

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská
Katedra ekologie lesa



Česká zemědělská
univerzita v Praze

**Produktivita bylinného patra a její prostorová
variabilita pod vlivem světelných podmínek na
experimentální ploše nepravé kmenoviny lokality
Na Pláních v NPR Karlštejn**

Bakalářská práce

Autor: Yvette Procházková
Vedoucí práce: Mgr. Tomáš Černý, Ph.D.

2021

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Yvette Procházková

Lesnictví
Lesnictví

Název práce

Produktivita bylinného patra a její prostorová variabilita pod vlivem světelných podmínek na experimentální ploše nepravé kmenoviny lokality Na Pláních v NPR Karlštejn

Název anglicky

Productivity of the herb layer and its spatial variability as influenced by light conditions on experimental plot in the false high forest in the Na Pláních locality, Karlštejn Protected Area

Cíle práce

V souvislosti se zesilováním dopadů klimatické změny na lesní ekosystémy se hledají optimální managementové postupy, které by vhodně adaptovaly lesnický sektor vůči této změně a také sladily požadavky produkční funkce, mimoprodukčních funkcí lesa a dlouhodobé udržitelnosti hospodaření. Vhodnou adaptační alternativou se jeví obnova a modifikace pařezinových forem hospodaření, zejména v sušších lesích nižších poloh (takzvané nížinné a pahorkatinné lesy). Strategickým cílem této práce je přispět k budování datové základny pro pochopení základních ekologických vztahů v těchto typech lesů, ze které budou moci vycházet formulace příslušných adaptačních opatření. Primárním cílem je test dvou pracovních hypotéz: (1) zvýšený světelný příkon do bylinného patra vede k větší intenzitě vzrůstu nadzemní biomasy bylinného podrostu v původně stinnějších místech; (2) meziroční variabilita tvorby nadzemní biomasy je vyšší ve světlejších místech porostu než ve stinnějších. Test bude založen na regresní analýze nasbíraných dat. Práce zároveň přidá nová data k již proběhlým studiím stejné problematiky v dalších experimentálních plochách rozmístěných v lesích Českého krasu.

Metodika

V rešeršní části bude zpracována přehledová literární rešerše teoretických aspektů studovaných ekologických souvislostí. Terénní část práce bude spočívat na následujících postupech:

1) V založených kruhových výzkumných plochách na experimentální ploše (N = 40) bude odebírána nadzemní zelená biomasa ve čtvercích 0,5 x 0,5 m dle zavedené metodiky, a to vždy v pěti opakováních. Biomasa bude odebrána na výšku strniště max. 5 cm do papírových pytlíků, usušena na vzduchu a nakonec v laboratoři vysušena do konstantní hmotnosti a zvážena.

2) Doplnkově budou pořízeny ve druhé polovině srpna fotografie korunového zápoje objektivem typu fisheye s rozsahem 180°, a to vždy v centrální poloze kruhové výzkumné plochy ve výšce snímací čočky 130 cm nad zemí.

3) Primární snímky budou napřed upraveny do černobílého formátu v programu GIMP a posléze budou analyzovány v programu WinSCANOPY pro kvantifikaci přímého a difuzního světla v podrostu. Zjištěna bude

rovněž relativní ozáření. Světelný tok bude statisticky vyhodnocen regresní analýzou ve vztahu k množství vytvořené biomasy a prostorové variabilitě tohoto parametru. Získané výsledky budou porovnány s dalšími studii, provedenými na toto téma studenty Katedry ekologie lesa v obdobných typech porostů.

Harmonogram zpracování:

jaro–léto 2020: rešerše literatury, sběr rostlinné biomasy a její laboratorní zpracování, pořízení hemisférických fotografií

podzim 2020: digitalizace terénních dat, konzultace k práci se specializovaným software (pracoviště KEL)

zima 2020/21: zpracování a analýza digitalizovaných dat, editace bakalářské práce, průběžné konzultace se školitelem

jaro 2021: dokončení a odevzdání bakalářské práce

Doporučený rozsah práce

Předpokládá se rozsah textu v délce 30-50 stran (řádkování 1,5; bez příloh)

Klíčová slova

teplomilné doubravy, režim světla, bylinné patro, produktivita, biomasa, dynamika, regrese dat, Český kras

Doporučené zdroje informací

- Brunet J., Falkengren-Grerup U. & Tyler G. (1997): Pattern and dynamics of the ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: importance of soil chemistry and management. – *Ecography* 20: 513–520.
- Buckley E.P. (ed.) (1992): Ecology and management of coppiced woodlands. – Chapman & Hall, London, 336 p.
- Götmark F., Paltto H., Nordén B. & Götmark E. (2005): Evaluating partial cutting in broadleaved temperate forest under strong experimental control: Short-term effects on herbaceous plants. – *Forest Ecology and Management* 214: 124–141.
- Hedwall P.-O., Brunet J., Nordin A. & Bergh J. (2013): Changes in the abundance of keystone forest floor species in response to changes of forest structure. – *Journal of Vegetation Science* 24: 296–306.
- Hofmeister J., Hošek J., Modrý M. & Roleček J. (2009): The influence of light and nutrient availability on herb layer species richness in oak-dominated forests in central Bohemia. – *Plant Ecology* 205: 57–75.
- Hradilová L. (2010): Maloškálová prostorová variabilita stanovištních faktorů v dubových lesích a její vztah k druhovému složení bylinného patra. – Ms., 48 p. [Bakal. práce; depon. in: Ústav botaniky a zoologie PŘF MU, Brno]
- Mason C.F. & MacDonald S.M. (2002): Responses of ground flora to coppice management in an English woodland – a study using permanent quadrats. – *Biodiversity and Conservation* 11: 1773–1789.
- Svenning J.-C. (2002): A review of natural vegetation openness in North-western Europe. – *Biological Conservation* 104: 133–148.
- Thomas P.A. & Packham J.R. (2007): Ecology of woodlands and forests. – Cambridge University Press, Cambridge, 528 p.
- Wernerová V. (2007): Vliv světla na druhové složení lesního podrostu na příkladu Milovického lesa. – Ms., 86 p. [Bakal. práce; depon. in: Ústav botaniky a zoologie PŘF MU, Brno]
-

Předběžný termín obhajoby

2020/21 LS – FLD

Vedoucí práce

Mgr. Tomáš Černý, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 17. 3. 2021

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 28. 3. 2021

prof. Ing. Róbert Marušák, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 16. 04. 2021

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Produktivita bylinného patra a její prostorová variabilita pod vlivem světelných podmínek na experimentální ploše nepravé kmenoviny lokality Na Pláních v NPR Karlštejn vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Tomáše Černého, Ph.D. a použila jsem jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědoma, že zveřejněním bakalářské 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 19. 4. 2021

Yvette Procházková

Poděkování

Nejvíce bych chtěla poděkovat mému velice vstřícnému a pohotovému vedoucímu Mgr. Tomáši Černému, Ph. D. za jeho ochotu, cenné odborné rady, trpělivost a především osobní čas, který mi věnoval.

Dále děkuji svému příteli a kolegyním ze školy za veškerou pomoc a podporu při psaní bakalářské práce a v průběhu celého studia.

Díky!

Abstrakt

V národní přírodní rezervaci Karlštejn v Českém krasu probíhá dlouhodobý experimentální výzkum teplomilných doubrav od roku 2013, který se zabývá převodem vysokého lesa na les střední jako jeho původní formu hospodaření. Cílem této práce je zkoumat dynamiku produktivity bylinného patra a její prostorové variability pod vlivem režimu světla na experimentální ploše nepravé kmenoviny. Za tímto účelem bylo v roce 2019 založeno 40 trvalých zkusných ploch kruhového tvaru, na kterých se na vrcholu vegetační sezóny v průběhu léta roku 2020 odebralo pět vzorků nadzemní biomasy z každé plochy. Tyto vzorky byly pak dále sušeny v laboratoři a váženy. V srpnu téhož roku byly na středovém bodu každé plochy pořízeny hemisférické fotografie korunového zápoje. Výsledné hemisférické snímky byly převedeny do černobílé podoby v programu GIMP 2. Dále se snímky zpracovávaly v programu WinSCANOPY, kde byla vypočítána hodnota přímého, difúzního a celkového záření, podíl slunečního záření nad a pod porostem a procento otevřené oblohy v korunovém zápoji. Data byla vyhodnocena regresní analýzou v programu R. Grafické výstupy byly pak zpracovány v programu STATISTICA. Regrese dat potvrdila, že světelné záření má průkazný vliv na produktivitu bylinného patra. Testování odhalilo, že nejsilnější je vliv difúzního záření a dále procento otevřené oblohy v korunovém zápoji. Na světlých místech došlo k výraznému nárůstu biomasy vlivem odtěžených ploch. Tento efekt se dá také přičíst expanzivním nitrofilním rostlinám, které měly vhodné podmínky pro silnější pokryv stanoviště. Jediným případem, ve kterém se neobjevil výraznější vztah světelného záření, byly složky prostorové variability produkce biomasy. Data ale naznačují trend, že světlejší porosty mají tuto variabilitu zvýšenou, bohužel na základě nasbíraných dat nelze tuto tendenci statisticky potvrdit. Porovnání tří zkoumaných lokalit bývalých pařezin v Českém krasu ukázalo, že v porostech nastává výrazná lokální variabilita, proto můžeme tvrdit, že porosty bývalých pařezin jsou specifické a nevykazují jednoduché a souvztažné gradienty ekologických závislostí. Do budoucna by bylo dobré rozšířit datovou základnu o více dat.

Klíčová slova: teplomilné doubravy, režim světla, bylinné patro, produktivita, biomasa, dynamika, regrese dat, Český kras

Abstract

In the Karlštejn Protected Area in the Bohemian Karst, a long-term experimental research of thermophilic oakwoods is in progress since 2013, which deals with the conversion of a high forest into a coppice-with-standards as its historically established form of management. The main aim of this work is to investigate the productivity dynamics of the herb layer and its spatial variability under the influence of light regime on the experimental plots of false high forest. For this purpose, 40 permanent circular research plots were established in 2019, on which five samples of above-ground biomass were taken from each plot at the peak of the growing season during the summer of 2020. These samples were further dried in the laboratory and weighed. In August of the same year, hemispherical photographs of crown canopies were taken at the middle point of each circular plot. The resulting hemispherical images were processed into black and white images in GIMP 2 program. Finally, the images were processed in the WinSCANOPY program, where the value of direct, diffuse and total radiation, the share of solar radiation above and under the stands and the percentage of open sky in the canopy layer were calculated. The primary data obtained were individually evaluated by regression analyses in the R program, where mixed effects models were built. Graphic outputs were processed in the STATISTICA program. Regression of the data confirmed that light radiation significantly affects the productivity of the understorey. Testing revealed that the effect of diffuse radiation is the strongest predictor and next the percentage of open sky in the crown canopy serves as a second strongest predictor. In lighter places, there was a strong significant effect on biomass due to the selected areas with the cut tree layer according to the management schedule. This effect can also be attributed to expansive plants, which experienced suitable conditions for a stronger coverage. The only case in which no significant relationship of light radiation appeared was the spatial variability of biomass production. However, a trend is indicated, which shows that the lighter stands possess greater spatial variability, unfortunately, based on the data collected, this tendency cannot be verified. A comparison of the three examined localities of former tree stump forests in the Bohemian Karst showed that there is significant local variability in the stands, so we can say that the stands of former tree stump forests are specific and do not show simple and correlative gradients of ecological dependencies. In the future, it would be necessary to expand the database with further data collected in other localities of coppices.

Key words: thermophilous oakwoods, light regime, forest herb layer, productivity, biomass, dynamics, data regression, Czech Karst

Obsah

1	ÚVOD	3
2	LITERÁRNÍ REŠERŠE	4
2.1	SVĚTLO.....	4
2.1.1	<i>Sluneční záření</i>	4
2.1.2	<i>Sluneční záření a rostlina</i>	5
2.1.2.1	Světlo jako vývojový signál.....	7
2.2	BIOMASA BYLINNÉHO PATRA.....	8
2.2.1	<i>Primární produkce</i>	8
2.2.1.1	Postupy stanovení množství sušiny	11
2.3	HOSPODÁŘSKÉ TVARY LESA	12
2.3.1	<i>Nízký les – výmladkový, pařezina</i>	12
2.3.2	<i>Střední les – sdružený, kmenovina</i>	16
2.4	CHKO ČESKÝ KRAS.....	19
2.4.1	<i>NPR Karlštejn</i>	20
2.4.1.1	Vegetační poměry.....	20
2.4.1.2	Ochrana přírody	21
2.4.1.3	Lesní hospodářství.....	21
2.4.1.4	Ohrožení lesů suchem.....	24
3	METODIKA	25
3.1	ZKUSNÉ PLOCHY	25
3.1.1	<i>Vymezení a založení zkusných ploch</i>	25
3.1.2	<i>Odběr biomasy</i>	27
3.1.3	<i>Zpracování biomasy</i>	28
3.2	HEMISFÉRICKÉ SNÍMKY.....	28
3.2.1	<i>Pořízení fotografií korunového zápoje</i>	28
3.2.2	<i>Zpracování černobílých snímků</i>	29
3.2.3	<i>Analýza světelných podmínek</i>	31
3.3	STATISTICKÉ VYHODNOCENÍ DAT	33
4	VÝSLEDKY	35
5	DISKUSE	40
5.1	VLIV SVĚTLA NA PRODUKTIVITU BYLINNÉHO PATRA	40
5.2	VLIV SVĚTLA NA VARIABILITU PRODUKCE BIOMASY	42
6	ZÁVĚR	44
7	SEZNAM LITERATURY A POUŽITÝCH ZDROJŮ	45
8	SEZNAM PŘÍLOH	49
9	PŘÍLOHY	50

Seznam obrázků:

Obrázek 1: Mapa jednotlivých zkusných ploch	26
Obrázek 2: Označení stromů a umístění geodetických bodů	26
Obrázek 3: Schéma odběru biomasy	27
Obrázek 4: Hemisférický snímek korunového zápoje z plochy č. 1	29
Obrázek 5: Převedení hemisférického snímku plochy č. 1 do černobílé podoby	30
Obrázek 6: Dialogové okno vegetační doby	31
Obrázek 7: Dialogové okno s údaji o fotografii	32
Obrázek 8: Výsledek světelné analýzy	32

Seznam tabulek:

Tabulka 1: Význam zkratk proměnných z grafických výstupů a analýz	35
Tabulka 2: Přehled rozsahů hodnot sledovaných nezávislých a závislých proměnných ...	35
Tabulka 3: Přehled závislosti dvojic proměnných za rok 2020	36
Tabulka 4: Lineární srovnání extremity prostředí porovnávaných lokalit a souvztažnost s dosaženými výsledky regresních modelů závislosti prostorové variability produktivity biomasy na světelných podmínkách	43

Seznam grafů:

Graf 1: Závislost hodnot přímého a difúzního záření	37
Graf 2: Závislost průměrné produktivity biomasy na míře relativní ozáření	38
Graf 3: Závislost hodnot procenta otevřené oblohy a podílu slunečního záření	38
Graf 4: Závislost koeficientu variability na relativní míře ozáření	39

1 Úvod

Zkoumaná lokalita Na Pláních, která spadá pod Národní přírodní rezervaci Karlštejn, spolu s referenčními lokalitami Na Voskopě (PR Na Voskopě) a Za Lípou (NPR Koda) v CHKO Českého krasu, je relativně nově od roku 2019 součástí dlouhodobého projektu, který probíhá a je prováděn pracovníky a studenty pod záštitou Katedry ekologie lesa na Fakultě lesnické a dřevařské České zemědělské univerzity v Praze. Jedná se o dlouhodobý výzkum, který řeší dopady klimatických změn na lesní ekosystémy a snaží se sledovat dopady alternativního hospodaření na ekosystémy lesů nižších poloh formou tradičního pařezového hospodaření, které je pro tyto oblasti historicky autentické.

Od konce 19. století začal vznikat trend, kdy se lesy nízké a střední postupně převáděly na produktivnější kulturní les vysoký z hlediska jakosti dřevní hmoty. Což mělo za následek snižování biodiverzity, změnu mikroklimatu a redukce až vymizení druhů rostlin a živočichů, které byli na tyto světlé lesy vázány.

Dříve byla příroda sama schopná vytvářet přirozené podmínky a disturbanci. Například pomocí pastvy velkých kopytníků v lesních komplexech, záplavami, ohněm. Dříve tomu tak bylo i v Českém krasu, protože dnešní lesy byly prvotně využívány hlavně pro zdroj palivového dříví, kdy se pomístně nechávaly v porostech samostatné výstavky pro potřebu stavebního dříví. Obnovou a navrácením se k původnímu typu hospodaření, a naopak odvrácením od relativně nové formy vysokého lesa zpět k lesům nízkým a středním, vzniká nová možnost zkoumat vliv hospodaření na živočišné a rostlinné druhy a jejich biodiverzitu.

