

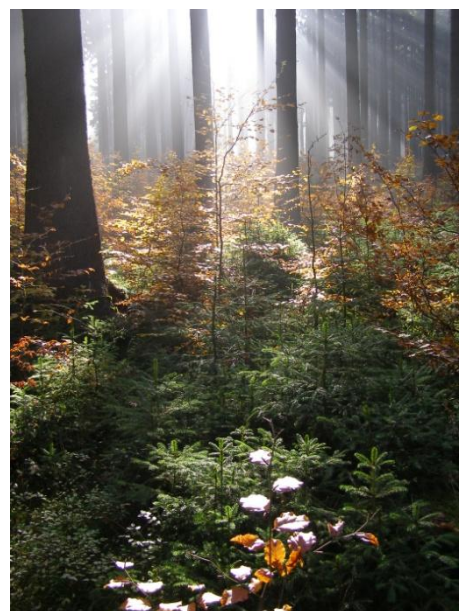
DÍLČÍ ASPEKTY PŘEMĚN A PŘESTAVEB  
SEKUNDÁRNÍCH MONOKULTUR  
SMRKU ZTEPILÉHO (*PICEA ABIES* L.)

Ústav zakládání a pěstění lesů

DISERTAČNÍ PRÁCE

Pavel Bednář

2016



Mendelova  
univerzita  
v Brně



Lesnická  
a dřevařská  
fakulta

Mendelova univerzita v Brně  
Lesnická a dřevařská fakulta  
Ústav zakládání a pěstění lesů

Dílčí aspekty přeměn a přestaveb sekundárních monokultur smrku ztepilého (*Picea abies* L.)  
Disertační práce

**Prohlášení:**

*Prohlašuji, že jsem disertační práci „DÍLČÍ ASPEKTY PŘEMĚN A PŘESTAVEB SEKUNDÁRNÍCH MONOKULTUR SMRKU ZTEPILÉHO (PICEA ABIES L.)“ zpracoval sám a uvedl jsem všechny použité prameny. Souhlasím, aby moje disertační práce byla zveřejněna v souladu s § 47b Zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách ve znění pozdějších předpisů a v souladu s platnou Směrnicí o zveřejňování vysokoškolských závěrečných prací.*

*Jsem si vědom, že se na moji práci vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., autorský zákon, a že univerzita má právo na uzavření licenční smlouvy a užití této práce jako školního díla podle §60 odst. 1 autorského zákona.*

*Autor kvalifikační práce se dále zavazuje, že před sepsáním licenční smlouvy o využití autorských práv díla s jinou osobou (subjektem) si vyžádá písemné stanovisko univerzity o tom, že předmětná licenční smlouva není v rozporu s oprávněnými zájmy univerzity a zavazuje se uhradit případný příspěvek na úhradu nákladů spojených se vznikem díla, a to až do jejich skutečné výše.*

V Brně, dne: 13. 12. 2015

.....  
Ing. et Ing. Pavel Bednář

**Poděkování:**

*Děkuji svému školiteli Ing. Jiřímu Součkovi, Ph.D. za vedení disertační práce a za cenné rady a připomínky k textu. Dále děkuji za součinnost kolegům lesníkům, na jejichž lesnických úsecích byl výzkum realizován a kamarádům z Ústavu zakládání a pěstění lesů za rozličnou pomoc. Děkuji všem přátelům a kamarádům, kteří se na terénních měřeních či jakýchkoliv dalších činnostech, souvisejících se vypracováním této disertační práce, v průběhu let podíleli – jejich jmenný seznam by byl dlouhý, a proto doufám, že se všichni z nich v těchto řádcích naleznou. Můj největší dík patří mé rodině za podporu a bezmeznou trpělivost, kterou s mými studii a výzkumem měla; bráchovi Petrovi navíc děkuji za praktickou pomoc při terénních měřeních.*

*Výzkum byl realizován s podporou grantových projektů IGA 57/2010 a FRVŠ 2413/2012, jejichž řešitelem byl autor předložené disertační práce.*





VĚNUJI PAMÁTCE MÉHO TAŤKY, VZÁCNÉHO ČLOVĚKA, VELKÉ  
LESNICKÉ OSOBNOSTI, INICIÁTOROVI ZAVÁDĚNÍ PŘÍRODĚ BLÍZKÝCH  
FOREM HOSPODAŘENÍ V LESÍCH NA ŽĎÁRSKU V NOVODOBÉ  
HISTORII, MÉMU PRVNÍMU A NEJLEPŠÍMU UČITELI O LESE, PŘÍRODĚ,  
ZVĚŘI, MYSLIVOSTI, ŽIVOTĚ...



**Pavel Bednář**

**Disertační práce:** DÍLČÍ ASPEKTY PŘEMĚN A PŘESTAVEB SEKUNDÁRNÍCH MONOKULTUR SMRKU ZTEPILÉHO (*PICEA ABIES* L.)

**Thesis:** SECONDARY MONOCULTURES OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* L.): TRANSFORMATION AND CONVERSION PROCESSES AND THE SUBSEQUENT CHANGES WITHIN THE FOREST STAND

### **Abstrakt**

Disertační práce se zabývala analýzou pěti vybraných témat souvisejících s problematikou přeměn a přestaveb sekundárních smrkových monokultur. Stanovištní vymezení práce bylo z důvodu popsaných souvislostí situováno na kyselá stanoviště vyšších poloh, konkrétně SLT 5K a 6K (resp. STG 5A3 *Fageta piceoso-abietina*; 6A3 *Fageta abietina-piceosa*). Řešení otázek růstové dynamiky a morfologického vývoje přirozené obnovy smrku ztepilého (*Picea abies* L. Karst.) v závislosti na světelné radiaci (porostním světle) přineslo zjištění jeho vysoké schopnosti morfologických adaptací ke konkrétním světelným podmínkám. Nejvýraznějšími změnami byly adaptace na úrovni délky živé koruny, popř. šířky koruny a dále na úrovni posunů mezi intenzitou výškového růstu a intenzitou laterálního růstu, resp. změnami na úrovni RHG (relativní výškový růst) a ADR (index apikální dominance). Světelné podmínky měly jen velmi malý vliv na hustotu přirozené obnovy smrku, a to maximálně do 70, resp. 100 cm horní výšky; index hustoty přirozené obnovy RI (hustota\*střední výška jedinců), tlumící vliv intraspecifické kompetice, vykazoval vyšší závislost na porostním světle. Výzkumné téma zabývající se růstovým, morfologickým a kvalitativním vývojem uměle obnoveného buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) v závislosti světelných podmínkách dané obnovní seče přineslo zjištění vysoce signifikantního vlivu světelných podmínek na výškový i tloušťkový růst jedinců, a také na hodnotu jejich štíhlostního kvocientu. Byl prokázán signifikantní vliv nárůstu světla na pokles morfologické kvality bukových jedinců. To bylo potvrzeno také signifikantním vlivem porostního světla na úhel nasazení větví v rámci dalšího výzkumného tématu, zabývajícího se destrukčními analýzami. Byla prokázána signifikantní vazba mezi hodnotou štíhlostního kvocientu a morfologickou kvalitou buku. Jedinci buku rostoucí v podsadbě reagují neprodleně na jednorázové uvolnění horní porostní clony obnovovaného porostu domýtnou fází clonné seče. Tato reakce spočívala v signifikantním nárůstu tloušťky s jeho další akcelerací ve druhé vegetační sezoně po uvolnění a výrazným a náhlým snížením morfologické kvality. Výškový růst se během prvních dvou let po uvolnění nelišil od růstu před uvolněním, ani od výškového růstu stejně starých jedinců rostoucích stále v podsadbě. Adaptace buku na světelné podmínky probíhá na všech adaptačních úrovních, a to na úrovni somatické morfologie celého jedince, na úrovni morfologie a anatomie orgánů – konkrétně listů a na úrovni fyziologických (biochemických) změn. Vysoká schopnost morfologických adaptací listů v závislosti na světle byla prokázána v případě všech sledovaných parametrů listové čepele (délka, šířka, plocha, průměrná hmotnost, specifická hmotnost LMA – hmotnost/plocha). Nejvyšší úroveň adaptace, svědčící zároveň o anatomické adaptaci listů, byla sledována u LMA; tato schopnost, spolu s ostatními, determinuje buk jako stínsnášející dřevinu, jak bylo podrobně diskutováno. Signifikantní vliv na veškeré parametry listů prokázala také výšková pozice listů v rámci vertikálního profilu koruny. Fyziologické (biochemické) adaptace buku na světelné podmínky, resp. druh obnovní seče, byly sledovány především prostřednictvím změn na úrovni obsahu dusíku (N) v listech. Byly nalezeny signifikantní regresní modely vztahu porostního světla a výčetní kruhové základny (G) stejnorodých, stejnověkových, vyspělých kmenovin smrku. Na základě porovnání signifikantních regresních modelů výškového růstu (resp. RHG) přirozené obnovy smrku a umělé obnovy buku byla prokázána rozdílná dynamika růst obou dřevin v rámci gradientu porostního světla; smrk vykazuje vyšší dynamiku výškového růstu nad hranicí cca 30 % světelného požitku volné plochy. To dle nalezených regresních modelů odpovídá výčetní kruhové základně obnovovaného porostu cca 40 m<sup>2</sup>/ha. Přírůstová reakce obnovně rozpracovaných stejnorodých, stejnověkových smrkových porostů na čtyři sledované druhy obnovních sečí (kotlík, násek, holá seč, clonná seč) byla předmětem samostatného výzkumného tématu analyzujícího 480 dendrochronologických vývrtů z 80 dospělých smrků, ze tří výškových úrovní a ze čtyř světových orientací v rámci kmene. Celkově nejvyšší světlostní přírůst (resp. přírůst ze zvýšeného uvolnění) byl signifikantně



prokázán u jedinců rostoucích na ploše clonné seče oproti třem dalším obnovním variantám; přírůst jedinců v okolí náseku a holiny byl shodný a v obou případech signifikantně vyšší, než v okolí kotlíku. Jedinci rostoucí v clonné seči i jedinci v okolí kotlíků alokovali svůj přírůst především do bazální části kmene (signifikantně), jedinci v okolí náseku a holiny do oblasti nasazení živé koruny.

**Klíčová slova:** smrk ztepilý, buk lesní, růstová dynamika, světelný požitek, přirozená obnova, umělá obnova, adaptace, uvolnění, morfologická kvalita, list, makroprvek, kotlík, clonná seč, násek, holá seč, dendrochronologie, přírůst, alokace, reakce, přeměny, přestavby, obnovní seč, regresní model

### Abstract

This thesis focused on various aspects of the transformation process of secondary monocultures of Norway spruce. The research sites were located in higher altitude acidic sites; specifically in the forest site types SLT 5K and 6K (STG 5A3 *Fageta piceoso-abietina* and 6A3 *Fageta abietina-piceosa*, respectively). Light conditions were found to have affected the growth dynamics and morphological development of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) natural regeneration, which resulted in adaptations in the length of live crown and projected crown area. Adaptations were also found in the trades-offs between height and lateral growth represented by the shifts within RHG (relative high growth) and ADR (apical dominance ratio). The light conditions influenced the density of Norway spruce natural regeneration up to its height of 70 cm, albeit weakly. Although the relationship was also noted for the height to 100 cm, it was only a weak one. However, when the regeneration index RI (density\*median height) was considered, the relationship for natural regeneration of all heights was significant. A significant relationship was also found between the light levels and following variables: height increment, diameter increment and height-diameter ratio when the growth dynamics, morphological and quality development of artificially regenerated European beech (*Fagus sylvatica* L.) was examined. Increasing light levels significantly contributed to the decrease in European beech morphological quality, which was supported by a significant correlation between the angle of branches and increasing light levels. In addition to that, a significant relationship was found between height-diameter ratio and morphological quality. European beech planted under the canopy of Norway spruce showed a rapid response when the overstorey was removed; i.e. although the diameter increment accelerated during the first growing season, it was greater during the second growing season following the canopy release. Height increment, on the other hand, did not show any response to the release. In fact, it was similar to the height increment prior to the release as well as when compared to the high increment of artificially regenerated European beech of the same age growing underneath the canopy. A decrease of morphological quality of planted European beech was also found once the canopy was removed. The adaptation of European beech to the light conditions was concluded to have taken place on the whole individual level as well as on the physiological level where biochemical changes happen. This is particularly applicable in the case of leaves where the ability to adapt to changing light conditions (created by particular regeneration felling) was observed in all leaf lamina parameters; i.e. length, width, area, mean dry mass weight and specific weight – leaf mass per area (LMA) where the latter showed the highest level of adaptability and a high rate of anatomical adaptation to the given light conditions. Such findings confirm that European beech is a shade-tolerant tree species. All of the observed leaf parameters were significantly influenced by their position within the tree crown. The changes in leaf nitrogen content were used to determine the physiological (biochemical) responses to varying light levels modified by regeneration felling. A statistically significant regression was found between the light levels in the understorey and the total basal area (G) of the pure even-aged Norway spruce stand. The height growth models (RHG) determined Norway spruce and European beech to have varying height growth dynamics. European beech showed higher growth rate in light levels to up to 30 % of above-canopy light whereas Norway spruce showed higher growth rate only when the above-canopy light exceeded 30 %. Such light conditions represent the basal area of approximately 40 m<sup>2</sup>/ha as calculated by the regressions models. Dendrochronological analyses of 480 core-samples from 80 mature trees (taken at three vertical levels from four sides of the stem) were used to determine the diameter increment of mature even-aged Norway spruce trees grown in pure stands where different regeneration fellings; i.e. gap cut (0,05 – 0,12 ha), small



clear-cut (0,25 – 0,33 ha), clear-cut (approx. 1 ha) and shelterwood cut (residual basal area after the cut: 25 – 42 m<sup>2</sup>/ha) were applied. The highest total diameter increment was found in the stands subjected to the shelterwood cut. Although the diameter increment of trees growing around small clear-cut and clear-cut was similar, it was significantly higher than the diameter increment around the gap cut. The trees growing within the shelterwood cut and around the gap cut appeared to have allocated the increment at the lower part of the stem (significantly) whereas the individuals growing around small clear-cut and clear-cut allocated their increment around the crown base.

**Keywords:** Norway spruce, European beech, growth dynamics, light conditions, natural regeneration, artificial regeneration, adaptation, release, morphological quality, leaf, macroelement, gap cut, shelterwood cut, small clear-cut, clear-cut, dendrochronology, increment, allocation, reaction, conversion, transformation, regeneration felling, regression model



## Obsah

1	Úvod.....	1
2	Rozbor problematiky .....	3
2.1	Sekundární jehličnaté monokultury a jejich přeměny a převody .....	3
2.1.1	Historické souvislosti .....	14
2.1.2	Ohrožení sekundárních smrkových monokultur abiotickými a biotickými činiteli .....	17
2.1.3	Pěstební přístupy a užití obnovních sečí při porostních přeměnách .....	20
2.1.4	Hlediska ochrany přírody ve vazbě na přeměny a přestavby.....	35
2.1.5	Ekonomická hlediska porostních přeměn a přestaveb .....	38
2.2	Smrk ztepilý – <i>Picea abies</i> (L.) Karst.....	43
2.2.1	Popis .....	43
2.2.2	Ekologie.....	45
2.2.3	Rozšíření .....	51
2.2.4	Postglaciální vývoj.....	54
2.3	Buk lesní – <i>Fagus sylvatica</i> (L.) .....	56
2.3.1	Popis .....	57
2.3.2	Ekologie.....	59
2.3.3	Rozšíření .....	65
2.3.4	Postglaciální vývoj.....	67
3	Metodika, cíle výzkumných témat .....	69
3.1	Rozbor technologie hemisférické fotografie .....	71
3.2	Použití technologie hemisférické fotografie při sběru dat .....	74
3.3	Výzkumné téma č. I – dynamika odrůstání přirozené obnovy smrku ztepilého v závislosti na světelných podmínkách .....	76
3.4	Výzkumné téma č. II – dynamika růstu a kvalitativní vývoj uměle obnoveného buku lesního v závislosti na užitých obnovních sečích .....	83
3.5	Výzkumné téma č. III – analýza obsahu makroprvků v listoví a morfologická stavba listů buku lesního v závislosti na porostním světle .....	88
3.6	Výzkumné téma č. IV – morfologie jedinců buku lesního v závislosti na obnovních sečích – destrukční analýzy .....	93
3.7	Výzkumné téma č. V – reakce obnovně rozpracovaného stejnorodého a stejnověkého porostu smrku ztepilého na různé obnovní seče – dendrochronologické analýzy.....	94
3.8	Statistické analýzy .....	102
4	Výsledky I.....	104
4.1	Výzkumné téma č. I.....	104
4.1.1	Morfologické a růstové parametry jedinců přirozené obnovy smrku.....	104
4.1.2	Hustota přirozené obnovy .....	115
4.1.3	Hodnocení parametrů přirozené obnovy bez ohledu na výškové třídy .....	119
5	Diskuse – výzkumné téma č. I .....	126
6	Výsledky II – IV.....	140
6.1	Výzkumné téma č. II.....	140



6.1.1	Výškový růst uměle obnoveného buku v závislosti na světelných podmínkách .....	140
6.1.2	Tloušťkový růst uměle obnoveného buku v závislosti na světelných podmínkách .....	146
6.1.3	Relativní výškový růst – RHG.....	152
6.1.4	Relativní tloušťkový růst – RRG.....	152
6.1.5	Morfologická kvalita uměle obnoveného buku v závislosti na světelných podmínkách .....	153
6.1.6	Štíhlostní kvocient jedinců buku z umělé obnovy v závislosti na světelných podmínkách .....	155
6.1.7	Morfologická kvalita jedinců a její vazba na hodnotu štíhlostního kvocientu buku z umělé obnovy	156
6.1.8	Reakce buku rostoucího v podsadbě na jednorázové uvolnění horní porostní clony domýtnou fází clonné seče .....	157
6.2	<b>Výzkumné téma č. III</b> .....	161
6.2.1	Morfologie a anatomie listů v závislosti na světelných podmínkách .....	161
6.2.2	Chemické složení listů v závislosti na světelných podmínkách .....	167
6.3	<b>Výzkumné téma č. IV</b> .....	170
6.3.1	Podíl biomasy větví a kmene v závislosti na obnovním prvku .....	170
6.3.2	Úhel nasazení větví buku v závislosti na obnovním prvku .....	170
7	<b>Diskuse – výzkumné téma č. II – IV</b> .....	172
7.1	Výškový a tloušťkový růst, reakce na jednorázové uvolnění horní porostní clony .....	172
7.2	Morfologický a kvalitativní vývoj, vývoj štíhlostního kvocientu.....	188
7.3	Morfologické a anatomické adaptace listů.....	194
7.4	Biochemické a fyziologické adaptace listů.....	205
8	<b>Výsledky V</b> .....	211
8.1	<b>Výzkumné téma č. V</b> .....	211
8.1.1	Přírůst obnoveně rozpracovaných porostů v závislosti na světové orientaci a výškové úrovni v rámci kmene v jednotlivých obnovních variantách (hodnocení dle bodů <i>i – iv</i> ) .....	211
8.1.2	Porovnání mezi vyšší přírůstu na sledovaných obnovních sečích v závislosti na světové orientaci v rámci kmene (hodnocení dle bodu <i>v</i> ) .....	213
8.1.3	Porovnání přírůstu mezi osluněnou (přivrácenou) a stíněnou (odvrácenou) stranou kmene v okolí násečných a holosečných obnovních prvků a vybraných světových orientací v clonných sečích (hodnocení dle bodů <i>vi</i> ) .....	214
8.1.4	Porovnání přírůstu na severním a východním okraji násečných a holosečných prvků a srovnání s přírůstem v clonných sečích (hodnocení podle bodů <i>vii</i> a <i>viii</i> ) .....	215
8.1.5	Porovnání přírůstu mezi jednotlivými obnovními sečemi (bod hodnocení <i>ix</i> ).....	217
8.1.6	Porovnání přírůstu jednotlivých výškových úrovní kmene na různých obnovních sečích (hodnocení podle bodů <i>x</i> a <i>xi</i> ) .....	217
8.1.7	Souhrnné hodnocení přírůstové reakce obnoveně rozpracovaných, stejnorodých a stejnověkých smrkových porostů.....	219
9	<b>Diskuse – výzkumné téma č. V</b> .....	221
10	<b>Doporučení pro praxi – I. část</b> .....	231
10.1	Vazba výčetní kruhové základny a porostního světla .....	231
10.1.1	Stručný nástin problematiky .....	231
10.1.2	Aplikace výstupů předložené disertační práce o porostním světle – metodika.....	231
10.1.3	Aplikace výstupů předložené disertační práce o porostním světle do pěstební praxe .....	232



10.2	Předstih růstové dynamiky umělé obnovy buku lesního před růstovou dynamikou přirozené obnovy smrku ztepilého .....	233
10.2.1	Aplikace výstupů o dynamice výškového růstu buku a smrku – metodika .....	233
10.2.2	Aplikace výstupů o dynamice výškového růstu buku a smrku do péšební praxe .....	233
11	<b>Souhrn; Doporučení pro praxi – II. část</b> .....	236
12	<b>Conclusions</b> .....	240
13	<b>Seznam použité literatury</b> .....	245



**Seznam latinských jmen druhů uvedených v textu:**

*Abies alba* Mill.  
*Abies balsamea* (L.) Mill.  
*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.  
*Abies normanniana* (Steven) Spach  
*Acer campestre* L.  
*Acer pseudoplatanus* L.  
*Acer saccharum* Marsch.  
*Betula pendula* Roth.  
*Carpinus betulus* L.  
*Corylus avellana* L.  
*Fagus crenata* Blume  
*Fagus grandifolia* Ehrh  
*Fagus orientalis* Lipsky  
*Fraxinus excelsior* L.  
*Fraxinus mandshurica* Rupr.  
*Ips typographus* L.  
*Larix decidua* Mill.  
*Nothofagus cunninghamoo* (Hook.) Oerst.  
*Picea abies* (L.) Karst.  
*Picea glauca* (Moench) Voss  
*Picea obovata* Ledeb.  
*Picea orientalis* (L.) Link.  
*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.  
*Picea sitchensis* (Bong.) Carrière  
*Pinus banksiana* Lamb.  
*Pinus contorta* Dougl. ex Loudon  
*Pinus longaeva*  
*Pinus mugo* Turra  
*Pinus ponderosa* Dougl.  
*Pinus strobus* L.  
*Pinus sylvestris* L.  
*Pitiogenes chalcographus* L.  
*Populus tremula* L.  
*Prunus persica* (L.) Batsch  
*Prunus serotina* Ehrh.)  
*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco  
*Quercus ilex* L.  
*Quercus petraea* (Matt.) Liebl  
*Quercus pubescens* Willd.  
*Quercus robur* L.  
*Quercus rubra* L.  
*Sorbus aucuparia* L.  
*Stereum sanguinolentum* (Alb. et Schwein.) Fr.  
*Tilia cordata* Mill.  
*Tilia japonica* (Miq.) Simonk.  
*Ulmus davidiana* (Rehd.) Nakai  
*Ulmus glabra* Huds.





