

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA LESNICKÁ A DŘEVAŘSKÁ

KATEDRA PĚSTOVÁNÍ LESŮ



**Struktura a vývoj porostů ponechaných samovolnému vývoji
v NPR Karlštejn v CHKO Český kras.**

Structure and development stands leaving forests for spontaneous development
in the NNR Karlštejn in the PLA Český kras

Diplomová práce

Autor práce: Martin Kalenda, Bc.

Vedoucí diplomové práce: Prof. RNDr. Stanislav Vacek, DrSc.

Praha 2018

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Martin Kalenda

Lesní inženýrství

Název práce

Struktura a vývoj porostů ponechaných samovolnému vývoji v NPR Karlštejn v CHKO Český kras.

Název anglicky

Structure and development stands leaving forests for spontaneous development in the NNR Karlštejn in the PLA Český kras.

Cíle práce

Získat poznatky o struktuře a vývoji porostů habrových doubrav a vápnomilných bučin ponechaných samovolnému vývoji v NPR Karlštejn v CHKO Český kras, jako podkladu pro tvorbu přírodě blízkého managementu v obdobných stanovištních a porostních poměrech.

Metodika

- Rozbor problematiky struktury a vývoje porostů ponechaných samovolnému vývoji v Evropě se zaměřením na habrové doubravy a vápnomilné bučiny v ČR a v CHKO Český kras.
- Charakteristika zájmové oblasti CHKO Český kras a zejména pak stanovištních a porostních poměrů v NPR Karlštejn.
- Charakteristika 4 výzkumných ploch v habrových doubravách a vápnomilných bučinách na v NPR Karlštejn.
- Standartní biometrická měření všech jedinců stromového patra a jedinců zajištěné přirozené obnovy na 4 TVP o velikosti 50×50 m.
- Aplikace standardních biometrických a matematickostatistických metod.
- Vyhodnocení struktury a vývoje porostů na 4 výzkumných plochách v habrových doubravách a vápnomilných bučinách v NPR Karlštejn.
- Využití získaných poznatků o struktuře a vývoji porostů habrových doubrav a vápnomilných bučin pro tvorbu přírodě blízkého managementu v obdobných stanovištních a porostních poměrech v CHKO Český kras.

Doporučený rozsah práce

Minimálně 50 stran textu.

Klíčová slova

struktura a vývoj porostů, porosty ponechané samovolnému vývoji, habrové doubravy, vápnorník bučiny, NPR Karlštejn, CHKO Český kras

Doporučené zdroje informací

- Buček A., Drobilová L., Friedl M. (2011): Význam starobylých výmladkových lesů v územních systémech ekologické stability. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, Brno, 9 s.
- Hédl R., Kopecký M., Komárek J. (2010): Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions*, 16: 267–276.
- Janík D., Šamonil P., Vrška T., Adam D., Unar P., Hort L., Král K. (2008): Doutnáč – monitoring lokality ponechané samovolnému vývoji. *Folia Forestalia Bohemica* 9, Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce s.r.o., 60 s.
- Kadavý J. et al. (2011): Nízký a střední les jako plnohodnotná alternativa hospodaření malých a středních vlastníků lesa. Obecná východiska. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy, 294 s.
- Kolbek J., Vítková M. (1999): Biomonitoring v lesních společenstvech Křivoklátska I. Semenáčky dřevin a keřového patro. *Příroda*, 14: 127–144.
- Milad M., Schaich H., Bürgi M., Konold W. (2011): Climate change and nature conservation in Central European forests: A review of consequences, concepts and challenges. *Forest Ecology and Management*, 261: 4: 829-843.
- Vacek S., Moucha, P. et al. (2012): Péče o lesní ekosystémy v chráněných územích ČR. Praha, Ministerstvo životního prostředí, 896 s.
- Vacek S., Simon J., Remeš J. et al. (2007): Obhospodařování bohatě strukturovaných a přírodě blízkých lesů. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o., 447 s.
- Vacek S., Simon J. (2006): Možnosti managementu v habrových doubravách Českého krasu. In: Úloha lesníků v ochraně přírody a krajiny. Sborník referátů. Srbsko 22. 6. 2006, Praha, ČLS, ZAV ČR, MZe 2006, s. 36 – 48.
- Vacek S. (1999): Přírodě blízký les, kritéria jeho hodnocení a cesty k jeho přiblížení s ohledem na problematiku habrových doubrav. In: Vybrané problémy ochrany přírody a krajiny s ohledem na Český kras. Svatý Jan pod Skalou, 26. 10. 1999, Svatý Jan pod Skalou, SCHKO Český kras, ČAZV, s. 7–13.

Předběžný termín obhajoby

2017/18 LS – FLD

Vedoucí práce

prof. RNDr. Stanislav Vacek, DrSc.

Garantující pracoviště

Katedra pěstování lesů

Konzultант

doc. Ing. Miroslav Mikeska, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 28. 4. 2017

prof. Ing. Vilém Podrázský, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 5. 2. 2018

prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.

Děkan

V Praze dne 03. 04. 2018

Poděkování

Tímto bych rád poděkoval vedoucímu práce prof. RNDr. Stanislavu Vackovi, DrSc. za cenné rady a konzultace během zpracovávání mé diplomové práce. Také bych rád vyslovil své díky Ing. Zdeňku Vackovi Ph.D. za pomoc odbornou pomoc během měření a získávání dat na lokalitě Doutnáč.

Prohlášení

Prohlašuji, že diplomovou práci na téma „Struktura a vývoj porostů ponechaných samovolnému vývoji v NPR Karštejn v CHKO Český kras“ jsem vypracoval samostatně pod vedením prof. RNDr. Stanislava Vacka, DrSc. a použil jen ty prameny, které jsou uvedeny v seznamu použitých zdrojů.

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

V Praze dne 10. dubna 2018

Podpis autora

Obsah

1. Úvod	13
2. Cíl práce	15
3. Rozbor problematiky	15
3.1. Struktura a vývoj přirozených lesů	15
3.2. Přirozený vývoj lesů (malý a velký vývojový cyklus).....	16
3.3. Odumřelé dřevo	18
3.4. Přirozená obnova	21
3.4.1. Předpoklady pro přirozenou obnovu	21
3.4.2. Výhody přirozené obnovy	22
3.4.3. Nevýhody přirozené obnovy	23
3.4.4. Vliv zvěře na přirozenou obnovu.....	23
3.5. Zvláště chráněná území.....	24
3.5.1. CHKO Český kras.....	25
3.6. Popis druhů dřevin na TVP	29
3.6.1. Lípa malolistá.....	29
3.6.2. Buk lesní	29
3.6.3. Jasan ztepilý.....	30
3.6.4. Javor klen.....	31
3.6.5. Dub zimní.....	32
3.6.6. Habr obecný	32
3.6.7. Jeřáb břek	33
3.6.8. Smrk ztepilý	34
3.6.9. Javor mléč.....	34
3.6.10. Javor babyka.....	35
3.6.11. Líska obecná	36
3.6.12. Dřín obecný	36
3.6.13. Hloh obecný.....	37
3.6.14. Modřín opadavý	37
3.6.15. Trnovník akát	38
4. Materiál a metodika	39
4.1. Charakteristika zájmového území	39
4.2. Sběr dat	46
4.3. Zpracování dat	47

5. Výsledky.....	49
5.1. Struktura a vývoj stromového patra na TVP 1-3	49
5.2. Struktura a vývoj odumřelého dřeva.....	60
5.3. Biodiverzita stromového patra.....	62
5.4. Struktura a vývoj přirozené obnovy	65
5.5. Biodiverzita přirozené obnovy	67
5.5. Horizontální struktura dřevin v habrových doubravách různých tvarů lesa	68
5.5.1. Stromové patro – paty kmenů	68
5.5.2. Stromové patro – středy korunových projekcí.....	73
5.5.3. Přirozená generativní obnova	79
6. Diskuze.....	81
7. Závěr	96
8. Literatura	97

Seznam obrázků

Obrázek. 1: Časový průběh, kontinuita a prolínání vývojových stadií a fází přírodního lesa.....	18
Obrázek. 2: Krajinný pokryv Chráněné krajinné oblasti Český kras	26
Obrázek. 3: Lokalita Doutnáč je charakteristická teplomilnou květenou – třemdava bílá (<i>Dictamnus albus</i>).....	28
Obrázek. 4: Lokalizace zájmového území Doutnáč v NPR Karlštejn a v CHKO Český kras.	40
Obrázek. 5: Lokalita Doutnáč v CHKO Český kras je součástí NPR Karlštejn.	41
Obrázek. 6: Pohled na vrch Doutnáč od obce Bubovice.	41
Obrázek. 7: Umístění trvalých výzkumných ploch 1–4.....	43
Obrázek. 8. Interiér vápnomilné bučiny na TVP 1 – Doutnáč 1 (les vysoký).	44
Obrázek. 9: Interiér habrové doubravy na TVP 2 – Doutnáč 2 (les sdružený).	45
Obrázek. 10: Interiér habrové doubravy na TVP 3 – Doutnáč 3 (les nízký – bývalá pařezina).....	45
Obrázek. 11: Interiér habrové doubravy na TVP 4 – Doutnáč 4 (les vysoký).	46
Obrázek. 12: Legenda dřevin u růstového simulátoru SIBYLA.	47
Obrázek. 13: Vizualizace aktuálního stavu smíšeného porostu na TVP 1A v roce 2014	51
Obrázek. 14: Vizualizace aktuálního stavu smíšeného porostu na TVP 2A v roce 2014	52
Obrázek. 15: Vizualizace aktuálního stavu smíšeného porostu na TVP 3A v roce 2014.	53
Obrázek. 16: Histogram tloušťkové struktury stromového patra na TVP Doutnáč diferencovaně podle převládajících dřevin v přepočtu na 1 ha v r. 2014.	56
Obrázek. 17: Závislost výšky stromů na jejich výčetní tloušťce na TVP 1-3 Doutnáč diferencovaně podle převládajících dřevin v r. 2002.	57
Obrázek. 18: Závislost výšky stromů na jejich výčetní tloušťce na TVP 1-3 Doutnáč diferencovaně podle převládajících dřevin v r. 2014.	58
Obrázek. 19: Horizontální struktura porostů na TVP 1A, 1B až 3A, 3B.	60
Obrázek. 20: Histogramy výškové struktury přirozené obnovy na TVP 1–3 celkem a diferencovaně podle převládajících dřevin v přepočtu na 1 ha v r. 2014.	66
Obr. 21: Horizontální struktura základních druhů dřevin stromového patra v lese vysokém na TVP 4 v r. 202 a 2014.	70
Obrázek. 22: Horizontální struktura základních druhů dřevin stromového patra v lese sdruženém na TVP 2 v r. 202 a 2014.	71
Obrázek. 23: Horizontální struktura základních druhů dřevin stromového patra v lese nízkém na TVP 3 v r. 2002 a 2014.	72
Obrázek. 24: Horizontální struktura středů korunových projekcí základních druhů dřevin stromového patra v lese vysokém na TVP 4 v roce 2014.	75
Obrázek. 25: Horizontální struktura středů korunových projekcí základních dřevin stromového patra v lese sdruženém na TVP 2 v roce 2014.	76
Obrázek. 26: Horizontální struktura středů korunových projekcí základních dřevin stromového patra v lese nízkém na TVP 3 v roce 2014.	77
Obrázek. 27: Horizontální struktura základních druhů dřevin přirozené generativní obnovy na TVP 4.	80

Seznam tabulek

Tabulka 1: Rozvoj budování chráněných území v ČR	25
Tabulka 2: Průměrné měsíční úhrny srážek (mm) – srážkoměrná stanice Liteň.....	42
Tabulka 3: Průměrné měsíční teploty (°C) – klimatologická stanice Králův Dvůr.....	42
Tabulka 4: Základní údaje o trvalých výzkumných plochách 1–4.....	44
Tabulka 5: Přehled indexů popisujících strukturu porostu a jejich interpretace.....	48
Tabulka 6: Přehled základních porostních charakteristik TVP 1–3 diferencovaně podle dílčích ploch v r. 2002 a 2014.....	50
Tabulka 7: Přehled základních porostních charakteristik TVP 1–3 diferencovaně podle dílčích ploch a hlavních dřevin v r. 2002 a 2014	54
Tabulka 8: Indexy horizontální struktury stromového patra na TVP 1–3 v r. 2002 a 2014.	60
Tabulka 9: Objem odumřelého dřeva stojícího, ležícího a celkem podle stupňů rozkladu na TVP 1–3.	62
Tabulka 10: Indexy popisující druhovou diverzitu stromového patra na TVP 1A–3B v r. 2002 a 2014.	63
Tabulka 11: Indexy popisující strukturální a celkovou biodiverzitu stromového patra na TVP 1–3 v r. 2002 a 2014.....	64
Tabulka 12: Celkové počty jedinců přirozené obnovy a jejich zastoupení na TVP 1–3 v přepočtu na hektar v r. 2002 a 2014.	65
Tabulka 13: Biodivezita přirozené obnovy na TVP 1–3 v r. 2002 a 2014.	68
Tabulka 14: Strukturální indexy pat kmenů stromového patra diferencovaně podle základních druhů dřevin na TVP 2–4.	73
Tabulka 15: Strukturální indexy středů korunových projekcí základních dřevin stromového patra v lese vysokém (TVP 4), sdruženém (TVP 2) a nízkém (TVP 3) diferencovaně podle základních dřevin v roce 2014.....	78
Tabulka 16: Hodnoty vzdáleností středů korunových projekcí od paty kmene na jednotlivých PRP dle základních druhů dřevin v roce 2014.	79
Tabulka 17: Strukturální indexy přirozené generativní obnovy diferencovaně podle základních dřevin na TVP.....	81

Abstrakt

Diplomová práce se zabývá strukturou a vývojem porostů ponechaných samovolnému vývoji. Porosty se nachází na lokalitě Doutnáč, která patří do území NPR Karlštejn (CHKO Český kras). Práce popisuje strukturu a vývoj stromového patra, odumřelého dřeva a přirozené obnovy habrových doubrav a vápnornilných bučin na 4 trvalých výzkumných plochách, které jsou ponechány samovolnému vývoji. Práce se též zabývá biodiverzitou studovaných porostů, a to jak stromového patra, tak i přirozené obnovy v úzké vazbě na tvary lesa (les nízký, les střední a les vysoký). Práce též studuje horizontální strukturu habrových doubrav obhospodařovaných jako les nízký, střední a vysoký, a to jak u pat kmenů (stromů živých i odumřelých), tak i středů korunových projekci i u obnovy, a to diferencovaně podle hlavních druhů dřevin. Z výsledků vyplývá, že se jedná o přírodě blízké, převážně středně bohatě strukturované lesy. Struktura porostů a druhová diverzita stále ještě výrazně odrážejí původní způsob hospodaření, i když v rámci samovolného vývoje dále dochází k zvyšování zápoje, SDI indexu a přírůstu, zejména v původně nízkém lese. Více než ke změnám diverzity ve stromovém patře došlo ve studovaném období ke změnám v druhové struktuře přirozené obnovy. Za posledních 12 let tyto porosty neměly dosud možnost dostatečně projevit disturbanční dynamiku, jelikož se jedná o porosty relativně mladé.

Klíčová slova: Struktura a vývoj porostů, porosty ponechané samovolnému vývoji, habrové doubravy, vápnornilné bučiny, tvary lesa, NPR Karlštejn, CHKO Český kras.

Abstract

This diploma thesis deals with the structure and development of the forest stands left to spontaneous dynamics. The stands are situated on the locality Doutnáč, which belongs to the NNR Karlštejn (PLA Český kras). The study describes the structure and development of the tree layers, dead wood and the natural regeneration of hornbeam oak and lime beech forest on four permanent research plots, which are left to spontaneous dynamics. The study also deals with the biodiversity of the studied forest stands, both the tree layer and the natural regeneration in close connection with forest shapes (coppice, coppice with standards and high forest). The thesis also studies the horizontal structure of hornbeam oak stands, managed as a coppice, coppice with standards and high forest, both on the base of stems (live and dead trees), as well as the centroids of crown projection and natural regeneration, differentiated according to the main tree species. The results show that there are close-to-nature, predominantly medium-rich structured, forest stands. The structure of stands and species diversity still strongly reflect the original type of forest management, although in the context of spontaneous development, the canopy, SDI index and increment increase, especially in the original coppice forest. In the studied period, more pronounced changes occurred in the species structure of natural regeneration compared to changes in the diversity of the tree layer. Over the past 12 years, studied forest stands have not yet been able to show disturbing dynamics because of its relatively young stand age.

Keywords: Structure and development of forest stands, stands left to spontaneous dynamics, hornbeam oak forests, limestone beech forests, forest shapes, NNR Karlštejn, PLA Český kras.

1. Úvod

Lesy v nižších polohách ponechané samovolnému vývoji představují cenný zdroj informací, které nám pomáhají pochopit přírodní procesy řízené sukcesní dynamikou. Tyto lesy současně slouží jako náhrada původních lesů, kterých je v Evropě velmi málo a nebyly příliš studovány (KORPEL 1995; PETRITAN et al. 2012), na rozdíl od lesů jehličnatých či smíšených lesů vyšších poloh (BIRKS 2005; DEBELJAK 2006; WIRTH et al 2009; DIACI et al. 2012; GRIES et al. 2012; PETRITAN et al. 2014;). V nížinných polohách střední Evropy jde zejména o lesy smíšené s převahující dominancí různých druhů dubů, jaké se dle klimaxové teorie nacházejí v nejsušších a nejteplejších oblastech (cf. BOHN, NEUHÄUSL 2000). V jejich struktuře a vývoji se odráží dané mikroklimatické a edafické poměry (JANÍK et al. 2008). Lesy v těchto hustě obydlených oblastech jsou již po tisíciletí vystaveny intenzivnímu antropogennímu vlivu. Především těžba dřeva na palivo, pastva dobytka a hrabání steliva bývaly běžnou rutinní praxí v těchto lesích v celé Evropě (RACKHAM 2006; BERGMEIER 2008; GIMMI et al. 2008).

I přes to, že zachované nižinné lesy jsou díky konkurenčnímu zemědělství většinou malých plošných rozsahů, bývají často součástí chráněných území, kde již po několik desetiletí nebyl provedený žádný lidský zásah (PETRITAN et al. 2014). V současné době zájem o tyto území stoupá (ROHNER et al. 2012), především s ohledem na předpokládané klimatické změny (MILAD et al. 2011) a následných potencionálních změn vývoje, druhové skladby a procesů spojených s disturbancemi a mortalitou (KREJČÍ et al. 2013; PETRITAN et al. 2014). Zejména u smíšených porostů je předpoklad vyšší odolnosti a stability (PAQUETTE, MESSIER 2011; GRIES et al. 2012; KRÁLÍČEK et al. 2017), a proto je u těchto porostů velmi žádoucí usilovat o jejich velmi zodpovědný lesnický management vycházející ze znalosti struktury a vývoje těchto ceněných porostů.

Prostorová struktura porostu vyjadřuje uspořádání jedinců v prostoru a současně je odrazem mikrostanovištních podmínek v okolí každého jedince (PRETZSCH 2014, VACEK et al. 2017a). Tyto podmínky dále ovlivňují průběh dynamických přírodních procesů, jakými jsou růst mortalita a obnova nejen jednotlivých stromů, ale také celých lesních porostů (GIMMI et al. 2008; BURRASCANO et al. 2011; VACEK et al. 2013, 2015; KRÁLÍČEK et al. 2017). Prostorová struktura porostu hraje zásadní roli v mezidruhových vztazích rostlinných společenstev, v jejich dynamice a může být také příčinou změny druhové produktivity (NGO BEING et al. 2013). Studie (BARBIER et al. 2009; PAILLET et al. 2010) dokládají jaký vliv má

změna horního stromového patra při hospodaření v lesích na biodiverzitu mnoha různých taxonomických skupin podrostu.

Strukturu porostů historicky ovlivňovaly mnohé jak přírodní tak antropogenní vlivy. K nižšímu zápoji doubrav přispívali také požáry (KALIS et al. 2003; RACKHAM 2006) a to požáry nejen přírodní, ale během několika posledních tisíc let také požáry uměle zakládané (BILLAMBOZ 2001; HANECA et al. 2005). V dávné minulosti byly podle pastevní hypotézy porosty listnatých stromů prosvětlovány okusem velkých býložravců (cf. VERA 2000). V současnosti má vliv na přirozenou obnovu v listnatých porostech včetně teplomilných habrových doubrav především spárkatá zvěř (cf. VACEK et al. 2014). Z historického hlediska se na stavech porostů projevil především intenzivní cílený způsob využívání lesa člověkem. Ve střední Evropě byly teplomilné a habrové doubravy dlouhodobě obhospodařováni způsobem nízkého lesa, který rovněž udržuje rozvolněný zápoj porostu (cf. BRADSHAW et al. 2003, BIRKS 2005).

Lesy v České republice, položené v nižších polohách (do 400 m n. m.) byly díky snadné dostupnosti v minulosti intenzivně ovlivněny a žádné původní nenarušené lesy se v těchto polohách nedochovaly (VACEK, MOUCHA et al. 2012). Pouze ve špatně přístupných polohách nalezneme fragmenty přírodních lesů, které byly v minulosti jen částečně ovlivněny člověkem a v současné době jsou pod různými stupni ochrany (NP Podyjí v CHKO Moravský kras, NP Křivoklátsko v CHKO Český kras. (PRŮŠA 1985; MÍCHAL, PETŘÍČEK et al. 1999). Často se jedná o dubové a habrové porosty, ve kterých historicky docházelo k usměrňování jejich vývoje (těžba dříví, odvoz mrtvého dřeva, výchovné zásahy a jiné) což je na jejich struktuře a druhovém složení dosud patrné (SIMON et al. 2010). Intenzita hospodaření zde byla významě snížena až po druhé světové válce výjimečně již ve 30. letech 20. století (MÍCHAL, PETŘÍČEK et al. 1999). Tyto porosty jsou v současné době ponechány samovolnému vývoji, nebo v nich probíhají zásahy, které vedou k podpoře přirozené dřevinné skladby a prostorové struktury s předpokladem ponechat tyto porosty samovolnému vývoji v budoucnosti (cf. VACEK, MOUCHA et al. 2012). Z historických důvodů jsou tyto porosty ve věkovém stádiu dospívajících a dospělých porostů, ve kterých díky stáří nenastaly procesy vedoucí k napadení fytopatogeny, nebo větrnou disturbancí ke stádiu rozpadu (MÍCHAL, PETŘÍČEK et al. 1999; JANÍK et al. 2008).

2. Cíl práce

Cílem této diplomové práce je získání poznatků o struktuře a vývoji modelových porostů vápnomilných bučin a habrových doubrav ponechaných samovolnému vývoji na lokalitě Doutnáč v NPR Karlštejn v CHKO Český kras, jako podkladu pro tvorbu přírodě blízkého managementu na podobných stanovištích a porostních poměrech. Dílcím cílem bylo pak získat poznatky o biodiverzitě dřevinné složky těchto ekosystémů. Dalším dílcím cílem bylo též zhodnotit dosavadní různé způsoby obhospodařování v habrových doubravách s různým tvarem lesa (les nízký, střední a vysoký).

3. Rozbor problematiky

3.1. Struktura a vývoj přirozených lesů

V současnosti je struktura lesních porostů ve stále větší míře teoretické i praktické využívána pro porozumění zákonitostí managementu lesních ekosystémů (BURRASCANO et al. 2011). Druhové složení porostů je důležitou kapitolou mnoha souhrnných zpráv o stavu lesa a lesního hospodářství. Druhové složení je charakterizováno celkovým podílem jednotlivých dřevin, nebo jejich skupin na vybraném území pokrytém lesem (KRAUS, ZEMAN 2008).

Druh dřeviny, její hustota a druhová rozmanitost jsou klíčovým faktorem pro biodiverzitu celého porostu. Tyto faktory pak přímo ovlivňují dostupnost zdrojů pro přízemní vegetaci (VILD et al. 2013; MÖLDER et al. 2008). Zejména úrovňové a nadúrovňové stromy ovlivňují nejen celkové složení lesního porostu ale také rozdělení zdrojů, mikroklimatické podmínky, koloběh živin a režim disturbancí (HUNTER 1999). Druhová struktura stromového patra tedy následně ovlivňuje bohatost, četnost a typ další vegetace prostřednictvím regulace limitujících faktorů (BURRASCANO et al. 2011), proto je i využívána jako jeden z ekologických indikátorů (MCPFE 2003). Porosty rozdělujeme na jehličnaté (skladba z jehličnatých druhů dřevin), porosty listnaté (skladba z listnatých druhů dřevin), porosty smíšené (skladba s jehličnatých i listnatých dřevin). Základní dřeviny mají podíl zastoupení větší než 30%, přimíšené 10-30%, vtroušené do 10 % (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010).

Prostorovou skladbu porostu hodnotíme buď ve vodorovném směru (horizontální), nebo ve směru svislému (vertikální). Z pohledu horizontálního (horizontální struktury) sledujeme hustotu porostu, zakmenění a zápoj, z pohledu vertikálního rozmístění (vertikální struktury) sledujeme tvorbu jednoho nebo více porostních pater a v jejich rámci porostních vrstev (VACEK 1982). Prostorová struktura hraje klíčovou roli v interakcích mezi jednotlivými druhy rostlinných společenstev (DIECKMANN et al. 2000). Tyto interakce mají podíl na dalším

ovlivňování jednotlivých ekologických procesů, jako jsou růst, obnova či mortalita (BEGON et al. 2006). Lesy s bohatou prostorovou skladbou se vyznačují více etážovou až stupňovitou stavbou porostu. Lesy strukturně bohaté se v porovnání se strukturně chudými lesy vyznačují výrazně vyšší odolností proti působení biotických a abiotických poruch.

Věkovou skladbu porostu charakterizuje věkové členění, tedy věkové rozdíly ve věku stromů jednoho či více druhů dřevin. Podle věkového členění dělíme porosty na stejnověké a různověké (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010). Většina lesů v České republice je řízena metodou věkových tříd (po dvaceti letech) a věkových stupňů (po deseti letech) je patrné, že současná věková struktura je nejen výsledkem dosavadního lesnického hospodaření, ale i základním předpokladem budoucího vývoje produkčních možností lesů (SIMANOV 2013). Při stabilních podmínkách přírodního přirozeného lesa jsou nejvíce zastoupeni ve věkové struktuře jedinci nejmladších věkových stupňů, v opačném případě, kdy je v těchto stupních nízká četnost populace na ústupu. Vzhledem k věkovým rozdílům, k rozdílným růstovým schopnostem jednotlivých druhů dřevin, nebo jednotlivých stromů dochází během vývoje porostu k tloušťkovým a výškovým diferencím. Podle věku a vzhledu porostu, který s věkem souvisí, se proto rozlišují růstové a vývojové fáze lesa (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010).

3.2. Přirozený vývoj lesů (malý a velký vývojový cyklus)

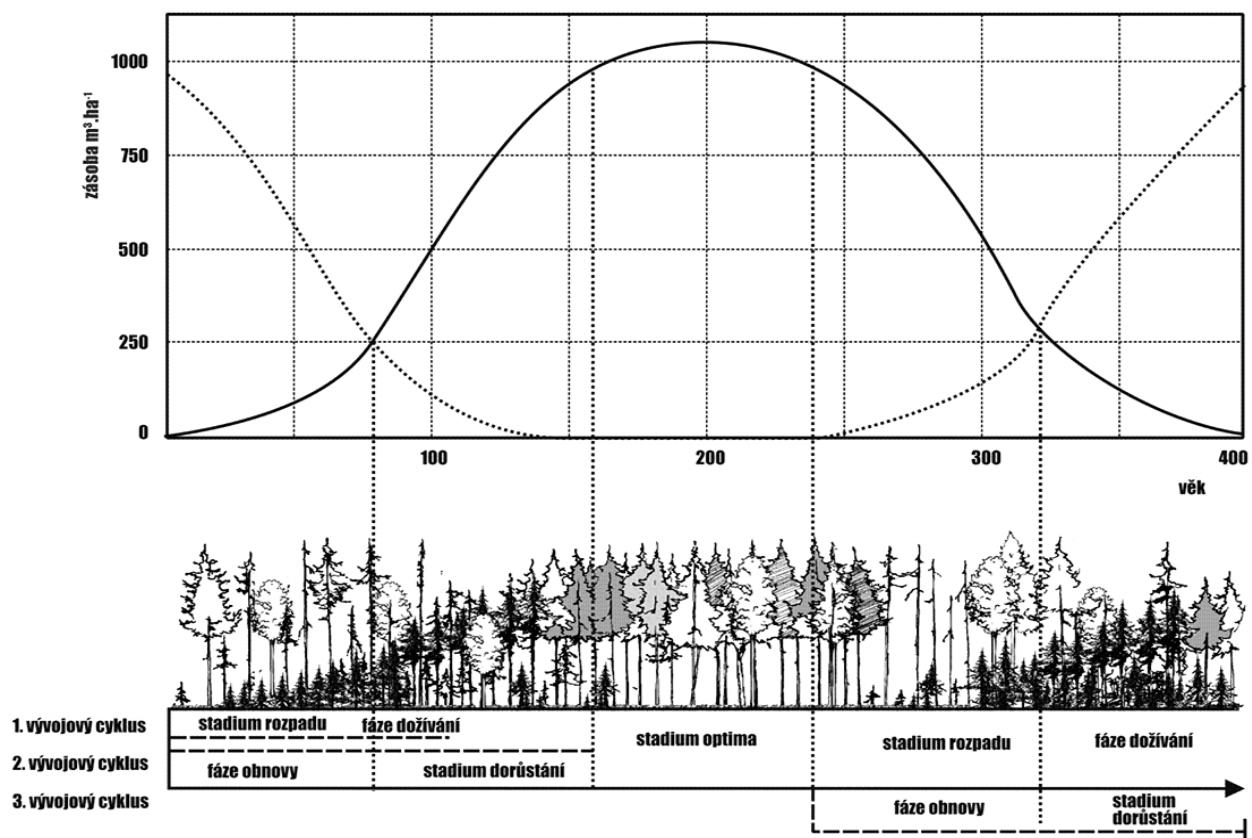
Přírodní lesy představují dynamické systémy prodělávající cyklické změny (SUCHOMEL et al. 2012). Tyto cyklické změny nazýváme malý a velký vývojový cyklus, které probíhají přirozeně v lesích nenarušovaných lidskou činností (SUCHOMEL, KADAVÝ, ZEJDA et al. 2013). Malý vývojový cyklus lesa probíhá na malých ploškách v rádech arů v rámci klimaxu ve staletých časových úsecích (cf. VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010). Malý vývojový cyklus je typický pro smíšené středoevropské lesy středních poloh (BALÁŠ, KUNEŠ 2014). Naopak velký vývojový cyklus lesa probíhá na velkých plochách v rádech hektarů s časovým rozpětím v desetiletí. Velký vývojový cyklus je příznačný pro severské boreální lesy i tajgu. K tomuto typu vývoje sklon také středoevropské horské jehličnaté lesy (BALÁŠ, KUNEŠ 2014). Jeho charakteristikou je velkoplošné střídání jednotlivých vývojových stádií spojených se značnými výkyvy zásoby biomasy v čase.

Velký vývojový cyklus má počátek na volné (nebo téměř volné) ploše vzniklé po rozpadu starého porostu na souvislých velkých plochách (BALÁŠ, KUNEŠ 2014). Přírodní disturbance skutečně nejsou žádnou ekologickou katastrofou, ale důležitým ekologickým procesem

(KOŠULIČ 2008). Postupné šíření světlomilných (pionýrských) dřevin (borovice, bříza, jeřáb olše) je začátkem sekundární sukcese s formováním přípravného lesa. V zástinu přípravného lesa se postupně uchycují stinné dlouhověké dřeviny, které postupně nahrazují pionýrské dřeviny a porost přechází na tzv. přechodný les. Přechodný les je zpravidla složený z vrstevnaté kombinace dřevin pionýrských a klimaxových (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010). K podsouvání klimaxových dřevin v přechodném typu lesa může docházet delší dobu. Tím pomaleji a déle, čím extrémnější jsou klimatické podmínky respektive s přibývající nadmořskou výškou a vzdálenosti holé plochy od zdroje nasemenění (KOŠULIČ 2008). Pionýrské dřeviny postupně nahrazují dlouhověké klimaxové dřeviny, pomalu pionýrské dřeviny ustupují a vývojem se na těchto půdách ustaluje tzv. les závěrečný. Složení a skladba závěrečného lesa tvoří převážně stinné dřeviny, které velmi citlivě odráží dané vlastnosti prostředí. Tím se velký vývojový cyklus lesa uzavírá (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010).

Malý vývojový cyklus (Obr. 1) má průběh výhradně v klimaxovém stádiu, který vznikl během velkého vývojového cyklu a obnovuje jeho strukturu v rámci střídání generací jednotlivých dřevin na daném stanovišti (SUCHOMEL, KADAVÝ, ZEJDA et al. 2013). Cyklus začíná starého jednotlivého stromu, nebo skupinky (stadium rozpadu), tím do obnovy vstupují plochy o výměře zlomku hektaru (BALÁŠ, KUNEŠ 2014). Nové generace lesa jsou zpravidla výsledkem menšího nebo většího prosvětlení zápoje způsobeného úhynem jednotlivých stromů, nebo působením disturbančního činitele. Podmínky na mikrostanovištích se vznikem světlí výrazně mění a zásadní roli hraje zvýšení relativního osvětlení (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010). Uvolněné semenáčky stinných dřevin reagují zvýšeným růstem a obvykle plně využijí uvolněný pod světlína a v jejich blízkosti (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010). Na probíhající fázi obnovy navazuje fáze dorůstání, během které stromy především mladších generací velmi intenzivně uplatňují svoje růstové nároky. Dochází k navyšování porostní zásoby na jednotku plochy i objemového přírůstu. Znakem stádia dorůstání je převaha středních stromů a spodní vrstvou s výrazným stupňovitým až vertikálním zápojem, vysokou vitalitou a nepatrnu mortalitou stromů horní vrstvy (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010). Porostní zásoba i počet živých stromů jsou na průměrné úrovni. Za vznikem menších světlína a mezer v porostním zápoji stojí především postupné odumírání stromů z předchozího cyklu. Takto vzniklé mezery a světlíny se poměrně rychle zapojují. Stromy mají podstatně delší životnost, nežli trvá jejich výškový vzrůst a to vede k tomu, že původně velmi výškově rozdílný porost se i přes jeho výrazně věkové rozdíly výškově vyrovná a porost dosáhne stádia optima (cf VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010).

Ve stádiu optima lze vylišit dvě fáze, fáze výstavby a fáze stárnutí. Znakem fáze výstavby je malý počet stromů na jednotku plochy, ztráta vrstevnatosti a ve výjimečných případech předčasné dožití zpravidla nejtlustších (nejstarších) stromů. Místy dochází k rozvolňování zápoje a převaze stromů nejvyšších tloušťkových tříd. Důsledkem výškového vyrovnání dostává les charakter podobný stejnoukému hospodářskému horizontálně zapojenému lesu. Na konci tohoto stadia-ve fázi stárnutí začínají nejstarší stromy hynout ve větším počtu a přírodní les se dostává do posledního stadia vývojového cyklu-stadia rozpadu (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010). V rámci lesního celku tvoří malý vývojový cyklus mozaiku stadií v podstatě různověkých skupin na rozloze několika desetin, nebo několika málo hektarů (SUCHOMEL, KADAVÝ, ZEJDA et al. 2013).



Obr. 1: Časový průběh, kontinuita a prolínání vývojových stadií a fází přírodního lesa
(VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2010).

3.3. Odumřelé dřevo

Lesy představují nosný ekosystém planety pro její biodiverzitu. Nezbytnou součástí ekosystému, který je funkční a udržuje si biodiverzitu na vysoké úrovni, je produkce,

přítomnost a výskyt mrtvého dřeva (HARMON et al. 1986). Pod pojmem mrtvé dřevo (odumřelé dřevo, tlející dřevo) rozumíme bud' stojící, nebo ležící stromy různých forem. Mrtvé dřevo zahrnuje stojící mrtvé stromy (souše), pahýly souší, ležící kmeny, ležící silné i slabé větve, ale také ležící kusy fragmentovaného dřeva (ZHOU et al. 2007). Objem mrtvého dřeva je závislý na daném typu ekosystému, na druhové skladbě dřevin, na produktivitě stanoviště, klimatických podmínkách. V lesích opadavého mírného pásmu tvorí mrtvé dřevo obvykle 5-30 % porostní zásoby což představuje $40\text{-}200 \text{ m}^3\text{.ha}^{-1}$. Například v přírodní bučině je to průměrně $136 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (DUDLEY, VALLAURI 2005). Krátce po silné disturbanci se však může zásoba mrtvého dřeva zvednout až na $700 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (MÜLLER, BÜTLER 2010).

Dá se říci, že všechny lesy v České republice plní více funkcí. Multifunkční lesy z jedné strany zajišťují produkci dříví a ze strany druhé plní funkce mimoprodukční např. klimatickou, půdoochrannou, vodoochrannou, rekreační atd (BAČE, SVOBODA 2016). Nejnovější výzkumy ukazují, že lesní porosty s větší diverzitou dřevin plní většinu funkcí lesa lépe (GAMFELDT et al. 2013). Základem pro biodiverzitu lesa je správná diverzita dřevin, která je nezbytná pro podporu funkcí jaké lesní ekosystém poskytuje. Staré stromy a tlející dřevo ve všech jeho formách jsou jedním ze základních strukturálních znaků původních lesů střední Evropy (BÁČE, SVOBODA 2016). Odumřelé dřevo a dřevo živých přestárlých stromů má v lesním ekosystému mnoho nejrůznějších funkcí (PODRÁZSKÝ 1999). Z tlejícího dřeva se do lesního koloběhu dostává velké množství živin a organických látek. Toto vede ke zvyšování bohatosti půdy a pomáhá zadržovat vodu. Akumulace a rozklad organické hmoty na půdním povrchu a v půdním profilu jsou těsně spojeny s cyklem živin (GREEN et al. 1993). Odumřelé dřevo hraje pozitivní roli v lesích s vysokým množstvím srážek, nebo vysoké sněhové pokrývce také pro přirozené zmlazení. Mladé stromky vzcházejí na padlých kmenech, což jim dává výhodu vzhledem k okolní vegetaci. V některých lesích je závislost zmlazení dřevin na odumřelém dřevě stoprocentní (TAKAHASHI et al. 2000, NAKAGAWA et al. 2001, NARUKAWA, YAMAMOTO 2002, NARUKAWA et al. 2003). V některých případech semenáčky obsazují pouze ležící kmeny svého vlastního druhu (HOFGAARD 1993), v jiných případech „paraziticky“ osídlují kmeny ostatních druhů dřevin (HARMON, FRANKLIN 1989). Stojící a ležící mrtvé dřevo strukturálně obohacuje lesní ekosystémy a zvyšuje biodiverzitu (BEČKA 2016). Odumřelé dřevo slouží jako potrava, nebo jako bezprostřední životní prostřední pro celou řadu živočišných a rostlinných druhů (PODRÁZSKÝ 1999). Řada těchto druhů je přísně vázána na mrtvé, nebo odumírající dřevo obecně, ale dokonce také na dřevo, souše či trochu jednotlivých dřevin či jejich skupin. Podle celé řady nejrůznějších studií je 30-40 %

organismů žijících v lese přímo závislých na starých stromech a tlejícím dřevě ve všech jeho formách (BÁČE, SVOBODA 2016). Některé se jím přímo živý a rozkládají ho a tyto druhy se zase stávají potravou dalších (BEČKA 2016). Na popisované prostředí je odkázána také celá řada rostlin a samotný vývoj lesa v přírodních podmínkách podstatně závisí na dynamice organické hmoty, které souvisí s odumřelým dřevem kmenů a silných větví (PODRÁZSKÝ 1999). Výskyt velkého množství vyšších rostlin, mechů hub a lišeňíků má přímou závislost na přítomnost mrtvého dřeva v lese. V mnoha studiích byl prokázán význam mrtvého dřeva pro existenci a přežívání mnoha druhů menších savců, ptáků a členovců (STEVENS et al. 1997; SPETICH, 2002; BULL et al., 1999). Např. 85 % druhů brouků, 75 % druhů dvoukřídlých, 81 % druhů blanokřídlých a 78 % druhů polokřídlých ze všech lesních druhů Červené knihy Švédska je saproxylických (JONSELL et al. 1998). Ve střední Evropě je na mrtvé dřevo navázán každý pátý – šestý druh brouka (ZACH, KULFAN 2003).