Má práce se zabývá rozšířením datové základny o nasbíraná data ze 40 založených trvalých zkusných ploch, které pomohou pochopit ekologické vztahy a souvislosti pro další opatření. Hospodářství nízkých lesů vytváří celkově světlejší porosty než hospodářství vysokých lesů, a proto nízké lesy hostí vyšší diverzitu bylin a hmyzu než vysoké hospodářské lesy. Primárně hodnotím změny světelných podmínek a jejich dopad na produktivitu bylinného patra a její variabilitu ve vytýčeném experimentálním porostu nepravé kmenoviny v lokalitě Na Pláních na katastru obce Srbsko. Pro výzkum je nutné nasbírat vzorky biomasy bylinného patra, pořídit hemisférické snímky korunového zápoje a na tomto základě vytvořit statistické analýzy, které ověří vliv světelného záření na produktivitu a prostorovou variabilitu podrostu. Výsledky by měly otestovat dvě pracovní hypotézy, a sice jestli zvýšený příkon světla do bylinného patra vede k větší intenzitě vzrůstu nadzemní biomasy a rovněž variabilitu tvorby nadzemní biomasy v bylinném patře.

2 Literární rešerše

2.1 Světlo

Vzhledem k tomu, že fotoreceptory (senzory světla) byly objeveny vlastně skoro u všech organismů, včetně bakterií, můžeme říct, že světlo je patrně nejvýznamnější zdroj informací pro naprostou většinu organismů (TOMÁŠKOVÁ a KUBÁSEK 2017).

2.1.1 Sluneční záření

Sluneční záření je ojedinělý zdroj energie, který využívají zelené rostliny při metabolismu. Dále je to kontinuální zdroj, obsahující různé vlnové délky ve svém spektru. Fotosyntetický aparát však dokáže využít energii jen v omezeném pásmu tohoto spektra. Pro rostliny je podstatné záření o vlnovém rozsahu 380–710 nm, tehdy mohou pigmenty chlorofylu v rostlině fotosynteticky fixovat uhlík (fotosynteticky aktivní záření – PAR) (BEGON et al. 1997).

Pokud studujeme přenos energie ekosystémem, je nutno záření a jeho energetický vstup kvantitativně určit. Živé rostliny jsou primárními spotřebiteli energie, kteří tuto zářivou energii přeměňují v energii chemické vazby v procesu fotosyntézy. Znalost procesu příjmu zářivé energie rostlinami je důležitým aspektem při studiu dynamiky ekosystému. Závisí na ní existence dalších složek ekosystému: heterotrofních organismů, které spotřebovávají energii nashromážděnou primárními producenty – rostlinami (DYKYJOVÁ 1989).

Většina slunečního záření spadá do spektrálního rozsahu 300–3000 nm, přičemž maximum energie připadá na vlnovou délku 480 nm. Množství záření, které dopadne za jednotku času na jednotkovou plochu orientovanou kolmo na směr slunečních paprsků a umístěnou vně atmosféry Země je $1\,360\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ (tzv. solární konstanta). Na zemský povrch pak dopadá necelá polovina tohoto množství. Zbytek záření je pohlcen atmosférou, rozptýlen nebo odražen. Část záření pohlcené atmosférou je znovu vyzařována ve formě dlouhovlnného záření. Povrch Země část dopadnuvšího záření odraží zpět. Podíl odraženého záření k dopadnuvšímu se nazývá albedo. Další část záření dopadajícího na zemský povrch je vyzařována jakožto dlouhovlnné záření. Globální záření je souhrnem krátkovlnného záření přímého a rozptýleného atmosférou vůči Zemi (tzv. difúzní záření oblohy) a je základní veličinou, která je standardně měřena pro potřeby ekologického výzkumu (DYKYJOVÁ 1989).

Téměř pro všechny procesy na povrchu Země a v atmosféře představuje zdroj energie sluneční záření. Záření, které dopadá na zemský povrch pak můžeme dělit na několik hlavních složek: hlavně na přímé a difúzní záření, to je doplněno o záření odražené a o tepelné vyzařování (MORAVEC a kol., 1994).

Délka slunečního svitu je přibližnou charakteristikou denního režimu záření. Poměr reálné a možné délky slunečního svitu určuje mimo jiné množství a druh oblačnosti. Při výpočtu difúzního záření oblohy nebo i při výpočtu množství dlouhovlnného záření vyzařovaného oblohou bývá tento poměr důležitým parametrem. Vzhledem k tomu, že difúzní záření oblohy má jiné spektrální složení a jiný způsob extinkce v porostech než přímé sluneční záření, je potřeba v některých případech rozlišovat mezi těmito dvěma složkami globálního záření (DYKYJOVÁ 1989).

2.1.2 Sluneční záření a rostlina

Schopnost živých soustav vytvářet organické látky z látek anorganických vychází z předpokladu toku energie a koloběhu látek (biologických cyklů). V tom spočívá základní význam nejdůležitější funkční složky ekosystémů – primárních producentů. Na jejich životní aktivitě závisí všechny ostatní druhy a skupiny organismů. Dominantním způsobem získávání energie je dnes využívání energie slunečního záření. Tímto procesem vzniká organická hmota jako specifická hmota vytvářející živé soustavy. Tato hmota se v ekosystémech hromadí, akumuluje, a to až do určité míry dané vnějšími podmínkami, kdy se utváří rovnováha mezi akumulací a degradací organické hmoty (SLAVÍKOVÁ 1986, SUCHOMEL et al. 2015).

Rostliny jsou ke stanovišti připoutané (sedentární) organismy. Za svůj život jsou vystaveny významnému působení fyzikálních faktorů prostředí, před kterými nemohou „utéci“, a které mnohdy dosahují stresující úrovně. Rostlina musí být schopna adekvátně reagovat na měnící se prostředí, pokud má přežít. Asimilační orgány rostou za světlem, kořeny ve směru zemské tíže a ve směru gradientu dostupnosti vody a živin. Environmentální signály tak rostlinu informují o aktuálních podmínkách, na které růstově, vývojově a fyziologicky reaguje. Délka trvání dne se pro dané místo na Zemi mění během roku naprosto pravidelně a rostliny ji využívají jako „biologický kalendář“, který je rozhodující pro správné načasování kvetení a tvorbu plodů. Vnější prostředí ovlivňuje

vnitřní prostředí rostliny přímo i nepřímo. Příkladem přímého ovlivnění může být energie slunečního záření, které ohřívá list (TOMÁŠKOVÁ a KUBÁSEK 2017).

Světlo je často nejvíce omezujícím zdrojem v lesích mírného klimatického pásma (AXMANOVÁ et al. 2011). Energie záření přichází k rostlině jako tok slunečního záření buď přímo, anebo poté, co bylo rozptýleno v atmosféře, odrazilo se, nebo bylo propuštěno jinými objekty. Relativní množství přímého a rozptýleného záření, které dopadá na list vystavený jeho působení, závisí na množství prachu ve vzduchu, a zejména na tloušťce vzduchové vrstvy, která je mezi sluncem a rostlinou. Není-li záření rostlinou zachyceno a vázáno v okamžiku, kdy dopadá na list, pak je nenávratně ztraceno (BEGON et al. 1997).

Rostliny jsou autotrofní organizmy – energie fotonů ve viditelné oblasti (zjednodušeně světla) pro ně představuje zdroj energie, který využívají v procesu fotosyntézy. Světlo ovlivňuje růst, rozmnožování a kompetiční schopnosti rostlin. Rostlina ovšem mnoha způsoby reaguje i na záření nižší intenzity, než záření, které vyvolává měřitelnou fotosyntézu. V mnoha případech tedy nejde o „energetické využití“ fotonů, nýbrž o velmi citlivé sensorické vnímání – podobně jako v sítnici našich očí. Důležité jsou: 1) intenzita světla (hustota toku fotonů), 2) kvalita světla (spektrální složení) a 3) délka trvání „světelné části dne“ (fotoperioda) (TOMÁŠKOVÁ a KUBÁSEK 2017).

V přírodě se dostupnost a kvalita světla dramaticky mění a změny jsou částečně předvídatelné. Rostliny během evoluce tedy získaly schopnost využívat záření jako zásadní strategický signál. Jsou schopné vnímat například spektrální změny procházejícího světla, a tak poznat přítomnost rostlinných konkurentů na stanovišti. Vnímání by však rostlině samo užitečné nebylo. Rostlina na přítomnost konkurenta „takticky“ a dokonce v předstihu reaguje. Protože světlo a tma se střídají na Zemi s periodou 24 h, slouží světlo současně k seřizování biologických hodin rostlin. Mnohé rostliny skládají listy v noci a rozprostírají je během dne. Jedná se o elegantní důkaz propojení sensorů světla s biologickými hodinami (TOMÁŠKOVÁ a KUBÁSEK 2017).

V této souvislosti může být zásadní např. role světla jako zdroje využívaného rostlinami. V produktivních prostředích jako jsou např. lesní ekosystémy (zejména tropické lesy), které jsou bohatě zásobovány světlem, se světlo odráží a rozptyluje hluboko do vegetace. Je zde nejen vysoký příkon světla, ale i dlouhý a postupný gradient světelné intenzity (začínající velmi vysokými intenzitami), a patrně také široké spektrum vlnových délek. Zdá se tedy, že vysoký přísun podporuje vznik velkého množství různých světelných

režimů, umožňuje větší specializaci, a tím vyšší druhové bohatství. Rozměrově největší druhy, které rostou od přízemní vrstvy až po horní hranici kruhového zápoje, musí tak být schopny využívat světlo při velkém rozsahu různých intenzit (SUCHOMEL et al. 2015)

V lesních podrostech je světlo obecně omezujícím zdrojem a je pravděpodobně také nejdůležitějším faktorem pro obnovu. Navíc, manipulací dostupnosti podrostního světla, např. selektivním (výběrovým) kácením, můžeme klíčově stimulovat přirozenou obnovu. Obecně se dá říct, že vzrůstající dostupnost světla bude mít pozitivní vliv na podrost, sazenice a jejich růst (DE LOMBAERDE et al. 2020).

2.1.2.1 Světlo jako vývojový signál

Cyklus střídání dne a noci provází rostlinu prakticky celý život. Dlouhodobá absence světla informuje rostlinu o nedostatku základního zdroje pro fotosyntézu a je tak často signálem „ke spánku“ – dormanci, ale také pro únikovou reakci. Vystoupení z dormance, tedy jakési metabolické probuzení, je spouštěno řadou stimulů prostředí. Vhodné podmínky pro růst mohou být také předvídaný s předstihem díky schopnosti rostlin vnímat čas, neboť mnohé procesy v přírodě jsou zákonité a opakující se. Světlo může mít funkci primárního stimulu – například již velmi nízká intenzita červeného světla vede ke klíčení některých semen. Klíčící rostlina může růst nějaký čas v úplné tmě. Rostlina jako součást společenstva musí také přizpůsobovat svůj růst strategii konkurentů, a i zde představuje světlo důležitý signál. Například poměr záření *Red/Far Red* přináší informaci o zastínění konkurujícími druhy rostlin a délka dne pak informaci o roční době, která umožňuje rostlinám načasovat kvetení, které povede k co nejúspěšnější reprodukci (TOMÁŠKOVÁ a KUBÁSEK 2017).

Světlo určitých vlnových délek – fotosynteticky aktivní záření *PAR* – je pro rostliny primárním zdrojem. Ovšem i mimo tento rozsah vlnových délek, kdy energetickým zdrojem není, může mít světlo hluboký vliv na růst rostliny (BEGON et al. 1997). Ve skutečnosti listy většinou žijí v prostředí, kde se mění režim záření v průběhu dne i roku, a také v sousedství jiných listů, které pozměňují kvantitu i kvalitu pronikajícího záření. To je dokladem pro dvě zásadní vlastnosti všech zdrojů: jejich dostupnost se může měnit jak pravidelně, tak nepravidelně. Způsob, jímž organismus nebo jen jeho některý orgán reaguje na pravidelný (tedy očekávaný) přísun zdroje, se projevuje v jeho současné fyziologii, ale je determinantem i jeho předchozího vývoje (BEGON et al. 1997).

2.2 Biomasa bylinného patra

Biomasa je hmotnost sušiny živých organismů v daném čase na určité jednotce zemského povrchu – tedy na jednotce plochy, půdy, dna či vodní hladiny. V rostlinné ekologii bývají do pojmu biomasa zahrnovány všechny živé i neživé části rostlin, spolu s opadem i stařinou. Na základě tohoto pojetí můžeme rozlišovat jednoznačné termíny fyto-biomasa (živé části) a fyto-nekromasa (neživé části). Rostlinou biomasu lze zajišťovat vcelku (porost) nebo zvlášť (podle druhů, orgánů apod.). Biomasu vyjadřujeme: v jednotkách sušiny, v jednotkách bezpopelné organické hmoty, množství uhlíku, množství přijatého CO₂, množství vydaného CO₂ či obsahem vázané energie. V přepočtu 1 g sušiny biomasy je roven v průměru 1 g organické hmoty včetně popelovin, 0,4 g uhlíku, 1,5 g přijatého CO₂, 1,07 g vydaného O₂, a 17,6 KJ energie (DYKYJOVÁ 1989).

V ekosystémech se objevují organické látky rovněž ve formě odumřelých organismů a jejich částí, tj. je v nich akumulováno určité množství nekromasy. Ta zpětně podléhá degradaci na anorganické látky – oxid uhličitý, vodu, další minerální látky. V procesu degradace se mohou zejména činností mikroorganismů vytvářet specifické organické látky, tj. půdní humus a půdní organická hmota. Biomasa rostlin je specificky označována jako fyto-masa, biomasa pouze dřevin jako dendromasa. Je vylišována biomasa jednotlivých funkčních složek ekosystémů (rostlin, konzumentů apod.), pater (dřevin, keřového patra, bylinného patra atd.) či částí rostlinných těl (kmenů, větví, listí, kořenů apod.). Biomasu vztahujeme nejčastěji k jednotce plochy, v lesních ekosystémech nejčastěji v kg·ha⁻¹ nebo v t·ha⁻¹. Většinou se pojem biomasa používá pro celkovou organickou hmotu v ekosystému, tedy jako suma biomasy v užším slova smyslu a nekromasy (SLAVÍKOVÁ 1986).

2.2.1 Primární produkce

Jako primární produkci označujeme vytvořené množství sušiny (nadzemní i podzemní) porostů, rostliny nebo její části za jisté časové období (den, týden, rok), vztažené na jednotku plochy porostu (případně dna nebo vodní hladiny). Dělí se na hrubou (*brutto*) a čistou (*netto*) primární produkci (DYKYJOVÁ 1989).

Jako primární produkci tedy můžeme označit množství organické hmoty vytvořené za časovou jednotku. Vztahovat ji můžeme k různým veličinám: k ploše zaujímané ekosystémem, k jednotlivým prostorovým složkám ekosystémů (patra, vrstvy), k jedné

rostlině, k jednotce plochy nebo hmotnosti asimilačního aparátu. V zásadě rozlišujeme hrubou primární produkci (*Gross Primary Production, PPG*) a čistou primární produkci (*Net Primary Production, PPN*). Stejně jako biomasu můžeme i produkci vyjadřovat nejen v hmotnosti sušiny (organické hmoty), ale též jako poutaný uhlík, oxid uhličitý, vydaný kyslík nebo vázanou energii (např. spalné teplo) (SUCHOMEL et al. 2015).

Výzkum globálních změn v lesích mírného podnebí je převážně zaměřen na stromové patro, zatímco dopady klimatických změn na bylinné patro jsou řešeny méně, i když se počet studií během minulých desetiletí zvýšil. Také zaměření obou linií výzkumu se značně liší. Zatímco výzkum stromového patra se převážně zaměřuje na funkční reakce (např. globální změna ovlivňující produktivitu stromového patra), výzkum bylinného patra se převážně zaměřuje na odpovědi po biologické rozmanitosti, motivován faktem, že bylinné patro do podstatné míry určuje rozmanitost všech cévnatých rostlin v lesích mírného podnebí. I když okrajový příspěvek podrostu k celkové biomase může ospravedlnit větší zájem o celkovou zásobu, pokud jde o fungování ekosystému jako celku, je stále více a více důkazů k dispozici, že podrost může také hrát důležitou funkční roli. Podrost může například změnit rychlost regenerace a růstu stromů v důsledku konkurence stromů o vodu, živiny a světlo. Podrost může také podmiňovat strukturu nadzemních a podzemních potravinových řetězců, tedy slouží jako zdroj potravy pro různé skupiny druhů. Dále ovlivňuje procesy cyklení živin a může zadržovat velkou část podpovrchové vody. Důležitost všech těchto účinků společně závisí na biomase bylinného patra a jejím druhovém složení. Biomasa je však obecně považována za nejdůležitější indikátor fungování podrostu, zvláště při zvažování role podrostu v retenci vody a v koloběhu živin a je také zdrojem potravy řady fytofágů. Pominout nelze ani vliv biomasy na intenzitu přirozené obnovy druhů dřevin (LANDUYT et al. 2019).

