by celkově kvantifikovali sílu a typ tohoto efektu. Většinou se zaměřují na dílčí jednotlivé vlivy prostředí. Proto jsem pro podmínky horských lesů Evropy důležité tyto vztahy exaktně objasnit a kvantifikovat celkový vliv interakcí spadajících do tohoto efektu, zvláště když v současné době dochází v mnoha přirozených lesích Evropy k expanzi buku, což je věc stále ne zcela objasněná.

3. Cíle práce

Cíl práce je popsat sousedský efekt horního stromového patra a podrostu v horských smíšených lesích v Evropě, kde jsou hlavními dřevinami *Fagus sylvatica*, *Picea abies* a *Abies alba*. Cílem je tedy zhodnotit sílu tohoto efektu, určit jeho znaménko a zároveň popsat mezidruhové vztahy korunové úrovně a hustoty semenáčků a mladých stromků do 6 cm výčetní tloušťky. Hladina pravděpodobnosti pro zamítnutí hypotéz je $p < 0,05$, a jsou to tyto hypotézy:

H1: Druhové složení horní a střední stromové úrovně, nemá vliv na početnost jedinců obnovy buku.

H2: Druhové složení horní a střední stromové úrovně, nemá vliv na početnost jedinců obnovy smrku.

H3: Druhové složení horní a střední stromové úrovně, nemá vliv na početnost jedinců obnovy jedle.

Tyto hypotézy jsou pro každý druh rozděleny. Každá na 4 části podle působnosti:

1. Druhové složení horní a střední stromové úrovně, nemá vliv na početnost jedinců do 0,5 m.
2. Druhové složení horní a střední stromové úrovně, nemá vliv na početnost jedinců od 0,5 m do 1,3 m.
3. Druhové složení horní a střední stromové úrovně, nemá vliv na početnost jedinců od 1,3 m do 2,5 m.
4. Druhové složení horní a střední stromové úrovně, nemá vliv na početnost jedinců nad 2,5 m do 6 cm výčetní tloušťky.

4. Literární rešerše

4.1. Ekologická charakteristika střeoevropských pralesů 5 a 6 lesního vegetačního stupně.

V této práci půjde o střeoevropské lesy mírného pásu a to především v 5 (jedlobukový) a 6 (smrko-buko-jedlový) lesním vegetačním stupni (LVS), tedy o lesy, kde jsou hlavními dřevinami buk lesní (*Fagus sylvatica* L.), jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.) a hlavně v 6 LVS i smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst). Původní hojně rozšíření smrku ztepilého je v 5 LVS, kde je i jeho optimum. Během paleolitu ho ovšem z této pozice do značné míry konkurenčně vytlačil bukojedlový vegetační pás, což bylo podmíněno větší tolerancí ke stínu u buku a jedle. Jedle má rovněž optimum v 5 LVS a buk ve 4 a 5 LVS. Smrk již bezkonkurenčně obstál jen ve vyšších či chladnějších polohách, kde je chopen snášet silné mrazy. Kromě těchto základních dřevin se ve vůdčích i omezených ekologických řadách 5 a 6 LVS přirozeně vyskytují i tyto dřeviny: javor klen, lípa širolistá, javor mlč (pouze v nižších polohách 5 LVS), jilm horský a jasan ztepilý. V řadách C (bazická) a CD (nitrofilně-bazická) může přistupovat i jeřáb muk. V omezených řadách se může vyskytovat také borovice lesní (Zlatník 1976).

Délku vývojového cyklu těchto lesů (5 a 6 LVS) určuje především jedle, jakožto nejdéle žijící dřevina v tomto smíšení. Délka malého vývojového cyklu je tedy většinou 350 – 400 let. Smrk má vývoj o něco kratší, a to 300 až 350 let a buk se většinou dožívá pouze 200 až 250 let. Buk za dobu jednoho cyklu vystřídá až dvě generace (Korpeľ 1989). Motta a kolektiv (2011) ovšem tuto teorii popírá na základě výsledků z porostů v Bosně a Hercegovině, kdy se délka životního cyklu buku téměř nelišila od jedle či smrku. Nejspíš tedy záleží na konkrétních environmentálních podmínkách. V důsledku složitosti vývojových procesů se v takto smíšených lesích v průběhu času výrazně mění objemové zastoupení jednotlivých druhů těchto dřevin (Korpeľ 1989).

Převaha či růstové optimum konkrétní dřeviny se v těchto lesích mění zhruba po 130 letech, což je podmíněno střídáním generací buku. Stádium optima se střídá zhruba po 220 až 260 letech a jeho charakter a délka je ovlivněna zastoupením či převahou jednoho z hlavních druhů. Převaha smrku například prodlužuje stádium

optima a umožňuje vytváření jednovrstevné výstavby. Tuto výstavbu naopak znemožňuje vyšší podíl buku, který zároveň s převahou zkracuje stádium optima. Při vyšším podílu smrku se ale často setkáme i s dvouvrstevnou výstavbou, kdy horní patro tvoří smrk a jedle a spodní patro buk. V těchto případech se buk v první generaci často neprosadí a v horním patře nastupuje až v druhé generaci po rozpadu dlouhověkých jehličnatých dřevin (Korpel' 1989).

Z hlediska přísunu světla a tepla, je významný i zápoj, který je v těchto lesích vysoký. Pohybuje se od 0,8 až do 3 v závislosti na vývojové fázi. Nejnížší je na začátku stádia rozpadu a nejvyšší je při přechodu ze stádia rozpadu do stádia dorůstání (Korpel' 1989). Bukojedlová společenstva s jedlí v nadúrovni, mají také vyšší vertikální zápoj a do porostu se tedy dostane více světla i horizontálních srážek, nežli do porostu například čistě bukového. To se odráží i v synuzii podrostu, který bývá v takto rozrůzněných lesích kvalitativně i kvantitativně bohatší (Zlatník 1976). Přísun světla je proto značně ovlivněn i zastoupením jehličnanů, především jedle. Například při zastoupení jedle 90% ve smrko-jedlo-bukových lesích, se dostane dovnitř neolistěného porostu pouze okolo 15% světelného záření, zatímco při zastoupení 10% je pod korunami porostu zhruba 40% záření. Při olistění porostu klesne toto rozmezí (15-40%) na 5%-12%. V čistě bukovém lesním vegetačním stupni je podkorunové množství záření při neolistěném porostu pochopitelně vyšší než ve smíšeném, ovšem ve vegetační sezóně se do bukového porostu dostává světla méně, nežli do smíšeného (Petřík a Bublinec 1972), což potvrzuje výše uvedené tvrzení ohledně vertikálního zápoje. U souboru lesních typů *fageto pauper* je podíl záření pod korunami v neolistěném porostu 40-45% a v olistěném pouze od 1,5 do 2,5 %. U dalšího SLT (*fageto typicum*) je tento podíl záření od 25 do 40% u neolistěného a od 2 do 4% u olistěného porostu (Petřík a Bublinec 1972).

Smíšené pralesy 5 a 6 LVS jsou velice odolné vůči biotickým i abiotickým škodlivým vlivům a mají tedy maloplošnou vertikální strukturu (Korpel' 1989; Motta a kol. 2011). Mechanickou stabilitu takto smíšených lesů může zvyšovat i samotná kořenová morfologie smrku a buku a jejich vzájemná konkurence. Rothe (1977 In Mauer a kol. 2013) totiž prokázal, že v případě sousedství buku a smrku, buk podrůstá povrchový kořenový systém smrku (i když zároveň využívá vrchní půdní horizonty), čímž se lépe využije půdní prostor. Celkově tedy buk koření v takto smíšených porostech hlouběji, nežli v nesmíšených.

4.2. Sousedský efekt: typy a charakteristika

Podle autorů Frelich a Reich (1999), jsou v rámci lokálních podmínek tři hlavní faktory, ovlivňující vývoj prostorové struktury porostu:

1. Disturbanční režim (viz kapitola 5.)
2. Fyzikální podmínky prostředí - např.: fyzikální vlastnosti a složení půdy, vodní režim, sklon a expozice svahu a podobně.
3. Biotické faktory nebo sousedský efekt.

Sousedské efekty (Neighborhood effects) v lesích, jsou definovány jako jakékoli procesy, zprostředkované úrovnovými stromy, které ovlivňují pravděpodobnost nahrazení odumřelé horní (korunové) úrovně tím samým, nebo jiným druhem. Tento efekt je definován ve vztahu k dominantním druhům či ke skupinám dominantních druhů. Pozitivní sousedský efekt (určitá zpětná vazba) je proces, který podporuje nahrazení vlastního druhu, tedy jeho zastoupení v budoucí korunové vrstvě. Negativní sousedský efekt naopak zabraňuje tomuto nahrazování. Neutrální efekt logicky ničemu nebrání ani nic nepodporuje (Frelich a kol. 1998; Frelich a Reich 1999). Jinak lze také říci, že při významném pozitivním sousedském efektu záleží na druzích, které má daná dřevina v sousedství. Přičemž tyto vztahy ovlivňují pravděpodobnost nahrazení tohoto druhu v korunové vrstvě. U neutrálního efektu potom tato pravděpodobnost na druzích, jež jsou v sousedství, nezáleží (Frelich a kol. 1998). Obecně platí, že tento efekt může zahrnovat produkci semen, vliv koruny na lokální teplotu, vlhkost a světelné poměry, kořenovou či pařezovou výmladnost a změny v přízemním patře způsobené dřevinou, které ovlivňují fyzický či výživový statut a tím upřednostňuje klíčení a usazení daného druhu, či nikoliv (Frelich a kol. 1998). Dostatečnou produkci semen nejlépe zajišťují stromy úrovnové a předrůstavé, které mají dostatek přímého osvětlení a velkou korunu (Korpel 1991), proto je zřejmě sousedský efekt definován právě pro úrovnové stromy.

Definovány jsou dva základní typy sousedských efektů. Prvním typem je efekt horního stromového patra na podrost (overstory–understory effects), kterým se tato práce zabývá především. Zde se jedná o vliv úrovnových stromů na druhové složení semenáčků a mladých stromků pod korunami, takže zároveň ovlivňují druhové složení stromů, které nahradí úrovnovou vrstvu, až stávající úrovnové stromy zemřou. Druhý typ sousedských efektů je aktivační efekt disturbancí (disturbance-activated effects). Působí především v lesích formovaných vážnými požáry, kde jsou najednou

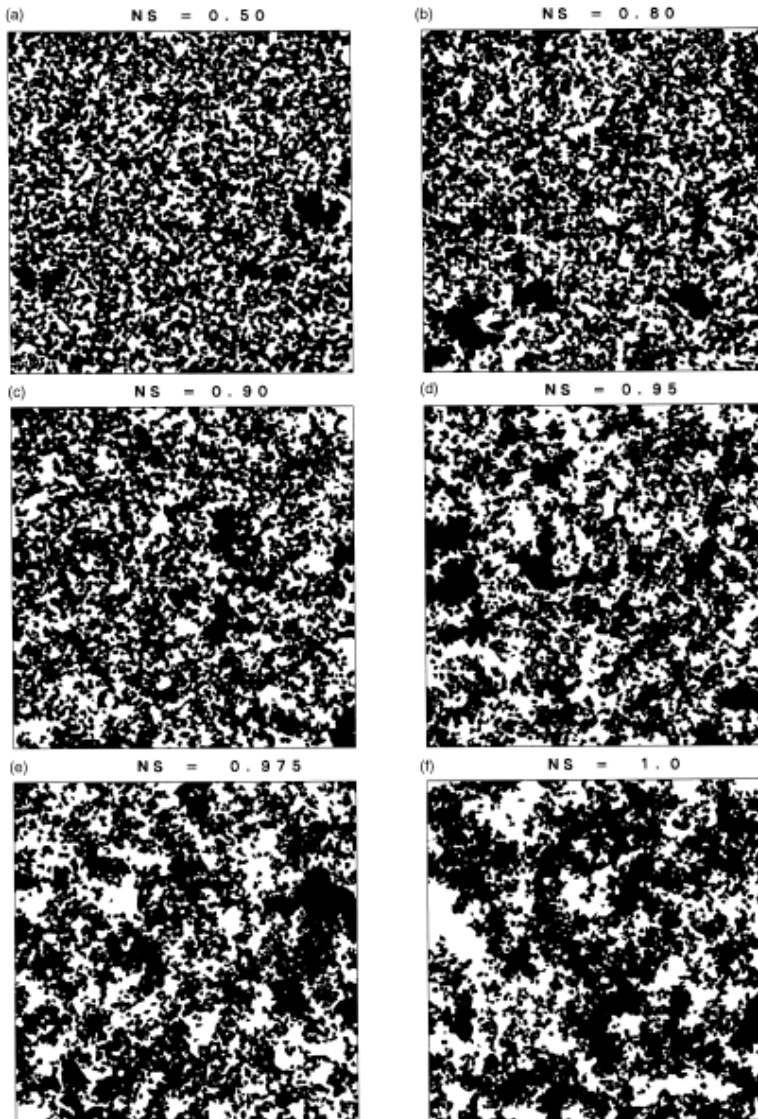
zničeny semenáčky i horní stromová úroveň. Pozdní produkce semen a klíčení z podzemních oddenků, patří mezi mechanismy umožňující danému druhu obnovu v době po této korunové disturbanci (Frelich a Reich 1995).

Silný pozitivní sousedský efekt obecně vede ke stabilnímu druhovému složení. Porosty dřevin s neutrálním sousedským efektem mají tendenci k silnějším výkyvům v průběhu času, a porosty dřevin s negativním sousedským efektem jsou v čase druhově nestabilní. Neokáží tedy zajistit podmínky pro „samo-nahrazení“ a dávají tak příležitost jiným druhům. Tyto sousedské vztahy však může narušit disturbance, která tím dává příležitost k prosazení těch druhů dřevin, pro něž jsou podmínky po disturbanci relativně vhodné (Frelich a Reich 1995).

V důsledku sousedský efekt pozitivně souvisí i s formou smíšení. Čím vyšší síla pozitivního sousedského efektu je, tím větší rovnorodé plochy či shluky daná dřevina vytváří. Velice silný sousedský efekt může vytvořit rovnorodé plochy maximálně o stovkách jedinců a zároveň maximálně cca 0,14 ha podle výsledků modelu Mosaic, autorů Frelich a kolektiv (1998). V terminologii pěstování lesů to znamená maximálně smíšení skupinovitě, kde je rozmezí rovnorodých ploch od 0,01 do 0,2 ha (Korpeľ 1991). Dřevina s pozitivním sousedským efektem má tedy tímto způsobem snahu minimalizovat kontaktní hranici s jiným druhem dřeviny. Není ale pravděpodobné, že by sousedský efekt sám o sobě mohl vytvořit velké plochy v řádu několika hektarů, s jedním dominantním druhem, protože velikost a tvar těchto ploch se od určité hodnoty mění se silou pozitivního sousedského efektu relativně málo. Tento efekt může tedy zvýšit menší rozdíly prostředí, které následně vedou k „velkoplošnějšímu“ smíšení (Frelich a kol. 1998).

Dalším parametrem modelu, pomocí něhož byl sousedský efekt zkoumán, je velikost, neboli rozsah sousedského efektu a jeho vliv na prostorovou strukturu. Rozsah znamená, do jaké vzdálenosti sousedský efekt dřeviny působí, respektive kolik stromů ve svém okolí je schopna ovlivnit. Mohlo by se zdát, že čím větší tento rozsah je, tím větší a kompaktnější monokulturní plochy budou vznikat, ovšem není tomu tak. Bylo zjištěno, že nejkompaktnější a nejlépe oddělené plochy vznikají zhruba při dosahu 5 m, kdy dřevina ovlivňuje průměrně cca 3 své „sousedy“ (vytvořené plochy mají samozřejmě více jedinců). Při větším rozsahu se plochy ještě chvíli zvětšují, ale rychle se začínají „třístit“, až téměř v jednotlivé smíšení. Když bude efekt sahat na více (např. desítky) okolních stromů, je již těžké zajistit, aby byly

všechny stejného druhu, respektive aby byly nahrazeny daným druhem, a kompaktní plochy už se tedy nevytváří (Frelich a kol. 1998).



Obrázek 1. Prostorová druhová distribuce v závislosti na síle sousedského efektu. Výstup ze simulace MOSAIC. Plochy jsou o velikosti 500 m x500 m. NS=síla sousedského efektu. 0,5=neutrální sousedský efekt; 1=maximální sousedský efekt (Frelich a kol. 1998).