Tlející dřevo vstupuje do ekosystémů formou mortality zdravých stromů. Mortalita živých jedinců závisí na stavu a struktuře daného lesního porostu a na počtu disturbancí, které způsobují úhyn zdravých stromů. Spojitost má také fáze vývoje daného porostu a dimenze tlejícího dřeva. V případě časných fází sekundární a cyklické sukcese jde především o stromy slabších dimenzí, které odumírají a produkují mrtvé dřevo formou stojících souší či ležících klád (SVOBODA). Tlející souše a ležící klády větších dimenzí vstupují do ekosystému až v pozdějších fázích vývoje, kdy hlavní stromové patro dosahuje svého současného objemového maxima. Kontinuita výskytu mrtvého dřeva je patrná podle přítomnosti kmenů s různými stádii rozkladu (BAČE 2016) od kmenů netknutých přes stádium opadu borky až po rozpadající se běl končící úplnou ztrátou pevné struktury a zapravování do půdy. V lesních ekosystémech, ve kterých představuje hlavní narušující faktor vítr, bude mrtvé dřevo tvořeno především zlomy a vývraty v závislosti na dané dřevině a půdních podmínkách. V případě, že hlavními narušujícími faktory jsou houby, nebo hmyz charakter i forma tlejícího dřeva se budou lišit (BÁČE, SVOBODA 2016). Stromy uhynulé po gradaci hmyzu jsou soustředěné na jedné lokalitě a jsou následně osidlovány houbami způsobujícími jejich rozklad, zlomení souší a vznik tlejících klád. Jiné vlastnosti má mrtvé dřevo vzniklé odumřením stromu následkem útoku houbového patogenu. Houby mohou způsobit oslabení stojícího stromu pouze v určité části (kořenové, bazální, korunové). Oslabený strom snáze podlehne větru, láme se či vyvrací podle toho, která jeho část byla napadena. Charakteristickým znakem působení ekosystémů při vzniku tlejícího dřeva je spolupůsobení mezi jednotlivými typy narušení.

3.4. Přirozená obnova

Přirozená obnova patří ke spontánním přirozeným procesům, které probíhají, nebo by měly probíhat v ekosystémech lesa. Je předpokladem trvalosti a dynamické vyváženosti přírodního společenstva. Přirozená obnova lesa je způsob vytváření nové generace lesa autoreprodukcí mateřského porostu. V lese přirozeném probíhá samovolně, v hospodářském lese je spojena s cílevědomou prací lesního hospodáře. Může však probíhat jen v místech, kde se podmínky pro tento proces vytvářejí odumřením nebo rozpadem jednotlivých složek starší generace lesa (KORPEL 1991). Přirozený les představuje jako původní biocenóza vrchol přírodního ekosystému, jehož složky se výrazně a dlouhodobě ovlivňují prostřednictvím látkové výměny. Přirozený les je komplexní systém se všemi svými komplexními znaky. Není možné ji považovat za ukončení vývoje lesa, neboť je jeho trvalým pokračováním na základech vnějších a vnitřních znaků i vlivů, které vyúsťují do obecných zákonitostí. Jednotlivé složky přirozeného lesa se přizpůsobují prostředí podle vnitřních zákonitostí, mění se jak kvalitativně tak kvantitativně, rostou, nebo zanikají v kratších či delších časových úsecích. Vlivem přirozené selekce probíhá diferenciace na úrovni ekologické, růstové, cenotické a stadiální, která se může na první pohled zdát být náhodná, ale po podrobném rozboru a studiu jednotlivých jedinců jako částí z celku je možné dojít k závěru, že vše probíhá podle principů nepřetržitého vývoje. Jedná se o integrovaný cyklický vývoj, v rámci kterého lze rozpoznat celou řadu vzájemně spojených procesů. Především se jedná o cyklus výživy a koloběhu vody, které jsou propojené s cyklem zachování hmoty a tokem energie atd. (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

V rámci přirozené obnovy vylišujeme způsob rozmnožování na generativní ze semenného náletu a opadu, vegetativní, která je charakteristická vznikem nového porostu nesemennou vegetativní cestou. Zvláštní formou vegetativní obnovy je hrížení, která využívá schopnosti některých dřevin zakořenit větve při styku s půdou. Další formou přirozené obnovy je obnova výmladností, která využívá schopnosti především listnatých dřevin vytvářet z preventivních a adventivních pupenů výhony, případně kořenové výmladky. Pařezová výmladnost má praktický význam především u dubu, lípy a habru (POLENO, VACEK et al. 2009).

3.4.1. Předpoklady pro přirozenou obnovu

Samozřejmým předpokladem přirozené generativní obnovy je opad semene některé dřeviny v obnovném porostu (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Intenzita fruktifikace i zralost semen ovlivňují teploty během vegetačního období, a proto jsou intervaly mezi jednotlivými semennými roky různé a mají závislost na zeměpisné šířce a nadmořské výšce.

V semenných rocích může množství na zem dopadajících semen dosahovat hodnot v řádu stovek kusů na metr čtvereční. Jen velmi malá část semen vyklíčí a dá vzniknout novým semenáčkům (NILSSON et al. 2002). Důležitým faktorem pro úspěšné klíčení semene, vzejtí semenáčků a jejich počáteční přežití je stav půdy a její zralost. Pro klíčení semene jsou důležité zejména teplota a vlhkost půdy. Např. pro úspěšné klíčení smrku ztepilého jsou ideální teploty mírně nad 20 °C. Naopak při poklesu teploty pod 15 °C bývá klíčení semen a vzcházení semenáčků silně inhibováno (OHLSON, ZACKRISSON 1992). Podobně negativní dopad na klíčivost byl zjištěn při nedostatečné vlhkosti půdy. HANSSEN (2002) uvádí např. prokazatelně nižší úspěšnost vzcházení semenáčků smrku ztepilého v letních měsících s delšími obdobími sucha v porovnání s deštivějšími léty. Houby a hmyz představují další faktory zmínované v souvislosti s jejich možným negativním vlivem na klíčení a přežívání semenáčků dřevin (NILSSON et al. 2002). V přirozené obnově lesa musíme vzít také v úvahu vzájemný poměr přirozeně zmlazujících dřevin. Na každém stanovišti je vždy dominantní určitá dřevina. V případě, že dominantní dřevina zmladí jako první, narazí jakékoli pokusy o přimíšení dalších dřevin, které nejsou přizpůsobené prostředí na překážky. Je tedy žádoucí takovou dřevinu usměrnit. Dominantní dřevinou se může stát takový druh, který je nejlépe přizpůsobený prostředí (KESSL, FANTA, HANUŠ et al. 1957).

3.4.2. Výhody přirozené obnovy

S probíhající přirozenou obnovou se nejčastěji setkáváme v chladnějších oblastech ve středních a vyšších polohách, kde je více srážek. Stanoviště v těchto polohách jsou vláhově vhodnější a pro vývoj přirozené obnovy je zde méně rizikových momentů než na níže položených, nebo ke slunci a větru exponovaných stanovištích (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Při přirozené obnově autochtonních porostů se tak předem vylučuje každé riziko znehodnocení genových zdrojů (Vacek 2001). Nespornou výhodou přirozené obnovy je její nerušený růst, vývoj semenáčků a nárostu (zejména s ohledem na kořenový systém) a zpravidla větší genetická variabilita (větší podíl heterozygotů než z umělé obnovy) následného porostu, což přináší větší adaptabilitu a odolnost následného porostu (KORPEL et al. 1991). Porosty vzniklé z přirozené obnovy vesměs jeví značnou ekologickou valenci vůči různým disturbancím (abiotickým i biotickým), a to i bez ohledu na nadmořskou výšku (VACEK, MATĚJKOVÁ et al. 2011). K projevům velmi výrazné odolnosti autochtonních porostů došlo např. během 80. let 20. stol. při vyvrcholení imisní kalamity v Krkonoších (cf. VACEK, MATĚJKOVÁ et al. 2011). K dalším přednostem přirozené obnovy patří zachování jak původních tak nepůvodních populací dřevin, které se na určitém stanovišti osvědčili jako geneticky

vhodné. Nepůvodní dřevina vždy neznamená, že je stanovištně nevhodná (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Husté porosty vzniklé z přirozené obnovy umožňují včasnému přirozenou diferenciaci a poskytují výborné možnosti během výchovy mlazin. Až 80-90 % jedinců se vylučuje přirozeným prořeďováním (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009), což vede ke značným úsporám nákladů vynaloženým na vývoj porostu. Další možností jak využít výhody přirozené obnovy je získávání semenáčků z náletu pro přímou výsadbu do mezernatých částí porostu, tak možnost jednoleté semenáčky zaškolkovat ve školkách, nebo na semeníštích. Při velkém počtu náletových semenáčků jsou méně významné škody zvěří (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

3.4.3. Nevýhody přirozené obnovy

Nevýhodou je často diskutovaný problém obnovy stanovištně nežádoucích dřevin, ke kterému se zpravidla zaujímá negativní stanovisko, i když to není jednoznačně na místě, protože i nálet dřeviny pro dané stanoviště nevhodné je možno využít jako dřevinu zápojnou, jelikož i v těchto náletech se velmi často objevují cílové dřeviny alespoň sporadicky (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Přirozenou obnovou nemůže dojít ke zlepšení stávajícího genofondu. Další nevýhodou přirozené obnovy je fakt, že plně závisí na fruktifikaci, úrodě semen a stavu materinského porostu, půdy a vegetačního krytu (Vacek 2001). Odrůstání náletů a nárostu pod materinským porostem je pomalejší (MAUER 2005). Nepříznivé klimatické podmínky společně s nevhodnou konfigurací terénu a méně příznivými půdními podmínkami mohou být ve výše položených oblastech významnými faktory omezující možnosti přirozené obnovy (POLENO, VACEK et al. 2009).

3.4.4. Vliv zvěře na přirozenou obnovu

Nejběžnějším typem poškození vegetativních orgánů dřevin divokou zvěří je okus. Jde o podmíněné chování potravní, při kterém zvěř odhryzne a zpravidla zkonzumuje výhonek, pupen, jehličí, nebo listy mladých dřevin (FIŇDO, PETRÁŠ 2011). Okusovaný jsou především terminální výhony dřevin v kulturách a mlazinách, v místech zvýšeného výskytu zvěře dochází často i k okusu bočních výhonů (UHLÍŘOVÁ, KAPITOLA et al. 2004). Okusem může být zcela zlikvidovaná přirozená obnova či umělá obnova, nebo dochází následkem okusu k deformaci kmínku, snížení vitality, snížení přírůstu a návazné ekologické škody vznikající absencí okusovaných jedinců v následném porostu (TŮMA 2008). Opakovaný okus zmlazení či sazenic následky poškození ještě zvýrazňuje, a tím jsou sazenice oslabované až k uhynutí (KESL, FANTA, HANUŠ et al. 1957). Nejvíce trpí okusem listnaté dřeviny a jedle, ale také smrky a borovice. Zvěř okusuje zvláště ty dřeviny, které jsou na dané lokalitě nejméně

zastoupeny. Ke škodám okusem dochází jak v zimních tak v letních měsících (cf. TŮMA 2008). Na výškový růst má větší dopad poškození terminálního výhonu než poškození bočního výhonu. K razantnímu zpomalení růstu dochází až po vícenásobném, několik let po sobě se opakujícím okusu (FINDO, PETRÁŠ 2011). K uhynutí stromku může dojít přemírou náporu buřeně, nebo jiných dřevin, které zamezí dalšímu výškovému růstu poškozené dřeviny (KESL, FANTA, HANUŠ et al. 1957). Po čtyřnásobném poškození hlavního výhonu u dubu a javoru se růst prodloužil o 2,4 a 2,3 roků. U smrku a borovice došlo vlivem čtyřnásobného okusu k prodloužení růstu o 6,4 a 4,1 roků. Pokud jsou poškozené sazenice v dobré kondici, tak mohou po jednorázovém okusu regenerovat. Víceletý intenzivní okus sazenic, ale způsobuje jejich zakrnění nebo úhyn. Listnáče okus stromků s většinou násejí lépe než jehličnany, ale také v rámci těchto skupin jsou výrazné rozdíly. Známe mnoho hospodářských dřevin, které je možné sestříhem formovat. Např. živé ploty je možné zastříhat, aniž by uhynuly. Zcela jiná situace je v lesních porostech, kde jsou stromky vystavené abiotickým a biotickým vlivům, které spolu s okusem působí na zdravotní stav a přežívání sazenic. Opakováný okus terminálního vrcholu je poškození, které se výrazně podílí na úhynu mladých stromků. Z poznatků zjištěných v podmírkách středního Slovenska připadá na každý uhynulý strom 6 až 10 poškozených sazenic. Z ekologického hlediska je okus důležitý prvek pro udržování dřevinné vegetace v přízemní vrstvě a ve stimulování produkce fytomasy, která slouží zvěři jako trvalý zdroj potravy (FINDO, PETRÁŠ 2011). K úhynu semenáčků a malých sazenic vlivem okusu dochází zřídka kdy, po jejich okusu nízko nad zemí, nebo jejich vytážení.

3.5. Zvláště chráněná území

Hlavní činností státu v oblasti ochrany přírody je budování a následná trvalá údržba sítě zvláště chráněných území. Chráněná území jsou lokality, kde jsou přírodní složky uchovávány v co nejpřirozenějším stavu, a proto jsou i jedinečnými objekty pro poznávání vzájemných vztahů jednotlivých přírodních komponentů jejich souvislostí a reakcí (KOS, MARŠÁLKOVÁ 1997).

Na stejných myšlenkách je postavena i celosvětová strategie v oblasti ochrany přírody vypracovaná Mezinárodní unií na ochranu přírody a jejích zdrojů, na které se podíleli ochranáři z celého světa. Tři hlavní činnosti jsou zaměřeny na ochranu a uchování co nejméně dotčených ekosystémů jako zdrojů ohrožených a cenných druhů, k optimálnímu obhospodařování kulturní krajiny a k racionálnímu využívání území, která si zachovala alespoň část přirozené ekologické rovnováhy (FRIEGL, MARŠÁLKOVÁ, PETŘÍČKOVÁ et al.

1991). V České republice respektive republice Československé mají chráněná území mnohaletou tradici, neboť již v roce 1838 byla po rozhodnutí vlastníka vyhlášena první chráněná území, které byly druhé nejstarší v Evropě, Žofínský prales a Hojná Voda - významné zbytky přirozených pralesů v Novohradských horách. V roce 1858 byl také z vůle vlastníka prohlášen za rezervaci Boubínský prales na Šumavě (KOS, MARŠÁLKOVÁ 1997).

Mnoho chráněných území vzniklo v časech před první světovou válkou pod označením rezervace. Tyto rezervace byly zřizovány buď z rozhodnutí vlastníka, nebo po odkupu pozemků přírodovědeckými či okrašlovacími spolky, či kluby. Takto vznikly mnohé rezervace rezervací např. Panská skála, Černická obora v r. 1880, Buky u Vysokého Chvojna v r. 1884, Vrkoč a Peklo u České Lípy v r. 1895, Šerák v r. 1903, Chynínské Buky v r. 1905 Černé a Čertovo jezero v r. 1911 a mnoho jiných. V roce 1933 byl vydán během pozemkové reformy souborný výnos o jejich vyhlášení. Tento výnos uváděl více než sto přírodních rezervací. Většina jich dodnes existuje (FRIEDL, MARŠÁLKOVÁ, PETŘÍČKOVÁ et al. 1991). Skutečný rozvoj územní ochrany začal po druhé světové válce v roce 1945. Postup a rozvoj budování chráněných území dokazuje Tab. 1 - výměry Národních parků i chráněních krajinných oblastí jsou podle zřizovacích listin.

Tabulka 1: Rozvoj budování chráněných území v ČR.

Ke konci roku	NP		% ČR	CHKO		% ČR	MCHÚ		% ČR
	počet	rozloha		počet	rozloha		počet	rozloha	
1918	-	-	-	-	-	-	14	nezjištěno	
1945	-	-	-	-	-	-	100	7.538	0.10
1960	-	-	-	2	21.700	0.28	356	22.373	0.28
1970	1	38.500	0,48	7	385.200	4.88	524	28.784	0.36
1980	1	38.500	0,48	19	999.200	12.67	700	41.039	0.52
1991	3	111.120	1,41	24	1.042.365	13.22	1291	67.427	0.85
1996	3	111.120	1,41	24	1.042.365	13.22	1757	82.351	1.05

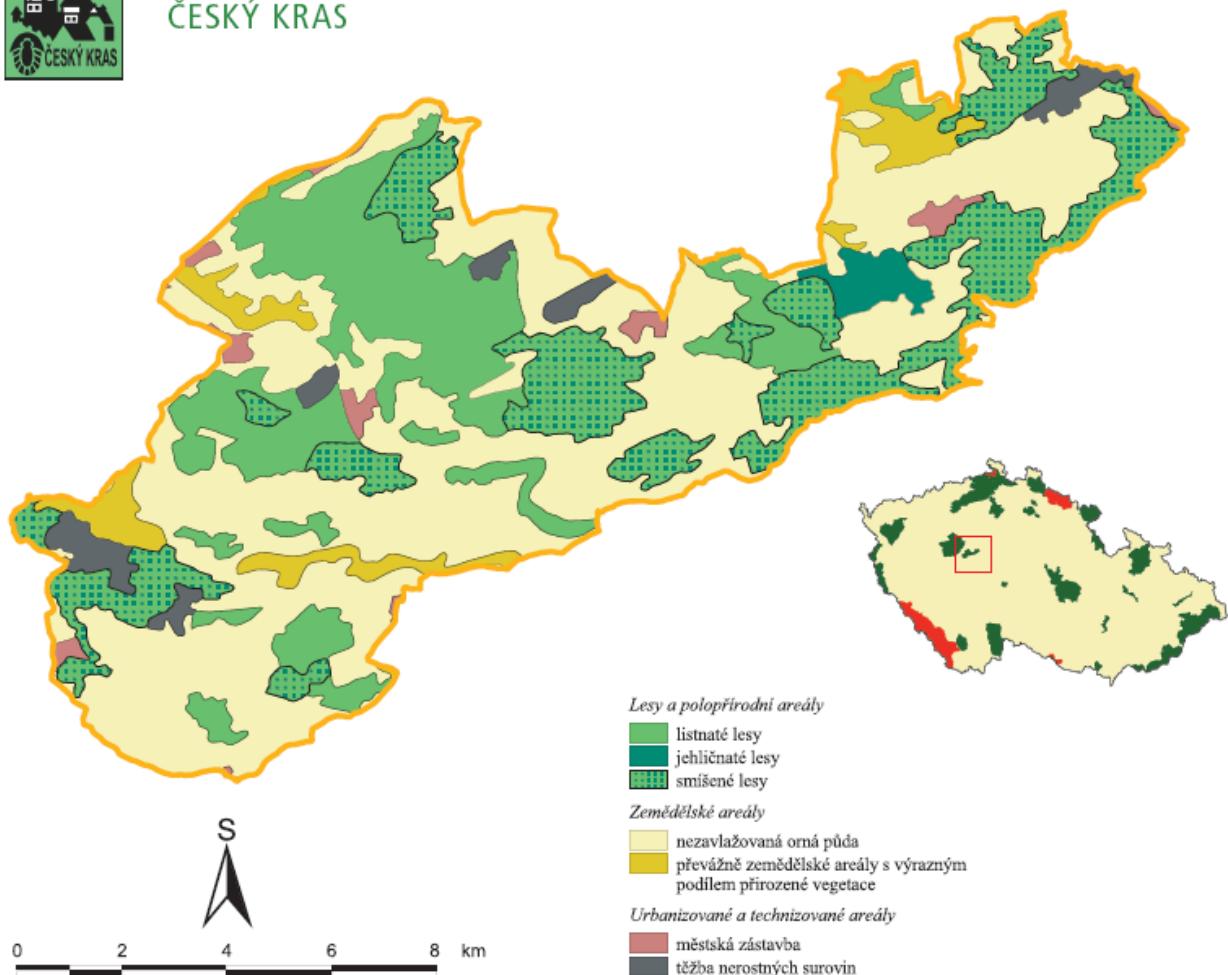
Zdroj: podle KOS, MARŠÁLKOVÁ 1997.

3.5.1. CHKO Český kras

CHKO Český kras pokrývá plochu 131 km² v centrální části Barrandienu, zhruba od prostoru západního okraje Prahy k Černošicům, Litni, Řevnicím, Všeradicím, na západě se dotýká Berouna, na severu zasahuje k Vrázi (FRIEDL, MARŠÁLKOVÁ, PETŘÍČKOVÁ et al. 1991; Obr. 2).



CHRÁMENÁ KRAJINNÁ OBLAST ČESKÝ KRAS



Obr. 2: Krajinný pokryv Chráněné krajinné oblasti Český kras (Němec, Pojer eds. 2007).

Geologický podklad tvoří celá řada sedimentárních hornin, vzniklých především z usazenin z období ordovik až devon, ze kterých jsou nejmocnější silurské a devonské karbonáty, paleontologicky i geomorfologicky velmi významné. Chráněná oblast má plošinný až mírně pahorkatinný reliéf s ostře zaříznutým údolím Berounky (KOS, MARŠÁLKOVÁ 1997). Jedná se o starou sídelní oblast osídlenou kontinuálně již od starší doby kamenné. Využívání oblasti člověkem zde zanechalo trvalé a nesmazatelné stopy. Ne všechny takové zásahy byly destruktivní a i tak destruktivní zásah do krajiny, jako těžba vápenců pomohl odkrýt profily, na kterých bylo možné studovat historický vývoj území. Území českého krasu je klasickou ukázkou úplných vývojových sérií společenstev skalních a travnatých stepí až lesostepí. (FRIEDL, MARŠÁLKOVÁ, PETŘÍČKOVÁ et al. 1991). I přes fakt

dlouhodobého působení a ovlivňování krajiny člověkem se na území českého krasu zachovala značná plocha lesa (40%) v poměrně zachovalé přirozené formě. Největší zastoupení zde mají dubohabrové háje s druhově rozmanitým bylinným podrostem. Nalezneme zde orlíček obecný, medovník velkokvětý, zvonovec liliolistý, lilie zlatohlávek, okrotice bílá i dlouholistá, prstnatec bezový, kruštík širokolistý, vemeník dvoulistý, atd. Místy se zde zachovaly porosty dubu šípáku s babykou, břekem, mukem, skalníkem a dřínem. V podrostu najdeme vstavač nachový, hrachor panonský, třemdava bílá (Obr. 3), sasanka lesní aj. V zastíněných roklích se zachovaly pozůstatky suťových smíšených lesů s lípou, habrem, klenem, mléčem a dubem, kde je v podrostu zastoupena nejvíce kyčelnice devítiletá, dymnívka dutá, jaterník trojlaločný, pitulník žlutý, orsej jarní aj. Ojediněle lze nalézt lokality se zbytky bučin s výskytem břečťanu popínavého (KOS, MARŠÁLKOVÁ 1997).

Velmi bohatá je zde také fauna s výskytem mnoha druhů především zpěvného ptactva a výskytem nejméně deseti druhů netopýrů. Krasovou zvláštností je bohatá fauna chitopter-letounů, kteří v krasových dutinách nacházejí velmi vhodné podmínky k životu. Nejčastěji se nám podaří spatřit vrápence malého, netopýra velkého, netopýra hvízdavého, netopýra rezavého, netopýra dlouhouchého. V této členité krajině hnízdí díky vhodným životním podmínkám celá řada druhů ptáků-pěvců. Zástupci velkých druhů ptáků, kteří zde hnízdí, jsou: výr velký (naše největší sova) i jeho menší příbuzní - puštík obecný, kalous ušatý, sova pálená, sýček obecný. Ptáky dravce zastupuje poštolka obecná, krahujec obecný, jestřáb lesní, káně lesní. Z velkých dravců tuojediněle hnízdí vcelojed lesní. Z vyšších živočichů zde žije většina běžných druhů vyjma jelena lesního. Určité nebezpečí představuje pro vzácné druhy rostlin a živočichů expanze černé zvěře v posledních desetiletích (FRIEDL, MARŠÁLKOVÁ, PETŘÍČKOVÁ et al. 1991).



Obr. 3: Lokalita Doutnáč je charakteristická teplomilnou květenou – třemdava bílá (*Dictamnus albus*).

3.6. Popis druhů dřevin na TVP

3.6.1. Lípa malolistá

Lípa malolistá (*Tilia cordata*) je společně s lípou velkolistou (*Tilia platiphilos*) naším původním druhem. Severní rozšíření lípy malolisté zasahuje do Finska a Švédska až 63°s.š., v Rusku proniká na východ až k Uralu (POKORNÝ, MATOUŠKOVÁ, KONEČNÁ 2003). Lípa malolistá je strom středních rozměrů s křivým kmenem a nepravidelně košatou korunou. V zápoji dorůstá výšek 20-25 m s kmenem o průměru 1,0 m a dosahuje věku okolo 150 let. Volně rostoucí starší stromy mají silné, vykotlané boulkovité kmeny a dožívají se 300-400 let (ÚRADNÍČEK 2014). Lípa malolistá je dřevina snášející zástin a proto obvykle tvoří spodní patro porostu ve smíšených lesích. Velmi dobře kryje půdu a tím účinně potlačuje buřeň. První semenné roky jsou mezi 30-40 lety (solitérní stromy plodí dříve). Plod lípy malolisté je menší než plod lípy velkolisté bez výrazného žebrování. Je také méně odolný tlaku a ne rozdíl od plodu lípy velkolisté ho lze snadno „rozmáčknout“ mezi prsty. Nároky na půdu má střední, vyhledává zastíněná a chladnější stanoviště. Zvlášť hojně roste na sutích a strmých skalnatých svazích (POKORNÝ, MATOUŠKOVÁ, KONEČNÁ 2003). Lípa malolistá vykazuje odolnost proti mrazům i horku. Vyskytuje se většinou ve výškách do 600 m n. m., ojediněle vystupuje do výšky 800 m n. m (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

3.6.2. Buk lesní

Buk lesní (*Fagus sylvatica*) je dřevinou oceánického a suboceánického klimatu. Areál jeho rozšíření zasahuje od jižní části Anglie přes celou střední Evropu k jihu kde je vázán na horské oblasti společně s jedlí bělokorou, dále pak od Španělska po západní Ukrajinu (BUITEWELT et al. 2007). Buk má velkou ekologickou plasticitu a širokou ekologickou amplitudu a je poměrně tolerantní k zastínění (ELLENBERG et al. 1992). Buk nesnáší pozdní mrazy a sucho. Neroste na půdách ovlivněných vodou. Nejvhodnější jsou čerstvé vlhké humózní minerálně bohaté půdy od pahorkatin do hor. Buk lesní trvale snáší značný zástin. Je vůdčí dřevina v bukodubovém lesním vegetačním stupni (4.), kde se nachází i jeho produkční optimum (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). V podmírkách české republiky je buk lesní dřevinou rostoucí v podstatě na všech ekotypech mimo vodou ovlivněné stanoviště. V 5. (jedlobukovém) lesním vegetačním stupni má buk mírnou převahu nad jedlí stejně jako převládá i v 6. (smrkobukovém) lesním vegetačním stupni, kde má stejně tak převládá i v 6. (smrkobukovém) lesním vegetačním stupni, kde má sníženou vitalitu zejména na chudších stanovištích (POLENO, VACEK et al. 2009). Na vhodných stanovištích se smrku svým vzrůstem velmi přibližuje a vždy zasahuje do hlavní úrovně (POLENO, VACEK et al. 2009). V 7. lesním vegetačním stupni klesá zastoupení buku na 10-20 % a cenoticky se vždy udržuje pod hlavní

úrovní smrku. V 8. lesním vegetačním stupni jeho podíl dále klesá, i cenoticky se vyskytuje pouze v podúrovni (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Velkým problémem přirozeného zmlazování buku jsou imise přinejmenším na kyselých půdách, které přes všechny příznivé předpoklady snižují přirozenou schopnost obnovy buku. Během semenného roku spadne na zem velké množství bukvic, jakému neodpovídá malé množství semenáčků, které je možné v následujícím roce v porostu najít. Přežití zimního období a období po začátku klíčení jsou nekritičtější úseky v přirozené obnově buku. V celé řadě lokalit se limitujícím faktorem stali v poslední době divoká prasata i ostatní spárkatá zvěř (srnčí, mufloní, jelení, dančí), která během podzimu a zimy zkonzumuje převážnou část úrody bukvic (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

3.6.3. Jasan ztepilý

Jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) strom dosahující značných rozměrů s rovným kmenem a vejčitou korunou. Může dorůst až do výšky 40 m, maximální průměr kmene může dosahovat průměru 1,5m, dožívá se věku až 250 let. Mladé stromy mají průběžný kmen s pravidelně vstřícným větvením. Dosti řidce rozmištěné lichozpeřené listu jsou převážně jen po obvodu koruny. Listy během podzimu nemění barvu a opadávají zelené (cf. ÚRADNÍČEK 2014). Jasan je dřevina významná v rámci celé Evropy a významné části Asie (KERR, CAHALAN 2004). Jasan je dřevinou listnatých smíšených lesů, ale dokáže vytvořit také nesmíšené porosty, které jsou ekologicky nevhodné (POLENO, VACEK et al. 2009). Ve velmi mladém věku jasan dokáže snášet poměrně značné zastínění, a proto je možné najít jasanové nálety i ve zcela zapojeném porostu. Již ve stádiu mlaziny se však požadavky na světlo velmi zvyšují, a proto dochází k významné autoredukci a ve stádiu tyčovin již jasanové porosty vysloveně řídou a projevují svou nevhodnost (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Jasan je velice životaschopný a má charakter pionýrské dřeviny. V mladém věku snese nejen zastínění, ale také dobře snáší podmínky holin. Má značné nároky na vlhkost a úrodnost půdy, lokalitám podmáčeným a se stojatou vodou se vyhýbá. V úžlabinách podél potoků a na kamenitých sutích vystupuje do výšky přes 1000 m (POKORNÝ, MATOUŠKOVÁ, KONEČNÁ 2003). V maloplošných chráněných územích je za určitých podmínek čelit významné dominanci jasanu ztepilého (tzv. zajasanění), protože jasan je schopen vytlačit se smíšeného porostu dub i buk a lokalitu zcela ovládnout (cf. VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). V lesnictví vylišujeme tři ekotypy jasanu. Lužní ekotyp, horský ekotyp, vápencový ekotyp. Lužní ekotyp vyžaduje příznivé vláhové podmínky během celého roku v tvrdém luhu. Doprovází ho nejčastěji dub letní, jilm vaz, jilm habrolistý. Horský ekotyp vyžaduje příznivé vláhové podmínky po celý rok.

V podhorských a horských oblastech ho doprovází buk, na suťových prameništích javor klen a jilm horský, podél toků olši. Vápencový ekotyp je odolný k nedostatku vláhy doprovází dub zimní často s bukem a břízou, v lesostepních formacích i s dubem pýřitým. V posledních letech je jasan ztepilý napadán houbou *Chalara fraxinea*, která způsobují jeho chřadnutí (cf. VACEK et al. 2015, 2017). Tyto houby likvidují jak vysoké a vzrostlé stromy, kterým postupně prosychají koruny, tak výsadby či mlaziny (JANKOVSKÝ, ŠTASTNÝ, PALOVČÍKOVÁ 2009). Vzhledem k široké ekologické valenci jasanu lze očekávat značné problémy s chřadnutím jasanu v celé řadě porostů.

3.6.4. Javor klen

Javor klen (*Acer pseudoplatanus*) je mohutný strom s přímým válcovitým kmenem s košatou korunou. Javor klen dorůstá výšek 35-40 m, kdy průměr kmene může dosahovat průměru až 1,5m. Klen se dožívá věku okolo 400 let. Na kmenech starých stromů bývá nepravidelně rozpraskaná borka. Z tohoto důvodu vylišujeme podle borky několik forem: s drobnými šupinami, s podélnými pruhy, s velkými pláty, s napříč rozpraskanou kůrou aj. Také listy vykazují značnou variabilitu: místo pětilaločných listů se vyskytují někdy trojlaločné nebo jsou listy vespod červené (ÚRADNÍČEK 2014). Areál klenu se táhne, od Pyrenejí pokračuje přes Francouzské středohoří Harz na Ukrajinu, kde hranici tvoří řeka Bug. Na jihu zasahuje do jižní Itálie, Bulharska a Malé Asie (POKORNÝ, MATOUŠKOVÁ, KONEČNÁ 2003). Spolu s Jilmem horským a lípami řadíme Javor klen mezi „suťové dřeviny“. Vyhledává stanoviště dobře zásobená vodou, ale nesnáší půdy oglejené a půdy se stojatou vodou (POLENO, VACEK et al. 2009). Jeho mohutně vyvinutý kořenový systém je schopen čerpat podzemní vodu i z větších hloubek. Velmi dobře roste na suťových a balvanitých roklinových půdách, pokud jsou dosti vlhké (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Klen poměrně dobře snáší silné zastínění v mladém věku, proto se dobře přirozeně obnovuje také v porostech s malým zakmeněním a velmi slabím výskytu přízemní vegetace. Je také poměrně odolný vůči pozdním mrazům. (cf VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Celkem rychlý růst v mládí dává klenu výhodu před konkurenčním bukem a dalšími dřevinami v porostní směsi. Do tohoto vztahu klenu a buku velmi často vstupuje spárkatá zvěř okusem, protože javor klen před bukem vždy upřednostňuje. Okusem totiž trpí klen daleko více než buk (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Javor klen je velmi ceněná dřevina, která je schopna růst v takových půdních podmírkách, které jiným druhům dřevin již nevyhovují. Ceněnou výhodou je bezproblémová přirozená obnova klenu. Vyjma již uvedené značné tolerance k zastínění, se

kterým je spojena absence bylinné vegetace je ceněna také každoroční bohatá fruktifikace javorů a jejich lehká okřídlená semena (v 1 kg je více než 10 tisíc čistých semen), které roznáší vítr na velké vzdálenosti (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

3.6.5. Dub zimní

Dub zimní (*Quercus petraea*) je strom středních rozměrů s nepravidelně tvarovanou korunou a zprohýbaným kmenem. Pokud má vhodné podmínky pro růst, tak může dosahovat výšky 30 m s průměrem kmene okolo 1 m. Pro dub zimní jsou typická stanoviště na mělčích suchých půdách, které však omezují jeho maximální růstové možnosti. Dožívá se stáří několika set let (ÚRADNÍČEK 2014). Areál rozšíření dubu zimního zabírá většinu Evropy. Na severu roste k 60°s.š., do kontinentálních oblastí Ruska nezasahuje, přes Ukrajinu je rozšířený především v pahorkatinách do 700 mn., tedy do oblastí se srážkami nižšími a s relativní malou vlhkostí (POKORNÝ, MATOUŠKOVÁ, KONEČNÁ 2003). Dub zimní začíná plodit dříve nežli dub letní, semenné roky se, ale nevyskytuje tak často a úroda semen není tak bohatá jako úroda semen dubu letního. Žaludy zachovávají vysokou klíčivost do jarních měsíců pouze za předpokladu správného uskladnění. Špatně uskladněný semenný materiál naopak neklíčí vůbec. V případě příznivých podmínek může začít klíčit již v podzimních měsících, což může mít negativní vliv na přežívání semen v případě zimních holomrazů (POLENO, VACEK et al. 2009). V prvních deseti letech je růst dubu zimního velmi pozvolný, v průběhu další vývoje zvláště po silném poškození okusem spárkatou zvěří vytváří keřovité formy. Výškový přírůstek pokračuje do věku 80 let. Do tloušťky přirůstá stále i ve vysokém věku (ÚRADNÍČEK 2014). Zastoupení a postavení dubu zimního na stanovištích neovlivněných vodou odpovídá jeho konkurenceschopnosti vůči buku. Zastoupení dubu tedy přiměřeně klesá jako důsledek stoupající konkurence buku (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009).

3.6.6. Habr obecný

Habr obecný (*Carpinus betulus*) je strom, nebo keř středních rozměrů. Svalovitý kmen se štíhlou korunou je pokrytý hladkou borkou. Habr obecný dosahuje výšky až 25 m s kmenem o průměru do 75 cm. Na většině stanovišť růst habru nedosahuje takových rozměrů, na exponovaných stanovištích má vzhled keře. Většinou se habr dožívá věku 150 let, ale ve výjimečných případech 300-400 let. Takové staré stromy mohou mít kmen o průměru 1m. Tvar kmene nebývá průběžný, větve odstávají v ostrém úhlu. V porostu koruna bývá nápadně metlovitá (ÚRADNÍČEK 2014). Je to strom západní, střední a jižní Evropy. Na sever proniká do jižního cípu Švédska a pobaltských republik, na východě zasahuje k Dněpru a na Kavkaz (POKORNÝ, MATOUŠKOVÁ, KONEČNÁ 2003). Jako samostatně rostoucí solitéra začíná habr

plodit již před 15 tým rokem. V porostu plodí každoročně velké množství semene od 40 let. Zrání a opad semen probíhá na podzim. Zjara snadno hromadně klíčí (ÚRADNÍČEK 2014). Vysokou klíčivost si semena podržují několik roků. Stanoviště habru najdeme na rozmanitých horninách, vyhýbá se rašelinným, kyselým a chudým půdám. Naopak dobře prosperuje na hlubších, kypřejších a vlhčích půdách. Obecně lze říci, že za nejvýznamnější dřeviny je z hlediska potencionální funkce meliorační možno považovat lípy, habr obecný, buk lesní a částečně i další listnáče (ŠINDELÁŘ, FRÝDL, NOVOTNÝ 2004). Habr najdeme společně s javory a dalšími náročnými listnáči na suťových půdách, které mají dostatek dusíkatých látek. Habr nesnese takový zástin jako buk (POLENO, VACEK et al. 2009). V druhém patře doubrav může buku konkurovat. Porosty habru jsou plně zapojené a intenzivně zastiňují půdu a omezují tak růst dřevin ve spodních etážích (ÚRADNÍČEK 2014). Potřeba vláhy je u habru rozdílná. Habr vyhledává vlhčí stanoviště jako dna údolí, okraje luhů a stinné svahy, ale dokáže také růst na stanovištích se zcela opačnými podmínkami na suchých osluněných v letním období vysýchavých půdách. V lužních lesích dosahuje na okraj zaplavovaných oblastí. Nasnáší pravidelné záplavy (ÚRADNÍČEK 2014).

3.6.7. Jeřáb břek

Jeřáb břek (*Sorbus torminalis*) má areál přirozeného rozšíření v Evropě až po jižní Anglii a Baltické moře a na východě po Ukrajinu (PRUDIČ 2000). V České republice je rozšíření břeku roztroušené v teplých oblastech státu v areálech šípkových doubrav a teplých doubravách, občas ve spojení s bukem. Jeho rozšíření v Čechách je hlavně na dolním toku Berounky a v Českém středohoří (ÚRADNÍČEK 2004). Jeřáb břek je středně veliký strom s rovným kmenem a košatou korunou. Stanoviště má značný vliv na výškový růst břeku a platí vyšší v porostech nižší jako solitéra. Výškový růst se pohybuje v intervalu 15-25m. V některých oblastech dosahuje břek 30m (PRUDIČ 2000). Břek se dožívá 100-150 let. Nápadná je tmavá šupinovitá kůra kmene, někdy odlupčivá připomínající hrušeň (ÚRADNÍČEK 2004). Břek dokáže v mládí snášet dlouhodobé zastínění a je schopen růst pod podrostem. S postupujícím věkem se nároky na světlo zvyšují. Roste na v letním období vysýchavých půdách, spokojí se s minimem srážek. Upřednostňuje stanoviště na živných horninách jako vápenec, čedič, indent apod. Podle OTTA (1994) má břek velmi malou odolnost vůči chladu a nedostatku živin, ale dobrou vůči suchu. Jeřáb břek, oskeruše, muk mají nejmenší schopnost přirozeného zmlazení ze všech našich dřevin (POLENO, VACEK et al. 2009). Z lesnického hlediska je význam břeku pouze jako ochranné dřeviny na kamenitých a mělkých půdách. Vhodný je na všech stanovištích, kde může sloužit jako zdroj obživy pro ptáky, např. v bažantnicích.

Včelám poskytuje dobrou pastvu (ÚRADNÍČEK 2004). Je to dřevina teplých poloh a slunných strání (ÚRADNÍČEK 2004).

3.6.8. Smrk ztepilý

Smrk ztepilý (*Picea abies*) je jednou z nejhojněji se vyskytujících a ekonomicky nejdůležitějších dřevin v severní a střední Evropě (SPECKER, HASENAUER 2000). Smrk je základním druhem různých typů lesních ekosystémů boreálního a mírného pásma Evropy (CASTAGNERI et al. 2013). Smrk je velký strom dosahuje výšky až 60m a tloušťky 200cm (ŘEZÁČ, ŠIMEROVÁ K 2017). Přeslenité větvení s kuželovitou korunou. Smrk dosahuje věku 350-400 let (ÚRADNÍČEK 2003). Největší stromy dorůstají objemů 30 m³. Do vysokého věku si stromy zachovávají štíhlý kuželovitý vrchol. Horské typy mají někdy širokou korunu se silnými větvemi, nebo naopak štíhlou korunu s jemnými větvemi. Jehličí vytrvává obyčejně 6 až 9 let (ÚRADNÍČEK 2003). Zhruba od 60ti let začíná smrk plodit, semenné roky se opakují každých 4-5let. Smrk netvoří nikdy výmladky ani větvení na kmeni (ÚRADNÍČEK 2003). Smrk se řadí mezi polostinné až stinné dřeviny, s věkem a ve vyšších polohách se jeho nároky na světlo zvyšují (ÚRADNÍČEK et al. 2009). V České republice se původní klimaxové smrčiny vyskytovaly nad 900 až 1250 m n. m. s optimálními růstovými podmínkami v nižších polohách v rozmezí 600–950 m n. m. (ÚRADNÍČEK et al. 2009). Během posledních 200 let, byl smrk vlivem hospodaření rozšířen po celé Evropě (POLENO, VACEK et al. 2009). Následně smrk pronikl do nižších poloh nejprve do jedlo-bukových lesů, ve kterých byl pouze vtroušenou dřevinou. Lesní kulturou byl smrk dále rozšiřován i na místa bučin a dokonce i doubrav, takže se v první polovině 19 stol. stal hlavní dřevinou kmenovin (ÚRADNÍČEK 2003).