## Seznam použitých zkratk

S pohledem na skutečnost, že mnoho obecně užívaných zkratk pochází z anglického jazyka, je v takovém případě v závorce uveden originální název, ze kterého zkratka pochází

$A_{max}$	maximální rychlost čisté fotosyntézy při saturační ozáření („ <i>maximum assimilation rate</i> “); $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
$A_{max_{mass}}$	maximální rychlost čisté fotosyntézy při saturační ozáření přepočtená na hmotnost biomasy („ <i>maximum assimilation rate per mass</i> “); $\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$
$A_{pot}$	potenciální rychlost čisté fotosyntézy („ <i>potential assimilation rate</i> “)
ADR	index apikální dominance, délka posledního přírůstu terminálního prýtu/nejdelší boční větve („ <i>apical dominance ratio</i> “)
ANOVA	analýza rozptylu („ <i>analysis of variance</i> “)
BL	délka boční větve („ <i>branch length</i> “)
BSR	index hmotnosti sušiny větví/hmotnost sušiny kmene*100 („ <i>branch-shoot-ratio</i> “)
C	clonná seč
$Ca_m$	hmotnost Ca na jednotu hmotnosti sušiny listů
CL	délka živé koruny („ <i>crown length</i> “)
ČSH	čistá současná hodnota (NPV – „ <i>net present value</i> “)
D	tloušťka (jedinců přirozené obnovy smrku ztepilého měřená v pěti centimetrech nad zemí)
DBH	výčetní tloušťka („ <i>diameter at breast height</i> “)
DSF	relativní množství dopadajícího přímého záření v určité specifikované časové periodě (vegetační období), kdy volná plocha má hodnotu 1 („ <i>Direct-Site-Factor</i> “)
G	výčetní kruhová základna porostu
GFr	podíl pixelů klasifikovaných jako obloha (tj. mezery korunového zápoje) v dvourozměrném prostoru (tj. přepočteny na 2D prostor); v % („ <i>Gap fraction</i> “)
H	holá seč
H	celková výška jedince („ <i>height</i> “)
HDR	štíhlostní kvocient (značení použito u analýz přirozené obnovy smrku ztepilého bez rozlišení do výškových tříd a u analýz parametrů umělé obnovy buku lesního); („ <i>height-diameter-ratio</i> “)
$I_k$	komenzační intenzita světla, při kterém fotosyntéza váže právě tolik $\text{CO}_2$ , kolik je ho uvolňováno dýcháním; tj. asimilace se rovná respiraci; $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
$I_s$	bod saturace fotosyntézy; fotosyntéza je světlem nasycena a rychlost příjmu $\text{CO}_2$ není limitována fotochemickými, ale enzymatickými procesy
IS	intervaly spolehlivosti
ISF	relativní množství dopadajícího difuzního záření v určité specifikované časové periodě (vegetační období), kdy volná plocha má hodnotu 1 („ <i>Indirect-Site-Factor</i> “)
$J_{max}$	maximální rychlost transportu elektronů pro regeneraci RuBP
K	kotlík
$K_m$	hmotnost K na jednotu hmotnosti sušiny listů
KP	plocha korunové projekce
KZ	kvocient zastíněnosti (kvocient cloněné plochy)
LA	celkovou plochou listoví („ <i>leaf area</i> “)
LAI	indexu listové plochy („ <i>leaf area index</i> “)
LAR	poměrem listové plochy (celková plocha listoví/celková nadzemní biomasa jedince), („ <i>leaf area ratio</i> “)
LHC	lesní hospodářský celek
LMA	specifická hmotnost sušiny listů („ <i>leaf dry mass per area</i> “)
LSh	index šířky listu/délka listu („ <i>leaf shape</i> “)



LVS	lesní vegetační stupeň
LWL	hmotnost sušiny biomasy listové na délkovou jednotku větve („ <i>leaf dry weight per shoot unit length</i> “)
Mg <sub>m</sub>	hmotnost Mg na jednotu hmotnosti sušiny listů
mLW	průměrná hmotnost listové větve („ <i>mean leaf dry weight of shoot</i> “)
N	násek
N <sub>a</sub>	hmotnost N na jednotu plochy listů
N <sub>m</sub>	hmotnost N na jednotu hmotnosti sušiny listů
Op	podíl pixelů klasifikovaných jako obloha (otevřenost korunového zápoje) v trojrozměrném prostoru (tj. přepočteny do 3D prostoru); v % („ <i>Openness</i> “)
PACL	procento světelného záření nad porostem („ <i>percentage of above canopy light</i> “)
PCA	analýzy hlavních komponent („ <i>principal component analysis</i> “)
P <sub>m</sub>	hmotnost P na jednotu hmotnosti sušiny listů
PO	přirozená obnova smrku ztepilého
PPFD	hustoty světelného toku („ <i>photosynthetic photon flux density</i> “); $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
R/FR	s poměrem světla vlnových délek 655 – 665 nm/720 – 735 nm („ <i>red/far red</i> “)
R <sup>2</sup>	koeficient determinace
RCL	relativní délka koruny (délka živé koruny/výška jedince); použit při analýzách přirozené obnovy smrku ztepilého bez rozlišení do výškových tříd („ <i>relative crown length</i> “)
RCW	relativní šířka koruny (šířka koruny/výška jedince); použit při analýzách přirozené obnovy smrku ztepilého bez rozlišení do výškových tříd („ <i>relative crown width</i> “)
RHG	relativní výškový růst; délka posledního přírůstu terminálního prýtu/celková výška jedince („ <i>relative height growth</i> “)
RI	index přirozené obnovy (hustota jedinců*medián výšky)
r <sub>s</sub>	Spearmanův korelační koeficient
SK	stupeň košatosti, šířka koruny/délka živé koruny
SKv	štíhlostní kvocient, použito při analýzách přirozené obnovy smrku ztepilého s rozdělením do výškových tříd
SLA	specifická plocha listu („ <i>specific leaf area</i> “)
SPR	stupeň prostorového rozložení
SRL	specifická délka kořenů („ <i>specific root length</i> “); $\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$
SR	stupeň rozvětvení, šířka koruny/výška jedince
SZ	stupeň zavětvení (délka živé koruny/výška jedince); použit při analýzách přirozené obnovy smrku ztepilého s rozlišením do výškových tříd
Š1	šířka koruny v nejširším místě
Š2	šířka koruny kolmá na Š1
TK	tvárnost koruny (délka živé koruny/šířka koruny)
TI	délka posledního přírůstu terminálního prýtu („ <i>terminal length</i> “)
TSF	relativní množství dopadajícího celkového záření v určité specifikované časové periodě (vegetační období), kdy volná plocha má hodnotu 1; („ <i>Total-Site-Factor</i> “)
VaR	hodnota v riziku, riskovaná hodnota („ <i>Value at Risk</i> “)
VK	objem koruny jako rovnostranného kužele
VP	objem koruny jako kvadratického paraboloidu
VT	výšková třída



# 1 ÚVOD

Soudobé české lesnictví se nenachází v nejlepší formě. Neuspokojivá situace, zprvu diskutována pouze v lesnických kruzích, se stala natolik dlouhodobě a veřejně známou skutečností, že dnes zcela běžně plní obsah denního tisku. Analýza příčin tohoto stavu by jistě dala na dlouhé lesopolitické pojednání. Nicméně s jistotou lze konstatovat, že prapůvod dnešního neuspokojivého stavu českého lesnictví spočívá ve změnách, které se udály v rámci největšího správce lesů v naší zemi, a to na počátku devadesátých let 20. století. Tyto změny se do historie zapsaly pod pojmem transformace státních lesů. Vše bylo pochopitelně silně umocněno složitostí doby a výraznými celospolečenskými a ekonomickými změnami nejen na úrovni našeho státu, ale i přirozeným vývojem celé euroatlantické civilizace.

Je zcela přirozené, že prosperita či úpadek každého odvětví, jako celku, bytostně stojí a padá se vzestupem či pádem největších stavebních kamenů, jež daný obor spoluutvářejí, či dokonce z velké části ztělesňují. V duchu překotných změn, stejně jako ve jménu mnoha výkřiků své doby, že finanční zisk je až na prvním místě, bylo obhospodařování lesa zaměřeno na výrobu lesa, pěstění lesa v celé své komplexnosti bylo negováno na soubor několika málo výrobních úkonů. Vývoj charakteristický zprvu pouze pro správu státních lesů se bohužel následně šířil jako epidemie i do mnoha soukromých majetků, jež do té doby byly příslibem a nositelem pozitivního vývoje českého lesnictví. Trpkou ironií všeho zůstává fakt, že v duchu honby za ekonomickým profitem byla a stále jsou zaslepeně činěna opatření ve svém konečném důsledku dlouhodobě zcela neekonomická, ačkoliv někdy krátkodobě výhodná. Opatření, nad jejichž uplatňováním se lesnický vyspělý země pozastavují; navíc opatření, jež jsou s nárůstem polyfunkčnosti lesního hospodaření i nárůstem environmentálních zájmů zcela neslučitelná.

Změny ve vnímání významu lesů a dřevní suroviny během období nově se formujících celospolečenských hodnot se staly promarněnou příležitostí lesnického odvětví tyto principiální souvislosti široké veřejnosti osvětlit, a to v konečném důsledku s posílením postavení a prestiže lesnictví jako celku. Tento vývoj poté zapříčinil, že na lesnickou činnost je mnohdy nahlíženo jako na činnost devastační, negativní, přírodu a její zájmy poškozující. Společenská prestiž lesnického oboru dosáhla svého historického dna. Do popředí se dostalo paradigma konzervačních přístupů k ochraně přírody; přístupů, které však na (zvláště plošně rozsáhlých) územích ovlivněných lidskou činností vedou nezdědka po svém zavedení k tomu, že předmět ochrany, kvůli kterému byly uplatněny, začne být na úbytě, či dokonce vymizí. Bohužel však také přístupů, které surovinové nároky stále se rozrůstající lidské společnosti nesaturují. Održenost dnešního městského člověka od přírody a jejích přirozených zákonitostí ho vedou k idealistickým představám jejího vnímání. Ruku v ruce s nárůstem pokrytectví moderního člověka se poté stáváme svědky toho, že na jedné straně je dřevo vnímáno jako moderní, ekologický materiál, na straně druhé je těžební zásah v lese, a to v rámci jakéhokoliv hospodářského způsobu, vnímán širokou veřejností jako synonymum devastace lesa. Rovnítko mezi dřevěným výrobkem a těžbou dřeva se z myslí moderního městského člověka zcela vymazalo. A to dokonce do té míry, že je dnes, podle některých průzkumů, veřejností nejlépe vnímám výrobek ze dřeva importovaného. Ze dřeva, které bylo v jiném koutě Země možná těženo exploatačně, devastačně. Ovšem v jiném koutě Země. Popsaný stav má za důsledek také transport dřeva i výrobků z něj na dlouhé vzdálenosti; vše umocněné navíc globalizací trhu se dřívím, kdy ke zpracování dříví často dochází daleko od místa jeho těžby. Z těchto skutečností poté pramení fakt, že dřevo, coby materiál, reprezentuje relativně vysokou ekologickou zátěž z pohledu vyprodukovaného CO<sub>2</sub> na jeho cestě od počáteční těžby až ke koncovému spotřebiteli. A to překvapivě vyšší, než je roční objem CO<sub>2</sub>



emitovaný v rámci výrobní cesty mnohých slitin kovů (olova, niklu, zinku, mědi), nebo skla, či cihel a k nim analogických stavebních výrobků; a dokonce vyšší, než je tomu v případě každé ze skupin polymerů (např. PE, PVC, PET atd.). Ona proklamovaná ekologičnost dřeva, jako materiálu, se tak v důsledku nešospodárného a neuvážlivého chování celé lidské společnosti rázem zčásti vytrácí.

Pomyslné nůžky mezi lesnickou praxí a lesnickou vědou se počaly otevírat do obřích rozměrů. Jakoby se chtělo zapomenout, že společným jmenovatel obojího je jedna a tatáž entita – *LES*. Ba co více, jakoby se chtělo, navzdory všem předkládaným argumentům, zapomenout na to, že stokrát opakovaná chyba stále nepřestává být chybou; ačkoliv, bohužel, stokrát opakovaná chyba již začíná být praxí. Praxí, ve jménu které jsou následně všechny argumenty hovořící o nutnosti změn, náprav, či odklonů, zamítány, nebo označovány za provozně neuskutečnitelné, a to právě se zdůvodněním „dosavadní praxe“. A co více může na tuto situaci doplácet, než obor samotný, ale hlavně, než samotný les. Přitom lesnická věda je průsečkovým vědním oborem stavějícím na integraci poznatků celé řady vědních disciplín. Dnešní možnosti rozvoje vědeckého poznání v lesnictví, mimo jiné i díky rozvoji všech oblastí a oborů, které vstupují do lesnického výzkumu, jsou značné a postupují rychleji, než kdy dříve. Nemluvě o přínosu dynamicky se rozvíjejícího základního výzkumu už jen samotné technické a přístrojové vybavení umožňuje řešit lesnické otázky, jejichž zodpovězení bylo dříve nemožné, nebo značně komplikované. Zodpoví-li některé z takových otázek i předložená disertační práce, bude její cíl naplněn.

Navzdory výše napsaným slovům lze konstatovat, že skepse ani pesimismus nejsou na místě. Přinejmenším proto, že naštěstí i na konci tohoto tunelu září světélko. A to alespoň v podobě vývoje našeho oboru v některých evropských zemích. Nezbývá tedy než doufat, že lesnictví v naší zemi opět nabude ztracenou váhu a prestiž, že hospodaření v lesích bude vždy ku prospěchu lesa i lidské společnosti a že odbornost i organická sounáležitost lesnické praxe a lesnické vědy se stanou pevným základem rozvoje celého odvětví. A také, že současná i budoucí společnost porozumí významu slov našich předků, že *stromy mohou umírat, ale les musí žít!*



## 2 ROZBOR PROBLEMATIKY

### 2.1 Sekundární jehličnaté monokultury a jejich přeměny a převody

Téměř veškeré evropské pralesy byly nahrazeny lesy s různou intenzitou obhospodařování (VANBERGEN ET AL. 2005). Přírodní lesy dnes představují méně než jedno procento evropských lesů, zatímco pro srovnání na západním pobřeží USA je to 13 % a v Kanadě je to přes 40 % (HEYWOOD, WATSON 1995; PARVIAINEN ET AL. 2000). Nevíme dnes zcela jistě, jak evropské pralesy vypadaly před tím, než je začal člověk svojí činností významně ovlivňovat (RACKHAM 1998 IN BENGTTSSON ET AL. 2000). Dlouhá historie pozměňování krajiny a jejího využívání lidmi totiž změnila evropské lesy do podoby, jak je známe dnes (PERLIN 1988 IN BENGTTSSON ET AL. 2000). Některé z evropských lesních typů náleží k nejohroženějším ekosystémům na světě. Dle odhadů setrvává pouze 0,2 % opadavých lesů střední Evropy v relativně přirozeném stavu (HANNAH ET AL. 1995), což z nich činí (a ze společenstev tyto lesy tvořící) stejně ohrožený ekosystém jako je například, dle zjištění nejohroženější, ekosystém tropických deštných lesů (BENGTTSSON ET AL. 2000). V rámci evropského regionu se mimo areál svého původního přirozeného výskytu nachází 6 – 7 milionů ha čistých smrkových monokultur, převážně na stanovištích původně listnatých nebo smíšených lesů (TEUFFEL ET AL. 2004). V Evropě tak poklesla výměra listnatých lesů z původních 66 % na současných 33 % plochy lesů (KENK, GUEHNE 2001). V rámci evropské temperátní zóny se pralesy vyskytují pouze zřídka, a to kvůli historicky soustavnému využívání lesů, a také v důsledku vysoké hustoty osídlení. I přesto jsou dnes stále k nalezení roztroušené relikt pralesů v odlehlých částech Evropy, především v horských partiích a mokřadech, a to zvláště na Balkáně, v Alpách a v Karpatech. Poslední odhady ukazují, že existuje okolo 0,3 milionů ha evropských pralesů (0,4 % z celkové výměry lesů), ponechaných v chráněných územích různého stupně a intenzity ochrany. Státy s nejvyšším podílem chráněných území v nejvyšším režimu ochrany jsou Slovensko, Bulharsko, Albánie, Slovinsko a Česká republika. Nejen síť lesů v ochranném režimu, ale také lesy obhospodařované přírodě blízkým způsobem jsou nezbytné pro udržení biodiverzity lesů a lesních společenstev. Vzácné a cenné zbytky pralesů mohou být chráněny prostřednictvím středně velkých a velkých chráněných území (PARVIAINEN 2005). Ani tato skutečnost však nemění nic na výrazně změněné strukturní, druhové i funkční podobě evropských lesů (KENK, GUEHNE 2001; PARVIAINEN 2005; O'HARA 2007). Vždyť i sama Česká republika patří k zemím s výrazně pozměněnou druhovou skladbou lesů v Evropě (KUPKA 1999). Zvýšení podílu listnatých dřevin v našich lesích, a to i cestou přeměny smrkových monokultur na smíšené porosty se tedy stává jedním ze stěžejních úkolů moderního lesního hospodářství v ČR i zahraničí (TESAŘ ET AL. 2004).

Pralesy (tj. přírodní lesy) jsou takové lesy, jejichž struktura, dřevinná skladba a dynamika jsou vyvinuté bez jakýchkoliv lidských zásahů, tedy pouze pod vlivem působení přírodních podmínek. Přirozené lesy se vyvinuly a obnovily přirozenou sukcesí, ale mohou vykazovat známky antropických vlivů a zásahů člověka v minulosti i poněkud pozměněnou strukturu a vzájemný poměr dřevin, byť původní dřevinné skladby (POLENO ET AL. 1994; PARVIAINEN 2005). V kontextu ochrany přírody lze pojem „přirozený“ popsat jako „podobnost současného stavu ekosystému se stavem přírodním“ (WINTER 2012). Temperátní lesy Evropy zaujímají široké bioklimatologické spektrum, sahající od oceánických ke kontinentálním lesům, od lužních lesů k lesům horským, a to až do úrovně horní hranice lesů. Atlantické klima na západě přechází na východě Evropy v kontinentální klima s klesající výší srážkového úhrnu a širokou teplotní amplitudou. Přirozená porostní druhová skladba je určována kompetičními vztahy s ostatními dřevinnými druhy, historií migrace ovlivněné bariérami horstev, edafickými faktory a vlivem hmyzích a klimatických



podmínek jakými jsou suché letní periody, výskyt holomrazů a pozdních mrazů, stejně jako hustotou populací herbivorů (SCHMIDT-VOGT 1987). V současné době připadá 26 % celkové výměry lesů temperátní zóny na lesy plošně fragmentované (PARVIAINEN 2005). Velká část původního temperátního opadavého lesa byla ztracena kvůli přeměně jeho území na jiné krajinné využití (LINDBLADH, BRADSHAW 1998; ZERBE 2002). Ačkoliv jsou sekundární jehličnaté, například typicky smrkové, monokultury ekonomicky atraktivní pro majitele lesů, jsou také náchylné k ohrožení větrnými a sněhovými kalamitami a stejně mohou být náchylné na ohrožení kořenovou hnilobou, hnilobou kmene a v neposlední řadě bývají ohroženy napadením lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus* L.), (např. ZUMR 1994; PELTOLA ET AL. 1999, 2000; MALCOLM ET AL. 2001; PELLIKKA, JÄRVEPÄÄ 2003; HERING, IRRGANG 2005; GARDINER ET AL. 1997, 2008; KLOPCIC, POLJANEC ET AL. 2009; LÖF ET AL. 2010). Systém smrkového lesa věkových tříd proto přináší vedle svých výhod i svá značná úskalí. Byl by funkční a ekonomicky efektivní, kdyby nebyl rozvracen přírodními kalamitami a pokud by při svém opakování neohrozil produkční základ lesa (TESAŘ ET AL. 2004).

Lesy střední Evropy se vyznačují širokou škálou stanovištních podmínek i porostních struktur, často silně ovlivněných někdejšími (nevhodným) užíváním krajiny a v neposlední řadě i nedávné minulosti významnými atmosférickými depozicemi (KENK, GUEHNE 2001). Abiotičtí činitelé, určující obecně dynamiku lesa, se mění právě dle stanovištních podmínek. Dnes disponujeme novými pohledy a přístupy k pěstění lesů na podkladu moderních poznatků soudobé vědy, jež vycházejí z rychlého rozvoje poznání mnoha vědních oborů, které v sobě pěstění lesů integruje (FONTES ET AL. 2010). Limitujícím abiotickým faktorem je v případě severních boreálních lesů a vysokých horských poloh teplota; v případě přechodu ke kontinentálnímu klimatu a v mediteránní oblasti voda. K tomu je nutno napříč Evropou připočít vliv větrných polomů (např. KENK, GUEHNE 2001; MALCOLM ET AL. 2001; PELLIKKA, JÄRVENPÄÄ 2003; HERING, IRRGANG 2005; PELTOLA 2006; JÖNSSON ET AL. 2007; NILSSON 2008) a působení biotických faktorů – hlavně hmyzích kalamit (např. ZUMR 1994; KAZDA, PICHLER 1998; SKUHRAVÝ 2002; KLOPCIC, POLJANEC ET AL. 2009). I riziko změn (změny) klimatu mohou mít široký rozsah dopadů na lesy napříč celou Evropou (GEßLER ET AL. 2007; LINDNER ET AL. 2010; REYER ET AL. 2010; CAMPIOLI ET AL. 2011; MAREK ET AL. 2011; HANEWINKEL ET AL. 2013). Tím vzniká ekonomické riziko, doplňující obecnou potřebu reintrodukce listnatých lesů; to vše posíleno také zájmy o biodiverzitu, adaptabilitu k možné klimatické změně i zájem o řešení celkové nestability sekundárních monokultur smrku (SPITTLEHOUSE, STEWARD 2003; SPIECKER ET AL. 2004; KNOKE ET AL. 2005; FRITZ 2009). Lesy podléhají vlivům životního prostředí, které se mění v rychlejším tempu, než tomu bylo během posledních několika staletí, přitom lesní hospodářství napříč tak velkým geografickým územím, jako je Evropa, se potřebuje vyznačovat vysokou mírou adaptability k potenciálně se měnícím přírodním podmínkám (FONTES ET AL. 2010). S klesající celospolečenskou tolerancí vůči homogenním monokulturám lesních dřevin až lignikulturám a naopak narůstajícím veřejným zájmem o otázky ochrany přírody vzniká podpora snah o přeměny monokultur na lesní společenstva více odpovídající přirozeným skladbám (SPIECKER ET AL. 2004).