4.3. Vlastnosti dřevin ve vztahu k sousedskému efektu a koexistenci

Jak bylo již zmíněno, dřeviny mohou ovlivňovat budoucí složení dřevin v rámci sousedského efektu různým způsobem. Od intenzity a způsobu stínění, přes produkci a distribuci semen až po nutriční vliv na lesní půdu (Frelich a Reich 1999). V této

kapitole, jsou shrnuty vlastnosti tří zájmových dřevin, které právě se sousedským efektem souvisí a vytváří podmínky pro zmlazení či budoucí prostorovou druhovou strukturu.

4.3.1. Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.)

Jednou z nejdůležitějších vlastností s ohledem na obnovu je vztah ke světlu. Buk je znám svou tolerancí k zástínu (Petřík a Bublinec 1972; Úradníček 1998; Úradníček a kol. 2001; Musil 2005). Může tedy v rovnorodých porostech vytvářet několik pater, protože potlačení jedinci uvnitř porostu jsou schopni v zástínu vytrvat. Z tohoto důvodu bývají mlaziny velice husté a buk je schopen na příznivých stanovištích konkurenci zcela vytlačit a vytvořit čistou bučinu. Vlivem značné hustoty olistění jsou velice výrazné rozdíly v přístupu světla v bukových porostech ve vegetační sezóně a v zimě (Úradníček a Chmelař 1998; Petřík a Bublinec 1972). Konkrétní čísla uvádí například Petřík a Bublinec (1972). Vysoký rozdíl byl na Slovensku zaznamenán v souboru lesních typů *Fageto typicum*, (bukový LVS), kdy uvnitř neolistěného porostu bylo zaznamenáno 40 až 45 % dopadajícího slunečního záření a v olistěném porostu to bylo pouze 1,5 až 2,5 %. Podíl může být samozřejmě vyšší, záleží na konkrétních podmínkách a hustotě porostu, tedy i na lesním typu.

Buk ovšem není tak stín-tolerantní dřevina jako jedle, a při obnově dává přeci jen přednost větším porostním mezerám a zcela zapojený porost už pro něj není tak vhodný. Saniga a Kral'ovič (2009) dle výzkumu uvádí jako optimální míru clonění mateřského porostu pro klíčení semenáčků 70 % - 75 %. V těchto podmínkách byla zaznamenána nejmenší mortalita. I průměrné výšky semenáčků se snižovali od hranice clonění nad 80 %. Dokonce 100 % mortalita byla zaznamenána u semenáčků rok po vyklíčení při vysokých letních teplotách, suchém větru (na hřebeni) a zápoji 91 %. Semenáčky se lépe ujímají na odkrytém bukovém humusu, nežli na opadu (Saniga a Kral'ovič 2009).

Semenné roky se u buku vyskytují jednou za 5 až 10 let. Na rozdíl od smrku a jedle má u buku význam i konzumace bukvic různými živočichy, především ptáky a drobnými hlodavci, kteří mohou semena roznášet (Úradníček a kol. 2001). Klíčivost semen buku se pohybuje okolo 62 % (Saniga a Kral'ovič 2009). Buk má pouze slabší pařezovou výmladnost, jež trvá zhruba do věku 30 až 60 let (Musil 2003).

4.3.2. Jedle bělokorá (*Abies alba* Mill.)

Jedle bělokorá je z našich dřevin nejvíce tolerantní k zástinu hned po tisu. Tvoří tedy (podobně jako buk) více-etážové různověké porosty (Musil 2003). V těchto podmínkách mohou potlačené jedle při výšce 1,5 až 2 m a tloušťce 5 až 8 cm dosahovat věku až 100 let (Úradníček a kol. 2001). Dále Svoboda a kol. (2005) uvádí v pralese Pečka (Slovinsko) věk jedlí ve střední potlačené úrovni 50 až 200 let. Roční přírůsty mohou být tedy téměř nezatelné a věková heterogenita v rámci jednoho tloušťkového (někdy i výškového) stupně je vysoká. Obecně u stín-tolerantních dřevin je proto pouze slabý vztah mezi věkem a průměrem kmene (Motta a kol. 2011). Musil (2003) uvádí, že nejlépe prospívají jedlové semenáčky při relativním osvětlení 15 % – 51 % (při úplném zástinu klíčí pomaleji) a náhlé uvolnění spojené s přímým osvětlením snáší špatně, na rozdíl od smrku.

Výmladnost jedle je slabá. Pouze na kmenech se mohou tvořit „vlky“. Pařezová výmladnost je ojedinělá a krátkodobá. V mládí je růst semenáček pomalý – první přeslen se vytváří obvykle ve 4 až 5 roce. Růst zrychluje až po cca 15 roce a kulminuje také pozdě v závislosti na podmínkách. Konkrétní čísla jsou jen orientační s ohledem na velice opožděný vývoj v hlubokém zástinu (Musil 2003)

Jedle v zapojených porostech začíná kvést až v 60-70 letech, zato však produkuje semena do vysokého věku. Zatímco v nižších polohách se semenné roky vyskytují jednou za 3 až 5 let, v horských polohách je to zhruba jednou za 6 až 8 let (Musil 2003).

4.3.3. Smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.)

Tato dřevina má s pohledu nároků na světlo poněkud složitější charakteristiku a je více přizpůsobivá. Tyto nároky se totiž mění především s věkem, kvalitou stanovištěm a nadmořskou výškou. Musil (2003) například charakterizuje smrk jako polostinnou dřevinu, která je v mládí více tolerantní k zástinu a neztrácí potencionální růstovou energii, která se projeví po uvolnění. Smrk má tedy rovněž schopnost snášet zástin (někdy i prakticky bez přírůstu), a je tak schopen obnovovat se i v porostech jiných dřevin (Šimek 1993). Smrk je schopen vydržet útlak vyšších jedinců v porostu po dobu 100 až 160 let a řadí se tak z tohoto pohledu z našich dřevin na druhé místo, hned po jedli (Korpel 1989). I přes schopnost odolat zástinu však dosahuje nejvyšších

přírůstů v porostních mezerách (Špulák 2009). Je ale zřejmé, že smrk je také náročnější na světlo se stoupající nadmořskou výškou (Holeksa a kol. 2006). To naznačuje i fakt, že semenáčky v montánním pásmu nepotřebují pro zdárný růst přímé záření (stačí jim pouze difuzní), zatímco v subalpínském pásmu je pro smrkové semenáčky přímé záření nezbytné (Hunziker a Brand 2005). Můžeme se tak setkat i se zařazením smrku jako dřeviny světlomilné, která má však schopnost odolat zastínění (Kindlmann a kol. 2012). Schopnost snášet zástin se zvyšuje obecně i se zvyšující se kvalitou stanoviště (Musil 2003).

Smrk je silně mrazuvzdorný. V Evropských podmínkách je schopen snášet i 40°C mrazy a nevádí mu krátká vegetační sezóna. Proto je tím více konkurenceschopný, čím kratší je vegetační sezóna a čím dříve nastane. U listnáčů ani nemusí dojít k vyžráním letošních prýtlů a smrk může již od jara asimilovat. Smrk je dřevina větrosprašná, stejně jako buk či jedle, na rozdíl od nich ale semeno opadáva na jaře a nepřezimuje. Z toho důvodu je i méně ohroženo různými riziky, jako nadměrnou vlhkostí přes zimu, vyschnutím, konzumací různých živočichů či napadení plísněmi (Zlatník 1976).

4.3.4. Srovnání vlivu daných dřevin na chemismus půdy a podrost

Vegetace působí na chemismus půdy jednak odběrem dusíku a minerálních látek z různých vrstev, a jednak svým opadem, který je vlastně transformovaná podoba těchto živin. Touto recyklací rostliny zabraňují odplavování živin do hlubších vrstev půdy v souvislosti s přirozeným koloběhem vody v humidnějších zónách. Ovšem v některých případech rostliny tento jev podporují svým opadem, jehož kyseliny podněcují uvolňování bází, které jsou následně vyplavovány, což je případ i opadu smrkového (Zlatník 1976).

Smrk tedy půdu jednoznačně okyseluje, což se odráží i ve vyšší hodnotě výměnné acidity. Obsah bází (K, Ca, Mg) v povrchových vrstvách půdy je tedy vyšší u porostu bukového, který je lépe schopen tyto složky z půdy vázat a opadem který je na tyto prvky bohatý, je vrací na povrch půdy (Podrázský a kol 2003). U fosforu jsou výsledky koncentrace v jednotlivých porostech značně variabilní v různém typu prostředí i v rámci půdních horizontů a chemických forem tohoto prvku (Podrázský a kol 2003; Podrázský a Remeš 2005; Podrázský a Remeš 2010). Zároveň je však v bukových porostech v organických vrstvách L a H, pozorován nejnižší obsah

dusíku v porovnání s ostatními sledovanými dřevinami v souvislosti s vyššími nároky buku na tento prvek, a s jeho efektivní recyklací. Toto se týká i draslíku (Podrazský a Remeš 2010).

Důležitou charakteristikou je také rozložitelnost opadu, která se indikuje především pomocí poměru obsahu C/N. To, do jaké míry se díky tomu opad akumuluje, může být zásadní pro klíčení semenáčků. Konkurenčně se uplatňuje např. vlastnost bukové opadanky. Když se totiž tento opad nepromísí s jedlovým nebo jiným jehličím, vytváří vysoký nepropustný „koberec“, který je navíc často spojen myceliem hub. Zvyšuje se tím povrchový odtok a jedle v těchto podmínkách špatně klíčí, případně její kořínek pod touto vrstvou zasychá. Proto může jedle někdy chybět v bukových porostech i přes to, že je to v místech jejího přirozeného areálu. Vznik tohoto „koberce“ nebývá tam, kde je dostatečně rychlá dekompozice opadu, případně tam, kde proudění větru odvádí opad a umožňuje i jeho prosychání. Tehdy se jedle může uchytit a dále svým opadem zabraňuje vzniku souvislé vrstvy bukového listí (Zlatník 1976). Rychlost dekompozice tedy záleží i na širších podmínkách prostředí, přesto ji lze u jednotlivých dřevin charakterizovat. Nejvyšší akumulace organické hmoty a tedy nejhorší dekompozice, je zaznamenávána u smrkových porostů, ve srovnání se smíšenými porosty buku a jedle (Podrázský a Remeš 2005; Podrazský a Remeš 2010) i když tento jev nemusí být vždy výrazný ve srovnání s bukem, jehož opad se v hustých porostech rovněž rozkládá relativně pomalu, jak ukázal výzkum z NPR Žákova hora (Podrázský a kol 2003). Připomeňme ale, že rychlost dekompozice a recyklace opadu do značné míry závisí i na stupni rozvolnění porostu. Tím se také, především v porostech listnatých, které nemají tak kyselý opad, zvýší pH (Podrazský a Remeš 2010). Tyto změny tedy nepochybně souvisí i s režimem narušení.

Celková druhová diverzita podrostu včetně bylin, silně závisí na tom, do jaké míry se v porostu akumuluje surový humus, což zase záleží na druhovém složení dřevin. V porostu, kde byly kromě buku lesního dominantní duby druhu *Quercus petraea* a *Quercus pyrenaica*, bylo prokázáno snižování druhové diverzity podrostu se stoupajícím zastoupením buku (Rodriguez-Calcerrada a kol. 2011). Podobné negativní působení bylo zaznamenáno ve srovnání s mnoha jinými porosty také u jedlových a smrkových porostů. Oba mají velice nízkou pokryvnost i diverzitu podrostu. Pod smrkovým porostem bylo ovšem zaznamenáno nejvíce mechů. Nejvíce

však ovlivňují druhovou diverzitu podrostu stanovištní podmínky. Především je to původní pH půdy, obsah dusíku a nasycení bázemi. Až poté je to druhové složení úrovnových dřevin (Augustino a kol. 2002). To ovšem tyto vlastnosti do určité míry rovněž ovlivňuje (Podrázský a kol 2003). Eliminace bylin může tedy znamenat konkurenční výhodu nejen pro smrk (Kupferschmid a Bugmann 2005) ale i pro buk a jedli. Jestliže si touto cestou zajišťuje dřevina zdárný vývoj zmlazení, může to být jeden z projevů pozitivního sousedského efektu.

4.4. Koexistence dřevin v horských lesích mírného pásma

4.4.1. Charakter a typy koexistence

Existují dva hlavní pohledy týkající se druhové koexistence (soužití). První je koexistence rovnovážná, založená na rozdělení ekologické niky v rámci společného prostoru a na určitých kompromisech. Možnost dělení ekologické niky, díky rozmanitosti stanoviště a tedy i zdrojů, snižuje mezidruhovou kompetici a umožňuje soužití. Druhý typ koexistence je nerovnovážný, kdy nedochází ke stabilnímu soužití. Ke změně podmínek a možnosti prosazení určitého druhu tedy dochází náhle, v rámci vytvoření různě velkých porostních mezer, přičemž každé společenství stromů je formováno oběma těmito typy a to v různých poměrech chybí citace viz Nakashizuka. . Lesy mírného pásu jsou druhově poměrně chudé a mají tedy na ploše více plodících jedinců v rámci jednoho druhu. Jejich druhové složení je tedy více formováno rovnovážnou koexistencí, i když náhodné kompetiční podmínky zde také hrají svou roli (Brokaw a Busing 2000). Rovnovážná koexistence může souviset i se značnou stabilitou těchto lesů, související s maloplošným režimem disturbancí.

Vzhledem k tomu, že stromy prodělávají dlouhý životní cyklus s více stádii, kdy se výrazně mění rozměry stromu, mění se s tímto vývojem i mechanismy určující koexistenci. Kromě širokého spektra různých ekologických nik, existují podle Nakashizuka (2001) čtyři hlavní faktory ovlivňující druhovou diverzitu společenstev dřevin. Jsou to tyto faktory: 1. Horizontální heterogenita, 2. Vertikální heterogenita či vrstevnatá stavba, 3. Disturbanční režim, 4. Biotické interakce. Podíl či síla těchto faktorů se mění s vývojovými stádii porostů (Nakashizuka 2001). Mezi biotické interakce můžeme zařadit právě i sousedské efekty (Frelich a Reich 1999).

4.4.2. Strategie obnovy

Všechny tři zmiňované dřeviny jsou opylovány větrem (Korpeľ 1991), takže by vůči sobě z tohoto pohledu neměli mít žádnou konkurenční výhodu či nevýhodu. Anemogamní (větrosprašné) rostliny obecně produkují velké množství pylu, na což spotřebují i velké množství energie. Na rozdíl od entomogamních rostlin, probíhá opylování většinou u jedinců v blízkém okolí (Korpeľ 1991). Na druhou stranu však rostliny na stinných stanovištích, věnují obvykle méně energie do reprodukce a více do vegetativního růstu, nežli ty samé druhy rostlin rostoucí na stanovištích slunných (Slavníková 1986).

Dřeviny s lehkými semeny fruktifikují častěji a produkují celkově větší počet semen (Korpeľ 1991). Větší semena zato obvykle zajišťují lepší zásobu živin a tedy i konkurenceschopnost semenáčků ve zhoršených podmínkách, jako je nedostatek živin, zvýšená konkurence či tlak zvěře. Velikost je ovšem nejen na úkor množství semen, ale i jejich disperze. Malá semena se mohou šířit na větší vzdálenost a obsazovat tak potenciálně lepší plochy. Strategii velkých semen uplatňují stín-tolerantní listnaté dřeviny. U dřevin jehličnatých už tyto korelace tak patrné nejsou (Hewitt 1998). Velká semena mohou mít také nižší přísun k vodě, protože mají vzhledem k objemu relativně malý kontaktní povrch s půdou. Dost také záleží na tom, zdali semeno klíčí pod povrchem půdy nebo na něm. Větší semena mají lepší schopnost klíčení ve větších hloubkách, kde jsou chráněna před vysycháním a lépe čerpají vodu, na druhou stranu, na povrchu půdy jsou větší výkyvy teplot, jež mohou rovněž klíčení indukovat (Slavníková 1986). Obecně se také snižuje počet životaschopných semen se snižující se průměrnou teplotou, tedy i s nadmořskou výškou (Korpeľ 1991).