Výzkum vlivů globálních změn v bylinném patře lesů mírného podnebí ukázal, že společenstva podrostu, charakterizovaná z hlediska druhové bohatosti nebo funkce, jsou citlivá na velké množství faktorů nesených globálními změnami. Většina z těchto odpovědí je však závislá na kontextu. To, zda bylinné patro reaguje na konkrétní proměnnou globální změny nebo ne, často závisí na místních podmínkách lokality, které jsou definovány mezipatrem a půdou. Kromě těchto kontextových závislostí je vcelku známo málo o reakcích podrostu, pokud jde o zásoby biomasy a živin. Celkově jsou mechanismy, které stojí za těmito efekty globálních změn (včetně interakcí a závislostí kontextu), stále nedostatečně

pochopeňy, což ztěžuje předvídání budoucích reakcí, může vést k podhodnocování globálních změn nebo k nevhodným formulacím konkrétních opatření ke zmírnění dopadů globálních změn nejen na lesní ekosystém (LANDUYT et al. 2019).

Studie o fungování lesního ekosystému se obecně zaměřují na stromy a jejich funkční vlastnosti, přičemž ignorují podrost, byliny, trávy, kapradiny, zakrslé keře, mechy a semenáčky. I přes svůj malý vzrůst mohou rostliny podrostu hrát důležitou funkční roli, zejména v otevřených lesích, kde je produktivita stromového patra spíše nižší. V takových lesích může podrost poskytnout až 41 % ročního opadu. Rostliny bylinného patra jsou proto důležité v roli prevence předcházení unikání živin. Zejména na jaře, kdy jsou stromy v dormanci a samy o sobě nemohou uvolňovat živiny, mohou podrostové rostliny působit jako dočasný rezervoár, který brání vyplavování živin. Znalosti o tom, jak se koloběh živin a uhlíku (tj. roční přísun uhlíku a živin do půdy z umírajícího rostlinného materiálu) v bylinném patře liší, budou zásadní pro kvantifikaci možných kompromisů nebo synergií mezi stromovým a bylinným patrem a je žádoucí tyto vztahy zohlednit pro optimalizaci fungování lesního ekosystému (LANDUYT et al. 2020).

Za prvé, stromové patro kontroluje tvorbu biomasy podrostu a akumulaci živin prostřednictvím regulace dostupnosti světla, což je omezující zdroj pro zisk uhlíku pro bylinné patro v období olistění. Dostupnost světla v lesním patře je dána hlavně: 1) architektonickými atributy stromu, jako je bazální plocha, struktura koruny a index listové plochy *LAI*, 2) morfologickými atributy listu, jako je specifická listová plocha a velikost listu a 3) listovou fenologií, která závisí na druhovém složení stromů, věkové struktuře a hustotě zápoje. Zatímco první dva faktory určují dostupnost světla během vegetačního období stromového patra, třetí faktor určuje variabilitu dostupnosti světla v průběhu roku. Například stálezelené druhy stromů poskytují po celý rok stabilnější světelné podmínky (LANDUYT et al. 2020).

Stromové patro může dodatečně ovlivnit podrost prostřednictvím svého otisku na půdě. Opad podrostu s nízkým poměrem uhlíku k dusíku může výrazně urychlit rozklad a může tedy určovat dostupnost půdních živin a podmínky růstu, jako je pH půdy, toxicita hliníku a tloušťka vrstvy opadu. Podobně jako v případě světla ovlivní přítomnost vždyzelených druhů v porostu meziroční dynamiku opadu a půdních živin. Vždyzelené rostliny ztrácejí své listy (a tedy i živiny) pomaleji, na rozdíl od koncentrovaného uvolňování živin opadavými druhy stromů mírného pásma. Vždyzelené druhy stromů navíc často mají

nižší specifickou listovou plochu a nižší obsah dusíku na jednotku listové hmoty, což vede k rozdílům v cyklování makroživin, jako je dusík a fosfor (LANDUYT et al. 2020).

Vedle výše popsáných efektů taxonomické identity dřevin mohou při určování struktury a složení podrostu hrát důležitou roli také efekty biologické rozmanitosti. Podle hypotézy o heterogenitě prostředí mísení druhů stromů v porostu indukuje nerovnoměrnou distribuci podmínek prostředí. Jinými slovy, více druhů rostlin v bylinném patře může najít optimální podmínky růstu ve smíšeném lesním porostu, což může mít za následek vyšší podrostovou biomasu ve srovnání s monokulturami. Kromě toho Gartner a Cardon (2004) prokázali, že směs hrabanky s listím produkované porosty s vysokou druhovou rozmanitostí se často rozkládají rychleji, což vede k tvorbě humusu typu mull, který může zvýšit produkci biomasy a celkový obsah živin v bylinném patře. Stručně řečeno, předchozí studie již ukázaly, že strukturu a složení podrostu může ovlivnit řada charakteristik stromového patra. Studie zaměřené na podrostovou biomasu a její obsah živin jsou však stále vzácné a například schází vyhodnocení individuálního významu těchto faktorů stromového patra napříč řadou lesních typů (LANDUYT et al. 2020).

2.2.1.1 Postupy stanovení množství sušiny

Vysušením čerstvých rostlin po odběru vzniká sušina organické hmoty, zkráceně sušina. Vysoušení je nejlépe provádět v elektricky vyhřívané sušárně s nucenou cirkulací vzduchu. Při nastavení teploty sušení 105 °C získáme absolutní sušina; v produkční ekologii je doporučováno používání teploty 85 °C, při níž ještě nedochází k rozpadu nestabilních substancí a materiál je možno dále používat k chemickým analýzám. Hodnoty suché biomasy vysušené na vzduchu se nedoporučuje uvádět, obsah vody se zde pohybuje až kolem 20 %. Je však možno tento způsob použít jako předsušení a v laboratoři poté biomasu dosušit. Množství sušiny se obvykle vyjadřuje jednotkami $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ nebo $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$, přímý přepočet výnosu na 1 ha z konkrétních měření na plochách malého měřítka (typicky 1 m^2) je ovšem zatížen velkou chybou (DYKYJOVÁ 1989).

2.3 Hospodářské tvary lesa

2.3.1 Nízký les – výmladkový, pařezina

Výmladkový les je tvar lesa, který vzniká z pařezových nebo kořenových výmladků předchozího vytěženého porostu, který se dále pak sám obnovuje. Obvykle se tento postup opakuje několikrát. Zároveň je to užitečná možnost k obnově vhodných listnatých stromů v krátkých časových intervalech (méně než 30 let). Tento způsob byl široce využíván v nízkých lesích po několik století. Od 12. století byly výmladkové lesy spolehlivě zdokumentovány a je zřejmé, že do doby před zhruba 150 lety to byla hojně využívaná metoda hospodaření. Výmladkový les se po staletí uplatňoval jako způsob hospodaření v nížinách a zdejší lesy jsou proto dnes považovány za cenné v rámci ochrany přírody a krajiny (BUCKLEY 1992).

Tradiční (dlouhodobé) lesní hospodářství se dělí na dva způsoby: výmladkový a pastevní les. Tyto způsoby poskytovaly světlejší prostředí v porovnání s tím, co poskytuje moderní způsob hospodaření vysokého lesa. Výmladkový les je primárně zaměřen na intenzivní produkci palivového dříví, zároveň má i krátkou dobu obmýtí, tudíž představuje mozaiku postupných fází dorůstání. Původně šlo tedy o různě světlá prostředí – od úplně otevřeného po silně zastíněné. Každé místo ve výmladkovém lese prochází střídáním světelných extrémů v krátké době. Doba obmýtí pařezin přitom nepřesahovala až do 19. století v průměru 15–20 let (HÉDL 2011).

Nízký les, i přesto že je do značné míry podobný přirozenému stromovému zápoji, postrádá několik rysů, které mohou diverzifikovat bylinné patro neobhospodařovaných lesních porostů, zejména tvorbou prohlubní, kup a akumulací mrtvého dřeva. Zvýšená pravidelnost a stabilita, které nízký les vytváří ve struktuře, složení a narušování lesního porostu může limitovat rozsah příležitostí pro rozvoj bylinného patra v místě a čase. Avšak v případě nízkého lesa, čím větší je frekvence narušení korunového zápoje, tím více se vykompenzují negativní faktory nárůstem diverzity. Z počátku jsou mladé stromky malé, samostatné a mají malý vliv na stanoviště. Jak postupně rostou, jejich individuální koruny se dotýkají a začnou tvořit uzavřený korunový zápoj. Zelené koruny rostou vzhůru a spodní větve odumírají. První probírka iniciuje fázi, během níž jsou přechodné mezery uzavřeny rychlým růstem sousedních stromů (BUCKLEY 1992).

Zvýšení dostupnosti světla otevřením stromového patra je klíčovým nástrojem ke stimulaci přirozené obnovy stromů. Lesní semenáčky jsou také ovlivněny komplexitou mnoha faktorů klimatických změn a bylinnou vegetací (DE LOMBAERDE et al. 2020).

Odezva bylinného patra na mezery ve stromovém patře jakéhokoliv druhu je určena komplexní interakcí enviromentálních, fyziologických a časových faktorů. Existuje mnoho mechanismů, díky kterým přirozené mezery ve stromovém patře mohou působit na zvýšení biodiverzity bylinného patra. Environmentální uvolnění (neboli určitá relaxace stresových faktorů) je bezpochyby procesem, který vytváří příznivější podmínky pro klíčení a růst rostlin. Při delší době trvání uzavřeného korunového zápoje, který se objevuje u neobhospodařovaných lesních porostů, narušení tohoto zápoje může hrát klíčovou roli v zachování bylinné rozmanitosti (BUCKLEY 1992). Výmladkový les také může podporovat vyšší biodiverzitu tím, že organismy jsou zapojeny do lesního ekosystému, což zahrnuje i druhy živočichů, které žijí v mrtvém dřevě (ŠÁLEK et al. 2014).

Všechny výmladkové lesy mají jednu věc společnou – jsou opakovaně káceny v očekávání, že takovéto porosty se samy obnoví. Ať už je tato obnova důsledkem pařezových nebo kořenových výmladků. Pointa zůstává ve faktu, že se nové stromové patro tvoří rychle a z hlavní části vegetativně ze starého dřeva bez nákladnějších hospodářských zásahů. Tento proces je prakticky neomezeně opakovatelný, pokud se při rotaci těžby pohlíží také na zajištění určitého malého podílu generativní obnovy (BUCKLEY 1992).

Platí, že i pokud byl v minulosti les v nízkých nadmořských výškách vcelku zapojený, stromy propouštěly svými korunami dostatek světla. Původně zde totiž převažovaly víceméně přirozené doubravy, které poskytují pro další rostliny relativní dostatek světla díky biologicky dané světlomilnosti dubového zápoje. Koncept potenciální vegetace vychází z ekologické úvahy, dle které jsou v nejteplejších a nejsušších územích ČR rekonstruovány různé typy doubrav. Podobně klasifikační systémy lesnické typologie považují za přirozeně „dubové“ nejnižše položené oblasti ČR. Později do lesů sice přibyly stín tolerantní dřeviny, hlavně habr a buk, které se přirozeně ovšem neuplatňovaly natolik, aby narušily ekologicky podmíněnou dominanci dubu (HÉDL 2011).

Nejvíce výmladků a nejsilnější výmladky pařezů jsou obvykle tvořeny u mladých stromů. Výmladnost klesá se vzrůstajícím věkem stromu. Výmladnosti ubývá zároveň se snižujícím se výškovým přírůstem dřeviny zhruba kolem 40 let věku. Velmi dlouhé trvání schopnosti tvořit výmladky mají duby, dlouhé trvání této schopnosti nalezneme např. u

habru, lip a vrb, střední trvání vykazují javor babyka, olše lepkavá, jeřáb ptačí a topoly. Naopak velmi krátkým trváním schopnosti tvořit výmladky jsou charakteristické buk lesní, jasan ztepilý, javor mlč a klen, olše šedá a bříza (SVOBODA 1952).

Sezonní rozdělení dostupnosti světla bylo dříve v lesích jiné. V prvních letech po smýcení je ve výmladkovém lese nejvíce světla v letní sezóně, po zatažení nadrostu se maximum fotosynteticky aktivní radiace posunuje do jara, než se stromy olistí. Sezonní cyklické rozdíly v dostupnosti světla jsou prostorově odlišné. Zastoupení druhů obzvláště dle jejich reprodukčních strategií je tímto faktem zásadně ovlivněno. Některé kvetou na jaře, jiné v létě, některé jsou světlomilné, jiné stínomilné. Jejich možné kombinace byly tedy s převody výmladkového lesa na déletrvající vysoké porosty velmi omezeny (HÉDL 2011).

Pochopení, jak budoucí klimatické změny budou ovlivňovat bylinné patro, je klíčem v rozhodování o dlouhodobou udržitelnost pestré lesní biodiverzity a její časové dynamiky. Na produktivitu bylinného patra do značné míry závisí procesy v koloběhu živin a uhlíku, intenzita evapotranspirace a rovněž přirozená obnova stromů (DEPAUW et al. 2019).

Bylinné patro se může chovat jako filtr pro přirozené zmlazení díky kompetici primárně o světlo, ale také o půdní zdroje. Zároveň může významně redukovat možnosti přirozené obnovy (DE LOMBAERDE et al. 2020).

Na mnoha místech v Evropě je již spolehlivě prokázáno, že obnova tradičních forem lesnictví bude mít pozitivní efekt na biodiverzitu lesů nížin a teplých pahorkatin. Napomůže i k udržení řady regionálně vymírajících druhů. Mělo by se začít opět pařezinově hospodařit zejména tam, kde ještě nacházíme pozůstatky bývalých pařezin a pastevních lesů. Což nastává pravděpodobně hlavně v rezervacích, kde se tyto lesy zachovaly hlavně díky faktu, že výmladkové hospodaření pokračovalo přibližně do doby, kdyby byly rezervace vyhlášeny kvůli mimořádné druhové bohatosti světlých porostů, a poté se již do těchto míst lesnický bohužel nezasahovalo. Typickou pařezinu lze ale nalézt dnes již poměrně vzácně. Takovéto lesy můžeme rozpoznat dle několika hlavních strukturních znaků. Pokud stromy nevyrůstají přímo v polykormonech, lze podle deformací bazální části kmene (výskyt specifických ztlustlin) usuzovat, že dříve takto rostly. Převod pařezin na les vysoký probíhal tzv. jednocením kmenů, kdy byl z celého polykormonu postupnými zásahy ponechán jediný kmen. Tímto vznikaly nepravé kmenoviny jako mezistupeň mezi výmladkovým lesem a předpokládaným lesem vysokým. Na pěstování lesů s ponecháním výstavků (střední les, pastevní les) lze usuzovat podle řídkého rozmístění starých jedinců (hlavně duby) se širokou

korunou, které by se nemohly utvořit v zapojeném lese. Příklady najdeme v CHKO Pálava a v okolních lužních lesích nebo právě v Českém krasu (HÉDL 2011).

Dřívější studie uvádějí, že přírůst výmladkového lesa byl v minulosti větší, než u lesa vysokého, i když maximální celkový průměrný přírůst nastal v mladším věku a křivka průměrného přírůstu a výšky se snižovala rychleji. Nedávné studie však ukázaly, že přírůst více závisí na přírodních podmínkách než na metodě hospodaření. Existují neoficiální důkazy o tom, že výmladkové lesy by mohly mít srovnatelnou produkci s lesy vysokými i ve vyšším věku. Opuštěné nízké lesy v České republice nicméně neposkytují dostatečné údaje, které by tyto názory podporovaly (ŠÁLEK et al. 2014).

Obnova výmladkových lesů je dána výmladností dřevin tvořících porosty. Typicky výmladkové lesy obsahují pařezové výmladky. Během vývoje porostu se počet výmladkových stromů snižuje přirozeně nebo uměle výchovou. Ve starých nedotčených zbytcích lesních porostů výmladky přežívají do vyššího věku. Poměr výmladků k celkovému počtu stromů a jejich produkce dřeva ve vyšším věku však nebyly studovány. Je potřebné kvantifikovat také rozdíl mezi stromy výmladkovými a stromy, které rostou jednotlivě (ŠÁLEK et al. 2014).

Hospodaření ve výmladkových lesích zůstává do jisté míry kontroverzní. Na jednu stranu výmladkové lesy zachovávají větší biodiverzitu, ale na druhé straně mohou potenciálně umožnit rozšíření nepůvodních druhů. Ve změněné krajině střední Evropy je zachování biologické rozmanitosti velmi důležité, ale aspekt produkce dřeva by neměl být zcela zavrhován. Lesní porosty byly obhospodařovány často živelně, převážně drobnými vlastníky nebo maloplošnými pachtý a jejich správa byla podmíněna zejména aktuálními potřebami a požadavky (ŠÁLEK et al. 2014).

Na les vysokokmenný byly pařeziny převáděny buď přímou cestou, kdy po vytěžení výmladkového lesa byl založen porost nový z jedinců generativního původu (zejména umělou obnovou), nebo nepřímo tak, že se pařezové výmladky jednotlivě probíraly až na pařezu zůstal jen jeden kmen. Takto vznikaly postupně nepravé kmenoviny, které v současnosti na ploše lesů výmladkového původu převažují (BUČEK a ČERNOŠÁKOVÁ 2014).