Moderní, trvale udržitelné obhospodařování lesů se zaměřuje na přeměny jehličnatých monokultur, zvláště monokultur borovice lesní a smrku ztepilého na přirozené listnaté (smíšené) lesní porosty (MOSANDL, KÜSNER 1999). Od summitu v Rio de Janeiru v roce 1992 (v širším smyslu celý Rio-Helsinský proces – KERR ET AL. 2010) změnilo mnoho zásadních znepokojení naše postoje vůči přírodě. Ruku v ruce s porozuměním těmto důležitým změnám v našem vnímání environmentálních problémů vznikla nová paradigmatata (SCHÜTZ 1999). Mnohá z nich pak byla implementována ve zcela konkrétních podobách do dílčích právních norem či státních lesnických politik, nebo jiných strategických dokumentů jednotlivých států. Například státní lesnická politika Bádenska-Württenberska z roku 1999 deklarovala transformaci sekundárních jehličnatých





monokultur z ekonomických a ekologických důvodů. Zmíněnou porostní přestavbu definují oba aspekty: i) druhovou přeměnu ze stejnorodých na smíšené porosty, ii) převod hospodářského způsobu, tedy dosažení změny struktury ze stejnověkových homogenních porostů na nestejnověké, strukturně diferencované (HANEWINKEL 2001). Obdobně tak ve Švédsku, kde po rozsáhlých polomech sekundárních smrkových monokultur v letech 1999, 2005 a 2007, začala být státem finančně podporována přeměna druhové skladby lesů (LÖF ET AL. 2010). Podobně ve Finsku byly tamním Ministerstvem zemědělství a lesního hospodářství učiněny kroky k novelizaci lesního zákona směřující k podpoře nepasečného lesního hospodářství (LIN ET AL. 2012). Lesy představují významnou složku v rámci globálních ekosystémů (SCHÜTZ 1999). Druhová diverzita je klíčovým faktorem ekosystémové funkčnosti (SCHERER-LORENZEN ET AL. 2005) a právě současná mezinárodní ujednání zdůrazňují potřebu zastavit úbytek biodiverzity a podpořit trvale udržitelné hospodaření (PARVIAINEN ET AL. 2007). Nicméně na dřevní produkci výlučně orientované lesní hospodářství stále ohrožuje přežití mnoha druhů, jež jsou závislé na přirozeném lesním prostředí (BENGTSSON ET AL. 2000). Tlak na lesnictví směřující k potlačení ničení či nadužívání životního prostředí je proto vysoký. Se společenskými změnami ve vnímání těchto otázek si stále více a více uvědomujeme skutečnost, že příroda nemůže být využívána za hranicí jistých limitů. Tyto všechny problémy navíc ještě musejí být uvažovány ve velkém měřítku, neboť přesahují hranice jednotlivých států (SCHÜTZ 1999). Jak se postupně mění naše potřeby, tak získává na značném významu nutnost adaptace, což znamená uvážit možné změny původních funkcí lesa a zajistit adaptabilitu lesů, jež zakládáme (SCHÜTZ 1997 IN SCHÜTZ 1999). Pěstební koncepty, které jsme až dosud vyvíjeli, byly orientovány směrem k optimalizaci pouze jedné jediné funkce a potřeby – kterou zpravidla byla dřevní produkce (SCHÜTZ 1999). Strategie soudobého evropského lesnictví kladou důraz na rozvinutí takových alternativ způsobů a forem hospodaření v hospodářských lesích, jak postupně narůstá význam mimoprodukčních funkcí lesů a trvale udržitelného hospodaření v nich (HUMPHREY 2005). Od lesů tak je, či bude, požadováno poskytování celé škály mimoprodukčních funkcí, jakými jsou např. ovlivnění vodního cyklu v krajině, ochrana biodiverzity, ochrana před riziky eroze půdy, degradace stanovišť a celá řada dalších (FONTES ET AL. 2010). V budoucnu budeme muset přehodnotit naše dosavadní koncepty a pojmout skutečně pravou polyfunkčnost hospodaření zohledňující širokou škálu rozličných funkcí, a to nikoliv pouze na úrovni velkých měřítek, ale také na úrovni jednotlivých lesních porostů. To platí jak pro přístupy k výchově lesních porostů, tak i pro jejich obnovní postupy (SCHÜTZ 1999). Přírodní a přirozené lesy mohou napomoci jako referenční hladiny trvale udržitelného lesního hospodářství (např. VRŠKA ET AL. 1996, 2002; EMBORG 1998; ANGELSTAM 1998; ANGERMEIER 2000; FERLIN 2002; WESELOWSKI 2005; KENDERES ET AL. 2008, 2009).

SPIECKER ET AL. (2004) rozlišil čtyři klíčové hybné síly přeměn lesních porostů (a to obecně platné v minulosti i nyní): (i) *socio-ekonomická* (např. vlivy měnících se požadavků trhu, obchodu se dřevem, skláren, hutí, nárůstu populace atd.); (ii) *ekologická* (dosavadní druhová skladba lesa, hmyzí kalamity, zvěř, pastva v lesích atd.); (iii) *politická* (vlastnická struktura, hustota osídlení, války a jejich vliv, globální trh atd.); (iv) *hospodářská* (hospodářské způsoby, pěstební systémy neodpovídající charakteru stanoviště, potřeby půdy pro produkci potravin, lov, doktríny klasické německé lesnické školy atd.).

Nutnost akceptovat přechod od pěstování monokultur smrku ztepilého (nebo obecně jehličnatých monokultur) směrem ke smíšeným listnatým lesům konstatuje a diskutuje celá řada autorů (např. OTTO 1986; KOCH 1990; SEITSCHKEK 1991; SCHÄFFNER, GÜRTH 1992; SCHWANECKE 1992; SPELLMANN, WAGNER 1993; HULLEN ET AL. 1994; KAZDA 1994; ZERBE 1994; SCHÜTZ 1999, 2002; LÄDLE ET AL. 1999, 2010; GRASSI ET AL. 2003). Stejně tak se celá řada autorů zabývá konkrétními obnovními



postupy a specifickými metodami přeměn (např. MONTAGNINI ET AL. 1997; HARRINGTON 1999; MATIC ET AL. 2000; KENK, GUEHNE 2001; GREENE ET AL. 2002; VON LÜPKE ET AL. 2004; GARDINEREM ET AL. 2004; OLESKOG, LÖFEM 2005; SOUČEK, TESAŘ 2008; REMEŠ 2006; AMMER ET AL. 2009; LÖF ET AL. 2010; KERR ET AL. 2010). Popřípadě jsou detailně řešeny možnosti použití a uplatnění přirozené obnovy (např. PETERKEN 1981; ACKZELL 1994; GÖTZ 1994; RATCLIFFE, PETERKEN 1995; MOSANDL, KLEINERT 1998; MALCOLM ET AL. 2001; KENK, GUEHNE 2001; ZERBE 2002; JONÁŠOVÁ, VAN HEES 2006); nebo jsou dále řešena i další specifika jako jsou hlediska ekonomická (např. SCHULTE, BUONGIORNO 1998; KANT 1999; WIKSTRÖM 2000; TARP ET AL. 2000; HANEWINKEL 2001; KNOKE, PLUSZYK 2001; ANDREASSEN, ØYEN 2002; MÖHRING 2004; SPELLMANN 2005; PRICE, PRICE 2006; PUKKALA ET AL. 2010; TAHVONEN ET AL. 2010; ROESSIGER ET AL. 2011); či otázky biodiverzity, vodní bilance, rekreace či sekvestrace uhlíku (ELMER ET AL. 2004; HOLGÉN, BOSTEDT 2004; SPIECKER ET AL. 2004; HUMPHREY 2005; FOLEY ET AL. 2005; SOHNGEN, BROWN 2006; PAILLET ET AL. 2010; WINTER 2012). Přeměna sekundárních porostů, hlavně smrku ztepilého, na listnaté poroty nebo smíšené jehličnato-listnaté porosty je hlavním úkolem pěstění lesů posledních několika desetiletí (LÖF ET AL. 2010). Požadavek na transformaci lesních porostů ve smyslu uplatnění náležitých pěstebních systémů, staví před provozní lesníky i výzkumníky významné ekologické, pěstební i praktické úkoly (MALCOLM ET AL. 2001). Přestavba (transformace) je velmi dlouhodobý proces přizpůsobování umělých, člověkem nevhodně vytvořených lesních ekosystémů určité konstelaci ekologických faktorů (POLENO 2001). V tomto procesu se musí monokultury smrku přetvářet v druhově bohatší, prostorově více členěný les s růstově i vývojově rozdílnými částmi lesních porostů i lesů ve větších celcích (POLENO, VACEK 2006). PRŮŠA (1999) považuje přestavby smrkových monokultur za investici do zlepšení stavu lesa a obnovení jeho plné tvořivosti. Pro pěstební techniku přeměn (i přestaveb) je prioritní stanovení cílového zastoupení dřevin (KANTOR 2003). POLANSKÝ ET AL. (1966) uvádí, že stanovený výhledový cíl musí být nejen výhodný z hlediska výnosového, ale také pěstebně účelný. Každá dřevina musí mít v porostu svou funkci, 1 – 2 dřeviny by měly být hlavní, další 1 – 2 dřeviny pomocné (meliorační, ochranné, zápojně).

Snahou lesních hospodářů tedy není, nebo nemusí být, dosažení přirozené skladby, ale cílové, pro jejíž stanovení slouží jako základ produkční možnosti jednotlivých dřevin na daných stanovištích, stabilita lesních porostů a zachování genetické hodnoty porostů při současné podpoře mimoprodukčních funkcí. Proto na stanovištích sekundárních smrkových monokultur, kde v přirozené dřevinné skladbě byl původní i smrk, je možné počítat s jeho vyšším zastoupením po dokončení přeměn, jakožto dřeviny, která je významným nositelem objemové produkce a tedy dřevinou ekonomicky výhodnou. Ovšem POLANSKÝ ET AL. (1966) zdůrazňuje, že také jedle je velmi produktivní (mj. i díky své výrazné schopnosti světlostního a aditivního přírůstu). Navíc má příznivý účinek na půdu a porostní směs smrku, jedle a buku (kdy postačí i menší zastoupení buku) předčí svou produkcí smrčiny a jsou na vhodných stanovištích ideální porostní směsí (POLANSKÝ ET AL. 1966).

Přeměna lesního porostu je zásadní změna dřevinné skladby předčasnou nebo urychlenou obnovou na cílové zastoupení dřevin. Důvodem pro přeměnu je zásadní nesoulad mezi produkčním potenciálem stanoviště (popř. druhotně dlouhodobě změněnými růstovými podmínkami, např. imisemi) a současnou dřevinnou (nebo i ekotypovou) skladbou porostů (nejčastěji smrkové a borové monokultury), (POLENO ET AL. 1994). Převod hospodářského způsobu je záměrná změna určitého hospodářského způsobu na způsob jiný. Jeho výsledkem je změna výstavby porostů a lesa. Převod hospodářské formy pasečného způsobu na podrostní nebo pasečného hospodářského způsobu na výběrný je odůvodněn snahou o lepší, dokonalejší a dlouhodobě hospodárnější využití růstového potenciálu stanoviště a dosažení ekologické stability





lesa. Uskutečňuje se souborem dlouhotrvajících hospodářských opatření. Pěstební technika takových převodů používá především obnovních sečí využívajících ekologického vlivu převáděného porostu a spíše dlouhou obnovní dobu, přičemž uplatňuje zásady péče o porostní zásobu. Optimální je připravit porosty pro převod ve středním věku. Převody hospodářského způsobu se obvykle spojují s přeměnami porostů a společně jsou hlavním nástrojem uplatňování přírodě blízkého pěstění lesa (POLENO ET AL. 1994). Přestavba je souběžně prováděná přeměna i převod hospodářského způsobu sledující dosažení všech uvedených cílů obou procesů (TESAŘ ET AL. 2004; SOUČEK, TESAŘ 2008).

Problematika přestaveb se vyznačuje mnohými charakteristickými úskalími. Celý pěstební systém i otázka ochrany lesa je při přestavbách obtížnější a složitější. Nově zaváděné dřeviny jsou většinou značně ohroženy zvěří. Přitom výsledek zalesňovacích prací (podsadeb) rozhoduje o úspěchu přestaveb, jejichž těžišťe je v obnovních opatřeních. Zavádění dřevin podle výhledových cílů klade zvláštní nároky na časovou a prostorovou úpravu obnovních sečí. Ty musí vyhovovat ekologickým nárokům dřevin cílové skladby, se zřetelem na stupeň ohrožení a aktuální stav přeměňovaných porostů. Zvýšení podílu dřevin přirozené druhové skladby vede k posílení ekologické i mechanické stability lesních porostů a zabezpečení trvalosti produkce (POLANSKÝ ET AL. 1966).

Podrostmím způsobem hospodaření lze oproti holosečnému způsobu hospodaření přímo i nepřímo přispět ke zvýšení produkce dřeva. Nepřímo hlavně tím, že umožňuje vytvořit odolnější lesní porosty (tj. smíšené a nestejnověké) než holosečné hospodářství. Přímý vliv na zvýšení produkce je dán lepším využitím produkční plochy dočasným etážovým uspořádáním porostů nejstarších a nejmladších věkových stupňů. Podrostmí hospodářství umožňuje využít individuálních rozdílů v přirůstavosti a jakosti stromů nejen při výchově, ale i během obnovy lesních porostů, namísto hromadné těžby mýtních porostů u holosečného způsobu. Dále je při podrostmím hospodářství možné uplatňovat při péči o porostní zásobu principy jakostního přírůstového hospodářství (POLANSKÝ ET AL. 1966).

Vyšší přirůstavost smíšených porostů se odvozuje nejen z lepšího využívání prostoru (nadzemního i podzemního), ale také z příznivého ovlivňování půdy (například bukem) a zlepšeného teplotního režimu. Samotná teplota půdy a její teplotní režim je významným, byť nedoceňovaným faktorem, který ovlivňuje růst a vitalitu stromů (např. MARTIN ET AL. 1989; LYR 1996) a rozličná teplotní optima pro celou řadu dřevin, včetně buku a smrku, prokázali např. VAPAAVUOR ET AL. (1992), LYR (1996), LYR A GARBE (1995). U smíšených porostů hraje významnou roli rozdílnost nároků na světlo u jednotlivých dřevin, která může přispět k vyšší intenzitě asimilačního procesu a k větší produkci dřeva, tzv. aditivní přírůst (POLENO, VACEK ET AL. 2007). To vše tím více, čím je plošná disperze dřevin porostní směsi maloplošnější a heterogennější (ROTHE 1997 IN POLENO, VACEK ET AL. 2007). Cílem celého procesu je dosažení bezpečnosti a trvalosti produkce. Vlastní pěstební řešení spočívá v kombinaci okrajové clonné seče pro dosažení zmlazení smrku s obnovou buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) a jedle bělokoré (*Abies alba* Mill.) ve skupinkách, které jsou vnášeny do porostu v prostorovém a hlavně časovém předstihu před víceméně liniovým obnovním postupem smrku ve směru proti bořivému větru. Mají-li buk a jedle posílit mechanickou stabilitu budoucích porostů, musí v nich dosahovat minimálně do hlavní úrovně smrku. S ohledem na pozdější kulminaci výškového přírůstu buku a jedle to znamená nezbytnou nutnost časového předstihu před smrkem. V poměrech bukového a jedlobukového lesního vegetačního stupně to představuje minimálně 10, lépe 15 let (SOUČEK, TESAŘ ET AL. 2008). Obnova a založení porostu jsou kritickými fázemi, během kterých často dojde značným ztrátám na druhové diverzně porostní skladby (PEET, CHRISTENSEN 1987; CLARK ET AL. 1999). Při použití



přirozené obnovy nebo při jejím kombinovaném využití jsou její počáteční fáze charakteristické vysokým počtem malých semenáčků; v průběhu postupného růstu a zaplnění disponibilního růstového prostoru dochází k zintenzivnění kompetičních vztahů mezi jedinci a tím jisté homogenizaci; původní počty jedinců (tzv. „semenáčkových bank“) prudce klesají a během tohoto procesu jsou také eliminovány v daných podmínkách (tj. i světelných podmínkách) méně kompetičně schopné druhy dřevin (COLLET ET AL. 2008). Proto je při obnově stávajících, ale i budoucích smíšených porostů hlavním pěstebním úkolem naplno využít počáteční druhovou pestrost přirozeně obnovených i uměle vnesených dřevin a cílenou podporou každé z nich zajistit udržení druhové diverzity až po dospělé růstové fáze porostu.

Snahám o přeměny porostů napomáhá i skutečnost, že například velká většina smrkových monokultur od 3. – 6. LVS je ve stádiu reversibilním. Zvýšením podílu listnatých dřevin můžeme tyto lesy postupně navrátit do biologické rovnováhy a plné tvořivosti. Ze srovnávacích šetření změn fytoocenózy plyne, že průměrně 30 % zastoupení buku postačuje k dosažení relativní biologické rovnováhy v závislosti na rovnoměrnosti rozptýlení listnaté příměsi po porostu (PRŮŠA 1999). Složení aktuálních fytoocenóz považuje také ZERBE (2002) za vhodný indikátor o aktuálním výchozím stavu lesních porostů a pro rozhodování o nejvhodnějších možnostech přeměn.

Při historickém hodnocení důvodů zavádění smrkových i borových monokultur je zřejmé, že tento proces byl spojen s prudkým nárůstem spotřeby dřeva, dříve především energetické suroviny a lze je časově zasadit do období přelomu 18. a 19. století a později do průběhu 19. století (např. NOVOTNÝ, HORÁK 1968; POLENO ET AL. 1994; KAZDA, PICHLER 1998; LÄDLE ET AL. 1999, 2010; KLIMO ET AL. 2000; ZERBE 2002; AMMER, MOSANDL 2007). Spotřeba dřeva narůstala přímo úměrně s intenzivním rozvojem průmyslu. A tak v době, kdy byla značná část původních smíšených lesů v důsledku jejich silného nadužívání, především kořistnické těžby, ale i pastvy dobytka, hrabání steliva a dobývání pařezů, ve velmi špatném až úplně zdevastovaném stavu, byla právě vidina vysoké dřevní produkce jehličnatých monokultur velmi lákavá. Docházelo k odstraňování posledních zbytků prořídilých původních porostů a jejich umělé obnově – zpočátku borovicí, později v naprosté většině případů smrkem (NOVOTNÝ, HORÁK 1968; POLENO ET AL. 1994). Právě výsadba relativně rychle rostoucích jehličnatých dřevin s vysokou produkční schopností byla příslibem vyřešení hrozící energetické, potažmo celospolečenské krize z nedostatku dřeva (NOVOTNÝ, HORÁK 1968; TESAŘ ET AL. 2004). Umělé zakládání jehličnatých monokultur také zavedlo určitý řád do lesního hospodářství, toto řádné hospodaření pak spolu s počátečním rychlým růstem monokultur výrazně zvýšilo ve velice krátké době produkci dřeva (SOUČEK, 2006). Lze říci, že smrkové i borové monokultury splnily to, co se od nich očekávalo. Objemová produkce se díky jejich zavedení zvýšila minimálně o 50 % (ASSMANN 1961 IN POLANSKÝ 1966); POLENO ET AL. (1994) uvádí dokonce navýšení v intervalu 50 – 100 %. Ruku v ruce s druhovou přeměnou lesů šla i změna jejich struktury. Vznikaly uspořádané lesní kultury s cílem zavedení organizovaného lesního hospodářství. Zcela nejextrémnější byla původní představa napodobení systému polních kultur s důrazem na jednoduchou soustavu, přehlednost, časový a prostorový pořádek smrkového lesa věkových tříd s pracovním schématem založit – sklídit. Tyto představy byly umocněny propracováním matematických kalkulací časově vyrovnaného výnosu podle principů čistého výnosu z půdy. Naše území nejvíce zasáhl tento myšlenkový proud ve druhé třetině 19. století jako tzv. saské porostní hospodářství, kdy poznatky racionalizace výroby získané v průběhu průmyslové a agrární revoluce byly přijaty jako moderní a racionální principy pro obhospodařování lesů (TESAŘ ET AL. 2004).

Všechna ohrožení stejnověkých smrkových monokultur přírodními kalamitami lze souhrnně vysvětlit tak, že se jedná o přirozené mechanismy sekundární sukcese. Uměle vzniklý ekosystém



neodpovídá svoji strukturou ani druhovou skladbou klimaxovému stádiu. Právě působení biotických i abiotických faktorů stanoviště slouží jako přirozené nástroje k postupnému rozvratu takového ekosystému (např. ZUMR 1994; NYKÄNEN ET AL. 1997; VALINGER, FRIDMAN 1999; KENK, GUEHNE 2001; MALCOLM ET AL. 2001, JÖNSSON ET AL. 2007) a jeho následnému (dlouhé období trvajícím) návratu ke klimaxu (LAŠTŮVKA, KREJČOVÁ 2000; POLENO, VACEK 2007; TOWNSEND ET AL. 2010). Pro velmi silné ohrožení smrkových monokultur (a s tím související hospodářskou nejistotou spočívající v nejisté trvalosti a bezpečnosti produkce) se záhy hledalo východisko ze vzniklé situace. Opomenout nešlo ani nepříznivý vliv na již zmíněný produkční potenciál stanoviště (POLANSKÝ 1966; PRŮŠA 1999; ZERBE 2002). Jde v prvé řadě o rychlou degradaci lesních půd pod smrkovými i borovými monokulturami (PEŘINA 1960; ŠÁLY 1978; ŠÁLY, KLIMO, 1980; LHOTSKÝ 1987, AUGUSTO, RANGER 2001; TESAŘ, KLIMO 2004). Dochází tak k mnohdy významnému poklesu bonit. Systém smrkového lesa věkových tříd tak při svém opakování ohrožuje samotný produkční základ lesa (TESAŘ ET AL. 2004). Během procesu přeměn či přestaveb proto nové porosty vznikají za nepříznivých podmínek, a to na degradovaných půdách, kryté navíc silnou vrstvou surového humusu při značné aciditě svrchních půdních horizontů (POLANSKÝ ET AL. 1966). Naopak humusová forma a acidita půdy jsou ve smíšeném porostu příznivější než v nesmíšeném (HEITZ 1998; KAUTZ, TOPP 1998; KAZDA, PICHLER 1998; HEINZE ET AL. 2001; AUGUSTO, RANGER 2001). Schopnost snížit aciditu půdy projevuje hlavně buk (ELMER ET AL. 2004; POLENO, VACEK ET AL. 2007). Dosažení uvedených efektů je o to příznivější, čím maloplošnější a heterogennější je rozdělení dřevin ve směsi (ROTHER 1997 IN POLENO, VACEK ET AL. 2007).

V porovnání s monokulturami jsou smíšené lesní porosty výhodnější z pohledu nárůstu ekosystémové produktivity, meliorační funkce, využívání živin z různých úrovní půdních horizontů či hloubky půdního profilu v různý čas, i nárůstu intenzity koloběhu živin (ROTHER, BINKLEY 2001).