3.6.9. Javor mléč

Javor mléč (*Acer platanoides*) je středně velký strom s košatou korunou a přímým kmenem. Strom dosahuje výšky 20-25 m s kmenem o průměru 70-100 cm. Věk dožití javoru mléče 100-150 let. Olistění je husté a listí tvoří dokonalou mozaiku (ÚRADNÍČEK 2014). Kořenový systém tvoří hlavní kůlový kořen s řadou kořenů bočních, které zasahují do hloubky nedaleko od kmene. Díky dobrému upevnění v půdě je odolný proti větru (ÚRADNÍČEK, CHMELAŘ, 1998). Přirozeně je rozšířen po většině Evropy, na severu, v Norsku a Švédsku proniká až 64°s.š., na východě zasahuje až k Uralu (POKORNÝ, MATOUŠKOVÁ, KONEČNÁ 2003). Stanoviště nároky má javor mléč podobné jako klen vyžaduje půdy živné, hluboké, vlhké a dusíkem dobře zásobené, ve kterých může být velký podíl skeletu. Mléč je schopen snášet stagnující vodu, proto je hojně zastoupený v luzích (POLENO, VACEK et al. 2009). Na změnu spodní hladiny je však citlivý (ÚRADNÍČEK 2014). Svými požadavky na světlo stojí javor mléč

zhruba uprostřed mezi dřevinami slunnými a stinnými (VACEK, VACEK, SCHWARZ et al. 2009). Dokonalým rozložením listů tak, aby se nekryly, využívá i malé intenzity světla ve spodních patrech porostu. Dosahuje toho proměnlivou velikostí čepele a délky řapíku (ÚRADNÍČEK 2014). Mléč rostoucí jako solitéra začíná plodit celkem brzy mezi 20-30 rokem, strom rostoucí v porostu plodí po 40ti letech. Květy mléče jsou jak s odděleným pohlavím tak jsou oboupohlavé s mnoha variacemi různých přechodů. Po prvních mrazech dvounažky opadávají, klíčit začínají brzy na jaře, někdy ještě na sněhové pokrývce. Vysokou klíčivost semena podržují jeden rok. Nálet bývá velmi bohatý a vitální (ÚRADNÍČEK 2014).

3.6.10. Javor babyka

Javor babyka (*Acer campestre*) je středně velký strom s nepravidelně laločnatou korunou a křivým kmenem. Může dorůst do výšky 20-25 m s kmenem o průměru 70 cm. Svých maximálních růstových rozměrů může dosáhnout v podmírkách lužního lesa, na lesostepi má nízký vzrůst s křivým kmenem, často se vyskytuje jeho keřová forma. Samostatně rostoucí jedinec na volné ploše se dožívá až 200 let, v porostu se dožívá do 100 let (ÚRADNÍČEK 2014). Plodit začíná babyka mezi 20-30 roky. Semenné roky se většinou opakují každoročně, přinejmenším každý druhý rok. Plodí bohatě a dvounažky dozrávají na podzim, klíčivost je značná, ale vytrvává jen 1 rok (ÚRADNÍČEK 2014). Areál přirozeného růstu je s výjimkou Skandinávie po celé Evropě. Jižní polovinou proniká až k Volze a na Ural (POKORNÝ, MATOUŠKOVÁ, KONEČNÁ 2003). Podobně jako habr má javor babyka dobrou schopnost regenerace, a tak býval podstatnou složkou nízkého lesa. Babyka je mírně světlomilnější dřevinou než habr (ELLENBERG et al. 1992). Javor babyka je mnohem méně expanzivní než jasan, nálet tvoří souvislé husté porosty jen zřídka (KUBÁT, MACHOVÁ 2010). I v dospělosti je babyka typickou dřevinou druhého stromového patra (POLENO, VACEK et al. 2009). Růst mladých rostlin probíhá v zástinu nejspodnější etáže. Podle nároků na vláhové podmínky stanoviště vylišujeme dva ekotypy: Lužní ekotyp a lesostepní ekotyp. Lužní ekotyp babyky má optimální podmínky v lužních lesích s vysokou hladinou spodní vody. Lesostepní babyka má optimální růstové podmínky v suchých doubravách s břekem, nebo šípkem s nedostatkem vláhy v letních měsících. Roste na vápencích a suťových půdách, možný je také výskyt na půdách zasolených. Babyka snáší jak zimní mrazy tak odolává letnímu vedru a suchu. Odolává znečištěnému ovzduší a jiným nepříznivým vlivům městského prostředí (ÚRADNÍČEK 2014).

3.6.11. Líska obecná

Líska obecná (*Corylus avellana*) roste jako metlovitý keř se širokou korunou, dvouřadým větvením. Zespodu vždy vyráží velké množství prutů (ÚRADNÍČEK 2004). Dorůstá výšky 2-6m. Maximální tloušťka kmínku je 25cm (JANEČEK 2012). V případě velmi vhodných podmínek pro růst může dorůst do výšky 8m. První kvetení lísky přichází poměrně brzy mezi 8-10 rokem. Líska kvete ve velmi časných jarních dnech, proto může dojít k poškození pestíkových kvítků mrazem a absenci plodů v témže roce. Lískové ořechy klíčí pod zemí, ale klíčivost si nepodržují dlouho. Klíčí pod zemí, lístky se podobají dospělým. Líska hojně tvoří výmladky z pařezu a výborně obráží na kořenových nábězích. Poškození lísky zvěří není příliš časté (ÚRADNÍČEK 2004). Snáší pouze slabší zástin a upřednostňuje stanoviště s dostatkem světelného požitku. Nejčastěji lísku najdeme na druhotných stanovištích při okrajích lesů, pasekách a mezích, kde najde dostatek světla. Nemá vysoké nároky na vláhu a roste i na vysychavých podkladech ve srážkově chudých lokalitách. Líska není náročná ani na půdu, vyhýbá se pouze nejchudším půdám. Nesnáší zabahněné půdy a rašelinu. Dobře zetlívající opad lísky vylepšuje povrchové půdní vrstvy (ÚRADNÍČEK 2004). Areál rozšíření lísky obecné zabírá celou Evropu vyjma její nejsevernější části. Dále lísku obecnou najdeme v severní Africe, Sýrii a na Kavkaze. U nás roste při okrajích lesů a na pastvinách od nížin do hor. Běžně se vyskytuje do výšky 800 m. n. m. Nejvýše vystupuje do 1310 m n. m v Hrubém Jeseníku, na lokalitě velká kotlina (JANEČEK 2012). V lesnictví nemá líska větší význam a je považována za plevelnou dřevinu. Má bohatou pařezovou výmladnost a její hustá kořenová soustava zpevňuje půdu (POKORNÝ, MATOUŠKOVÁ, KONEČNÁ 2003). Používá se jako doprovodná dřevina do protierozních pruhů a pláštů (JANEČEK 2012). Velký význam má pro včely jako nejranější včelí pastva (ÚRADNÍČEK 2004).

3.6.12. Dřín obecný

Dřín obecný (*Cornus mas*) roste jako statný keř v ojedinělých případech strom. Hrbolaté křivé kmínky s košatou korunou. V jižních částech Evropy vyrůstají dříny až do výšky 8 m s kmenem o průměru 50 cm. Průměrné dožití dřínu 250 let. Dřín kvete nenápadně ještě před rašením listů. Na podzim se listy barví do červena. Dřín má velmi dobrou výmladkovou schopnost a snáší ořezávání. Zvěř jej ráda okusuje (ÚRADNÍČEK 2004). Kořenový systém je bohatý s obvykle velmi dlouhým kulovým kořenem-je schopen čerpat vodu ze značných hloubek (JANEČEK, EŠNEROVÁ 2013). Dřín roste na stanovištích, která v letních měsících vysychají, snáší pouze slabí zástin řídkého porostu. Vyhledává živné horniny jeho stanoviště najdeme především na vápencích a půdách s příznivou humusovou vrstvou. Dřín netrpí výkyvy klimatu a dobře snáší mrazy. Snáší kouřové plyny a vydrží v městském prostředí

(ÚRADNÍČEK 2004). Dřín obecný je naše původní dřevina. Areál jeho rozšíření se rozkládá ve střední a jižní Evropě, malé Asii a Kavkazské oblasti. Jeho severní hranice vede v Evropě skrz Belgii, Porýním a Duryňskem. Na východní hranici zasahuje do Ruska, jižní hranice vede přes Peloponés a střední Itálii. Na západě zasahuje k údolí Rhóny (JANEČEK, EŠNEROVÁ 2013). Na území České republiky roste dřín roztroušeně po celém území jako součást lesostepních keřových společenstev, nebo jako podrost teplých dubin s dubem pýřitým, jeřábem mukem nebo břekem. V naší republice ho najdeme pouze v nížinách a pahorkatinách (ÚRADNÍČEK 2004). Díky jeho snášení seřezávání a výmladkové schopnosti se dřín výborně hodí do živých plotů, větrolamů podél silnic a jako solitéra je vhodný do měst. Vzhledem k jeho časnemu kvetení slouží jako raná pastva včel. Pro ostatní zvěř a ptáky je vítaným zpestřením potravy (JANEČEK, EŠNEROVÁ 2013).

3.6.13. Hloh obecný

Hloh obecný (*Crataegus laevigata*) je trnitý keř střední velikosti s křivolkými větvemi. Rozměry nedosahuje velikosti hlohu jednosemenného. Kvete dříve než ostatní druhy (ÚRADNÍČEK 2004). Areál rozšíření hlohu obecného pokrývá téměř celou Evropu. Zasahuje i do severní Afriky a Malé Asie. Severní hranice je rozšíření vede v Norsku a Švédsku za 60°s. š a od Petrohradu se stáčí ke Kaspickému moři (POKORNÝ, MATOUŠOVÁ, KONEČNÁ 2003). Ve Velké Británii jsou hlohy nedílnou součástí živých plotů. Společně s trnkou, která má podobné vlastnosti jsou hlohy vysazované podél okrajů pastvin také proto, že má pro ptáky přitažlivé plody, které původně využívali i lidé jako pochutinu a léčivo (LOHMANN 2005). Po celém našem území je hloh obecný roztroušeně rozšířený jako podrost v doubravách a na lesostepních stráních. Druhotně může být rozšířený při okrajích lesů, na mezích a pastvinách. Na vápencových půdách stoupá vysoko do hor (LOHMANN 2005). Hloh obecný je tolerantní k zástinu více než ostatní hlohy. Nevadí mu sucho a nedostatek srážek. Upřednostňuje stanoviště na živných podkladech, ale roste také na kyselých půdách. Je klimaticky odolný, z našich druhů vystupuje do oblastí nejvýš (ÚRADNÍČEK 2004). Vyrůstá buď jako keř, nebo vytváří nižší stromy s korunou poměrně hustou. Dožívá se až 300 let (LOHMANN 2005).

3.6.14. Modřín opadavý

Modřín opadavý (*Larix decidua*) je strom dorůstající výšky 30-50 m a průměru kmene do 150 cm. Dožívá se 400, výjimečně 800 let (ŘEZÁČ, ŠIMEROVÁ 2017). Modřín je světlomilná dřevina, která pod zástinem vyloženě trpí. Jesenický modřín se vyskytuje nejčastěji ve směsi s jinými dřevinami, neboť přece jen snáší slabé zastínění (ÚRADNÍČEK, MADĚRA, TICHÁ, KOBLÍŽEK 2009). Jeho požadavky na půdu jsou skromné, ovšem produktivní porosty vytváří

jen na čerstvých, hlinitých půdách. Díky jeho značné transpiraci spotřebuje značné množství vody. Nevyžaduje však vlhkost vzdušnou, naopak dává přednost polohám s dostatečným pohybem vzduchu (FÉR, POKORNÝ 1993). Je to dřevina, jejíž listy (jehlice) jsou k imisím citlivé, ale vzhledem ke každoroční výměně asimilačního aparátu ji lze charakterizovat ja ko dřevinu odolnou (ŠINDELÁŘ, FRÝDL 2006). Velké naděje jsou vkládány do modřínu jednak v imisních oblastech a při rekultivaci devastovaných ploch, kdy se prokázala schopnost modřínu okupovat obnažené volné plochy a tvořit poměrně rychle účinný zápoj (PODRÁZSKÝ 2006). Modřín opadavý má typický disjunktivní areál, centrum jeho rozšíření je ve střední Evropě především v alpské a karpatské oblasti (BENČAT 2002). Modřín opadavý se vyskytuje v české republice jako autochtonní druh v geograficky omezené části Moravy a Slezka. Původní druh modřínu je označován jako sudetský ekotyp, některými autory je označován jako jesenický či slezský ekotyp. Problematice přirozeného rozšíření sudetského ekotypu modřínu opadavého se v minulosti věnoval především MICKLITZ (1857), který zdůraznil, že přirozené rozšíření tohoto ekotypu se nápadně shoduje s hranicemi moravskoslezských kulmských drob a jen zřídka zasahuje do oblastí starších jílových břidlic (ŠINDELÁŘ, FRÝDL 2006). S ohledem na pozitivní výsledky výzkumu je jeho pěstování doporučeno a realizováno nejen v České republice, ale v řadě dalších evropských zemí (ŠINDELÁŘ, FRÝDL, NOVOTNÝ 2006). Z výsledků výzkumu (ŠINDELÁŘ 1963, 1971, 1973, 1987, SCHÖBER 1977, 1985, NOVOTNÝ 2004 aj.) vyplývají důležité informace týkající se modřínu sudetského, rostoucího jako původní dřevina na území ČR. Tyto populace charakteru ekotypu se ve srovnání se spektrem proveniencí z většiny ostatních částí areálu vyznačují vysokou životaschopností, rychlým růstem v mládí a vysokou objemovou produkcí. Velmi ceněnou vlastností sudetského ekotypu je jeho odolnost proti chorobám, především rakovině modřínu, kterou způsobuje brvenka modřinová (*Trichoscypela willkommii*). Určitým nedostatkem modřínu sudetského je méně uspokojivá tvárnost kmene, což lze v praxi eliminovat vhodnou pěstební péčí zejména ve stadiu mlazin a tyčkovin (ŠINDELÁŘ, FRÝDL, NOVOTNÝ 2006). Pozitivní vlastnosti sudetského ekotypu jsou oceňovány i v zahraničí a celé řadě zemí je tento modřín doporučován pro uplatnění v lesnické praxi (POLENO, VACEK et al. 2009).

3.6.15. Trnovník akát

Trovník akát (*Robinia pseudoacacia*) je nepůvodní dřevina introdukovaná ze Severní Ameriky do Evropy okolo roku 1600. Jeho původním areálem je východní část severoamerického kontinentu přibližně od 40°s. š., od střední Pensylvánie pokračuje na západ do jihozápadní Indiany odtud na jih podél Apalačských hor. Zhruba po 33°s. š., do severní

Georgie a Alabamy, až k řece Mississippi s vysutým ostrovem v Missouri a Arkansasu. V Apalačských horách vystupuje do výšky 1200 m. n. m (PAGAN 1999). Trnovník akát dorůstá do výšek 35 m s průměrem kmene do 1,5 m. I přes to, že se jedná o rychlo rostoucí dřevinu dožívá se až 250 let (BENČAT 2002). Prvních 30-40 je růst velmi rychlý a v prvním roce akát dosahuje výšky 0,75m, později může přirůstat 0,6-1 m ročně (MUSIL, MOLLEROVÁ 2005) Přímí rovný kmen s hladkou kůrou případně hluboce rozpraskanou borkou. Široké eliptická koruna se silnými větvemi, ve starším věku dostává deštníkovitý tvar (PAGAN 1999). Mohutný srdecovitý široce zakořeněný kořenový systém bez kúlového kořenu tvořený množstvím tenkých kořenů. Má silnou kořenovou a kmenovou výmladnost, kterou si zachovává do vysokého věku. Silně světlomilný druh je v tomto ohledu jednou z nejnáročnějších dřevin. Velmi dobře snáší nedostatek vláhy, krátkodobě však roste i na zamokřených lokalitách a na nejrůznějších půdních i geologických podkladech. Roste na skrývkách z lomů, na výsypkách mrtvin z hlubinných dolů, a to včetně vápnitých substrátů. Velmi dobře snáší půdy s rozdílným pH 4,6-8,2 (MUSIL, MOLLEROVÁ 2005). Původně rostl jako příměs v lesích na svazích podél řek a na lesních okrajích, druhotně vytvořil souvislé porosty zejména na odlesněných pozemcích a plochách devastovaných požáry. V přirozeném areálu se akát chová jako raně sukcesní druh preferující slunná stanoviště a propustné půdy (FOWELLS, 1965; HUNTLEY, 1990). Akát je nejvíce rozšířená introdukovaná dřevina na území České republiky. Podle národní inventarizace lesů prováděné v letech 2001-2014 se na území České republiky nacházelo 13 438 ha akátových porostů, to představuje 0,46% redukované plochy porostní všech dřevin. Necelých 52 % akátu roste čistých, nebo téměř čistých akátinách s podílem 90 %. Ve většině případů jsou tyto porosty vedeny jako hospodářské lesy, druhou výraznou skupinu představují lesy na stanovištích mimořádně nepříznivých. Nejstarší porosty byly nalezeny v Jihočeském kraji, jejich věk se pohyboval mezi 131 a 140 lety (VÍTKOVÁ 2014).

4. Materiál a metodika

4.1. Charakteristika zájmového území

Lesní komplex Doutnáč (Obr. 4) o výměře 67,64 ha leží v Karlštejnské vrchovině na území NPR Karlštejn v CHKO Český kras (Obr. 5). Polohu území určují souřadnice 49°57'N, 14°9'E, mezi obcemi Bubovice a Srbsko. Jedná se o protáhlý hřbet ve směru S-J, kde vrchol leží v nadmořské výšce 433 m (KUBÍKOVÁ 2007; JANÍK et al. 2008; Obr. 6). Nejnižší

nadmořská výška Doutnáče představuje 334 m. n. m. Převažují strmé svahy všech expozic v jižní a východní části dosahují hodnoty sklonů svahů 30° . Podle systému geomorfologického členění ČR (DEMEK et al. 1987) spadá zájmové území do podcelku Karlštejnská vrchovina.



Zdroj: JANÍK, ŠAMONIL, VRŠKA et al. (2008).

Obr. 4: Lokalizace zájmového území Doutnáč v NPR Karlštejn a v CHKO Český kras.



Obr. 5: Lokalita Doutnáč v CHKO Český kras je součástí NPR Karlštejn.



Obr. 6: Pohled na vrch Doutnáč od obce Bubovice.

Z hlediska klimatu Doutnáč náleží do mírně suché a mírně teplé oblasti s průměrnou roční teplotou 8–9 °C a ročním úhrnem srážek okolo 564 mm (TOLASZ et al. 2007). Minimální srážky připadají na měsíc červen, v zimních měsících jsou srážky minimální (Tab. 2, VESECKÝ 1961). Nízká sněhová pokrývka leží krátce. Průměrná roční teplota přesahuje 8°C, nejteplejší měsíc je červen (Tab. 3, VESECKÝ 1961). Převládají západní a jihozápadní větry (JANÍK, ŠAMONIL, VRŠKA et al. 2008).

Tabulka 2: Průměrné měsíční úhrny srážek (mm) – srážkoměrná stanice Liteň.

Období	Měsíc												Rok celkem	Období IV - IX	Období X - III
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII			
1901-1950	28	26	31	47	65	67	77	71	50	39	33	30	564	377	187

Zdroj: JANÍK, ŠAMONIL, VRŠKA et al. (2008).

Tabulka 3: Průměrné měsíční teploty (°C) – klimatologická stanice Králův Dvůr.

Období	Měsíc												Rok celkem	Období IV - IX	Období X - III
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII			
1901-1950	-1,4	-0,1	3,7	7,9	13,5	16,6	18,3	17,3	13,5	8,2	3,4	-0,1	8,4	14,5	2,3

Zdroj: JANÍK, ŠAMONIL, VRŠKA et al. (2008).

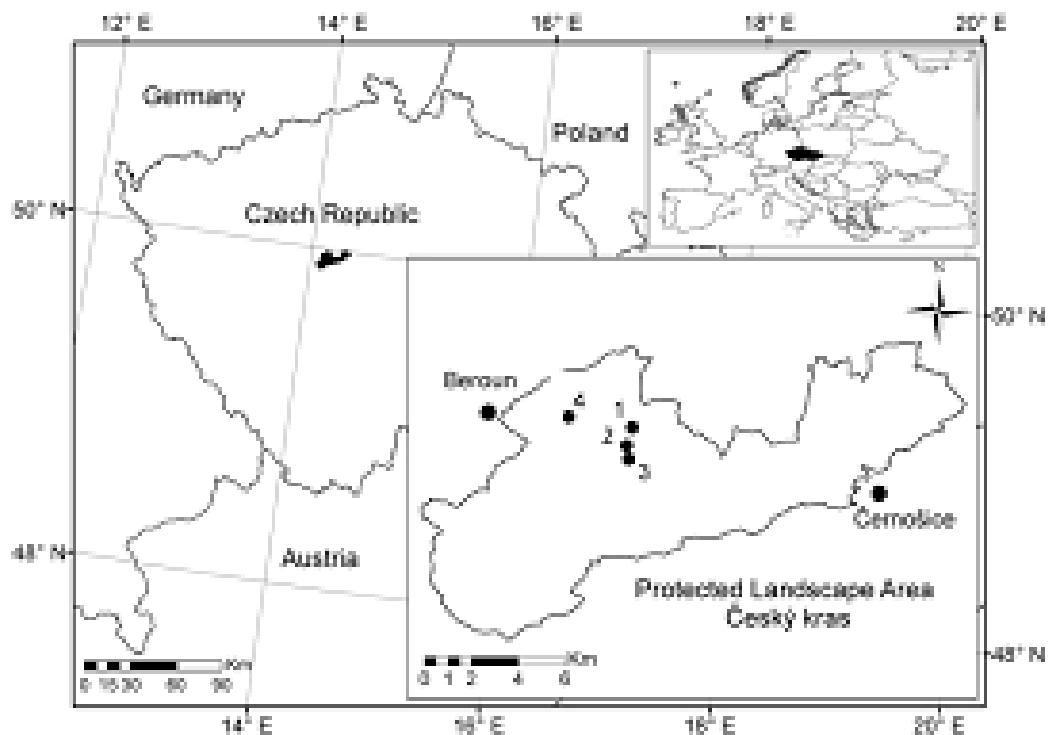
V geologickém podloží mají převahu šedé až červené vápence Lochkovského, Zlíchovského a Pražského souvrství devonského stáří. Netipický charakter podloží velkou měrou určuje vývoj půd a jejich klasifikaci. Na kamenitých svazích převažují rendziny modální, melanické nebo sut'ové (NĚMEČEK et al. 2001). Vývoj mělkých půd probíhá na jižně orientované lesostepi až skalní stepi tyto půdy lze klasifikovat jako rendziny litické nebo lithozemě modální var. karbonátové. Mírně skloněné svahy jsou pokryty kambizeměmi vyluhovanými nebo luvickými (JANÍK, ŠAMONIL, VRŠKA et al. 2008). V nižších polohách jižního svahu rostou javořiny s babykou a javorem klenem (lesy svazu *Tilio-Acerion*). Na většině jižního svahu, na východním i západním svahu a na temeni kopce javořiny přecházejí v černýšové dubohabřiny (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*). Směrem k severu roste zastoupení buku. Severu dominují vápnomilné bučiny (*Cephalanthero-Fagetum*). Šípková doubrava (*Lathyrus versicoloris-Quercetum pubescantis*) lemuje lesostep na jižním svahu (cf. PRŮŠA 1985, KNOLLOVÁ, CHYTRÝ 2004, KUBÍKOVÁ 2007). Zájmová lokalita je od roku 2004 ponechána samovolnému vývoji.

Vzhledem k tomu, kde se zájmové území a Doutnáč nachází, přichází v úvahu jako původce škod srnčí zvěř, která je zde normována. Samozřejmě se zde vyskytuje zvěř černá,

která je svým pobytom spíše prospěšná svým rytím prokypřuje půdu a likviduje mnohé hmyzí škůdce dřevin přezimující v hrabance, pod spadlým listím a v mechu. Z hmyzu likviduje především ponravy chrousta a kukly osenic, lišajů, sosnokazů, pídalek, tiplic, pilatek a ploskohřbetek (ŠKALOUD 2018)

Zájmové území patří do honitby Kozolupy I. Jedná honitbu III. jakostní třídy převážně polní. Honitba je o celkové výměře 1426 ha, z toho 1300 ha pole a 126 ha lesa. Dle vyhlášky č. 491/2002 Sb. O způsobu stanovování minimálních a normovaných stavů zvěře a o zařazování honiteb, nebo jejich částí do jakostních tříd §2, hospodaří uživatel honitby s drobnou a srnčí zvěří. Celkový normovaný stav srnčí zvěř činí 72 kusů, z kterých je 64 kusů nanormováno na polní část honitby a 8 kusů je nanormováno na lesní část honitby.

Lokalizace TVP 1–4 o velikosti 50×100 m na lokalitě Doutnáč je uvedena na Obr. 7 a přehled základních údajů o TVP 1-4 je uveden v Tab. 4. Interiéry porostů na TVP 1-4 jsou uvedeny na Obr. 8-11.



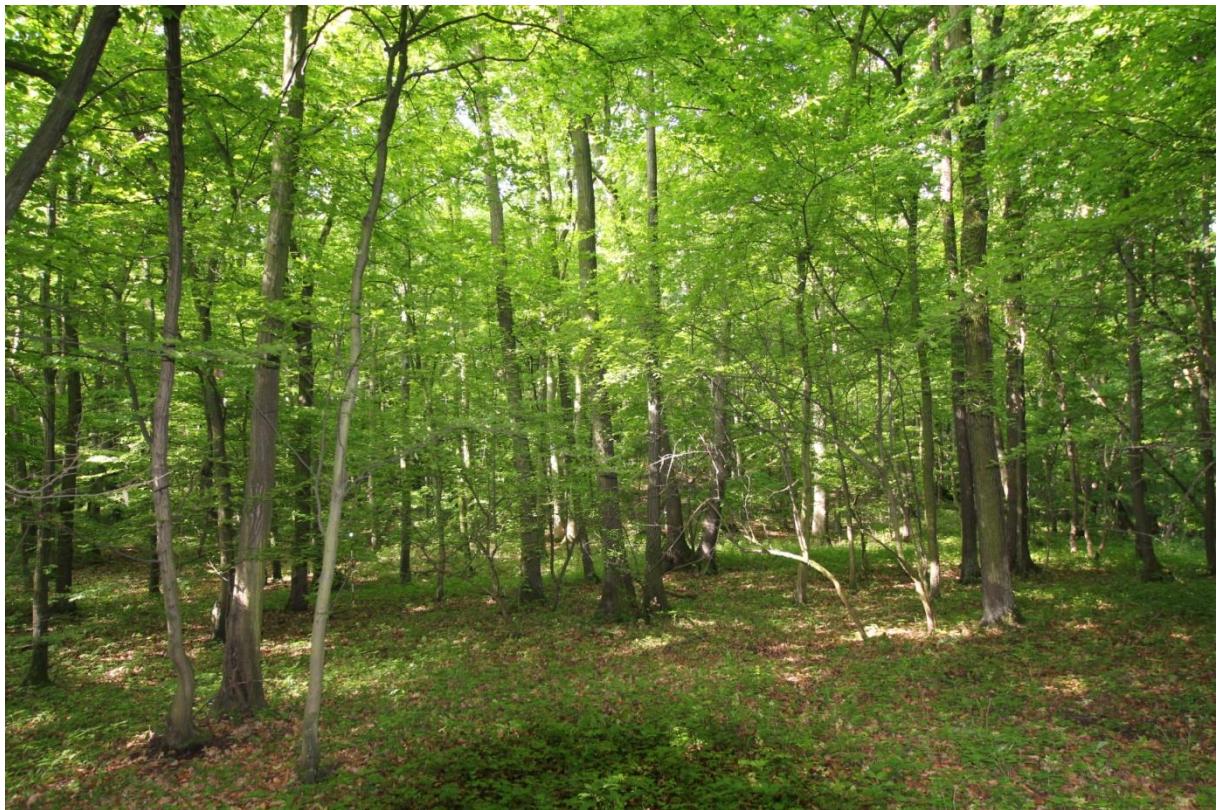
Obr. 7: Umístění trvalých výzkumných ploch 1–4.

Tabulka 4: Základní údaje o trvalých výzkumných plochách 1–4.

TVP	Dřevina	Věk	Výška (m)	Výčetní tloušťka (cm)	Zásoba (m ³ .ha ⁻¹)	Nadmořská výška (m)	Expozice	Sklon (°)	Soubor lesních typů	Půdní typ	Tvar lesa
1 Doutnáč 1	BK		27	32	167					rendzina modální vysoký	
	DBZ		21	23	30						
	HB	89	16	16	18						
	LP		23	26	29	412	SV	6	3W		
	BR		23	29	3						
2 Doutnáč 2	JRB		18	22	2						
	DBZ		17	22	58					rendzina modální sdružený	
	LP		17	21	57						
	HB		15	16	18						
	BK	107	20	24	22						
	MD		21	29	15	433	SV	2	2A (2W)		
3 Doutnáč 3	JS		18	18	8					rendzina melanická až suťová nízký	
	BR		19	23	2						
	OS		23	27	3						
	LP		18	19	58						
	HB		16	15	42						
4 Doutnáč 4	DBZ	86	17	19	37	415	JV	17	2W	rendzina modální vysoký	
	JV		18	18	5						
	JS		18	18	3						
	DBZ		17	19	68						
	BK		22	23	50						
	LP		19	20	34						
4 Doutnáč 4	HB	83	16	17	18					rendzina modální vysoký	
	JS		22	24	12	405	SZ	6	2W		
	BRK		18	22	5						
	JV		18	19	3						



Obr. 8. Interiér vápnomilné bučiny na TVP 1 – Doutnáč 1 (les vysoký).



Obr. 9: Interiér habrové doubravy na TVP 2 – Doutnáč 2 (les sdružený).



Obr. 10: Interiér habrové doubravy na TVP 3 – Doutnáč 3 (les nízký – bývalá pařezina).



Obr. 11: Interiér habrové doubravy na TVP 4 – Doutnáč 4 (les vysoký).

4.2. Sběr dat

V r. 2014 byly opakovaně změřeny 4 trvalé výzkumné plochy (PRP) o velikosti 100×50 m (0,50 ha), z nichž každá byla následně rozdělena na dvě dílčí plochy. Měření bylo provedeno pomocí technologie FieldMap (IFER-Monitoring and Mapping Solutions Ltd.). Tyto výsledky vyly porovnávány s měřením v r. 2002. Při obou měřeních stromového patra byla zaměřena: poloha (všech jedinců o výčetní tloušťce nad 4 cm), výčetní tloušťka (kovovou průměrkou s přesností na 1 mm), celková výška a výška nasazení zelené koruny (výškoměru laser Vertex s přesností na 0,5 m) a obvod koruny (minimálně ve 4 směrech na sebe kolmých). Následovalo rozdělení podle stromových tříd na horní etáž (stromy úrovňové a nadúrovňové) a dolní etáž (stromy podúrovňové). U odumřelého dřeva (tloušťka ≥ 7 cm, délka ≥ 1 m) byla zjištována pozice, dřevina, stupeň rozkladu (pětičlenná stupnice dle SPETICH et al. (2002); 1 – nenarušený kmen rozkladem, 5 – konečná fáze rozpadu) a objem dle metodiky HARMON et al. (1986).

Přirozená obnova byla v roce 2014 měřena na reprezentativních transektech 10×50 m. Během měření přirozené obnovy byli změřeni všichni jedinci rostoucí na jednotlivých transektech s výškou ≥ 5 cm do DBH < 4 cm. U přirozené obnovy byla zaznamenána pozice

každého jedince, tloušťka kořenového krčku změřená pomocí posuvného měřítka (s přesností 1 mm), dřevina, celková výška, výška nasazení zelené koruny základny, šířka koruny (s přesností 1 cm) pomocí výsuvné výškoměrné latě a eventuálně výčetní tloušťka při překročení výšky 1,3 m. Dále bylo u všech jedinců hodnoceno poškození zvěří: okus terminálního vrcholu, opakovaný okus a vytloukání.

Měření na TVP byla provedena dle standardní dendrometrické metodiky (KORF et al. 1972; ŠMELKO 2007).

4.3. Zpracování dat

Základní porostní charakteristiky stromového patra byly zhodnoceny pomocí růstového biosimulátoru SIBYLA (FABRIKA, ĎURSKÝ 2005; Obr. 12). U všech jedinců stromového patra, stojícího odumřelého dřeva a obnovy byla na jednotlivých plochách podrobně zhodnocena horizontální a vertikální struktura.

[dark green square]	Smrek obyčajný	[grey square]	Jaseň
[light green square]	Smrek pichlavý	[purple square]	Brest
[teal square]	Jedľa biela	[blue square]	Lipa
[light blue square]	Jedľa obrovská	[yellow-green square]	Agát
[brown square]	Borovica lesná a čierna	[cyan square]	Breza
[blue square]	Vejmutovka	[yellow square]	Topoř
[pink square]	Limba	[light green square]	Osika
[magenta square]	Smrekovec	[orange square]	Vŕba
[brown square]	Duglaska	[yellow-green square]	Jelša
[dark blue square]	Tis	[dark red square]	Čerešňa
[teal square]	Buk	[pink square]	Jarabina
[dark brown square]	Dub	[black square]	Orech
[light green square]	Hrab	[blue square]	Gaštan
[orange square]	Javor	[pink square]	Platan

Obr. 12: Legenda dřevin u růstového simulátoru SIBYLA.

Na jednotlivých plochách byla zhodnocena horizontální struktura u všech jedinců stromového patra a jejich korunových projekcí, u stojícího odumřelého dřeva a u obnovy. Spočítány byly indexy: Pielou-Mountfordův index (PIELOU 1959; MOUNTFORD 1961), Hopkins-Skellamův index (HOPKINS, SKELLAM 1954), Clark-Evansův index (CLARK, EVANS 1954), Ripleyova *L*-funkce (RIPLEY 1981). Indexy reprezentují způsob rozmístění jedinců na

ploše porostu. V grafických výstupech zachycuje černá linie L-funkci pro reálné rozdělení vzdálenosti jedinců na TVP, modrá silná čára zaznamenává střední průběh náhodného rozdělení jedinců v porostu, dvě úzké středové křivky reprezentují 95 % interval spolehlivosti. Pokud je černá linie rozdělení jedinců na transketu pod tímto intervalom, indikuje tendenci jedinců k pravidelnému rozmístění, pokud je nad tímto intervalom, tak tendenci ke shlukovitosti. Kritéria pro zhodnocení agregačních indexů jsou uvedeny v Tab. 5. Výpočet charakteristik horizontálního uspořádání byl proveden v programu PointPro 2.2 (Copyright 2010, Daniel Zahradník). Statisticky významné hodnoty ($\alpha = 0,05$) jsou ve výsledcích označeny hvězdičkou.

Na TVP 2-4, tj. u habrových doubrav pak byla zhodnocena horizontální struktura hlavních dřevin v úzké vazbě na tvar lesa (nízkého, středního a vysokého). TVP 4 tak byla využita pouze pro zhodnocení horizontální struktury různých tvarů lesa v habrových doubravách.

Tabulka 5: Přehled indexů popisujících strukturu porostu a jejich interpretace.

Kritérium	Kvantifikátor	Označení	Reference	Hodnocení
Vertikální diversita	Arten-profil index	Ap (Pri)	PRETZSCH 2006	rozpětí 0-1; vyrovnaná vertikální struktura $A < 0.3$; výběrný les $A > 0.9$
Strukturální diferenciace	Tloušťková diferenciace	TM _d (Fi)	FÜLDNER 1995	rozpětí 0-1; nízká TM < 0.3 ; střední TM = 0.3-0.5; vysoká TM = 0.5-0.7; velmi vysoká diferenciace TM > 0.7
	Výšková diferenciace	TM _h (Fi)	FÜLDNER 1995	
Horizontální struktura	Index nenáhodnosti	α (P&Mi)	PIELOU 1959; MOUNTFORD 1961	střední hodnota α (A) = 1; shlukovitost $\alpha > 1$; pravidelnost $\alpha < 1$
	Index shluku	A (H&Si)	HOPKINS, SKELLAM 1954	
	Agregační index	R (C&Ei)	CLARK, EVANS 1954	střední hodnota R = 1; shlukovitost R < 1 ; pravidelnost R > 1
Druhová diverzita	Druhová bohatost	D (Mai)	MARFALEF 1958	minimum D = 0, vyšší D = vyšší hodnota
	Druhová heterogenita	H' (Si)	SHANNON 1948	rozpětí 0-1; minimum H' (λ) = 0, vyšší H' = vyšší hodnota
	Druhová vyrovnanost	E (Pii)	PIELOU 1975	rozpětí 0-1; minimum E = 0, vyšší E = vyšší hodnota
Celková diverzita	Porostní diverzita	B (J&Di)	JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997	monotonní struktura B < 4 ; rovnoměrná struktura B = 4-6; nerovnoměrná struktura B = 6-8; velmi různorodá struktura B > 9

Následně byly v rámci hodnocení biodiverzity spočítány indexy: index druhové různorodosti (SHANNON 1948), index druhové vyrovnanosti (PIELOU 1975), index druhové bohatosti (MARGALEF 1958) - (minimum = 0), standardizovaný Artenprofil index (PRETZSCH 2006) jako relativní míra diverzity udávající, nakolik se hodnocený porost blíží stavu maximální možné diverzity, index porostní proměnlivosti (JAEHNE, DOHRENBUSCH 1997) jako komplexní míra diverzity porostu ($B > 5$ – výrazně strukturované porosty), index tloušťkové diferenciace (FÜLDNER 1995) rozpětí 0 – 1 ($TM_d > 0,7$ velmi silná tloušťková diferenciace), index výškové diferenciace (FÜLDNER 1995) o rozpětí 0 – 1 ($TM_h > 0,7$ velmi silná výšková diferenciace) společně s předchozím indexem jako míra diferenciace struktury porostu (viz Tab. 5).

Z měřením získaných dendrometrických veličin byly pro každou TVP spočítány tyto porostní charakteristiky: průměrná výčetní tloušťka porostu, střední porostní výška, hektarová zásoba sdruženého porostu, hektarová výčetní kruhová základna průměrný objem stromu, štíhlostní kvocient, výtvarnice, celkový běžný přírůst a celkový průměrný přírůst. Dle těchto ukazatelů hustoty porostu byly spočítány: stupeň zápoje dle projekční plochy korun všech stromů (CROOKSTON, STAGE 1999) a zakmenění dle růstových tabulek (HALAJ et al. 1987).

Objem stojících živých stromů byl spočítán dle objemových rovnic publikovaných v práci PETRÁŠ, PAJTÍK (1991) a softwarem SIBYLA (FABRIKA, ĎURSKÝ 2005).

Histogramy tloušťek a výšek byly horní etáže a přirozené obnovy byly rozděleny do tříd a graficky zpracovány pomocí software Microsoft Excel verze balíku kancelářských aplikací Microsoft Office pro Windows 10.

5. Výsledky

5.1. Struktura a vývoj stromového patra na TVP 1-3

Základní porostní charakteristiky jsou dle dílcích ploch uvedeny v Tab. 6 a horizontální a vertikální struktura těchto TVP (1A-3A) je znázorněna na Obr. 13–15. Počet živých stromů s DBH ≥ 4 cm se v r. 2014 pohyboval mezi 368–2156 ks.ha⁻¹, což ukazuje v průběhu 12 let nárůst 2–10,3 %. Index hustoty porostu (SDI) = 0,61–0,97, za stejné období narostl o 13–28 % a podobně výrazně se zvýšila i plocha korunových projekcí (biologický zápoj).