V poslední době se v České republice zvyšuje zájem o výmladkové lesy ve smyslu ochrany ohrožených druhů, závazku udržovat biologickou rozmanitost a potřeby získávat udržitelný zdroj energie. V posledním desetiletí se pomalu začaly zvětšovat plochy

výmladkových lesů. Přibližně 9 310 ha (0,36 %) výmladkových lesů a 2 393 ha (0,09 %) středních (sdružených) lesů je nyní možné najít v České republice. Většina lesních porostů je situována v jihovýchodní části České republiky (ŠTOCHLOVÁ a HÉDL 2018).

Podle českého zákona č. 289/1995 Sb. o lesích, většina lesů nemůže být kácena dříve než ve věku 80 let. Výmladkové hospodářství je povoleno pouze v šesti cílových hospodářských souborech. Výhodné jsou lesy porostů převážně složené ze stromů z tvrdého dřeva s doporučenou délkou mýtního věku 40 let (i když to může být mezi 30 a 50 lety, v některých případech 60 let). Tam, kde se vyskytují stromy z měkkého dřeva, je doporučena mýtní doba mezi 20 a 30 lety. Doporučená délka obmýtí pro vrbu je 40 a 70 let. Mezi doporučované druhy stromů pro výmladkové lesy v České republice patří olše, duby, habry, javory, jasany, jilm, lípa, topol a vrba; kromě toho lze použít také třešeň, břízu a jeřáb.

Současné ožívování pěstování výmladkových lesů v České republice následuje vývoj na západě Evropy. Uvolnění striktního hospodaření zaměřeného na vysoké lesy a větší uznání neprodukčních (ekologických) hodnot lesů v posledních dvou až třech desetiletích vytvářejí příležitosti pro návrat k tradičním formám hospodaření, včetně pěstování výmladků. To se obecně považuje za vhodné pro malé a střední majitele, kteří ocení pravidelný přísun palivového dřeva. Dalším silným argumentem pro opětovné zavedení výmladkových lesů je podpora biologické rozmanitosti. Opouštění od tvarů lesa nízkého vedlo k úbytku až úplnému vymizení několika skupin organismů náročných na světlo, včetně hmyzu a cévnatých rostlin. Pařezové hospodaření je tedy relativně nedávno vznikající strategie ochrany přírody; bylo již aplikováno pilotně v několika zvláště chráněných územích přírody (v oblasti Podyjí, na Pálavě, na Karlštejnsku). Tyto lesy jsou většinou chráněny v rezervacích zřízených podle českého práva, nebo nověji jako součást sítě Natura 2000. (ŠTOCHLOVÁ a HÉDL 2018).

2.3.2 Střední les – sdružený, kmenovina

Sdružený les je překonaným hospodářským tvarem zásluhou toho, že nevyužívá produkčního potenciálu stanoviště, a byl v minulosti převáděn na les vysokokmenný. Dnešní největší rozšíření má ve Francii a v Německu, obrodu zaznamenává ale také v jiných zemích, a to zejména pro vysokou potenciální druhovou rozmanitost. Sdruženým lesem, v tomto tvaru ale dále nepěstovaným, jsou u nás některé obory a bažantnice (SIMON a VACEK 2008).

Sdružený les lze definovat jako „smíšeninu nízkého lesa s kmenovinou“. Jedná se tedy o les etážový, jehož stromová patra jsou na sobě závislá. Množství etáží může být různý podle kvality stanoviště, druhu dřeviny, době obmýti spodní etáže, způsobu a záměru výchovy. Etáže dělíme na dolní a horní etáž, ve spodní části etáží rostou převážně jedinci vegetativního původu, v horní etáží pak převažují jedinci semenného původu (tzv. výstavky), kteří jsou pravidelně doplňováni jednotlivými stromy ze spodní etáže (KONŠEL 1931). Skupiny výstavků, které jsou starší více jak dvě obmýti, jsou složeny hlavně z jedinců generativního původu. V porostu zůstávají stromy zdravé, které jsou dle potřeby doplňovány sadbou nebo přirozenou obnovou. Tyto stromy označujeme jako dorostky (KADAVÝ 2011).

Vznik sdruženého lesa začíná tím, že se při každém mýcení výmladkové etáže v obvyklém obmýti (zpravidla 20 až 40 let) ponechá nebo vysadí určitý počet jednotlivců generativního původu. Tím vznikne nad výmladkovou etáží tři až čtyři věkově odstupňované generace výstavků, každá je víceméně věkově stejná. Ve spodní etáži se pěstují stínomilné listnaté dřeviny, které mají spolehlivou výmladnost. V této vrstvě se uplatňují zejména dřeviny jako jsou lípy, javory, jilmy a habr. Svoje uplatnění také nacházejí dřeviny vyžadující světelný požitek – duby, kaštan, olše a jasan. Horní etáž tvoří hospodářsky významné dřeviny, nejčastěji duby, javory, jilmy, třešeň, modřín, popř. topoly a bříza (TESAŘ 1996).

Kromě lesa nízkého byl výmladkovým způsobem obhospodařován i les střední, ve kterém byly v pařezinách ponechávány generativním způsobem obnovené výstavky některých dřevin, zejména dubů, do věku 100–150 i více let. Historicky tedy dlouholeté výstavky tvořily rozptýlený zápoj nad rychle rostoucími podrosty. Hustota takových výstavků byla vysoce proměnlivá s ohledem na lokalitu a období (ALTMAN et al. 2013).

Střední les měl v českých i jiných evropských zemích rovněž velice dlouhou tradici. Svou povahou, produkcí, způsobem pěstování a biodiverzitou splňoval parametry přírodě blízkého hospodářství (KADAVÝ 2007).

Při postupném úpadu do zapomnění, kterým dnes výmladkové hospodářství bezpochyby prochází, dochází zároveň i ke skutečnému ohrožení některých druhů živočichů a rostlin. Jedná se obzvláště o druhy, které jsou závislé na stanovišti, které představují paseky, světlé listnaté porosty, staré dřevo a doupné stromy. Je potřeba si uvědomit, že lesy nízké a střední nabízejí určité funkce, které jsou zásadní pro přežití lesních organismů a které

les vysokokmenný nemůže nahradit. Zajišťují větší nabídku raně sukcesních ploch na jednotku plochy i času. Uvážíme-li, že v lese vysokém bude obmýti 100 let v ideálním případě vždy jen okolo 10 % mýtin a čerstvě založených porostů. V nízkém nebo středním lese s obmýtní dobou 25 let bude těchto ploch čtyřikrát více. To dává větší prostor populacím světlomilných druhů. Obnovní plochy budou rozmístěny hustěji, což usnadní migraci a rekolonizaci nových ploch poté, co dříve smýcené plošky přestanou být pro světlomilné organismy obyvatelné. Tím se zvedne a zpestří nabídka starého dřeva pro xylofágní a xylobiontní organismy. Především díky pařezové výmladnosti: s každým následným obmýtím totiž bylo nutné sekát nad kalusovou vrstvou vzniklou po předchozím mýcení, takže postupně vznikaly mohutné, rozložené pně jako ideální prostředí například pro různé druhy brouků. Takové pařezy přetrvávaly v porostech po stovky let. Postupnou náhradu zajišťovala regenerace z kořenových výmladků a pařezová výmladnost poražených jedinců horní etáže. Pomocí rychlé výměny světelných, teplotních a vlhkostních poměrů na malých prostorových škálách mohly vedle sebe žít druhy vyžadující zástin i druhy vázané na osluněné dřevo. Díky starým pařezům mnozí brouci dosud obývají i přestárlé, dávno již neobhospodařované pařeziny (KONVIČKA et al. 2006).

Přímo v lesích prosperovali brouci, které dnes nacházíme jen na osluněných kmenech na rybníčních hrázích, v lesních lemech či v zámeckých parcích. Střední les byl mozaikou, kde vedle sebe existovaly vlhko – i stínomilné druhy raných sukcesních stadií, druhy vyžadující regenerující zápoj stromů a keřů, i druhy vázané na osluněné stromy. Nízké a střední lesy hostily i vysokou diverzitu dřevin, a to zejména světlomilných. Pravděpodobně nejdůležitější však je, že nízké a střední lesy zachránily pestrou mozaiku stanovišť typickou pro středoevropské nížiny i poté, co člověk lesy uzavřel do izolovaných ostrovů v zemědělské krajině. Krátké obmýti a rychlé střídání různých environmentálních podmínek zaručovalo, že vedle sebe mohly koexistovat druhy se zdánlivě neslučitelnými nároky. Jelikož otevřená stanoviště zaujímal poměrně rozlehlé plochy, přežívaly i v plošně malých lesích silné populace světlomilných organismů. Vedle nich zde žily jak druhy stínomilnější, tak druhy vázané na staré dřevo (KONVIČKA et al. 2006).

2.4 CHKO Český kras

Až na samý jihozápadní okraj Prahy zasahuje nejkrásnější a na přírodní zajímavosti dodnes nejbohatší oblast středních Čech, nazývaná nejprve pouze přírodovědci a dnes již obecně Český kras (KUKLÍK 1988).

Chráněná krajinná oblast Český kras byla vyhlášena výnosem Ministerstva kultury ČSR pod čj. 4.947/72-II/2 roku 1972. Území skýtá rozlohu 12 823 ha v současnosti na části dvou okresů Beroun a Praha-západ a část obvodu Prahy 5. Nejnižším bodem je hladina Berounky u Hlásné Třebaně (199 m n. m.) a nejvyšším vrchol Bacín (489,9 m n. m.). Posláním této chráněné oblasti je především ochrana všech hodnot její krajiny, jejího vzhledu a jejích typických znaků, přírodních zdrojů a vytváření vyváženého životního prostředí (LOŽEK et al. 2005).

Český kras vždy zaujímal výsadní postavení mezi velkoplošnými chráněnými územími České republiky. Díky blízkosti Prahy sem již odedávna směřovaly kroky přírodovědců, sběratelů přírodnin i turistů, které zde lákala atraktivní krajina s bohatou přírodou i starobylý hrad Karlštejn. S poválečným objevem Koněpruských jeskyní se zde rozvinul i čilý karsologický a speleologický ruch. Český kras je také studijním terénem pražských vysokých škol (LOŽEK 2007)

V rámci Středočeské pahorkatiny se Český kras vyznačuje poměrně suchým a teplým podnebím. Srážky se zde pohybují v průměru kolem 500 mm ročně a v některých letech jen kolem 350 mm. Roční průměrné teploty jsou mezi 8–9 °C. Pro vývoj a existenci rostlinných a živočišných společenstev jsou pak podstatné výskyty extrémních teplot a srážek, a to jak minimálních, tak maximálních. Důležité jsou i velké rozdíly denních a nočních teplot ve vegetačním období, které dosahují na jižním svazích na povrchu půdy 40-50 °C. Rozdíly nejnižších teplot zimních a nejvyšších letních přesahují 70 °C. Přírodní vlivy byly od mladší doby kamenné trvale kombinovány s lidskými zásahy (KUKLÍK 1988).

Z botanického hlediska celé území CHKO spadá do samostatného fytogeografického okresu. Složení květeny a vegetace zde bylo a je ovlivněno geologickým podkladem, specifickou geomorfologií krajiny, sousedstvím teplejších a sušších regionů xerothermní květenné oblasti a v neposlední řadě i lidskou činností a osídlením. Pro oblast je charakteristický výskyt jednak teplomilných a suchomilných druhů rostlin, jednak druhů stredoevropské lesní květeny. Několik desítek zdejších rostlinných druhů dnes náleží v rámci České republiky k ohroženým až kriticky ohroženým (LOŽEK et al. 2005).

2.4.1 NPR Karlštejn

NPR Karlštejn leží v CHKO Český kras ve středních Čechách. Je to rozsáhlé lesnaté území členěné skalnatými údolími potoků Budňanského, Bubovického a Loděnice severně od Berounky mezi Berounem, Vráží, Svatým Janem pod Skalou, Mořinou, Hlásnou Třebání, Karlštejnem a Srbskem (ANONYM 2017).

2.4.1.1 Vegetační poměry

Rozlehlé členité území je z největší části pokryté černýšovými dubohabřinami (fytoocenologická asociace *Melampyro-Carpinetum*). Ty byly po staletí obhospodařovány jako pařeziny (lesy výmladkové), což podpořilo převahu habru a umožnilo zachování bohatého bylinného patra. V polohách s hlubšími jílovitými, střídavě zamokřenými půdami rostou mochnové doubravy (asociace *Potentillo-Quercetum*) s převahou dubu zimního a v podrostu s typickými druhy jako je mochna bílá (*Potentilla alba*), bukvice lékařská (*Betonica officinalis*), srpice barvířská (*Serratula tinctoria*) nebo svízel severní (*Galium boreale*). Na jižních a západních svazích kopců se uplatňuje rozvolněná hrachorová doubrava (asociace *Lathyro-Quercetum*) s dubem pýřitým, většinou v bizarních keřových tvarech, který je doprovázen teplomilnými keři, především dřínem. Význačnými druhy jsou hrachor chlumní (*Lathyrus pannonicus* subsp. *collinus*), třemdava bílá (*Dictamnus albus*), jetel alpský (*Trifolium alpestre*), chrpa chlumní (*Centaurea triumfettii*) a sasanka lesní (*Anemone sylvestris*). V určitých polohách jižních svahů, kde těsně pod povrchem leží ukloněné plotny vápenců, kterými nemohou proniknout kořeny stromů a kde je nejvyšší oslunění a nedostatek vláhy, se vytvořila trvalá nelesní společenstva s kostřavou walliskou (svaz *Festucion valesiaca*). Zde se uplatňuje velká skupina vzácných druhů se submediteránním nebo subkontinentálním rozšířením – kavyly (*Stipa* spp.), bělozářky (*Anthericum* spp.), včelník rakouský (*Dracocephalum austriacum*) a další. Jedním z nejvýznamnějších rostlinných druhů stepních a lesostepních stanovišť je rudohlávek jehlancovitý (*Anacamptis pyramidalis*), který v Čechách roste jenom zde. Severně orientované svahy a skály roklí osidlují společenstva s pěchavou vápnomilnou (svaz *Seslerion albicantis*), k níž se přidružuje skupina druhů dealpínských, např. lomikámen vždyživý (*Saxifraga paniculata*), penízeček horský (*Thlaspi montanum*). V podobných polohách rostou též suťové lesy s lípou a javorem (svaz *Tilio-Acerion*) a s nitrofilními druhy, k nimž přistupuje i vzácný oměj vlčí (*Aconitum lycoctonum*). V pahorkatinné poloze

Českého krasu mají na stinných svazích své výškové minimum okroticové bučiny (podsvaz *Cephalanthero-Fagenion*). V údolních polohách podél potoků se ve fragmentech vyskytují střemchové jaseniny (asociace *Pruno-Fraxinetum*) s převažujícím jasanem, místy olší lepkavou a vrbami (ANONYM 2017).

2.4.1.2 Ochrana přírody

Dlouhodobá snaha (od konce 20. let 19. století) o ochranu území v okolí Karlštejna (zhruba mezi obcemi Karlštejn a Svatý Jan pod Skalou) vyústila v roce 1937 ve zřízení několika dílčích rezervací výnosem tehdejšího Ministerstva zemědělství na majetku velkostatku Karlštejn Tereziánské nadace. Rezervaci tvořila část ploch úplně chráněných (tzv. rezervace totální: Velká hora, Haknová, Haknovec) na ploše 80,52 ha a část ploch pouze částečně chráněných (rezervace parciální: Javorka, Na Vrších, Skalka a U Královské studánky) na ploše 153,07 ha.

Obnovená snaha o ochranu rozsáhlejšího území v centrální části Českého krasu v poválečném období pak byla naplněna vyhlášením státní přírodní rezervace Karlštejn v roce 1955 ve stávajícím rozsahu. Po zřízení rezervace dlouho převládal v ochraně konzervační princip a v rezervaci až do konce 70. let 20. století nebyl prováděn ochranný management. Zároveň ve druhé polovině 20. století postupně ustalo tradiční obhospodařování především nelesních společenstev (kosení luk, pastva xerothermních trávníků). Xerothermní trávníky a skalní stepi začaly zarůstat náletem expanzivních druhů dřevin. Teprve v 80. a 90. letech byly uskutečněny akce zaměřené zpočátku na odstraňování invazních dřevin (akát, borovice černá) v nejcennějších částech rezervace. Po roce 1995 pak začal být prováděn systematický management nejdůležitějších lokalit v rezervaci nejprve na základě dílčích plánů a od roku 2006 i celkového plánu péče (ANONYM 2017).