Lesy 5 a 6 lesního vegetačního stupně jsou obecně velice odolné vůči biotickým i abiotickým škodlivým vlivům, takže i obnova spojená s okrajovým postavením na holých plochách větších než 1 ha je velmi ojedinělá (Korpeľ 1989; Motta a kol. 2011). Jedle se v lesích 5 a 6 LVS nejlépe obnovuje v počáteční fázi stádia dorůstání (Korpeľ 1989; Košulič 2010), přičemž odrostlý zabezpečený nárost jedle se objevuje v mezerách velikosti hloučku. Ve větších mezerách nad 500m² se prosazuje více buk a jedle se tu uplatňuje pouze při porostním vnitřním okraji (Korpeľ 1989). To víceméně potvrzuje i Svoboda (2005) který zaznamenal v pralesích Slovinska jasně hloučkovité uspořádání střední porostní vrstvy buku, což

poukazuje na obnovu buku především v gapech (i přes toleranci ke stínu, která je ovšem menší než u jedle). U jedle ovšem zaznamenal v této vrstvě uspořádání náhodné, což značí malou preferenci určitých mikrostanovišť či porostních mezer.

Rozdílná je i rychlost růstu daných druhů v mládí. Některé dřeviny (včetně buku) jsou schopny v mladých vývojových fázích v nepříznivých podmínkách přejít do jakéhosi stavu dormance a snížit metabolismus na minimum. Bývá to právě pod dospělým porostem především z důvodu nízkého osvětlení a přísunu vody v důsledku odsávání dospělými sousedními stromy. Díky této schopnosti je pod porostem úmrtnost semenáčků relativně malá. Při zlepšení podmínek pak podrost zareaguje a může docházet k rychlejší obnově lesa (Slavíková 1986). Mohlo by se zdát, že nejpomaleji v mládí roste vždy jedle (Musil 2003; Svoboda 2005; Košulič 2010), ovšem například v montánním pásmu (1380 m n. m.) smíšených jedlo-smrkových lesů Švýcarských alp, byl zaznamenán rychlejší výškový přírůst i nárůst sušiny u jedle, ve srovnání se smrkem. Toto bylo zaznamenáno v podmínkách uzavřeného zápoje, tedy tam, kde bylo pouze difusní (nepřímé) záření. V podmínkách otevřeného zápoje rychleji rostl smrk (Hunziker a Brang 2005). Vypadá to tedy, že si jedle zabezpečuje (alespoň v určitých podmínkách) svou hustou a pro světlo hůře prostupnou korunou, zdárný růst semenáčků svého druhu. I když jedle v toleranci ke stínu dominuje (např. Musil 2003), tak i buk a smrk mají strategii spojenou s dlouhou dobou přežívání v zástínu, kdy po uvolnění koruny jsou schopny reagovat a mají tak určitý růstový náskok (Motta a kol. 2011). Vzhledem k tomu, že do značné míry je tato schopnost společná pro všechny tři zmiňované dřeviny, nemusí být možná tak zásadní vzhledem k jejich koexistenci ve smíšených lesích, kde se může stírat. Zajímavý je vztah jedle k buku. Jedle totiž pro asimilaci preferuje modré krátkovlnné záření světelného spektra a dlouhovlnné záření částečně propouští. Buk naopak upřednostňuje dlouhovlnné záření červené a propouští kratší vlnové délky. Tím je vysvětlována domněnka, že jedle se dobře daří pod bukem a naopak, jelikož semenáčky mohou toto „propuštěné“ záření využívat (Raininger 2000).

V posledních letech počet jedle v pralesích nejspíš klesá, většinou ve prospěch buku (Korpeľ 1989; Svoboda 2005; Vrška a kol. 2009; Košulič 2010). Tento pokles byl zaznamenán např. i v Boubínském a Milečickém pralese mezi lety 1972 - 1996, kde původně v rovnováze koexistoval buk smrk i jedle. Jednou z hlavních příčin jejího poklesu zde byl nepřiměřený stav jelení zvěře, pro kterou je buk a hlavně jedle

velice atraktivní. Po oplocení Boubínského pralesa se opět podařilo jedlí, buku i smrku odrůstat. Zmlazení se začalo více diferencovat, přičemž buk se zmlazoval v shluklých hustých nárůstch, kde neměl konkurenci a smrk s jedlí se vyskytovali spíše jednotlivě. V Milečickém pralesě ovšem pokračoval pokles jedle i po oplocení (Hrot a Vrška 2005). Výrazná převaha zmlazení buku nad jedlí ovšem nemusí nutně znamenat její budoucí úbytek v horní stromové vrstvě a to díky odlišné strategii a možné vyšší mortalitě bukových semenáčků pod hustým zápojem (Svoboda 2005). Přesto však k tomuto úbytku podle výše uvedených zdrojů dochází.

Speciální strategii obnovy má smrk, který je do značné míry vázán na různé typy mikrostanovišť v rámci porostu. Jedním z nejvýznamnějších stanovišť je mrtvé dřevo (Hunziker a Brang 2005; Svoboda 2010), které má pro semenáčky mnoho výhod. Příkladem může být i výzkum v Národním parku Šumava, kdy podíl zmlazení smrku na mrtvém dřevě byl vzhledem k celkovému zmlazení na čtyřech zkoumaných plochách v průměru od 35% do 80%, přičemž mrtvé dřevo zabíralo pouze od 4% do 9% z celkové plochy (Svoboda 2010). Jako konkrétní výhoda se uvádí především omezení konkurence s některými bylinami a mechy. Zároveň vysoká vlhkost substrátu a poměrně dobrá výživa, i díky možnosti spojení jemných kořínků semenáčku s půdou (Harmon a kol. 1989). Záleží ovšem na stupni rozkladu mrtvého dřeva. Čím vyšší tento rozklad je, tím lépe. Rychlost rozkladu ovšem zase závisí na místních podmínkách, na hustotě daného dřeva, či na tom, zda je kláda plně v kontaktu se zemí, nebo zdali „visí“ ve vzduchu zapřená o jiný strom, čímž se rozklad zpomaluje. Této strategii nahrávají právě disturbance (především větrné), kdy se nejen zvýší množství mrtvého dřeva, ale zároveň se i zlepší jeho rozklad díky vyššímu přísunu světla a tedy i tepla a navíc se dočasně (díky přerušení transpirace), zvýší vlhkost. Tyto podmínky potom iniciují aktivitu mnohých rozkladných organismů, především hub (Köster 2009). Rozhodně ovšem smrk není na velkoplošných disturbancích závislý, jak ukazuje jeho schopnost regenerace ve smíšených smrko-jedlo-bukových lesích s maloplošným režimem narušení (Motta a kol. 2011).

Smrkové zmlazení rovněž reaguje na reliéf. Větší denzita je totiž pozorována na vyvýšených místech (i když nepočítáme mrtvé dřevo) a zvláště na kořenovém balu, vzniklém po vývratech. Rovněž mu dobře prospívají i kameny porostlé mechem. To může opět souviset s částečnou eliminací konkurence. Semenáčky

smrku totiž snáší konkurenci bylin často velice špatně. Jedná se především o některé vysoké trávy (*Calamagrostis villosa*, *Deschampsia flexuosa*), ostružiníky (*Rubus idaeus*) či kapradiny jako *Dryopteris dilatata* nebo *D. filix-mas* (Kupferschmid a Bugmann 2005). Připomeňme ovšem, že závislost smrku na různých mikrostanovištích není vždy stejná a závisí právě na okolním bylinném pokryvu či stavu humusu. Čím méně vhodné tyto podmínky jsou, tím se zdá být úspěšná obnova smrku na těchto stanovištích více závislá (Kuuluvainen 1994).

4.5. Disturbance a její vztah k sousedskému efektu.

Disturbance může mít různou závažnost a intenzitu, přičemž tyto dvě charakteristiky podněcují typ reakce ekosystému. Intenzita je množství energie daného procesu, zatímco závažnost udává množství odumřelé biomasy na základě dané disturbance, tedy rozsah poškození. Narušení malého rozsahu (méně závažná) jsou taková, kdy odumře pouze malá skupina stromů, ať už v podúrovňové či úrovňové vrstvě. Příkladem může být i výběrné kácení jednoho či několika stromů. Střední narušení už je takové, kdy odumře velká část, nebo i celý podrost či korunová úroveň. Ovšem na rozdíl od disturbance velkoplošné s nejvyšším stupněm poškození, je zachována určitá vrstva porostu, který tedy není zničen kompletně. Příkladem může být větrná kalamita, která zanechá podrost nebo naopak zvěř, která mladé stromky zlikviduje, ale hlavní úroveň je neporušená. Jak už bylo naznačeno, disturbance nejvyšší závažnosti (velkoplošné) potom zničí většinu (nebo celý) porostu ve všech jeho úrovních, což může být například rozsáhlý korunový požár (Frelich a Lee 2002).

Důležitá je rovněž frekvence disturbance, tedy jejich případné vzájemné působení. Jestliže se totiž ekosystém po výrazném narušení stačí obnovit a zregenerovat do původního stavu, následná případná disturbance podobného rozsahu má na porost logicky stejný vliv, jako ta předešlá. Pokud se ale vyskytnou disturbance nedlouho po sobě, ekosystém se nestačí obnovit a disturbance se v účinku kombinují. Více po sobě následujících disturbance malé či střední intenzity tedy mohou mít stejný účinek, jako jedna disturbance vysoké intenzity (Erye and Zillgitt 1953 In Frelich a Reich 1999).

Základní význam disturbance pro obnovu je vyšší přísun světla a s tím spojená i lepší dostupnost živin (Frelich a Lee 2002). Zároveň však, stejně jako sousedský efekt jednotlivých dřevin, i disturbance formují druhové složení a strukturu porostu

(Qinghong a Hytteborn 1991; Busing a White 1997; Frelich a Lee 2002; Roxburgh et al. 2004). V ekosystémech s častým výskytem závažných disturbancí převládají spíše světlomilné dřeviny a naopak ve starých lesích se stín-tolerantními klimaxovými dřevinami se velkoplošné disturbance vyskytují spíše vzácně. Mezi těmito krajními případy existuje celá řada situací, které jsou dány kombinací různých variant disturbancí (Frelich a Lee 2002). Velikost vytvořené porostní mezery může být vyjádřena i relativně, s ohledem na množství světla, které do ní dopadá. Vyjadřuje se jako podíl průměru této mezery a výšky hlavní stromové úrovně. Qinghong a Hytteborn (1991) například uvádí mezní hodnotu takto vyjádřené velikosti 0,75, přičemž mezery nad tuto hodnotu již dostávají uprostřed léta přímé sluneční záření. Na základě strategie obnovy smrku (viz. kapitola 3.3) a jeho vyšším nárokům na světlo lze předpokládat, že velkoplošná narušení i ve smíšených horských lesích mohou podporovat jeho zmlazení a odrůstání a druhové složení se v těchto situacích může měnit. Tuto domněnku ovšem omezuje již výše uvedený fakt, že jedlo-buko-smrkové lesy bývají vůči velkoplošnému narušení vysoce stabilní a mají typicky maloplošnou horizontální strukturu, co se týče porostních mezer (viz. Korpeľ 1989; Splechtna 2005; Motta a kol. 2011).

Disturbance malého rozsahu (do 0,1 ha) v lesích temperátní zóny rovněž způsobují menší dočasné změny v druhovém složení a hustotě podrostu dřevin. Denzita a druhová bohatost obnovy dřevin totiž stoupá v rámci gradientu od stinného porostu, až po střed porostní mezery, kde je nejvyšší. Zároveň s velikostí porostní mezery většinou stoupá i denzita zmlazení, která s následnou druhovou bohatostí pozitivně souvisí. Důvod pro vyšší druhovou diverzitu může být tedy celkový nárůst regenerace semenáčků z banky semen v dané mezeře i uplatnění druhů, jež se specializují na podmínky v těchto mezerách. V porostních mezerách a zvláště v těch relativně větších (nad 0,04 ha), se samozřejmě více uplatňují dřeviny s většími nároky na světlo (Busing a White 1997). To potvrzuje i Roxburgh et al. (2004) o středně velkých mezerách, kde je vyšší druhová diverzita nežli v okolním prostředí, přičemž tato teorie se vztahuje jak na stabilní stav, tak i na zvýšení přechodné a dočasné.

Některým druhům (např. některým jedlím) stačí pouze maloplošné narušení úrovně vrstvy stromů, aby se mohly prosadit, a z podúrovně vrstvy obsadit vrstvu úrovně.

Tabulka 1: Kategorie dynamiky lesa (A-D) a jejich reakce na disturbance v souvislosti s typem sousedského efektu (Frelich a Reich 1999). Upraveno.

	A	B	C	D
Hlavní příčina formování shluků	Interakce mezi druhy	Interakce Mezi druhy a změna intenzity požáru	Mezery tvořené odumřením několika stromů	Disturbance určitého rozsahu
Efekt horního parta a podrostu	Pozitivní	Negativní	Neutrální nebo negativní	Neutrální nebo negativní
Disturbančně aktivační efekt	Negativní	Pozitivní	Neutrální nebo negativní	Neutrální nebo negativní
Vliv závažné disturbance	Destabilizace ve všech prostorových úrovních; iniciace sukcese	Zachování aktuální druh. skladby v případě nižší intenzity; pouze věková diferenciac	Destabilizace; nahrazení dosavadních druhů; sukcese	Zachování dosavadní nestability
Vliv středně silné až slabé disturbance	Zachování stávajícího stavu; pouze diferenciac věkové struktury	Minimální vliv	Zachování stávajícího stavu; pouze diferenciac věkové struktury	Zachování dosavadní nestability

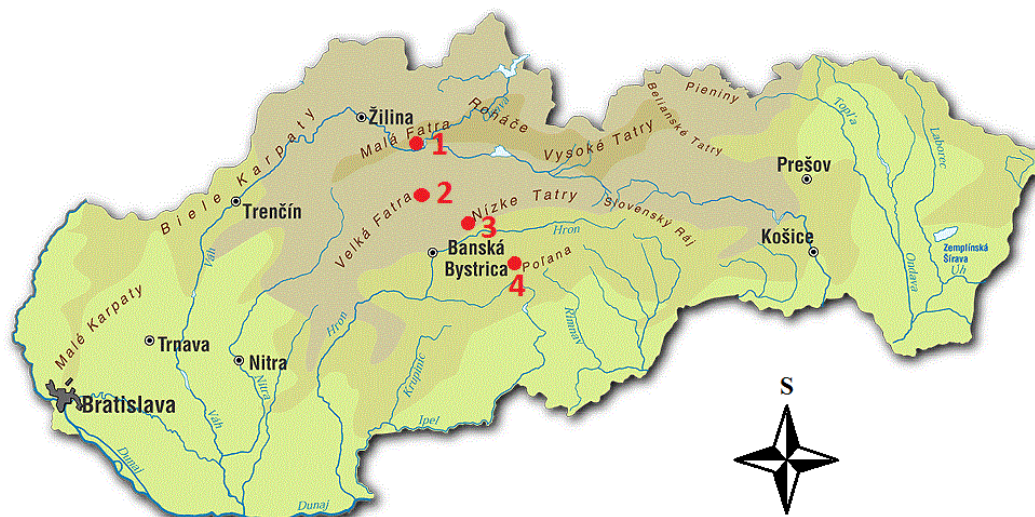
Je to dáno tím, že tyto druhy reagují při uvolnění výrazným výškovým přírůstem a hlavní korunová vrstva se zároveň po odumření sousedních jedinců jedle „neuzavře“ přírůstem bočních větví (Mori a Takeda 2004). Buk má při stejné výčetní tloušťce dvakrát až třikrát širší korunu než jehličnany a při odumření vytvoří mezeru větší nežli smrk či jedle, kde jsou samozřejmě i jiné mikroklimatické podmínky. Po mezeře vytvořené jedlí je tedy méně světla (Košulič 2010). Zároveň však buk danou mezeru rychleji uzavírá bočním přírůstem, díky jeho plasticitě. Jsou tedy v zásadě dvě cesty vývoje po vytvoření menší porostní mezery. Buďto poměrně rychle zaroste, nebo se naopak postupně zvětšuje, což vysvětluje rovnoměrnou distribuci středně velkých mezer v některých lesích střední Evropy (Splechtna a kol. 2005).