Průměrná kruhová základna se v r. 2014 pohybovala mezi 33,2–41,2 m².ha⁻¹, čemuž odpovídá nárůst o 20–26 %. Zásoba hroubí sdruženého porostu v r. 2014 se pohybovala mezi

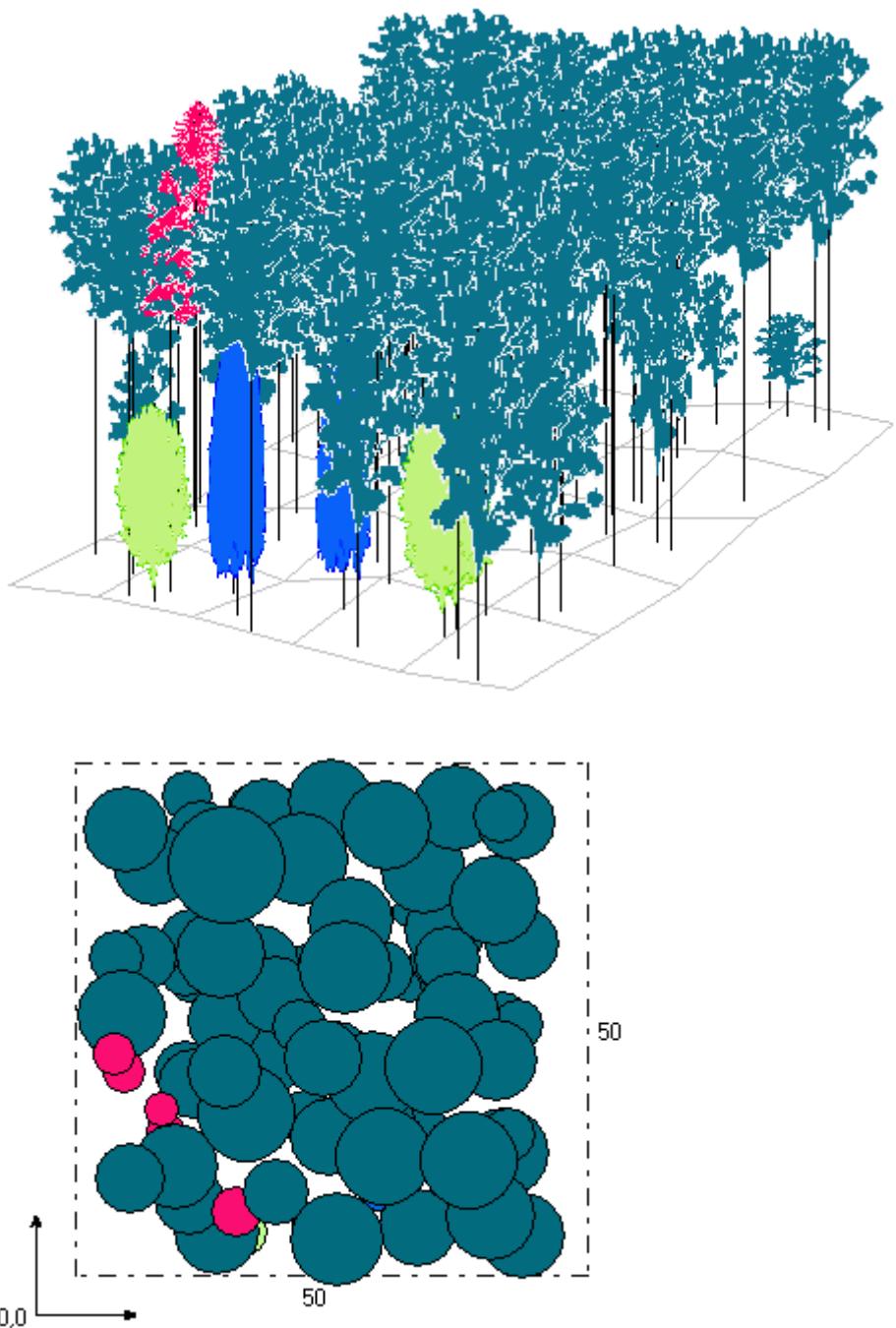
200–590 m³.ha⁻¹, což ukazuje za 12 let nárůst o 23–43 %. Největší zásoba hroubí (430 a 590 m³.ha⁻¹) byla na TVP 1, v porostu s dominantním bukem lesním, který měl rovněž výrazně (5–10 násobně) vyšší zásobu průměrného jedince a současně zásoba v porostu byla vyšší, než by odpovídalo početnímu zastoupení ve stromovém patře. Nejmenší zásoba hroubí proti tomu byla na TVP 3B a TVP 2A, tj. ve smíšeném lese s převahou lípy a dubu, s nízkou průměrnou zásobou na jedince. Na TVP 2 produkčně nejvýraznější byly lípa srdčitá 31 % (početně 37 %) a dub zimní 26–30 % (početně 25 %), o něco méně buk lesní 10–26 % a habr obecný 9–14 % (početně 24%). Na TVP 3 největší zásoby hroubí dosahovaly dub zimní 44 % (početně 32 %), lípa srdčitá 34–37 % (početně 43 %) a méně pak habr obecný 8–12 % (početně 16 %) – (viz Tab. 7).

Dynamiku změny zásoby ukazuje přírůst; celkový běžný přírůst byl v r. 2014 7,4–10,4 m³.ha⁻¹.rok⁻¹, což ukázalo nárůst za posledních 12 let o 5–12 % (Tab. 6) a celkový průměrný přírůst v r. 2014 kolísal mezi 2,5–6,3 m³.ha⁻¹.rok⁻¹ a vykazoval nárůst o 8–25 %.

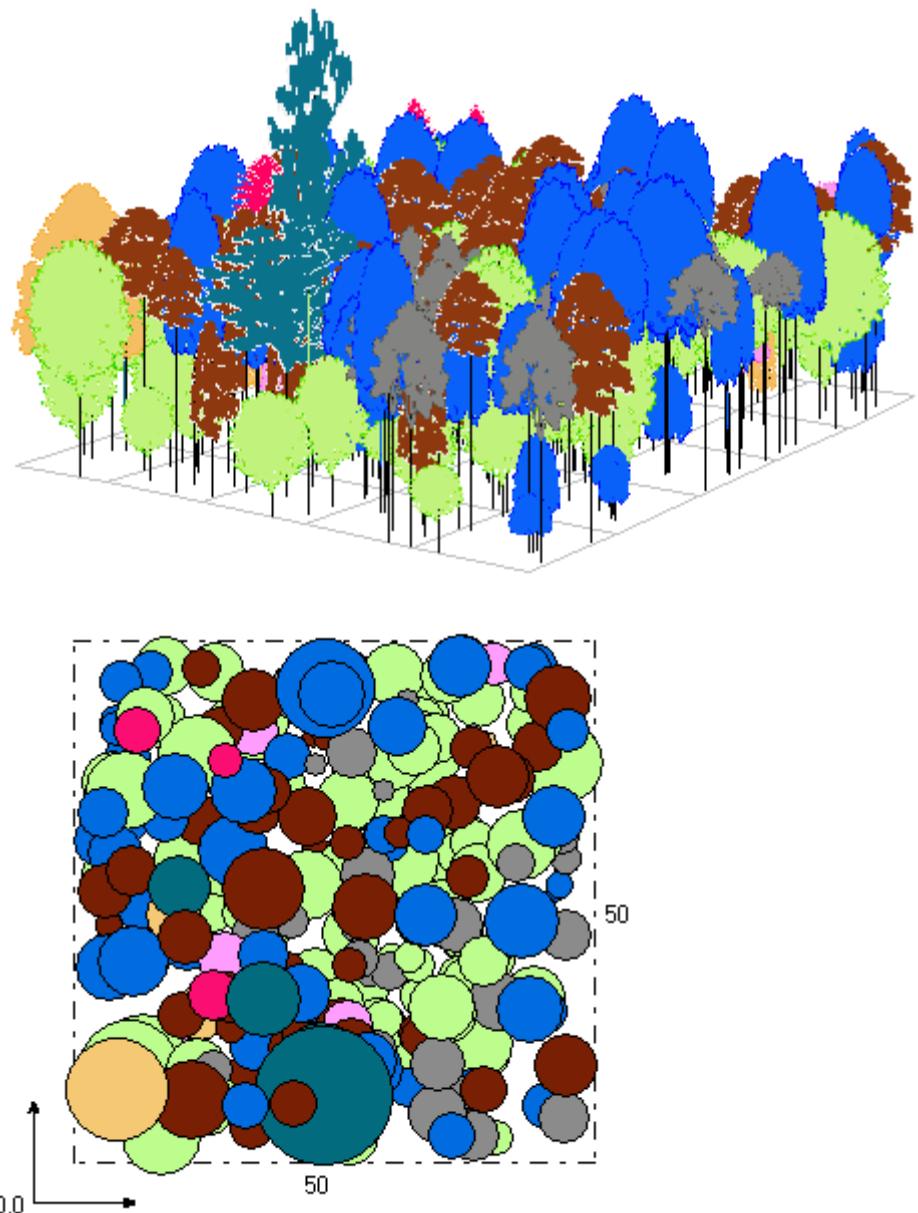
Tabulka 6: Přehled základních porostních charakteristik TVP 1–3 diferencovaně podle dílčích ploch v r. 2002 a 2014.

TVP	Rok	t	N	d	G	h	h ₉₅	V	v	CBP	CPP	CC	CP	SDI
1A	2002	85	360	33,1	31,0	27,4	32,2	431	1,20	9,0	5,07	0,91	2,38	0,54
	2014	96	368	35,5	36,5	27,9	33,2	525	1,43	9,5	5,47	0,95	2,95	0,61
1B	2002	82	428	32,0	34,4	26,7	33,0	481	1,12	9,9	5,87	0,93	2,72	0,60
	2014	94	440	34,4	40,9	27,0	34,0	590	1,34	10,4	6,28	0,97	3,39	0,70
2A	2002	86	1132	17,4	27,0	14,2	21,0	191	0,17	7,3	2,22	0,97	3,57	0,60
	2014	97	1228	18,6	33,2	14,2	24,0	246	0,20	7,7	2,55	0,98	4,76	0,73
2B	2002	95	848	20,7	28,6	15,3	23,0	244	0,29	7,2	2,57	0,95	3,02	0,58
	2014	106	936	21,5	34,1	15,1	24,0	305	0,33	7,6	2,88	0,97	3,91	0,69
3A	2002	71	1992	14,1	31,0	11,6	16,0	165	0,08	7,6	2,32	0,97	4,44	0,78
	2014	81	2160	15,6	41,2	11,7	17,0	233	0,11	8,0	2,88	0,98	5,73	0,97
3B	2002	71	1748	13,9	26,4	11,6	16,0	140	0,08	6,6	1,97	0,96	3,70	0,67
	2014	81	1888	15,5	35,6	11,7	17,0	200	0,11	7,4	2,47	0,97	4,84	0,86

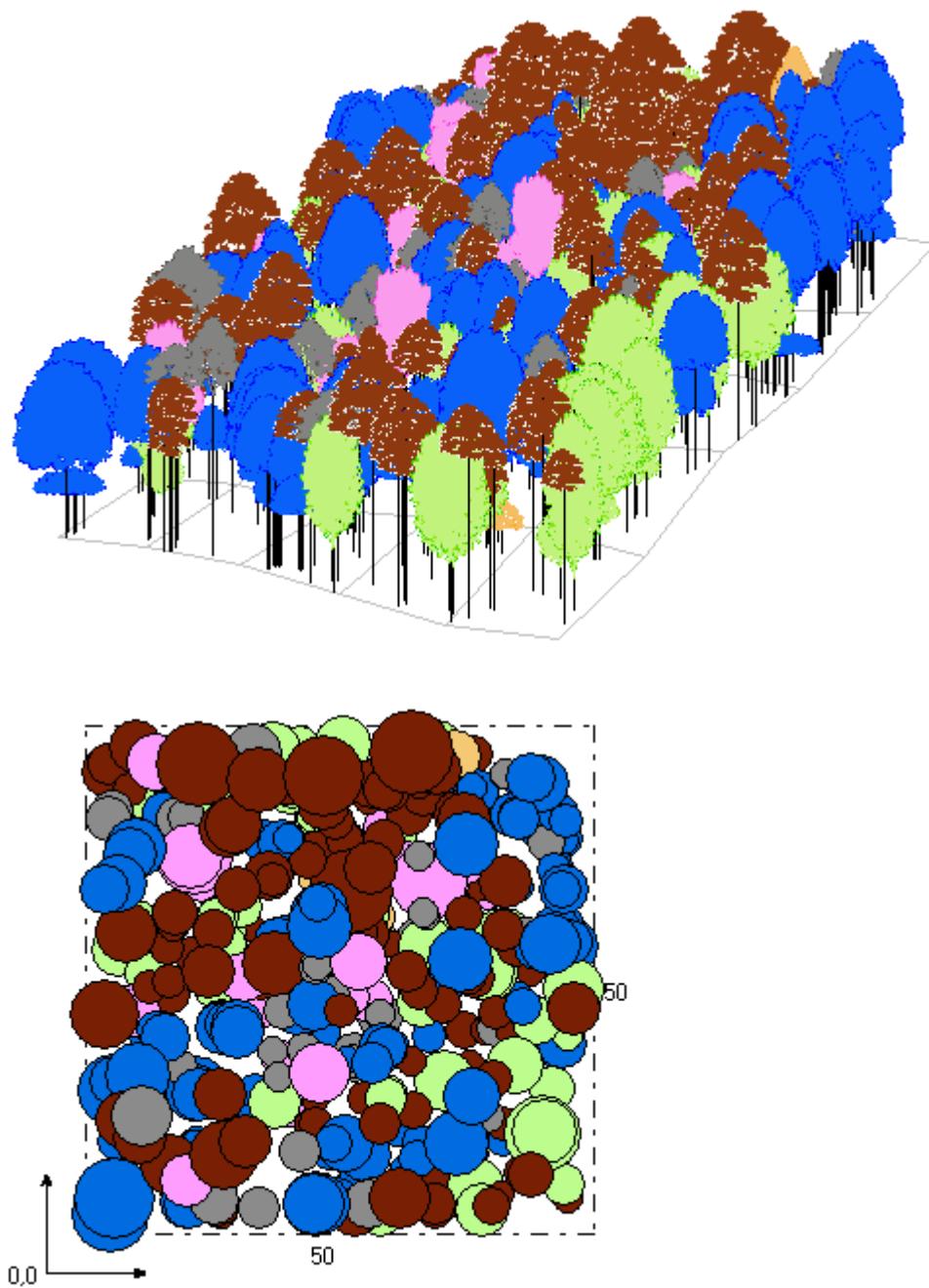
Vysvětlivky: t – prům. věk porostu; N – počet stromů na 1 ha; d – prům. výčetní tloušťka (cm); G – výčetní kruhová základna (m².ha⁻¹); h – stř. porostní výška (m); V – objem porostu (m³.ha⁻¹); v – prům. objem stromu (m³); CBP – celk. běžný přírůst (m³.ha⁻¹ rok⁻¹); CPP – celk. prům. přírůst (m₃.ha⁻¹ rok⁻¹); COP – celková objemová produkce (m³.ha⁻¹), CC - zápoj, CP – plocha korunových projekcí, SDI – index hustoty.



Obr. 13: Vizualizace aktuálního stavu smíšeného porostu na TVP 1A v roce 2014.



Obr. 14: Vizualizace aktuálního stavu smíšeného porostu na TVP 2A v roce 2014.



Obr. 15: Vizualizace aktuálního stavu smíšeného porostu na TVP 3A v roce 2014.

Tabulka 7: Přehled základních porostních charakteristik TVP 1–3 diferencovaně podle dílčích ploch a hlavních dřevin v r. 2002 a 2014.

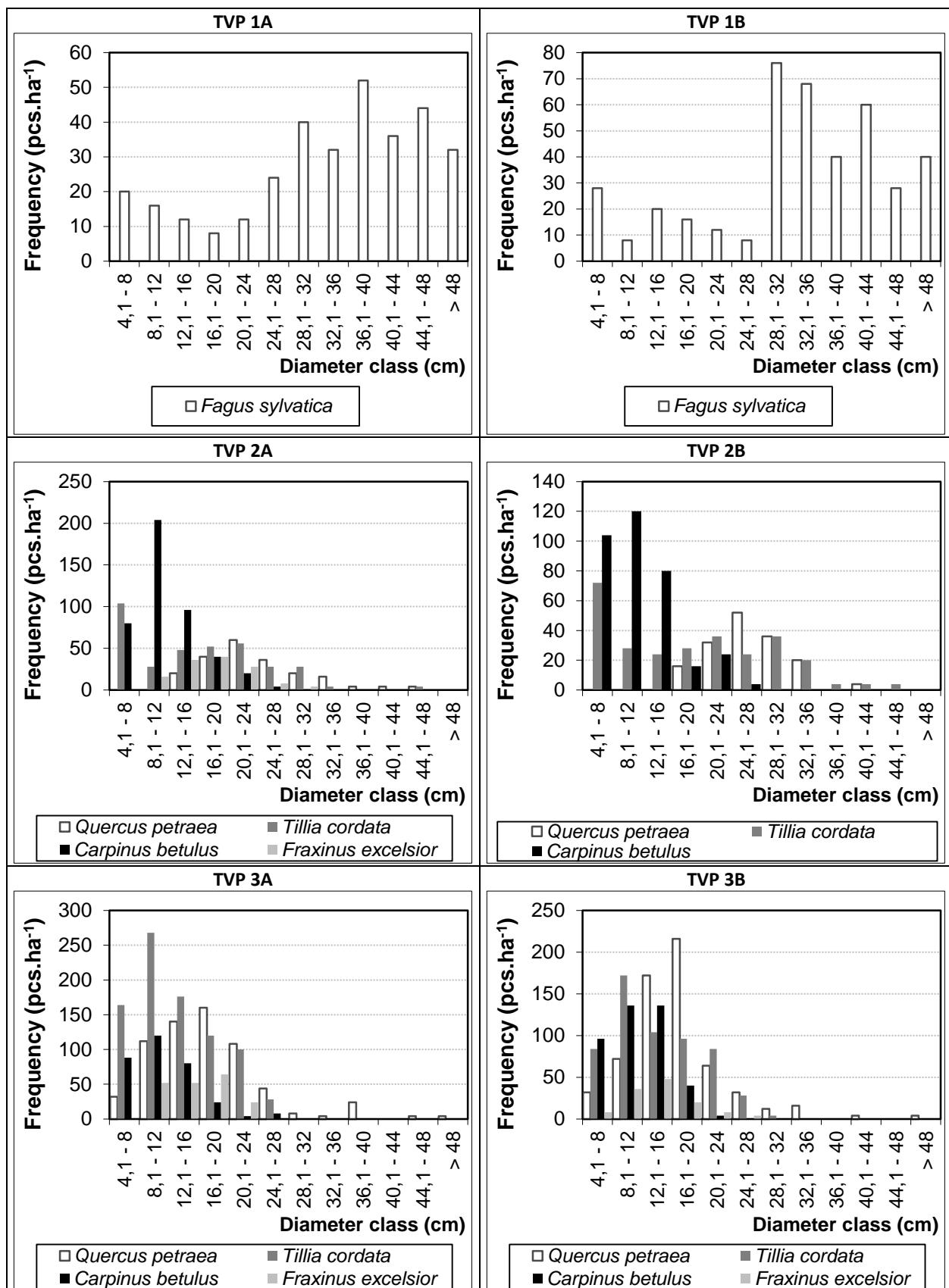
TVP	Dřevina	Rok	t	d	h	h ₉₅	v	N	G	V	CBP	CPP	CC	CP	SDI
1A	BK	2002	85	33,6	27,8	32,0	1,257	320	28,3	402	8,8	4,73	0,90	2,27	0,49
		2014	96	36,0	28,2	33,2	1,500	328	33,4	492	9,2	5,12	0,94	2,81	0,56
1B	BK	2002	82	32,9	27,3	33,1	1,196	392	33,3	469	9,7	5,72	0,93	2,61	0,58
		2014	94	35,3	27,5	34,0	1,423	404	39,5	575	10,1	6,29	0,96	3,24	0,67
2A	DB	2002	89	23,2	16,4	19,7	0,290	204	8,6	59	1,5	0,66	0,43	0,55	0,19
		2014	100	25,1	17,4	20,7	0,361	204	10,1	74	1,6	0,74	0,50	0,68	0,21
2A	HB	2002	62	10,8	11,6	16,0	0,046	428	3,9	20	1,7	0,32	0,78	1,52	0,11
		2014	71	12,2	12,0	17,0	0,064	444	5,2	28	2,0	0,39	0,85	1,92	0,13
2A	LP	2002	83	18,6	16,2	21,0	0,226	272	7,4	61	2,6	0,73	0,56	0,83	0,16
		2014	94	18,2	14,4	22,0	0,221	352	9,1	78	2,7	0,83	0,68	1,14	0,20
2A	JS	2002	74	15,3	14,8	17,0	0,099	132	2,4	13	0,4	0,18	0,23	0,26	0,06
		2014	85	18,1	15,8	18,0	0,150	132	3,4	20	0,4	0,24	0,27	0,31	0,08
2B	DB	2002	91	25,6	20,0	23,0	0,411	160	8,2	66	1,3	0,73	0,32	0,38	0,17
		2014	103	27,6	21,0	24,0	0,503	160	9,5	81	1,2	0,79	0,38	0,47	0,19
2B	HB	2002	64	11,0	11,2	16,5	0,050	324	3,1	16	1,2	0,25	0,68	1,15	0,08
		2014	74	12,2	11,4	17,3	0,066	348	4,1	23	1,2	0,31	0,78	1,50	0,11
2B	LP	2002	94	22,1	17,4	22,0	0,348	224	8,6	78	3,0	0,83	0,51	0,70	0,18
		2014	105	21,5	15,5	22,5	0,342	280	10,2	96	3,0	0,91	0,61	0,94	0,21
2B	JS	2002	97	24,3	16,9	19,3	0,303	36	1,7	11	0,3	0,11	0,14	0,15	0,03
		2014	108	27,1	17,9	20,3	0,399	36	2,1	14	0,3	0,13	0,16	0,18	0,04
3A	DB	2002	75	17,2	12,4	16,0	0,128	616	14,3	79	3,2	1,05	0,73	1,31	0,35
		2014	86	19,2	12,8	17,0	0,168	640	18,4	108	3,3	1,24	0,78	1,52	0,44
3A	HB	2002	60	10,3	10,9	13,0	0,034	264	2,2	9	0,9	0,15	0,51	0,70	0,06
		2014	69	11,6	10,3	14,0	0,047	324	3,4	15	1,1	0,22	0,64	1,01	0,09
3A	LP	2002	68	12,5	11,2	16,0	0,072	800	9,8	58	2,4	0,85	0,82	1,71	0,25
		2014	81	15,4	12,0	17,0	0,121	572	10,7	69	2,7	1,08	0,79	1,55	0,25
3A	JS	2002	70	14,4	11,7	15,6	0,073	192	3,1	14	0,6	0,20	0,29	0,35	0,08
		2014	82	15,6	12,4	16,6	0,091	192	3,7	18	0,5	0,22	0,35	0,44	0,09
3B	DB	2002	74	16,2	12,4	16,0	0,109	612	12,6	66	2,9	0,89	0,67	1,11	0,32
		2014	85	18,3	12,9	17,0	0,149	624	16,5	93	3,2	1,09	0,74	1,35	0,40
3B	HB	2002	57	10,3	10,8	13,0	0,033	348	2,9	12	1,1	0,21	0,61	0,94	0,08
		2014	67	11,8	10,4	14,0	0,048	412	4,5	20	1,3	0,30	0,72	1,28	0,12
3B	LP	2002	70	13,8	11,9	16,0	0,093	528	7,9	49	1,8	0,70	0,69	1,16	0,20
		2014	81	15,4	12,0	17,0	0,121	572	10,7	69	2,0	0,85	0,79	1,55	0,25
3B	JS	2002	64	13,4	11,4	14,5	0,060	120	1,7	7	0,3	0,11	0,19	0,21	0,04
		2014	76	14,4	11,8	15,4	0,074	124	2,0	9	0,3	0,12	0,23	0,25	0,05

Vysvětlivky viz Tab. 6.

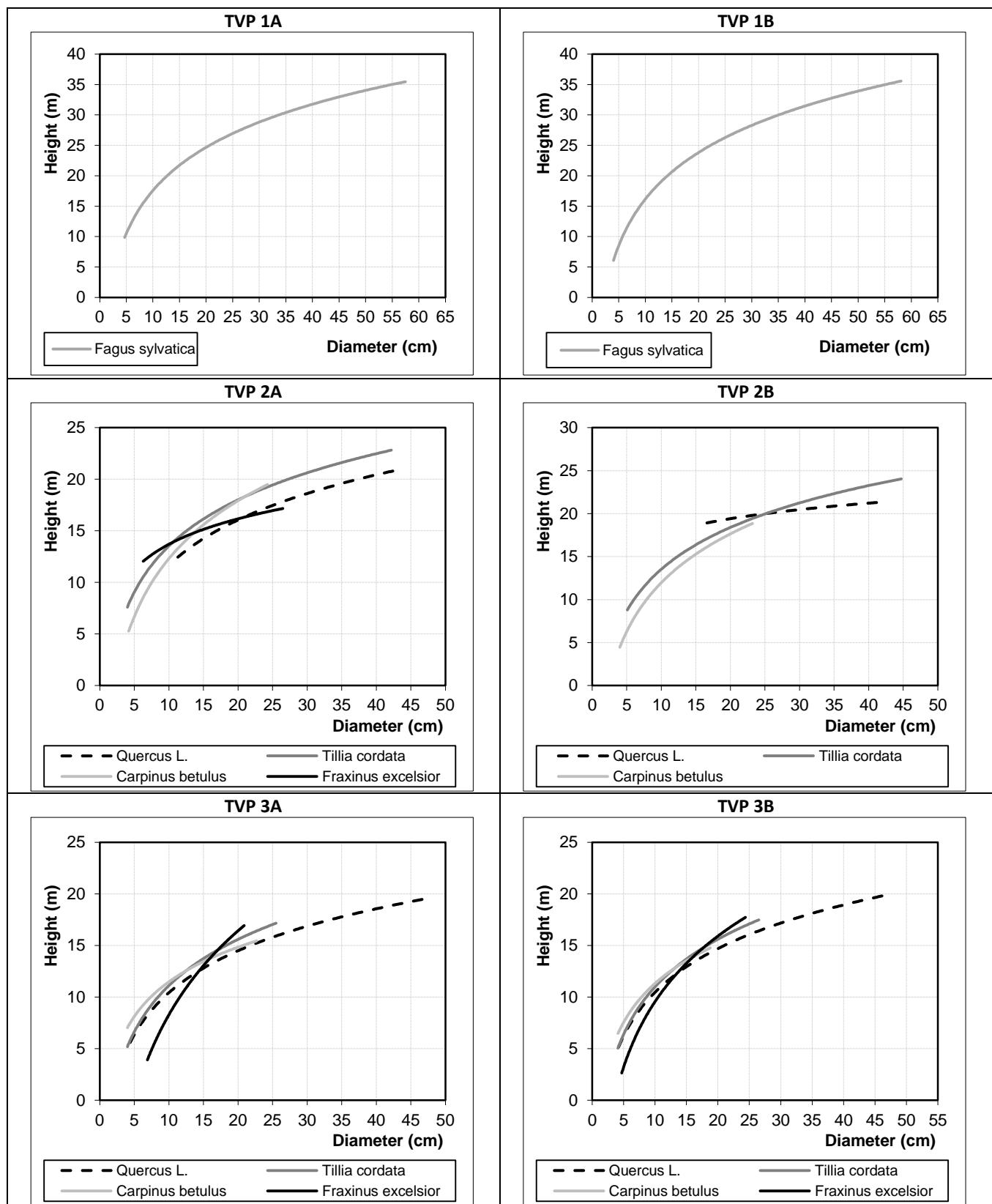
Tloušťkové četnosti stromového patra jsou přehledně znázorněny na Obr. 16. Na TVP 1A a 1B lze ve stromovém patře vylišit dvě etáže, v nichž v současnosti výrazně dominuje *Fagus sylvatica* (zastoupení 90 %), vtroušeny jsou *Tilia cordata*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*, *Larix decidua* a *Picea abies*. Je zde patrný výraznější pokles početnosti v tloušťkové třídě kolem 20 cm, patrně ve stáří kolem 40 let, nicméně v posledním desetiletí postupně dochází ke zvyšování počtu jedinců spodního stromového patra v souvislosti

s odumíráním některých jedinců stromového patra (Tab. 7). Na TVP 2A a 2B kostru porostu tvoří dub a lípa (Tab. 7) nicméně nejhojnější zastoupení má *Carpinus betulus* (36 %), *Tilia cordata* (29 %) a *Quercus petrea* (16 %) a vtroušené jsou *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica*, *Larix decidua*, *Acer platanoides*, *Acer campestre*, *Sorbus torminalis*, *Robinia pseudoacacia* a *Cornus mas*, přičemž porost má celkově charakter jednotlivě až skupinovitě výběrné struktury. Skupinovitě výběrnou strukturu má též TVP 3A a 3B, kde kostru porostu tvoří lípa, habr a dub a nejhojněji je zastoupena právě *Tilia cordata* (33 %), *Quercus petrea* (29 %) a *Carpinus betulus* (17 %), vtroušeny jsou *Acer platanoides*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus torminalis* a *Cornus mas*. V průběhu sledovaných let na všech dílčích plochách došlo ke zvýšení počtu jedinců v nejslabších tloušťkových třídách (na TVP 1 o 8–12, na TVP 2 o 88–96 a na TVP 3 o 140–168 na ha⁻¹). Z hlediska výškové struktury je na první pohled jasně patrný rozdíl mezi plochami s dominantním bukem (TVP 1A a 1B), s o třetinu vyšší výškou porostu než v případě habrových doubrav (TVP 2A, 2B, 3A a 3B) s daleko vyšším počtem jedinců na plochu. Nejvyšší jedinci buku lesního na TVP 1A a 1B v r. 2002 dosahují 35 a 36 m a v r. 2014 je to 37 m. Na TVP 2A a 2B u dubu zimního v r. 2014 je to 22 a 21 m a v r. 2014 23 m; u lípy srdčité je to v r. 2002 23 a 25 m a v r. 2014 25 a 26 m; u habru obecného v r. 2002 20 a 21 m a stejně tak tomu je i v r. 2014; u jasanu ztepilého v r. 2002 17 m a v r. 2014 18 m. Na TV 3A a 3B u dubu zimního v r. 2014 je to 20 a 21 m a v r. 2014 20 a 22 m; u lípy srdčité je to v r. 2002 17 a 18 m a v r. 2014 18 a 19 m; u habru obecného v r. 2002 16 m a v r. 2014 17 a 16 m; u jasanu ztepilého v r. 2002 16 m a v r. 2014 17 a 16 m. Horní i střední porostní výška se na jednotlivých dílčích TVP se v období 2002–2014 změnila minimálně.

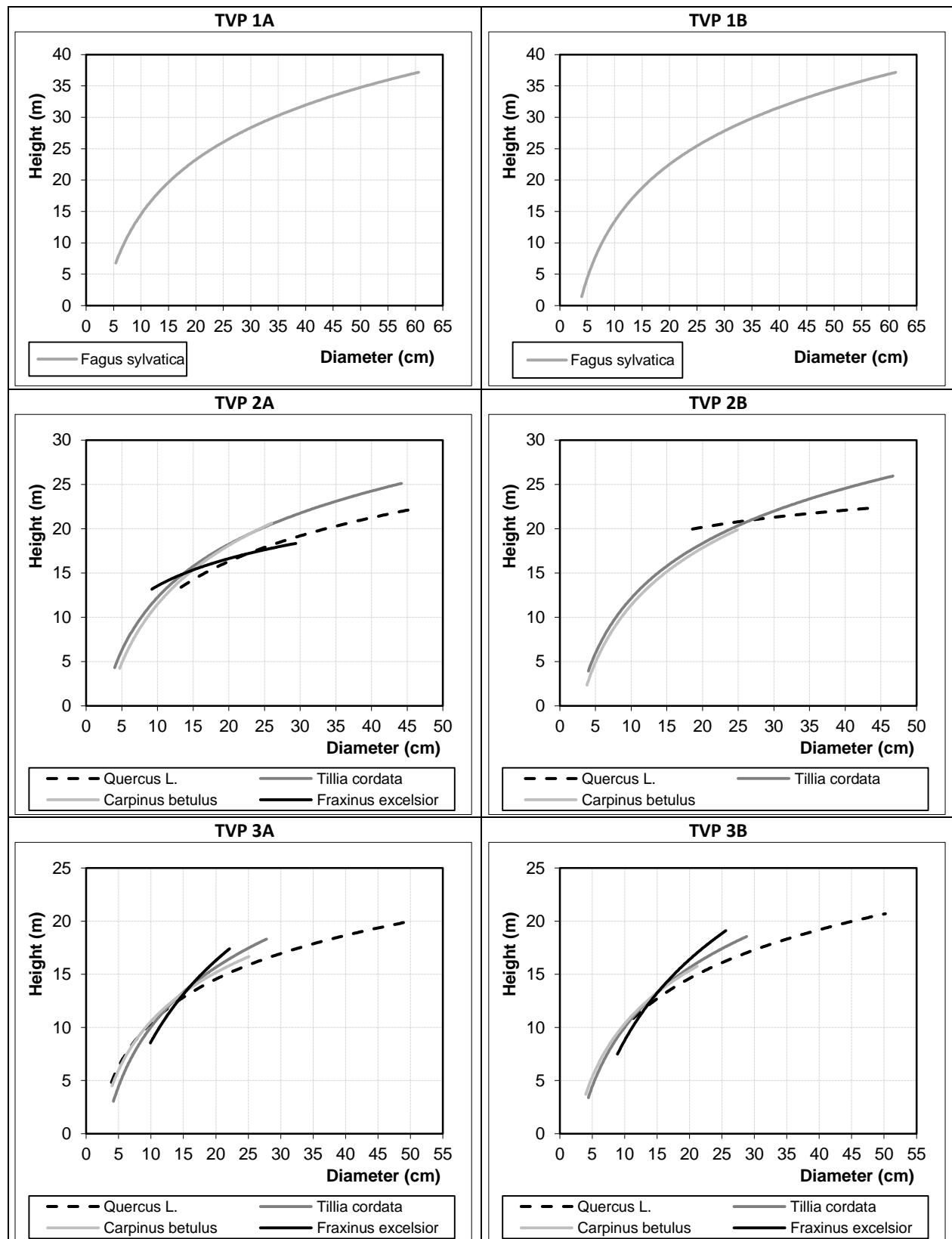
Vztah výčetní tloušťky k výšce stromů na TVP 1-3 v r. 2002 je znázorněn na Obr. 17 a v r. 2014 na Obr. 18. Z tohoto obrázku je patrná celková tloušťková a výšková diferenciace porostů na jednotlivých dílčích TVP. Průměrná porostní výška na jednotlivých dílčích TVP se v období 2002–2014 změnila minimálně.



Obr. 16: Histogram tloušťkové struktury stromového patra na TVP Doutnáč diferencovaně podle převládajících dřevin v přepočtu na 1 ha v r. 2014.

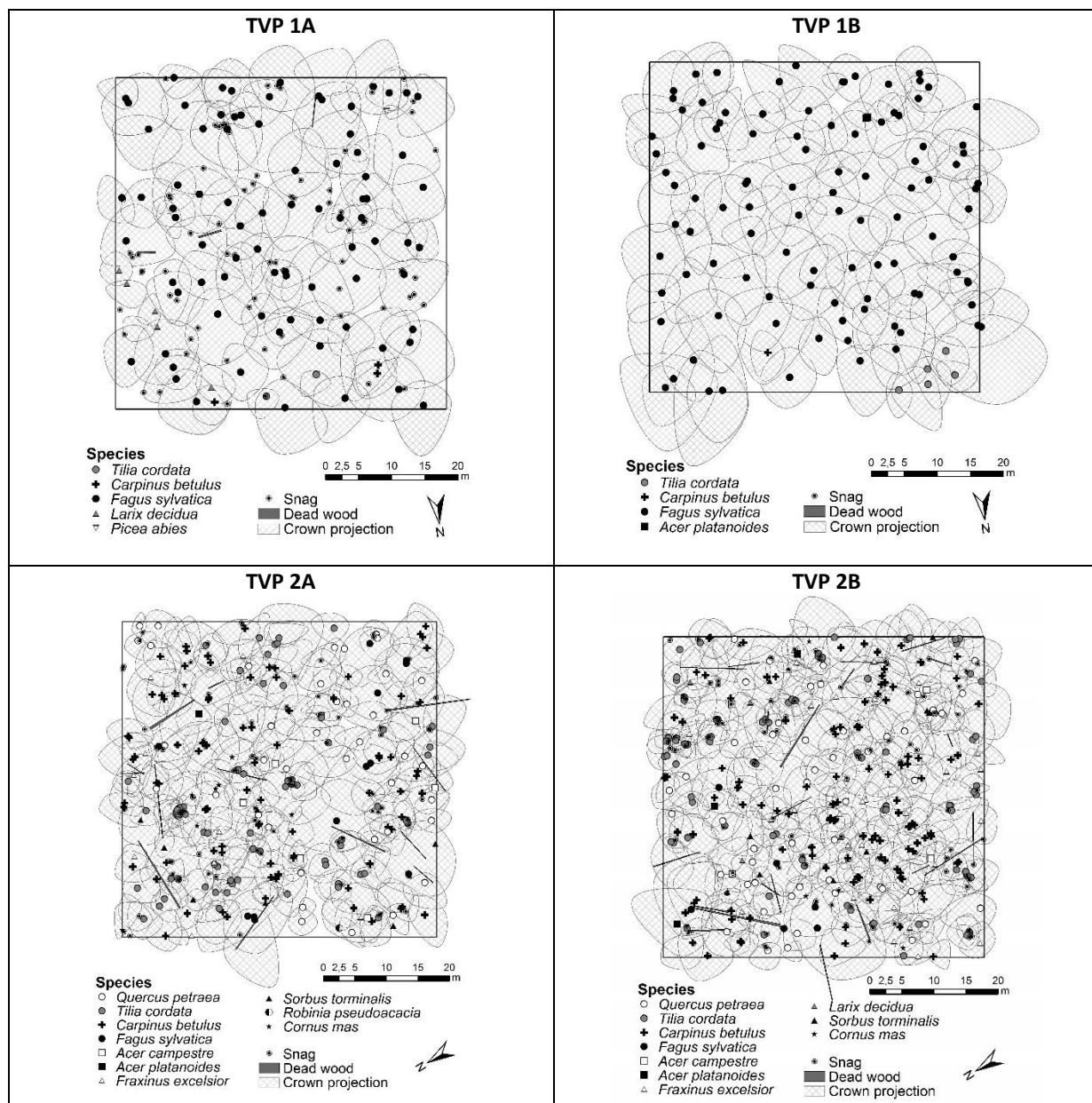


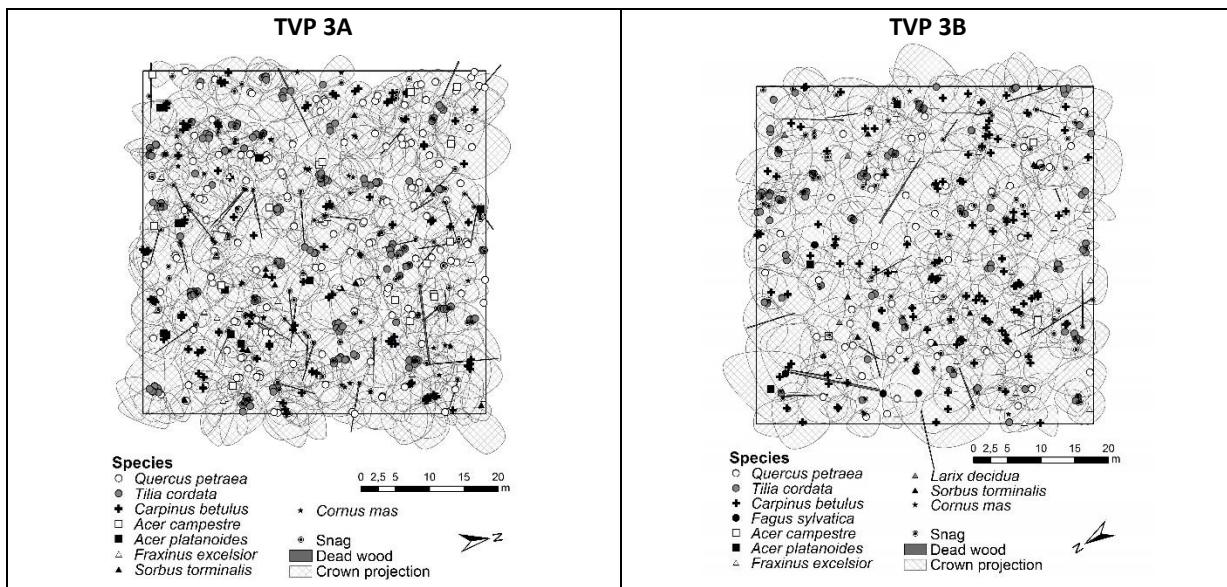
Obr. 17: Závislost výšky stromů na jejich výčetní tloušťce na TVP 1-3 Doutnáč diferencovaně podle převládajících dřevin v r. 2002.



Obr. 18: Závislost výšky stromů na jejich výčetní tloušťce na TVP 1-3 Doutnáč diferencovaně podle převládajících dřevin v r. 2014.

Horizontální struktura stromového patra v r. 2014 je znázorněna na Obr. 19 a pomocí strukturálních indexů je v r. 2002 a 2014 zachycena v Tab. 8. U horního stromového patra jsou jedinci na TVP 1A a 1B rozmístěni po ploše pravidelně, na TVP 2A a 2B náhodně až pravidelně a na TVP 3A a 3B shlukovitě. U spodního stromového patra bylo zjištěno převážně shlukovité uspořádání, pouze u TVP 1A a 1B náhodné rozmístění. Podobná je i prostorová struktura obnovy do 2,5 m výšky, kde je uspořádání shlukovité a jen na TVP 1B mírně pravidelné (s rozestupem 3–6,5 m). Při diferenciaci dle dřevin u stromového patra převažuje pro většinu druhů náhodné rozmístění, pouze u lípy, dubu a habru shlukovité uspořádání. V průběhu sledovaných let došlo v horizontální struktuře jen k minimálním změnám.