2.4.1.3 Lesní hospodářství

Z historických průzkumů je v lesích doložena pastva dobytka, polaření a různé způsoby umělé obnovy a zakládání porostů včetně dovozu osiva. Podle historického průzkumu byly lesy v okolí Karlštejna obhospodařovány několik staletí a hospodaření v nich mělo rozhodující vliv na jejich současný charakter. Písemně jsou ještě z konce 18. století doloženy lokality s významným zastoupením jedle. Hospodaření v lesích v 18. století mělo značný vliv na podobu lesních porostů, především díky běžné pastvě dobytka a ovcí v lese byly lesní

porosty značně proředěné. V 19. století se po zákazu pastvy lesy obhospodařovaly jako lesy výmladkové s nízkým obmýtím. Výše obmýti se pohybovala od 25 do 40 let (na majetku velkostatku Svatý Jan bylo v pařezinách obmýti dokonce 12–25 let). V lesích byly zastoupeny hlavně habr, dub zimní, lípa a bříza, na severních expozicích dále buk a na jižních expozicích borovice. V polovině 19. století se začalo přecházet na některých lokalitách na pěstování lesa vysokého. Přitom se využívalo polaření a do porostů byl zaváděn modřín a borovice černá. Koncem století byl pro zvýšení výnosů zaváděn ve zvýšené míře do porostů smrk. Podle zařízení z roku 1892 byl les rozdělen do 4 hospodářských skupin: les chráněný nevýnosový, les vysoký s obmýtím 80 let, les nízký (výmladkový) s obmýtím 30 let, les nízký v převodu na les vysoký s převodní dobou 25 let. Z dalších plánů je patrné zvyšování podílu lesa vysokého a snaha o podrobnější rozdělení lesa do hospodářských skupin podle účelu (ANONYM 2017).

Podle LHP z roku 1936, i když se vztahuje na celý majetek panství Karlštejn (tj. včetně revíru Koda), bylo zastoupení dřevin následující: redukované holiny 33,8 %, dub zimní 21 %, smrk 20 %, habr 13 %, lípa 3,7 %, borovice černá 2,9 %, buk 2,6 %, borovice 1,3 %, ostatní dřeviny mají zastoupení menší než 1 %. Vysoký podíl redukovaných holin vypovídá o nízkém zakmenění většiny porostů. Podíl lesa vysokého dosahoval podle tohoto plánu 39 %.

Negativním jevem z nedávné minulosti je používání nevhodného sadebního materiálu při umělé obnově porostů. Jedná se především o záměnu dubu zimního (*Quercus petraea*) dubem letním (*Quercus robur*), který má jiné ekologické nároky na stanoviště a následkem toho tak méně odolává suchu a dalším stresujícím vlivům.

V současných porostech je stále zastoupen smrk, borovice černá, modřín a akát, tedy dřeviny, které jsou v této oblasti geograficky nepůvodní. Z pohledu ochrany přírody jsou tyto dřeviny a jejich porosty v současné době nežádoucí. Přes jejich současnou mizivou ochrannářskou hodnotu bylo dřívější zakládání těchto porostů lesnický opodstatněné. V případě borovice černé nebo akátu byly porosty zakládány jako půdoochranné, u smrku či modřínu to byly důvody zejména ekonomické. Vzhledem k tomu, že jednoznačnou prioritou v případě ZCHÚ je právě ochrana přírody, tyto porosty budou postupně přeměňovány a postupně bude snižováno zastoupení těchto dřevin. Při přeměně porostů je však třeba, také s ohledem na již řečené, postupovat racionálně a uváženými zásahy současný stav postupně upravovat.

Na intenzivní výmladkové hospodaření v porostech v minulosti (bylo opuštěno v I. polovině 20. století) nelze pohlízet jednostranně. Tyto zásahy přetvářely porosty po stránce jejich druhové, prostorové i věkové struktury. Dlouhodobě uplatňované výmladkové hospodaření vedlo ke změně druhové skladby ve prospěch dobře zmlazujících dřevin, zejména habru a dubu zimního na úkor jiných – buku či javorů; právě tento způsob hospodaření ale zaručoval zachování některých cenných rostlinných i živočišných druhů či společenstev. Krátké obmýtí a tudíž časté vnášení „světlé“ fáze lesa mělo za důsledek, že v lesních porostech prosperovaly teplomilné a světlomilné druhy rostlin i živočichů.

Také pastva v lese v minulosti jistě ovlivnila současné druhové složení porostů, zejména však společně s hrabáním steliva a výše uvedeným výmladkovým hospodařením znamenala intenzivní a pravidelné odnímání biomasy z porostů. Současný stav, kdy tato biomasa z větší části v porostech zůstává, samozřejmě mění živinové poměry na stanovišti. Na tuto skutečnost bývá někdy kladen větší důraz a bývá považován za významnější než depozice sloučenin působená spadem a kyselými dešti. Některé, méně konkurenční rostliny, ovšem s většími dispozicemi stres tolerantních strategií mohou v důsledku omezení pastvy nebo kosení z porostů mizet. Typickým příkladem je hlaváček jarní (*Adonis vernalis*). I v takových případech přichází v úvahu znovunastolení tradičních forem hospodaření.

Ve druhé polovině 20. století postupně ustalo tradiční obhospodařování (pařezení, kosení luk, pastva xerothermních trávníků). Xerothermní trávníky a skalní stepi začaly zarůstat náletem expanzivních druhů dřevin. Tyto procesy pravděpodobně zejména ve 2. polovině 20. století urychlil zvýšený přísun živin, mimo jiné i depozice atmosférického dusíku. Za negativní ovlivnění porostů v minulosti či současnosti ze strany člověka, myšleno z pohledu jejich dopadu na předmět ochrany, lze považovat nejen jistou formu hospodaření (zejména přeměny na porosty tvořené geograficky nepůvodními dřevinami), ale také dnešní vyloučení tradiční formy hospodaření (lesní porosty obhospodařované jako nízký nebo střední les) (ANONYM 2017).

2.4.1.4 Ohrožení lesů suchem

Sucho spolu s větrem patří k základním limitním faktorům, které ovlivňují hospodaření. Tradičně největší škody suchem vykazuje přírodní lesní oblast Český kras, kde jsou každoročně velmi nízké roční úhrny srážek v porovnání s republikovým průměrem. Kromě těchto specifických klimatických podmínek hraje velkou roli i reliéf a expozice stanoviště. Nejčastěji jsou suchem postiženy exponované plochy s mělkým půdním profilem a jihovýchodní až jihozápadní expozice, kde se také navíc projevují i suché větry. Výrazné a zejména náhlé změny prostředí mají téměř vždy za následek určitou destabilizaci existujících ekosystémů. Adaptace na změněné podmínky je vždy spojena s oslabením a zvýšenou mortalitou organismů v lesních ekosystémech, které se dostaly do stresových situací. S těmito situacemi je možno počítat i při probíhajících změnách klimatu. Je obecně známo, že v případech, kdy se jedná o déletrvající nebo dlouhodobé změny prostředí, mají krátce žijící organismy s rychlou posloupností generací vždy v konkurenčních vztazích s dlouhodobě žijícími organismy s pomalou posloupností generací určité přednosti. Krátce žijící organismy s větším počtem generací v určitém časovém období se mohou na změny prostředí ve srovnání s organismy ostatními rychleji adaptovat. Zvláště silně budou ohroženy ty druhy dřevin a ty ekosystémy, které se v průběhu klimatických změn mohou přiblížit až k hranici své ekologické tolerance (ÚHÚL 2000).

3 Metodika

3.1 Zkusné plochy

3.1.1 Vymezení a založení zkusných ploch

Veškerá data a vzorky byly odebírány na plochách experimentálního porostu Na Pláních v Národní přírodní rezervaci Karlštejn, kde bude probíhat v dalších letech dlouhodobý výzkum. V minulosti byla lokalita obhospodařována výmladkovým způsobem, její současná podoba vznikala předržením lesa na běžné obmýtlí, došlo k zapojení porostů a ke změně lesní vegetace. Dnes má tedy charakter nepravé kmenoviny. Aktuální vegetace se řadí mezi porosty dubohabřin svazu *Carpinion betuli*, přičemž v horní části výzkumné plochy se nachází přechody do teplomilných doubrav svazu *Quercion pubescenti-petraeae*. Na zkusných plochách bylo nalezeno celkem 108 taxonů cévnatých rostlin, ze kterých je 22 obsaženo v Červeném seznamu. Obnova porostů by měla probíhat postupně s postupnou přeměnou na hospodářský tvar lesa středního, protože ten je z hlediska zvýšení biodiverzity vhodnější. Jde o snahu k navrácení původního tvaru, vrácení se k původnímu managementu hospodaření pro udržení biologické hodnoty území. Na jaře 2019 bylo vyznačeno a založeno 40 ploch (30 zkusných a 10 kontrolních) v pěti pásech. Experimentální plocha se nachází na jižně orientovaném svahu v blízkosti lesostepních ok, průměrný sklon svahu je 15°, expozice 152° s průměrnou teplotou 5,58 C°. Každý pás má 8 zkusných ploch o poloměru 8,5 m (výměra jedné experimentální plochy je 227 m²) se šířkou 25 m. Velikost a rozmístění ploch kopíruje podle možností rozmístění na referenčních lokalitách západně orientovaném svahu s xerofilním charakterem Na Voskopě a na východně orientovaném svahu s mezofilnějším charakterem Za Lípou. Středy každé plochy byly trvale označeny geodetickými body a zaměřeny GPS souřadnicemi hlavně z důvodu možnosti navázat na výzkum v dalších letech. Pro přehlednost byly také okraje zkusných ploch označeny značkovací barvou u paty nejbližších dvou stromů na spádnici a dvou na vrstevnici. Nejbližší stromy od středu plochy byly jednotlivě očíslovány ve spodní části vzestupně proti svahu čísly 1–40 pro lepší orientaci a přehlednost v terénu. Výběr trvalých zkusných ploch byl zaměřen hlavně na homogenitu terénního povrchu a vegetace (KRUPÍČKOVÁ 2020).



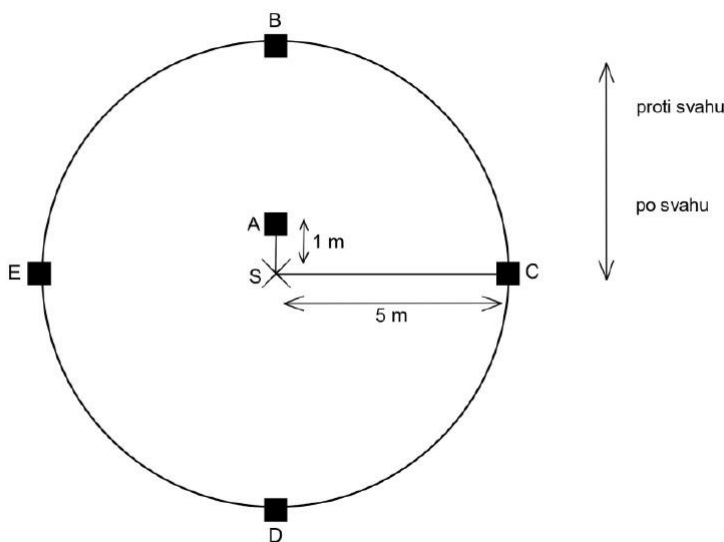
Obrázek 1: Mapa jednotlivých zkusných ploch
 Zdroj: ČÚZK, www.cuzk.cz & KRUPÍČKOVÁ (2020)



Obrázek 2: Označení stromů a umístění geodetických bodů
 Zdroj: Krupičková (2020)

3.1.2 Odběr biomasy

Odběr vzorků začal na přelomu června a července léta roku 2020, toto období bylo vybráno jako optimální pro sběr biomasy kvůli vrcholu vegetační doby v listnatých lesích. Odběry jako takové probíhaly ve třech etapách s, pokud možno, krátkými rozestupy, aby nedošlo k velkému ovlivnění lesního porostu počasím nebo množstvím biomasy (odběr se uskutečnil během jednoho měsíce). Na každé dílčí ploše byla odebrána nadzemní část rostlin na pěti místech o velikosti $0,5 \text{ m} \times 0,5 \text{ m}$. Pro dodržení plochy $0,25 \text{ m}^2$ byl použit vhodný pevný kovový rámeček ve tvaru čtverce. Veškeré živé nadzemní části bylin byly stříhány nůžkami maximálně 5 cm nad zemí, u mladých dřevin se odstříhávaly nové letorosty i s listy. První vzorek se odebíral metr nad středem (ten znázorňoval geodetický bod) zkusné plochy proti svahu, zbývající čtyři pocházely z plošek vzdálených 5 metrů od středu. Vhodné bylo odebírat zbylé čtyři vzorky po směru hodinových ručiček. Takto nasbíraná biomasa byla ukládána do papírových sáčků a na každý sáček bylo napsáno pořadí trvalé zkusné plochy (1–40) a pořadí plošky (1–5), abecedně pak užší popis, pokud biomasa jedné plošky byla větší, než jeden sáček (např. 12/1 b = zkusná plocha 12, ploška 1 jeden metr nad geodetickým bodem, druhý sáček).



Obrázek 3: Schéma odběru biomasy

Zdroj: Nečasová (2019)

3.1.3 Zpracování biomasy

Odebraných cca 200 papírových pytlíků biomasy bylo umístěno do kartónových krabic na balkón panelového bytu. Přes letní měsíce měla biomasa tedy možnost přirozeně vyschnout a vysušit se. Papírové sáčky zůstaly otevřené, aby mohl vzduch proudit přímo k biomase a nedocházelo k nežádoucím zapařením, rozvoji plísní a k znehodnocení. Poté se vzorky převezly do laboratoře Fakulty životního prostředí, ČZU, kde se sušily ve skříňové sušárně Venticell 404 s proudícím vzduchem po dobu 10 hodin při teplotě 80 °C. Tímto procesem se dosáhlo nulové vlhkosti a vznikla tzv. absolutní sušina. Takovouto sušinu je dále možné vážit a zjistit její přesnou hmotnost. K tomu byla použita váha značky GT210 Galaxy OHAUS s přesností na setiny gramu. Každý vzorek byl samostatně vážen v sáčku, po každých deseti vzorcích se vytárovala váha, aby nevznikly chyby při měření. Váhu bylo také nutné čistit štětečkem od nečistot z důvodu prevence zamezení neadekvátních hodnot. Průměrná hmotnost táry byla zjištěna zvážením 10 prázdných sáčků a z jejich aritmetického průměru byla určena hmotnost jednoho sáčku. Takovéto hodnoty jsem následně přepsala do sešitu *Excel (Microsoft Office 19)*, ve kterém jsem dále pracovala. Od všech hodnot zvážené biomasy jsem odečetla táru (průměrnou hmotnost prázdného pytlíku) a převedla hmotnosti na 1 m² (dosud byly na plochu 0,25 m²). Tyto údaje sloužily k výpočtu souhrnných proměnných: průměrná hmotnost biomasy pro každou zkusnou plochu, směrodatná odchylka a variační koeficient dle standartních statistických vzorců.

3.2 Hemisférické snímky

3.2.1 Pořízení fotografií korunového zápoje

Při pořizování hemisférických fotografií je nejlepší počkat na dobré světelné podmínky, což je svítání, soumrak nebo zatažená obloha. Pokud by se snímky pořizovaly při přímém záření, mohlo by dojít k přesvětlení fotografií a k následnému zkreslení analýzy. Pro focení jsem zvolila digitální fotoaparát *Canon EOS 1100 D* s objektivem *Circular FishEYE Sigma DC HSM*. Přídavný objektiv rybí oko se používá pro jeho obrazový úhel 180°, protože dokáže zachytit celý korunový zápoj nad zkusnou plochou. Nejdříve jsem nastavila na fotoaparátu *prioritu clony* pro ovlivňování hloubky ostrosti na hodnotu 8 a automatickou hodnotu světelné citlivosti snímků *ISO*. Nastavení odstupňované expozice, tzv. *bracketting*, rozsah i polohu je možné částečně přizpůsobit aktuálním podmínkám, toto nastavení je vhodné

hlavně proto, aby fotografie, které se fotí po sobě, měly odstupňovanou expozici a bylo možné vybrat tu nejuvhodnější (tmavá fotografie, střední a světlejší). Smyslem je nemít přexponovaný snímek tam, kde není necloněná obloha. Nastavení metody zaostřování, tzv. *Metering mode* na volbu *Centre-weighted average metering* – měření expozice na celoplošné měření se zvýhodněným středem. Pro naši potřebu stačila velikost fotografií 6 Mpx nižší kvality bez vyhlazování. Automatické otáčení fotky, tzv. *autorotaci* jsem nechala vypnutou.

Fotoaparát se stativem jsem umístila nad geodetický bod každé zkusné plochy ve výšce 1,3 m (tzv. prsní výška). Pro nastavení libely fotoaparátu jsem použila buzolu tak, aby libela směřovala na sever. Následně jsem vycentrovala pozici fotoaparátu do vodorovné polohy. Nakonec jsem přešla na manuální ostření a zaostřila objektivem na téměř nekonečno. Na každé zkusné ploše jsem provedla sérii třech snímků, viz ukázka první fotografie na Obrázku 4.



Obrázek 4: Hemisférický snímek koruny stromu z plochy č. 1

3.2.2 Zpracování černobílých snímků

Jako první jsem musela přejmenovat a roztřídit fotografie do složek, ve kterých jsem vybrala vždy jednu fotografii na jednu zkusnou plochu tak, aby odpovídala reálnému světelnému stavu zápoje – nebyla přexponovaná nebo příliš tmavá. Tyto snímky bylo nutné převést do černobílé podoby v programu *GIMP 2.10.22*, což je volně dostupný software.