Jak bylo již zmíněno, sousedský efekt souvisí také s druhovou stabilitou porostu, a ta se může také měnit v důsledku disturbance. Proto reagují ekosystémy s různým typem sousedského efektu na různě závažné disturbance rozdílně. Frelich a kolektiv (1999) na základě disturbančního režimu a typu sousedského efektu vylišili 4 základní typy dynamiky porostu, jež jsou ve zkrácené formě zobrazeny v tabulce 1. Například rozdíl mezi porosty s pozitivním sousedským efektem podrostu a horního stromového patra (overstory-understory effects) a pozitivním disturbančně-aktivačním efektem (disturbance-activated effects) je takový, že v prvním případě způsobí závažná disturbance velkou změnu v zastoupení různých druhů dřevin a spustí počáteční sukcesi, zatímco v druhém případě se druhové složení víceméně zachová – maximálně se vytvoří věkově různorodá struktura. V prvním případě tedy budou v klimaxovém lese určité části s raně sukcesními dřevinami (Bormann a Likens 1979 in Frelich a kol. 1999).

5. Metodika

5.1. Zájmové území

Zkusné plochy se nacházely na území středního Slovenska. Plochy (60 ploch) byly umístěny ve 4 oblastech (číslo 1 až 4 na obr 1.) od sebe více vzdálených. První oblast (28 ploch) se nachází v jižní části Národního parku Malá Fatra na úpatí kopců Suchý vrch a Žobrák. Oblast č. 2 se v severní části Národního parku Velká Fatra v oblasti zvané Kornietová (14 ploch). Oblast č. 3 je na úpatí mezi kopci Obrštín a Horné blatá u obce Jasenie (6 ploch).



Obrázek 2: Lokalizace zkusných ploch (body 1-4) na mapě Slovenska. Zdroj: <http://geography.upol.cz/soubory/lide/smolova/RGSR/ucebnice/mapy.html>. Upraveno.

Oblast je nedaleko (cca 5km) od hranice NP Nízke Tatry. Poslední soubor ploch (č. 4) se nachází v pohoří Veporské vrchy a zároveň v přírodní rezervaci Klenovský Vepor na úpatí vrcholů Vepor a Klenovský Vepor (12 ploch). Průměrná nadmořská výška středů zkusných ploch je na 1 lokalitě 1038 m n.m, na 2 lokalitě 1120 m n.m., na 3 lokalitě 888 m n.m a na 4 lokalitě 1181 m n.m. Vyskytovaly se zde tři hlavní druhy dřevin rostoucích v horském smíšeném pralese především v 5 a 6 lesním vegetačním stupni, tedy buk lesní (*Fagus sylvatica*), smrk ztepilý (*Picea abies*) a jedle bělokorá (*Abies alba*). Další druhy dřeviny jsou uvedeny v kapitole 6.1.

5.2. Sběr dat

Pro sběr dat byla vytvořena pravidelná čtvercová síť o velikosti 141,42 m x 141,42 m, což odpovídá velikosti 2 ha. Do každé této buňky byl vložen čtverec o velikosti 0,5 ha, aby se plochy nepřekrývaly. Celkem byla sesbírána data z 60 ploch. V každém tomto čtverci byly náhodně vygenerovány 3 body. Střed kruhové plochy se obvykle vytyčil na prvním bodě, ale pokud je na tomto místě například skála, podmáčené místo či jiná nereprezentativní plocha, vytyčil se střed plochy v bodě 2, nebo následně v bodě 3. Tyto jednotlivé náhodně vybrané body se v terénu vyhledali pomocí GPS. Střed plochy byl vyznačen geodetickým kolíkem. Trvalé zkusné plochy jsou tedy kruhové o konstantní ploše 1000 m². Poloměr plochy je 17,84 m.

Na každé ploše se počítal počet jedinců zmlazení. Vždy byl zaznamenán druh dřeviny a příslušná výšková kategorie. Kategorie byly následující: 0,5 m - 1,3 m; 1,3 m - 2,5 m; nad 2,5 m do výčetní tloušťky 6 cm. Zároveň byly na každé ploše očíslovány všechny stromy s výčetní tloušťkou nad 6 cm. U všech těchto stromů byl zaznamenán druh a byly rozděleny podle sociálního postavení do 3 úrovní, tedy na stromy nadúrovňové, úrovňové a podúrovňové. Do výzkumu byly zahrnuty pouze živé a nevyvrácené stromy.

Zároveň byly na vybraných plochách zkoumány počty jedinců do výšky 0,5m. Na každé z 60 ploch, se vytyčilo 5 malých plošek. Proto, aby byly rovnoměrně po ploše, vytyčily se takto: 12,1 m od středu v úhlech po jedné pětině z 360° (0°, 72°, 144°, 216°, 288°). Vzdálenost od středu byla měřena pomocí výškoměru Vertex a úhly pomocí buzoly, kdy sever byl brán jako úhel 0°. Plošky měly velikost 4 m² a vytyčily se pomocí 2 m dlouhých výtyček. U vybraných 90 plošek byl nad konkrétní vytyčenou ploškou zaznamenán druh úrovňového jedince (30 pro každý ze 3 sledovaných druhů). Těchto 90 plošek bylo vybráno na zkusných plochách z co nejrovnoměrnějším zastoupením tří sledovaných dřevin, aby se dal předpokládat i dostatečný výskyt zmlazení každého druhu. Na některých plochách (o velikosti 1000 m²), totiž chyběli jedinci horní a střední úrovně jedno z těchto druhů.

5.3. Zpracování dat

Všechna data z terénu byla přepsána a roztříděna v programu MS excel, podle výše uvedených kategorií. Dále byla data zpracována ve statistickém programu R verze 3.2.2. Zde proběhlo vyhodnocení vlivu (sousedského efektu) dospělých stromů jednotlivých druhů a výškových kategorií, na druhové složení a denzitu semenáčků a mladých stromků v podrostu. Protože sousedský efekt je definován ve vztahu k dominantním úrovnovým jedincům (Frelich a kol. 1998; Frelich a Reich 1999), nebyly do modelů zahrnuty podúrovnové stromy. Nejprve byla data otestována na rozdělení normální pravděpodobnosti (Shapiro Wilkův test) a následně se použila neparametrická statistika. Na vyhodnocení těchto vztahů byl použit zobecněný lineární model (GLM). Tento model byl použit především pro možnost využití negativně-binomického rozdělení, které je vhodné právě na popis hloučkovitě uspořádaných jedinců a jejich počtů v biologických datech (Šmilauer 2007).

U hodnocení zmlazení na základních zkusných plochách (1000 m²), byl vhodný model vygenerován pomocí funkce step. Ta vybírá model podle nejnižší hodnoty kritéria AIC (Akaikovo informační kritérium) a to tak, že postupně hledá nejlepší zadané vysvětlující proměnné a jejich vhodné kombinace, aby se vysvětlilo co nejvíce variability vysvětlované proměnné a model zůstal zároveň co nejjednodušší. Jako vysvětlující proměnné, kterých bylo 6, vstupovali do modelu četnosti daných 3 druhů dřevin střední a horní úrovně. Vysvětlované proměnné jsou četnosti zmlazení dané úrovně u konkrétní dřeviny (9 proměnných).

U hodnocení zmlazení přímo pod korunami byla ještě použita analýza variance (funkce anova) pro porovnání nulového modelu s modelem obsahujícím vysvětlující proměnnou. Vysvětlující proměnné jsou v tomto případě kvalitativní (faktor) a je to druh dřeviny. Vysvětlovaná proměnná je abundance konkrétního druhu, jež se nachází pod korunami smrku (30 případů), buku (30 případů) a jedle (30 případů). Veškeré koeficienty determinace R^2 , jež ukazují míru modelem vysvětlené variability početnosti zmlazení, se dopočítaly podle hodnot z programu R, dle vztahu: $R^2 = (ND-RD)/ND$ – kde ND = nulová deviance; RD = residuální deviance. Po vynásobení $R^2 * 100$ jsme dostali vysvětlenou variabilitu v procentech. Korelační koeficient R, dostaneme naopak odmocněním R^2 .

6. Výsledky

6.1. Druhová skladba porostu a dynamika obnovy

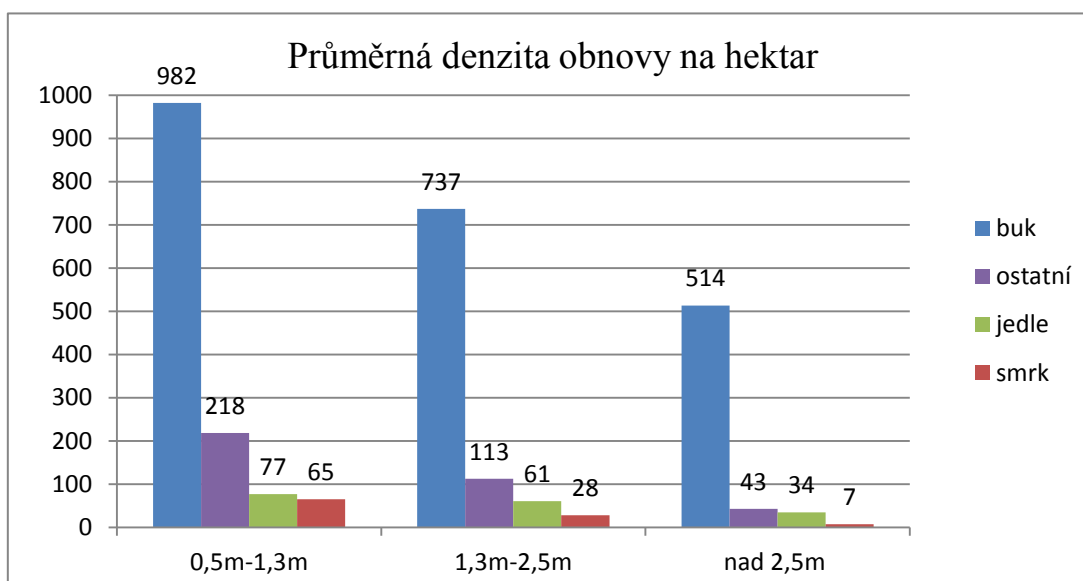
Kromě druhů *Fagus sylvatica*, *Abies alba* a *Picea abies*, se na plochách nacházel hojně *Acer pseudoplatanus* a ojediněle pak druhy *Sorbus aucuparia*, *Acer platanoides*, *Corylus avellana*, *Ulmus glabra*, *Betula pendula* a *Fraxinus spp.* Průměrné zastoupení ze všech zkusných ploch tří hlavních řešených a ostatních dřevin v závislosti na výškové kategorii obnovy do 6 cm DBH a na sociálním postavení, je v následující tabulce.

Tabulka 2: Průměrné zastoupení dřevin na zkusné ploše v jednotlivých kategoriích.

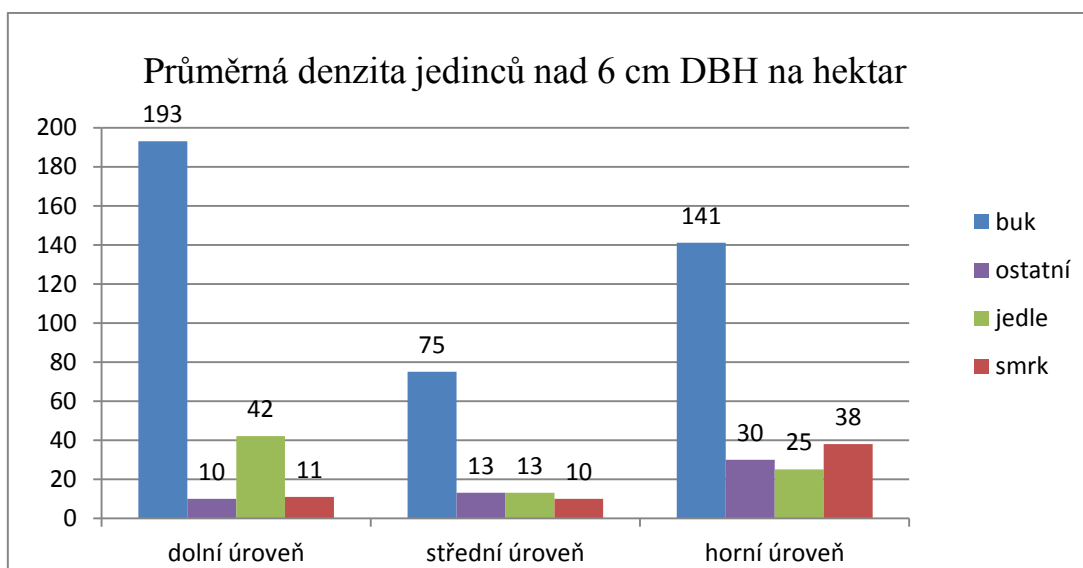
<i>Průměrné zastoupení dřevin v %</i>				
<i>Úroveň</i>	<i>buk</i>	<i>jedle</i>	<i>smrk</i>	<i>ostatní</i>
<i>0 m-0,5 m</i>	43,3	5,7	1,5	49,5
<i>0,5 m-1,3 m</i>	73,2	5,7	4,9	16,2
<i>1,3 m-2,5 m</i>	78,5	6,5	3,0	12,0
<i>nad 2,5 m do 6 cm DBH</i>	85,9	5,7	1,2	7,2
<i>Dolní úroveň</i>	75,7	16,3	4,2	3,8
<i>Střední úroveň</i>	67,9	11,3	8,8	12,0
<i>Horní úroveň</i>	60,4	10,6	16,2	12,8
<i>Celkem obnova</i>	70,2	5,9	2,6	21,2
<i>Jednici nad 6 cm DBH</i>	68,0	12,8	9,7	9,5

Z tabulky 1 vidíme, že v celkové obnově i v rámci dospělých stromů jasně dominuje buk lesní, následovaný jedlí a smrkem. Z ostatních dřevin dominuje javor klen *Acer pseudoplatanus*. Další druhy jsou zastoupeny minimálně. V obnově nejnižší kategorie je tedy javor (ostatní) zastoupen zhruba tak jako buk, a vysoce převyšuje jedli a smrk. Jeho mortalita je ovšem vysoká a zastoupení tedy dále výrazně klesá. Zastoupení semenáčků a mladých stromků jedle a především smrku je velice nízké ovšem v úrovně vrstvě už se tyto dřeviny uplatňují více. Především u smrku je velice výrazný rozdíl zastoupení v obnově a v horní úrovni. Průměrná denzita těchto dřevin na hektar je znázorněna v grafu 1 a 2. V grafu není kvůli vysokým číslům

(přehlednost grafu), zobrazena průměrná hustota semenáčků do 0,5 m.



Graf 1: Průměrná hustota jedinců obnovy na 1 ha.



Graf 2: Průměrná hustota jedinců na 1 ha nad 6 cm DBH.

U buku je tato hustota 15 700 ks/ha; u jedle 2033 ks/ha a u smrku pouze 525 ks/ha. U ostatních dřeviny dohromady (v drtivé většině javor klen) je to 17 542 ks/ha. U smrku a u jedle obnova v pokročilém stádiu tak slabá, že jedinců dolní úrovně (graf 2) je dokonce více nežli jedinců nad 2,5 m do 6 cm DBH (graf 1). U smrku je tento jev ještě výraznější, kdy dokonce průměrně na hektar více jedinců horní úrovně, nežli jedinců obnovy od 1,3 m do 2,5 m.

Tab. 3: Průměrný pokles jedinců v % z nižší výškové kategorie obnovy do vyšší. Uvedeno v % jedinců předcházející kategorie. 0=0 m-0,5 m; 1=0,5 m-1,3 m; 2=1,3 m-2,5 m; 3= nad 2,5 m do 6 cm DBH. Např. v kategorii 0 bylo o 93,7 % jedinců buku více, nežli v kategorii 1.

Pokles počtu jedinců v %				
kategorie	buk	jedle	smrk	ostatní
0-1	93,7	96,2	87,6	98,8
1-2	25,0	20,8	57,0	48,3
2-3	30,3	43,6	73,8	62,0

Z kategorie obnovy 0 do kategorie 1 je pokles počtu jedinců poměrně vyrovnaný. Nejvyšší pokles mají ostatní druhy dřevin (především javor klen). Smrk má pokles nejnižší. V poklesu mezi dalšími kategoriemi ovšem jasně dominuje v porovnání s jedlí a především bukem. Změna počtu jedinců do určité míry poukazuje na mortalitu. Mortalita jako taková to ovšem není, protože není sledován postupný vývoj počtů semenáčků jedné generace. Nevíme tedy, z kolika jedinců v minulosti vzešly stromky např. druhé či třetí kategorie.