To, do jaké míry vnesení buku do smrkových porostů zlepší celkovou dostupnost živin pro smrk a/nebo hydrologické vlastnosti půdy, silně závisí na mnoha faktorech, jako je kvalita stanoviště, věk porostu, či hospodářský způsob (PRESCOTT ET AL. 2003; ROTHER, MELLERT 2004; BENS ET AL. 2007). Zvláště poznatky BENSE ET AL. (2007) ze sousedního Německa jednoznačně vypovídají o nárůstu intenzity dekompozice a humifikace díky příměsi buku a dále o nárůstu moci humusové vrstvy na troficky chudých písčitéch kambisolicích (s hydrologicky nevýhodnou texturou spočívající v nedostatku makropórů). Nárůst obsahu i kvality organického materiálu v půdě však i v takových podmínkách vede, podle zjištění autora, mimo jiné i k zlepšení hydrologických vlastností půdy, jakými jsou především kapacita infiltrace a hydraulická vodivost – v takovém zlepšení hydrologických vlastností půdy BENS ET AL. (2007) – v souvislostech celého povodí – spatřuje také významný mimoprodukční přínos v podobě protipovodňové prevence. Účinek jakékoliv porostní příměsi závisí na typu porostního smíšení (jednotlivé, hloučkovité, skupinové apod.) a době, po kterou je v porostu uplatněna (tj. od okamžiku vnesení po okamžik hodnocení jejího přínosu), (AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>).

V současné době patrný názorový odklon od sekundárních jehličnatých monokultur v úpravě lesa věkových tříd není rozhodně zcela novým myšlenkovým směrem několika posledních let (WEETMAN 1995; SCHÜTZ 1999). Jde spíše o přeorientování se směrem k pomístně v Evropě existujícím hospodářstvím, která jsou převážně s úspěchem uplatňována především ve Švýcarsku a Slovinsku po dobu více jak sto let (SCHÜTZ 1999), nebo v Dinárském regionu (BONCINA 2011) a k přijetí názorových směrů definovaných před více jak sto lety mnoha někdejšími lesnickými odborníky, jako byli *Heinrich Cotta /1828/* (ROESSIGER ET AL. 2011), *Karl Schubert /1886/* (LÄHDE ET AL. 2010), *Henry Biolley /1887/* (VRŠKA 2006; LÄHDE ET AL. 2010), *Karl J. Gayer /1880, 1886, 1895/* se svým definováním přírodně blízkého lesnictví (POLENO ET AL. 1994; SCHÜTZ 1999; VRŠKA ET



AL. 2006), nebo *Alfred Möller* s jeho definováním lesa trvale plně tvořivého – „dauerwaldu“ /1922/ (POLENO ET AL. 1994; SOUČEK 2006; VRŠKA ET AL. 2006), či *Walter Ammon* /1937/ (VRŠKA ET AL. 2006), kteří na nutnost odklonu od takového hospodářského směru, který je mj. náchylný na působení abiotických i biotických škodlivých činitelů, upozorňovali již ve své době. A i tehdy spatřovali řešení v opačné alternativě – v pěstování smíšeného a strukturně různorodého lesa. Myšlenka přírodě blízkého lesnictví (vznikající i pod vlivem nově formovaného myšlenkového směru tzv. fyziokratů a jejich mottem „návrat k přírodě“) se tak vyvinula na konci 19. století a lze ji nejlépe datovat okamžikem, kdy byla poprvé formulována *Karlem Gayerem*, profesorem pěstění lesů na lesnické fakultě v Mnichově, prostřednictvím jeho publikace „Smíšené lesy“ na rok 1880, respektive 1886 (SCHÜTZ 1999). *Karl Gayer* zřetelně označil stejnorodý pasečný, uměle obnovovaný les, snadno zranitelný povětrnostními živly, hmyzími škůdci a houbovými patogeny za chybný hospodářský směr a určil opačnou alternativu - pěstování smíšených porostů (GAYER 1886 IN SOUČEK 2006). Také praktičtí lesní hospodáři poukazovali na výhody smíšených porostů, zachování produkčního potenciálu stanovišť a přírodních postupů hospodaření (SOUČEK 2006); v našich podmínkách to byli v 18. a 19. století především generace rodu *Wachtelů* na Jindřichohradecku, *Julius Wiehl* na majetcích Liechtensteinů, či později *Josef Sigmond* na Plzeňsku a další (NOŽIČKA 1957; FRIČ ET AL. 1958); hospodářskou úpravu propracoval *Bedřich Judeich*, uplatnění kontrolních metod *Antonín Tichý* a *Josef Nimburský* (SOUČEK 2006). Praktické úsilí pokračovalo i v meziválečném období, a to ať úsilím již zmíněného *J. Sigmonda* (NOŽIČKA 1957), ale také *Antonína* a *Karla Bakesche* na Žďársku (NOVOTNÝ, HORÁK 1968), *Friče*, *Říhy*, a *Huga Koninase*, který na Opočensku dlouhodobě a úspěšně uskutečňoval postupnou přestavbu smrkových a borových monokultur na smíšené, výškově a tloušťkově diferencované porosty (NOŽIČKA 1957; FRIČ ET AL. 1958; POLENO ET AL. 1994; SOUČEK 2006). Zvláště 40. a 50. léta na našem území již znala řadu vynikajících praktických lesníků, kteří předvedli možné cesty od monokulturních smrkových popř. borových hospodářství, jako byl například *František Kratochvíl* na Kutnohorsku (TESAŘ ET AL. 2004). Na evropské úrovni byly Gayerovy myšlenky znovu zopakovány v polovině 20. století např. *V. Zürchnerem* /1965/ (LÄHDE ET AL. 2010); rostoucí zájem o využití poznatků z ekologie lesa při úpravě stávajících jehličnatých porostů ovlivnil např. *Dengler* /1925/; *Krutzscha* a *Weck* /1935/ v Německu zformulovali na základě Möllerova dauerwaldu teorii „přírodu sledujícího hospodářského lesa“; profesor *Josef Konšel* /1931/ u nás Möllerův dauerwald detailně analyzoval a přeložil jako „les trvale plně tvořivý“ a podstatu přírodě blízkých postupů hospodaření vyjádřil termínem „pěstění lesů v biologickém ponětí“; *Rubner* /1936/ teoreticky propracoval postupy hospodaření směřující k tzv. péči o porostní zásobu (SOUČEK 2006). Také poválečná léta znají na našem území příklady aplikace přírodě blízkých principů hospodaření, například na ŠLP Křtiny s výrazným podílem prof. *Bohuslava Polanského* (SOUČEK 2006), nebo úsilí doc. *Jaroslava Švarce* v transformaci sekundárních smrkových monokultur v oblasti Žďáru nad Sázavou (SOUČEK 2006; BEDNÁŘ 2009).

Oba protichůdné pěstební směry, tedy preference stejnověkových, stejnorodých, homogenních vs. nestejnověkových, různorodých, strukturně bohatých lesních porostů, jsou dlouhou dobu stále znovu a znovu diskutovány (SCHÜTZ 1999; LÄHDE ET AL. 1999), a to mnohdy velmi ostře (HANEWINKEL 2001).

Koncem 20. století však začal narůstat počet kritiků schematických a strukturu porostů homogenizujících pěstebních systému, a to jak ve střední Evropě, tak i v Severní Americe. Holosečný hospodářský způsob se tak dostal do konfliktů (HELSTRÖM 2001). Staletí uplatňování holosečného hospodářství a stejnověkových lesních monokultur bylo odmítnuto mnoha lesnickými autoritami (SIISKONEN 2007). V Německu došlo po poválečném rozdělení státu na rozštěpení



lesnických názorů. V SRN se vytvořilo Pracovní společenství pro lesní hospodářství sledující přírodu (ARBEITSGEMEINSCHAFT FÜR NATUGEMÄSSE WALDWIRTSCHAFT – ANW), které mělo za cíl pokračovat v přeměně jehličnatých monokultur a opustit plošný způsob hospodaření. Organizace se postupně rozšířila i do Rakouska a Švýcarska. Přestože vliv organizace ANW nebyl v Německu plošně významný, poskytl důležité poznatky o vývoji lesních porostů na dlouhodobě obhospodařovaných vzorových objektech (SOUČEK 2006). V Rakousku vzbudil zaslouženou pozornost na majetku kláštera Schlögl v severovýchodní části Rakouska lesní hospodář *H. Reiningger*, a to přestavbou pasečně obhospodařovaných smrkových porostů a uplatněním mýtní zralosti metodou cílové tloušťky (STERBA, ZINGG 2001; SOUČEK 2006). Členové ANW se koncem 90. let výrazně podíleli na založení hnutí PRO SILVA. V NDR bylo po roce 1951 celostátně zavedeno přírodu sledující lesní hospodářství označené jako „péče o porostní zásobu“. Oficiální odklon hospodaření od péče o porostní zásobu nastal přesně deset let poté, v roce 1961, kdy bylo schváleno použití holých sečí a umělé obnovy. Snahy o změny hospodaření nastaly až koncem 80. let se všeobecným nárůstem zájmu o ekologii; skutečné změny však byly zahájeny až po opětovném sloučení Německa (SOUČEK 2006). V Severní Americe se východiskem obdobných myšlenkových a odborných názorových proudů stal, především od počátku 90. let 20. století, nově vzniklý přístup k obhospodařování lesů nazvaný jako „*new forestry*“ ~ „nové lesnictví“ (O’HARA 2002; LÄHDE ET AL. 2010), který se tam zformoval v téže době, jako to bylo ve střední a severní Evropě v případě založení hnutí PRO SILVA (POMMERING, MURPHY 2004; LÄHDE ET AL. 2010). Iniciátorem a organizátorem ustanovení evropského sdružení PRO SILVA byl profesor *Dušan Mlinšek* (profesor pěstění lesa na univerzitě v Ljubljani), kterému se v září 1989 podařilo ve Slovinsku shromáždit 35 lesníků z deseti evropských zemí; na závěr diskuzí bylo vydáno prohlášení známé jako „Výzva z Robanov Kot“. Byla ustanovena evropská organizace, PRO SILVA EUROPA, do jejíhož čela se postavil vynikající francouzský lesník *Brice de Turckheim*, majitel rodinného lesního majetku v Alsasku, na kterém se již po generace hospodaří podle zásad blízkých PRO SILVA (TESAŘ 2006). Aktuálně, v roce 2015, toto hnutí zastřešuje celkem 26 národních poboček, působících na celostátních úrovních v celkem 25 evropských zemích a v části USA (New England, USA). Ve stejném období, jako bylo založeno hnutí PRO SILVA v Robanov Kot, vykrytalizoval totožný myšlenkový směr v založení obdobného uskupení na britských ostrovech, které bylo nazváno CONTINUOUS COVER FORESTRY GROUP (LÄHDE ET AL. 2010). Tedy přesně 39 let poté, co průkopník tohoto myšlení na britských ostrovech, profesor *Anderson*, vyslovil své přesvědčení, že lesnictví v Británii bude vyžadovat více poznatků a praktických zkušeností s obhospodařováním strukturně bohatých lesů a založil proto výzkumný objekt Glentress, se v roce 1991 zrodila CONTINUOUS COVER FORESTRY GROUP (KERR ET AL. 2010). „*Continuous cover*“ (~ nepřetržitě pokrývající – tj. trvale lesním zápojem pokrývající) je odborný směr v lesnictví, který je naplněn škálou nepasečných pěstebních systémů, tedy vyloučením obnovy holou sečí (MASON ET AL. 1999). Tento směr je tedy jedním z celosvětových trendů směřujících k přírodě bližším formám hospodaření na úrovni samotného porostu (MLINSEK 1996; O’HARA 1998; KOCH, SKOVSGAARD 1999), jenž je navíc podpořen usneseními Rio – Helsinského procesu a požadavky na certifikaci lesů (KERR ET AL. 2010). Praktická doporučení pro aplikaci „*continuous cover*“ lesnictví byla pro britské lesy a lesnictví definována mnoha autory (např. MASON ET AL. 1999; KERR ET AL. 2002; MASON, KERR 2004; KERR ET AL. 2010).

Systémy různověkých a výběrných lesů jsou často zaváděny z celé řady důvodů, přičemž jedním z nich je jejich, v jistém smyslu, stálá strukturní a funkční stabilita v průběhu času v porovnání s lesem věkových tříd (O’HARA ET AL. 2007). Panuje také obecná shoda při vnímání toho, že tyto pěstební systémy jsou přírodě bližší (LARSEN 1995). Z toho důvodu jsou nestejnověké





pěstební systémy (a hospodářská opatření, jež k nim vedou) nazývána jako „*close-to-nature*“ (~přírodě blízké), (MLINSEK 1996; SCHÜTZ 1999; KLIMO ET AL. 2000; SPIECKER 2000; PARVIAINEN 2005; SZYMURA 2005; PETRITAN ET AL. 2007; JAWORSKI ET AL. 2007; CAMERON, HANDS 2010); „*back-to-nature*“ (~k přírodě se navracející), (GAMBORG, LARSEN 2003); „*diveristy-oriented*“ (~orientované na biodiverzitu), (LÄDLE ET AL. 1999); „*near-natural*“ (~přírodě blízké), (SCHÜTZ 2002; BENECKE 1996; FERLIN 2002; ROESSIGER ET AL. 2011); „*nature-based*“ (~na přírodě založený), (EMBORG 1998; BRADSHAW ET AL. 1994; GÁLHIDY ET AL. 2006); či „*nature-oriented*“ (~k přírodě orientovaný), (KOCH, SKOVSGAARD 1999).

Trvalost i trvalá udržitelnost je hlavní zásada lesnictví, a proto středem úsilí všech pěstebních systémů. Trvalost obhospodařování každého konkrétního porostu je důležitá, neboť porosty jsou základním rozdělením lesa a tudíž uzemní jednotkou lesnického hospodaření. Stejnověké porosty se vyznačují širokou fluktuací porostních charakteristik v průběhu svého obmýtí, protože každý stejnověký porost v holosečném hospodářském způsobu má svůj počátek i konec v holé seči. Avšak potenciální trvalá udržitelnost různověkých porostů může být hodnocena na základě opakovaných měření a hodnocení čtyř hlavních ukazatelů a hledisek, jimiž jsou: i) porostní zásoba, ii) běžný přírůst, iii) druhová porostní diverzita a iv) porostní struktura. Setrvávání těchto ukazatelů na konstantní úrovni může zajistit onu žádanou trvalou udržitelnost různověkých pěstebních systémů a to i navzdory jistým výkyvům, které jsou zvláště v případě těch souvisejících s těžebními cykly, předpokládány (O'HARA ET AL. 2007). Dodržení těchto podmínek s sebou ovšem nese nutnost použití vhodných metod kontroly požadovaných ukazatelů, neboť u strukturně bohatých lesů si s hospodářskou úpravou lesa věkových tříd nelze vystačit. Znamená to tedy uplatnění a rozvoj (nebo znovuobjevení) vhodných hospodářsko-úpravnických přístupů. V této souvislosti např. KERR ET AL. (2010) zdůrazňuje nezastupitelnou úlohu a nutnost neměnného přístupu k opakovanému zjišťování porostního stavu užitím správných kontrolních metod a nutnost monitorování vývoje struktury porostů, zvláště ve vazbě na stanovené provozní cíle během transformace porostů. Kontrolní metoda musí být jasná, správně zvolená, neměnná, metodicky správně získaná a s vysokou vypovídající a informační hodnotou (KERR ET AL. 2010). Stále rostoucí zájem i praktické uplatnění pěstění strukturně bohatých smíšených porostů s sebou přináší potřebu většího počtu studií v oblasti nauky o produkci těchto forem lesů, neboť dřevní produkce i nadále zůstává nejdůležitějším zdrojem příjmů v lesním hospodářství (GRAYSON 2002). Toto vše představuje komplikaci pro tradiční přístupy a pohledy nauky o produkci, jako jsou růstové tabulky a vyžaduje proto mnohem větší zřetel na dynamiku daného lesního porostu (ADAMS ET AL. 2011). Avšak lesní hospodářství má bohatou tradici v oblasti poznání a aplikovaných měření směřujících následně k porozumění a obhospodařování lesních společenstev (LARSON 1991; OLIVER, LARSON 1996). Zatímco toto úsilí bylo původně orientováno na dřevní produkci, během posledních let narůstá zájem ke zdokonalování metod měření různověkých porostů z pohledu posílení biodiverzity (O'HARA 2001). Také modelování lesů proto nabízí možnost podpory lesního hospodářství v oblasti predikce vývoje lesa (FONTES ET AL. 2010), a to v mnoha směrech a ohledech. Stejně tak otázka jednorozměrných ukazatelů produkčního potenciálu stanoviště, jako jsou obecně užívané stanovištní indexy (odvozené od porostní výšky; tedy v české hospodářské úpravě lesa charakteristiky absolutní a relativní výškové bonity) nejsou podle SKOVSGAARDA, VANCLAYHO (2013) vždy dostatečně výstižné k charakterizování produkčního potenciálu stanoviště, obzvláště lesů strukturně bohatých. Z tohoto důvodu vzniká potřeba znovu definovat některé dosud tradiční určení stanovištní produktivity v souladu se soudobou úrovní poznání a možností (SKOVSGAARD, VANCLAY 2013).



Hovoříme-li o opačné alternativě k strukturně homogenním stejnověkým porostům, pak nás zajímají porosty strukturně diferencované, a to nejprve jejich definování a posléze dosažení. Musíme se proto zabývat dynamickou definicí strukturní bohatosti, protože existuje dlouhodobá snaha o definování heterogenních nebo tzv. strukturovaných lesů. Současně je nutné se zaměřit na to, jak můžeme strukturní bohatosti dosáhnout z pohledu trvalé udržitelnosti a kterých požadavků strukturní bohatosti může být efektivně docíleno (SCHÜTZ 2002). Cílovým stavem je dosažení vysoké různorodosti a heterogenity ve věku, tloušťkách a nepravidelné prostorové struktury, což společně vede k nehomogenním interakcím mezi jednotlivými stromy porostu a z nich plynoucím vývoji jednotlivých stromů (ADAMS ET AL. 2011). Klíčovou otázkou však je, jak docílit vytvoření heterogenních, strukturně bohatých lesů; nebo za jakých okolností lesy takové struktury spontánně vznikají. Bylo by příliš zjednodušené se domnívat, že kýžená heterogenita se dostaví automaticky. Z pohledu současných přírodě blízkých snah je nutné definovat rozdíl mezi přechodnými porostními strukturami a trvale udržitelnými, strukturně bohatými pěstebními systémy (SCHÜTZ 2002). Zároveň je však nutné uvědomit si i skutečnosti (a odlišnosti) od strukturní heterogenity v pralesích (CAMERON, HANDS 2010), neboť ta se v nich navzdory obecným představám spontánně vyskytuje relativně zřídka (SCHÜTZ 2002). Pokud může být někde heterogenita přirozeně očekávána, děje se tak, například, v přirozených smíšených lesích, jako jsou podhorské jedlobukové lesy; a to proto, že přírodní lesy mají tendenci k jisté stejnorodosti a homogenitě, a to alespoň pokud jde o pralesy centrální části temperátního pásma v Evropě (tzn. v dubovém, bukovém a smrkovém vegetačním pásmu), (SCHÜTZ 2002). To je na jedné straně způsobeno přírodními vývojovými procesy v rámci lesa (tedy integrovaným cyklickým vývojem a jeho vývojovými fázemi lesa), tj. schopností stromů akumulovat biomasu, což ve finále vede k uzavření porostního zápoje (POLENO, VACEK ET AL. 2007). Na druhé straně je to v důsledku dominance několika málo mimořádně konkurenčně schopných druhů dřevin, jako jsou buk, dub nebo smrk. Tyto tendence k porostní homogenitě přírodních lesů (stádium optima vývojového cyklu) bývají dokonce ještě více významné při těch stanovištních podmínkách, které jsou co nejpříznivější. Z důvodu relativně omezeného počtu dřevinných druhů temperátního klimatu střední Evropy jsou zde výše popsané tendence ještě více patrné než v případě výzkumů lesů na americkém kontinentu, anebo v tropech. Evropské pralesy tak vykazují relativně homogenní strukturu s poměrně malým počtem dřevinných druhů, které zde dominují (SCHÜTZ 2002). Například geobiocenologové odhadli, že na 66 % výměry lesů Německa by v přirozených podmínkách dominoval buk a ve Švýcarsku by to ve středních polohách bylo dokonce 79 % (SPELLMANN 1999). Pouze tam, kde se stanovištní nebo klimatické vlivy relativně „zhoršují“, nacházíme přírodní smíšené lesy. Např. s poklesem úhrnu srážek dochází k nahrazování buku dubem; buko-jedlo-smrkové smíšené přírodní lesy se začínou vyskytovat při vertikálním postupu s poklesem teploty (SCHÜTZ 1999, 2002). Studie vývojového cyklu bukových pralesů střední Evropy také ukázaly, že je zde určitá konstantní hodnota porostní zásoby (SCHÜTZ 2002). Například KORPEL (1995) zjistil, že porostní zásoba bukových pralesů nikdy nespadá pod 400 m<sup>3</sup>/ha; VRŠKA ET AL. (1996) uvádí ve smíšené pralesovité rezervaci s převahou buku průměrnou hektarovou zásobu 580 m<sup>3</sup>/ha. Pro srovnání, ve výběrném lese s dominancí buku je optimální stálá porostní zásoba okolo 250 m<sup>3</sup>/ha (SCHÜTZ 1997 IN SCHÜTZ 1999). Mezi výběrným lesem s dominancí buku a výběrným lesem s převahou jedle a smrku je však výrazný rozdíl (SCHÜTZ 2002). Pro klasický výběrný les s převahou jedle a smrku lze uvažovat s trvalou, vyrovnanou porostní zásobou mezi 350 – 500 m<sup>3</sup>/ha, v závislosti na produkčním potenciálu stanoviště (SCHÜTZ 2001 IN SCHÜTZ ET AL. 2006); například v konkrétních případech švýcarské Jury je to kolem 400 m<sup>3</sup>/ha, zatímco v Emmentálu (Švýcarsko) je to dokonce 500 m<sup>3</sup>/ha (SCHÜTZ 1997 IN SCHÜTZ 1999). Celkový



průměrný přírůst v porostu směsi buk-jedle-smrk v 1025 m n.m. (*Dentario glandulosea-Fagetum*), ve výběrné struktuře porostu, je 8,5 m<sup>3</sup>/ha/rok; při porostní zásobě 640 m<sup>3</sup>/ha (JAWORSKI ET AL. 2007).