Nejprve jsem nahrála do programu barevnou fotografii a v záložce *Vrstvy* jsem ji duplikovala. Tento krok je nutný pro možnost porovnávat upravenou fotografii s originálem. V záložce *Barvy* jsem vybrala *odstín – sytost*, kde jsem potlačila zelené a žluté odstíny. Nakonec jsem v té samé záložce zvolila nejdůležitější funkci *Práh*, který konvertuje fotografii do černobílé podoby – biomasa a půda je černá, obloha bílá. Tato funkce je buď automatická nebo ruční. Nejprve je vhodné zvolit automatickou možnost a porovnat duplikát s originálem, jestli nedojde k chybám. Občas se stane, že tato funkce vybere kmen stromu, na kterém se odráží světlo jako oblohu nebo i listoví a trávu. Pokud se toto stalo, bylo vhodné práh nastavit ručně. Pokud i přesto vznikaly chyby popsané výše, bylo nutné pomocí štětce a různých vhodných pomůcek, které program umožňuje, takového plochy napravit. Výsledná upravená fotografie je na Obrázku 5.

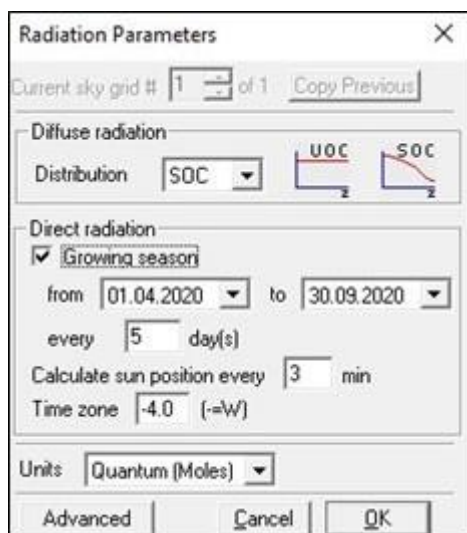


Obrázek 5: Převedení hemisférického snímku plochy č. 1 do černobílé podoby

3.2.3 Analýza světelných podmínek

Tuto analýzu jsem prováděla v placeném programu *WinSCANOPY* (*Regent Instruments 2012*), který je nejpoužívanější pro vyhodnocování světelných podmínek hemisférických fotografií korunového zápoje a osvědčil se v předchozích pracích.

Nejprve bylo potřeba provést instalaci s načtením hardwarového klíče a prvotní konfiguraci. Tu jsem udělala tak, že jsem v nově založeném souboru uvedla základní informace důležité pro samotnou analýzu (nadmořská výška, rozlišení fotografií, délka vegetační doby atd.). Na záložce hlavního menu *Misc* jsem zvolila *Load configuration* a nahrála soubor s příponou *cfg*. Pro nastavení délky vegetační doby jsem zvolila *Radiation parameters* v záložce hlavního menu *Radiation*, viz obrázek 6.

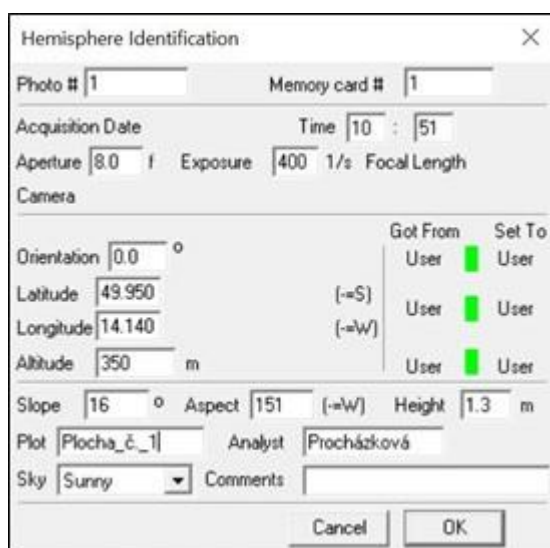


Obrázek 6: Dialogové okno vegetační doby
Zdroj: Program WinSCANOPY

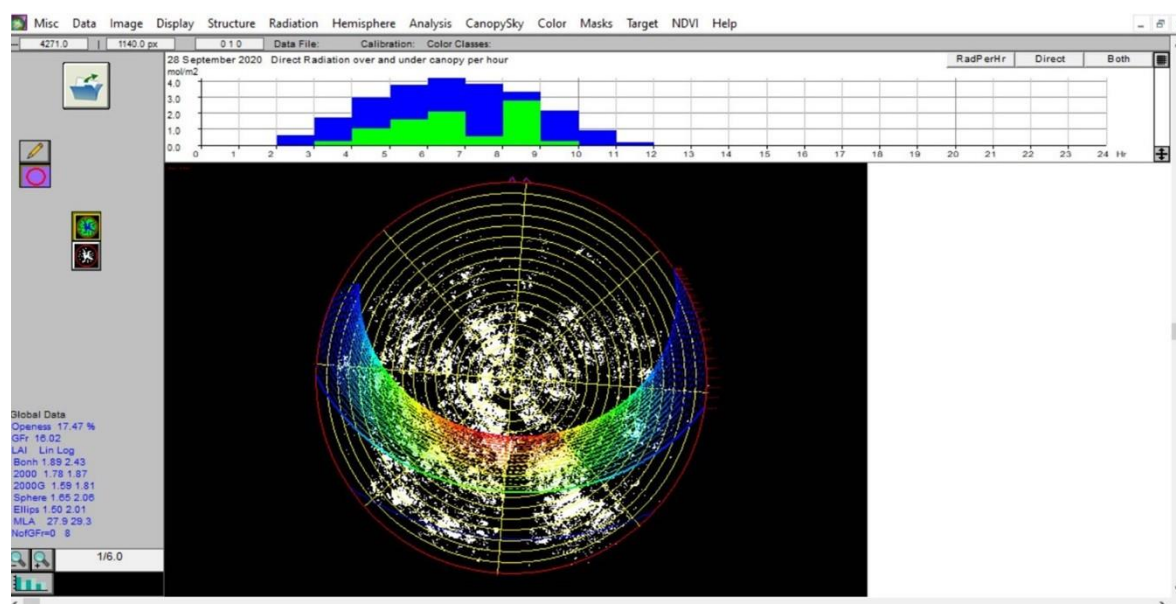
Samotné nahrávání snímků do programu jsem prováděla pomocí ikony diskety v levém horním rohu programu. Na hlavním menu jsem zvolila záložku *Hemisphere*, v rozbalovací části navolila *Identification*, kde jsem nastavovala samostatné údaje pro každou fotografii (viz. Obrázek 7). Jednalo se o parametry *Altitude* (nadmořská výška), *Slope* (sklon terénu) a *Aspect* (orientace). Postupně jsem dále zadala *Photo #*, *Plot* a *Comments* (popis plochy) a geografickou polohu plochy – *Latitude*, *Longitude*, na které jsem prováděla analýzu.

Potvrzením tlačítka OK jsem zvolila možnost *Do batch analysis* a tím byla zahájena konečná analýza fotografie (viz Obrázek 8). Výsledky analýzy se u všech 40 fotografií zapsaly do výstupového textového souboru s příponou *txt*, kde bylo nutné je ještě během

jednotlivých analýz kontrolovat, protože program měl tendence padat a parametry se neukládaly se správnými výsledky.



Obrázek 7: Dialogové okno s údaji o fotografii
Zdroj: Program WinSCANOPY



Obrázek 8: Výsledek světelné analýzy
Zdroj: Program WinSCANOPY

Textový soubor jsem převedla do programu *Excel (Microsoft Office 2016)* a doplnila ho o vypočtené hodnoty produktivity biomasy z předešlé kapitoly a přepsala údaje tak, aby měly krátký a výstižný název pro snadnou operaci v dalších specializovaných programech. Takto upravenou finální tabulku jsem dále použila pro regresní analýzu.

3.3 Statistické vyhodnocení dat

Tuto část jsem prováděla v programu *R* (*R Core Development Team 2017*), grafický výstup pak v programu *STATISTICA* (*Dell Inc. 2017*). Nejprve bylo nutné si uvědomit, s jakými proměnnými pracuji a rozdělit je na závislé a nezávislé. Průměrná produktivita biomasy na ploše (*Mean*) a koeficient variability pro jednotlivé zkusné plochy (*CV*) jsou brány jako proměnné závislé, protože se mění dle podmínek okolního prostředí. Proměnné nezávislé jsou pak hodnoty intenzity záření, které jsem získala z analýzy světelných podmínek pomocí hemisférických fotografií – přímé, difúzní a celkové záření, podíl slunečního záření nad a pod porostem a procento otevřené oblohy v korunovém zápoji (kódovány jako *Direct*, *Diffuse*, *Total*, *%fsun* a *Openness*).

V programu *R* jsem načetla datovou matici z tabulky v *Excelu* přes příkaz *read.table* do uživatelského objektu. Přes příkaz *attach* jsem uložila soubor do operační paměti programu a příkazem *str* provedla kontrolu dat. Kvůli zjištění vzájemných vztahů mezi závislými a nezávislými proměnnými jsem provedla několik regresních analýz.

Jako první jsem zjistila minimální, průměrné a maximální hodnoty (*min*, *mean* a *max*) závislých a nezávislých proměnných v distribučních charakteristikách (viz Tabulka 2). Pomocí funkce *cor* jsem zjistila hodnotu korelačního koeficientu mezi proměnnými a příkazem *library(nlme)* jsem načetla specializovanou knihovnu *nlme* (Pinheiro et al. 2017). do paměti programu *R*. Pro tvorbu samostatných marginálních regresních modelů jsem použila funkci *gls* z knihovny se zahrnutím míry prostorové pozice ploch mezi nezávislými proměnnými, modelované teoreticky vhodnou exponenciální funkcí (ošetření vlivu prostorové autokorelace).

Vytvoření konečného regresního modelu jsem provedla příkazem:

```
modell<-gls(mean20~open20+direct20+diff20+total20+X.fsun20, corr = corExp  
(form = ~ xcoord+ycoord))
```

 a zjistila tak chování jednotlivých závislých proměnných a postup opakovala u všech proměnných. Dalším příkazem *anova(modell)* jsem mohla provést test statistické významnosti nezávislých proměnných jako období analýzy variace.

Nakonec jsem vypracovala finální tabulku s výsledky v *Excelu*, kde jsem zadávala hodnoty statistické signifikace tzv. *p-value* a odhad koeficientu determinace daného regresního modelu, procento *R-squared*.

Statistické výstupy v *Excelu* pro program *STATISTICA* jsem nejprve seřadila podle proměnné *%fsun* (tj. hodnota relativní osluněnosti) od nejmenšího po největší a rozdělila tak

plochy na tmavé a světlé. Prvních dvacet ploch byly plochy světlé (označeny písmenem S), dalších dvacet pak byly plochy tmavé (označeny písmenem T). Tuto tabulku jsem nahrála do programu *STATISTICA* a zvolila na hlavním menu funkci *Grafy*. První dva grafy (proměnné *Diffuse* versus *Direct* a *Opennes* versus *%fsun*) jsem vytvořila jako bodové, zbylé dva (proměnné *Mean* versus *%fsun* a *CV* versus *%fsun*) jako krabicové, u kterých byla vždy na ose X proměnná nezávislá a na ose Y proměnná závislá. U krabicových grafů byly provedeny statistické testy, abych zjistila průkaznost rozdílů parametrů mezi světlými a tmavými porosty pro mé hypotézy.

4 Výsledky

Tabulka 1 uvádí přehled zkratk pro vysvětlení závislých (*Z*) a nezávislých (*N*) proměnných, které jsou používány v analýzách a následujících tabulkách a grafech.

Tabulka 1: Význam zkratk proměnných z grafických výstupů a analýz
Typ proměnné *Z* = závislá proměnná, *N* = nezávislá proměnná (prediktor).

Zkratka	Význam	Jednotka	Typ
Mean	Průměrná produktivita biomasy na ploše	g/m ²	Z
CV	Koeficient variability pro jednotlivé zkusné plochy	–	Z
Direct	Množství přímého záření	Mol/m ² .den ⁻¹	N
Diffuse	Množství difúzního (rozptýleného) záření	Mol/m ² .den ⁻¹	N
Total	Celkové záření (přímé + difúzní záření)	Mol/m ² .den ⁻¹	N
% fsun	Podíl slunečního záření nad a pod porostem	%	N
Openness	Procento otevřené oblohy v korunovém zápoji	%	N

Tabulka 2 představuje rozsahy hodnot sledovaných proměnných za rok 2020. Maximální dosažená hodnota produkce biomasy činila 163,05 g/m², tato hodnota byla zjištěna na ploše č. 11. Nejnižší hodnota vytvořené biomasy byla zjištěna na ploše č. 1 s hodnotou 2,75 g/m². Nejvyšší vyhodnocená intenzita celkového přímého záření byla dosažena na zkusné ploše č. 35 a činila 27,31 Mol/m².den⁻¹, nejnižší pak na ploše č. 31 s hodnotou 3,9 Mol/m².den⁻¹.

Tabulka 2: Přehled rozsahů hodnot sledovaných nezávislých a závislých proměnných

Název	Minimum	Průměrná hodnota	Maximum
Mean	2,75	34,89	163,05
CV	0,27	0,63	1,09
Direct	3,13	10,08	24,89
Diffuse	0,65	1,38	2,99
Total	3,90	11,46	27,31
% fsun	8,00	23,32	58,80
Openness	6,49	14,25	27,99

Hodnoty jednotlivých regresních analýz dvojic závislých a nezávislých proměnných jsou zobrazeny v Tabulce 3. Z výsledků je patrné, že jednotlivé složky slunečního záření a jejich intenzita prokazatelně ovlivňovaly průměrnou produktivitu biomasy na ploše. Koeficient *P* (průkaznost, signifikance) poukazuje standardně na statisticky průkazný model v případě, že dosahuje hodnoty max. 5 % (0,05). Jedná se o hladinu pravděpodobnosti

potvrzení nulové hypotézy, že modelovaný vztah je dílem náhody. Produktivita biomasy tedy průkazně reagovala na intenzitu světla v bylinném patře. Dle koeficientu determinace můžeme vidět, že nejvíce účinným prediktorem bylo procento otevřené oblohy v korunovém zápoji s 28,8 % vysvětlené variability a hned za ním následovalo difúzní záření s 27,2 % vysvětlené variability. Koeficient variability produkované biomasy pro jednotlivé zkušné plochy nebylo možno prediktory světelných poměrů prokázat. *P* koeficienty nebyly signifikantní, jejich hodnoty dosahovaly více jak 10 % (tuto hladinu pravděpodobnosti považujeme za okrajovou neboli marginální signifikanci).

Tabulka 3: Přehled závislosti dvojic proměnných za rok 2020

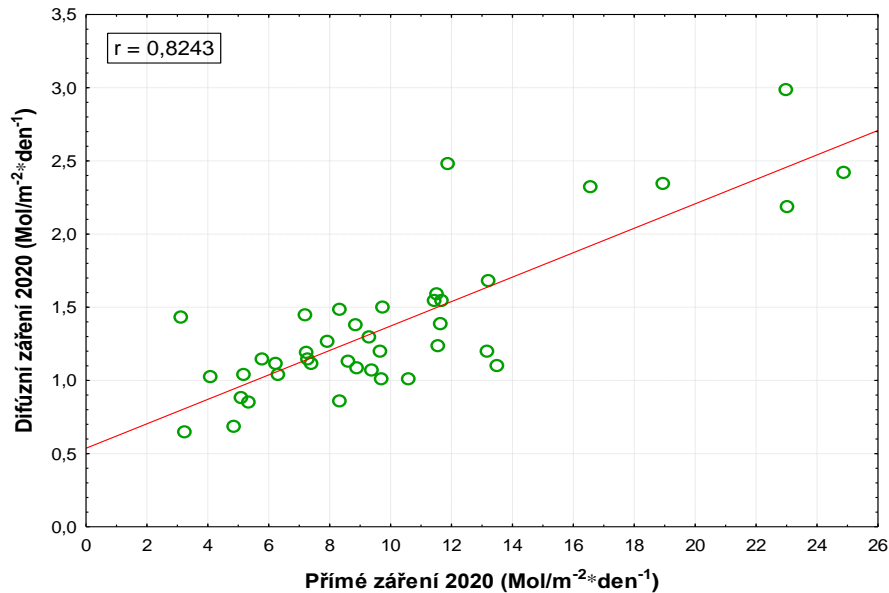
Výsledky lineárních modelů obsahují koeficient determinace (R^2) v procentech a hodnoty pravděpodobnosti zamítnutí nulové hypotézy (*P* hodnota). Výsledky, které jsou statisticky průkazné jsou označeny zeleně, statisticky neprůkazné hodnoty jsou označeny šedě. Proměnné jsou v průkazných případech v pozitivním vztahu.

Proměnné		Výsledky lineárních modelů	
Závislá	Nezávislá	R2 (%)	<i>P</i> hodnota
Mean	Direct	20,9	0,006
Mean	Diffuse	27,2	0,0006
Mean	Total	22,1	0,004
Mean	Openness	28,8	0,0004
Mean	% fsun	21,8	0,004
CV	Direct	-	0,15
CV	Diffuse	-	0,61
CV	Total	-	0,17
CV	% sun	-	0,18
CV	Openness	-	0,73

Graf 1 znázorňuje vzájemnou závislost dvou proměnných přímého a difúzního záření z roku 2020. Z grafu je zřejmé, že prediktory dosahují velmi vysoké korelace 82 %. Rozptyl je v nižších hodnotách spíše homogenní, ve vyšších hodnotách začíná být heterogenní. Podle uspořádání lze také říci, že hodnoty vykazují vysokou míru lineárního vztahu.