6.2. Sousedský efekt

Následující tabulky zobrazují nejdůležitější statistické hodnoty použitého zobecněného lineárního modelu. V tabulkách 4, 6 a 8 jsou uvedeny pouze proměnné nejlépe vysvětlující variabilitu obnovy daného druhu, vybrané funkcí step. Dále jsou zde tabulky 5, 7 a 9, zobrazující vztah dospělých stromů s obnovou toho samého druhu, pokud to již nevysvětluje model v předchozí tabulce. Tedy například variabilitu bukové obnovy výškové kategorie 0,5 m – 1,3 m, nejlépe vysvětlují dospělí jedinci horní úrovně smrku a jedle. Díky slabému vztahu dospělých stromů buku k jeho vlastní obnově však buk (dospělí jedinci) kvůli zjednodušení není zahrnutý do nejvhodnějšího modelu (podle AIC) jako proměnná. Proto jsou v tabulce č. 2 doplněny informace o tomto vztahu bez požití funkce step.

6.2.1. Buk lesní

Tab. 4: Výsledné hodnoty pro vysvětlující proměnné, jež nejvhodněji charakterizují variabilitu obnovy buku.

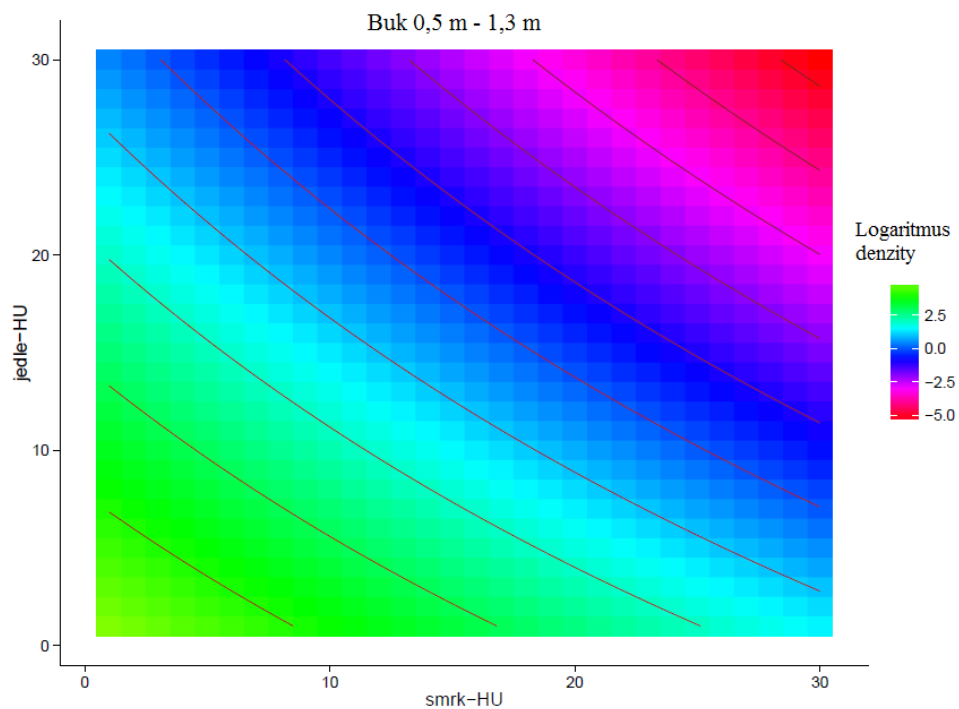
kategorie obnovy (m)	smrk HÚ		jedle HÚ		Výsledné koeficienty		
	b_1	p	b_1	p	b_0	R	R^2
0,5-1,3	-0,125	<0,001 ***	-0,158	0,0041 **	5,192	0,458	0,210
1,3-2,5	-0,101	0,0138 *	-0,178	0,0064 **	4,891	0,375	0,141
2,5<	X	X	-0,145	0,0174 *	4,197	0,276	0,076

Tab. 5: Výsledné hodnoty charakterizující vztah dospělých stromů buku s kategoriemi bukové obnovy.

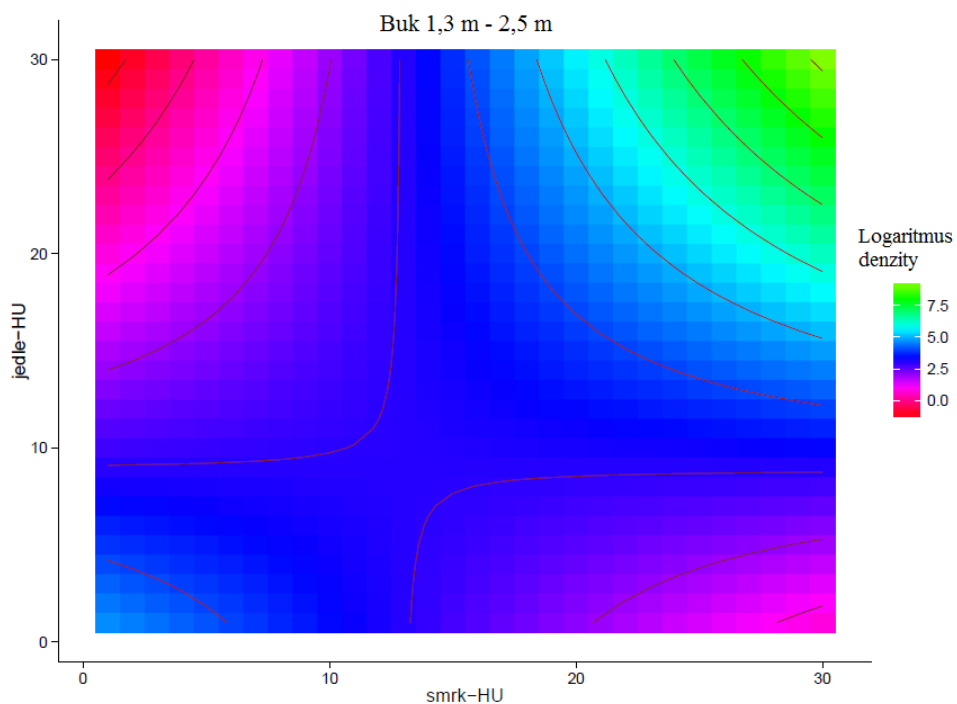
kategorie obnovy (m)	buk HÚ		buk SÚ		Výsledné koeficienty		
	b_1	p	b_1	p	b_0	R	R^2
0,5-1,3	0,067	<0,001 ***	-0,003	0,911	3,526	0,329	0,108
1,3-2,5	0,029	0,1360	-0,015	0,61	3,988	0,118	0,014
2,5<	-0,010	0,5730	0,021	0,4440	3,914	0,071	0,005

b_1 , b_0 =odhady regresních koeficientů; p =hladina pravděpodobnosti na níž se zamítá hypotéza h_0 , že počet dospělých jedinců dané úrovně nezávisí na počtu jedinců zmlazení dané úrovně; R =korelační koeficient; R^2 =koeficient determinace; HÚ=horní úroveň; SÚ=střední úroveň.

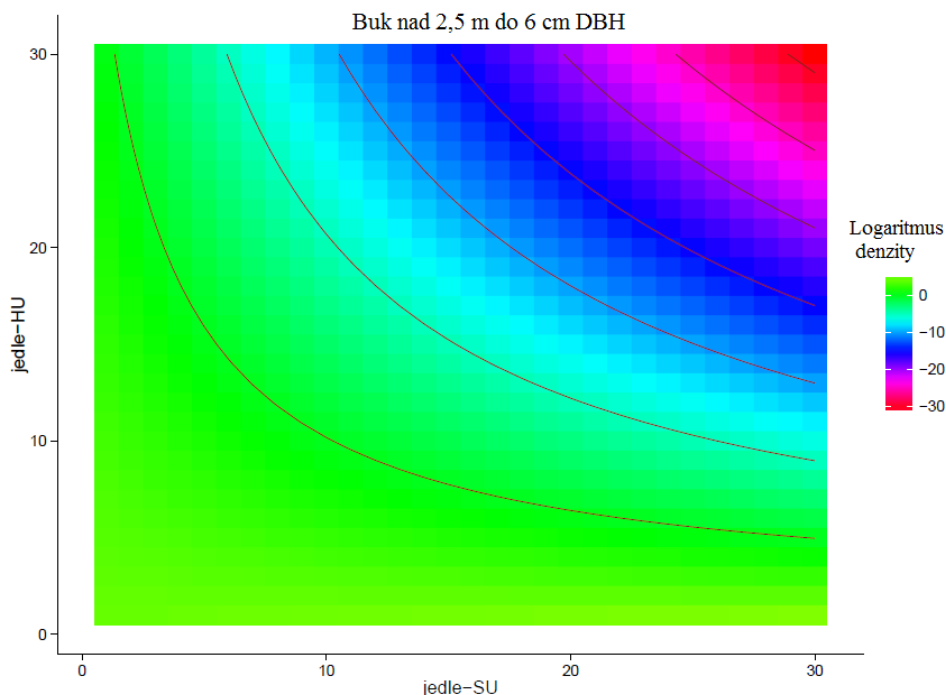
Z tabulky 1 vidíme, že variabilitu obnovy buku od 0,5 m až do 2,5 m nejlépe vysvětlují jedinci horní úrovně jedle a smrku. U kategorie 0,5-1,3 m je tímto vysvětleno zhruba 21% variability ($R^2 \cdot 100$). Lze tedy říci, že buková obnova v této kategorii klesá (koeficient b_1 je záporný) s počtem sousedských úrovnových stromů smrku i jedle, což je výraznější pro jedli (vyšší hodnota b_1), ovšem na nižší hladině pravděpodobnosti. Podobná situace je i u bukové obnovy kategorie 1,3 m – 2,5 m, kde je ovšem smrkem a jedlí horní úrovně, vysvětleno pouze 14% variability této kategorie. Také vidíme, že buková obnova nad 2,5 m (do 6 cm výčetní tloušťky) není příliš závislá na sousedství konkrétního druhu či úrovně dospělých jedinců v takto smíšeném lese.



Graf 3: Predikovaná početnosť buku v rozmedzí výšiek 0,5 m – 1,3 m na ploše 1000 m² v závislosti na počtech smrku a jedle v horní úrovni.



Graf 4: Predikovaná početnosť buku v rozmedzí výšiek 1,3 m - 2,5 m na ploše 1000 m² v závislosti na počtech smrku a jedle horní úrovne.



Graf 5: Predikovaná početnost buku nad 2,5 m do 6cm DBH na ploše 1000 m² v závislosti na počtech jedle horní a střední úrovně.

Určitý negativní vliv na tuto kategorii, má pouze jedle ($p < 0,05$) vysvětlující cca 8% variability. Co se týče samotného buku, jeho sousedský efekt je celkově slabý nebo neutrální a klesá se vzrůstající výškou obnovy. O statisticky signifikantním vztahu zde můžeme mluvit pouze u nejnižší výškové kategorie obnovy a stromů střední úrovně, přičemž je zde sousedský efekt slabě pozitivní, ale dobře prokazatelný ($p < 0,001$).

Grafy 3 až 5 zobrazují předpovídaný vývoj daných kategorií bukového zmlazení na základě zobecněného lineárního modelu a funkce predict. Obdobně je to pro smrk a jedli zobrazeno v grafech 6 až 11. Osa x a y zobrazuje počty jedinců té úrovně a druhu, které na základě průkaznosti a síly efektu nejlépe vysvětlovaly početní variabilitu příslušné kategorie. Průkazných vysvětlujících proměnných však mohlo být více než 2 (viz. tabulky 4 až 9) nebo naopak jen jedna (např. u buku nad 2,5 m). Pokud v tomto případě byla druhá proměnná statisticky neprokazatelná (např. u smrku nad 2,5m), je to poznamenáno v popisu grafu. Linie v grafu zobrazují průběh závislosti obnovy na počtu (zastoupení) dvou daných kategorií úrovnových jedinců, a barva (viz. legenda grafu) zobrazuje hustotu obnovy při daném počtu jedinců a poměru úrovnových jedinců. Hustota obnovy je zlogaritmovaná kvůli přehlednosti grafu. Například z grafu 3 je vidět závislost denzity semenáčků buku výšky 0,5 m až

1,3 m na horní úrovni jedle a smrku. Oba druhy ovlivňují buk negativně, ale je vidět, že jedle působí o něco více, protože s nárůstem jejího zastoupení (osa y), klesá počet buku rychleji. To lze vidět i v tabulce 4, při porovnání koeficientů b_0 u jedle (-0,158) a smrku (-0,125), určujících sklon regresní přímky. Z grafu 5 je patrné, že na pokročilou obnovu má jedle výrazný vliv až při kombinaci vysoké hustoty její horní i střední úrovně. Při nižším zastoupení jedle je její vliv zanedbatelný.

6.2.2 Smrk ztepilý

Tab. 6: Výsledné hodnoty pro vysvětlující proměnné, jež nejlépe charakterizují variabilitu obnovy smrku.

kategorie obnovy (m)	smrk: HÚ		buk: HÚ		buk: SÚ		jedle: HÚ	
	b_1	p	b_1	p	b_1	p	b_1	p
0,5-1,3	0,223	<0,001 ***	-0,111	0,007 **	x	x	-0,184	0,0720
1,3-2,5	0,133	0,1001	-0,089	0,106	-0,239	0,0156*	x	x
2,5<	x	x	x	x	-0,529	0,018 *	x	x

kategorie obnovy (m)	Výsledné koeficienty		
	b_0	R	R^2
0,5-1,3	1,675	0,680	0,463
1,3-2,5	1,565	0,708	0,502
2,5<	1,172	0,662	0,439

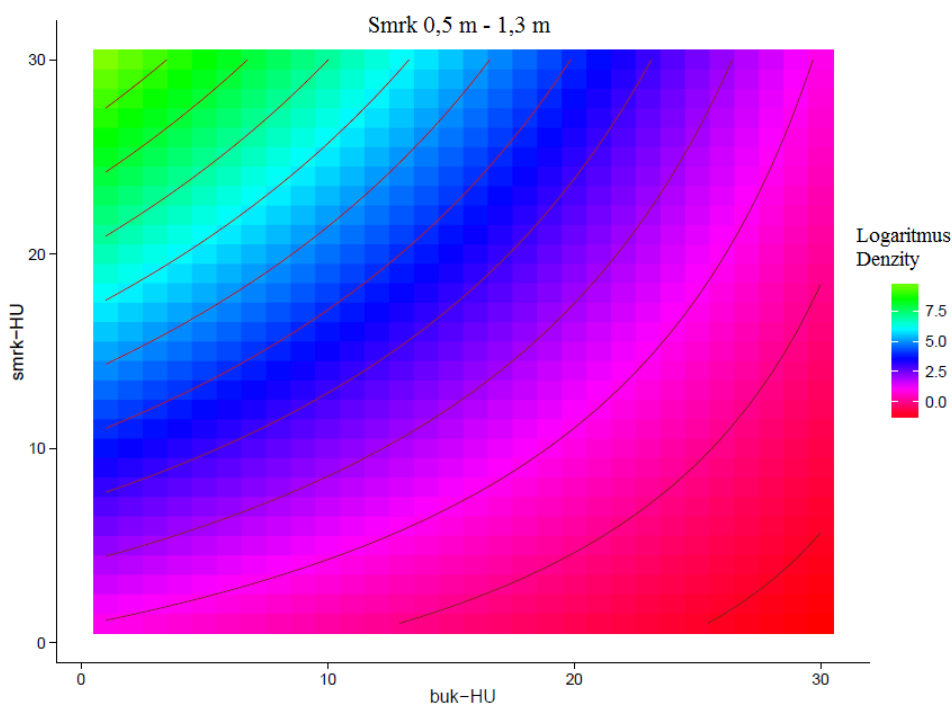
Tab. 7: Výsledné hodnoty charakterizující vztah dospělých stromů smrku s kategoriemi smrkové obnovy.

kategorie obnovy (m)	smrk: HÚ		smrk: SÚ		Výsledné koeficienty		
	b_1	p	b_1	p	b_0	R	R^2
0,5-1,3	viz tabulka 3		0,095	0,6570	1,765	0,076	0,006
1,3-2,5	viz tabulka 3		-0,138	0,6808	1,126	0,097	0,009
2,5<	0,201	0,0975	-0,737	0,1796	-1,404	0,549	0,301