Obr. 19: Horizontální struktura porostů na TVP 1A, 1B až 3A, 3B.

Tabulka 8: Indexy horizontální struktury stromového patra na TVP 1-3 v r. 2002 a 2014.

Index	Rok	Zjištěné hodnoty					
		1A	1B	2A	2B	3A	3B
Hopkins-Skellam	2002	0.436	0.392*	0.526	0.520	0.687*	0.644*
	2014	0.443	0.379*	0.560*	0.551	0.674*	0.653*
Pielou-Mountford	2002	0.931	0.843*	1.145	1.051	1.438*	1.336*
	2014	0.962	0.778*	1.172	1.114	1.388*	1.357*
Clark-Evans	2002	1.126	1.151*	0.974	0.949*	0.713*	0.728*
	2014	1.134	1.127	0.891*	0.893*	0.717*	0.727*
David-Moore	2002	-0.293*	-0.410*	0.150	-0.083	0.249	0.434*
	2014	-0.278*	-0.421*	0.448*	0.025	0.210	0.167

* Statistiky průkazné hodnoty.

5.2. Struktura a vývoj odumřelého dřeva

Objem odumřelého dřeva na počátku hodnocení je dosti nízký (Tab. 9) a pohybuje se od 1,7 do 16,2 $m^3 \cdot ha^{-1}$, což tvoří 0,1–10 % celkové zásoby porostu. Tento podíl je výrazně nejnižší (pod 1 % a pod 2 $m^3 \cdot ha^{-1}$) na plochách s dominancí buku ve stromovém patře.

Nejvyšší množství odumřelého dřeva (až $16,2 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$) a současně nejvyšší podíly vzhledem k zásobě porostu jsou na TVP 3A.

Podíly stojícího a ležícího odumřelého dřeva na plochách jsou velmi variabilní, a víceméně vyrovnané, s mírnou převahou ležících klád v celkovém objemu. Stojící odumřelé dřevo oproti ležícímu má vyšší zásobu při druhém sledování jen TVP 1A a 1B a v průměru je kolem $4 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$ (Tab. 9). Z hlediska zastoupení dřevin ve stojícím odumřelém dřevě: dominuje dub zimní (43,4 %), méně je zastoupen smrk ztepilý (15,3 %), lípa srdčitá (13,4 %) a habr obecný (10,3 %), podíl ostatních dřevin je minimální. Z hlediska stupňů rozkladu u stojícího odumřelého dřeva jsou nejvíce zastoupeny 2. a 1. stupeň (36,7 % a 34,2 %), méně již 3. (26,0 %).

Zásoba ležícího odumřelého dřeva na většině ploch mírně převažuje a tvoří v průměru $5 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$ což je opět relativně nízké číslo, tvořící méně než 5 % zásoby porostu. Nejnižší podíl vzhledem k zásobě je na plochách s dominancí buku (TVP 1A), nejvyšší opět na plochách TVP 3A, s nejvyšším počtem jedinců na ha. V ležícím odumřelém dřevě dominuje dub zimní (38,6 %; resp. 40,9 %), hojně je zastoupen habr obecný (24,2 %, resp. 26,7%) a buk lesní (17,6 %, resp. 24,3%), méně již lípa srdčitá (15,1 %), podíl ostatních dřevin je minimální. Z hlediska stupňů rozkladu u ležícího odumřelého dřeva jsou nejvíce zastoupeny 2. a 3. stupeň (43,5 % a 35,4 %), méně již 1 (19,2 %).

Od doby ponechání přirozenému vývoji se objem odumřelého dřeva zvýšil pouze nepatrně, rádově o jednotlivé $\text{m}^3.\text{ha}^{-1}$ (Tab. 9). Podobně změny v zastoupení jednotlivých druhů jsou minimální, s výjimkou nově zastoupeného jasanu (8,8 %). Změny v zastoupení dřevin se týkají dubu (+ 5 %), smrku (+ 2 %), u lípy (-3,2 %) a habru (-2 %). Z hlediska stupňů rozkladu došlo k posunu u stojícího odumřelého dřeva do vyšších tříd 3. a 2. stupeň (54,2 % a 33,3 %). Podobně u ležícího dřeva, z hlediska stupňů rozkladu došlo k posunu do vyšších tříd a v 2014 jsou nejvíce zastoupeny 3. a 4. stupeň (78,0 % a 11,9 %).

Horizontální struktura stojícího a ležícího odumřelého dřeva je vesměs náhodná, pouze pro lípu a rok 2014 je shlukovitá.

Tabulka 9: Objem odumřelého dřeva stojícího, ležícího a celkem podle stupňů rozkladu na TVP 1–3.

TVP	Rok	Odumřelé dřevo v m ³ .ha ⁻¹										zásoby porostu	
		Stojící					Ležící						
		stupně rozkladu											
		1.	2.	3.	4.	%	1.	2.	3.	4.	%		
1A	2002	0,2	0,6	0	0	41	0,4	0,5	0	0	59	1,7	0,04
	2014	0,1	5,1	0	0	74	0	1,8	0	0	26	7,0	1,3
1B	2002	0,7	0,4	0	0	40	0	1,6	0	0	60	2,7	0,06
	2014	0	0,5	0	0	100	0	0	0	0	0	0,5	0,008
2A	2002	1,1	2,4	0,9	0	43	2,6	1,7	1,4	0,1	57	10,2	5,3
	2014	1,6	3,2	1,7	0	45	0,6	0,3	6,3	0,8	55	14,6	5,9
2B	2002	0,3	0,3	0,2	0	16	0	1,9	2,2	0	84	4,9	2,0
	2014	1,6	3,2	1,7	0	45	0,6	0,3	6,3	0,8	55	14,6	4,8
3A	2002	3,1	2,4	2,3	0,4	51	1,7	3,2	2,9	0,2	49	16,2	9,8
	2014	2,3	3,8.	6,4	1,0	55	0	0,8	9,3	0,8	45	24,4	10,4
3B	2002	1,3	1,1	1,7	0,2	43	0,3	2,4	2,7	0,2	57	9,9	7,0
	2014	0,3	1,6	2,6	0,3	40	0	0	6,6	0,6	60	12,0	6,0

5.3. Biodiverzita stromového patra

Indexy charakterizující druhovou diverzitu stromového patra na TVP 1A–3B jsou popsány v Tab. 5 a jejich výsledné hodnoty pro sledované plochy uvedeny v Tab. 10. Druhová bohatost stromového patra hodnocená podle D_1 a D_2 indexů byla v lese vysokém (TVP 1A-B) střední a v lese středním a nízkém vysoká až velmi vysoká. Druhová různorodost stromového patra dle λ indexů a entropie H' měla obdobný průběh a v průběhu 12 let došlo stejně jako u D_1 a D_2 indexů k jejímu nepatrnému nárůstu. Druhová vyrovnanost stromového patra dle E_1 indexu ukazuje na nízkou biodiverzitu v lese vysokém a na vysokou biodiverzitu na ostatních plochách, s tím že v průběhu času mírně poklesla na plochách s dominancí buku a 2A, na ostatních plochách mírně vzrostla. Druhová vyrovnanost stromového patra dle indexu E_2 v lese vysokém opět ukazuje střední biodiverzitu stromového patra a na ostatních plochách vysokou biodiverzitu a na všech TVP došlo k jejímu mírnému poklesu.

Tabulka 10: Indexy popisující druhovou diverzitu stromového patra na TVP 1A–3B v r. 2002 a 2014.

TVP	Rok	D ₁ (Mai)	D ₂ (Mei)	λ (Sii)	H' (Shi)	E ₁ (Pii)	E ₂ (Hi)
1A	2002	0.510	0.211	0.205	0.463	0.334	0.438
	2014	0.676	0.259	0.218	0.510	0.317	0.419
1B	2002	0.495	0.193	0.158	0.360	0.260	0.432
	2014	0.493	0.191	0.154	0.353	0.254	0.429
2A	2002	1.138	0.267	0.751	1.606	0.731	0.759
	2014	1.263	0.284	0.753	1.628	0.707	0.743
2B	2002	1.186	0.309	0.742	1.583	0.720	0.743
	2014	1.308	0.321	0.755	1.665	0.723	0.718
3A	2002	0.790	0.157	0.714	1.436	0.738	0.780
	2014	0.906	0.168	0.744	1.582	0.761	0.754
3B	2002	0.938	0.191	0.740	1.530	0.736	0.785
	2014	1.050	0.199	0.776	1.692	0.770	0.781

Vysvětlivky: D₁ a D₂ indexy druhové bohatosti (Margalef 1958 a Menhinick 1964), λ a H' indexy druhové různodorosti (Simpson 1949 a Shannon 1948), E₁ and E₂ indexy druhové vyrovnanosti (Pielou 1975 a Hill 1973).

Porovnání druhové diverzity stromového patra v letech 2002 a 2014 pomocí všech užitých indexů ukázalo významné rozdíly ($F_{(5, 66)} = 13.1$, $p < 0.001$), nicméně statisticky průkazná byla pouze nejnižší druhová rozmanitost na TVP 1. U druhové diverzity v průběhu času nebyly pozorovány žádné rozdíly ($F_{(2, 66)} = 0.1$, $p > 0.05$). Z porovnávání TVP 1-3 v průběhu času (2002 a 2014) vyplývá, že se druhová diverzita na všech plochách zvýšila, dokonce i statisticky podobná byla u indexů druhové diverzity ($F_{(2, 66)} = 0.1$, $p > 0.95$).

Strukturální a celkovou diverzitu stromového patra blíže charakterizují výsledky popisných indexů uvedené v Tab. 11. orizontální struktura stromového patra v lese vysokém (TVP 1) je podle α a R indexu náhodná až pravidelná, podle ISC indexu pravidelná; u vrchního stromového patra statisticky průkazně. V lese středním je podle všech tří indexů horizontální struktura stromového patra shlukovitá, kromě TVP 2B v r. 2002, kdy je podle ICS nevýrazně pravidelná, což je statisticky průkazné u spodního stromového patra a pouze ve třetině případů u vrchního stromového patra. Pařezina vykazuje podle očekávání shlukovitou strukturu, nicméně statisticky průkazné je to pouze podle α a R indexů, podle ICS průkazné jen ojediněle. U spodního stromového patra to bylo průkazné ve všech případech. V průběhu 12 let prakticky nedošlo ke změnám.

Vertikální struktura je v rámci TVP poměrně variabilní ($A = 0,189\text{--}0,697$), pohybuje se od nízké (na plochách lesa vysokého) až po relativně rozrůzněnou prostorovou diverzitu, jež je u TVP 2A–3B tvořena 3–4 etážemi. V průběhu sledovaných let se na všech plochách kromě TVP 2A vertikální variabilita mírně zvyšovala.

TM index výškové a tloušťkové diferenciace poukazuje na porosty s převážně střední strukturální diferenciací, což ukazuje na relativně nízkou variabilitu těchto charakteristik v rámci konkrétního typu lesa, danou krátkou dobou omezení hospodaření. Zatímco výšková diferenciace se v průběhu 12 let mírně zvyšovala, u tloušťkové diferenciace to bylo pouze u lesa středního. Z hlediska complexní diverzity B , se na plochách středního TVP 2 ($B = 9,905\text{--}10,496$) a nízkého lesa TVP 3 ($B = 9,228\text{--}9,540$) jedná o porosty výrazně strukturované, i u vysokého lesa ($B = 6,711\text{--}6,781$) ukazují hodnoty na relativně nerovnoměrnou výstavbu. Porostní diverzita se v průběhu sledovaných let mírně zvyšovala u ploch lesa vysokého a plochy 2A.

Z porovnání indexů (A , TM_d , TM_h) strukturní diverzity stromového patra v letech 2002 a 2014 vyplývá, že u všech indexů nebyly zjištěny statisticky prokazné rozdíly ($F_{(5, 30)} = 1.2$, $p > 0.05$). Též u strukturní diverzity a celkové diverzity (B) v průběhu sledovaných 12 let nebyly pozorovány žádné významné změny ($F_{(2, 30)} = 0.1$, $p > 0.05$; resp. $F_{(2, 6)} = 1.1$, $p > 0.05$).

Tabulka 11: Indexy popisující strukturální a celkovou biodiverzitu stromového patra na TVP 1-3 v r. 2002 a 2014.

TVP	Rok	A (Pri)	TM_d (Fi)	TM_h (Fi)	α (Pi&Mi)	R(C&Ei)	ICS (D&Moi)	B (J&Di)
1A	2002	0.189	0.439	0.243	0.931	1.126	-0.293*	6.711
	2014	0.199	0.430	0.277	0.962	1.134	-0.278*	6.781
1B	2002	0.228	0.409	0.265	0.843*	1.151*	-0.410*	6.545
	2014	0.246	0.383	0.273	0.778*	1.127	-0.421*	6.729
2A	2002	0.697	0.374	0.256	1.145	0.974	0.150	10.467
	2014	0.683	0.383	0.309	1.172	0.891*	0.448*	10.310
2B	2002	0.655	0.411	0.305	1.051	0.949*	-0.083	9.905
	2014	0.657	0.423	0.353	1.114	0.893*	0.025	10.496
3A	2002	0.669	0.330	0.239	1.438*	0.713*	0.249	9.389
	2014	0.686	0.321	0.282	1.388*	0.717*	0.210	9.228
3B	2002	0.629	0.316	0.227	1.336*	0.728*	0.434*	9.540
	2014	0.654	0.314	0.271	1.357*	0.727*	0.167	9.391

Vysvětlivky: A – Arten-profil index, TM_d – index tloušťkové diferenciace, TM_h – index výškové diferenciace, α (Pi&Mi) – Pielou-Mountfordův index, R(C&Ei) – Clark-Evansův agregační index, ICS(D&Moi) – Demi-Moorův index, B – index porostní proměnlivostié diferenciace.

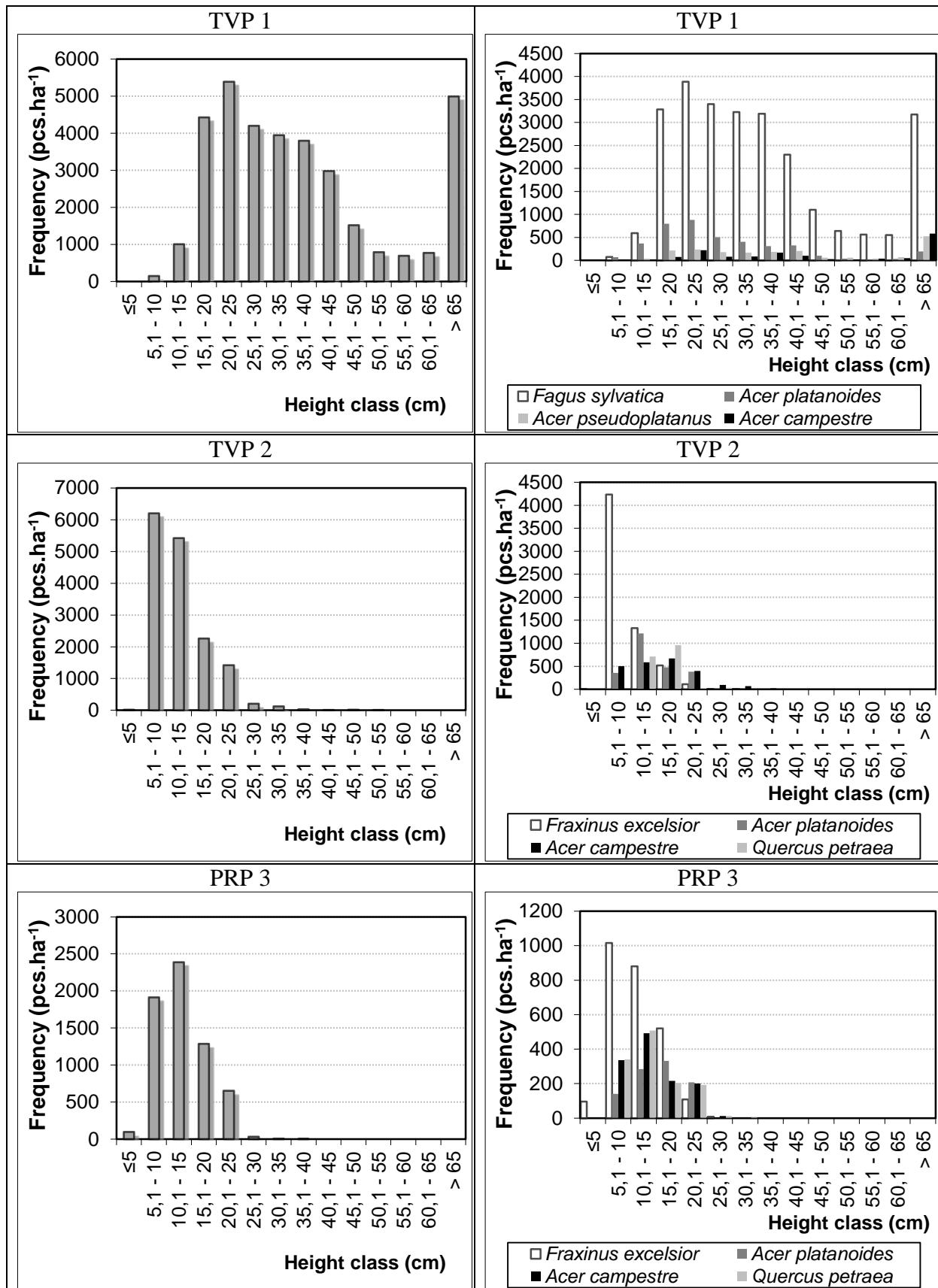
* Statisticky prokazné (horizontální struktura)

5.4. Struktura a vývoj přirozené obnovy

Stav přirozené obnovy na jednotlivých TVP v r. 2002 a 2014 je uveden v Tab. 12 a v r. 2014 znázorněn na Obr. 20. V r. 2002 byla na všech TVP zjištěna převážně nezajištěné přirozená obnova, která svým vzrůstem jen výjimečně převyšovala výšku bylinné pokryvky (pouze na TVP 1 u 8 % jedinců). Počty jedinců na TVP se pohybovali v rozmezí 66-4554 ks.ha⁻¹, přitom dostatečná přirozená obnova z hlediska vývojového cyklu byla pouze na TVP 1, kde výrazně dominoval buk lesní (82 %). Celkově byl na TVP 1 u 88 % jedinců zjištěn okus terminálního vrcholu, na TVP u 75 % a na TVP 3 u 63 %. V r. 2014 se velmi bohatá přirozená obnova nachází na TVP 1 (34 768 ks.ha⁻¹), z toho 21 % jedinců je vyšších než 50 cm. Ze 75 % zde dominuje buk lesní, přimíšen je javor mléč (12 %) a ostatní dřeviny jsou vtroušeny. Tato obnova již odrůstá vlivu spárkaté zvěře (podíl jedinců s okusem poškozeným terminálním vrcholem je 40 %). Nejméně jedinců je poškozeno u habru obecného (7 %), dále u lípy srdčité (28 %) a u dominantního buku (31 %). Ostatní vtroušené dřeviny mají značně poškozený terminální vrchol v rozmezí 50–84 % (nejvíce je to u javoru mléče). Relativně bohatá a však málo vyspělá přirozená obnova se nachází na TVP 2 (15 944 ks.ha⁻¹), z toho jen 1 % jedinců převyšuje výšku průměrné bylinné pokryvky, tj. 30 cm. Podíl jedinců s okusem poškozeným terminálním vrcholem je 47 %, nejvíce jsou přitom poškozovány nejvyšší a nejméně zastoupené (lípa ze 100 % a líska z 90 %). Nejméně jedinců přirozené obnovy je na TVP 3 (6 380 ks.ha⁻¹), z toho 11 % jedinců je větších než 20 cm. Podíl jedinců s poškozeným terminálním vrcholem okusem zvěří je 37 %. Nejvíce jsou přitom poškozovány nejvyšší zastoupené (líska ze 100 %, javory, habr a hloh ze 47–57 %).

Tabulka 12: Celkové počty jedinců přirozené obnovy a jejich zastoupení na TVP 1–3 v přepočtu na hektar v r. 2002 a 2014.

TVP	Rok	Celkem	buk lesní	dub zim.í	lípa srdčitá	habr obecný	javor mléč	javor babylka	javor klen	jasan ztepilý	líska obecná	dřín	hloh	
		kusy	%											
1	2002	4 554	82	0	+	0	5	0	13	+	0	0	0	0
	2014	34 768	75	0	1	1	12	4	6	0	1	0	0	1
2	2002	84	10	0	0	0	10	38	0	42	0	0	0	0
	2014	15 944	5	11		7	15	15	1	39	1	4	2	
3	2002	66	0	3		3	18	42		34				
	2014	6 380	0	9		3	7	20	1	41	0	15	4	



Obr. 20: Histogramy výškové struktury přirozené obnovy na TVP 1–3 celkem a diferencovaně podle převládajících dřevin v přepočtu na 1 ha v r. 2014.

5.5. Biodiverzita přirozené obnovy

Druhová diverzita přirozené obnovy byla hodnocena shodnými metodami jako u stromového patra (Tab. 13) a je tedy možné určité srovnání. Druhová bohatost přirozené obnovy hodnocená podle D_1 indexu byla v r. 2002 na všech TVP střední, s výjimkou středního lesa, kde byla vysoká, přičemž hodnoty jsou srovnatelné s hodnotami pro stromové patro. V průběhu 12 let došlo na všech TVP k jejímu výraznému nárůstu na vysokou úroveň, v případě lesa vysokého vyšší, než u mateřského porostu. Hodnota D_2 indexu byla v r. 2002 v lese vysokém nízká a v lese středním a pařezině střední. V roce 2014 došlo k jejímu výraznému poklesu a celkově jsou její hodnoty mnohem nižší, než u mateřského porostu. Druhová různorodost přirozené obnovy dle λ indexu byla opět v lese vysokém nízká, i když o 30-60 % vyšší než u mateřského porostu a lese středním a nízkém. V průběhu 12 let došlo na všech plochách k jejímu mírnému až výraznému nárůstu na úroveň střední až vysokou. Indexu entropie H' byl v r. 2002 v lese vysokém a v lese středním a nízkém vysoká a v průběhu 12 let došlo k jejímu značnému nárůstu. Hodnoty tohoto indexu se u přirozené obnovy výrazně liší zejména u lesa vysokého, v ostatních případech se blíží hodnotám mateřského porostu. Druhová vyrovnanost přirozené obnovy dle E_1 a E_2 indexu v r. 2002 byla v lese vysokém střední a dalších dvou typech lesa vysoká. Do r. 2014 na všech plochách došlo k jejímu výraznému poklesu cca o 10–15 %.

Z porovnání druhové diverzity přirozené obnovy u všech posuzovaných indexů v letech 2002 a 2014 vyplývají statisticky významné rozdíly ($F_{(5, 30)} = 2.6, p < 0.05$); výrazně nejnižší druhová diverzita přitom byla zjištěna na TVP 1. V případě srovnání indexu druhové diverzity v průběhu 12 let nebyly mezi nimi zjištěny průkazné rozdíly ($F_{(2, 30)} = 1.1, p > 0.05$), statisticky průkazné rozdíly byly zjištěny pouze u indexu D_1 , který v průběhu sledovaných let výrazně vzrostl ($MS = 0.03, df = 24, p < 0.01$). Ze srovnání indexů druhové diverzity je patrné, že v průběhu času u nich nedošlo ke statisticky průkazným změnám ($F_{(2, 30)} = 0.1, p < 0.05$), ale v obou případech byl zaznamenán nárůst druhové diverzity.

Horizontální struktura přirozené obnovy je podle všech tří indexů (α, R, ICS) na TVP 1–3 shlukovitá.

Tabulka 13: Biodivezita přirozené obnovy na TVP 1–3 v r. 2002 a 2014.

TVP	Year	D ₁ (Mai)	D ₂ (Mei)	λ (Sii)	H' (Shi)	E ₁ (Pii)	E ₂ (Hi)
1	2002	0.408	0.037	0.312	0.590	0.367	0.563
	2014	0.956	0.059	0.423	0.953	0.397	0.461
2	2002	0.518	0.221	0.657	1.186	0.856	0.841
	2014	1.240	0.103	0.782	1.825	0.712	0.688
3	2002	0.717	0.308	0.674	1.252	0.778	0.828
	2014	1.027	0.125	0.753	1.653	0.718	0.720

Poznámky: D₁ a D₂ indexy druhové bohatosti (Margalef 1958 a Menhinick 1964), λ a H' indexy druhové různodorosti (Simpson 1949 a Shannon 1948), E₁ and E₂ indexy druhové vyrovnanosti (Pielou 1975 a Hill 1973).

5.5. Horizontální struktura dřevin v habrových doubravách různých tvarů lesa

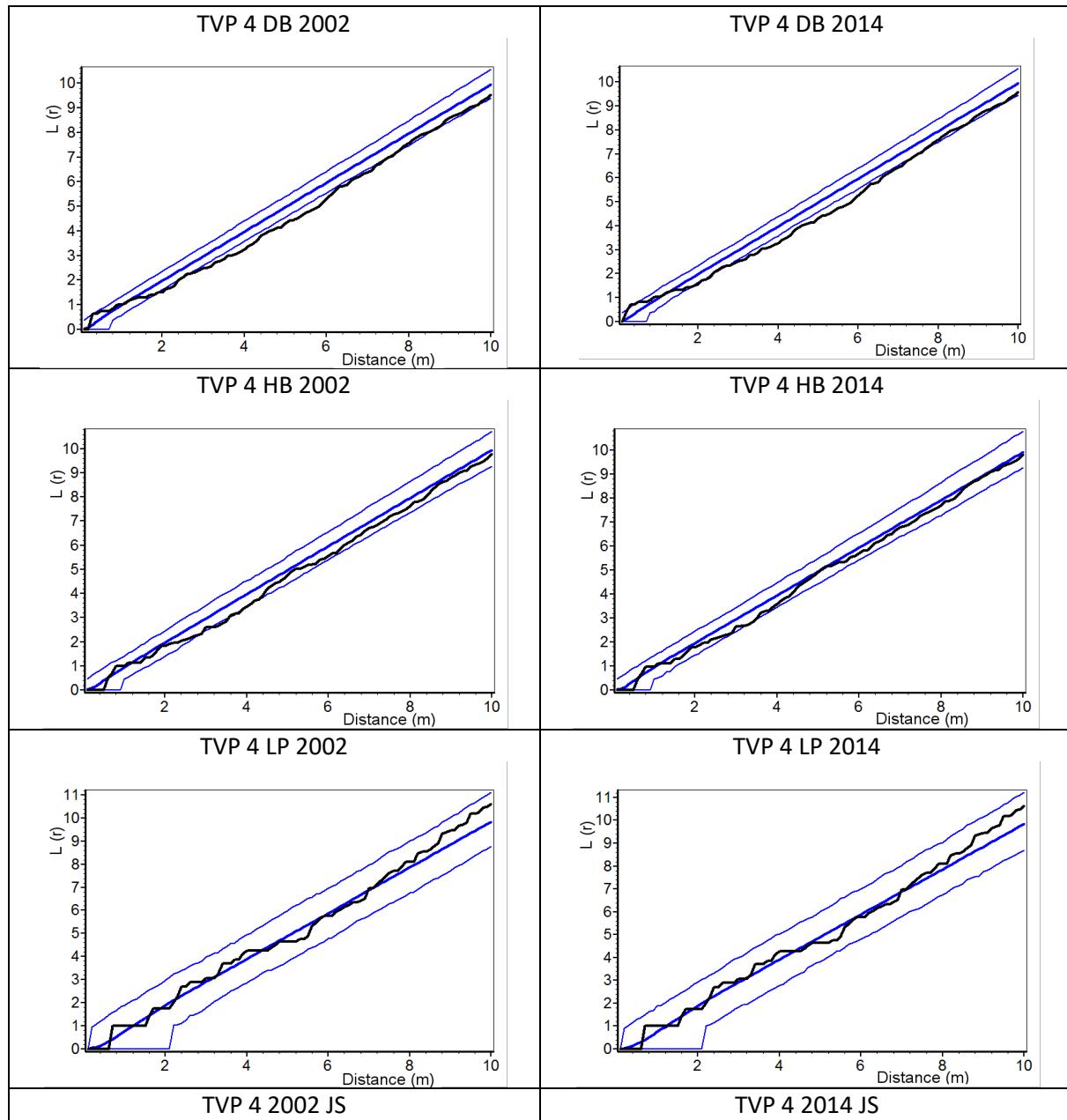
Horizontální struktura studovaných hlavních dřevin stromového patra – pat kmenů i středů korunových projekcí a přirozené obnovy diferencovaně podle hospodářských tvarů lesa je pomocí L-funkce znázorněna na Obr. 21–27. Parametry horizontální struktury stromového patra i přirozené obnovy jsou uvedeny v Tab. 14–17.

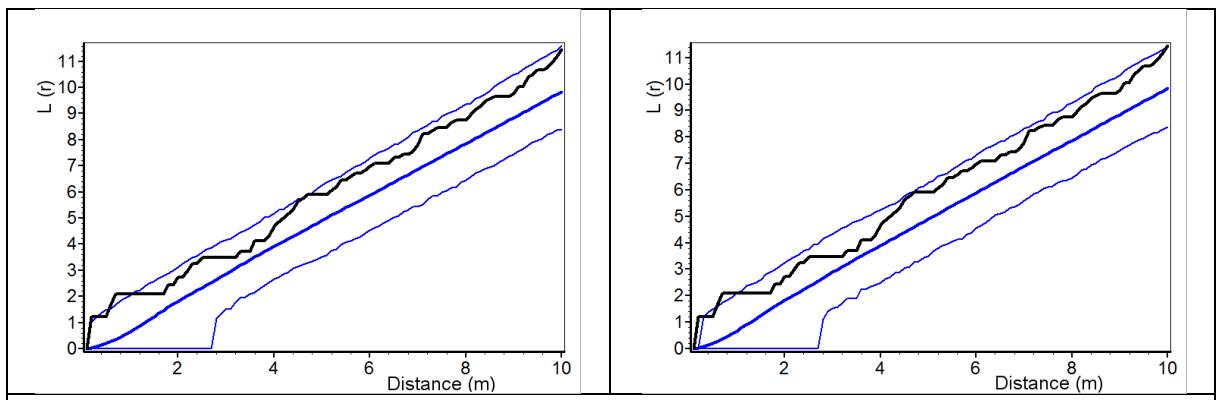
5.5.1. Stromové patro – paty kmenů

Horizontální struktura pat kmenů stromového patra studovaných dřevin (dubu zimního, habru obecného, lípy srdčité a jasanu ztepilého) v lese vysokém na TVP 4 je dle L-funkce náhodná a u dubu při rozestupu 3–6 m i mírně pravidelná (Obr. 21). V lese sdruženém na TVP 2 je rozmístění stromu po ploše u dubu náhodné, u habru a lípy do vzdálenosti 3–5 m slukovité a při větším rozestupu náhodné, u jasanu je slukovité a v průběhu vývoje směřuje k náhodnému uspořádání (Obr. 22). V lese nízkém na TVP 3 u dubu je horizontální struktura stromů při vzdálenosti do 4 m výrazně shlukovitá a při rozestupu 4–8 m nevýrazně shlukovitá a při větším rozestupu náhodná (Obr. 23). U habru a lípy je shlukovitá do 5,5 a 6 m a dále je též náhodná. U jasanu je shlukovitá do 4 m a nad 9,5 m a v ostatních případech je náhodná. V průběhu sledovaných 12 let došlo jen k minimálním změnám v horizontální struktuře. Pouze na TVP 2 u jasanu došlo k posunu od výrazně slukovitého k mírně shlukovitému až náhodnému uspořádání stromů po ploše.

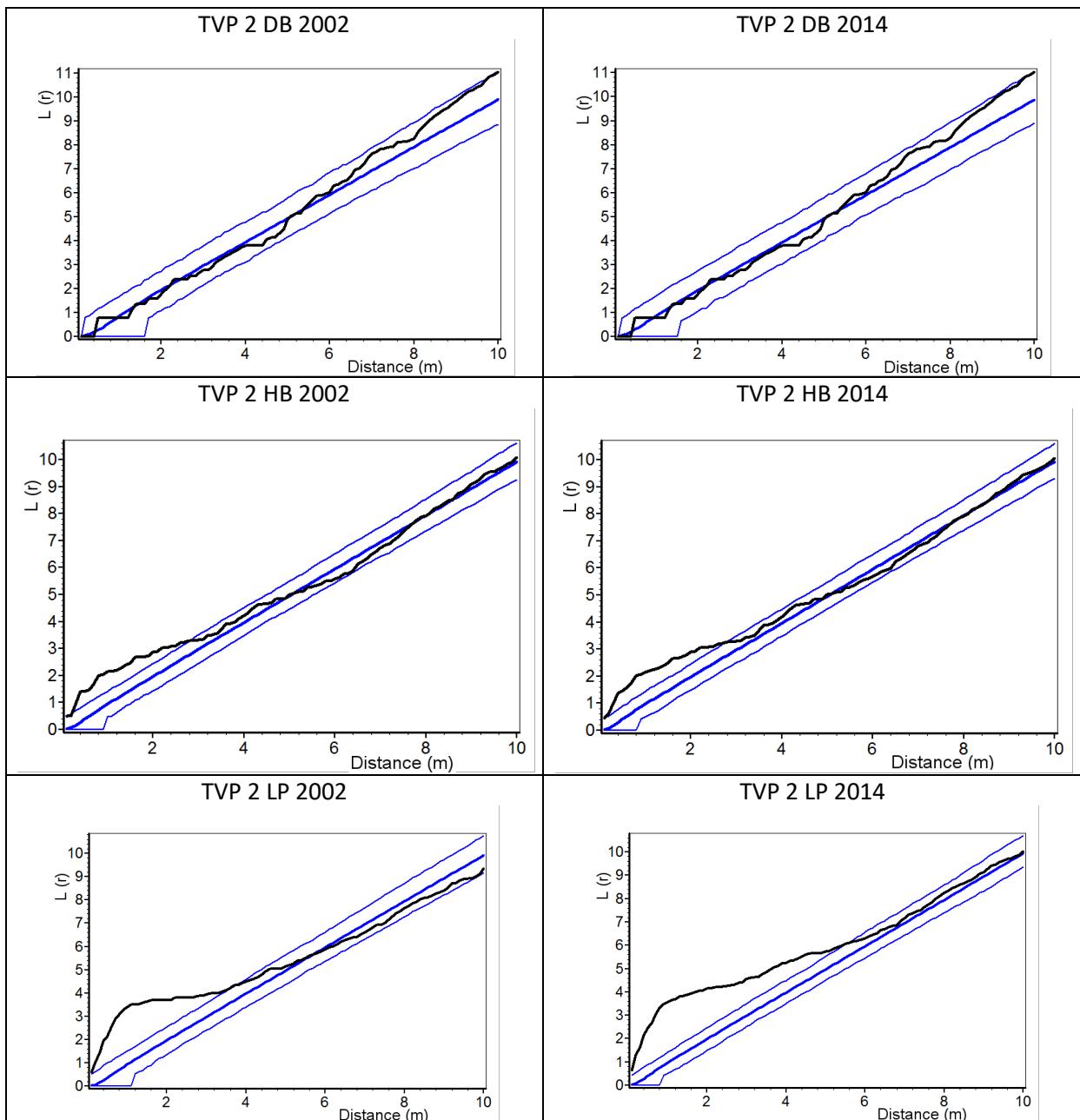
Výše popsanou horizontální strukturu pat kmenů hlavních dřevin stromového patra s určitými odchylkami dokládají i strukturální indexy (Tab. 14). V lese vysokém na TVP 4 je dle většiny indexů rozmístění stromů u většiny dřevin v porostu pravidelné. Pouze u lípy a jasanu je u Pielou-Mountfordova indexu a David-Moorova indexu je shlukovité a u Hopkins-

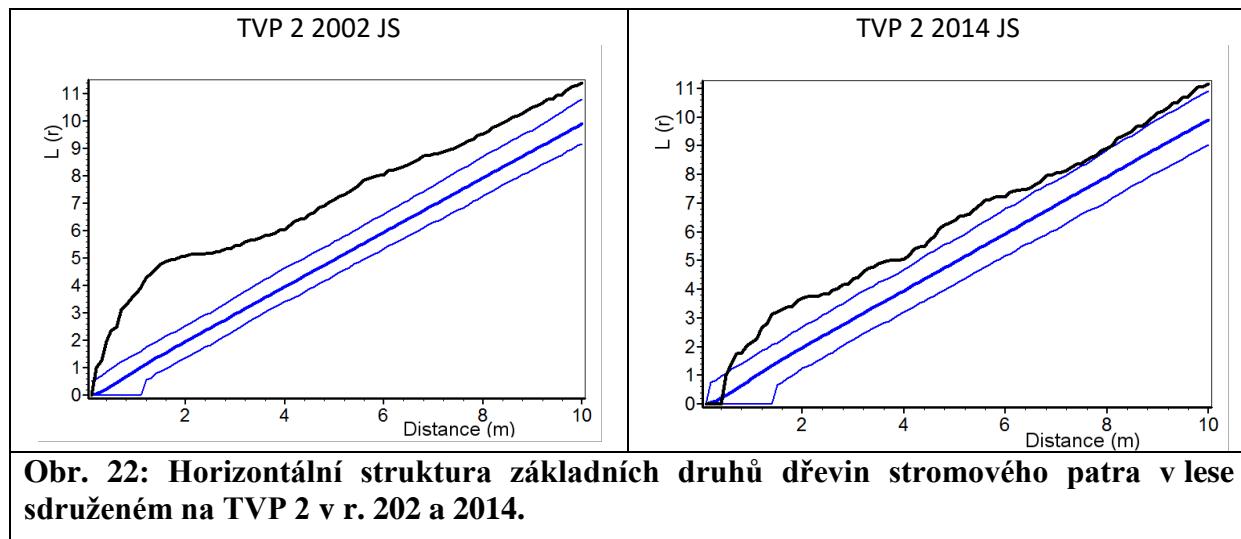
Skelanova indexu je to jen u lípy. V lese sdruženém na TVP 2 je dle většiny indexů rozmístění stromů u většiny dřevin v porostu shlukovité, pouze u dubu je dle Clark-Evansova a David-Moorova indexu pravidelné. Statisticky průkazné to bylo ve všech případech pouze u jasanu a částečně i u habru a lípy. V lese nízkém na TVP 3 jsou dle všech indexů stromy u všech druhů dřevin rozmístěny shlukovitě a ve všech případech je to statisticky průkazné.