Graf 1: Závislost hodnot přímého a difúzního záření

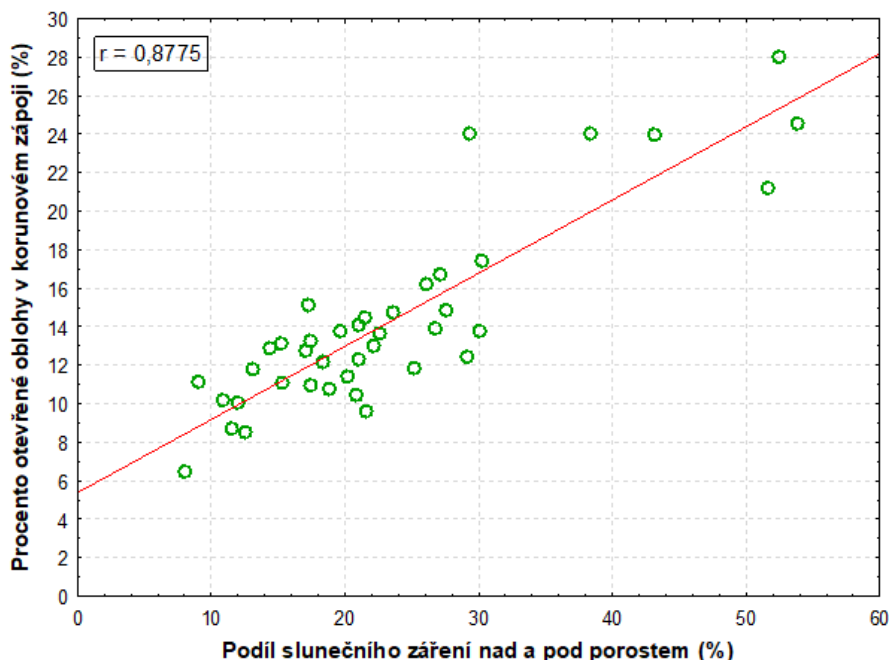
Samostatné zelené body jsou trvalé zkušné plochy a červená přímka je lineární spojnice trendu. V levém horním rohu je uvedeno procento korelačního koeficientu.



Graf 2 ukazuje vzájemnou závislost dvou nezávislých proměnných procenta otevřené oblohy v korunovém zápoji a podíl slunečního záření nad a pod porostem z roku 2020. Tento graf má podobné trendy jako Graf 1 a lze jej popsat stejně. Je zřejmé, že prediktory dosahují velmi vysoké korelace 88 % a jsou na sobě závislé. Rozptyl je v nižších hodnotách spíše homogenní, ve vyšších hodnotách začíná být heterogenní. Podle uspořádání lze opět potvrdit vysokou míru lineárního vztahu těchto prediktorů.

Graf 3: Závislost hodnot procenta otevřené oblohy a podílu slunečního záření

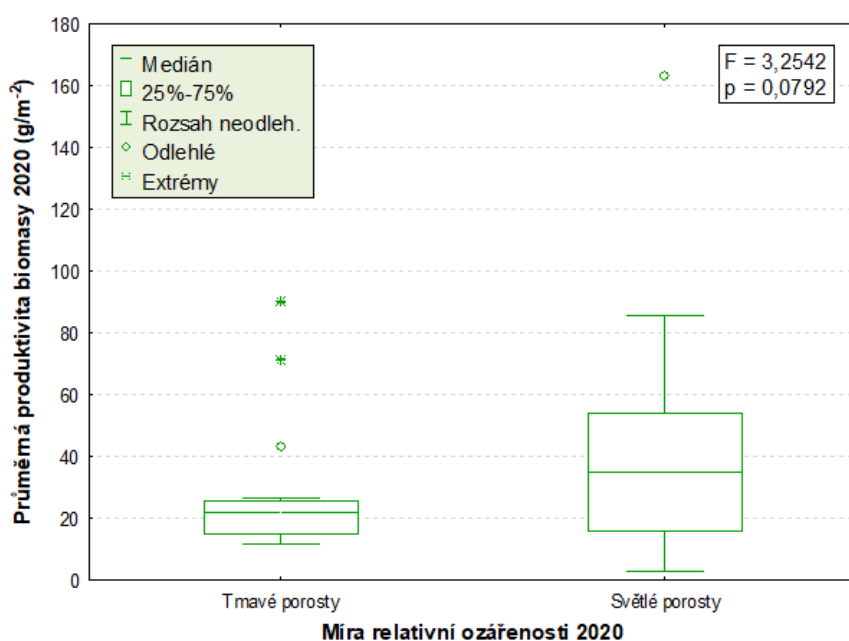
Samostatné zelené body jsou trvalé zkušné plochy a červená přímka je lineární spojnice trendu. V levém horním rohu je uvedeno procento korelačního koeficientu.



Pro ověření mé první hypotézy jsem zvolila krabicový graf, který ukazuje chování produktivity biomasy ve tmavých a světlých porostech. Graf 3 znázorňuje závislost průměrné produktivity bylinného patra vzhledem k relativní míře ozáření. Koeficient P ukazuje okrajovou signifikanci 8 % a můžeme proto říct, že průměrná produktivita biomasy je na světlejších místech průkazně větší než na místech tmavších.

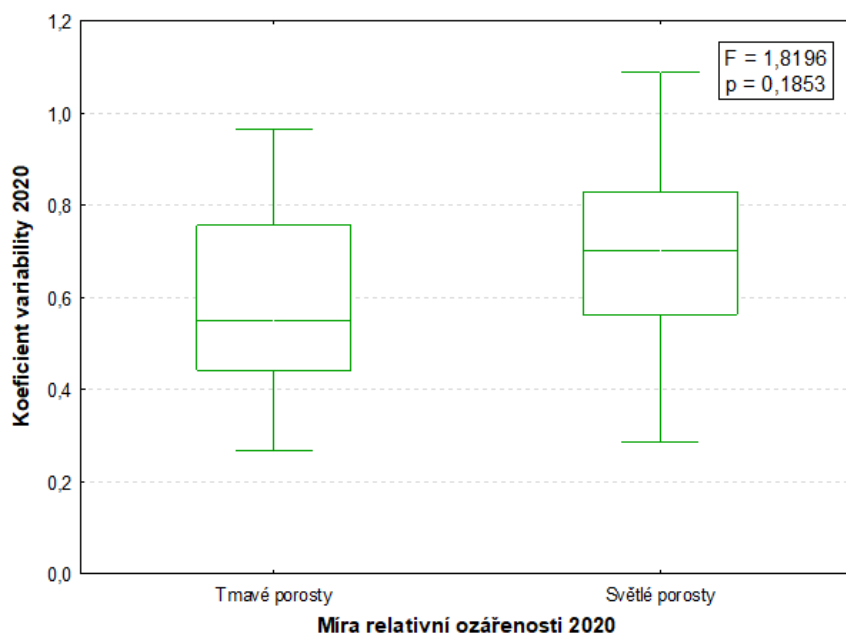
Graf 2: Závislost průměrné produktivity biomasy na míře relativní ozáření

V levém horním rohu je uvedena legenda společná pro všechny krabicové grafy.



K ověření druhé pracovní hypotézy jsem použila krabicový Graf 4. Ten znázorňuje variabilitu tvorby biomasy v závislosti na relativní míře ozáření zkusných ploch. Koeficient P nedosahuje průkazné hladiny, ale je zde naznačena tendence, dle které světlejší porosty dosahují vyšší prostorové variability tvořené biomasy.

Graf 4: Závislost koeficientu variability na relativní míře ozáření



5 Diskuse

5.1 Vliv světla na produktivitu bylinného patra

Vztah produktivity biomasy k relativní míře ozáření se prokázal v mém případě u všech složek záření. Všechny výsledky jednotlivých regresních analýz se ukázaly jako signifikantní a potvrzují základní hypotézu.

Takovéto výsledky uvádí také Dudová (2018), která se zabývala vztahem světelných podmínek na produkci biomasy v referenční lokalitě Na Voskopě ve vegetačních sezónách 2016 a 2017. Nejvíce biomasu ovlivňovalo procento otevřené oblohy v korunovém zápoji, což korespondovalo i s naměřenými hodnotami lokality na Pláních, i když byly výsledky z lokality Na Voskopě prakticky dvakrát tak větší. Na Voskopě došlo v předcházejících letech k odtěžení dvou pruhů, čímž došlo k náhlému prosvětlení deseti ploch. Ty byly vystaveny zvýšenému příkonu slunečního záření a ovlivnily tak výsledky analýz. V práci je uvedeno, že pokud by nedošlo k tomuto zásahu, mohly by být pravděpodobně očekávány výsledky obdobné jako v roce 2014, kdy stejný výzkum v lokalitě Na Voskopě prováděl i Mevald (2016). Dudová dále uvádí, že pro porosty neovlivněné výchovným zásahem nebyl nalezen výrazný rozdíl v produktivitě bylinného patra mezi světlými a tmavými stanovišti. Jako důvod uvádí malé množství dat k porovnání. Zajímavé je, že hodnoty produktivity biomasy za rok 2017 jsou skoro totožné i přesto, že lokality Na Voskopě a Na Pláních jsou ekologicky poněkud odlišné. Lokalita Na Voskopě představuje extrémnější svah a silněji výsušnou polohu, zdejší lesní porost se řadí spíše k teplomilným doubravám, tedy k typu xerofilní vegetace. Lokalita Na Pláních má spíše přechodný mezoxerofilní charakter a její bylinné patro je nejbohatší ze všech porovnávaných lokalit (Krupičková 2020). Důvodem velkého nárůstu biomasy v roce 2017 Dudová (2018) uvádí vyšší úhrn srážek zkoumaného roku. Dle Českého hydrometeorologického ústavu byl v roce 2017 srážkový úhrn ve Středočeském kraji 615 mm a v roce 2020 pak 629 mm, lze tedy konstatovat, že oba roky byly v množství srážek podobné.

Následně se výsledky dosažené na lokalitě Na Pláních téměř shodují s prací Nečasové (2019) provedené na výzkumné lokalitě Za Lípou. Nejsilnější signifikantní vztah se v tamním porostu prokázal pro absolutní množství biomasy u difúzního záření, tento vztah je ale v lokalitě Na Pláních druhý nejvýrazněji ovlivňující produktivitu biomasy. Nečasová tvrdí, že lze očekávat stejný vývoj produkce biomasy v budoucích letech jako u porovnávané

lokality Na Voskopě (Dudová 2018), protože v lokalitě Za Lípou bude probíhat rovněž těžba a převod nepravé kmenoviny na aktivní střední les. Dále Nečasová uvádí, že zkoumaný porost byl dosud intaktní a je evidentní, že na plochách odtěžených bude narůstat biomasa tak, jak bude postupovat sukcesní vývoj vegetace. Dále se výsledky dosažené v lokalitách Na Pláních a Za Lípou shodují hladinou signifikance pro otevřenost korunového zápoje ovlivňující absolutní produktivitu biomasy, i když v lokalitě Za Lípou působí otevřenost korunového zápoje na produktivitu biomasy mnohem méně.

Zkoumaný mechanismus, že zvýšený světelný příkon do bylinného patra vede k větší intenzitě vzrůstu nadzemní biomasy bylinného podrostu, si vysvětlují tak, že v lokalitě mého výzkumu došlo k několika skutečnostem. Na samém konci roku 2019 předtím, než jsem odebírala vzorky biomasy, došlo na jednom vymezeném pruhu (kde jsou rozmístěny trvalé zkusné plochy č. 11–15) k prvnímu plánovanému těžebnímu zásahu, stromové patro tím bylo uvolněno a vznikla silně osluněná místa, v podobném výsledku jako u těžební aktivity v lokalitě Na Voskopě (Dudová 2018). Bylinné patro v lokalitě Na Pláních bylo již v roce 2019 silně opanováno nitrofilními druhy (*Galium aparine*, *Alliaria petiolata*, *Chaerophyllum temulum*, *Fallopia convolvulus* – Krupičková 2020), které se na dvou dalších lokalitách Na Voskopě a Za Lípou vyskytují jen ojediněle nebo roztroušeně. Na Pláních byly téměř ve všech snímcích a s velkou pokryvností. Masivní nárůst uvedených nitrofytů je zdůvodněn suchem v předchozích letech, kdy v půdě zůstalo zvýšené množství nespotřebovaných živin a po deštích na jaře 2019 se živiny mobilizovaly, a proto stoupl výrazně podíl nitrofilních bylin v lesích v letní sezóně 2019 (Krupičková 2020). Vzhledem k tomu, že tyto druhy (hlavně *Galium aparine* a *Alliaria petiolata*) se převážně nacházely na odtěžených místech, ze kterých byly v této práci odebírány vzorky a rok 2020 byl navíc téměř shodný v úhrnu srážek jako v roce 2017, ve kterém byl pozorován zvýšený nárůst biomasy v lokalitě Na Voskopě (Dudová 2018) v roce 2017, můžeme zakončit tímto tvrzením: zvýšení intenzit světla společně se vzrůstem dostupnosti půdních živin výrazněji zvýšilo závislost vyprodukované biomasy na světelných podmínkách ve zkoumaných porostech.

5.2 Vliv světla na variabilitu produkce biomasy

Signifikantní vztah vlivu světlených podmínek k prostorové variabilitě se nepodařilo prokázat na základě regresních analýz a musíme tento vztah zamítnout. Je možné, že pokud bychom měli k dispozici větší množství dat k porovnání z více zkusných ploch, mohla by být tato hypotéza potvrzena.

Ke stejným výsledkům došla i Nečasová (2019), která na základě nasbíraných dat nemohla potvrdit jakýkoli vztah prostorové heterogenity tvorby biomasy se světelnými podmínkami.

Dudová (2018) taktéž neprokázala vliv světla na variabilitu tvorby biomasy v podrostu a nemohla tuto hypotézu potvrdit na základě nasbíraných dat. Závislost koeficientu variability na míře relativní ozáření nedosahovala v postupných letech 2016 a 2017 v lokalitě Na Voskopě prokazatelného rozdílu mezi tmavšími a světlými porosty. Stinnější a světlejší porosty se v roce 2016 chovaly stejně a postupně pak klesala míra variability prokazatelného rozdílu. Jako důvod je uveden efekt působení slunečních skvrn na dynamiku tvorby biomasy bylinného podrostu: ve tmavších porostech reagují byliny citlivěji na pohyb skvrn a pravděpodobně dochází k větší prostorové heterogenitě nárůstu biomasy (Dudová 2018). Podobný mechanismus lze očekávat rovněž ve zkoumaném porostu Na Pláních.

I přes to, že nebyl prokázán signifikantní vztah mezi světelným zářením a koeficientem variability, analýza variace naznačila jistý trend, který ukazuje, že světlejší porosty mají větší variabilitu produkce biomasy nežli porosty tmavé. Porovnávané lokality můžeme klasifikovat dle vlhkostních poměrů (vlhkost půdy i mikroklimatu) následovně: lokalita Za Lípou představuje spíše vlhké – mezofilní prostředí (orientace svahu je k východu), lokalita Na Pláních představuje průměrně vlhké prostředí – mezoxerofilní (orientace svahu je k jihu), lokalita na Voskopě je charakterizována jako extrémní, suché – xerofilní prostředí (nejprudší svah s orientací k západu). Vzhledem k tomuto ekologickému gradientu bychom proto mohli očekávat i souvztažný gradient ve zkoumaných závislostech produktivity biomasy. Porovnání ukazuje Tabulka 4.

Tabulka 4: Lineární srovnání extremity prostředí porovnávaných lokalit a souvztažnost s dosaženými výsledky regresních modelů závislosti prostorové variability produktivity biomasy na světelných podmínkách

CV = koeficient variability produktivity biomasy.

Proměnné		Na Voskopě	Na Pláních	Za Lípou
		P hodnota		
Závislá	Nezávislá	xerofilní	mezoxerofilní	mezofilní
CV	Direct	0,82	0,15	0,86
CV	Diffuse	0,76	0,61	0,69
CV	Total	0,81	0,17	0,89
CV	% fsun	0,81	0,18	0,86
CV	Openness	0,81	0,73	0,65

Překvapivě srovnání lokalit nenaznačuje lineární trend dosažených výsledků. Pozorované parametry se spolu s ekologickými podmínkami mění nezávisle, i když lokality Za Lípou a Na Voskopě ukazují podobné výsledky, každý ovšem stojí na opačné straně stupnice z hlediska ekologického prostředí. Teoreticky bychom mohli předpokládat nejtěsnější vztah mezi prostorovou variabilitou produkce biomasy a dostupností světla v mezofilní lokalitě Za Lípou: pokud je zde voda nejméně limitujícím faktorem v porovnání s dalšími dvěma lokalitami, lze vzrůst světelné intenzity pokládat za významnější stimul pro produkci biomasy. Naopak v případě xerofilní lokality Na Voskopě – opět teoreticky – nemohou byliny zvýšit produktivitu při vyšší hladině osvětlení, protože nemají k dispozici potřebnou vodu. Dosažené výsledky tento teoretický mechanismus ale nepodporují. V porostech nastává výrazná lokální variabilita, proto můžeme tvrdit, že porosty bývalých pařezin jsou specifické a nevykazují jednoduché a souvztažné gradienty ekologických závislostí. Zvýšení počtu ploch a dat by původní hypotézu, která předpokládá, že prostorová variabilita tvorby nadzemní biomasy bude vlivem světelných podmínek vyšší na světlejších místech porostu, nakonec mohlo potvrdit, protože větší variabilita v produktivitě biomasy podrostu je ve výsledcích naznačena. V dalším výzkumu by také bylo dobré zaměřit se na závislost světelných poměrů a diverzity bylin a provést příslušnou srovnávací analýzu.