### 2.1.1 Historické souvislosti

Obecně lze říci, že ve střední Evropě poklesla výměra lesů přibližně o jednu třetinu své původní podoby, a to během několika málo staletí ve středověku (PARVIAINEN 2005). Zavádění smrkových i borových monokultur ve velké části západní a střední Evropy (od nížinných poloh po podhorské oblasti) bylo historicky spojeno s prudkým nárůstem spotřeby dřeva, tehdy především jako energetické suroviny a dělo se tak od konce 18. století do konce první poloviny 19. století (POLENO ET AL. 1994; KAZDA, PICHLER 1998; LÄDLE ET AL. 1999, 2010; KLIMO ET AL. 2000; ZERBE 2002; AMMER, MOSANDL 2007). Ačkoliv nárůst zastoupení jehličnatých dřevin a naopak pokles podílu listnatých dřevin započal již v 16. století (SPIECKER ET AL. 2004). Ruku v ruce se zaváděním stejnorodých monokultur původních i nepůvodních jehličnanů docházelo v celé Evropě také k převodu hospodářského způsobu (LÄHDE ET AL. 2010). Dělo se tak po předchozím vytěžení a nadužívání dosavadních listnatých nebo smíšených lesů, které původně představovaly většinu evropských temperátních lesů (ELLENBERG 1988; ZERBE 2002). Až do 18. století bylo praktikováno mnohostranné využití lesní půdy, ať již jako zdroj palivového dříví, zvláště hutí, nebo pastevních ploch pro dobytek, rozšířené bylo travení a hrabání hrabanky. V menším měřítku lesní polaření a běžnými se stávaly také krádeže dřeva, hlavně poblíž vesnic, což nakonec vedlo ke kritickému nadužívání a přetěžování lesů bez ohledu na jejich budoucnost, hospodařilo se bezplánovitě, nesystematicky a mnoho lesů se tak stalo extrémně zbídačených a jen těžko se i obnovovaly (NOVOTNÝ, HORÁK 1968; SCHÜTZ 2002). Intenzitu nadužívání lesů silně ovlivňovala jejich přístupnost. Lesy velmi obtížně přístupné byly využívány někdy pouze extenzivně. Lesní hospodářství mnoha oblastí v první polovině 19. století bylo plně pod vlivem hutí, ukazovalo se, že lesy již nejsou schopny poptávku hutí po palivovém dříví plnit (NOVOTNÝ, HORÁK 1968). Koncept středního lesa, který byl v té době poměrně běžným přístupem lesnického hospodaření, se například vyznačoval průměrnou porostní zásobou nižší než 100 m<sup>3</sup>/ha (DUBOURDIER 1991 IN SCHÜTZ 2002). Také samotný rozvoj lidských sídel přímo ovlivnil lesy střední Evropy (PARVIAINEN 2005). Na území našeho státu převládaly v původní druhové skladbě listnaté dřeviny, a to z 65 %, v současné druhové skladbě jsou však zastoupeny pouze 23 % (TESAŘ ET AL. 2004). Historický vývoj stavu našich lesů lze vhodně demonstrovat na příkladu Žďárských vrchů, jak je popsán v historickém průzkumu lesů (NOVOTNÝ, HORÁK 1968). Významný vliv na tamní oblast mělo odedávna hornictví a hutnictví. Vrcholem kutací horečky bylo právě 13. století, záhy však bylo dobývání stříbra vystřídáno érou dolování železné rudy. První primitivní hutě k tavení rudy potřebovaly velké množství dřevěného uhlí. Rozsáhlé lesy Českomoravské vrchoviny nabízely potřebné dřevo, a tak se hamry umísťovaly co nejbližší ke zdroji suroviny, tedy do lesů, společně s nimi sem pronikalo i osídlení, kolem hamrů vznikaly osady. Zmenšovala se rozloha lesů, měnila se jejich porostní skladba. Dodávky dřevěného uhlí do nových železáren již byly značně problematické, neboť dostupné zásoby dříví byly už koncem 17. a v první polovině 18. století vyčerpány. Poptávka po železe ovšem stále rostla a s ní i spotřeba dřevěného uhlí, tedy zatížení lesů těžbou dřeva. Kolem roku 1870 dochází k postupnému zařizování lesů porostním hospodářstvím lesa věkových tříd spojeného se zaváděním holosečného způsobu hospodaření a umělým zakládáním smrkových monokultur. Je zavedeno rozdělení lesa s využitím pravidelných geometrických linií. Účelově jsou oddělení sdružována do hospodářských okrsků o velikosti 40 – 250 ha, tvořící samostatné souměty. Tak přichází tento fenomén i do zdejších lesů a stejně jako jinde je spojen s nadějí na





vysokou produkci lesních porostů, jednoduchou a přehlednou obhospodařovatelnost. Stejně jako ostatní oblasti, i Žďársko mělo v dobách nekritického přijímání smrkových monokultur své lesnické osvícence, kterým byli otec a syn *Antonín Bakesh* a *ing. Karel Bakesh*, jenž si úskalí smrkových monokultur dobře uvědomovali. NOVOTNÝ, HORÁK (1968) uvádí, že důležitým byl rok 1920, kdy byl vypracován lesní hospodářský plán s jasnou snahou zařizovatelů o převod na podrostní způsob hospodaření a upuštění od holosečného, zároveň bylo významným počinem vyčlenění menší části lesů z běžného hospodaření (dnešní NPR Žákova hora).

Obdobný vývoj jako na území našeho státu lze zjistit i v případě velké většiny ostatních evropských států, zvláště ve střední, západní a severní Evropě. V sousedním Německu byly lesy s původním zastoupením listnáčů dokonce 99 % přeměněny počátkem devatenáctého století v jehličnaté monokultury s celkovým nárůstem zastoupení smrku 32 %, borovice 28 % a ostatních jehličnanů 6 % (KENK, GUEHNE 2001). Trend zakládání sekundárních smrkových monokultur však v Německu intenzivně pokračoval i v novodobější historii, konkrétně po II. světové válce, po které zůstaly rozsáhlé plochy válkou zničených lesů. V poválečném období tak byly uměle založeny stejnorodé, hlavně smrkové monokultury například na velké části jihozápadního Německa. Takže dnes například v Bádensku-Württenbersku zaujímají porostní typy s dominancí smrku téměř 640 tisíc hektarů, z toho je 65 % čistých porostů s více jak 90% zastoupením smrku (HANEWINKEL 2001). Přitom přírodní lesní společenstva by na tomto území byla charakteristická více či méně vysokým zastoupením buku (ELLENBERG 1978 IN HANEWINKEL 2001). Stejný vývoj v poválečné historii měla i Francie, kde byly po II. světové válce zalesňovány rozsáhlé oblasti jehličnatými dřevinami, zvláště pak smrkem ztepilým a douglaskou tisolistou (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), (AUGUSTO, RANGER 2001).

Na německé straně Krušných hor začaly být původní přírodní lesní ekosystémy (smrk-jedlo-bukové lesy) exploatačně ničeny již v 11. století. Oblast se stávala centrem těžby nerostných surovin i jejich zpracování. Na počátku 19. století byly lesy ve velmi špatném stavu. V té době proto začalo i tam zalesňování rozsáhlých ploch smrkem, což mělo uspokojit stále rostoucí poptávku po dříví. Napomohlo to vzniku plánovitého lesního hospodaření, ale i vzniku smrkového hospodářství a lesů věkových tříd. Pozdější úsilí několika lesnických odborníků postavit lesnictví na, dnes nazývaných, ekologických základech skončilo nezdarem vzhledem k ekonomickým potřebám té doby. Právě vysazovaný smrk ve formě monokultur měl totiž pokrýt rostoucí nároky na dříví. Avšak tyto monokultury nebyly odolné vůči větrným a sněhovým polomům, biotickým škůdcům ani imisní zátěži (HERING, IRRGANG 2005).

Stejně jako v Německu či Francii, tak i ve Velké Británii lze intenzivní zakládání jehličnatých monokultur vystopovat i v průběhu 20. století, neboť od jeho počátku bylo založeno okolo 1,5 milionu hektarů stejnověkových monokultur nepůvodních druhů jehličnanů, přičemž pouze 10 – 20 tis. ha z nich jsou dnes alespoň obhospodařovány náležitým pěstebním systémem, jenž by sledoval dosažení nestejnorodých, strukturně diferencovaných porostů odolných vůči bořivému větru a poskytující požadovanou škálu mimoprodukčních funkcí lesa (MALCOLM ET AL. 2001). Prvním průkopníkem odklonu od jehličnatých monokultur lesa věkových tříd byl na britských ostrovech v 50. letech 20. století profesor *Anderson* z Edinburghské Univerzity, který se pro tento směr rozhodl na základě poznatků výběrných lesů ve střední Evropě (KERR ET AL. 2010) a předpovídal, že obdobné pěstební systémy získají v budoucnu své místo i v britském lesnictví (ANDERSON 1960 IN KERR ET AL. 2010). Jednalo se o myšlenku pokrokovou, neboť v té době bylo výlučnou lesnickou praxí pěstování stejnorodých a stejnověkových monokultur a byl zcela minimální zájem o jakékoliv jiné pěstební systémy (HART 1995), proto byly myšlenky prof. *Andersona* počátku na všech úrovních buď odmítány, nebo na ně bylo pohlíženo skepticky (KERR ET AL. 2010).



Podobná historická změna druhové skladby je zjištěna i v sousedním Rakousku, kde výsledky pylových analýz ukázaly, že tam zastoupení smrku vzrostlo z původních 36 % na přelomu prvního a druhého tisíciletí našeho letopočtu na současných 56 % (KRAL 1994). Tento nárůst je zvláště uskutečněn jeho rozšířením v nižších nadmořských výškách, tedy mimo areál jeho původního přirozeného rozšíření (REISCH 1974 IN KAZDA, PICHLER 1998). V oblasti Alp se extenzivní odlesnění dělo v několika vlnách mezi 8. a 14. stoletím. Lidskou činností způsobené snížení horní hranice lesa v kombinaci s intenzivním spásáním a poškození požáry či žďářením jsou tím, co mělo nejzávažnější dopad na přirozenou sukcesi tamních lesů (KRAL 1979 IN PARVIAINEN 2005).

Ještě do počátku 20. století byl v severní Evropě nejběžnějším typem obnovní seče výběrná seč. Těžební intenzita byla diktována poptávkou po řezivu a ekonomickými podmínkami. Těžba byla prováděna ručně a vyklizování i přibližování bylo prováděno za použití koní. Tyto citlivé postupy ponechávaly lesy blízko jejich přirozené nestejnověké a tloušťkově diferencované struktury (LÄHDE ET AL. 1999). Tehdejší největší požadavek byl po pilařské kulatině, a proto převažovala těžba cílových tloušťek a nadúrovňové probírky (SISKONEN 2007). Postupný rozvoj celulózového a papírenského průmyslu způsobily vzestup poptávky po vlákninovém dříví a tak nabývala na vzestupu těžba stromů menších dimenzí. Vývoj druhové skladby lesů i hospodářského způsobu v severských zemích se záhy nechal ovlivnit vývojem střeoevropských států, kde byl již tehdy dlouho široce uplatňován holosečný hospodářský způsob s následnou umělou obnovou, stejně jako v praxi výlučně používaná podúrovňová probírka. I v severských státech došlo po vzoru tehdejší střeoevropské praxe k intenzivnímu rozmachu zakládání stejnorodých a stejnověkových smrkových a borových monokultur a porosty dřevin s nižší tržní hodnotou dříví, jako listnáče, byly těmito monokulturami nahrazeny (LÄHDE ET AL. 2010).

Ne všechny regiony střední, jižní a západní Evropy však měly výše popsany vývoj, ačkoliv výjimky zpravidla nedosahovaly plošně rozsáhlých území. Alternativou holosečnému hospodářskému způsobu ve střední Evropě byl vždy především výběrný hospodářský způsob, a to v těch přírodních podmínkách, kde v přirozené druhové skladbě dominovala jedle bělokora (JOHANN 2007). Později došlo na plošně omezených územích také k uplatnění výběrného hospodářství v lesích s převahou buku (SCHÜTZ ET AL. 2006). Ovšem výběrný hospodářský způsob byl ve střední Evropě vždy omezen pouze na několik málo procent celkové výměry lesů, a to převážně od konce 19. století, kdy se tak stalo v oblastech jako je francouzská a švýcarská Jura, Schwarzwald v Německu, italské Julské Alpy a dinárské lesy ve Slovinsku (SCHÜTZ 2001 IN SCHÜTZ ET AL. 2006), ač se výběrný způsob v dinárské oblasti ztelně liší od ostatních uvedených regionů (BONCINA 2011). V regionu Dinárských hor existuje bohatá historie a kontinuita nepasečných pěstebních systémů. Pěstění různověkových porostů je hlavním pěstebním přístupem v tomto regionu od samých počátků cíleného lesního hospodářství, které zde lze datovat do druhé poloviny devatenáctého století. Od tohoto období se však průběžně měnila důležitost jednotlivých forem pěstebních systémů věkově diferencovaných porostů (zvláště výběrného způsobu a nepravidelné clonné seče) a tak se vyvinuly do podoby konkrétních pěstebních metod. Vývoj hospodaření cestou různověkových, strukturálně diferencovaných porostů v oblasti Dinárských hor tak může být rozdělen do pěti historických období: (i) období nepravého výběrného způsobu hospodaření, (ii) období počátku řádného výběrného způsobu hospodaření, (iii) přijetí výběrného způsobu hospodaření, (iv) úpadek výběrného způsobu a přijetí nepravidelného podrostního hospodaření a (v) obrození výběrného hospodářského způsobu (BONCINA 2011).



### 2.1.2 Ohrožení sekundárních smrkových monokultur abiotickými a biotickými činiteli

Stabilita společenstva, tj. ekologická stabilita, je schopnost systému setrvávat ve výchozím stavu (dynamické rovnováze) při působení některého rušivého faktoru nebo se do něj po vychýlení vracet, a to pomocí svých schopností rezistence (odolnosti) a resilience (pružnosti). V případě, že jsou tyto mechanismy nedokonalé vyvinuté, hovoříme o ekologicky nestabilních (labilních) ekosystémech, které zřetelně projevují sníženou odolnost. Pro ekosystémy ovlivňované člověkem platí obvykle zjištění, že čím je antropogenní ovlivňování ekosystému intenzivnější, tím větší vklady dodatkové energie pro svou stabilizaci vyžadují a tím menší prostor v nich zbývá pro uplatnění autoregulačních mechanismů (POLENO, VACEK ET AL. 2007). Smrkové monokultury jsou ekologicky nestabilní ekosystémy (KNOKE ET AL. 2005; POLENO, VACEK ET AL. 2007; LÖF ET AL. 2010). Skutečná ekologická stabilita má celou řadu parametrů. Pro dynamickou rovnováhu lesních ekosystémů je mj. významná jejich heterogenita (ULRICH 1987; KLOPCIC, POLJANEC ET AL. 2009). Ta se přímo prolíná s druhovou rozmanitostí, biodiverzitou, která má několik úrovní: ekosystémovou, druhovou a vnitrodruhovou (genetickou). V případě druhové biodiverzity je třeba u lesních ekosystémů hodnotit jako klíčovou rozmanitost dendroflóry (POLENO, VACEK ET AL. 2007). Významnou složkou ekologické stability lesních ekosystémů je jejich mechanická (statická) stabilita (POLENO, VACEK ET AL. 2007; KLOPCIC, POLJANEC ET AL. 2009; LÖF ET AL. 2010). Stejnorodé monokultury smrku ztepilého (*Picea abies* L. Karst.) i borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) prokazují svoji mechanickou labilitu a náchylnost k rozvratům zvláště v důsledku působení sněhu a větru (KENK, GUEHNE 2001; PELLIKKA, JÄRVENPÄÄ 2003; HERING, IRRGANG 2005). Tato skutečnost představuje současně významné ekonomické riziko a značné ekonomické ztráty každý rok v rámci celého evropského lesnictví (NYKÄNEN ET AL. 1997; VALINGER, FRIDMAN 1999), a to zvláště v důsledku zvýšených nákladů na zpracování nahodilé těžby a především znehodnocením dřevní suroviny (PELLIKKA, JÄRVENPÄÄ 2003). V rámci celé Evropy je tato finanční ztráta ročně odhadována na stovky milionů dolarů (VALINGER, FRIDMAN 1999), přičemž například nahodilá těžba způsobená sněhovými polomy představuje průměrnou roční výši 4 miliony m<sup>3</sup> v rámci celé Evropy (NYKÄNEN ET AL. 1997).

V otázce zlomu kmenů lze aplikovat fyzikální vztahy a výpočty pružnosti a pevnosti materiálů (dřeva), ale i exaktní výpočty vztažené k morfologii a architektuře korun, spádnosti kmene a štíhlostnímu kvocientu, koeficientu provívavosti koruny, biomechanickým vlastnostem, hmotnosti koruny atd. (např. VICENA 1964; VICENA, PAŘEZ, KONŮPKA 1979; PETTY, SWAIN 1985; BREMER 1994; PERSSON 1994; PELTOLA ET AL. 1999; SPATZ, BRUECHERT 2000; GARDINER ET AL. 2000; ANCELIN ET AL. 2004; PELTOLA ET AL. 2000; BRÜCHERT, GARDINER 2006; PELTOLA 2006; ROSNER ET AL. 2007; GARDINER ET AL. 2008; SELLIER, FOURCAUD 2009; PÄÄTALO 2000). Mechanická stabilita porostů může být značně ovlivněna způsoby hospodaření a aplikovanými pěstebními systémy (GARDINER, QUINE 2000; SHELHAAS 2008; KLOPCIC, POLJANEC ET AL. 2009), pěstebními opatřeními, včetně formy obnovního rozpracování a typu použitých obnovních sečí (KŘÍSTEK ET AL. 2002; ZENG ET AL. 2004; ZENG ET AL. 2007) i tvarů případných porostních okrajů (DUPONT, BRUNET 2008), samozřejmě i samotnou pěstební výchovou (PAŘEZ, CHROUST 1988; CHROUST 1997; SLODIČÁK, NOVÁK 2006; NOVÁK, SLODIČÁK, 2007), intenzitou probírek (VALINGER, PETTERSSON 1996; GARDINER ET AL. 1997; BRÜCHERT ET AL. 2000), či hnojením lesních půd (VALINGER, PETTERSSON 1996). Hlavním ohrožením smrkových monokultur je však jejich náchylnost k vývratům, které mohou představovat až 71 % nahodilých těžeb, zvláště pak u porostů již mechanicky rozvrácených (JÖNSSON ET AL. 2007; KAZDA, PICHLER 1998). Avšak samotný mechanismus vzniku vývratů a jeho exaktní determinace je oproti zlomům složitý a komplikovaný (SCHAETZL ET AL. 1989; POLENO, VACEK 2007). K vyvrácení stromu, obzvláště druhů s plochým povrchovým kořenovým systémem, jako v první řadě smrk, postačí menší síla větru než k jeho zlomení. Tento rozdíl v prahové hodnotě síly větru je dán pedologickými poměry, zejména



pak zamokřením půdy, protože půda nasycená vodou je schopna přenášet pouze tlak a nikoliv smykové napětí. Odolnost k vývratům tak může výrazně zlepšit samotný kořenový systém, především pevnost kořenů na závětrné straně, resp. lomové hraně. V případě větrných polomů je navíc velmi specifickou problematikou existence turbulentního proudění a jeho účinků na stromy (SELLIER ET AL. 2008). Stejně tak mohou být některé orografické podmínky příčinou silného poškození porostů na obecně mechanicky stabilních stanovištích v důsledku existence specifických atmosférických jevů jako je těsninový efekt či hůlavý vítr (KŘÍSTEK ET AL. 2002; BEDNÁŘ 2009).

Velmi významnou roli v otázce mechanické stability porostů představuje otázka porostní struktury (NYKÄNEN ET AL. 1997; ULANOVA 2000; MASON 2002; KLOPCIC, POLJANEC ET AL. 2009; SHOROHVA ET AL. 2009; ZENG ET AL. 2010), stejně jako nadmořská výška, sklon terénu, světová orientace, růstová fáze lesa a porostní textura (KLOPCIC, POLJANEC ET AL. 2009). Vliv ekologických podmínek stanoviště byl prokázán rozsáhlými analýzami větrných kalamit, kdy se například projevilo silné poškození porostů na stanovištích s mělkou prokořeněnou zónou v důsledku půdního oglejení (XU, FÖLSTER 1992; ZOTH, BLOCK 1992).

Ohrožení smrkových monokultur větrnými a sněhovými kalamitami je historicky dlouhodobým jevem (např. NOVOTNÝ, HORÁK 1968; SEITSCHKEK 1991; DONAUBAUER 1994; BEDNÁŘ 2009; LÖF ET AL. 2010). Kromě tohoto ohrožení jsou monokultury smrku náchylné ke kořenovým hnilobám a hnilobám kmene (LÖF ET AL. 2010), i vůči poškození ledovkou či námrazou (NOVOTNÝ, HORÁK 1968; KŘÍSTEK ET AL. 2002). Za zvláštních okolností dochází k rozsáhlým poškozením v důsledku synergického působení například dvou či více abiotických faktorů, jako je sníh a vítr atd. (NOVOTNÝ, HORÁK 1968; PELTOLA ET AL. 1999; BEDNÁŘ 2009). Schopnost porostů a jednotlivých stromů odolávat zátěži dynamické (JAMES ET AL. 2006) je jiná, než jejich schopnost odolávat statické zátěži (PELTOLA 2006).

Rozsáhlá větrná kalamita při synergickém působení sněhu je v historických pramenech popsána např. na území Českomoravské vrchoviny, a to z roku 1930. V následujícím období let 1930 – 1933 pak docházelo k dalším opakovaným poškozením mechanicky labilních porostů. Větrná a sněhová kalamita z roku 1930 a jinovatkový polom z roku 1933 společně s působením ostatních škodlivých činitelů v průběhu tohoto časového období si v konečném výsledku na území Žďárska vyžádaly zpracování 1 616 000 plm kalamitní dřevní hmoty. Na tomto území lze také vysledovat, že zpočátku byla v rozsáhlých kalamitách jistá periodičnost. Do roku 1850 byl cyklus přibližně stoletý (1740, 1833, 1930). Postihovány byly porosty se sníženým odolnostním potenciálem přetěžovaných a nadužívaných lesů. Naopak lesy využívané pro místní potřebu, případně zcela nepřístupné pro svoji odlehlost, nebyly v historii kalamitami prakticky postihovány. Od polomů z let 1868 a 1870 (v souvislosti s všeobecným zaváděním velkoplošného holosečného smrkového hospodářství), které se jako první nepravidelné výraznější polomy vložily do periodického cyklu 1833 – 1930 již o periodičnosti polomů hovořit nelze. Kromě enormního nárůstu lability takovýchto porostů, byl patrný její posun i do nižších věkových stupňů (NOVOTNÝ, HORÁK 1968).