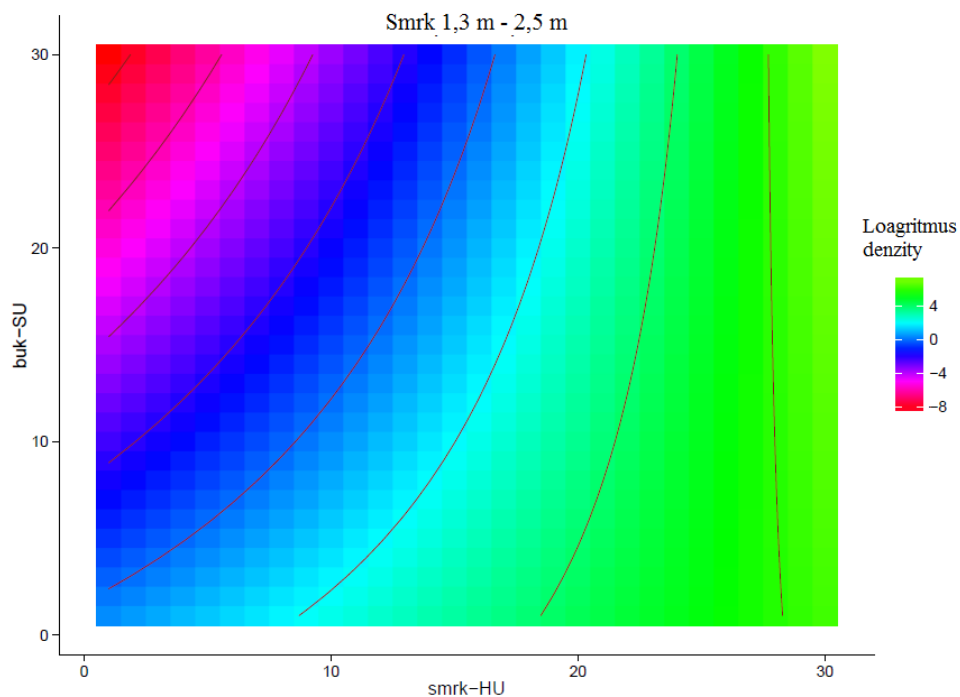
b_1 , b_0 =odhady regresních koeficientů; p =hladina pravděpodobnosti na níž se zamítá hypotéza h_0 , že počet dospělých jedinců dané úrovně nezávisí na počtu jedinců zmlazení dané úrovně; R=korelační koeficient; R^2 =koeficient determinace; HÚ=horní úroveň; SÚ=střední úroveň

U smrku je nejprokazatelnější vztah mezi jeho horní úrovní a obnovou nejnižší kategorie ($p < 0,001$), který je pozitivní. Dále je tato kategorie slaběji negativně ovlivněna horní úrovní buku, což dohromady vysvětluje zhruba 46 % v početní

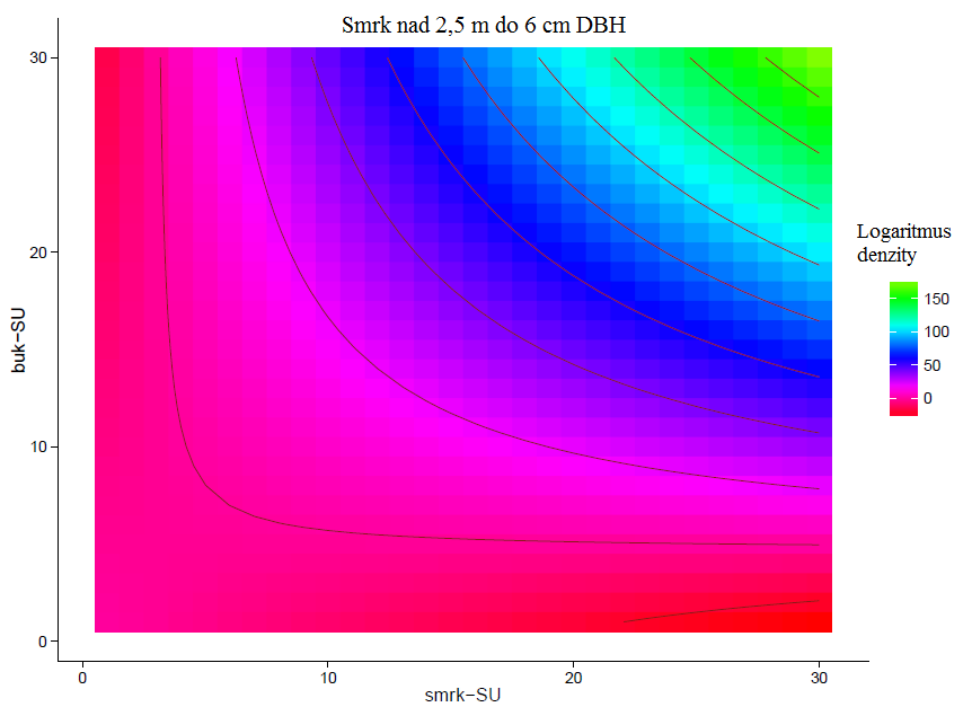
variabilitě této úrovně. Na kategorii 1,3 m -2,5 m má prokazatelně vliv pouze střední buková úroveň ($p < 0,05$), i když model vybral ještě horní úroveň buku a smrku. Vztah smrku vůči buku je negativní. Podobně je na tom i kategorie nad 2,5 m, kde je negativní vliv střední úrovně buku ještě silnější a sám o sobě objasňuje zhruba 44 % početní variability stromků smrku nad 2,5 m. Z tabulky 4 vidíme, že nelze signifikantně prokázat vliv střední úrovně smrku na jakoukoliv kategorii smrkové obnovy. To lze vysvětlit velice malým počtem jedinců střední úrovně, jež se na zkušných plochách vyskytovali (průměr 10 ks/ha, resp. 1 ks/zkusná plocha). Totéž lze říci o obnově nad 2,5 m (průměr 7 ks/ha). Rozložení jedinců po plochách bylo navíc značně nerovnoměrné, takže často se na ploše nevyskytoval žádný jedinec výše uvedených kategorií. Z grafu 6 vidíme, že obnova smrku sice klesá se zastoupením buku, ale v poměrně malých hodnotách v porovnání s pozitivním vlivem smrku. V grafu 7 a 8 je vliv smrku horní a střední úrovně neprokazatelný.



Graf 6: Predikovaná početnost smrku v rozmezí výšek 0,5 m – 1,3 m na ploše 1000 m² v závislosti na počtech smrku a buku horní úrovně.



Graf 7: Predikovaná početnost smrku v rozmezí výšek 1,3 m – 2,5 m na ploše 1000 m² v závislosti na počtech smrku horní úrovně (nesignifikantní) a buku střední úrovně.



Graf 8: Predikovaná početnost smrku nad 2,5 m do 6 cm DBH na ploše 1000 m² v závislosti na počtech smrku střední úrovně (nesignifikantní) a buku střední úrovně.

6.2.3 Jedle bělokorá

Tab. 8: Výsledné hodnoty pro vysvětlující proměnné, jež nejvhodněji charakterizují variabilitu obnovy, jedle.

kategorie obnovy (m)	buk: SÚ		jedle: HÚ		buk: HÚ		smrk: SÚ	
	b_1	p	b_1	p	b_1	p	b_1	p
0,5-1,3	-0,234	<0,001 ***	0,514	<0,001 ***	x	x	x	x
1,3-2,5	-0,378	<0,001 ***	0,646	<0,001 ***	-0,121	0,023 *	-0,501	0,032 *
2,5<	-0,377	<0,001 ***	0,640	<0,001 ***	-0,133	0,028 *	-1,436	0,020 *

kategorie obnovy (m)	Výsledné koeficienty		
	b_0	R	R^2
0,5-1,3	1,619	0,522	0,273
1,3-2,5	3,051	0,662	0,482
2,5<	2,820	0,749	0,560

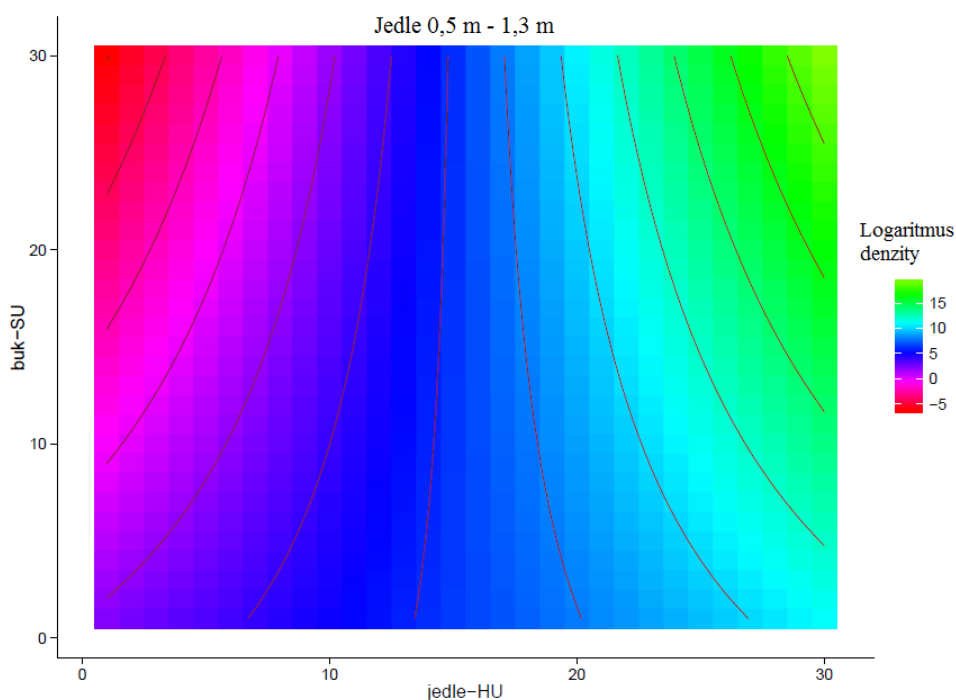
Tab. 9: Výsledné hodnoty charakterizující vztah dospělých stromů jedle s kategoriemi jedlové obnovy.

kategorie obnovy (m)	jedle: SÚ		Výsledné koeficienty		
	b_1	p	b_0	R	R^2
0,5-1,3	0,112	0,5420	1,886	0,064	0,004
1,3-2,5	0,164	0,4723	1,571	0,089	0,008
2,5<	0,163	0,5330	1,004	0,082	0,007

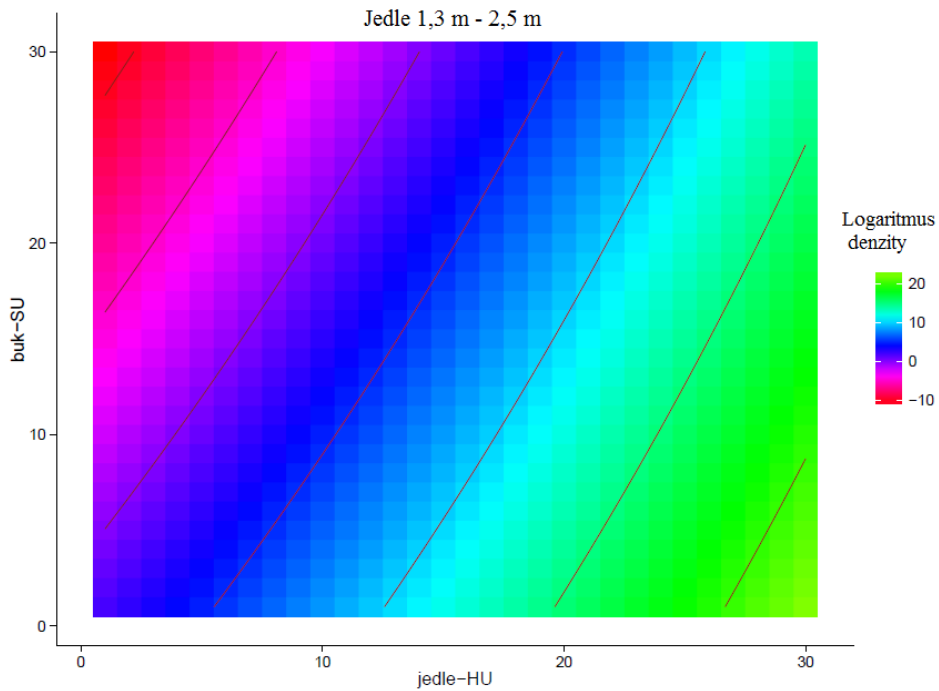
b_1 , b_0 =odhady regresních koeficientů; p =hladina pravděpodobnosti na níž se zamítá hypotéza h_0 , že počet dospělých jedinců dané úrovně nezávisí na počtu jedinců zmlazení dané úrovně; R =korelační koeficient; R^2 =koeficient determinace; HÚ=horní úroveň; SÚ=střední úroveň

U jedle je zcela a prokazatelný ($p < 0,001$), silný pozitivní sousedský efekt (overstory–understory effects) mezi stromy horní úrovně a její obnovou, a to vůči všem kategoriím. Na všechny úrovně obnovy má rovněž na nejvyšší hladině pravděpodobnosti vliv buk, ovšem negativně. Pozitivní vliv jedle je zpočátku výrazně silnější nežli vliv buku, s vývojem stromků ovšem klesá a buk začíná do vztahů více zasahovat (graf 9-11). Na kategorii 1,3 m – 2,5 m a nad 2,5 m rovněž slaběji negativně působí horní úroveň buku a střední úroveň smrku. Celkově je těmito vztahy u jedle objasněna relativně velká část početní variability obnovy. Od nejnižší po

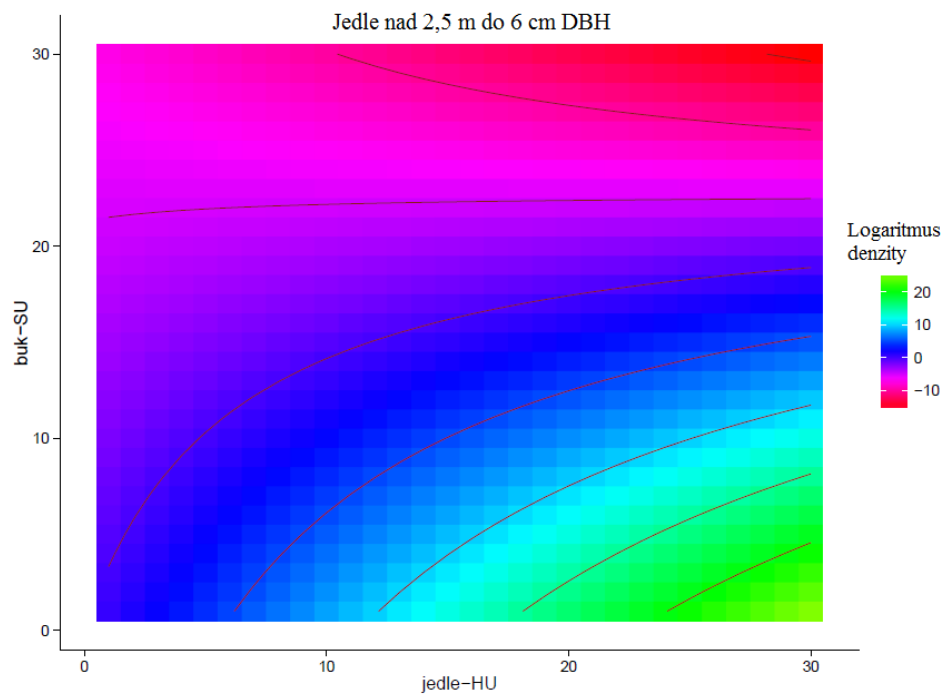
nejvyšší kategorii je to: 27 %, 48 % a 56 %. Slabě pozitivní vztah střední úrovně jedle ke své vlastní obnově opět nelze prokázat, možná ze stejných důvodů jako u smrku, tedy kvůli nízké hustotě a zároveň velkému počtu ploch, kde se tato kategorie nevyskytovala. Korelační vztahy jsou u jedle slabší v nejnižší kategorii obnovy, což by se dalo vysvětlit vyšším počtem proměnných, které na její počty v této kategorii působí, včetně okusu, který bude v této kategorii vzhledem k výšce (a tedy i dostupnosti pro zvěř) pravděpodobně nejvyšší.



Graf 9: Predikovaná početnost jedle v rozmezí výšek 0,5 m – 1,3 m na ploše 1000 m² v závislosti na počtech buku střední úrovně a jedle horní úrovně.