6 Závěr

Uplatněné postupy a výsledky této práce jednoznačně přispěly k dalšímu pochopení vlivu slunečního záření na dynamiku bylinného patra a její variabilitu pro další výzkumy na lokalitě nepravé kmenoviny Na Pláních. Jednotlivými regresními analýzami se potvrdilo, že světelné záření má vliv na produktivitu bylinného patra. Testování odhalilo, že nejsilnější vliv má difúzní záření a dále procento otevřené oblohy v korunovém zápoji. Na světlejších místech došlo k nárůstu biomasy vlivem odtěženého stromového patra. Tento efekt se dá také přičíst expanzivním nitrofilním rostlinám, které měly vhodné podmínky pro rozvoj masivnější pokrývnosti na stanovištích. Jediným případem, ve kterém se neobjevil signifikantní vztah světelného záření, byla variabilita v prostorové tvorbě biomasy podrostu. Analýza variace ale naznačuje trend, který ukazuje, že světlejší porosty mají tuto variabilitu zvýšenou, bohužel na základě nasbíraných dat nelze tuto tendenci jednoznačně potvrdit. Do budoucna by bylo dobré rozšířit datovou základnu o další zkoumané porosty na území Českého krasu, ale i dalších lokalit v českém termofytiku, protože dosažené výsledky naznačují unikátnost a tím pádem malou předvídatelnost ekologických závislostí v porostech pařezin.

7 Seznam literatury a použitých zdrojů

ALTMAN J., HÉDL R., SZABÓ P., MAZŮREK P., RIEDL V., MÜLLEROVÁ J., DOLEŽAL J., 2013: Tree-rings mirror management legacy: dramatic response of standard oaks to past coppicing in Central Europe. *PloSone*, 8(2), e55770. s.

ANONYM, 2017: Plán péče pro Přírodní rezervaci Karlštejn na období 2017–2025. Správa Chráněné krajinné oblasti Český kras, 2017, 66 s.

AXMANOVÁ I., ZELENÝ D., LI C., CHYTRÝ M., 2011: Environmental factors influencing herb layer productivity in Central European oak forests: Insights from soil and biomass analyses and a phytometer experiment. – *Plant and Soil*, 342: 183–194.

BEGON M., TOWNSEND C., HARPER J., 1997: *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. 1. vyd. Olomouc: Univerzita Palackého, 949 s. ISBN 8070676957

BUCKLEY E.P. (ed.), 1992: *Ecology and management of coppiced woodlands*. – Champan & Hall, London, 336 p.

BUČEK A., ČERNUŠÁKOVÁ L., 2014: Lokality lesů výmladkového původu a jejich význam v kulturní krajině. – Brno: Mendelova univerzita, Lesnická a dřevařská fakulta, 6–12.

DE LOMBAERDE E., BLONDEEL H., BAETEN L., LANDUYT D., PERRING M., DEPAUW L., MAES S., WANG B., VERHEYEN K., 2020: Light, temperature and understorey cover predominantly affect early life stages of tree seedlings in a multifactorial mesocosm experiment. – *Forest Ecology and Management* 461: 1–31.

DEPAUW L., PERRING M., LANDUYT D., MAES S., BLONDEEL H., DE LOMBAERDE E., BRÜMELIS G., BRUNET J., CLOSSET-KOPP D., CZEREPKO J., DECOCQ G., OUDEN J., GAWRYS R., HÄRDTLE W., HÉDL R., HEINKEN T., HEINRICHS S., JAROSZEWICZ B., KOPECKÝ M., LIEPINA I., MACEK M., MÁLIŠ F., SCHMIDT W., SMART S., UJHÁZY K., WULF M., VERHEYEN K., 2019: Light availability and land-use history drive biodiversity and functional changes in forest herb layer communities. – *Journal of Ecology* 108: 1411–1425.

- DUDOVÁ T., 2018:** Vliv světelných podmínek na dynamiku produktivity bylinného patra na experimentální ploše teplomilné doubravy v přírodní rezervaci Na Voskopě (Český kras). – Ms. 50 s. [Bakal. práce; depon. in: Knihovna ČZU, Praha-Suchdol]
- DYKYJOVÁ D., 1989:** Metody studia ekosystémů. 1. vyd. – Praha: Academia, 690 s.
- HÉDL R., SZABÓ P., RIEDL V., KOPECKÝ M., 2011:** Tradiční lesní hospodaření ve střední Evropě II. Lesy jako ekosystém. – Živa V/2011: 108–110.
- KADAVÝ J., 2007:** Střední les jako přírodě blízký způsob hospodaření.
- KADAVÝ, J. 2011:** Nízký a střední les jako plnohodnotná alternativa hospodaření malých a středních vlastníků lesa. Obecná východiska. – Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy, 294 s.
- KONŠEL, J. 1931:** Stručný nástin tvorby a pěstění lesů v biologickém ponětí. – Písek: Matice lesnická, 552 s.
- KONVIČKA M., CÍŽEK L., BENEŠ J., 2006:** Ohrožený hmyz nížinných lesů. – Olomouc: Sagittaria, 80 s.
- KRUPIČKOVÁ Z., 2020:** Lesní vegetace historických pařezin vrchu Boubová u Srbska (Karlštejsko) – Ms. 77 s. [Diplom. práce; depon. in: Knihovna ČZU, Praha-Suchdol]
- KUKLÍK K., 1988:** Český kras: chráněná krajinná oblast. – Praha: ČTK-Pressfoto, 213 s.
- LANDUYT D., AMPOORTER E., BASTIAS C., BENAVIDES R., MÜLLER S., SCHERER-LORENZEN M., VALLADARES F., WASOF S., VERHEYEN K., 2020:** Importance of overstorey attributes for understorey litter production and nutrient cycling in European forests. – *Forest Ecosystems* 7/45: 1–11.
- LANDUYT D., MAES S., DEPAUW L., AMPOORTER E., BLONDEEL H., PERRING M., BRÜMELIS G., BRUNET J., DECOCQ G., OUDEN J., HÄRDLE W., HÉDL R., HEINKEN T., HEINRICHS S., JAROSZEWICZ B., KIRBY K., KOPECKÝ M., MÁLIŠ F., WULF M., VERHEYEN K., 2019:** Drivers of above-ground understorey biomass and nutrient stocks in temperate deciduous forests. *Journal of Ecology* 108: 982–997.

LOŽEK V., 2007: Zrcadlo minulosti: česká a slovenská krajina v kvartéru. – Praha: Dokořán, 216 s.

LOŽEK V., KUBÍKOVÁ J., SPRYŇAR P. a kol., 2005: Střední Čechy. – In: Mackovčín P. a Sedláček M. (Eds.), Chráněná území ČR, svazek XIII., Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha, 904 pp.

MEVALD O., 2016: Dynamika produktivity bylinného patra v teplomilné doubravě v Přírodní rezervaci Na Voskopě (Karlštejsko) v závislosti na intenzitě slunečního záření. – Ms. 49 s. [Bakal. práce; depon. in: Knihovna ČZU, Praha-Suchdol]

MORAVEC J. a kol., 1994: Fytocenologie. Praha: Academia, 403 s.

NEČASOVÁ M., 2019: Produktivita bylinného patra v nepravé kmenovině dubohabřiny jako funkce intenzity světla v porostu na výzkumné ploše Za Lípou (NPR Koda, Český kras) – Ms. 70 s. [Bakal. práce; depon. in: Knihovna ČZU, Praha-Suchdol]

PINHEIRO J., BATES D., DEBROY S., SARKAR D. and R Core Team, (2017): nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131. Dostupné: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme> (cit. 1. 3. 2021)

poslední aktualizace: 7. 3. 2008 (cit. 15. 3. 2021)

SIMON J., VACEK S., 2008: Výkladový slovník hospodářské úpravy lesů. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, pp. 46–48.

SLAVÍKOVÁ, J. 1986: Ekologie rostlin. – Praha: Státní pedagogické nakladatelství, 366 p.

SUCHOMEL J., KULHAVÝ J., ZEJDA J., PLESNÍK J., MENŠÍK J.

Akela.mendelu.cz: Ekologie lesních ekosystémů – Učební text (skriptum), Lesnická a dřevařská fakulta Mendelovy univerzity v Brně, Dostupné:

https://akela.mendelu.cz/~xcepl/inobio/skripta/Skripta_Ekologie_lesnich_ekosystemu.pdf. Poslední aktualizace: 1. 3. 2015 (cit. 25. 11. 2020)

SVOBODA P., 1952: Nauka o lese. – Praha: Přírodovědecké nakladatelství, 324 s.

ŠÁLEK L., STOLARIKOVÁ R., JEŘÁBKOVÁ L., KARLÍK P., DRAGON L., JELENECKÁ A., 2014: Timber production and ecological characteristics of trees in

coppice forest in the Voskop nature reserve in Český kras – a case study. – *Journal of Forest Science* 60: 519–525.

ŠTOCHLOVÁ P, HÉDL R., 2018: Czech republic. – In: Unrau A., Becker G., Spinelli R., Lazdina D., Magagnotti N., Nicolescu V. N., Buckley P., Bartlett D., Kofmann P. D. (Eds.), *Coppice Forests in Europe*, Albert Ludwig University, Freiburg, pp. 219–225.

TESAŘ a kol., 1996: Pěstování lesa v heslech. – Brno: Mendelova univerzita, Lesnická a dřevařská fakulta, 95 s.

TOMÁŠKOVÁ I., KUBÁSEK J., 2016: Fyziologie lesních dřevin I.: fyziologie, produkce a stresy rostlin – Učební text (skriptum), Fakulta životního prostředí ČZU v Praze. ISBN 978-80-2132-6088.

TOMÁŠKOVÁ I., KUBÁSEK J., 2017: Fyziologie lesních dřevin II.: růst, vývoj a rozmnožování – Učební text (skriptum), Fakulta životního prostředí ČZU v Praze. 1. vydání. ISBN 978-80-2132-8006.

ÚHÚL, 2000: Textová část oblastního plánu rozvoje lesů PLO č. 8 Krivoklátsko a Český kras pro období 2000–2019. – Ms., 714 s. [depon. in: ÚHÚL Brandýs nad Labem, dostupné na: http://www.uhul.cz/images/ke_stazeni/oprl_oblasti/OPRL-LO08-Krivoklatsko_a_Cesky_kras.pdf].

8 Seznam příloh

Příloha 1: Tabulka se vstupními daty z roku 2020	50
Příloha 2: Tabulka s hodnotami hmotnosti odebrané biomasy z roku 2020	51

9 Přílohy

Příloha 1: Tabulka se vstupními daty z roku 2020

Plocha	Koeficient variability	Průměrná produktivity biomasy	Počet pixelů oblohy	Procento otevřené oblohy	Přímé záření	Difúzní záření	Celkové záření	Podíl slunečního záření
1	0,714	2,748	16,02	17,47	13,21	1,68	14,9	30,2
2	0,757	15,476	12,55	13,15	6,31	1,04	7,35	15,2
3	0,45	22,284	7,78	8,55	5,31	0,85	6,16	12,5
4	0,754	21,572	9,37	10,08	5,07	0,88	5,95	12
5	0,38	16,54	10,92	12,16	7,92	1,27	9,19	18,3
6	0,588	51,092	14,25	14,72	10,59	1,01	11,6	23,6
7	0,664	43,892	13,57	14,52	9,3	1,3	10,6	21,5
8	0,966	19,292	10,16	10,76	8,3	0,86	9,16	18,8
9	0,557	24,444	11,67	12,73	7,23	1,19	8,41	17,1
10	0,541	71,332	13,85	15,13	7,2	1,45	8,65	17,2
11	0,745	163,052	21,91	24,04	16,55	2,32	18,87	38,3
12	0,728	15,092	21,81	23,97	18,94	2,35	21,29	43,1
13	0,499	26,836	21,63	24,02	11,87	2,48	14,35	29,3
14	0,851	72,332	19,02	21,21	23,02	2,19	25,21	51,6
15	0,688	85,588	25,06	27,99	22,96	2,99	25,95	52,4
16	0,284	43,428	15,24	16,75	11,51	1,59	13,1	27,1
17	0,839	56,668	8,64	9,6	9,69	1,01	10,7	21,6
18	0,332	33,388	14,87	16,25	11,44	1,55	12,99	26,1
19	0,533	89,876	12,74	14,11	8,83	1,38	10,21	21
20	0,883	25,452	9,65	11,14	3,13	1,43	4,56	9
21	0,415	43,06	11,9	12,87	5,78	1,15	6,93	14,4
22	0,365	11,964	8,16	8,7	4,84	0,69	5,53	11,5
23	0,58	17,836	12,34	13,8	8,33	1,49	9,82	19,6
24	0,923	49,796	12,15	13,69	9,74	1,5	11,24	22,6
25	0,83	30,924	10,64	11,83	11,53	1,24	12,77	25,2
26	0,564	11,5	12,99	13,79	13,47	1,1	14,57	30
27	0,268	11,532	10,03	11,12	6,21	1,12	7,33	15,3
28	1,088	16,884	11,31	12,3	8,9	1,09	10	21
29	0,498	13,636	10,83	11,79	5,17	1,04	6,22	13,1
30	0,488	26,764	9,13	10,22	4,09	1,03	5,12	10,9
31	0,79	25,964	5,88	6,49	3,24	0,65	3,9	8
32	0,561	22,724	12,46	13,3	7,37	1,12	8,49	17,4
33	0,581	13,604	12,62	13,92	11,61	1,39	13	26,7
34	0,711	24,092	9,42	10,42	9,38	1,07	10,45	20,8
35	0,762	70,892	22,36	24,56	24,89	2,42	27,31	53,8
36	0,841	14,46	10,3	11,39	8,62	1,13	9,75	20,2
37	0,387	36,196	11,94	13,02	9,64	1,2	10,84	22,1
38	0,562	26,332	13,3	14,9	11,65	1,55	13,2	27,6
39	0,825	14,092	11,34	12,47	13,16	1,2	14,36	29,1
40	0,433	12,852	9,74	10,94	7,27	1,15	8,42	17,4

Příloha 2: Tabulka s hodnotami hmotnosti odebrané biomasy z roku 2020

Plocha	1_20	2_20	3_20	4_20	5_20
1	2,276	3,556	6,036	1,636	0,236
2	11,476	11,116	6,316	38,636	9,836
3	34,596	12,756	9,476	22,436	32,156
4	19,676	53,276	14,916	8,796	11,196
5	14,396	9,956	18,956	11,836	27,556
6	31,756	75,396	46,076	9,156	93,076
7	11,516	24,916	33,236	54,796	94,996
8	3,636	7,436	15,996	55,476	13,916
9	26,556	14,636	30,836	5,276	44,916
10	116,756	24,836	106,876	27,916	80,276
11	26,636	19,156	187,956	265,756	315,756
12	8,716	14,636	36,196	5,116	10,796
13	10,196	39,676	42,996	28,276	13,036
14	25,236	42,636	94,876	182,676	16,236
15	112,996	144,596	24,236	140,316	5,796
16	40,356	31,236	30,556	61,916	53,076
17	107,196	32,676	12,156	10,716	120,596
18	46,356	46,796	23,396	21,076	29,316
19	153,276	71,116	10,076	115,436	99,476
20	21,116	21,156	11,796	68,636	4,556
21	16,676	65,636	28,996	47,876	56,116
22	7,476	9,236	9,076	14,956	19,076
23	19,676	11,636	10,996	9,596	37,276
24	45,516	138,516	13,556	15,916	35,476
25	12,556	67,196	55,356	1,156	18,356
26	10,596	5,356	17,516	3,796	20,236
27	5,516	12,756	14,316	12,956	12,116
28	7,036	8,276	53,436	10,636	5,036
29	25,076	6,516	10,156	17,476	8,956
30	45,236	30,236	29,316	4,676	24,356
31	1,116	56,596	38,916	26,676	6,516
32	38,756	11,716	12,756	37,916	12,476
33	11,156	9,836	12,196	5,996	28,836
34	3,796	26,116	22,516	54,636	13,396
35	22,756	105,796	159,556	46,676	19,676
36	8,996	1,636	34,196	4,956	22,516
37	61,636	36,076	25,796	21,156	36,316
38	54,036	13,236	16,436	28,796	19,156
39	3,156	9,596	33,476	20,836	3,396
40	7,756	7,236	13,756	12,836	22,676