Totožné poznatky o mechanické labilitě sekundárních smrkových monokultur vůči působení bořivého větru jsou popsány i v jiných evropských zemích, a to nejen v dřívější, ale i nedávné historii. Například významná větrná kalamita ve Francii je datována k roku 1903, kdy bylo zpracováno 1,22 milionu m<sup>3</sup> smrkového dříví (SKUHRAVÝ 2002). NILSSON (2008) uvádí, že na území jižního Švédska bylo postiženo větrnými polomy během posledních desetiletí plošně velmi rozsáhlé území, přičemž nejvíce zasaženy byly právě porosty smrku ztepilého, a to především víchřicemi v letech 1999, 2005 a 2007. Zvláště po větrné kalamitě v roce 1999, která jen



v nejjihnějším Švédsku znamenala vznik pokalamitních holin o celkové výměře přes 4000 hektarů, došlo k mnoha praktickým i experimentálním snahám majících za cíl přeměnu zasažených území na cílovou druhovou skladbu listnatého lesa, a to za použití rozličných obnovních postupů (LÖF ET AL. 2010). Tyto snahy a názorové směry byly ještě umocněny poté, co následné větrné kalamity v roce 2005 a 2007 způsobily v celkovém součtu výměru pokalamitních holin dalších 100 tisíc hektarů v rámci celého jižního Švédska (LÖF ET AL. 2010). Uvedené významné kalamity posledních let nejsou rozhodně výjimečné a ojedinělé události, protože ve Švédsku je průměrná roční výše nahodilých těžeb v důsledku sněhových a větrných polomů přibližně 4 miliony m<sup>3</sup> dříví s přibližnou finanční ztrátou vyčíslenou na \$ 150 milionů ročně (VALINDER, FRIDMAN 1999).

V kontrastu s údaji o mechanické labilitě sekundárních smrkových monokultur jsou poznatky BOTTERO ET AL. (2011), která zjistila, že v pralesích porostní směsi buk, jedle a smrk v dinárském regionu je schéma odumírání takové, že pouze 14 % jedinců odumře v důsledku vývratu (60 % jedinců v důsledku zlomu a 26 % jsou stojící mrtvé stromy), přitom bylo ale zjištěno, že i exogenní disturbance, tvořené nejčastěji sněhem nebo větrem, jsou ve skutečnosti sekundárními činiteli působících na oslabené jedince a činiteli rozšiřujícími již vzniklé porostní mezery; primární příčinou rozvratu je tedy endogenní senescence jednotlivých stromů horní korunové úrovně. NAGEL ET AL. (2007) na základě dendrochronologických analýz zjistil v bukojedlovém pralese ve Slovinsku, že během dvou set let se v něm vyskytovaly slabé příhody drobných rozvratů téměř v každé dekádě, což poukazuje na soustavné, ale svým rozsahem nepatrné události disturbance; z hlediska dynamiky pralesů však hrál důležitou roli výskyt několika málo středně rozsáhlých disturbancí, které se v těchto lesích během dvou set let vyskytly.

Velmi významné je také ohrožení sekundárních monokultur hmyzími škůdci. Od 17. století prodělaly smrkové monokultury množství rozsáhlých kalamit v důsledku jejich působení (REISCH 1974 IN KAZDA, PICHLER 1998), hlavně pak působením lýkožrouta smrkového (např. DONAUBAUER 1994; ZUMR 1994; KAZDA, PICHLER 1998; SKUHRÁVÝ 2002; NILSSON 2008; LÖF ET AL. 2010). Koncem 40. let 20. století došlo ve střední Evropě k největší kalamitě ve smrkových lesních porostech představující cca 30 milionů m<sup>3</sup> (KAZDA, PICHLER 1998). SKUHRÁVÝ (2002) uvádí dokonce 40 milionů m<sup>3</sup> způsobené lýkožroutem smrkovým v součinnosti se suchem a neutěšeností stavu lesních porostů po II. světové válce. Napadené území sahalo od východu Francie, západního Německa a Nizozemí až po Slovensko, východní Maďarsko, severní Rakousko a severní Itálii na svém jižním okraji; odloučené kalamitní oblasti se nacházely v severovýchodním Polsku i Bosně a Hercegovině (SKUHRÁVÝ 2002). V roce 1992 po předchozí větrné kalamitě způsobilo v Rakousku sucho během jara a léta oslabení smrkových porostů a v součinnosti s gradací tohoto hmyzího škůdce i *Pitiogenes chalcographus* L. následnou kalamitu v rozsahu 1,3 – 1,5 milionu m<sup>3</sup> (zpracovanou v roce 1993), (DONAUBAUER 1994; SKUHRÁVÝ 2002), která pokračovala v následujících čtyřech letech zpracováním dalších 1,9 milionů, 1,6 milionů, 1,7 milionů a 1,5 milionů m<sup>3</sup> dříví (SKUHRÁVÝ 2002), což čítá celkový objem více jak 7,5 milionů m<sup>3</sup> dříví v Rakousku (DONAUBAUER 1994) a celkem ohromných 23 milionů m<sup>3</sup> dříví v Bavorsku (SEITSCHKEK 1991). I v mnoha oblastech našeho státu a Slovenska jsou popsány rozsáhlé větrné a sněhové kalamity, na které navázaly kalamity způsobené následnou gradací lýkožrouta smrkového. Například v Jeseníkách po větrném polomu bylo v letech 1868 – 1870 zpracováno dalších 700 tisíc m<sup>3</sup> kůrovcového dříví. Na Šumavě (také po větrné kalamitě) došlo v letech 1873–1876 k rozsáhlé kůrovcové kalamitě, která představovala 7 milionů m<sup>3</sup> dříví, kdy bylo postiženo území o rozloze větší než 104 tisíc hektarů a zcela zničeno bylo 9 tisíc hektarů lesa (ZUMR 1994; SKUHRÁVÝ 2002). Významné gradace tohoto škůdce, stejně jako ve zbylé Evropě, nastaly během II. světové války také na našem území, které byly navíc





umocněné sněhovým polomem v roce 1939 a větrnými polomy v letech 1940 a 1941. Gradace lýkožrouta v období válečných let 1939–45 po roce 1945 následně narostla, a to v součinnosti s působením suchého a teplého období v roce 1947. Celková kalamita tak například ve Vysokých Tatrách v letech 1943 – 1947 představovala 1 milión m<sup>3</sup>; v letech 1945 – 1947 pro oblast Krkonoš, Šumavy a Orlických hor přes 2 milióny m<sup>3</sup>. Od šedesátých let se lýkožrout na našem území střídavě neustále přemnožuje vždy v závislosti na větrných a sněhových polomech a spolu se škodami a oslabením, které způsobují na porostech imise (ZUMR 1994). Právě ve 20. století byly četné smrkové monokultury silně poškozeny především SO<sub>2</sub> z hnědouhelných elektráren (HERING, IRRGANG 2005). Toto poškození v interakci s klimatickými faktory (a to zvláště ve vyšších partiích) vedlo například v Krušných horách během třiceti let k rozpadu smrkových monokultur (založených kromě vyšších poloh i v nižších polohách namísto původních smíšených opadavých lesů) na ploše 90 kilometrů čtverečních na německé straně Krušných hor v období let 1962 – 1991 (HERING 1993). K silnému poškození došlo ve středních i nižších polohách. Dalších 30 km<sup>2</sup> ještě následně odumřelo v důsledku synergického působení mrazových period a imisní zátěže SO<sub>2</sub> v zimě 1995 – 1996. Smrkové porosty přežily pouze v západních částech Krušných hor nebo v nižších a středních partiích a během let na přelomu milénia zregenerovaly svůj asimilační aparát. Avšak působením extrémního sucha během léta 2003 byly oslabeny a staly se náchylné např. k masivnímu rozvoji podkorních škůdců který přerostl do kůrovcové kalamity (HERING, IRRGANG 2005).

### 2.1.3 Pěstební přístupy a užití obnovních sečí při porostních přeměnách

Se zaváděním porostů přirozené dřevinné skladby je spojeno mnoho problémů (LÖF ET AL. 2010). Existuje několik pěstebních přístupů k přeměnám stejnověkých smrkových porostů na porosty listnaté či smíšené (jehličnato-listnaté), (AMMER ET AL. 2009). Přirozená obnova během procesů přeměn a přestaveb je preferovanou formou (pokud je možná); cílem je nárůst podílu smíšených lesů a v jejich rámci zvláště podílu listnatých dřevin; přeměny smrkových porostů je zpravidla možné realizovat pouze aktivním pěstebním přístupem (SPIECKER 2000). Široce používaný pěstební přístup při přestavbách smrkových monokultur se skládá z uplatnění hlediska těžební zralosti prostřednictvím cílové tloušťky a souběžné umělé obnovy buku a/nebo dalších dřevin pod ochranou porostního zápoje dospělého smrkového porostu, tzv. „přeměna pod rámcem trvalého porostního zápoje“ („*conversion under continuous cover scheme*“), (AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>). Přeměny jsou pěstebními opatřeními, při kterých jsou lesní porosty měněny tak, aby svými parametry (druhovou skladbou, prostorovou a věkovou strukturou) lépe odpovídaly požadavkům na ně kladeným (plnění produkčních i mimoprodukčních funkcí). Většinou jde o změnu druhové skladby umělou (případně přirozenou) obnovou. K cílové druhové skladbě odpovídající plnění požadovaných funkcí v daných růstových podmínkách dochází buď přímým zaváděním dřevin požadovaných pro optimální druhovou skladbu, nebo volbou přechodné či biomeliorační druhové skladby mající za cíl usnadnění přeměn z technického, ekonomického, případně biologického hlediska (revitalizace a stabilizace narušených ekotopů), (BALCAR ET AL. 2007). Obecně existují dvě cesty druhové přeměny lesa, a to (i) přímá cesta přeměny záměnou konkrétních dřevin spojené s obnovou porostu a (ii) nepřímá cesta přes výchovu porostu. Přeměna porostu jeho obnovou (varianta i) vyžaduje relativně krátké období (v porovnání s variantou ii), (HERING, IRRGANG 2005). Při přeměnách porostů se podle BALCARA ET AL. (2007) doporučuje využívat porostního prostředí, které dosavadní porosty vytvářely, pracovat na malých plochách a další plochy přiřazovat až po zajištění nově vysázených. V souvislosti s velkou rozlohou porostů určených k přeměnám a potřebě tvorby různověkových porostů mohou přeměny trvat i



několik desítek let. Proto je nutno při plánování a umísťování prvků přeměn brát v úvahu dvě hlediska. Jednak naléhavost (danou stavem porostu) a za druhé potřebu vytvořit určitou věkovou a prostorovou strukturu cílových porostů do budoucna. Z toho vyplývá nutnost obnovního rozpracování porostů. Stanovení pořadí naléhavosti (platné především pro přeměny porostů náhradních dřevin v imisních oblastech, ale nejen ty) je vyjádření důležitosti přeměn podle různých porostních a stanovištních podmínek jako podklad pro prostorové a časové uspořádání přeměn. Stanovení naléhavosti přeměn tak vychází z (i) rizika ohrožení lesa na základě současného stavu (nevratného narušení ekosystému); (ii) plnění požadovaných funkcí současných i očekávaných a kvantita ztrát v případě nedokonalého plnění funkcí (zvláště dřevní produkce) a (iii) možnosti přeměny výchovou. Jako východiska sloužící k návrhu postupů při přeměnách slouží (i) *parametry současného porostu* (druhová skladba, věk a dendrometrické charakteristiky, prostorová struktura, zdravotní stav a jeho předpokládaná dynamika); (ii) *růstové podmínky a jejich předpokládaná dynamika* (tj. přirozené stanovištní podmínky, změny antropogenního původu jako znečištění ovzduší – koncentrace a depozice, půdní změny, gradace biotických škůdců, riziko rozvratu abiotickými faktory atd.); (iii) *funkční zaměření lesních porostů* (lesy hospodářské, zvláštního určení, ochranné, nebo se zvláštními zřetely na ochranu přírody, rekreaci, vodohospodářskou funkci, atd.); (iv) *navrhovaný, cílový porost* (tzn. cílová druhová skladba a prostorová struktura, druhové skladby přechodného rázu); (v) *naléhavost přeměny vzhledem k požadavkům na porost a rizikům z odkladu* (především s ohledem na nepříznivé půdní změny, ztráty na plnění funkcí, narušení ekosystémů erozí). Při přeměnách lesních porostů s využitím clonných sečí v kombinaci s podsadbami je za příznivý vliv stávajících porostů považováno zvláště tlumení klimatických extrémů a ochrana půdy před erozí, vysycháním a zamokřením. Hektarový počet sazenic v podsadbách má odpovídat standardnímu počtu výsadby na volnou plochu pro dané přírodní podmínky (SLT), (BALCAR ET AL. 2007).

Z pohledu pěstebnímu přístupu k porostním přeměnám či přestavbám lze obecně podle VON LÜPKEHO ET AL. (2004) rozlišit tři následující cesty: (i) *prostá porostní (druhová) přeměna*; (ii) *přeměna pod rámcem trvalého porostního zápoje* („conversion under continuous cover scheme“) a (iii) *přeměna cílená na změnu porostní struktury*. Zatímco prostá druhová přeměna (bod i) je cílená na rychlou přeměnu směrem ke smíšeným porostům při využití hlavně holých sečí a následné výsadby, přeměna pod rámcem trvalého porostního zápoje (bod ii) vyžaduje podsadby nebo podsíje buku, nebo dalších listnatých dřevin (obecně ale dřevin cílové druhové skladby, tedy i jedle) pod porostní clonu dospělého smrkového porostu. Následná práce s horní smrkovou porostní etáží pak může být realizována celou škálou pěstebních přístupů od pruhového přes skupinkovité uvolňování, k (vícefázovému) clonosečnému, nebo ke skupinovité výběrnému až po metodu cílové tloušťky (VON LÜPKE ET AL. 2004; RÖHRING ET AL. 2006 IN AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>). Úsilí přeměn (resp. převodů) primárně orientovaných na změny porostní struktury spíše než na samotné druhové smíšení (bod iii) nevyžaduje nezbytně nutně obohacení daného smrkového porostu dalšími (listnatými) dřevinami AMMER ET AL. (2008<sup>1</sup>) což však neznamená, že by se s obohacením porostní druhové skladby vzájemně neslučoval a nemohl být s tímto cílem kombinován (tj. naplnění cílů přestaveb).

Pro precizaci celé problematiky, získání exaktních dat i stanovení nejvhodnějších metod a pěstebních systémů je například v oblasti německém podhůří Krušných hor založena od roku 1991 podrobná síť permanentních výzkumných ploch na všech typických lesních stanovištích (HERING, IRRGANG 2005). Předmětem zájmu a výzkumu jsou otázky produkčního výzkumu, pedologie, výzkumu synuzie podrostu včetně analýz biomasy přirozené obnovy i bylinné složky. Na vybraných experimentálních plochách je vše doplněno o lesní meteorologické stanice pro



nepřetržitý záznam klimatických veličin (mimo jiné radiaci, srážkový úhrn, půdní vlhkost, teplotu) ve vazbě na stanoviště, porostní strukturu, porostní typ a pěstební stav porostu. Dále je na plochách prováděn ekofyziologický výzkum orientovaný hlavně na asimilaci a transpiraci horní porostní etáže, spodní etáže či nastupující obnovy a bylinné složky. Zvláště jsou řešeny následující otázky (i) pěstební opatření v horní porostní etáži (práce s porostním zápojem horní etáže; způsob, intenzita uvolňování zápoje); (ii) volba optimální cílové druhové skladby a obnova porostu těmito dřevinami; (iii) druh a forma porostního smíšení; (iv) příprava půdy/vápnění; (v) způsob výsadby, síše (HERING, IRRGANG 2005). Tyto nastolené otázky lze zároveň považovat za obecně významné při procesech přeměn. BALCAR A KACÁLEK (2006) u bukových podsadeb prokázali pozitivní efekt ekologického krytu porostů náhradních dřevin (20 let, výška 2 – 4 m) proti komplexu mikroklimatických stresů, přičemž tento kryt byl zvláště žádoucí u výše položených lokalit (870 – 880 m n.m.). Nicméně ani v níže položených lokalitách (610 – 820 m n.m.), buk vysázený i v těsné blízkosti jedinců obnovovaného porostu smrku pichlavého (blíže než 90 cm od jejich kmene), nevykazoval nižší přírůst, než buk vysázený v porostních mezerách; ekologický kryt se tak v těchto podmínkách projevil jako neúčinnější faktor, a to do té míry, že převážil snížený světelný požitek; u výše položených lokalit dokonce vykazoval buk vysázený do vzdálenosti 90 cm od kmene jedinců signifikantně vyšší přírůst, než jedinci vysázení 91 cm a více od kmenů jedinců obnovovaných porostů náhradních dřevin. V nižších polohách se naopak po pěti letech projevil snížený světelný požitek v nižším přírůstu u jedinců vysázených blíže než 90 cm od kmenů jedinců horní etáže, neboť mikroklimatická extremita takových stanovišť nebyla natolik limitující a jako významnější faktor přírůstu se proto stal světelný požitek. Popsané poznatky potvrdil i ŠPULÁK ET AL. (2010), když zjistili signifikantně nejnižší přírůst podsadby buku ve smrkových porostech náhradních dřevin v rozmezí 2,4 – 2,8 m od nejbližšího kmene smrku; za nejvhodnější vyhodnotili vzdálenost 80 – 120 cm a 20 % nejvyšších jedinců rostlo v průměrné vzdálenosti 93 cm. VAN HEES (1997) prokázal u buku i dubu letního, že stres suchem (projevující se snížením růstu, redukcí celkové biomasy jedinců, biomasy větví a silnou redukcí biomasy listoví) se projevil vždy výrazněji při vysokých světelných úrovních (otevřená plocha) než při nižším světelném požitku (pod porostní clonou). Krycí efekt lesních porostů na dynamiku teploty vzduchu je totiž značný, jak dokládá celá řada studií. Například BALCAR A ŠPULÁK (2006) prokázali během epizody pozdních mrazů snížení mrazu (tj. zvýšení teploty) o 2,5° C a zkrácení doby trvání až o 2 hodiny ve 30 cm nad terénem pod clonou staršího stromového krytu v porovnání s volnou plochou. Z výsledků vyplynulo doporučení autorů účinně snižovat klimatickou extremitu (zvláště ve vyšších polohách) pomocí využití krycího efektu jehličnatého porostu (typicky smrku ztepilého) zvláště při vnášení dřevin vůči tomuto faktoru citlivých, jako je typicky buk a jedle, ale i dalších (BALCAR, ŠPULÁK 2006). Detailní a exaktní poznatky v otázce působení koruny smrku ztepilého na přímé změny mikroklimatu v jejím okolí poskytla studie ŠPULÁKA A SOUČKA (2010), z jejichž výsledků plyne vliv 2,5 metrového jedince smrku ztepilého na redukcii teplotních extrémů a minimální denní teplotní amplitudu v interiéru koruny v rámci celoročního měření; se vzdáleností od koruny se pozitivní vliv snižoval a ustával ve vzdálenosti 60 cm od obvodu koruny, přičemž extrémnější teploty byly zaznamenány na jižní a východní straně od koruny, než na severní a západní straně koruny, kde byl pozitivní efekt koruny na tlumení teplotních extrémů výraznější.

Velmi podrobně se nastíněné problematice věnoval AUSSENAC (2000), který dospěl k celé řadě souhrnných poznatků z této oblasti. Z těch plyne, že na lokální úrovni mají stromy a lesní porosty markantní vliv na klima. Tak je možné definovat mikroklima. Tento vliv závisí na místních klimatických charakteristikách a porostním typu. Ačkoliv musejí být brány v potaz veškeré klimatické veličiny, zcela zvláštní pozornost musí být věnována teplotě, světlu a vodě.





Z pěstebního úhlu pohledu znalosti existujících vazeb mezi mikroklimatickými podmínkami a porostem, navíc ve spojení s nyní dostupnými poznatky v oblasti ekofyziologie lesních dřevin umožňují vytváření funkčních pěstebních přístupů a opatření k požadovanému formování lesních porostů během jejich vývoje. V lesním hospodářství je pojetí vzájemného působení mezi lesním porostem a mikroklimatem určeno (i) výměnami energií a látek, (ii) změnami v přírodním prostředí, struktuře, složení a ekofyziologickém chování porostního pokryvu, (iii) mikroklimatickými podmínkami vytvořených fyzickými charakteristikami porostního pokryvu a konečně (iv) vlivy a působením na přežití a růst stromů a vývoj lesních porostů (AUSSENAC 2000).