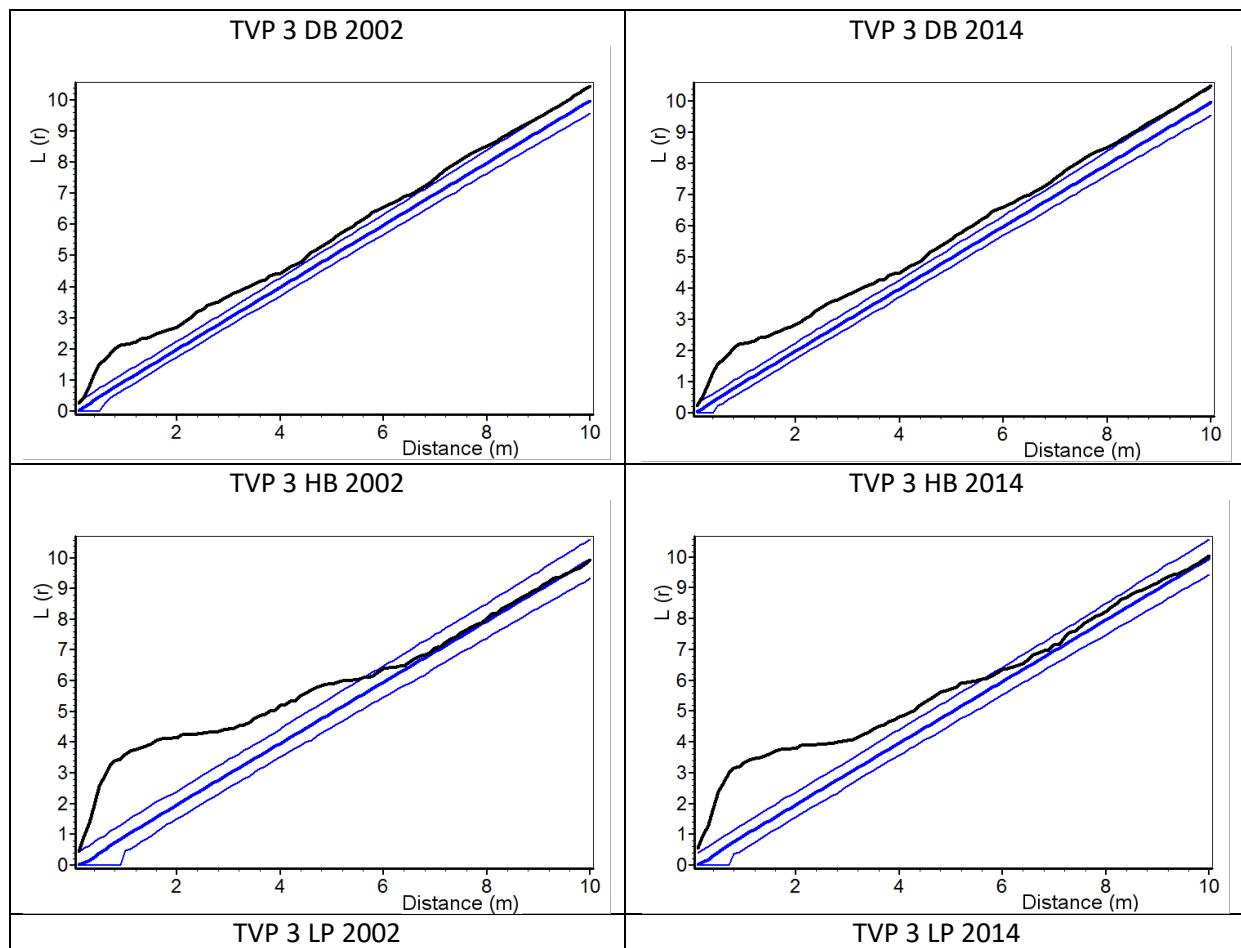


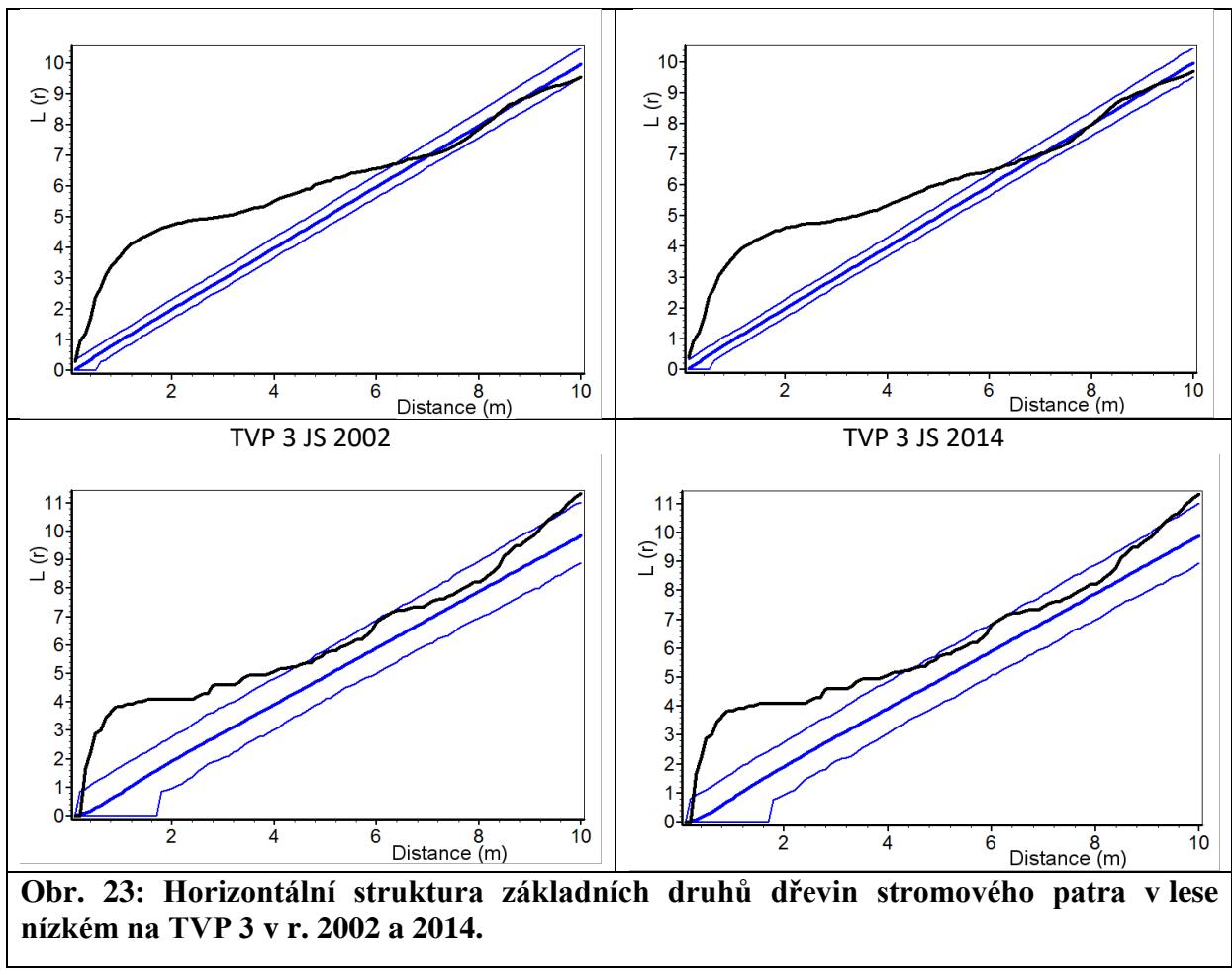
Obr. 21: Horizontální struktura základních druhů dřevin stromového patra v lese vysokém na TVP 4 v r. 2002 a 2014.





Obr. 22: Horizontální struktura základních druhů dřevin stromového patra v lese sdruženém na TVP 2 v r. 202 a 2014.





Tabulka 14: Strukturální indexy pat kmenů stromového patra diferencovaně podle základních druhů dřevin na TVP 2-4.

TVP	Rok	Index	Dřevina			
			DB	HB	LP	JS
4	2002	Hopkins–Skellam	0,414	0,419	0,622	0,473
		Pielou–Mountford	0,904	0,978	1,753	1,342
		Clark–Evans	1,128	1,162	1,029	1,055
		David–Moore	-0,300	-0,268	0,010	0,228
	2014	Hopkins–Skellam	0,445	0,440	0,622	0,465
		Pielou–Mountford	0,985	1,061	1,757	1,299
		Clark–Evans	1,099	1,163	1,029	1,055
		David–Moore	-0,310	-0,227	0,010	0,228
2	2002	Hopkins–Skellam	0,523	0,663*	0,667*	0,704*
		Pielou–Mountford	1,155	1,368	1,543	2,035*
		Clark–Evans	1,032	0,717*	0,634*	0,806*
		David–Moore	-0,069	0,239	0,838*	0,491*
	2014	Hopkins–Skellam	0,542	0,673*	0,804*	0,780*
		Pielou–Mountford	1,246	1,299	2,070*	2,639*
		Clark–Evans	1,032	0,670*	0,424*	0,650*
		David–Moore	-0,069	0,246	1,807*	0,977*
3	2002	Hopkins–Skellam	0,706*	0,793*	0,923*	0,741*
		Pielou–Mountford	1,677*	1,874*	2,811*	1,825*
		Clark–Evans	0,694*	0,490*	0,320*	0,569*
		David–Moore	0,527*	1,209*	2,732*	0,535*
	2014	Hopkins–Skellam	0,726*	0,826*	0,926*	0,724*
		Pielou–Mountford	1,859*	2,080*	2,810*	1,677
		Clark–Evans	0,692*	0,465*	0,321*	0,569*
		David–Moore	0,641*	1,099*	2,677*	0,535*

*statisticky průkazné hodnoty

5.5.2. Stromové patro – středy korunových projekcí

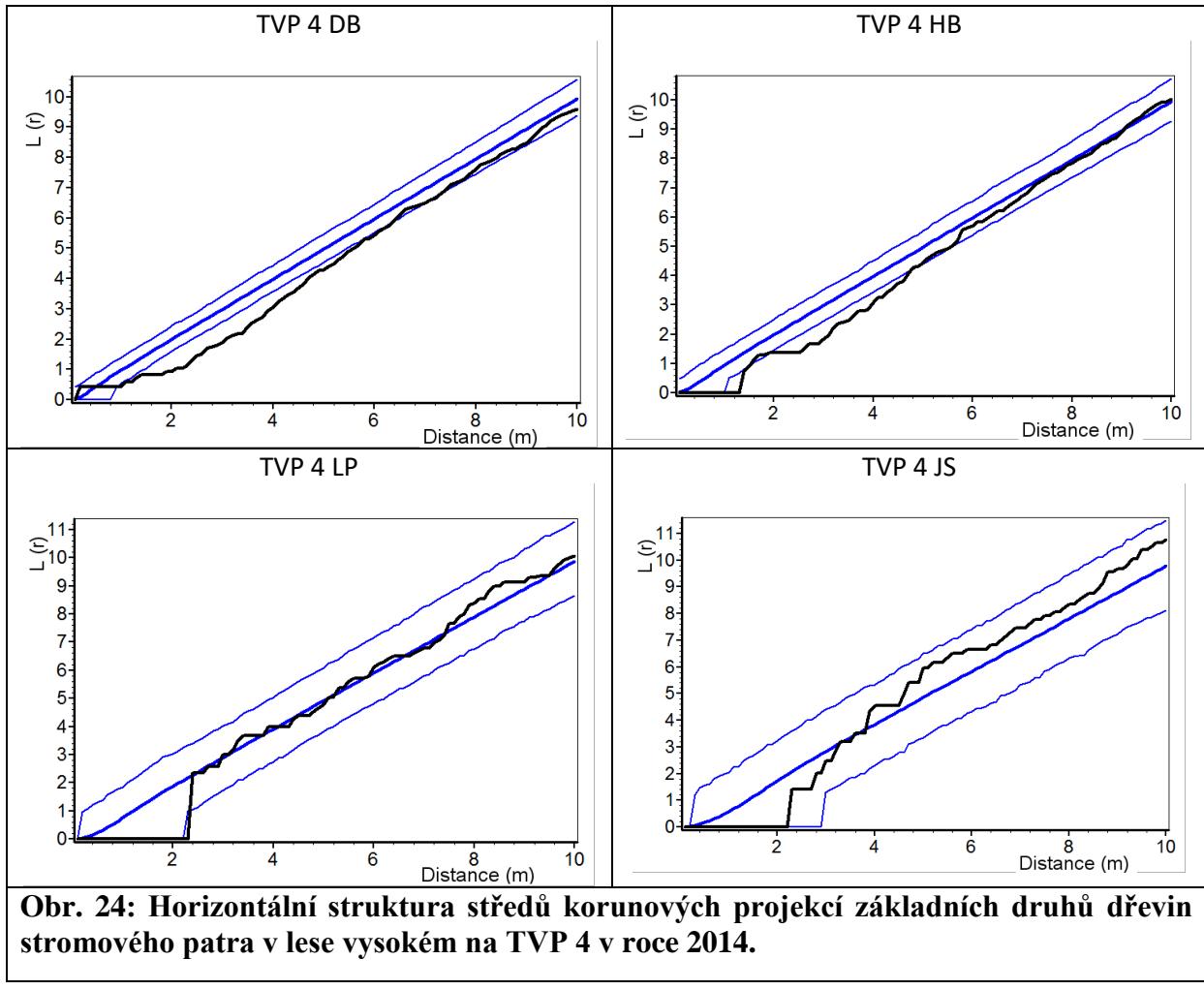
V lese vysokém na TVP 4 jsou dle L-funkce středy korun uspořádány pravidelněji než paty kmene, a to zejména při vzdálenosti 1,5–4,5 m (Obr. 24). U habru jsou koruny pravidelně uspořádány při vzdálenosti 2–4,5 m a v ostatních případech podobně jako paty kmenů náhodně rozmištěny. U lípy i u jasanu jsou středy korunových projekcí podobně jako paty kmenů uspořádány náhodně.

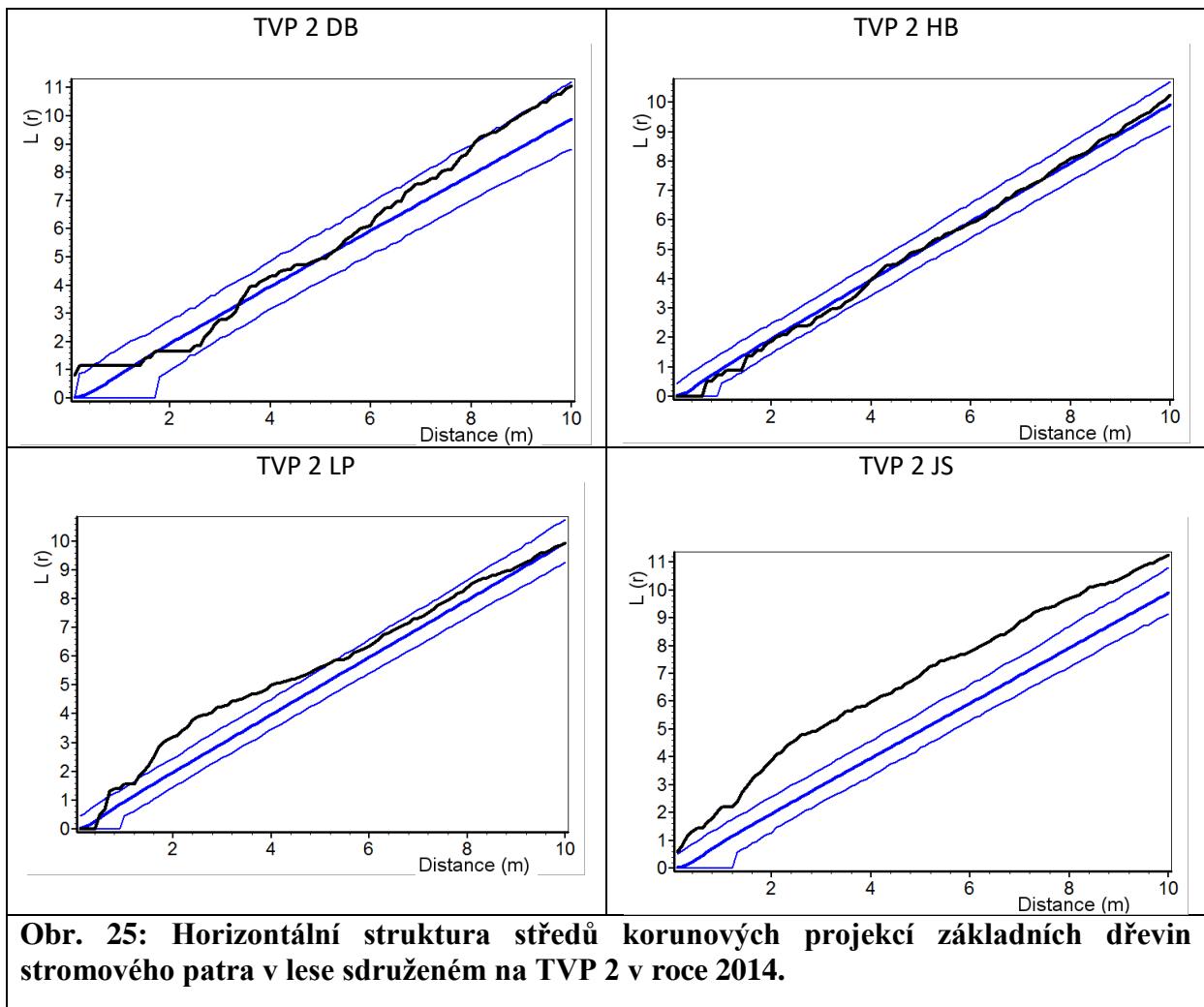
V lese sdruženém na TVP 2 jsou dle L-funkce středy korun dubu rozmištěny náhodně, více však při vzdálenosti okolo 2,5 m směřují k pravidelnosti (Obr. 25). U habru jsou středy korun uspořádány náhodně, a to i při rozestupu do 3 m, kdy jsou paty kmenů rozmištěny shlukovitě. Podobně jako paty kmenů, tak i středy korun u lípy jsou při rozestupu 1,5–4,5 m uspořádány shlukovitě a při ostatních vzdálenostech náhodně. U jasanu jsou středy korunových projekcí o trochu více rozmištěny shlukovitě než paty kmenů.

V lese nízkém na TVP 3 jsou dle L-funkce středy korun dubu rozmístěny do vzdálenosti 1,5 m mírně pravidelně, při rozestupu 1,5–3 m je to náhodně a při větších vzdálenostech je to při hranici náhodnosti a shlukovitosti (Obr. 26). U habru a lípy jsou středy korunových projekcí uspořádány výrazně méně shlukovitě než paty kmenů, a to zejména při rozestupu do 4 až 5 m. Výjimku u lípy tvoří středy korun při vzdálenosti nad 6 m, které jsou uspořádány shlukovitě a paty kmenů náhodně. U jasanu jsou středy korun uspořádány převážně při hranici slukovitého a náhodného uspořádání a při vzdálenosti do 2 m jsou rozmístěny náhodně.

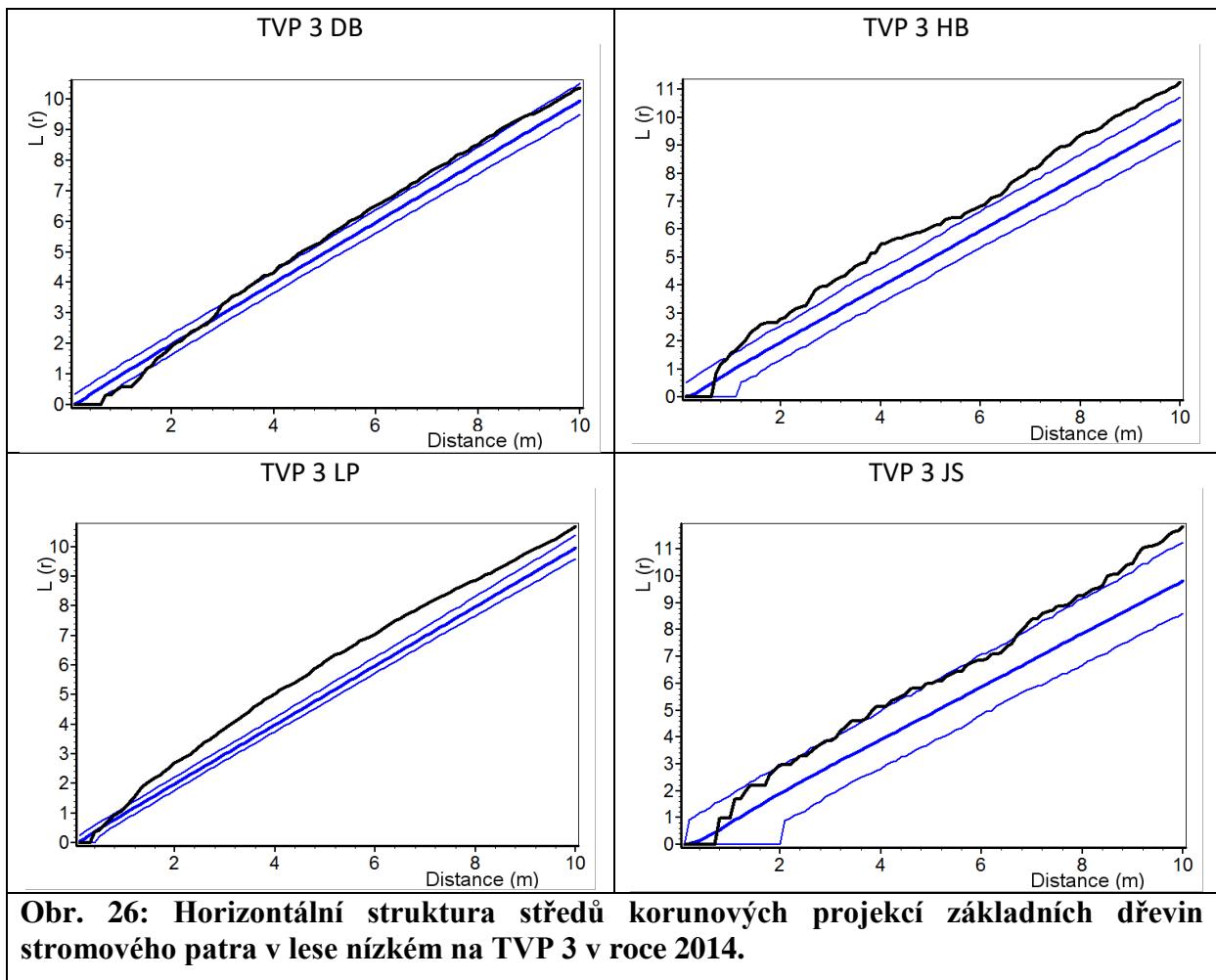
Výše popsanou horizontální strukturu středů korunových projekcí hlavních dřevin stromového patra s určitými odchylkami dokládají i strukturální indexy (Tab. 15). V lese vysokém na TVP 4 je dle většiny indexů rozmístění stromů u většiny dřevin v porostu pravidelné. U dubu a habru je to ve všech případech statisticky průkazné. Pouze u lípy a jasanu je u Hopkins-Skelanova a Pielou-Mountfordova indexu shlukovité a u lípy dle Clark-Evansova indexu náhodné. V lese sdruženém na TVP 2 je dle většiny indexů rozmístění středů korunových projekcí stromů u většiny dřevin v porostu shlukovité. Pouze u dubu a habru je dle Hopkins-Skelanova a David-Moorova indexu pravidelné a dle Clark-Evansova indexu náhodné. Statisticky průkazné to bylo jen ojediněle u lípy a jasanu. V lese nízkém na TVP 3 jsou středy korunových projekcí téměř u všech druhů dřevin dle studovaných indexů rozmístěny shlukovitě a převážně je to statisticky průkazné. Výjimku tvoří dub u něhož je dle Clark-Evansova a David-Moorova indexu uspořádání středů korun náhodné až nevýrazně pravidelné.

Hodnoty vzdáleností středů korunových projekcí od paty kmene na jednotlivých PRP dle základních druhů dřevin v roce 2014 jsou uvedeny v Tab. 16. Největší odchylky těžiště korun od pat kmenů byly zjištěny na v lese nízkém, kde průměrná odchylka všech dřevin byla 2,0 m, dále pak v lese sdruženém 1,1 m a nejmenší v lese vysokém 1,0 m. Statisticky průkazné rozdíly byly zjištěny pouze mezi lesem nízkým v porovnání s lesem sdruženým a středním. Největší průměrné odchylky byly zjištěny u lípy (1,6 m), dále pak u jasanu (1,4 m) a nejmenší u dubu a jasanu (1,3 m).





Obr. 25: Horizontální struktura středů korunových projekcí základních dřevin stromového patra v lese sdruženém na TVP 2 v roce 2014.



Obr. 26: Horizontální struktura středů korunových projekcí základních dřevin stromového patra v lese nízkém na TVP 3 v roce 2014.

Tabulka 15: Strukturální indexy středů korunových projekcí základních dřevin stromového patra v lese vysokém (TVP 4), sdruženém (TVP 2) a nízkém (TVP 3) diferencovaně podle základních dřevin v roce 2014.

TVP	Index	Dřevina			
		DB	HB	LP	JS
4	Hopkins–Skellam	0.339*	0.335*	0.673*	0.527
	Pielou–Mountford	0.807*	0.783*	2.075*	1.840
	Clark–Evans	1.339*	1.318*	1.049	1.244
	David–Moore	-0.449*	-0.415*	0.031	0.135
2	Hopkins–Skellam	0,577	0.539	0.682*	0.738*
	Pielou–Mountford	1.459	1.106	1.421	2.147*
	Clark–Evans	1.063	1.010	0.738*	0.738*
	David–Moore	0.092	-0.182	0.539*	0.720*
3	Hopkins–Skellam	0.530	0.754*	0787*	0.735*
	Pielou–Mountford	1.263	2.220*	2.333*	1.765
	Clark–Evans	1.090	0.767*	0.794*	0.774*
	David–Moore	-0.017	0.452*	0.777*	0.187

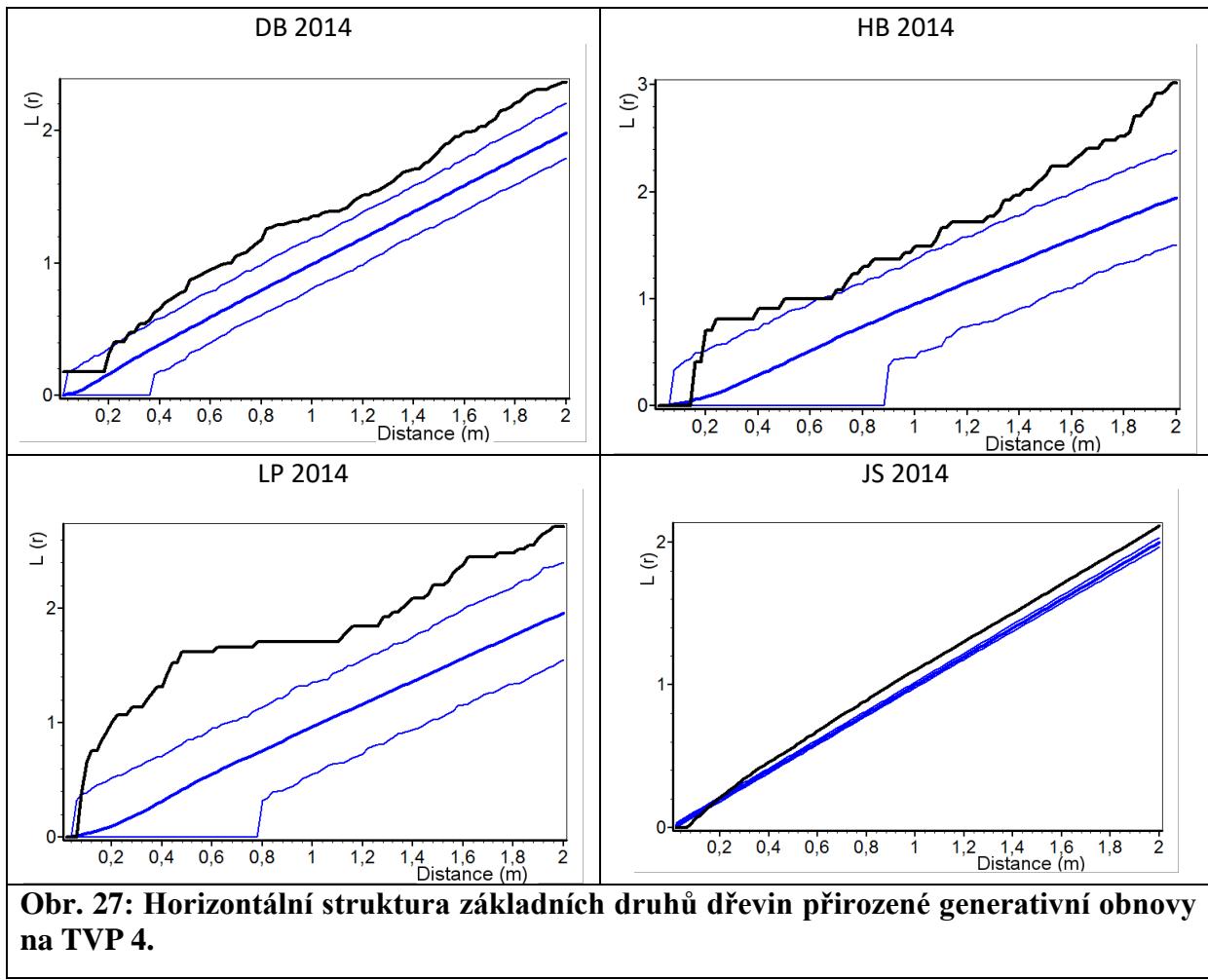
*statisticky průkazné hodnoty

Tabulka 16: Hodnoty vzdáleností středu korunových projekcí od paty kmene na jednotlivých PRP dle základních druhů dřevin v roce 2014.

PRP	Tvar lesa	Dřevina	Vzdálenost středu koruny a paty kmene v m		
			průměrná	minimální	maximální
4	vysoký	DB	1.0	0.0	5.0
		HB	1.1	0.1	4.9
		LP	1.0	0.0	2.7
		JS	1.0	0.0	3.1
2	sdružený	DB	0.9	0.1	3.8
		HB	1.1	0.2	4.7
		LP	1.4	0.1	4.8
		JS	1.0	0.3	2.6
3	nízký	DB	2.0	0.2	4.9
		HB	1.6	0.1	4.1
		LP	2.3	0.1	4.6

5.5.3. Přirozená generativní obnova

Horizontální struktura přirozené generativní obnovy studovaných dřevin (dubu zimního, habru obecného, lípy srdčité a jasanu ztepilého) je dle L-funkce převážně shlukovitá (Obr. 27), jen ojediněle je při rozstupu do 5 až 10 cm náhodná až mírně pravidelná. Dominantní shlukovité uspořádání obnovy též potvrzují strukturální indexy. Podle nich je jen výjimečně přirozená generativní obnova náhodná, a to pouze u dubu dle Clark-Evansova indexu na TVP 4 a lípy dle téhož indexu je na TVP 3 mírně pravidelná (Tab. 17).



Tabulka 17: Strukturální indexy přirozené generativní obnovy diferencovaně podle základních dřevin na TVP.

TVP	Rok	Index	Dřevina			
			DB	HB	LP	JS
4	2014	Hopkins–Skellam	0,612*	0,705	0,863*	0,855
		Pielou–Mountford	1,604*	3,214*	1,962	2,501
		Clark–Evans	1,028	0,884	0,437*	0,518*
		David–Moore	0,709*	0,053	0,239*	0,361*
2	2014	Hopkins–Skellam	0,629	0,713*	0,664*	0,616*
		Pielou–Mountford	2,126*	3,808*	2,106*	1,481*
		Clark–Evans	0,923	0,918	0,993	0,962*
		David–Moore	0,215*	0,117	0,147*	0,118*
3	2014	Hopkins–Skellam	0,589	0,902*	0,416	0,639*
		Pielou–Mountford	1,350	4,546*	1,016	1,804*
		Clark–Evans	0,947	0,702*	1,151	0,990
		David–Moore	0,067	0,191	0,025	0,072

*statisticky průkazné hodnoty

6. Diskuze

V Evropě byla v poslední době věnována pozornost smíšeným porostům dubu a buku, jako významným hospodářským dřevinám (VAN CALSTER et al. 2008; PAQUETTE, MESSIER 2011; PLUE et al. 2013; DEL RÍO et al. 2014), ale i druhům významným v lesích přírodě blízkých (PETRITAN et al. 2012; 2014). Tyto dřeviny se výskytem překrývají a především dub je velmi cenný pro biologickou rozmanitost (ROHNER et al. 2012; BARNA, BOŠELA 2015) ačkoliv buk je přirozeně dominantní druh středních poloh (MODRÝ et al. 2004; ELLENBERG, LEUSCHNER 2010; Králíček et al. 2017).

Počty stromů, pohybující se mezi 368 a 2156 jedinců na ha ukazují na velmi variabilní a současně spíše mladší porosty a výrazný vliv původního způsobu hospodaření, který je patrný i po desítkách let. Současně se ukazuje, že po ponechání přirozenému vývoji dochází v těchto porostech k pozorovatelným změnám. Zvláště v porostech, které byly v minulosti využívány jako pařezina, dochází zejména k výraznějšímu zvyšování zápoje, což je doloženo v podobné

situaci i na jiných lokalitách (VAN CALSTER et al. 2008; PAILLET et al. 2010; MÜLLEROVÁ et al. 2015). Současně stále ještě dochází i ke zvyšováním indexu hustoty porostu (SDI, který za sledované období 12 let narostl o 13–28 %, což může postupně vést ke změně druhové skladby (PETRITAN et al. 2012). Hodnoty SDI v dubobukových porostech v rozmezí 82–924, pro dub pak 11–461 a pro buk 24–883 při celkových počtech 544 stromů (dub 94 a buk 447) uvádí PETRITAN et al. 2012. Podobně výrazně se zvýšila i průměrná kruhová základna, v průměru o $6\text{--}7 \text{ m}^2\text{.ha}^{-1}$.

Výsledek současně ukazuje na mírné přibývání jedinců ve stromovém patře, zvětšování jejich korun a současně i nárůst korunové projekce a zápoje. Což je trend i na podobných stanovištích v jiných oblastech (VAN CALSTER et al. 2008). Zápoj, který byl na našich plochách nad 90 % je u průměrných lesních stanovišť obvykle v rozmezí 85–87 % (PAILLET et al. 2010; PRETZSCH 2014) přičemž je obvykle vyšší u smíšených lesů. Nicméně v případě kombinace světla a stínomilných dřevin je plocha korunové projekce i několikanásobně větší, než plocha porostu (PRETZSCH 2014). Přitom dochází vlivem asymetrické kompetice ke změně tvaru (GRAMS, ANDERSEN 2007; BULUŠEK et al. 2016, ŠTEFANČÍK 2017) a zvýšení efektivity korun (FICHTNER et al. 2013). Efektivita koruny (buku) výrazně stoupá se stoupající intra-specifickou kompeticí a klesá se stoupající intenzitou disturbance. Hustě zapojené porosty mají patrně adaptaci na efektivní poměr kmene a koruny, což vede ke zmenšení plochy koruny a zvýšení její efektivity (BULUŠEK et al. 2016). Konstantní disturbance (podúrovňové probírky) zabrání morfologické adaptaci koruny a sníží individuální rozdíly v růstovém potenciálu. Dynamika přirodě blízkých lesů může mít tedy prospěch ze snížení antropogenního narušení a z podpory samoregulace (FICHTNER et al. 2013).

Jednou z důležitých porostních charakteristik je i zásoba porostů, která v rozsahu 200–590 $\text{m}^3\text{.ha}^{-1}$, opět ukazuje na značnou variabilitu ploch, podobně jako u SZYMURA et al. (2013). Při srovnání těchto výsledků s pracemi hodnotícími dubobukové přirodě blízké lesy Rumunska, kde průměrná zásoba je kolem $800 \text{ m}^3\text{.ha}^{-1}$ (PETRITAN et al. 2012), respektive $6350\text{--}850 \text{ m}^3\text{.ha}^{-1}$ (PETRITAN et al. 2014), je patrná poměrně výrazně nižší zásoba, naopak k podobným výsledkům jako na sledovaných TVP 1-3 docházejí v Polských lesích SZYMURA et al. (2013), kteří prezentují rozmezí zásob $65\text{--}370 \text{ m}^3\text{.ha}^{-1}$. Na sledovaných TVP 1-3 je vysoká zásoba (až téměř dvojnásobně, oproti dalším sledovaným plochám) jednoznačně spojena s dominantním zastoupením buku lesního, a to až dvojnásobně oproti dominanci lípy nebo dubu. Současně, tento rozdíl je dán i celkovou nižší zásobou jednotlivých stromů, související i s minulým hospodařením, protože u těchto ploch se jedná o plochy převáděné v posledních 50 letech na

les vysoký. Nicméně někteří autoři uvádějí, že takovýto převod a vliv původního hospodaření můžet trvat i více než 100 let (CIANCIO et al. 2006; PAILLET et al. 2010; MÜLLEROVÁ et al. 2015).

Buk byl na sledovaných TVP konkurenčně nejsilnější, což odpovídá jeho ekologickým charakteristikám (DEL RÍO et al. 2014; BARNA, BOŠELA 2015) a měl dominantní postavení v produkci i na další ploše, kde byl v nižším zastoupení (kolem 3 % z celkového počtu) vytváří ale 10–26 % zásoby. Stejně tak proporčně vyšší podíl na zásobě, než odpovídá počtu, má i dub zimní cca o 5–8 % a naopak o něco nižší zásobu, než odpovídá počtu má lípa (cca o 5 %) a ještě výrazněji je tato disproporce vidět na habru, (cca 8 %), který zde roste v podúrovni. Nejmenší zásoba je na plochách s relativně vysokým počtem jedinců na plochu s vyšším zastoupením lípy a dubu, přičemž se jedná o porosty, které mají charakter přestárlé pařeziny. Podobné zkušenosti s nižší zásobou porostu v pařezině, než v lese vysokém u smíšených listnatých porostů uvádí i SUCHOMEL et al. (2012). Vývoj porostů po ponechání bez zásahu ukazuje procentuálně nejvyšší nárůst zásoby právě v bývalých pařezinách.

Přírůst periodic and mean annual increment odpovídá zásobě porostů a pohybuje se mezi 7,2–10,4 u CBP a 1,97–6,28 u CPP, produkční schopnosti porostů jsou tedy vzhledem ke stanovištním a porostním poměrům dobré. Ačkoli přírůst CBP a CPP je na plochách pařezin v absolutních číslech nejnižší, jeho procentuální zvýšení je naopak nejvýraznější, a to dvojnásobně oproti ostatním plochám u CBP a v případě CPP jde o nárůst až o 25 % a trojnásobný oproti porostu s dominantním bukem. Tyto výsledky tedy ukazují na výraznější dynamiku změn po ponechání přirozenému vývoji u bývalých pařezin, než u porostů převáděných na les vysoký. Ke stabilizaci zásoby by podle (BRUCKMAN et al. 2011) mělo dojít u lesa vysokého ve věku 70 let, nicméně u pařeziny může zásoba v tomto věku stále ještě narůstat, protože podíl kmene v biomase porostu je jiný u lesa vysokého a u pařeziny (SUCHOMEL et al. 2012).

Struktura zápoje a korun obecně je klíčovým faktorem, na kterém závisí vzájemný vztah mezi jednotlivými jedinci a jejich přírůst, ale i dynamika populace, nebo stanoviště jako celku (PRETZSCH 2014). PUKKALA (1989) uvádí jako příklad stanoviště borovice, pro která byla zjištěna o 10 % nižší produkce v porostech s agregovanou strukturou v porovnání s porosty se strukturou pravidelnou. Zhodnocení horizontální struktury rozmištění jedinců stromového patra bylo tedy dalším aspektem zkoumaným na lokalitě Doutnáč. Z hlediska prostorové struktury porostů je na sledovaných TVP 1-3 jasně viditelný rozdíl mezi plochami s dominantním bukem, s pravidelným až náhodným uspořádáním a o třetinu vyšší výškou

porostu, než v případě výrazněji smíšených habrových doubrav s daleko vyšším počtem jedinců na plochu. U TVP 2 a 3 v minulosti obhospodařovaných jako lesní úzky a sdružený je celková výška porostu navzájem podobná a jedná se o výrazněji diferencované porosty, s náhodným až shlukovitým uspořádáním. Na smíšených stanovištích dubu s bukem je struktura porostu obecně závislá na tom, který z druhů je dominantní (DIELER, PRETZSCH 2013). Buk lépe roste, pokud je v úrovni a nadúrovni větší podíl dubu, oproti buku, ale malé duby ani buky jeho růst příliš neovlivní. Růst dubu klesá s vyšším podílem buku na stanovišti, ale může se zvyšovat s vyšším podílem buku mezi dominantními stromy. Ve smíšených porostech profituje buk ze směsi s dubem a je schopný vytvořit větší korunu, než v čistě bukových porostech (DIELER, PRETZSCH 2013). V kombinaci dubu a buku v přirozených porostech (PETRITAN et al. 2014), se dominantní buky a duby se navzájem odpuzují, nicméně v celkové struktuře má buk tendenci růst spíše ve shlucích, zatímco dominantní duby v náhodném rozmístění. V horní etáži je přitom rozdělení spíše náhodné (PETRITAN et al. (2014), přičemž je patrná tendence zvyšující se shlukovitosti se snižujícími se etážemi, nebo vytváření skupinek světlomilných dřevin (SUCHOMEL et al. 2012, BULUŠEK et al. 2016). Tento trend byl zaznamenán i ve studii GETZIN et al. (2008). V podstatě to platí i pro tuto práci, protože ve spodní etáži je na všech TVP rozmístění jedinců shlukovité.

Na úrovni jedinců a jejich fyziologických adaptací je uváděno, že efektivita koruny buku výrazně stoupá se stoupající intraspecifickou kompeticí a klesá se stoupající intenzitou disturbance díky managementu (FICHTNER et al. 2013). Ve vztahu ke smíšeným dubobukovým porostům je uváděno, že vyšší dostupnost světla (PLUE et al. 2013), a tím i vyšší druhová diverzita stromového patra je u stanovišť s převažujícím dubem, s přibývajícím zastoupením buku tato diverzita klesá (Petritan et al. 2012). Buk v porostu s dubem v nadúrovni bude z této kompozice profitovat (DEL RÍO et al. 2014), zatímco pokud proporce buku v SDI vzroste, povede to k ústupu zastoupení dubu (PETRITAN et al. 2012). V tomto případě na (TVP 1), kde byla výrazná dominance buku, se tvoril etážový porost, přičemž ve spodní etáži byly vtroušeně lípa, habr, javor mléč a ojediněle i smrk a modřín. V posledním desetiletí postupně došlo ke zvyšování počtu jedinců spodního stromového patra v souvislosti s ojedinělým odumíráním jedinců horního stromového patra. Zbývající plochy (TVP 2, 3 a 4) byly tvořeny výraznějším zastoupením dubu a druhová struktura byla výrazně bohatší, což je pro tento druh typické (SUCHOMEL et al. 2012). Na těchto plochách měl výrazné zastoupení (v průměru mezi 20–30 %) dub, lípa, habr a vtroušený byl jasan, buk, modřín, javor mléč a

babyka, jasan, javor břek a dřín. Přičemž porosty měly charakter jednotlivě až skupinovitě výběrné struktury.