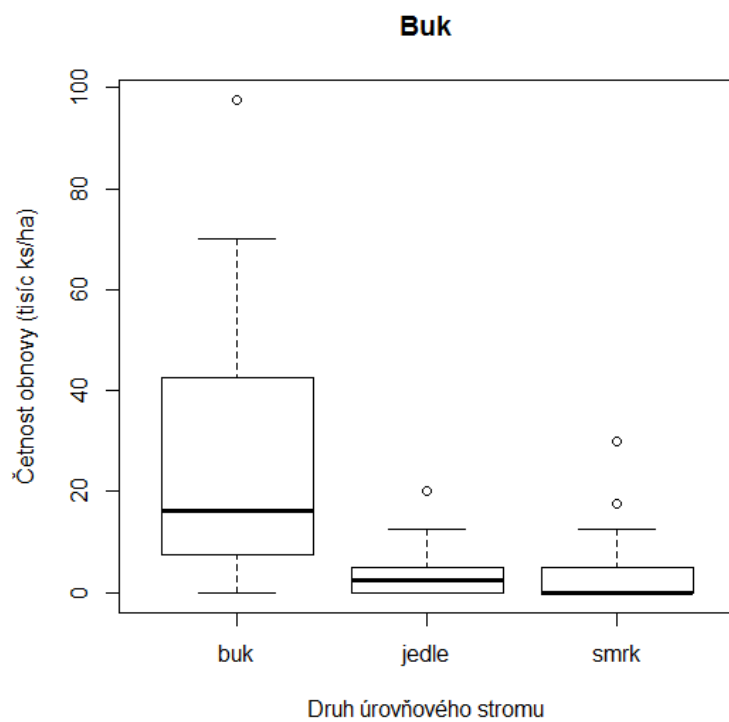
Graf 10: Predikovaná početnost jedle v rozmezí výšek 1,3 m – 2,5 m na ploše 1000 m² v závislosti na počtech buku střední úrovně a jedli horní úrovně.



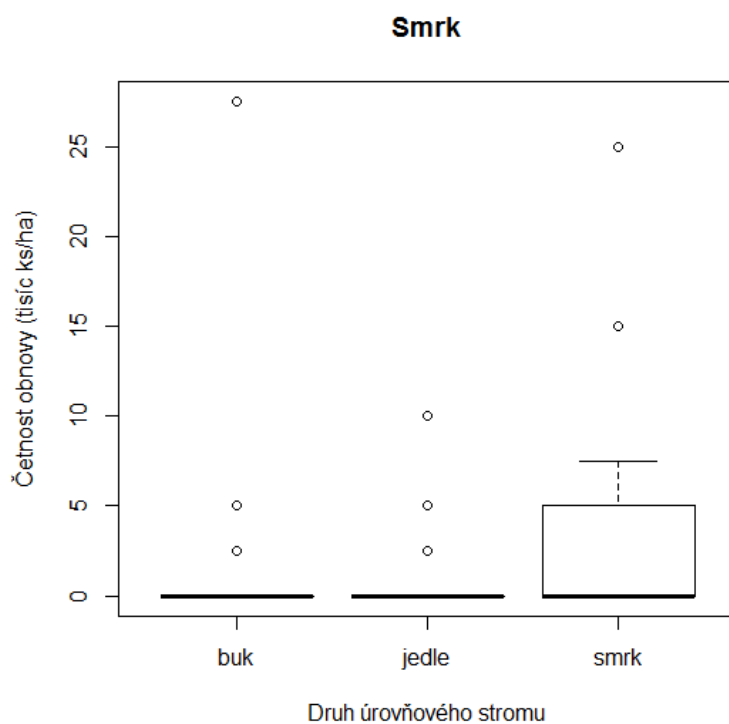
Graf 11: Predikovaná početnost jedle nad 2,5 m do 6 cm DBH na ploše 1000 m² v závislosti na počtech buku střední úrovně jedle horní úrovně.

6.4. Přímý efekt koruny

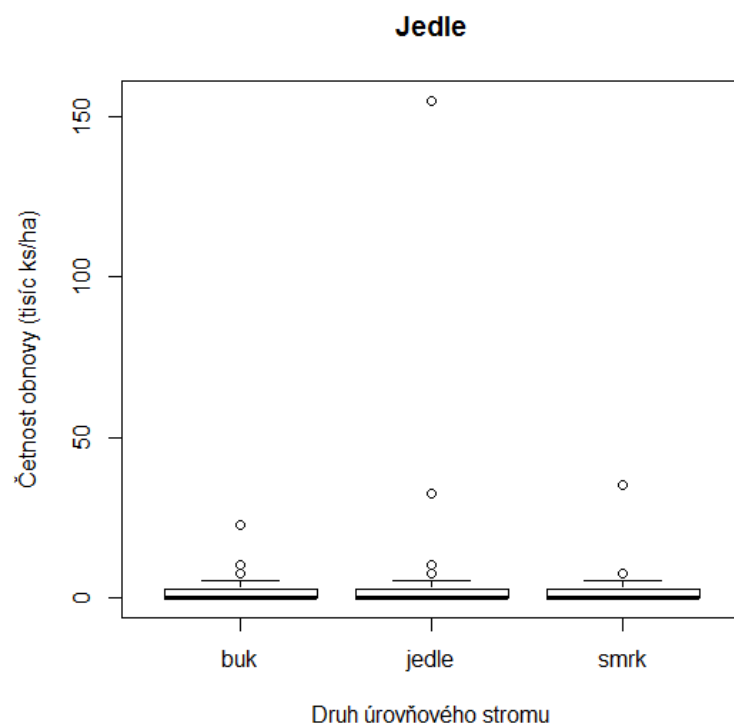
U zmlazení do 0,5 m pod korunami konkrétního stromu vyšli statisticky průkazné výsledky jenom u zmlazení buku. Nebyl tedy průkazný rozdíl v počtech zmlazení smrku pod jedlí, smrkem a bukem ($p=0,289$). Průkazný rozdíl nebyl ani pro zmlazení jedle, rozdíly početností byly však na hranici průkaznosti ($p=0,083$) s tím, že jedle měla tendenci se nejlépe zmlazovat pod svou vlastní korunou. To, že testy byly neprůkazné je, zřejmě způsobeno velice slabým zmlazením jedle a smrku, které na mnoha ploškách o velikosti 4 m² dosahovalo nulových hodnot (graf 13 a 14). U buku se již podařilo prokázat, že se pod korunami jedle ($p<0,001$) i pod korunami smrku ($p<0,001$) zmlazuje výrazně hůře, nežli pod svou vlastní (graf 12). Byl tedy prokázán pozitivní sousedský efekt buku vzhledem ke zmlazení do 0,5 m a negativní vztah horního patra jedle a smrku, na zmlazení buku do 0,5 m. Grafy tedy představují četnosti obnovy do 0,5 m daného druhu (osa y) pod daným úroňovým jedincem (osa x). Počty na sledovaných ploškách (4 m²) byly převedeny na hektar. Z grafů také vidíme, že byl velký rozptyl počtu jedinců na jednotlivých plochách. Od hodnot, blízkých nule, až po výjimečné hodnoty (v grafu zobrazeny samostatným bodem) okolo 100 tisíc na hektar. U buku je díky celkové vyšší hustotě zmlazení větší variabilita hodnot a z grafu 12 je tedy jasně vidět odlišnost jeho zmlazení pod svou vlastní korunou a pod korunou jedle a smrku, kde početnost tíhne k minimálním hodnotám. Koeficient determinace R^2 pro bukovou obnovu je 0,34. Efekt korun úroňových stromů tří sledovaných dřevin tedy prokazatelně vysvětluje zhruba 34 % početní variability bukových semenáčků do výšky 0,5 m. Tento test víceméně potvrzuje negativní efekt jedle (silnější) a smrku vůči buku, z testu předchozího. Zároveň se dá předpokládat, že tento vliv klesá s ontogenetickým vývojem buku. Procento vysvětlené variability totiž relativně rovnoměrně klesá s rostoucí výškovou kategorií bukové obnovy (viz. tab. 4) takto: 34 %; 21 %; 14 %; 8 %. V porovnání s jedlí a bukem je podle R^2 však nejspíše vliv složení horního stromového patra na podrost obecně nižší. Hustotu semenáčků a mladých stromků buku tedy více podmiňují jiné faktory prostředí.



Graf 12.: Četnost zmlazení buku do 0,5 m pod korunami daných druhů.



Graf 13.: Četnost zmlazení buku do 0,5 m pod korunami daných druhů.



Graf 14.: Četnost zmlazení jedle do 0,5 m pod korunami daných druhů.

7. Diskuse

7.1. Hustota zmlazení

V první řadě byla ve zkoumaných porostech zaznamenána minimální obnova smrková ve srovnání s jeho zastoupením v horní porostní úrovni. Ten měl v horní úrovni zastoupení zhruba 16,2 % a v pokročilé fázi obnovy měl zastoupení pouze 3 % (1,3 m-2,5 m) a 1,2 % (nad 2,5 m). Podobný jev zaznamenal i Špulák (2009) ve smrkobukových porostech v Krkonoších, kde byla minimální smrková obnova i přes vyrovnané zastoupení buku a smrku v korunovém patře. Ovšem zde byla i tak hustota smrkových semenáčků 15 tis. ks/ha u buku 465 tis. ks/ha, zatímco v našem případě je to pouze 525 smrkových a 15 700 bukových semenáčků do výšky 0,5 m na 1 ha. Nižší počty v horských smíšených lesích Alp zaznamenal Baier a kolektiv (2005). Konkrétně 4200 ks/ha smrkových stromků od 20 do 200 cm. Obnova zaznamenaná na zkušných plochách Slovenska je tedy celkově velice slabá. Smrk měl dokonce nižší průměrnou hustotu v pokročilé obnově (nad 2,5 m), nežli v kterékoliv korunové vrstvě. Špulák (2009) vysvětluje sníženou smrkovou obnovu jeho stále zhoršeným zdravotním stavem po imisní kalamitě v 90 letech a tedy snížené plodnosti. To se ovšem o středním Slovensku říci zřejmě nedá. Dá se tedy v dalších fázích vývoje v některých ze zkoumaných lokalit, předpokládat alespoň dočasné snížení jeho zastoupení v horním patře, pokud se náhle nezmění podmínky například v podobě rozsáhlejší disturbance. To ovšem vzhledem k přirozené stabilitě a diturbančnímu režimu těchto lesů (Splechtna a kol. 2005; Motta a kol. 2011) není v blízké době příliš pravděpodobné. U jedle byla hustota obnovy vzhledem k zastoupení již silnější než u smrku a to 2033 semenáčků do 0,5 m/ha. K podobným výsledkům došel i Dobrowolska (1988). Ten zaznamenal 679 semenáčků jedle do 0,5 m při zastoupení v porostu pod 10% a 3683 semenáčků při zastoupení 20 až 40%. Připomeňme, že v našem případě je zastoupení jedinců jedle nad 6 cm 12,8%, takže zmlazení se zdá být v tomto ohledu uspokojivé.

7.2 Zjištěný sousedský efekt

Tato studie se primárně zabývá sousedským efektem horního stromového patra a podrostu. Druhým základním typem je sousedský efekt disturbančně-aktivační.

Typicky se vyskytuje tam, kde disturbance iniciuje klíčení a obnovu dané dřeviny a bez toho dřevina není konkurenčně schopná. Jedná se například o některé světlomilné druhy borovic závislé na požáru, kde je efekt horního patra a podrostu naopak spíše negativní či neutrální (Frelich a Reich 1995). Tento efekt se ovšem v klimaxových lesích tohoto druhového složení nedá předpokládat, už jen z toho důvodu, že pro tyto lesy je typická obnova maloplošná (Košulič 2010; Motta a kol. 2011) a po velkoplošné diturbanci se zde naopak v počáteční sukcesi prosazují jiné světlomilné dřeviny (Korpeľ 1991).

V přirozených lesích v částech středního Slovenska, byl v rámci této práce zjištěn pozitivní sousedský efekt horního stromového patra jednoznačně u jedle vůči všem kategoriím obnovy od 0,5 m. Podobný sousedský efekt zjistil i Dobrowolska (1998), kdy se stoupajícím podílem jedle v porostu, výrazně stoupla nejen hustota, ale i průměrný roční přírůst a celková suma výšek u obnovy jedle. Pozitivní působení na obnovu jedle zaznamenal Dobrowolsa (1998) i u břízy bělokoré a borovice lesní a naopak negativní u habru obecného. Další sledované druhy byly neutrální.

Pozitivní efekt se vyskytl i u smrku, který ale signifikantně pozitivně ovlivňuje své zlmazení pouze od 0,5 m do 1,3 m. U ostatních kategorií obnovy těchto dřevin se nepodařilo vztahy prokázat, což nemusí být způsobeno pouze celkově slabou obnovou ale i tím, že smrk je do značné míry vázán na různá mikrostanoviště, nezávislých na korunách horního patra (Baier a kol. 2005; Hunziker a Brang 2005; Kupferschmid a Bugmann 2005).

Buk jako jediný má tento pozitivní efekt velice slabý či neutrální, až na nejnižší kategorii (do 0,5 m), jak ukázal test vlivu koruny. Podobně to zaznamenal i Špulák (2009) v Krkonoších, kde se buk obnovoval pod smrkem ve smíšených lesích minimálně. Buk však podle výsledků modelu silněji negativně ovlivňuje jedlí a pokročilejší obnovu smrku (především střední buková úroveň) a abundanci jeho vlastního zlmazení ostatní dřeviny sice negativně ovlivňují, ale méně. Nejméně pak obnovu pokročilou. Podle výsledků tedy každá ze sledovaných dřevin více či méně podporuje nahrazení vlastního druhu v budoucím korunovém patře, a proto se jedná o efekty pozitivní. Nejsilnější je u jedle. U buku se zdá, že pozitivní sousedský efekt se projevuje jen u mladých semenáčků a s jejich ontogenetickým vývojem se stává rychle neutrálním. Celkový efekt druhového složení úrovně vrstvy (vliv všech dřevin) na bukovou obnovu se, zdá být relativně rovnoměrně klesající s výškovou

kategorií. To odpovídá měnícím se nárokům semenáčků a mladých stromků s jejich ontogenetickým vývojem (Rooney a kol. 2000; Máliš a kol. 2016).

Nebyl tedy nalezen žádný pozitivní efekt mezi rozdílnými druhy dřevin, spíše naopak. To odporuje některým tvrzením, že jedle se dobře zmlazuje pod bukem a že tyto dřeviny se navzájem podporují, což je podle Horndasche (1993 In Košulič 2010) jev, který je znám lesníkům již od 18 století. Podle něj má buk pro jedli zásadní význam. Reininger (2000) to zdůvodňuje tím, že buk a jedle využívají k asimilaci záření o jiných vlnových délkách a zbytek propouští, takže obnova jedle může využít záření, jež projde asimilačními orgány buku a naopak. Z těchto výsledků vyplývá naopak negativní působení buku na obnovu jedle.