Přítomnost vegetačního pokryvu obecně, a lesního porostu obzvláště, ovlivňuje klimatické parametry a vytváří tak mikroklima, jehož charakteristiky jsou odvislé od obecné povahy daného klimatu a fyzických charakteristik, určených biologickými a strukturními vlastnostmi pokryvu (AUSSENAC 2000). Problematika byla studována a popsána z mnoha rozličných pohledů celou řadou autorů (např. CHEN ET AL. 1993; GRANBERG ET AL. 1993; CHEN, FRANKLIN 1997; AUSSENAC 2000; AGESTAM ET AL. 2003; BALCAR, ŠPULÁK 2006; BALCAR, KACÁLEK 2006; ŠPULÁK, SOUČEK 2010 a další). Všechny proměnné, které definují klima (jako jsou: světelné záření, teplota vzduchu a teplota půdy, srážkový úhrn, vzdušná vlhkost a vítr), jsou silně modifikovány lesním porostem, který tak vytváří mikroklima. Nejsilnější působení vyvolávají dospělé lesní porosty s uzavřeným porostním zápojem a vysokou hodnotou indexu listové plochy (LAI). Přírodní modifikace zápoje (v důsledku např. vývrátů nebo odumření několika stromů), nebo pěstební zásahy v porostním zápoji (probírky, obnovní seče v široké škále typů od holoseči po clonné seče a jejich dílčí fáze) ovlivňují větším či menším způsobem mikroklima a jednotlivé klimatické charakteristiky, a to v závislosti na stupni redukce LAI a míře otevření porostního zápoje (AUSSENAC 2000). Proto úroveň světelného záření dopadajícího na povrch půdy je proměnnou vztahenou k LAI (SAMPSON, SMITH 1993; CUTINI 1996), struktuře korun (KELLOMAKI, BLOM 1983) a otevřenosti porostního zápoje v závislosti na provedených pěstebních opatřeních. S ohledem na kvalitativní parametry světla je světelné záření pod porostním zápojem chudší na fotosynteticky aktivní záření (vlnové délky od 380 až 710 nm (LARCHER 1988; AMMER 2003), což je výraznější pod korunami listnatých dřevin než jehličnatých (AUSSENAC 2000). Záření musí při svém průchodu porostem postupně projít všemi patry listoví. Při tomto průchodu klesá jeho intenzita téměř exponenciálně podle vzrůstajícího množství rostlinného pokryvu – ve shodě s Lambert-Beerovým extinkčním zákonem ( $I = I_0 \cdot e^{-k \cdot LAI / \cos \alpha}$ ; kde  $I$  je hustota zářivého toku v určité vzdálenosti od povrchu rostlinného porostu, resp. transmitovaná radiace;  $I_0$  je záření dopadající na povrch porostu – tj. nad porostem,  $k$  je extinkční koeficient vztahený k danému rostlinnému společenstvu a LAI je celková listová plocha nad úrovní, pro niž se  $I$  stanoví;  $\alpha$  je solární zenitální úhel), (LARCHER 1988; NIINEMETS, KULL 1995). V lesních, stejně jako na porostem nekryté půdě, existuje rozdílná teplotní distribuce během noci a dne, ale v lesních porostech je teplotní profil mnohem složitější, neboť je ovlivněna biomasou vegetace a její různou radiační absorpcí a emitancí. Obecně lesní porost tlumí denní a sezonní teplotní amplitudu ve srovnání s otevřenou nekrytou plochou, jako je třeba plocha holé seče. Také teplota půdy je ovlivněna vlastnostmi a strukturou pokryvu (AUSSENAC 2000). Půdy, kryté lesním porostem, jsou obecně teplejší v zimě a chladnější v létě, přičemž tento fenomén lze sledovat až do hloubky 80 – 100 cm a teplotní rozdíly mohou dosahovat až 5° C v porovnání k holé seči (LIECHTY ET AL. 1992; HAWKE, WEDDERBURN 1994). AGESTAM ET AL. (2003) v jižním Švédsku uvádí v prvním roce po vytvoření holé seče průměrnou roční teplotu půdy vyšší o 1,1° C, resp. 1,9° C oproti méně cloněné ( $G = 15 \text{ m}^2/\text{ha}$ ), resp. více cloněné ( $G = 23 \text{ m}^2/\text{ha}$ ) clonné seči v bukové kmenovině, zatímco po dvou letech se tento rozdíl sníží na 0,5° C, resp. 1,1° C. Avšak pozdní mrazy (teplota vzduchu) v květnu dosahovaly na holině až -2,5° C po dobu až 7 hodin, v méně



cloněné clonné seči až  $-1,6^{\circ}\text{C}$  po dobu až 4 hodin, zatímco ve více cloněné clonné seči nedošlo ve stejném období k žádným pozdním mrazům. K obdobným výsledkům redukce pozdních mrazů došli ÖRLANDER (1993), i GROOT A CARLSON (1996) pod porostními clonami smrku. Na fenomén porostního krytu zvláště v souvislosti s ochranou před pozdními mrazy poukazují i další autoři (BALCAR A ŠPULÁK 2006; ŠPULÁK, SOUČEK 2010). Intercepce dešťových srážek je výrazná u plně zapojených porostů, kdy může dosahovat až 30 – 45 % ročního srážkového úhrnu (AUSSENAC 2000).

Porostní zápoj také ovlivňuje a tlumí rychlost větru a to v závislosti na množství a prostorové distribuci biomasy porostu (AUSSENAC 2000). V některých případech může porostní mezera vyvolat turbulentní jevy a následně poškození okolních stromů, a to zvláště v případech, kdy je v okolí mezery velmi hustý, plně zapojený lesní porost (PETRÍK ET AL. 1986; AUSSENAC 2000). Také diagonální zápoj má významný vliv na proudění vzduchu a tím posléze na celou řadu dalších veličin, především teploty (PETRÍK ET AL. 1986). Vítr také působí přímo i nepřímo na transpiraci a fotosyntézu. Akcelerací výměny vodních par skrze oslabení odporu výměny vodních par je usnadněná evaporace, která může v konkrétních případech vést až k vysychání povrchu listoví, což vede k uzavírání průduchů a snižování intenzity fotosyntézy (TRANQUILLINI 1979 IN AUSSENAC 2000; LARCHER 1988). Absolutní vzdušná vlhkost v lesních porostech se příliš neliší od té na volné ploše, avšak relativní vzdušná vlhkost je v lesním porostu obecně vyšší v důsledku nižší teploty vzduchu. V porostech po probírkách, v clonných sečích a na ploše kotlíku se hodnota relativní vlhkosti vzduchu pohybuje mezi hodnotou na holině a hodnotou v plně zapojeném porostu. Mikroklima porostu, tak jak jej vyvolává porost sám o sobě, nebo jak je modifikováno pěstebními zásahy, ovlivňuje také samotný lesní porost, a to v oblasti architektonických, morfologických, anatomických, i fyziologických komponent jednotlivých stromů, jež se těmito změnami adaptují k mikroklimatickým specifickým (AUSSENAC 2000).

Při použití holosečných obnovních prvků pro druhové přeměny je třeba počítat s následujícími skutečnostmi. Na holých sečích, ať již vytvořených mýtní úmyslnou těžbou nebo těžbou nahodilou, následujících po smrkových porostech, se často spontánně a intenzivně zmlazují pionýrské listnáče jako bříza (*Betula* spp.), nebo jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia* L.), (KARLSON 2001). Avšak listnáče cílové druhové skladby, jako jsou buk lesní, dub zimní (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) i dub letní (*Quercus robur* L.), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior* L.), javor klen (*Acer pseudoplatanus* L.) či jiné, které je nutné do porostu vnášet umělou obnovou ať již do clonných sečí, nebo do kotlíků, náseků, či na holé seče (s nebo bez ponechání výstavek), (KENK, GUEHNE 2001; VON LÜPKE ET AL. 2004). HEINRICHS, SCHMIDT (2009) konstatují, že druhová přeměna sekundárních smrkových monokultur má být primárně realizovaná těžbou jednotlivých stromů při uplatnění metody cílové tloušťky v kombinaci s rozvolňováním porostu či vytvářením malých kotlíků. Zavedení dřevin podle výhledových cílů klade zvláštní nároky na časovou a prostorovou úpravu obnovních sečí. Ty musí vyhovovat ekologickým nárokům dřevin cílové skladby. Holá seč není pro přeměnu vhodná, zvláště pro jedli a buk, které špatně snášejí mikroklimatické extrémy holin. Proto je nutno využít starého porostu nejen k vytvoření příznivého ekologického krytu, ale i k další produkci dřevní hmoty na vybraných stromech podle zásad jakostního přírůstného hospodářství (POLANSKÝ ET AL. 1966). Stejně tak i celá řada dalších autorů (např. KONŠEL 1931; KONIAS 1951; MATIC ET AL. 2000; JAKOBSEN ET AL. 2000; COLLET ET AL. 2001; KUNSTLER ET AL. 2004; GARDINER ET AL. 2004; OLESKOG, LÖF 2005; CURT ET AL. 2005; AMMER ET AL. 2007; LÖF ET AL. 2007; PETRITAN ET AL. 2007, 2009; RUMPF, PETERSEN 2008; LINNERT 2009; KINT ET AL. 2010) se shoduje v tom, že clonné seče jsou nejvhodnějším způsobem přeměn stejnověkých monokultur, a to jak z pohledu dosažení optimálních ekologických podmínek pro růst buku, tak z pohledu úspěšnosti



jeho odrůstání a především také kvalitativního vývoje. Z pěstebního a biologického hlediska clonné seči nemůže holina konkurovat (PRŮŠA 2001). O optimálních ekologických nárocích dřevin na světelný požitek mohou vypovídat i výzkumy pralesů, které ukazují, v jakých podmínkách je konkrétní dřevina evolučně uzpůsobena se přirozeně obnovovat. Například ZEIBIG ET AL. (2005) uvádí pro bukové pralesy Dinárských Alp průměrnou velikost spontánně vzniklých porostních mezer  $137 \text{ m}^2$ , při mediánu  $81 \text{ m}^2$ , 90 % z nich je menších než  $300 \text{ m}^2$  a jejich plošná variabilita je  $6 - 833 \text{ m}^2$ ; ve stejném regionu uvádí BOTTERO ET AL. (2011) u smíšeného pralesa (buk, jedle, smrk) velikost porostních mezer v rozpětí  $11 - 708 \text{ m}^2$ , při mediánu  $77 \text{ m}^2$ ; KENDERES ET AL. (2008) uvádí v maďarských bukových pralesovitých rezervacích průměrnou velikost  $40 - 93 \text{ m}^2$ , přičemž zjistila, že celkový podíl porostních mezer (cca 7 %) i průměrná velikost jsou srovnatelné s dalšími teperátními pralesy jiné dřevinné skladby, a dokonce i s tropickými pralesy. KENDERES ET AL. (2009) uvádí v Žofínském pralesu (buk-smrk-jedle) za 40 let monitoringu průměrnou velikost porostní mezery  $88 - 99 \text{ m}^2$ , cca 9 – 11 % jejich celkového podílu na výměře pralesa; při maximální výměře v rozpětí cca  $1000 - 1600 \text{ m}^2$ . DRÖBER A VON LÜPKE (2005) zjistili ve slovenských bukových pralesovitých rezervacích poněkud vyšší podíl porostních mezer (cca 15 %), přičemž 85 % je menších než  $250 \text{ m}^2$  a více jak polovina porostních mezer vzniká odumřením pouze jediného stromu; 80 % odumřením maximálně tří stromů horní korunové vrstvy. Maximální výměra vzniklých porostních mezer (odumřením cca 55 – 80 dospělých stromů) je okolo 0,4 ha, je však velmi vzácná.

PRŮŠA (1999) v souvislosti s přeměnami smrkových monokultur bukem na našem území v období let 1955 – 1978 uvádí, že výsadby buku byly v uvedeném období nejčastěji provedeny na malých kotlících a uvádí, že výsledky s takto založenými kulturami byly překvapivě dobré, a to zvláště na kyselých stanovištích bukodubového až smrkobukového lesního vegetačního stupně (2. – 6. LVS). Důvody jejich nynějšího převážně neuspokojivého stavu a místy i zániku nepřikládá špatně zvolené technice přeměn, ale minimální nebo dokonce zcela absentující pěstební péči, která těmto obnovním prvkům byla v pozdějších letech věnována. POLENO, VACEK ET AL. (2009) doporučují při přeměnách smrkových porostů použití modifikované Eberhardovy klínové seče s doplněním o skupinovitou obnovu buku v kotlících a v pruzích, která se prakticky osvědčila na školním podniku v Kostelci nad Černými lesy. Na nutnost přizpůsobit obnovní postupy i následnou pěstební péči pro dosažení kvalitních rovných průběžných kmenů, z důvodu charakteristických růstových vlastností buku (plagiotropní růst a tím sklony k větvení a košatění), upozorňují například ALDHOUS (1981). Považuje za nutné, aby délka průběžného, kvalitního kmene bez větví činila v mýtním věku 6 – 8 m. Za cestu k dosažení tohoto pěstebního cíle vidí udržování sevřeného zápoje v porostu tak dlouho, dokud není bazální část kmene o uvedených vlastnostech a v příslušné délce utvořena. Zajímavé jsou poznatky v otázce vlivu hustoty (sponu) podsadeb a intenzity clony horní porostní etáže na kvalitativní vývoj buku, jak to popisuje, přímo či nepřímo, řada autorů (např. BARTELINK 1997; BEAUDET, MESSIER 1998; CURT ET AL. 2005; LEONHARDT, WAGNER 2006; AMMER ET AL. 2007; PETRITAN ET AL. 2009; KINT ET AL. 2010), a to i ve smyslu vzájemné substituce obou veličin (tedy intraspecifické kompetice mezi jedinci o prostor a kompetice o světlo v důsledku intenzity clony horní etáže).

Z historických záznamů je zřejmé, že otázkami nejvhodnějších pěstebních postupů a obnovních sečí se lesní hospodáři zabývali při převodech hospodářského způsobu holosečného na podrostní a souběžnými druhovými přeměnami i v minulosti. Takové záznamy máme například z Českomoravské vrchoviny (NOVOTNÝ, HORÁK 1968) z období po I. světové válce, kdy probíhala snaha o odklon od holosečného hospodářského způsobu a smrkového stejnorodého lesa věkových tříd. Že šlo o pečlivě zvažovaný proces lze soudit i ze skutečnosti, že od roku 1917 bylo



vytyčeno značné množství pokusných ploch, na nichž byl sledován vliv různých pěstebních opatření a obnovních postupů. Byly uplatněny především tři obnovní postupy, a to (i) Wagnerova okrajová seč (výhodná díky širší ekologických podmínek a vytváření výraznější věkové a strukturní různorodosti; v případě nedostatečné přirozené obnovy byla prováděna síje buď listnáči, nejčastěji bukem, nebo světlomilnými dřevinami – borovicí a modřínem) – tato seč se velmi osvědčila a při pomalém uvolňování se velmi dobře zmlazovala jedle; dále (ii) seč skupinovitá – kotlíková (kotlíky byly vždy v clonném postavení) – seč měla značné úspěchy, při dlouhé obnovní době velmi vyhovovala zmlazení jedle; okrajová seč podle návrhu prof. Miklitze (orientovaná od východu k západu; šířka vnějšího okraje (náseku) 12 m, vnitřní okraj o šířce 18 až 36 m se nacházel na jih od vnějšího; vzdálenost jednotlivých pruhů byla 100 – 150 m) – tato seč se neosvědčila, protože úzký násek podporoval silné proudění vzduchu a negativně ovlivňoval mikroklima, zaznamenány byly také problémy s uchycením náletu (NOVOTNÝ, HORÁK 1968). V případě stejnorodých porostů smrku byl uměle obnovován buk a jedle, a to při dodržení časového a prostorového předstihu (časovým nejméně pěti let), ve formě takzvaných „předsadeb“ a to při uplatnění clonných sečí a použití podsíjí (konkrétně síje u pařezů), nebo v případě buku sadby semenáčků z přirozeného zmlazení. Byla snaha i o vnesení i jiných dřevin, jako modřín, na vlhčích stanovištích olše a jasanu. Neuplatňovaly se holé seče se zdůvodněním, že „každé odlesnění půdy je pro přirozenou obnovu málo nadějně“ (NOVOTNÝ, HORÁK 1968).

Užití clonných sečí, násečných obnovních prvků, nebo případně i výstavek, je mnohými odborníky doporučováno, neboť zvláště u clonné seče může být ochranou horní etáže eliminována konkurence buřene, minimalizováno poškození výsadeb mrazem a usnadněno zadržení živin na stanovišti (GARDINER ET AL. 2004; OLESKOG, LÖF 2005). LÖF ET AL. (2010) při přeměnách porostů v jižním Švédsku uvádí, že clonné seče efektivně regulují dynamiku odrůstání přirozené obnovy a redukují buřen, přičemž napomáhají lepšímu ujímání a odrůstání podsadeb buku. Na holých sečích dominuje přirozená obnova břízy, stejně jako na holinách s ponechanými výstavky, které výskyt břízy nikterak neovlivňují. Autor zároveň zjistil vysoké ztráty např. u jasanu ztepilého při výsadbách na holé seči. Na pokalamitních holinách je vhodné uvážit využití nalétnuté břízy jako ekologického krytu pro vnášení dřevin cílové druhové skladby (LÖF ET AL. 2010). Užití clonných sečí v kombinaci s podsadbami (podsíjemi), tj. pěstební technologie zachování části stávajícího obnovovaného porostu jako horní porostní clony, je cesta k uplatnění jakostního přírůstného hospodářství a zvýšení jakostní produkce (MONTAGNINI ET AL. 1997; HARRINGTON 1999). Podsadeb je během posledních desetiletí užíváno pro přeměny porostů i v Severní Americe (JOHNSON 1986). Tato pěstební technika se zde rozvinula na základě relativně dlouhodobých zkušeností amerických lesníků v oblasti uplatňování podrostního hospodářství v dubových porostech, jako cesty ke zvýšení jejich rezistence vůči nebezpečí vzniku požárů (HANNAH 1988) a v boreálních lesích jako alternativa vůči holosečím (GREENE, RAY 2002). Podsadby mohou také posloužit jako velmi úspěšný obnovní postup na ochuzených, degradovaných stanovištích s raně-sukcesními stádii lesů k založení budoucích porostů cenných dřevin namísto dosavadních ekonomicky nezajímavých druhů (MONTAGNINI ET AL. 1997). Clonná seč je ale například také používána i jako cesta ke zpětnému obohacení pozměněné dřevinné skladby tropických lesů (GARZA, HOWE 2003). Konkrétní příklady v severoamerických podmínkách uvádí i PAQUETTE ET AL. (2006), který považuje podsadby za nejvhodnější pěstební postup přeměny tamních raně-sukcesních lesních porostů (na původních zemědělských půdách v pásmu temperátních opadavých lesů) dubem červeným (*Quercus rubra* L.) a střemchou pozdní (*Prunus serotina* Ehrh.) a zároveň za cestu zvýšení celkové objemové produkce. PAQUETTE ET AL. (2006) navíc uvádí, že dílčí uvolnění clony nezpůsobuje zvýšení škod zvěří. MATIC ET AL. (2000) uvádí, že



smrkové monokultury v Chorvatsku rostou pouze na stanovištích bývalých zemědělských půd a odlesněných ploch, kde jsou využity pionýrské vlastnosti smrku a jeho využití na takových stanovištích plní úlohu přípravné dřeviny pro následnou umělou (výjimečně i přirozenou) přeměnu v autochtonní lesní společenstva. Pěstební technika porostních transformací tam spočívá v uplatnění krátkého obmýetí 60 – 70 let při užití velmi intenzivní výchovy a silných probírkových zásahů. Druhovú přeměna se tak děje pomocí dvoufázové clonné seče (seč semenná následovaná sečí domýtnou) při využití umělé obnovy formou podsadeb nebo podsíjí dřevin cílové druhové skladby. Výhledovým pěstebním cílem je v budoucnu dosažení stabilních, strukturně a biologicky diferencovaných, smíšených (eventuálně i nesmíšených) porostů dřevin původní druhové skladby, zpravidla klimaxových. Těmito dřevinami jsou nejčastěji (v závislosti na stanovišti) jedle bělokorá a buk lesní (MATIC ET AL. 2000). Buk lesní, spolu s např. javorem klenem a jedlí bělokorou představují při přeměnách porostů budoucí stabilizační a meliorační složku porostů. Jejich výsadbu je vhodné uspořádat do obnovních prvků výměry 6 – 8 arů a nejlépe s použitím oplocenky jako ochrany proti poškození zvěří. Skupiny eliptického nebo oválného tvaru je vhodné orientovat delší stranou proti převládajícímu ekologicky účinnému směru větru. Před podsadbou se doporučuje snížení zápoje obnovovaného porostu na 60 – 80 % původního porostního stavu v případě plně zapojených porostů. Po překroční výšky kultur 2 m se doporučuje jejich postupné uvolňování prací s horní porostní etáží (BALCAR ET AL. 2007). VON LÜPKE ET AL. (2004) vidí možnosti vnesení buku do stávajících porostů za účelem jejich přeměny (přestavby) buď výsadbou, přímým výsevem nebo přirozenou obnovou (z jednotlivé příměsi), přičemž je možné použití clonných i násečných obnovních prvků. AMMER A MOSANDL (2007) uvádějí, že zvláště síje bývají doporučovány jako vhodná a zejména levná varianta v rámci přeměn sekundárních jehličnatých monokultur na porosty smíšené, a to zvláště tehdy, jsou-li vnášenými dřevinami stínsnášející listnáče. Z jejich hlavní úskalí považují např. WILLOUGHBY ET AL. (2004) či MADSEN A LÖF (2005) ohrožení ze strany myši a ptáků. Tato technologie si pochopitelně zároveň žádá dodržení správnosti jejího užití; především vyžaduje pečlivou přípravu semen a manipulaci se semenným materiálem a jejich odpovídající výsevovou dávkou a rozmístěním (NÖRR 2004 IN AMMER, MOSANDL 2007).

Výsledek výsadeb rozhoduje o úspěchu přeměn, jejichž těžiště je v obnovních opatřeních (POLANSKÝ ET AL. 1966). Ztráty listnatých dřevin po založení kultury jsou při obnově lesa vyšší než u smrku a borovice a tuto skutečnost je třeba zohlednit v rozsahu podsadeb, chceme-li u budoucího dospělého porostu docílit cílové skladby (POLENO, VACEK ET AL. 2007). Zvláště při použití prostokořeného sadebního materiálu jsou újímavost a úspěšný budoucí růst závislé jednak na obecných podmínkách vodního zásobení a zejména pak na klimatických a mikroklimatických podmínkách, neboť regenerace a obnovení růstu nových kořenů vyžaduje přibližně 15 dní. Během tohoto kritického období klesá vodní potenciál sazenice, a to ještě výrazněji v případě, když jsou podmínky vodního zásobení dané konkrétním stanovištním potenciálem evapotranspirace nepříznivé. Podmínky k obnovení růstu jsou proto náročnější v případě holé seče, než v případě násečných obnovních prvků či dokonce clonných sečí, a to i v případě, kdy jsou ostatní faktory totožné (REYNOLDS ET AL. 1997). Stejně tak lesní buřeň může představovat silného konkurenta o vodu u založených kultur a náletů, zvláště v podmínkách vodního deficitu; děje se tak nejen srážkovou intercepcí bylinné vrstvy, ale i samotnou transpirací buřeně (REYNOLDS ET AL. 1997; COLL ET AL. 2003; PETRITAN ET AL. 2012). Jednotlivá (stejně tak i skupinkovitá) příměs buku i jedle je teoreticky možná i prakticky uskutečnitelná, úspěch přeměn je však v tomto případě nejistý a celý proces nákladný. Jednotlivá příměs samozřejmě plní meliorační funkci, nepochybně může být v budoucnu i zdrojem přirozené reprodukce, ale valný hospodářský přínos nepřinese. Finanční





zhodnocení dříví jednotlivě přimíšených dřevin totiž bude podprůměrné. Poměrně jakostní produkci dřeva lze očekávat pouze u skupin, v nichž může být buku i jedli věnována soustředěná pěstební výchova odpovídající jejich ekologickým a biologickým požadavkům (SOUČEK, TESAR ET AL. 2008). Také VON LÜPKE ET AL. (2004) se zmiňuje o vhodnosti vnesení buku ve formě skupin, a to o výměře alespoň 0,1 ha. Na druhou stranu vnášení buku formou jednotlivé příměsi (v podobě tzv. buněk) do velkoplošných clonných sečí je pěstebním postupem přeměn smrkových monokultur například v Ardenách, ačkoliv tam jde o prozatím krátkodobý jev a bylo dosaženo zatím pouze počáteční fáze procesu přeměn (BEDNÁŘ, 2011). Podobně je tomu i v Polsku při vnášení jedle formou tzv. hnízd do sekundárních borových monokultur. Tento pěstební postup považují za vhodný také KULLA A SITKOVÁ (2012). Autoři doporučují při přestavbách smrkových monokultur obnovu buku a jedle pod clonou smrkového porostu; doporučují uplatnění podsadec i podsíjí a neceloplošnou obnovu moučkovitou, tvořenou minimálně 6 (u jedle), resp. 20 (u buku) jedinci (popř. výsevovými ploškami), s vnitřním čtvercovým sponem 1,7 m u jedle a 1,2 m u buku; přičemž pěstební cíl je takový, že každý hlouček by měl v budoucnu zajistit alespoň jeden dospělý úroňový strom. Hloučky je vhodné vytvářet jako součást větších skupin hloučeků (KULLA, SITKOVÁ 2012).