Obecně je možné říci, že čím větší je diverzita druhové struktury stanoviště, tím vyšší je pravděpodobnost přežívání jednotlivých jedinců (LEUSCHNER 2010; ELLENBERG, PAQUETTE, MESSIER 2011; GRIES et al. 2012). Současně, směs většího počtu druhů může vytvořit vyšší zápoj a plastičtější vyplnění korunového prostoru a zvýšit využití světla a současně i hustotu a produktivitu porostu, včetně vyšší odolnosti k disturbancím (PRETZSCH 2014).

Druhová struktura na sledovaných TVP 2-4 ukazuje ve smíšených porostech (dubohabřinách) převahu dubu a lípy, které se navzájem doplňují. Z dlouhodobého hlediska v mladších třídách dub chybí, a naopak je výrazněji nahrazován habrem. Na TVP 3 jde celkově o porosty mladší a s vyšším zastoupením v nižších tloušťkových třídách, nicméně postupný trend nahradby staršího a dominantního dubu jinými dřevinami, zejména lípou a narůstajícím podílem habru, je zde rovněž patrný. Tento trend odpovídá situaci po opuštění pařezení a následnému postupnému zvyšování zápoje porostu (PLUE et al. 2013; MÜLLEROVÁ et al. 2015). Ke kterému může dojít jak zvyšováním zastoupení buku, ale i zvyšováním zastoupení habru může vést k výraznějšímu stínění půdy pro bylinné patro a přirozenou obnovu (PLUE et al. 2013; VACEK et al. 2017b). Na sledovaných plochách docházelo k tomuto jevu již od 50tých let, ale rovněž výrazněji i po ponechání porostů přirozenému vývoji v posledních 12 letech a vede to následně k vyššímu zastoupení stínomilných dřevin.

V nižších polohách je pro rozšíření buku klíčovým faktorem množství dostupné vody a v případě jejího nedostatku je buk v konkurenci s dubem méně konkurenčně schopný (KIENAST et al. 1998; MILAD et al. 2011; SZYMURA et al. 2013) i když je schopný tolerovat období mírného sucha. V podmínkách dostatečné vlhkosti bude buk dominantní a má větší schopnost v konkurenci o podzemní zdroje (DEL RÍO et al. 2014; PETRITAN et al. 2014) a dub s habrem mu pak nejsou schopni konkurovat (PLUE et al. 2013). V našich podmínkách stanoviště ukazují spíše na první z těchto možností. Rolí může hrát i vlhkost půdy a nároky dřevin, kde relativně více extrémní stanoviště, v našem případě smíšené porosty s dubem, vedou k výskytu více odolného *Sorbus torminalis*, což potvrzuje např. SZYMURA et al. (2013).

Informace z původních dubohabrových pařezin obvykle konstatují, že po opuštění tradičního coppice management ve výsledku dochází ke zvýšení podílu jasanu (STŘEŠÍK, ŠAMONIL 2006; HOFMEISTER et al. 2014) a javoru a problematické výsledky jsou pro habr, jehož zastoupení obecně klesá a lípu, jež zastoupení buďto stoupá, nebo kolísá (MÜLLEROVÁ et al. 2015). V posledních kletech však u jasanu dochází k jeho chřadnutí až odumírání

v důsledku houby *Hymenoscyphus fraxineus* (VACEK et al. 2015c; 2017c). Odolnost lípy vůči stanovištním i klimatickým změnám zmiňují i jiní autoři (MILAD et al. 2011).

Na produkci porostu pak má vliv i charakter smíšení, protože např. v kombinaci světlomilných dřevin dubu a borovice, které mají odlišný charakter koruny, je jednotlivé smíšení produkčně příznivější, než smíšení skupinovité (NGO BEING et al. 2013).

Na počátku sledování v r. 2002 byly počty přirozené obnovy značně nízké s maximem pouze na bukové ploše ($4554 \text{ ks}.\text{ha}^{-1}$), přičemž valná většina obnovy byla nižší, než bylinské patro. V průběhu 12 let se situace výrazně změnila, zjištěné počty výrazně vzrostly (až na $34\,768 \text{ ks}.\text{ha}^{-1}$) a zhruba pětina jedinců odrostla bylinskému patru. V této obnově výrazně převažoval v bukovém porostu buk, který nemá v rámci přirozené obnovy velké nároky na osvětlení (MODRÝ et al. 2004; KUNSTLER et al. 2005; VACEK et al. 2017a) a mezi další výrazněji zastoupený druh v obnově těchto bukových porostů patřil javor mléč (12 %), který je náročnější na světlo, než buk (DIACI et al. 2012). Na plochách s výrazněji smíšeným stromovým patrem se nacházela přirozená obnova zatím převážně nižší než bylinské patro, přičemž počty na TVP 2 $15\,944 \text{ ks}.\text{ha}^{-1}$ a TVP 3 $6\,380 \text{ ks}.\text{ha}^{-1}$ jsou vzhledem k mikroklimatickým podmínkám relativně dostatečné (VACEK, MOUCHA et al. 2012). Podobně jako u výsledků dalších autorů zjištěné hodnoty výrazně kolísající mezi jednotlivými plochami (STRANDBERG et al. 2005; LIGOT et al. 2013). Je popsán negativní vliv kruhové základny dřevin (BARBIER et al. 2009) na pokryvnost a druhovou bohatost všech ekologických skupin bylinských a dřevinných druhů (VAN CALSTER et al. 2008), což je výsledek, který byl v této práci potvrzen rozdílem mezi plochami s vysokou kruhovou základnou a současně nižší biodiverzitou obnovy. Na rozdíl od bukových porostů, kde výrazně převažuje obnova této hlavní dřeviny, v porostech s výraznějším zastoupením dubu, ale současně i relativně vysokým SDI, je dub v obnově ve výraznější menšině, naopak se zde opět výrazněji prosazuje buk, jehož nároky na světlo (cca 10 %) jsou vždy nižší, než v případě dubu (cca 20 %) – (SCHÜTZ 2002; SAGHEB-TALEBI, GÖTMARK 2007; LIGOT et al. 2013). V Evropských lesích bylo prokázáno, že schopnost buku odrůstat za špatných světelných podmínek je vyšší než u dubu, ale zatímco některé výsledky (DIACI, ROZENBERGAR 2001; KUNSTLER et al. 2005) ukazují, že střední až vysoké osvětlení tento trend otáčí, jiné studie dokládají vyšší konkurenceschopnost buku i za těchto podmínek (COLLET et al. 2001; STRANDBERG et al. 2005; LIGOT et al. 2013; BARNA, BOŠELA 2015;), což je pravděpodobně způsobeno vyšší morfologickou plasticitou koruny (DIELER, PRETZSCH 2013; PETRITAN et al. 2014). I v dalších studiích (PETRITAN et al. 2012) byla prokázána zvýšená tendence ke vzniku

přirozené obnovy buku pod horní etáží dubu, a vyšší konkurenceschopnost buku (BARNA, BOŠELA 2015) i v rámci světlin (COLLET et al. 2001; SAGHEB-TALEBI 2002; SCHÜTZ 2002; LIGOT et al. 2013), čímž může docházet k celkovému snižování zastoupení dubu v porostech (ROZAS 2003; VON LUPKE, HAUSKELLER-BULLERJAHN 2004; VAN CALSTER et al. 2008; ROHNER et al. 2012; BARNA, BOŠELA 2015).

Podobně jako na Doutnáči, byly dílčí změny především nejmladší dřevinné složky pozorovány např. v Milovicích (HÉDL et al. 2010). Juvenilní fáze vývoje těchto porostů mají přitom podstatně větší diverzitu než stadia dospělého lesa. K těmto závěrům při dospěli i BENEŠ et al. (2006) a SPITZER et al. (2008) při entomologickém průzkumu.

Z výsledků této práce je také patrné výrazně shlukovité uspořádání přirozené obnovy, tyto výsledky jsou v souladu s pracemi VACEK et al. (2014; 2015 d; 2017a) a k podobným závěrům dochází i ROZAS (2003), který shlukovitou strukturu u dubu zdůvodňuje zejména mezerami v zápoji, které vznikají po odumření dominantních stromů, dále dochází k závěru, že buk se může usadit i v malých mezerách či ve sníženém zápoji pod dubem. Výskyt přirozeného zmlazení buku v rozmezí od velkých porostních mezer až po zapojený porost potvrzuje i práce BÍLEK et al. (2014).

Výrazným faktorem, který může být pro obnovu limitující, je zvěř, což bylo patrně limitujícím činitelem pro obnovu v minulosti. Na sledovaných plochách bylo dokumentováno poškození okusem terminálu zvěří a to 63–88 % jedinců v případě nízkých počtů obnovy a přibližně u 40–50 % jedinců po nárůstu počtu obnovy. Podobně jako v tomto případě v lesních porostech na Doutnáči, tak i v habrových a teplomilných doubravách na jiných lokalitách v ČR je limitujícím faktorem přirozené obnovy těchto porostů spárkatá zvěř (CHYTRÝ, DANIHELKA 1993; BENEŠ et al. 2006; SPITZER et al. 2008; HÉDL et al. 2010). Nejvíce jsou přitom poškozovány druhy nejvyšší a na jednotlivých plochách pouze vtroušené. GÖTMARK (2007) uvádí, že zmlazení dubu do výšky 20–40 cm je zvěří poškozováno zřídka, což ale na sledovaných TVP nebylo pravda. Zvýšení hustoty spárkaté zvěře je celosvětovým problémem. Za hlavní příčinu poklesu biodiverzity rostlin ji považují ROONEY et al. (2009) v horských lesích Wisconsinu, FULLER, GILL (2001) v lesích Britské Kolumbie, SZYMURA et al. (2013) v doubravách Polska a DIACI et al. (2012) v dinárském pohoří. Sukcese juvenilních stadií dřevin se vlivem okusu spárkaté zvěře může zpomalit až zablokovat (BRADSHAW et al. 2003; STRANDBERG et al. 2005; ROONEY 2009) a pro některé dřeviny, např. *Sorbus torminalis* může být zvěř limitující (SZYMURA et al. 2013).

Jednu z klíčových rolí ve vývoji lesa hraje mortalita jednotlivých stromů, protože způsobuje změny v druhovém složení a strukturální diverzitě (DEBELJAK 2006; BURRASCANO et al. 2008; VACEK et al. 2017b), vzhledem k tomu jsem se také zaměřil i na objem odumřelého dřeva, který byl na zkoumaných TVP při srovnání s velmi vysokým průměrným objemem $240,7 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$ v přírodě blízkých bukodubových lesích Rumunska (PETRITAN et al. 2014) a $135 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$ (PETRITAN et al. 2012) výrazně nižší a nepřesáhnul hranici $24,4 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$, naopak obdobné výsledky prezentují BURRASCANO et al. (2008), kteří udávají $12,1 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$ z obhospodařovaných lesů a $45 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$ z pralesů v Itálii.

Podíly stojícího a ležícího odumřelého dřeva na sledovaných plochách jsou velmi variabilní, s mírnou převahou ležících klád v celkovém objemu. Zásoba ležícího odumřelého dřeva na většině ploch mírně převažuje a tvoří v průměru $5 \text{ m}^3.\text{ha}^{-1}$ což je opět relativně nízké číslo, tvořící méně než 5 % zásoby porostu. Tento podíl je výrazně nejnižší na plochách s dominancí buku ve stromovém patře, což odpovídá porostům ve fázi optima (DEBELJAK 2006; WIRTH et al. 2009). Vyrovnaný podíl stojícího odumřelého dřeva k ležícímu odpovídá tomu, že se jedná o porosty relativně mladé (ve věku kolem sta let) kde ještě hraje roli konkurence mezi jednotlivci a nedochází k rozpadu stromového patra v rámci přirozeného cyklu (KORPEL 1995; VACEK et al. 2015b). Vyšší množství odumřelého dřeva a současně nejvyšší podíly vzhledem k zásobě porostu jsou na plochách se shlukovitou strukturou a vyšší druhovou variabilitou a vzhledem k počtu patrně i vyšší konkurencí mezi jednotlivci.

V zásobě souší na sledovaných TVP dominuje dub zimní (43 %), což může být zdůvodněno zvyšováním zápoje porostu, méně je zastoupen smrk ztepilý (15,3 %), lípa srdčitá (13,4 %) a habr obecný (10,3 %), podíl ostatních dřevin je minimální. V ležícím odumřelém dřevě dominuje dub zimní, hojně je zastoupen habr obecný a buk lesní, méně již lípa srdčitá, podíl ostatních dřevin je minimální. Z hlediska stupňů rozkladu u stojícího odumřelého dřeva jsou nejvíce zastoupeny 2. a 1. stupeň a u ležícího odumřelého dřeva 2. a 3. stupeň, což opět ukazuje na krátkou dobu od ponechání ploch přirozenému vývoji a vhodnějších podmínek pro tlení u kmenů na styku s půdou (FRIDMAN, WALHEIM 2000; DEBELJAK 2006). Relativně nízký objem a chybějící vyšší stupně rozkladu odumřelého dřeva ukazují na prozatím málo pralesovitý charakter ploch. Objem odumřelého dřeva je totiž často označován jako jeden z komplexních strukturálních atributů, které jsou zvláště důležité pro pochopení dynamiky a struktury pralesů (NILSSON et al. 2002; WIRTH et al. 2009).

Od doby ponechání přirozenému vývoji se objem odumřelého dřeva zvýšil pouze nepatrně, řádově o jednotlivé $\text{m}^3.\text{ha}^{-1}$. Změny v zastoupení dřevin se týkají dubu (+5 %), a smrku (+2

%), a snížení zastoupení u lípy (−3,2 %) a habru (−2 %). Horizontální struktura a rozmístění stojícího a ležícího odumřelého dřeva je vesměs náhodné, což odpovídá výsledkům i dalších autorů (KRÁL et al. 2015; VACEK et al. 2015b; KRÁLÍČEK et al. 2017).

Z hlediska stavby a dynamiky porostu jedním z nejdůležitějších faktorů je druhové složení. Hodnocení biodiverzity bylo prováděno zejména na úrovni podobných ekologických skupin, což je významné pro ekologické otázky (např. fenologie listu či půdní živiny). Obdobně další studie analyzují zachování biologické rozmanitosti (DUELLI, OBRIST 2003) či beta diverzitu (VAN CALSTER et al. 2007). Na základě výsledků můžeme potvrdit rozdílnou biodiverzitu na studovaných plochách, kde v průběhu 12 let výzkumu došlo jen k nepatrným změnám. Tento rozdíl pravděpodobně vyplývá ze způsobu obhospodařování daných porostů, což potvrzuje i další autoři (VAN CALSTER et al. 2008; ROONEY et al. 2004). Druhové složení bylo vém případě hodnoceno podle indexů relativní míry druhové diverzity (MARGALEF 1958; MENHINICK 1964) a ukazuje na nízkou diverzitu v lese vysokém a vysokou v lese středním a nízkém, podobně jako u druhové různorodosti stromového patra dle indexů lambda (SIMPSON 1949) a entropie H' (SHANNON 1948) a druhové vyrovnanosti stromového patra dle indexu z práce PIELOU (1975). Na TVP 2 a 3, které byly obhospodařovány do 50. let 20. století jako les střední a pařezina, je obecně výrazně vyšší biodiverzita než na TVP 1, kde se již jedná o les vysoký. Tyto výsledky jsou v souladu s obdobnými studiemi (KEITH et al. 2009, HÉDL et al. 2010; PLUE et al. 2013). Druhová diverzita na mnou sledovaných plochách za posledních 12 let mírně rostla, druhová vyrovnanost mírně klesala, ale je třeba brát v úvahu, o jak krátké šlo období. Druhové složení může hrát výraznou roli zvláště v kombinaci buk-dub, jako kombinaci stínomilné a světlomilné dřeviny, což se ukázalo i na rozdíly TVP 1, vzhledem k TVP 2 a 3. Ztráta druhové diverzity v listnatých lesích po převodech byla pozorována v řadě studií (HÉDL et al. 2010; KEITH et al. 2009; BARTHA et al. 2008; VON OHEIMB, BRUNET 2007). Přitom mizí především druhy náročné na světlo. Z dřevin to jsou zejména *Quercus pubescens*, *Ligustrum vulgare*, *Viburnum lantana* a *Sorbus torminalis*. Pokles početnosti *Quercus pubescens* a *Sorbus torminalis* byl zaznamenán i na TVP 3 na Doutnáči. Po upuštění od tradičního managementu byl tento trend klesající biodiverzity prokázán nejen v nížinných habrových doubravách v Čechách (MÜLLEROVÁ et al. 2015), ale i v doubravách v Dánsku (STRANDBERG et al. 2005), v Nizozemí (HAVEMAN, SCHAMINÉE 2005) a v Itálii (CIANCIO et al. 2006). Naproti tomu je dokumentováno i šíření *Fraxinus excelsior*, *Acer campestre*, *Tilia cordata*, *Carpinus betulus* a případně *Fagus sylvatica*. Tento proces je popsán ve studované lokalitě (cf. HOFMEISTER et al. 2004), ale i v řadě dalších oblastí (VON OHEIMB, BRUNET 2007;

STREŠTÍK, ŠAMONIL 2006; LAMEIRE et al. 2000; cf. THIMONIER et al. 1994) a pravděpodobně je podpořen depozicí dusíku.

Vzhledem k prokázané vysoké druhové diverzitě stromového patra na zkoumaných plochách s výjimkou PRP 1, kde byl již porost s dominantním bukem lesní převeden na les vysoký, je tvar lesa pravděpodobně hlavním faktorem, který při srovnání s ostatními plochami prokazatelně limituje diverzitu. Tuto skutečnost potvrzují např. i GRAAE, HESKJÆR (1997). Lze zároveň potvrdit hypotézu rozdílných změn diverzity v květnatých bučinách (*Asperulo-Fagetum*) a dubohabrových hájích. To je v souladu s prací NGO BIENG et al. (2013), kde se uvádí, že jak vnitrodruhová, tak i mezidruhová konkurence mají zásadní vliv na dynamiku smíšených lesů i na jejich produktivitu. TVP 2 a 3 vykazují podobnost s jinými studiemi, které prokázaly pozitivní korelace mezi bohatostí horních etáží a bohatostí podrostu (BARBIER et al. 2008; MÖLDER et al. 2008; VAN CALSTER et al. 2008). Nicméně i v případě druhově bohatých porostů kruhová základna, nebo zápoj hrají zásadní roli a mohou výrazně snižovat pokryvnost všech ekologických skupin bylinných a dřevinných druhů a na druhovou bohatost nelesních druhů trav a dřevin (BARBIER et al. 2009). Vztahy mezi jednotlivými parametry prostředí jako jsou druhová bohatost dřevin a biologická rozmanitost podrostu mohou také do velké míry záviset na sukcesním stádiu (HAVEMAN, SCHAMINÉE 2005).

Horizontální struktura stromového patra je podle všech tří indexů (Pielou-Mountfordův, Clark-Evansův a David-Moorův) shlukovitá, a to jak na TVP 3 v pařezině, tak i v lese středním a vysokém. To odpovídá např. i popisu přírodě blízkých smíšených dubových lesů s příměsí buku (PETRITAN et al. 2014), i když dub může mít podle tohoto autora i náhodné rozmístění. Tendence k růstu ve shlucích je více patrná v nižších patrech, přičemž dominantní stromy mají přirozené rozmístění spíše náhodné (PETRITAN et al. 2014). Shlukovitá struktura je založená nejen na podmínkách pro přirozenou obnovu, ale i na charakteristikách mikrostanovišť, kdy buky v podúrovni najdeme na místech s nižší dostupností vody, protože buk má mělčí kořeny než dub (PETRITAN et al. 2014). V nižších polohách je pro rozšíření buku klíčovým faktorem množství dostupné vody a v případě jejího nedostatku je buk v konkurenci s dubem méně konkurenčně schopný (MILAD et al. 2011; KIENAST et al. 1998) i když je schopný tolerovat období mírného sucha. V podmínkách dostatečné vlhkosti bude buk dominantní a má větší schopnost v konkurenci o podzemní zdroje DEL RÍO et al. (2014) a dub s habrem mu pak nejsou schopni konkurovat (PLUE et al. 2013).

Roli pak dále hrají i vnitrodruhové a mezidruhové vztahy. Buk v porostu s dubem v nadúrovni bude z této kompozice profitovat (DEL RÍO et al. 2014; DIELER, PRETZSCH 2013),

a je schopný vytvořit větší koruny, než v čistě bukových porostech (DIELER, PRETZSCH 2013; FICHTNER et al. 2013) a současně ale má i daleko větší využití efektivity koruny (FICHTNER et al. 2013). U dubu v bukových porostech převažuje size-symetrická kompetice nad interspecifickou. Pokud tedy v těchto porostech dojde ke zvýšení podílu buku v korunové vrstvě, dojde i ke snižování zastoupení dubu (DEL RÍO et al. 2014). Pro buk je však důležitější intraspecifická kompetice, než interspecifická (DIELER, PRETZSCH 2013). Kruhovou základnu dubu lze v zásadě vysvětlit na základě kompetice s většími duby a většími i menšími buky (DEL RÍO et al. 2014). Jako relativně stabilní uspořádání popisuje (PETRITAN et al. 2014) v přírodě blízkém smíšeném porostu kombinaci dubu v nadúrovni se 7násobnou převahou buku v podúrovni, nicméně stabilita usporádání je silně ovlivněna stanovištními podmínkami. Bukové lesy mají vždy výrazněji nižší hodnoty pro dostupnost světla, než les dubo-bukový (PLUE et al. 2013). V případě zvyšování zastoupení habru však také může dojít k výraznějšímu stínění půdy pro bylinné patro a přirozenou obnovu (PLUE et al. 2013).

Vertikální struktura hodnocená pomocí Artenprofil index (PRETZSCH, 2006) je na sledovaných plochách poměrně variabilní, i když jasně ukazuje rozdíl mezi lesem vysokým (nízká variabilita) a lesem nízkým a středním s relativně rozrůzněnou prostorovou diverzitou s větším počtem etáží v porostu, což je výsledek, který odpovídá i zjištěním dalších autorů (MÜLLEROVÁ et al. 2015; HÉDL et al. 2010). Füldnerův index výškové a tloušťkové diferenciace poukazuje na porosty s převážně střední diferenciací a malou variabilitu v rámci konkrétního typu lesa. V tomto případě není příliš patrný výrazný rozdíl ve formě lesa, kromě mírně vyšší výškové variability v lese středním, což je důsledkem krátké doby od omezení hospodaření a malou změnou stromové vrstvy. Z hlediska porostní proměnlivosti (celkové diverzity B) se na plochách původního středního a nízkého lesa jedná o porosty výrazně strukturované a i porosty původně vysokého lesa vykazují hodnoty porostů relativně bohatou výstavbou, i když tyto hodnoty jsou nižší, což odpovídá výsledkům v práci ROONEY et al. (2004). Prostorová variabilita a homogenizace porostu daná převodem z lesa středního na les vysoký (cf. ROONEY et al. 2004) může dále ovlivnit fyziologické adaptace a produkční možnosti dřevin. Vztah mezi efektivitou koruny a výchovnými zásahy do porostu popisuje např. FICHTNER et al. (2013). Hustě zapojené porosty (s nízkou intenzitou narušení) mají patrně přirozeně adaptaci na efektivní poměr kmene a koruny, což vede ke zmenšení plochy koruny a změně vztahu mezi velikostí koruny a přírůstem. Výchovné zásahy (např. podúrovňové probírky) zabrání morfologické adaptaci koruny a sníží individuální diference v růstovém potenciálu.

Z naší studie vyplývá, že v porostní diverzitě stromového patra na lokalitě Doutnáč v průběhu sledovaného období po ponechání přirozenému vývoji, došlo jen k málo významným změnám. K mírnému zvýšení došlo v rámci výškové diferenciace (Füldnerův index) i u porostní proměnlivosti, a to především u lesa vysokého. Dynamika stanoviště však dlouhodobě může mít prospěch ze snížení antropogenního narušení a podpory autoregulace, což je další krok k přírodě blízkým lesům (FICHTNER et al. 2013).

Přirozená obnova byla dlouhodobě potlačena jak je vidět i na tloušťkové struktuře porostů a začala se výrazněji prosazovat až v posledních desetiletích. Ve sledovaném období v posledních 12 letech nicméně došlo k výraznějším pozitivním změnám v diverzitě přirozené obnovy, která oproti roku 2002 zaznamenala výrazný nárůst jak v počtu, tak i v celkové výšce. Počty přirozené obnovy vzrostly z několika desítek jedinců až k desítkám tisíc jedinců. ha^{-1} , nicméně z toho pouze kolem 20 % odrostlo bylinnému patru a tlaku zvěře, která pravděpodobně byla limitujícím faktorem v posledních desetiletích. V současnosti zejména díky bohatším semenným rokům a nižšímu tlaku spárikaté zvěře došlo k nárůstu počtu přirozené obnovy, což je v souladu s obdobnými studiemi (VACEK et al. 2014; VILD et al. 2013; ROONEY 2009; SPITZER et al. 2008; STRANDBERG et al. 2005). Podle pastevní hypotézy (cf. VERA 2000) je současný stav studovaných porostů značně kulturní, jelikož v dávné minulosti byly tyto porosty přirozeně ovlivňovány – prosvětllovány okusem a loupáním velkými býložravci. Dávný vliv býložravců tak v současné době v teplomilných a habrových doubravách tak do určité míry nahrazuje spárikatá zvěř, alespoň co se týká vlivu na nejmladší jedince obnovy (cf. KONVIČKA et al. 2004; CHYTRÝ, DANIHELKA 1993). Podobně jako v našem případě v lesních porostech na Doutnáči, tak i v habrových a teplomilných doubravách v oblasti Milovic je limitujícím faktorem přirozené obnovy těchto porostů spárikatá zvěř (HÉDL et al. 2010; SPITZER et al. 2008; CHYTRÝ, DANIHELKA 1993). Tato skutečnost byla prokázána i v oblasti jižní Moravy (MÜLLEROVÁ et al. 2015). Zvýšení hustoty spárikaté zvěře pak může být hlavní přičinou poklesu biodiverzity rostlin (ROONEY et al. 2004; JOYS et al. 2001) a i sukcese juvenilních stadií dřevin se vlivem okusu spárikatou zvěří může zpomalit až zablokovat (STRANDBERG et al. 2005; ROONEY 2009; JOYS et al. 2001).

Pro výskyt přirozené obnovy ve smíšených bukovo-dubových lesích je zásadní stromové patro, nejen jako zdroj semenného materiálu, ale i jako důležitý limitující faktor ovlivňující mezidruhovou i vnitrodruhovou konkurenci. Obvykle se v těchto porostech předpokládá prostorová struktura shlukovitá (MÜLLEROVÁ et al. 2015; HOFMEISTER et al. 2014; PETRITAN et al. 2014; STŘEŠÍK, ŠAMONIL 2006), což v našem případě bylo potvrzeno výpočtem všech

třech indexů horizontální struktury (Pielou-Mountfordův, Clark-Evansův a David-Moorův). Obecně se zde může projevit vyšší vnitrodruhová konkurence než mezidruhová a preference stínomilné dřeviny k mikrostanovišti pod korunou dřeviny světlomilné, jak uvádí např. PETRITAN et al. (2014). Přirozená obnova buku přitom více preferuje mikrostanoviště pod korunami dubů než buku. Na sledovaných plochách výrazně převažovala (75 %) v lese vysokém obnova buková, což je v souladu se složením stromového patra, které naopak limituje obnovu dubu. Přirozená obnova v lese středním a nízkém vykazuje pomalejší nárůst (pouze kolem 1–10 % převyšuje bylinné patro) a i počty jsou výrazně nižší než v lese vysokém, nicméně spektrum a diverzita druhů, které se v přirozené obnově vyskytuje, je daleko vyšší. Nižší počty přirozené obnovy v lese nízkém, než středním korelují s vyšší hodnotou indexu hustoty porostu, podobně jako u jiných autorů (BARBIER et al. 2009). Informace z dubo-habrových lesů převáděných z lesa nízkého obvykle konstatují, že ve výsledku dochází ke zvýšení podílu jasanu (MÜLLEROVÁ et al. 2015; HOFMEISTER et al. 2014; STŘEŠÍK, ŠAMONIL 2006). Jasan měl velmi výrazné zastoupení (kolem 40 %) i na námi sledovaných plochách. Podobně je tomu u javoru mléče, který měl v našem případě zastoupení kolem 10 %. Problematické výsledky jsou pro habr, jehož zastoupení v přirozené obnově na našich plochách bylo velmi nízké a při převodech lesa nízkého nebo středního obecně klesá (MÜLLEROVÁ et al. 2015) a pro lípu. Její zastoupení ve stromové vrstvě na sledovaných TVP je výrazně vyšší než zastoupení v obnově, a to zejména v důsledku škod zvěří. Někteří autoři však uvádějí její relativní odolnost a vzestup nebo kolísání počtu po převodech (MÜLLEROVÁ et al. 2015; MILAD et al. 2011). Pro zastoupení dubu se výsledky mohou různit (BRUCKMAN et al. 2011) a v našich podmírkách se vyskytoval pouze na plochách lesa středního a nízkého. Výrazný pokles byl zjištěn u obnovy javoru babyky, kde zastoupení kleslo z cca 40 % na polovinu, především díky nižšímu nárůstu v celkově vysokých počtech obnovy, než díky vyšší mortalitě, nebo poškození zvěří. Na TVP 2 a 3 byla v přirozené obnově lesa nízkého a středního dále zjištěna i příměs dalších dřevin, jako je dřín, hloh a ojediněle i líska. Druhová bohatost přirozené obnovy hodnocená podle indexu relativní míry druhové diverzity (MARGALEF 1958) má poměrně vysokou úroveň a podle indexu lambda (SIMPSON 1949) narostla ve sledovaném období na úroveň střední až vysokou. Druhová různorodost přirozené obnovy dle indexu entropie H' (SHANNON 1948) se rovněž výrazně zvýšila. Podstatně větší změny v biodiverzitě dřevinné složky ekosystémů v různých vývojových stadiích než na Doutnáči byly pozorovány např. v Milovicích (HÉDL et al. 2010). Juvenilní fáze vývoje těchto porostů mají přitom podstatně větší diverzitu než stadia

dospělého lesa. K obdobným závěrům při entomologickém průzkumu dospěli i BENEŠ et al. (2006) a SPITZER et al. (2008).

Dynamické procesy probíhající v lesích na studovaných TVP jsou podobné jako u jiných dlouhodobě člověkem ovlivněných lokalit v málo zalesněných oblastech Evropy (BÜRG, RUSSELL 2001; cf. BOHN, NEUHÄUSL 2000). V těchto oblastech byl les ceněn a výrazně využíván jako omezený zdroj již od středověku (MÜLLEROVÁ et al. 2014) a teplomilné a habrové doubravy byly ve střední Evropě dlouhodobě obhospodařovány tradičními způsoby nízkého lesa, které udržují rozvolněný zápoj porostu (BIRKS 2005; cf. BRADSHAW et al. 2003). Po převodech dochází k zásadní změně zápoje, možnosti pro obnovu a druhové diverzity zejména v přirozené obnově (PLUE et al. 2013) a tím často vzniká konflikt s druhovou ochranou rostlin i živočichů (cf. KONVIČKA et al. 2004).

Prostorová struktura má klíčovou roli v interakcích mezi jednotlivými druhy v rostlinných společenstvech (DIECKMANN et al. 2000; NGO BIENG et al. 2013). Tyto interakce se pak dále podílejí na ovlivnění jednotlivých ekologických procesů, jako jsou růst, obnova či mortalita (BEGON et al. 2006). Z výsledků na sledovaných TVP vyplývá, že v prostorové horizontální struktuře stromového patra studovaných dřevin v průběhu sledovaných 12 let došlo jen k minimálním změnám. Tento trend bude pravděpodobně způsoben zejména krátkou periodou výzkumu, při níž se výrazně neprojeví dynamika stromového patra, neboť ani 40 let probíhající výzkum nemusí umožnit spolehlivé výsledky, které lze zevšeobecnit, protože obsáhne pouze malou část životního cyklu lesa KUCBEL et al. (2012). Nicméně znalost růstové dynamiky a struktury v porostech nízkého lesa a jejich současné porovnání s porosty lesa středního a vysokého jsou velmi důležité faktory, zejména z hlediska současného směřování lesnictví, jež je úzce ovlivněno obnovitelnosti lesních zdrojů (cf. ŠRÁMEK et al. 2015).

Prostorové uspořádání představuje důležitý aspekt struktury porostu z hlediska lesního managementu (LI et al. 2014). Neboť určuje mikroklima v porostu, cirkulaci plynných látek uvolňovaných a přijímaných stromy, a dalšími rostlinami v porostu, tvar stonku, a výsledek vzájemných interakcí se sousedními stromy (MIZUNAGA, UMEKI 2001). Vzhledem k výše uvedenému jsou námi studované strukturní parametry důležité a na studovaných plochách bylo vyhodnoceno podle strukturálních indexů poměrně různorodé uspořádání, na TVP 4 bylo převažující náhodné zastoupení, v lese sdruženém byla převažující taktéž náhodné, ale naopak v lese nízkém na TVP 3 zejména v menších rozestupech převažovala struktura slukovitá. Tyto výsledky jsou v souladu s prací JANCKE et al. (2009), která prezentuje obecně pro lesy nízké shlukovité uspořádání a pro lesy vysoké náhodné uspořádání. K výsledkům inklinujícím

k náhodnému rozdělení stromů dochází i práce HUI et al. (2007) či LI et al. (2012), ve které autoři zmiňují jako jeden z faktorů, který může zapříčinit náhodné rozdělení stromů autoredukci jedinců nacházejících se ve slukovitém uspořádání. Nicméně jak uvádí práce KOPECKÝ et al. (2013) může se lišit uspořádání u korun a kmenů. Tuto tezi podporuje i práce OLESEN (2001), která dokládá větší pravidelnost uspořádání korun než kmenů. I vzhledem k výše uvedenému lze v rámci tohoto výzkumu konstatovat, že daná uspořádání mají vliv na vzájemnou odlišnost studovaných porostů, neboť jak uvádí práce SONG et al. (2004) má jak vertikální tak i horizontální uspořádání lesních porostů vliv na mnoho klíčových ekosystémových procesů a tedy nutno brát zřetel jak na hledisko hospodářské tak i ekologické, které s danými výsledky úzce souvisí. V konečném důsledku pak porostní struktura ovlivňuje tvorbu porostní mozaiky s ohledem na dostupnost světla (LHOTKA, LOEWENSTEIN 2008), vody a živin v rámci celého lesního ekosystému (PREScott 2002; LANG et al. 2012).

Při zhodnocení struktury porostů habrových doubrav (TVP 2-4) dle L-funkce jsou výsledky rámcově shodné s výsledky strukturálních indexů, nicméně jsou zde výrazněji patrné menší rozdíly i v rámci různých vzdáleností. Tyto výsledky však nejsou nic neobvyklého, neboť PETRITAN et al. (2014) uvádějí pro dominantní stromy v porostu náhodné rozdělení, ale pro střední etáž ve vzdálenosti 8-12 m agregované a pro nejnižší etáž výrazně agregované. Práce JANCKE et al. (2009) prezentuje pro les nízký výrazně agregovanou strukturu se dvěma vrcholy, první vrchol se nachází cca v 1 m vzdálenosti a druhý v 5,6 m, přičemž druhý vrchol zdůvodňuje vzdáleností pařezů, z kterých vyrůstá nízký les. Agregovanou strukturu prezentuje i práce GETZIN et al. (2008), kde tuto strukturu objasňují na různorodost biotopů, v našem případě lze tento vzor struktury odůvodnit zejména jiným hospodářským tvarem lesa v minulosti. Další zdůvodnění agregované struktury nabízí možnost omezeného šíření semen (HARMS et al. 2000), neboť gravitace patří k velmi důležitým faktorům, které ovlivňují rozptyl semen je většina semen zejména dubu rozptýlena v rámci korun rodičovských stromů (PACKHAM et al. 2012). Mezi další faktory, které prostřednictvím semen mohou ovlivňovat prostorové rozdělení stromů, patří rychlosť klíčení a přežívání semenáčků (PETRITAN et al. 2014) či predace a rozptýlení zvířaty (MOSANDL, KLEINERT 1998).

Daná aktuální struktura porostů na studovaných plochách se neustále vyvíjí a do budoucna se dají očekávat změny v jejím uspořádaní, neboť práce LI, LI (2003) ze smíšených listnatých lesů s borovicí prezentuje přeměnu horizontální struktury od rozdělení slukovitého na

náhodné. Další autor KINT (2005) zjistil, že se zvyšujícím se smíšením jednotlivých dřevin se zvyšují individuální rozdíly a vzor rozdělení inklinuje k náhodnému. Tuto tezi podporuje práce ZHAO et al. (2009), která na základě svých výsledků prezentuje z přírodě blízkého lesa náhodné rozdělení s velkými rozdíly ve velikostech jednotlivých stromů.

7. Závěr

Současné porosty habrových doubrav a vápnomilných bučin na lokalitě Doutnáč, které byly dlouhodobě obhospodařovány jako lesy nízké (pařeziny), lesy střední (lesy výmladkového i semenného původu) a lesy vysoké, jsou stanovištěm, které ukazuje vývoj po výrazném omezení aktivního managementu od r. 1955 do 2004 a po úplném ponechání samovolnému vývoji v posledních 12 letech. I když poslední hospodářský zásah na studovaných TVP byl proveden již v r. 1995, tak tyto porosty neměly dosud možnost projevit disturbanční dynamiku, jelikož se jedná o porosty relativně mladé. Struktura porostů a druhová diverzita stále ještě výrazně odrážejí původní způsob hospodaření, i když v rámci samovolného vývoje dále dochází k zvyšování zápoje, SDI indexu a přírůstu, zejména v původně nízkém lese. Více než ke změnám diverzity ve stromovém patře došlo ve studovaném období ke změnám v druhové struktuře přirozené obnovy, a to zejména v souvislosti se zvýšením zápoje (mizení dubu z přirozené obnovy a vyšší podíl javoru mléče a jasanu) a k projevům výrazné konkurenceschopnosti buku v těchto podmírkách. Ke změnám v obnově došlo také z hlediska věkové a prostorové struktury, i z hlediska výrazného snížení škod zvěří okusem terminálu, což je důsledkem výrazného zvýšení početnosti obnovy a současně i managementu zvěře.

Změny v biodiverzitě habrových doubrav a vápnomilných bučin na lokalitě Doutnáč mají více možných příčin. Za hlavní příčinu považujeme změnu lesního hospodaření od nízkého lesa k lesu vysokému, výrazné omezení aktivního managementu od r. 1955. V průběhu sledovaných let 2002–2014 v diverzitě stromového patra došlo k jen k minimálním změnám, naproti tomu k výraznějším změnám došlo v diverzitě přirozené obnovy. Jednalo se nejen o pozitivní změny z hlediska druhové, věkové a prostorové struktury přirozené obnovy, patrně díky výraznějšímu snížení škod zvěří okusem terminálního vrcholu. Dosud se v těchto porostech ještě nerozběhly standardní disturbanční procesy. Jedná se především o rozpad stromového patra fyzickým stářím a napadením fytopatogeny, které by zásadním způsobem změnily biodiverzitu těchto porostů.

Různorodá struktura jak stromových pater, tak i přirozené obnovy je na lokalitě Doutnáč dáná jak způsoby lesního hospodaření na daných TVP v habrových doubravách v minulosti, tak i vlivem odlišných ekologických nároků jednotlivých dřevin v průběhu jejich vývoje, a to i po upuštění aktivního managementu. Diference ve struktuře v horizontální struktuře byly zaznamenány jak v porovnání jednotlivých TVP, tak i v rámci jednotlivých druhů dřevin na TVP. Mezidruhové odlišnosti zejména v horizontální struktuře v rámci jednotlivých ploch proto nelze zdůvodnit pouze vlivem hospodaření v minulosti, ale je nutné vzít v potaz jednotlivé odlišné a specifické nároky druhů dřevin na podmínky prostředí a jejich ekologické požadavky jako takové, podle kterých se tito jedinci v rámci spontánního vývoje přizpůsobovali daným podmínkám prostředí a utvářeli tak porostní strukturu bez přímého vlivu člověka. Tyto výsledky tak mohou mít důležitou roli pro zlepšení pochopení porostní struktury v rámci spontánního vývoje porostů habrových doubrav a zároveň mohou přispět k tvorbě a realizaci různých způsobů jejich aktivního managementu v lese vysokém, sdruženém či nízkém v obdobných stanovištních poměrech.

Získané výsledky mohou být lesníky a ochranou přírody využity jako základ pro tvorbu přírodě blízkého managementu v obdobných stanovištních podmínkách, kde je třeba přistoupit k přestavbě porostů na porosty s vyšším stupněm přirozenosti, a to zejména v CHKO Český kras a v CHKO Křivoklátsko.

8. Literatura

- AMBROŽ R., VACEK S., VACEK Z., KRÁL J., ŠTEFANČÍK I. (2015): Current and simulated structure, growth parameters and regeneration of beech forests with different game management in the Lány Game Enclosure. *Lesnický časopis – Forestry Journal*, 61: 2: 78–88.
- BÁČE R., SVOBODA M. (2016): Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích. *Lesnický průvodce* 6, VÚLHM Jíloviště Strnady, 44 s.
- BARBIER S., GOSSELIN F., BALANDIER P., (2008): Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254: 1–15.
- BARBIER S., CHEVALIER R., LOUSSOT P., BERGÈS L., GOSSELIN F. (2009): Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management*, 258: 176–186.
- BARNA M. BOŠELA M. (2015): Tree species diversity change in natural regeneration of a beech forest under different management. *Forest ecology and management*, 342: 93–102.