7.3. Mění se druhové složení přirozených lesů?

To, že v posledních desetiletích jedle skutečně ubývá ve prospěch buku, je však zřejmé z více studií (Korpeľ 1989; Svoboda 2005; Vrška a kol. 2009; Košulič 2010). K úbytku dochází i přes to, že díky nejvyšší toleranci jedle ke stínu je schopna úspěšné obnovy i při malém zastoupení v úrovni. Značné potlačení jedle i smrku bukem, bylo zaznamenáno i v Dobročském pralese na Slovensku (Košulič 2010), který se nachází jen asi 3 km od NPR Klenovský Vepor, kde byla část zkusných ploch pro tuto práci. Mimo sousedského efektu je nasnadě uvažovat o vlivu klimatické změny a oteplování, které posouvá vegetační pásmovitost výše, což by znamenalo ústup smrku a jedle do vyšších nadmořských výšek a expanzi buku v těchto polohách. Podle výzkumu ze Slovenských Karpat k tomuto posunu ale téměř nedochází. Data pocházejí z více nežli 1400 zkusných ploch, kde byla více než 30 let od založení, vyhodnocena data o druhovém složení. Plochy byly rozloženy prakticky po celém výškovém gradientu Slovenska a druhové složení, se v jeho rámci za tuto dobu téměř neposunulo a to ani u semenáčků a mladých stromků pokud, jde o jedli, buk či smrk. Bylo také zjištěno, že vzhledem rozdílným ekologickým nikám a nárokům mají semenáčky a mladé stromky různou distribuci v rámci výškového gradientu a jejich početní těžiště bývá často v nižší nadmořské výšce, než je tomu u dospělců (Máliš a kol. 2016). To, že nedochází k výškovému posunu, však neznamená, že nedochází ke snižování početnosti jedle. Expanze buku je jistě zapříčiněna jinými vlivy, nežli pozitivním sousedským efektem buku. Ten sice podporuje nahrazování vlastního druhu v korunové vrstvě a podporuje rovnorodé

shluky, ale jen do určité míry a obvykle nevytváří větší rovnoměrné plochy, nežli 0,1 ha (Frelich a kol. 1998). Je navíc mnoho jiných faktorů, ovlivňujících druhovou diverzitu společenstev (Nakashizuka 2001). Změna poměru zastoupení buku a jedle se rovněž mění spolu s návyky lidské populace a hospodařením. V období od 15 do 18 století se zastoupení jedle zvyšovalo vlivem pastvy a hrabání steliva, což svědčí jedli více, než buku. Během 19 století se ovšem se změnou poměrů začal vývoj obracet ve prospěch buku. Pastva ustala a vrstva opadu se začala obnovovat. (Vrška a kol. 2009). Nepromíšený bukový opad je pro jedli často těžce proniknutelný a její kořínky v něm mohou zasychat (Zlatník 1976). Tento fakt by mohl být do určité míry příčinou negativního vztahu horního patra buku k jedli, který byl v této práci zaznamenán. Díky tomu, že je buk odolnější k okusu, navíc v chráněných rezervacích buk stále využívá narušené vztahy mezi predátory a býložravci. Znečištění ovzduší a podobné současné vlivy jsou tedy jen sekundární a spíše navazují na zhoršení podmínek pro jedli, započaté v minulosti (Vrška a kol. 2009).

7.4. Zjištěný susedský efekt ve vztahu k disturbanci

Zjištěný relativně silný pozitivní susedský efekt horního stromového patra a podrostu, zapadá do konceptu dynamiky (kategorie A), jak ji popsal Frelich a Reich (1999), kdy lesy s tímto efektem a zároveň s negativním disturbančně aktivačním efektem, bývají druhově stabilní v režimu málo až středně závažných disturbancí, kdy je zachován alespoň podrost nebo část horní úrovně. Na tyto události les reaguje maximálně vyšší věkovou diferenciací, ovšem druhové složení dominantních dřevin je zachováno. Při rozsáhlých disturbancích, které změní celý ekosystém, ovšem počne sukcese s rozdílným druhovým složením. Dřeviny tedy nemají schopnost se v počátečních fázích po těchto událostech s úspěchem obnovovat. To souhlasí s udržení druhové stability těchto smrko-jedle-bukových lesů, pozorované v Evropě, v rámci jejich vývoje po malých (Splechna a kol. 2005) až středně závažných disturbancích (Motta a kol. 2011).

8. Závěr

V horských smíšených lesích Slovenska v 5 a 6 LVS, byl zjištěn pozitivní sousedský efekt horního stromového patra a podrostu. Jeho síla a působení na různé kategorie se poměrně výrazně lišil od druhu dřeviny. Silný efekt s ohledem na statistickou prokazatelnost byl u jedle bělokoré a byl zhruba stejný pro všechny kategorie od 0,5 m, ovšem s vývojem její obnovy se rychle zvyšuje negativní vliv buku a kromě jeho střední úrovně začíná mít v pokročilé obnově vliv i úroveň horní. U smrku byl pozitivní sousedský efekt prokazatelný pro jeho horní úroveň a stromky od 0,5 m do 1,3 m. Nejmladší semenáčky buku se prokazatelně hůře zmlazují pod smrkem i jedlí. Buk má i však přes vyšší očekávání pozitivní efekt napříč kategoriemi slabý. Zdá se také, že celkový vliv druhového složení horního patra na bukovou obnovu rychle klesá s její výškou. Celkově se zdá být buk početně nejvyrovnanější a tedy nejméně ovlivněn horním patrem.

Fakt, že u buku nebyl prokázán výrazný pozitivní efekt, by podle mého názoru mohlo být způsobeno paradoxně jeho výraznou dominancí v zastoupení, díky němuž se vyskytoval na ploše relativně rovnoměrně. Při vyšším zastoupení jedle a smrku by se výrazněji projevilo shlukování pod svou vlastní korunou a v jejím okolí tak, jak to naznačuje test přímého vlivu koruny. Proto je třeba dalších výzkumů vztahů těchto dřevin, v lesích s vyšším zastoupením smrku a jedle, kde by se zároveň podařily určit vztahy (především u smrku), které zde vzhledem ke slabému zmlazení prokázány nebyly. Především je třeba moderními metodami objasnit vzájemné působení jedle a buku v přirozených porostech s rovnoměrnějším zastoupením. Výsledky této studie jsou v rozporu s názory ohledně jejich vzájemné prospěšnosti (Horndasche 1993 In Košulič 2010; Reininger 2000).

Sousedský efekt horního patra a podrostu, je řada biotických interakcí ovlivňujících jak obnovu, tak prostorovou distribuci dřevin a druhovou stabilitu. Není sice tak významný jako například základní stanovištní podmínky (Augustino a kol. 2002), ovšem jak ukazují výsledky, může objasňovat relativně velkou část hustoty semenáčků. Proto je zkoumání a kvantifikace tohoto jevu velice důležité, nejen pro posouzení přirozených procesů druhové a prostorové skladby, ale i pro volbu vhodných porostních směsí v pěstování lesa, zvláště při uplatnění přirozené obnovy.

9. Literatura

- AUGUSTO, Laurent; DUPOUEY, Jean-Luc; RANGER, Jacques. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 2003, 60.8: s. 823-831.
- BAIER, Roland; MEYER, Jörg; GÖTTLEIN, Axel. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research*, 2005, 126.1: s. 11-22.
- BORMANN, F. Herbert; LIKENS, E., Gene 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. New York: Springer-Verlag. In FRELICH, Lee E.; REICH, Peter B. Minireviews: neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems*, 1999, 2.2: s. 151-166.
- BROKAW, Nicholas; BUSING, Richard T. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in ecology & evolution*, 2000, 15.5: s. 183-188.
- BUSING, Richard T.; WHITE, Peter S. Species diversity and small-scale disturbance in an old-growth temperate forest: a consideration of gap partitioning concepts. *Oikos*, 1997, s. 562-568.
- DOBROWOLSKA, Dorota. Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the Jata'reserve in Poland. *Forest Ecology and Management*, 1998, 110.1: s. 237-247.
- EYRE, Francis Howlett; ZILLGITT, Walter Morrison. Partial cuttings in northern hardwoods of the Lake States. Washington (DC) In FRELICH, Lee E.; REICH, Peter B. Minireviews: neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems*, 1999, 2.2: s. 151-166.

- FRELICH, Lee E.; REICH, Peter B. Neighborhood effects, disturbance, and succession in forests of the western Great Lakes Region. *Ecoscience*, 1995, s. 148-158.
- FRELICH, E. Lee; SUGITA, Shinya; REICH, B. Peter; DAVIS, B. Margaret; FRIEDMAN, K. Steven. Neighbourhood effects in forests: implications for within-stand patch structure. *Journal of Ecology*, 1998, 86.1: s. 149-161.
- FRELICH, Lee E.; REICH, Peter B. Minireviews: neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems*, 1999, 2.2: s. 151-166.
- FRELICH, Lee E. *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests*. New York: Cambridge University Press, 2002. 266 s.
- HARMON, Mark E., et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research*, 1986, 15.133: 302 s.
- HEWITT, Nina. Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia*, 1998, 114.3: s. 432-440.
- HOLEKSA, Jan; SANIGA, Milan; SZWAGRZYKS, Jerzy; DZIEDZIC, Tomasz; FERENC, Stanisław; WODKA, Maciej. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 2006, 126.2: s. 303-313.
- HORNDASCH, M. Die Weisstanne (*Abies alba* Mill.) und ihr tragisches Schicksal im Wandel der Zeiten, 1933. In KOŠULIČ, Milan. *Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu*. Brno: FSC Česká Republika, 2010. ISBN 978-80-254-6434-2.
- HROT, Libor; VRŠKA, Tomáš. Dynamika populace jedle bělokoré v Šumavských pralesovitých rezervacích v průběhu 30 let a nástin budoucího vývoje. In NEUHÖFEROVÁ, Pavla (ed.). *Jedle bělokorá: sborník referátů*. První vydání. Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha, 2005, s. 23-42. ISBN 80-213-1396-X.

HUNZIKER, Urs; BRANG, Peter. Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 2005, 210.1: s. 67-79

KATEDRA GEOGRAFIE PŘÍRODOVĚDĚCKÉ FAKULTY UNIVERZITY PALACKÉHO V OLOMOUCI. *Slovensko: regionální geografie* [online]. Olomouc : Katedra geografie přírodovědecké fakulty PU v Olomouci, [2008] [cit. 2016-04-20]
Dostupné z WWW:

< <http://geography.upol.cz/soubory/lide/smolova/RGSR/ucebnice/mapy.html> >.

KINDLMANN, Pavel; MATĚJKA, Karel; DOLEŽAL, Petr. *Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody*. Praha: Karolinum, 2012. 322 s. ISBN: 978-80-246-2155-5.

KORPEL, Štefan. *Pralesy Slovenska*. Bratislava: Veda – Slovenská akadémia vied, 1989. 322 s. ISBN 80-224-0031-9.

KORPEL, Štefan. *Pestovanie lesa*. 1. vydání. Príroda: Bratislava, 1991. 472 s. ISBN 80-07-00428-9.

KÖSTER, Kajar, et al. Early effects after forest disturbance in decomposition of trees in two windthrown areas in East Estonia. *Balt For*, 2009b, 15: s. 143-150.

KOŠULIČ, Milan. *Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu*. Brno: FSC Česká Republika, 2010. ISBN 978-80-254-6434-2.

KUULUVAINEN, Timo. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Filand: a review. In: *Annales Zoologici Fennici. Akateeminen kirjakauppa*, 1994. s. 35-51.

MÁLIŠ, František, KOPECKÝ, Martin; PETŘÍK, PETR; VLADOVIČ, Josef; MERGANIČ, Ján; VIDA, Tomáš. Life-stage, not climate change, explains observed tree range shifts. *Global change biology*, 2016, 22, s. 1904–1914.

MOTTA, Renzo; BERRETTI Roberta; CASTAGNERI Daniele; DUKUĆ Vojislav; GARBARINO Matteo; GOVEDAR Zoran; LINGUA, Emanuele; MAUNAGA, Zoran; MELONI, Fabio. Toward a definition of the range of variability of central

- European mixed Fagus–Abies–Picea forests: the nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Canadian journal of forest research*, 2011, 41.9: s. 1871-1884.
- MUSIL, Ivan. *Lesnická dendrologie I: jehličnaté dřeviny*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 2003. 177 s. ISBN: 80-213-0992-X-2-ed.
- MORI, Akira; TAKEDA, Hiroshi. Light-related competitive effects of overstory trees on the understory conifer saplings in a subalpine forest. *Journal of Forest Research*, 2003, 8.3: s. 163-168.
- NAKASHIZUKA, Tohru. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16.4: s. 205-210.
- PETRÍK, Matej. *Mikroklima lesných typov na vulkanitoch stredného Slovenska*. Bratislava: SAV, 1971. 161 s.
- PETRÍK, Matej; Bublinec, Eduard. *Stanovistne vlastnosti lesnych spolocenstiev na mineralne bohatych horninach*. VÚLH: Bratislava, 1972. 122 s.
- PODRÁZSKÝ, Vilém; WIEWEGH, Jiří; REMEŠ, Jiří. Srovnání stavu humusových forem v mladých porostech smrku a buku na území NPR Žákova hora. *Zprávy lesnického výzkumu*. 2003, vol. 48, No. 2-3, s. 62.
- PODRÁZSKÝ, Vilém; REMEŠ, Jiří. Změny humusových forem v závislosti na druhové skladbě a způsobu hospodaření. In NEUHÖFEROVÁ, Pavla (ed.). *Jedle bělokorá: sborník referátů*. První vydání. Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha, 2005, s. 9-12. ISBN 80-213-1396-X.
- PODRÁZSKÝ, Vilém; REMEŠ, Jiří. Vliv druhové skladby lesních porostů na stav humusových forem na území ŠLP v Kostelci nad Černými lesy. *Zprávy lesnického výzkumu*. 2010, vol. 55, No. 2, s. 71-77.
- QINGHONG, Liu; HYTTEBORN, Hakan. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval Picea abies forest. *Journal of Vegetation Science*, 1991, 2.3: s. 391-402.
- REININGER, Heinrich. *Das Plenterprinzip: Grundlagen - Bestandsüberführung – Bewirtschaftungsmodelle*. Suttgart: Stocker, 2000. 238 s. ISBN 3-7020-0874-8.

- RODRÍGUEZ-CALCERRADA, Jesús; NANOS, N.; DEL REY, M., C.; U. LÓPEZ DE HEREDIA, R.; ESCRIBANO, R.; GIL, L. Small-scale variation of vegetation in a mixed forest understorey is partly controlled by the effect of overstorey composition on litter accumulation. *Journal of forest research*, 2011, 16.6: s. 473-483.
- ROTHER, Andreas. *Einfluß des Baumartenanteils auf Durchwurzelung, Wasserhaushalt, Stoffhaushalt und Zuwachsleistung eines Fichten-Buchen-Mischbestandes am Standort Högelwald*. München: Forstliche Forschungsberichte, 1997. No. 163, 189 s.
- ROONEY, Thomas P., et al. Regional variation in recruitment of hemlock seedlings and saplings in the upper Great Lakes, USA. *Ecological Applications*, 2000, 10.4: s. 1119-1132.
- ROXBURGH, Stephen H.; SHEA, Katriona; WILSON, J. Bastow. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 2004, 85.2: s. 359-371
- SANIGA, Milan; KARLOVIČ Michal. Počiatkové fázy prirodzenej obnovy buka v skupine lesných typov *Fagetum pauper* v Malých Karpatoch. *Acta Facultatis Forestalis*. Zvolen. 2009, LI, č. 1, s. 29-42. ISSN 0231-5785
- ŠIMEK, Jaroslav. *Přirozená obnova smrku*. 2. vydání. Tábor: Ministerstvo zemědělství České republiky, 1993. 55 s. ISBN 80-7084-056-0.
- ŠMILAUER, Petr. *Moderní regresní metody*. České Budějovice: Biologická fakulta JU, 2007. 168 s.
- SLAVÍKOVÁ, Jiřina. *Ekologie rostlin: celostátní vysokoškolská učebnice pro studenty přírodovědeckých fakult*. 1. vydání. Praha: SPN, 1986. 366 s.
- SPLECHTNA, Bernhard E.; GRATZER, Georg; BLACK, Bryan A. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest - A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16.5: s. 511-522.

ŠPULÁK, Ondřej. Kvalita a kvantita přirozené obnovy buku ve vztahu ke světelným podmínkám mateřského porostu. *Zprávy lesnického výzkumu*. 2009, vol. 54, no. 4, s. 248-255

SVOBODA, Miroslav; NAGEL, Tom; HAHN, Katrine; NIELSEN, Busse, Anders; ROŽENBERGAR, Dušan; DIACI, Jurij. Co nevíme o ekologii jedle bělokoré. In NEUHÖFFEROVÁ, Pavla (ed.). *Jedle bělokorá: sborník referátů*. První vydání. Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha, 2005, s. 9-12. ISBN 80-213-1396-X.

ÚRADNÍČEK, Luboš; CHMELÁŘ, Jindřich. *Dendrologie lesnická: 2. část - listnáče I (Angiospermae)*. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, 1998. 167 s. ISBN: 80-7157-169-5.

ÚRADNÍČEK, Luboš; MAĐERA, Petr; KOLIBÁČOVÁ, Soňa; KOBLÍŽEK, Jaroslav; ŠEFL, Jiří. *Dřeviny České republiky*. Písek: Matice lesnická, 2001. 344 s. ISBN 80-86271-09-9.

VRŠKA, Tomáš; ADAMA, Dušan; HROT, Libor; KOLÁŘ, Tomáš; JANÍK, David. European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians—A developmental cycle or a linear trend induced by man?. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258.4: s. 347-356.

ZLATNÍK, Alois. *Lesnická fytoecologie*. První vydání. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1978. 495 s.