- BARTHA S., MEROLLI A., CAMPETELLA G., CANULLO, R. (2008): Changes of vascular plant diversity along a chronosequence of beech coppice stands, central Apennines, Italy. *Plant Biosystems*, 142: 572–583.
- BEGON M., TOWNSEND C. R., HARPER J. L. (2006): Ecology: from individuals to ecosystems, 4th edn. Blackwell Publishing, Oxford, 738 s.
- BENEŠ J., ČÍŽEK O., DOVALA J., KONVIČKA M. (2006): Intensive game keeping, coppicing and butterflies: The story of Milovicky Wood, Czech Republic. *Forest Ecology and Management*, 237: 353–365.
- BENGTSSON J., NILSSON S.G., FRANC A., MENOZZI P. 2000: Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132: 39-50.
- BERGMEIER E. (2008): Xero-thermophile Laubwälder und beweidete Gehölze der FFH-Richtlinie: was ist ein günstiger Erhaltungszustand? Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft, 20, 108–124.
- BÍLEK L, REMEŠ J, PODRÁZSKÝ V, ROZENBERGAR D, DIACI J, ZAHRADNÍK D (2014) Gap regeneration in near-natural European beech forest stands in Central Bohemia – the role of heterogeneity and micro-habitat factors. *Dendrobiology* 71: 59–71.
- BILLAMBOZ, A. (2001) Beitrag der Dendrochronologie zur Frage der Besiedlungsdynamik und Bevölkerungsdichte am Beispiel der Pfahlbausiedlungen Südwestdeutschlands. Mensch und Umwelt während des Neolithikums und der Frühbronzezeit in Mitteleuropa (eds A. Lippert, M. Schultz, S. Shennan and M. Teschler-Nicola), pp. 53–60, Verlag Marie Leidorf, Rahden.
- BIRKS H.J.B. (2005): Mind the gap: how open were European primeval forests? *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 4: 154–156.
- BOHN U., NEUHÄUSL, R. (eds) - (2000): Karte der natürlichen Vegetation Europas. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- BOŠELA, M., ŠTEFANČÍK, I., PETRÁŠ, R. VACEK, S. (2016): The effects of climate warming on the growth of European beechforests depend critically on thinning strategy and site productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 222: 21–31.
- BRADSHAW R.H.W., HANNON G.E. LISTER, A.M. (2003): Along-term perspective on ungulate-vegetation interactions. *Forest Ecology and Management*, 181: 267–280.
- BRAUN S., THOMAS V. F., QUIRING R., FLÜCKIGER W. (2010): Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environ. Pollut.*, 158: 2043–2052.
- BRUCKMAN V. J., YAN S., HOCHBICHLER E., GLATZEL G. (2011): Carbon pools and temporal dynamics along a rotation period in *Quercus* dominated high forest and coppice with standards stands. *Forest Ecology and Management*, 262 (9): 1853-1862.
- BRUNET J., VALTINAT K., MAYR M.L., FELTON A., LINDBLADH M., BRUUN H.H. (2011): Understory succession in post-agricultural oak forests: Habitat fragmentation affects forest specialists and generalists differently. *Forest Ecology and Management*, 262: 9: 1863-1871.
- BULUŠEK D., VACEK Z., VACEK S., KRÁL J., BÍLEK L., KRÁLÍČEK I. (2016): Spatial pattern of relict beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Sudetes of the Czech Republic and Poland. *Journal of Forest Science*, 62: 7: 293–305.

- BÜRGI M., RUSSELL E.W.B. (2001): Integrative methods to study landscape changes. *Land Use Policy*, 18: 9–16.
- BURRASCANO S., LOMBARDI F., MARCHETTI M. (2008): Old-growth forest structure and deadwood: are they indicators of plant species composition? A case study from central Italy. *Plant Biosystems*, 142: 313–323.
- BURRASCANO S., SABATINI F. M., BLASI C. (2011): Testing indicators of sustainable forest management on understorey composition and diversity in southern Italy through variation partitioning. *Plant Ecol*, 212: 829–841.
- CIANCIO O., CORONA P., LAMONACA A., PORTOGHESI L., TRAVAGLINI D., (2006): Conversion of clearcut beech coppices into high forests with continuous cover: A case study in central Italy. *Forest Ecology and Management*, 224: 3: 235–240.
- CLARK P.J., EVANS F.C. (1954): Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationship in populations. *Ecology*, 35: 445–453.
- COLLET C., LANTER O., PARDOS M. (2001): Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Ann. For. Sci.*, 58: 127–134.
- COURBAUD B., GOREAUD F., DREYFUS P., BONNET F. R. (2001): Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model: some examples based on the CAPSIS software “unevenaged spruce forests” module. *For Ecol Manag*, 145: 15–28.
- CULEK M. et al. (2005): Biogeografické členění České republiky II díl. Praha, AOPK ČR, 590 s.
- ČERNÝ V. (1949): Karlštejnské panství ve vývoji šesti století. *Časopis společnosti přátel starožitností*, Praha, Společnost přátel starožitností, 57: 77–86.
- ČUFAR, K., GRABNER, M., MORGOS, A., MARTINEZ DEL CASTILLO, E., MERELA, M., DE LUIS, M. (2014): Common climatic signals affecting oak tree-ring growth in SE Central Europe. *Trees Struct. Funct.* 28: 5: 1267–1277.
- DAMBRINE E., DUPOUHEY J. L., LAUT L., HUMBERT L., THINON M., BEAUFILS T., RICHARD H. (2007): Present forest biodiversity patterns in France related to former Roman agriculture. *Ecology* 88: 1430–1439.
- DAVID F.N., MOORE P.G. (1954): Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany of London*, 18:47–53.
- DEBELJAK M. (2006): Coarse woody debris in virgin and managed forests. *Ecol. Indicat.*, 6: 733–742.
- DEL RÍO M., CONDÉS S., PRETZSCH H. (2014): Analyzing size-symmetric vs. size-asymmetric and intra- vs. inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. *Forest Ecology and Management*, 325: 90–98.
- DIACI J., ADAMIC T., ROZMAN A. (2012): Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing. *Forest Ecol. Manag.*, 285: 20–28.
- DIACI J., ROŽENBERGAR D. (Eds.) (2001): Regeneration processes in European beech forests. In: *NatMan Working Report 3*.
- DIECKMANN U., LAW R., METZ J. A. J. (2000): The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity. Cambridge University Press, Cambridge.
- DIECKMANN U., LAW R., METZ J. A. J. (2001): The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108: 327–328.

- DIELER J., PRETZSCH H. (2013): Morphological plasticity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed-species stands. *For. Ecol. Manage.*, 295: 97–108
- DUELLI, P., OBRIST, M.K. (2003): Regional biodiversity in an agricultural landscape: the contribution of seminatural habitat islands. *Basic and Applied Ecology*, 4: 129–138.
- ELLENBERG H., LEUSCHNER C. (2010): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*, 6th ed. Ulmer, Stuttgart, DE., 110 s.
- FABRIKA M., ĎURSKÝ J. (2005): Stromové růstové simulátory. EFRA, Zvolen, 112 s.
- FICHTNER A., STURM K., RICKERT C., VON OHEIMB G., HÄRDTLE W. (2013): Crown size-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) are driven by the interplay of disturbance intensity and inter-specific competition. *Forest Ecology and Management*, 302: 178–184.
- FUJIMORI T. (2001): Ecological and Silvicultural Strategies for Sustainable Forest Management. Amsterdam, Elsevier: 398.
- FÜLDNER K. (1995): Strukturbeschreibung in Mischbeständen, *Forstarchiv*, 66: 235–606.
- FULLER R. J. (1992): Effects of coppice management on woodland breedings birds. In: Buckley G. P. (ed.): *Ecology and Management of Coppice Woodlands*. London, Chapman and Hall: 169–193.
- FULLER R. J., GILL, R. M. A. (2001) Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry*, 74: 193–199.
- GETZIN S., WIEGAND T., WIEGAND K., HE F. (2008): Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *J. Ecol.* 96: 807–820.
- GIMMI U., BÜRGI M., STUBER M. (2008): Reconstructing anthropogenic disturbance regimes in forest ecosystems: a case study from the Swiss Rhone Valley. *Ecosystems*, 11, 113–124.
- GONDARD H., ROMANE F., GRANDJANNY M., LI J., ARONSON, J. (2001): Plant species diversity changes in abandonment chestnut (*Castanea sativa*) groves in southern France. *Biodiversity and Conservation*, 10, 189–207.
- GOREAUD, F. (2000): Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. Ph.D. thesis, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, France.
- GOREAUD, F., PELISSIER, R. (2003): Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K-12-function: population independence vs. Random labelling hypotheses. *J. Vegetat. Sci.*, 14: 681–692.
- GÖTMARK F. (2007): Careful partial harvesting in conservation stands and retention of large oaks favour oak regeneration. *Biological conservation*. 140: 349–358.
- GRAAE B. J., HESKJÆR V. S. (1997): A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 96 (1–2): 111–123.
- GRAMS T. E., ANDERSEN C. P. (2007): Competition for resources in trees: physiological versus morphological plasticity. *Progr. Botany*, 69: 356–381.
- GRIESS V. C., ACEVEDO R., HÄRTL F., STAUPENDAHL K., KNOKE T. (2012): Does mixing tree species enhance stand resistance against natural hazards? A case study for spruce. *Forest Ecology and Management*, 267 : 284-296.
- GURNELL J., HICKS M., WHITEBREAD S. (1992): The effects of coppice management on small mammal populations. In: Buckley 34, J. FOR. SCI., 61: 1: 27–34

- HANECA K., VAN ACKER J., BEECKMAN, H. (2005): Growth trends reveal the forest structure during Roman and medieval times in Western Europe: a comparison between archaeological and actual oak ring series (*Quercus robur* and *Quercus petraea*). Annals of Forest Science, 62: 797–805.
- HANECA, K., ČUFAR, K., BEECKMAN, H. (2009): Oaks, tree-rings and wooden cultural heritage: a review of the main characteristics and applications of oak dendrochronology in Europe. J. Archaeolog. Sci., 36, 1–11.
- HARMON M. E., FRANKLIN J. F., SWANSON F.J., SOLLINS P., GREGORY S.V., LATTIN J.D., ANDERSON N.H., CLINE S.P., AUMEN N.G., SEDELL J.R., LIENKAEMPER G.W., CROMACK K.JR., CUMMINS K.W. 1986. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. Advances in Ecological Research 15: 133-302.
- HARMS K.E., WRIGHT S.J., CALDERON O., HERNANDEZ A., HERRE E. A. (2000): Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. Nature 404: 493–495.
- HAVEMAN R., SCHAMINÉE J. (2005) Floristic changes in abandoned oak coppice forests in the Netherlands with some notes on apomictic species. Botanika Chronika, 18: 149–160.
- HÉDL R., KOPECKÝ M., KOMÁREK J. (2010): Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. Diversity and Distributions, 16: 267–276.
- HILL M.O. (1973): Diversity and evenness: A unifying notation and its consequenses. Ecology, 54: 427–432.
- HOFMEISTER J., MIHALJEVIĆ M., HOŠEK J. (2004): The spread of ash (*Fraxinus excelsior*) in some European oak forests: an effect of nitrogen deposition or successional change? Forest Ecology and Management, 203: 35–47.
- HOPKINS B, SKELLAM J. G. (1954): A new method for determining the type of distribution of plant individuals. Annals of Botany, 18: 213–227.
- HORÁK, J., VODKA, S., KOUT, J., HALDA, J. P., BOGUSCH, P., PECH, P. 2014. Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. For. Ecol. Manage. 315, 80–85.
- HUI G.Y., GADOW K.V., HU Y.B., XU H. (2007). Structure-based forest management. pp. 29–36. China Forestry Press, Beijing, CN.
- HUNTER M.L. JR. (1999): Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.p. 325.
- CHYTRÝ M., DANIHELKA J. (1993): Long-term changes in the field layer of oak and oak-hornbeam forests under the impact of deer and mouflon. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 28: 225–245.
- JACTEL H., BROCKERHOFF E.G. (2007): Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecol Lett, 10: 835–848.
- JAEHNE S.C., DOHRENBUSCH A. (1997): Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 116: 333-345.
- JANCKE O., DORREN L. K. A., BERGER F., FUHR M., KÖHL M. (2009): Implications of coppice stand characteristics on the rockfall protection function. For Ecol Manag, 259:124–131.
- JANÍK D., ŠAMONIL P., VRŠKA T., ADAM D., UNAR P., HORT L., KRÁL K. (2008): Doutnáč - monitoring lokality ponechané samovolnému vývoji. [Doutnáč - monitoring of the locality

- left to spontaneous development.] Folia Forestalia Bohemica 9, Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce, s.r.o., 60 s.
- JOHANN, E. (2007): Traditional forest management under the influence of science and industry: the story of the alpine cultural landscapes. *Forest Ecol. Manage.*, 249: 54–62.
- JOYS A.C., FULLER R.J., DOLMAN P.M., (2004): Influences of deer browsing, coppice history, and standard trees on the growth and development of vegetation structure in coppiced woods in lowland England. *Forest Ecol. Manage.*, 202: 23–37.
- KADAVÝ J. et al. (2011): Nízký a střední les jako plnohodnotná alternativa hospodaření malých a středních vlastníků lesa. Obecná východiska. Kostelec nad Černými Lesy, Lesnická práce, s. r. o., Kostelec nad Černými Lesy, 294 s.
- KALIS A. J., MERKT J., WUNDERLICH J. (2003) Environmental changes during the Holocene climatic optimum in central Europe - human impact and natural causes. *Quaternary Science Reviews*, 22: 33–79.
- KEITH S.A., NEWTON A.C., MORECROFT M.D., BEALEY C.E., BULLOCK J.M. (2009): Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 3539–3544.
- KELTY M.J. (2006): The role of species mixtures in plantation forestry. *For Ecol Manag*, 233: 195–204.
- KIENAST F., WILDI O., BRZEZIECKI B. (1998): Potential impacts of climate change on species richness in mountain forests - an ecological risk assessment. *Biological Conservation*, 83 (3): 291–305.
- KIM, M., LEE, W. K., SON, Y., YOO, S., CHOI, G. M., CHUNG, D. J. (2017): Assessing the impacts of topographic and climatic factors on radial growth of major forest forming tree species of South Korea. *Forest Ecology and Management*, 404: 269–279.
- KINT V. (2005): Structural development in ageing temperate Scots pine stands. *Forest Ecol. Manage.* 214: 237–250.
- KNOLLOVÁ I., CHYTRÝ M. (2004): Oak-hornbeam forests of the Czech Republic: geographical and ecological approaches to vegetation classification. Dubohabřiny České republiky: geografický a ekologický přístup ke klasifikaci vegetace. *Preslia*, 76: 291–311.
- KONVIČKA M., ČÍŽEK L., BENEŠ J. (2004): Ohrožený hmyz nížinných lesů: ochrana a management. Olomouc, Sagittaria, 79 s.
- KONVIČKA M., NOVÁK J., BENEŠ J., FRIC Z., BRADLEY J., KEIL P., HRČEK J., CHOBOT K., MARHOUL P. (2008): The last population of the Woodland Brown butterfly (*Lopinga achine*) in the Czech Republic: habitat use, demography and site management. *Journal of Insect Conservation*, 12: 549–561.
- KOPECKÝ M., HÉDL R., SZABÓ P. (2013): Non-random extinctions dominate plant community community changes in abandoned coppices. *Journal Applied Ecology*, 50: 79–87.
- KORPEL Š. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten, Stuttgart, Jena, New York, Gustav Fischer Verlag, 310 p.
- KRÁL, J., VACEK, S., VACEK, Z., PUTALOVÁ, T., BULUŠEK, D., ŠTEFANČÍK, I. (2015): Structure, development and health status of spruce forests affected by air pollution in the western Krkonoše Mts. in 1979–2014. *Lesnický časopis – Forestry Journal*, 61: 3: 175–187.
- KRÁLÍČEK I., VACEK, Z., VACEK, S., REMEŠ, J., BULUŠEK, D., KRÁL, J., ŠTEFANČÍK I., PUTALOVÁ, T. (2017): Dynamics and structure of mountain autochthonous spruce-beech

- forests: impact of hilltop phenomenon, air pollutants and climate. *Dendrobiology*, 77: 121–139.
- KREJČÍ F., VACEK S., BÍLEK L., MIKESKA M., HEJCMANOVÁ P., VACEK, Z. (2013). The effects of climatic conditions and forest site types on disintegration rates in *Picea abies* occurring at the Modrava Peat Bogs in the Šumava National Park. *Dendrobiology*, 70: 35-44.
- KUBÍKOVÁ J. (2007): Kopec Doutnáč v NPR Karlštejn, modelové území geobotanických studií. *Bohemia centralis*, 298: 287–320.
- KUCBEL S., SANIGA M., JALOVIAR P., VENCURIK J. (2012): Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the north-western Carpathians: A 40-years perspective. *Forest Ecology and Management*, 264: 125–133.
- KUNSTLER G., CURT T., BOUCHAUD M., LE PART J. (2005): Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Can. J. Forest Res.*, 35: 1657–1668.
- LAMEIRE S., HERMY M., HONNAY O. (2000): Two decades of change in the ground vegetation of a mixed deciduous forest in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science*, 11: 695–704.
- LANG A. C., HÄRDTLE W., BRUELHEIDE H., KRÖBER W., SCHRÖTER M., VON WEHRDEN H., VON OHEIMB G. (2012): Horizontal, but not vertical canopy structure is related to stand functional diversity in a subtropical slope forest. *Ecol Res*, 27: 181–189.
- LASSAUCE A., ANSELLE P., LIEUTIER F., BOUGET CH. (2012): Coppice-with-standards with an overmature coppice component enhance saproxylic beetle biodiversity: A case study in French deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 266: 273-285.
- LENOIR J., GÉGOUT J.C, MARQUET P.A., DE RUFFRAY P., BRISSE H. (2008): A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320: 1768–1771.
- LHOTKA J. M., LOEWENSTEIN E. F. (2008): Influence of canopy structure on the survival and growth of underplanted seedlings. *New Forests* 35: 89–104.
- LI J., LI, J. (2003): Regeneration and restoration of broad-leaved Korean pine forests in the Lesser Xing'an Mountains of Northern China. *Acta Ecol. Sin.*, 23: 1268–1277.
- LI Y., HUI G., ZHAO Z., HU Y. (2012): The bivariate distribution characteristics of spatial structure in natural Korean pine broad-leaved forest. *J. Vegetat. Sci.* 23: 1180–1190.
- LI Y., YE S., HUI G., HU Y., ZHAO Z. (2014): Spatial structure of timber harvested according to structure-based forest management. *For Ecol Manag*, 322: 106–116.
- LIGOT G., BALANDIER P., FAYOLLE A., LEJEUNE P., CLAESSENS H., (2013): Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *Forest Ecol. Manage.*, 304: 391–398.
- LOŽEK V. et al. (2005): Chráněná území ČR, svazek VIII. Praha, Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, 904 s. Kapitola Karlštejn, s. 630-637.
- MARGALEF R (1958): Information theory in ecology. *General Systematics* 3:36–71
- 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.
- MATTHEWS J. D. (1991): *Silvicultural Systems*. Oxford, Oxford University Press: 284.

- MATULA R., SVÁTEK M., KŮROVÁ J., ÚRADNÍČEK L., KADAVÝ J., KNEIFL M. (2012): The sprouting ability of the main tree species in Central European coppices: implications for coppice restoration. European Journal of Forest Research, 131: 1501–1511.
- MCPFE (2003): Improved pan-European indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting. In: Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Vienna.
- MENHINICK, C.F. (1964): A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. Ecology, 45: 859–861.
- MENZEL, A., SPARKS, T. H., ESTRELLA, N., KOCH, E., AASA, A., AHAS, R., ALM-KÜBLER, K., BISSOLLI, P., BRASLAVSKÁ, O., BRIEDE, A., et al. (2006): European phenological response to climate change matches the warming pattern. Glob. Change Biol. 12, 1969–1976.
- MÍCHAL I., PETŘÍČEK V. et al. (1999): Péče o chráněná území. II. Lesní společenstva. Praha, AOPK ČR, 714 s.
- MILAD M., SCHAICH H., BÜRGI M., KONOLD W. (2011): Climate change and nature conservation in Central European forests: A review of consequences, concepts and challenges. Forest Ecology and Management, 261 (4): 829-843.
- MIZUNAGA H., UMEKI T. (2001): The relationships between tree size and spatial distribution of foliage-mass within crowns of Japanese cedars (*Cryptomeria japonica*) in young plantations. For Ecol Manag, 149: 129–140.
- MODRÝ M., HUBENÝ D., REJŠEK K. (2004): Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. Forest Ecology and Management, 188:185–195.
- MÖLDER A., BERNHARDT-RÖMERMAN M., SCHMIDT W. (2008): Herb-layer diversity in deciduous forests: raised by tree richness or beaten by beech? Forest Ecology and Management, 256: 272–281.
- MONTES, F., CANELLAS, I., DEL RIO, M., CALAMA, R., MONTERO, G., 2004. The effects of thinning on the structural diversity of coppice forests. Ann. Forest Sci. 61, 771–779.
- MOSANDL, R., KLEINERT, A., 1998. Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus silvestris* L.) stands. Forest Ecol. Manage. 106: 35–44.
- MOUNTFORD M. D. (1961): On E. C. Pielou's index of non-randomness. Journal of Ecology, 49: 271–275.
- MÜLLEROVA J., HÉDL R., SZABÓ P., (2015): Coppice abandonment and its implications for species diversity in forest vegetation. Forest Ecology and Management, 343: 88–100.
- MÜLLEROVA J., SZABÓ P., HÉDL R. (2014): The rise and fall of traditional forest management in southern Moravia: A history of the past 700 years. Forest Ecology and Management, 331: 104–115.
- NĚMEČEK J., MACKŮ J., VOKOUN J., VAVŘÍČEK D., NOVÁK P. (2001): Taxonomický klasifikační systém půd České republiky. Praha, ČZU, 78 s.
- NETSVETOV, M., SERGEYEV, M., NIKULINA, V., KORNIYENKO, V., PROKOPUK, Y. (2017): The climate to growth relationships of pedunculate oak in steppe. Dendrochronologia, 44, 31–38.

- NGO BIENG M.A., PEROT T., DE COLIGNY F., GOREAUD F. (2013): Spatial pattern of trees influences species productivity in a mature oak–pine mixed forest. Eur J Forest Res, 132: 841–850.
- NILSSON S. G., NIKLASSON M., HEDIN J., ARONSSON G., GUTOWSKI J. M., LINDER P., LJUNGBERG H., MIKUSINSKI G., RANIUS T. (2002): Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. Forest Ecology and Management, 161: 189–204.
- NOVÁK A., TLAPÁK J. (1974): Historie lesů v chráněné krajinné oblasti Český kras. Bohemia centralis, 3: 9–40.
- NOŽIČKA J. (1957): Přehled vývoje našich lesů. Praha, SZN, 459 s.
- OLESEN T. (2001): Architecture of a cool-temperate rain forest canopy. Ecology, 82: 2719–2730.
- PACKHAM J. R., THOMAS P. A., ATKINSON M. D., DEGEN T. (2012): Biological flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. J. Ecol. 100: 1557–1608.
- PAILLET Y., BERGÈS L., HJÄLTÉN J., ÓDOR, P., AVON, C., BERNHARDT-RÖMERmann M., BIJLSMA R. J., DE BRUYN L., FUHR M., GRANDIN U., KANKA R., LUNDIN L., LUQUE S., MAGURA T., MATESANZ S., MÉSZÁROS I., SEGASTIÁ M. T., SCHMIDT W., STANDOVÁR T., TOTHMÉRÉSZ B., UOTILA A., VALLADARES F., VELLAK K., VIRANEN R. (2010): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. Conserv Biol, 24: 101–112.
- PAQUETTE A., MESSIER C. (2011): The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. Glob. Ecol. Biogeogr. 20 (1): 170–180.
- PERRY, G. L. W., MILLER, B. P., ENRIGHT, N. J., 2006. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. Plant Ecol. 187, 59–82.
- PETERKEN G. F. (1993): Woodland Conservation and Management. London, Chapman and Hall: 314.
- PETRITAN A.M., BIRIS I.A., MERCE O., TURCU D.O. PETRITAN I. C. (2012): Structure and diversity of a natural temperate sessile oak (*Quercus petraea* L.) – European Beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. Forest Ecol. Manage, 280: 140–149.
- PETRITAN I. C., MARZANO R., PETRITAN A. M., LINGUA E., (2014): Overstory succession in a mixed *Quercus petraea*–*Fagus sylvatica* old growth forest revealed through the spatial pattern of competition and mortality. Forest Ecology and Management, 326: 15: 9-17.
- PIELOU E. C. (1975): Ecological diversity. New York: Wiley, 165 s.
- PIELOU E.C. (1959): The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. Journal of Ecology, 47: 607–613.
- PLUE J., VAN GILS B., DE SCHRIJVER A., PEPPLER-LISBACH C., VERHEYEN K., HERMY M.(2013): Forest herb layer response to long-term light deficit along a forest developmental series. Acta Oecologica, 53: 63-72.
- POMMERENING, A., 2002. Approaches to quantifying forest structures. Forestry 75, 305–324.
- POMMERENING, A., STOYAN, D., 2006. Edge-correction needs in estimating indices of spatial forest structure. Can. J. Forest Res. 36, 1723–1739.
- PRESCOTT C. E. (2002): The influence of the forest canopy on nutrient cycling. Tree Physiol 22:1193–1200.

- PRETZSCH H. (2006): Wissen nutzbar machen für das Management von Waldökosystemen. Allgemeine Forstzeitschrift/Der Wald, 61: 1158–1159.
- PRETZSCH H. (2014): Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. Forest Ecology and Management, 327: 251–264.
- PRETZSCH, H., SCHÜTZE, G., 2005. Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* L Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. Plant Biol. 7, 628–639.
- PROKOP, O., KOLÁŘ, T., BÜNTGEN, U., KYNCL, J., KYNCL, T., BOŠELA, M., CHOMA, M., BARTA, P., RYBNÍČEK, M. (2016): On the palaeoclimatic potential of a millennium-long oak ring width chronology from Slovakia. Dendrochronologia, 40, 93–101.
- PRŮŠA E. (1985): Die böhmischen und mährischen Urwälder. Vegetace ČSSR, A15, Praha, Academia, 577 s.
- PUKKALA T. (1989): Methods to describe the competition process in a tree stand. Scand J Forest Res, 4: 187–202.
- RACKHAM O. (2006): Woodlands., Collins new naturalist library, London, 592 p.
- REINEKE L.H. (1933): Perfecting a stand-density index for even-aged forests. J. Agric. Res., 46: 627–638.
- REMEŠ, J., BILEK, L., NOVAK, J., VACEK, Z., VACEK, S., PUTALOVA T., KOUBEK L. (2015): Diameter increment of beech in relation to social position of trees, climate characteristics and thinning intensity. Journal of Forest Science, 61: 10: 456–464.
- RIPLEY B. D. (1981): Spatial statistics. New York, John Wiley & Sons, 252 p.
- ROHNER, B., BIGLER, C., WUNDER, J., BRANG, P., BUGMANN, H., (2012): Fifty years of natural succession in Swiss forest reserves: changes in stand structure and mortality rates of oak and beech. J. Veg. Sci., 23, 892–905.
- ROONEY T. P. (2009): High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. Plant Ecology, 202, 103–111.
- ROONEY T.P., WIEGMANN S.M., ROGERS D.A. WALLER D.M. (2004): Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understorey communities. Conservation Biology, 18: 787–798.
- ROZAS V., (2003): Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech–oak lowland forest in Northern Spain. Forest Ecol. Manage., 182: 175–194.
- ROZAS, V., (2005): Dendrochronology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in an old-growth pollarded woodland in northern Spain: tree-ring growth responses to climate. Ann. Sci. For. 62, 209–218.
- ROZAS, V., GARCÍA-GONZÁLEZ, I. (2012): Too wet for oaks? Inter-tree competition and recent persistent wetness predispose oaks to rainfall-induced dieback in Atlantic rainy forest. Global Planet. Change 94–95, 62–71.
- SAGHEB-TALEBI K., SCHÜTZ J. P. (2002): The structure of natural oriental beech (*Fagus orientalis*) forests in the Caspian region of Iran and the potential for the application of the group selection system. Forestry, 75: 465–472.
- SHANNON C. E. (1948): A mathematical theory of communications. Bell. Syst. Techn. J., 27: 379–423.
- SIMPSON, H. (1949): Measurement of diversity. Nature, 163: 688 p.

- SJÖLUND M. J., JUMP A. S. (2015): Coppice management of forests impacts spatial genetic structure but not genetic diversity in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management*, 336: 65–71.
- SOHAR, K., LÄÄNELAID, A., ECKSTEIN, D., HELAMA, S., JAAGUS, J., 2014. Dendroclimatic signals of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in Estonia. *Eur. J. For. Res.* 133 (3), 535–549.
- SONG B., CHEN J., SILBERNAGEL J. (2004): Three-dimensional canopy structure of an old-growth Douglas-fir forest. *For Sci*, 50: 376–386.
- SPETICH A. M., LIECHTY H.O., STANTURF J.A., MARION D.A., LUCKOW K., MEIER C.E., GULDIN J. M., 2002. Coarse woody debris of a prerestoration shortleaf pinebluestem forest. In: Outcalt K. W. (ed.), *Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference*, 22–22. march 2001, Knoxville, Tennessee, NC: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, Asheville, pp. 615-619.
- SPITZER L., KONVIČKA M., BENEŠ J., TROPEK R., TUF I. H., TUFOVÁ J. (2008): Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. *Biological Conservation*, 141: 827–837.
- STRANDBERG B., KRISTIANSEN S.M., TYBIRK K. (2005) Dynamic oak-scrub to forest succession: effects of management on understorey vegetation, humus forms and soils. *Forest Ecologyand Management*, 211: 318–328.
- STŘEŠÍK S., ŠAMONIL P.(2006): Ecological valence of expanding European ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Bohemian Karst (Czech Republic). *Journal of Forest Science*, 52: 293-305.
- SUCHOMEL CH., PYTTEL P., BECKER G., BAUHUS J. (2012): Biomass equations for sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and hornbeam (*Carpinus betulus* L.) in aged coppiced forests in southwest Germany. *Biomass and Bioenergy*, 46: 722-730.
- SUMIDA, A., TERAZAWA, I., TOGASHI, A., KOMIYAMA, A., 2002. Spatial arrangement of branches in relation to slope and neighbourhood competition. *Ann. Bot.* 89, 301–310.
- SZABÓ P (2009): Open woodland in Europe in the Mesolithic and in the Middle Ages: Can there be a connection? *Forest Ecology and Management*, 257: 2327–2330.
- SZABÓ P. (2010): Driving forces of stability and change in woodland structure: a case-study from the Czech lowlands. *Forest Ecology and Management*, 259: 650–656.
- SZYMURA T. H., SZYMURA M., PIETRZAK M. (2013): Influence of land relief and soil properties on stand structure of overgrown oak forests of coppice origin with *Sorbus torminalis*. *Dendrobiology*, 71: 49–58.
- ŠAMONIL P. (2007): Uniqueness of limestone soil-forming substrate in the forest ecosystem classification. *Journal of Forest Science*, 53: 149–161.
- ŠAMONIL P., VIEWEGH J. (2005): Forest site classification of forest ecosystems in Bohemian Karst (Czech Republic). *Journal of Forest Science*, 53: 508–518.
- ŠMILAUER P., LEPŠ J. (2014): Multivariate Analysis of Ecological Data using Canoco 5. – Cambridge University Press, Cambridge.
- ŠPLÍCHALOVÁ M., ADAMEC Z., KADAVÝ J., KNEIFL M. (2012): Probability model of sessile oak (*Quercus petraea* /Matt./ Liebl.) stump sprouting in the Czech Republic. *European Journal of Forest Research*, 131: 1611–1618.

- ŠRÁMEK M., VOLAŘÍK D., ERTAS A., MATULA R. (2015): The effect of coppice management on the structure, tree growth and soil nutrients in temperate Turkey. *J. For. Sci.*, 61: 27–34.
- ŠTEFANČÍK I. (2017): Crown development of beech crop trees under different thinning regimes. *J. For. Sci.*, 63: 173–181.
- THIMONIER A., DUPOUHEY J.L., BOST F., BECKER, M. (1994): Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist*, 126:533–539.
- TOLASZ, R., MÍKOVÁ T., VALERIÁNOVÁ T., VOŽENÍLEK V. (eds.), (2007): Climate atlas of Czechia. Olomouc, Czech Hydrometeorological Institute and Palacký University, 255 p.
- URLI, M., LAMY, J. B., SIN, F., BURLETT, R., DELZON, S., PORTÉ, A. J. (2015): The high vulnerability of *Quercus robur* to drought at its southern margin paves the way for *Quercus ilex*. *Plant Ecol.* 2, 177–187.
- UTÍNEK D. (2004): Conversions of coppices to a coppice-with-standards in Urban Forests of Moravský Krumlov. *Journal of Forest Science*, 50: 1: 38–46.
- VACEK S. (2003): Minimum area of forest left to spontaneous development in protected areas. *Journal of Forest Science*, 49, 2003, č. 8, s. 349 – 358.
- VACEK S., BÍLEK L., SCHWARZ O., HEJCMANOVÁ P., MIKESKA M. (2013): Effect of Air Pollution on the Health Status of Spruce Stands. A Case Study in the Krkonoše Mountains, Czech Republic. *Mountain Research and Development*, 33: 1: 40–50.
- VACEK S., ČERNÝ T., VACEK Z., PODRÁZSKÝ V., MIKESKA M., KRÁLÍČEK I. (2017b): Long-term changes in vegetation and site conditions in beech and spruce forests of lower mountain ranges of Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 398: 75–90.
- VACEK S., HEJCMAN M. (2012): Natural layering, foliation, fertility and plant species composition of a *Fagus sylvatica* stand above the alpine timberline in the Giant (Krkonoše) Mts., Czech Republic. *European Journal of Forest Research*, 131:799–810.
- VACEK S., HŮNOVÁ I., VACEK, Z., HEJCMANOVÁ P., PODRÁZSKÝ V., KRÁL J., PUTALOVÁ T., MOSER, W. K. (2015a): Effects of air pollution and climatic factors on Norway spruce forests in the Orlické hory Mts. (Czech Republic), 1979–2014. *European Journal of Forest Research*, 134: 1127–1142.
- VACEK S., MOUCHA P. et al. (2012): Péče o lesní ekosystémy v chráněných územích ČR. Praha, Ministerstvo životního prostředí, 896 s.
- VACEK S., VACEK Z., BÍLEK L., HEJCMANOVÁ P., ŠTÍCHA V., REMEŠ J. (2015b): The dynamics and structure of dead wood in natural spruce-beech forest stand – a 40 year case study in the Krkonoše National Park. *Dendrobiology*, 73: 21–32.
- VACEK S., VACEK Z., PODRAZSKÝ V., BILEK, L., BULUŠEK D., ŠTEFANČIK I., REMEŠ J., ŠTICHA V., AMBORŽ R. (2014): Structural Diversity of Autochthonous Beech Forests in Broumovske Stěny National Nature Reserve, Czech Republic. *Austrian Journal of Forest Science*, 131: 4: 191–214.
- VACEK Z. (2017): Structure and dynamics of spruce-beech-fir forests in Nature Reserves of the Orlické hory Mts. in relation to ungulate game. *Central European Forestry Journal*, 63: 23–34.
- VACEK Z., BULUŠEK D., VACEK S., HEJCMANOVÁ P., REMEŠ J., BÍLEK L., ŠTEFANČÍK I. (2017a): Effect of microrelief and vegetation cover on natural regeneration in European

- beech forests in Krkonoše national parks (Czech Republic, Poland). Austrian Journal of Forest Science, 134: 1: 75–96.
- VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., KRÁL J., REMEŠ J., BULUŠEK D., KRÁLÍČEK I. (2014): Ungulate Impact on Natural Regeneration in Spruce-Beech-Fir Stands in Černý důl Nature Reserve in the Orlické Hory Mountains, Case Study from Central Sudetes. Forests, 5: 2929–2946.
- VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., KRÁL J., ULBRICHOVÁ I., SIMON J., BULUŠEK D. (2018): Impact of applied silvicultural systems on spatial pattern of hornbeam-oak forests. Central European Forestry Journal, 64: 1: 33–45.
- VACEK Z., VACEK S., BÍLEK L., REMEŠ J., ŠTEFANČÍK I. (2015): Changes in horizontal structure of natural beech forests on an altitudinal gradient in the Sudetes. Dendrobiology, 73: 33–45.
- VACEK Z., VACEK S., PODRAZSKÝ V., BÍLEK L., ŠTEFANČÍK I., MOSER W. K., BULUŠEK D., KRÁL J., REMEŠ J., KRÁLÍČEK I. (2015d): Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. Polish Journal of Ecology, 63: 2: 233–246.
- VACEK, S., LEPŠ, J., 1996. Spatial dynamics of forest decline: the role of neighbouring trees. J. Vegetat. Sci. 7, 789–798.
- VACEK, S., VACEK, Z., BULUŠEK, D., PUTALOVÁ, T., SARGINCI, M. SCHWARZ, O., ŠRŮTKA, P., PODRÁZSKÝ, V., MOSER, W. K. (2015c): European Ash (*Fraxinus excelsior* L.) dieback: Disintegrating Forest in the Mountains Protected areas, Czech Republic. Austrian Journal of Forest Science, 132: 4: 203–223.
- VACEK, Z., VACEK, S., BULUŠEK, D., PODRÁZSKÝ, V., REMEŠ, J., KRÁL, J., PUTALOVÁ, T. (2017c): Effect of fungal pathogens and climatic factors on production, biodiversity and health status of ash in mountain forests. Dendrobiology, 77: 161–175.
- VACIK H., ZLATANOV T., TRAJKOV P., DEKANIC S., LEXER M. J. (2009): Role of coppice forests in maintaining forest biodiversity. Silva Balcanica, 10: 35–45.
- VAN CALSTER H., BAETEN L., DE SCHRIJVER A., DE KEERSMAEKER L., ROGISTER J. E., VERHEYEN K., HERMY M. (2007): Management driven changes (1967–2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. Forest Ecology and Management, 241(1–3): 258–271.
- VANHELLEMONT M., BAETEN L., VERHEYEN K. (2014): Relating changes in understorey diversity to environmental drivers in an ancient forest in northern Belgium. Plant Ecol. Evol. 147: 22–32.
- VERHEYEN K. (2000): Grazing ecology and forest history. Oxon, CABI Publishing, 506 p.
- VERHEYEN K., BAETEN L., DE FRENNE P., BERNHARDT-RÖMERMAN M., BRUNET J., CORNELIS J., DECOCQ G., DIERSCHKE H., ERIKSSON O., HÉDL R., HEINKEN T., HERMY M., HOMMEL P., KIRBY K., NAAF T., PETERKEN G., PETŘÍK P., PFADENHAUER J., VAN CALSTER H., WALther G.-R., WULF M., VERSTRAETEN G. (2011): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. Journal of Ecology, 100: 352–365.
- VESK P. A., WESTOBY M. (2004): Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. Journal of Ecology, 92: 310–320.

- VILD O., ROLEČEK J., HÉDL R., KOPECKÝ M., UTÍNEK D. (2013): Experimental restoration of coppice-with-standards: Response of understorey vegetation from the conservation perspective. *For. Ecol. Manage.*, 310: 234–241.
- VODKA Š., KONVIČKA M., ČÍZEK L. (2009) Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 13: 553–562.
- VON LUPKE B., HAUSKELLER-BULLERJAHN K. (2004): A contribution to modelling juvenile growth exemplified by mixed oak-beech regeneration. *Allgemeine Forst Und Jagdzeitung* 175: 61–69.
- VON OHEIMB, G. BRUNET, J. (2007): Dalby Söderskog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest. *Acta Oecologica*, 31: 229–242.
- VRŠKA, T., JANÍK, D., PÁLKOVÁ, M., ADAM, D., TROCHTA, J. (2016): Below- and above-ground biomass, structure and patterns in ancient lowland coppices. *iForests*, 10: 23–31.
- WARD, J. S., PARKER, G.R., FERRANDINO, F.J., 1996. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecol. Manage.* 83, 189–202.
- WAŻNY, T., LORENTZEN, B. E., KÖSE, N., AKKEMIK, Ü., BOLTRYK, Y., GÜNER, T., KYNCL, J., KYNCL, T., NECHITA, C., SAGAYDAK, S., VASILEVA, J. K. (2014): Bridging the gaps intree-ring records – creating a high-resolution dendrochronological network for Southeastern Europe. *Radiocarbon* 56 (4), 39–50.
- WIRTH C., GLEIXNER G., HEIMANN M. (Eds.) - (2009): Old-growth Forests: Function, Fate and Value. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 207 s.
- ZHAO Z., HUI G., YUAN S., LIU W., WANG R. (2009): Spatial structure characteristics of a *Quercus aliena* var. *acuteserrata* natural forest in Xiaolongshan. *Scientia Silvae Sin.* 45: 1–6.