K výše nastíněné možnosti uplatnění podsíjí při přeměnách a přestavbách se detailně věnuje řada autorů. Například AMMER ET AL. (2008<sup>1</sup>) konstatuje, že až do poloviny 19. století byly převažujícím způsobem umělé obnovy buku (tam, kde nebyla možnost přirozené obnovy z důvodu absence mateřských stromů v porostu) síše, zatímco dnes je nejběžnější praxí výsadba prostokořenných semenáčků 2+0, ať již ze semenišť, náletů či školek. Nicméně síše buku jsou dnes pro účely porostních přeměn mnohde znovu objevovány a praktikovány, a to z mnoha důvodů (KOVÁŘ 1998; AMMER ET AL. 2002). Úskalím jsou škody myšovitými a ptactvem (WILLOUGHBY ET AL. 2004; MADSEN, LÖF 2005), navíc je jejich úspěšnost více odvislá od zkušeností provozních lesníků a pracovníků a klíčovými faktory úspěšnosti jsou také předvýsevová příprava bukvic, jejich přesné dávkování a rovnoměrné rozmístění; aplikování síše také není možné v případě zabuřených ploch (AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>). Že je to vhodná metoda, dokazují mnohé práce, které se na výzkum tohoto způsobu umělé obnovy zaměřují a nabízejí celou řadu poznatků a praktických doporučení pro úspěšné aplikování síše (AMMER ET AL. 2002; LÖF ET AL. 2004; WILLOUGHBY ET AL. 2004; MADSEN, LÖF 2005; JINKS ET AL. 2006). Hlavními pozitivy síše jsou vyhnutí se riziku kořenových deformací, jež byly prokázány u nesprávně provedených výsadb (NÖRR 2003 IN AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>) a jejich ekonomická výhodnost – dle mnoha autorů levnější, než výsadby (AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>). Přitom růst a vývoj je zcela srovnatelný (AMMER, MOSAND 2007). Konkrétní ekonomickou výhodnost prokazuje AMMER ET AL. (2008<sup>1</sup>), když umělou obnovou bukem při výsadbě 5000 ks (ze kterých předpokládá vytvoření 3 – 4 skupin na jednom hektaru tak, aby v budoucím porostu bylo podíl buku 30 – 40 %) vyčíslil na 4000 €; zatímco při analogické síše (pro danou plochu výsevová dávka 75 kg) vyčíslil strojovou síše na 2500 €; síše za pomoci koněm taženého secího stroje na 3000 € a v případě ruční síše na 5500 €. Právě na příkladu bukových síše v Německu a tamního používání secího stroje ÖKOSAT (pro podsíše typ U) taženého párem koní, dokazuje KOVÁŘ (1998) značné možnosti této technologie; přitom pro síše na volnou holou seč je nutná dvojnásobná výsevová dávka, než pro podsíše (KOVÁŘ 1998).

Pokud jde o prostorové napojení skupin jedle a buku, je možné přímé napojení clonných skupin jedle a buku na pruhovou clonou seč. Určitým argumentem proti tomu bývá obava z hrozícího většího odkrytí podrostu, kterého by pak lépe využil smrk a mohl by dohnat relativně malý výškový předstih buku s jedlí a poté je i předstihnout. S tímto možným rizikem je možné kalkulovat. Byla by tím ovlivněna šířka pracovního (obnovního) pole, neboť se v takovém případě



počítá s větším prostorovým předstihem jedle a buku před obnovní frontou smrku (SOUČEK, TESAŘ ET AL. 2008).

Z provozního hlediska je nutná hlavně pravidelná kontrola a údržba oplocenek, jež jsou hlavním kritériem úspěchu odrůstání a prevence škody okusem (LÖF ET AL. 2010). Úspěšné založení a zajištění vnášených absentujících dřevin cílové druhové skladby je závislé na faktorech jako stanoviště, buřeň, typ obnovní seče, expozice a vliv zvěře (PERNEGR 2008). Pro zdárný průběh přestaveb je důležitý prostorově promyšlený postup. Tato jistá schematičnost je nezbytná při takovém rozsahu obnov a přestaveb. Světliny vznikající v monokulturním lese (např. v důsledku některého z abiotických nebo biotických škodlivých činitelů) samozřejmě využít lze, ale pouze okrajově. Geometrické uspořádání obnovního postupu podporuje a umožňuje provozní zvládnutelnost, definování a popis celého pěstebního systému, snadnou přehlednost, kontrolu i hodnocení. To se vzájemně nevylučuje s možností využití samovolně vzniklých východisek obnovy, pokud to bude ku prospěchu plánu a realizace přestaveb (SOUČEK, TESAŘ ET AL. 2008). Dokonce MÜLLER (2004) vidí začlenění spontánně vzniklých východisek obnovy v důsledku rozvrátů stávajících porostů do celého schématu obnovních postupů přestaveb jako velmi vhodné a výhodné, protože poskytuje příležitost k nárůstu strukturní a druhové bohatosti. Přeměny i přestavby porostů však mohou narážet i na další ve své podstatě nepěstební provozní problémy. Například v jižním Švédsku je hlavní překážkou uplatnění porostních přeměn současná konzervativní provozní praxe, která představuje uplatňování holých sečí s následnou mechanickou přípravou půdy a poté výsadbou smrku, méně často borovice (LÖF ET AL. 2010). Možnosti druhových přeměn i převodů hospodářského způsobu lesních porostů dále komplikuje skutečnost, že téměř 80 % lesní půdy je tam ve vlastnictví soukromých vlastníků, protože mnoho vlastníků se vyhýbá zavádění listnatých druhů dřevin na svých majetcích z toho důvodu, že disponují nedostatečnými znalostmi o následné pěstební výchově a i uplatnění těchto dřevin, a také kvůli vysokým nákladům na umělou obnovu listnatých dřevin, které se pohybují od 3000 – 7000 €/ ha (MADSEN, LÖF 2005).

O přístupu k porostním přeměnám (v rámci vnášení melioračních a zpevňujících dřevin ve smyslu platné legislativy) na území ČR hovoří údaje MAUERA A TRUHLÁŘE (2005). Tito autoři provedli šetření na celkem 70 LHC v majetku státních lesů, lesních družstev i soukromých vlastníků. Autoři zjistili, že ve všech případech se pro výsadby používá buk; místy se tak děje výlučně, jindy i ostatní dřeviny. Nejčastěji se uvádí podsadba buku v kombinaci s přirozenou obnovou smrku. Častá je kombinace podsadeb buku s jedlí, někdy i s douglaskou. Ve všech případech jde o zakládání sadbou. Použití síje je ojedinělé a většinou neúspěšné. Převažuje výsadba v malých skupinkách (100 – 400 m<sup>2</sup>) – 42 % organizací; výsadby ve velkých skupinách (400 – 1600 m<sup>2</sup>) vykazuje 25 % LHC; na velkých plochách přes 1600 m<sup>2</sup> provádí 5 % organizací. Při přeměnách porostů se v převážné míře uplatňují skupinové seče clonné (42 %) a pruhové clonné seče (30 %). Kromě toho se užívají též velkoplošné clonné seče (22 %). Použití holosečných prvků bylo pouze u 2 % organizací. Doba clonění je běžná po dobu 5 – 10 let (49 %); ve 26 % se protahuje až na 15 let. Clonění do 20 let je uváděno v 11 % případů a delší rovněž v 11 %. Doba clonění do 5 let se užívá výjimečně jen ve 3 % případů. Mateřský porost se odstraňuje v 53 % ve dvou fázích, v 26 % ve třech. Při počátku podsadeb se uvádí kruhová výčetní základna horního smrkového porostu nejčastěji 20 – 30 m<sup>2</sup> (40 % případů) nebo 30 – 40 m<sup>2</sup> (32 %), při výčetní základně 40 – 50 m<sup>2</sup> začíná s podsadbami 14 % organizací (MAUER, TRUHLÁŘ 2005).

JONÁŠOVÁ, VAN HESS (2006) řešili možnosti přeměn v porostní směsi douglasky, smrku sitky (*Picea sitchensis* (Bong.) Carrière) a smrku ztepilého v Nizozemí při využití clonných sečí a kotlíků, avšak zdoluhavějším postupem přeměny, tedy přeměny výchovou. Při snaze o eliminaci



introdukovaných druhů došli k závěru, že jejich úplné vyloučení a přeměna v listnatý smíšený les se podaří až v následujícím obmýtí (generaci lesa). Avšak dosažení provozního cíle v podobě směsi smrku a domácích listnáčů může být dle autorů realisticky dosažen během následujících desetiletí. Smrk ztepilý vykazoval nejvyšší schopnost obnovy jak pod porostní clonou, tak na ploše kotlíku. V kotlíku se nejlépe obnovovaly světlomilné či pionýrské domácí druhy cílové porostní skladby, jako jeřáb ptačí, bříza bělokorá (*Betula pendula* Roth.), borovice lesní či dub letní. Klíčovou roli přitom hrál počet semenných stromů v padesátimetrovém okruhu od obnovního prvku, charakter obnovního prvku (clona nebo kotlík), intenzita porostního zápoje v případě clony a stáří a velikost v případě kotlíků.

Zajímavý přístup k přeměně a převodu hospodářského způsobu započatý již u mladých porostů uvádí KERR ET AL. (2010) na Britských ostrovech. Jde konkrétně o výsledky přestavby porostů po uplynutí 38 let od zahájení procesu, a to na příkladu 117 ha celku Glentress Trail Area. Původní snahou tohoto celého procesu byla přestavba tamních homogenních cca 20 – 30 let starých jehličnatých monokultur na strukturně diferencované, skupinovitě výběrné porosty cílové druhové skladby smrku ztepilého, buku lesního a jedle bělokoré, tedy hlavních hospodářsky významných klimaxových druhů dřevin. Autorem celé myšlenky byl v roce 1952 profesor Anderson z Edinburghské Univerzity, který se pro tento počín rozhodl na základě poznatků výběrných lesů ve střední Evropě a předpovídal, že obdobné pěstební systémy získají v budoucnu své místo i v britském lesnictví (ANDERSON 1960 IN KERR ET AL. 2010). Porostní transformace profesora Andersona spočívala v rozdělení celku na šest samostatných bloků o velikosti 17 – 24 ha. V rámci těchto bloků obnova celkem dvou hektarů každých šest let při využití kotlíkové seče s výměrou kotlíků pouze 1 až 2 ary (používáno do poloviny 60. let) a později 0,1 – 0,2 ha. Celková doba transformace celého lesního hospodářského celku (tj. 117 hektarů) byla stanovena na přibližně 60 let a sám její autor na konci tohoto procesu představoval porostní strukturu jako porost hloučkovitého až skupinového smíšení dřevin nestejnověkého porostu se zastoupením věku od 1 – 60 let a doplněním jedinci porostu na počátku přestavby, na konci procesu náležejících do 9. a 10. věkového stupně. Bylo možné uplatňovat výlučně umělou obnovu dřevin cílové druhové skladby s ohledem na stáří obnovovaných porostů i s ohledem na absenci převážné většiny cílových dřevin v obnovovaných porostech. Velmi pečlivá umělá obnova se vyznačovala malým sponem, tedy vysokým hektarovým počtem sazenic (vyššími než 10 tis. jedinců/hektar), vysokou druhovou pestrostí (až deseti druhy vnášených dřevin v rámci jednoho bloku) i vysokým počtem variant porostního smíšení (až 24 různými variantami smíšení). Tento přístup, uplatňovaný během prvních let transformace, byl neudržitelný nejen pro vysokou nákladovost, ale hlavně kvůli nevhodně zvolené výměře obnovního prvku. Minimalistická původní výměra kotlíku (1 až 2 ary), především však obklopeného mladým jehličnatým porostem neposkytovala dostatečný světelný požitek tak širokému spektru uměle obnovovaných dřevinných druhů. Hlavně ale kontinuální růst mladých porostů (primárně rozvoj korun okrajových jedinců v okolí kotlíku) způsoboval zavření kotlíků a odumírání odrůstajících sazenic, nebo velké části jejich druhového spektra. Proto bylo od poloviny šedesátých let 20. století přistoupeno ke zvětšení výměry kotlíků na 0,1 – 0,2 ha i redukcii počtu vnášených dřevin zohledňující cílovou druhovou skladbu.

ANDERSON (1960 IN KERR ET AL. 2010) k definici zvoleného pěstebnímu systému ještě uváděl, že pěstební systém ani obnova porostů se nebude vyznačovat žádným striktním schématem, ale bude do jisté míry nahodilý; tzn. flexibilní a průběžně modifikovaný v závislosti na dosažených výsledcích. Slovo „nahodilý“ však v této souvislosti za nešťastně zvolené považuje KERR ET AL. (2010), který k tomu dodává, že kvůli nejasné definici pěstebních opatření (obnovních i





výchovných) ve smyslu jejich jasných těžebních intenzit není při dnešním zpětném hodnocení z tohoto majetku snadná možnost porovnání a definování alternativního pěstebního systému například k holosečnému hospodářskému způsobu v Británii. Existuje totiž pouze hrstka strukturně bohatých lesů obhospodařovaných v Británii v tomto pojetí dlouho před rokem 1991; takové výjimky existují pouze díky osobnímu zaujetí a nadšení na různých malých soukromých majetcích (HART 1995; POORE, KERR 2009). I proto zkušenosti a poznatky z pokusné plochy Glentress mají potenciál hrát významnou úlohu v rozvoji metod pro pěstování strukturně bohatých lesů středních poloh Británie (KERR ET AL. 2010). Původním záměrem bylo dosažení porostní směsi smrku, buku a jedle, a to v bohatě diferencované struktuře (ANDERSON 1960 IN KERR ET AL. 2010). Bohužel jedle bělokorá i buk lesní byly přednostně poškozovány zvěří a hlavně pastvou ovcí a nebylo proto možné vnášet je do porostu bez náležité finančně nákladné ochrany. Z tohoto důvodu byla volba vysazovaných dřevin v průběhu času různě měněna a byla použita široká paleta dřevin pro výsadbu. Bohužel nejpočetnějšími druhy jsou dnes smrk sitka a smrk ztepilý, což s sebou přináší hlavní starost ohledně budoucí dřevinné skladby porostů, tedy převahu smrku v porostní skladbě (KERR ET AL. 2010). Riziko uzavírání malých kotlíků při započetí přestaveb již u mladých porostů uvádí také MÜLLER (2004); z toho důvodu doporučuje v takových případech preferovat spíše kotlíky (na rozdíl od preference clonných sečí v dospělých obnovovaných porostech) a počítat s tím, že konečná výměra skupin vnášených dřevin bude vzhledem k celkové výměře kotlíku menší (z důvodu růstové reakce mladých okrajových stromů), než jak by tomu bylo v případě kotlíků v dospělém obnovovaném porostu.

Přeměna druhové skladby porostů je nejčastěji kombinována i s převodem hospodářského způsobu a potažmo tedy změnou budoucí porostní struktury. Zpravidla se tak jedná o porostní přestavby (transformace). Na proces transformace porostů nemůže být obecně pohlíženo pouze jako na soubor technických kroků a opatření (BUCKLEY ET AL. 2002 IN JONÁŠOVÁ, VAN HEES 2006). Naopak by měly být přednostně preferovány metody a postupy využívající v co největší míře přírodní procesy, jako je přirozená obnova dřevin cílové druhové skladby, a to vše ve vazbě a s ohledem na lesní ekosystém a dlouhodobou perspektivu (FANTA 1997; DIEMONT ET AL. 2006). Obnovní rozpracování porostů nedostatečně k obnově připravených s sebou nese riziko rozvratu větrem. To lze podstatně snížit zpevňovacími sečemi, v rozsáhlých komplexech stejnověkových smrkových porostů systémem rozluk a závor, vkládaných optimálně ve věku 25 až 40 let (SOUČEK, TESAŘ ET AL. 2008). I přesto je vhodné pamatovat, že otázky ochrany lesa jsou při přestavbách obtížnější a složitější (POLANSKÝ 1966; KRÍSTEK ET AL. 2002). Dlouhodobým cílem přestaveb bývá často smrkový porost s příměsí buku v celkovém rozmezí 20 – 40 % při skupinkovitém až skupinovitém smíšení s maloplošnou, nestejnověkovou, mozaikovitou a vertikální strukturou (LÖF ET AL. 2007); v podmínkách střední Evropy samozřejmě s jedlí v obdobném zastoupení, jako v případě buku (např. POLANSKÝ 1966; KERR ET AL. 2010; SOUČEK, TESAŘ 2008; SCHÜTZ 1999, 2000; MATIC ET AL. 2000; BONCINA 2011; ČATER ET AL. 2013 atd.).

REMEŠ (2006) se v rámci problematiky transformace stejnověkových smrkových porostů zaměřil na obnovní postup provedený podle profesora *Polena*. Jde o clonné seče s výhradním uplatněním těžby výběrem jednotlivých stromů. Kritériem mýtní zralosti je kulminace průměrného objemového přírůstu (tj. v okamžiku rovnosti průměrného a běžného přírůstu, a to se zjištěním na výčetní kruhové základně pomocí dendrochronologických vývrtů). Dospěl ke zjištění, že běžný objemový přírůst je značně ovlivněn zakmeněním. Snížené zakmenění se projevilo rozvojem korun a akcelerací světlostního přírůstu, přičemž růstová reakce jednotlivých stromů je významně ovlivněna jejich cenotickým postavením v porostu a druhem dřeviny. Nejtlustší (zároveň i nadúrovňová a úrovňová) jedinci vykazují největší absolutní běžný objemový



přírůst. Závislost mezi výčetní tloušťkou a běžným přírůstem je trvale rostoucí. Při hodnocení mýtní zralosti vyplynulo, že jen malý počet stromů je již po kulminaci průměrného objemového přírůstu. Spadají tam především stromy vtroušených světlomilných druhů (borovice lesní, modřín opadavý), nebo podúrovňové či ustupující a potlačené stromy stinných druhů (smrk ztepilý, jedle bělokorá), což dokládá vysoký růstový potenciál jednotlivých stromů i ve věku 120 let. Uvolnění korun a snížení zakmenění jsou velmi důležitými činiteli ovlivňujícími růstovou vitalitu jednotlivých stromů, neboť při optimálním uvolnění stromů v clonných sečích bylo zjištěno, že pouze 9 % stromů bylo po kulminaci průměrného objemového přírůstu. Autorem popsáný způsob obnovy vede k velmi dlouhé obnovní době (již v době realizace výzkumu byla v délce 30 let od jejího započetí), což se velmi pozitivně projeví výraznou věkovou, prostorovou i druhovou diferenciací následného porostu (REMEŠ 2006) a v dosažených produkčních hlediscích, jako je celková objemová produkce, při plném uplatňování principů biologické automatizace a užití světlostního i aditivního přírůstu a tvořivých sil přírody. Současně ukazuje vhodný pěstební systém (při podílu vtroušených dřevin cílové druhové skladby v obnovovaném porostu nebo při umělé obnově absentujících dřevin cílové druhové skladby) k naplnění cílů přestaveb sekundárních monokultur.

Z poznatků PRETZSCHE (2003) navíc plyne, že v případech výrazného snížení výčetní kruhové základny ve smíšených porostech poklesne běžný přírůst méně, než v případě stejné výrazného snížení kruhové základny ve smrkových monokulturách. To souvisí s poznatkem BRAVO ET AL. (2001) o tom, nesmíšené porosty buku a smrku efektivněji vyplňují disponibilní korunový prostor díky své rozdílné morfologii korun; právě díky tomu pak porostní směs buku a smrku kompenzuje výrazné snížení kruhové základny mnohem efektivněji, než se tak děje v čistých smrkových porostech. Obecně lze konstatovat, že buk zlepšuje v porostech se smrkem půdní vlastnosti, biodiverzitu a produktivitu předchozích smrkových monokultur, a to v mnoha ohledech. Zájem a opodstatněnost přeměny smrkových monokultur v porostní směsi s bukem je proto legitimní a zcela na místě z mnoha důvodů, a jak je zřejmé, to i z důvodů produkčních; takový zájem pochopitelně platí i v případě ostatních, stanovištně odpovídajících listnatých dřevin (AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>). Druhová přeměna stejnorodých smrkových porostů v porosty smíšené s výrazným zastoupením buku či jiných, k stresu suchem více tolerantních dřevin dává podle AMMERA ET AL. (2008) smysl nejen z důvodů ekonomických a ekologických, ale také pod vlivem globální změny. Pod jejím působením se totiž přeměna stejnorodých porostů smrku stává, z důvodu jeho náchylnosti k celému souboru faktorů (např. KÖLLING ET AL. 2009; CAMPIOLI ET AL. 2011; HANEWINKEL ET AL. 2013), jimiž se globální změna vyznačuje, nevyhnutelnou (AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>).

Proces přeměny struktury porostů ze stejnorodých na strukturně diferencované se nejlépe dosáhne při uplatnění přirozené obnovy, ovšem za předpokladu, že jsou v obnovovaném porostu zastoupeny dřeviny požadované cílové druhové skladby i genotypu (MALCOLM ET AL. 2001). Začlenění přirozené obnovy a její maximální možné využití v procesu přeměn a převodů je žádoucí a důležitou součástí, a to jak z důvodů ekologických, tak ekonomických (MOSANDL, KLEINERT 1998). Čím více přírodních procesů (tzv. biologické automatizace – viz níže) a tvořivých sil přírody může být využito pro celý proces přestaveb porostů, tím méně dodatkové energie a s větší ekonomickou efektivitou, skrze nutná pěstební opatření, je třeba vynaložit (ZERBE 2002).

Přirozená obnova má mnoho předností: přirozeně obnovené lesy se vyznačují vyšší strukturní i druhovou diferenciací než uměle založené porosty. Často se tím zvýhodní druhy přirozené druhové skladby a obecně ještě navýší přínos a efekt přeměn. V neposlední řadě je přirozená obnova ekonomicky efektivní (JONÁŠOVÁ, VAN HESS 2006). Přínos přestaveb s využitím



přirozené obnovy zpracoval například také PETERKEN (1981). Existují vhodné ukazatele o tom, že se přirozená obnova v porostech úspěšně dostaví při konkrétních porostních podmínkách a může tak užitečně posloužit jako náhrada za umělou obnovu (např. ACKZELL 1994; GÖTZ 1994). Úspěch přirozené obnovy v jehličnatých monokulturách závisí na mnoha faktorech, a to jak abiotických (tj. světelný požitek, mikroklima a půdní poměry), tak biotických (semenný zdroj, faktory šíření semen, konkurence a okus zvěří), (MALCOLM ET AL. 2001). V případě snahy o přirozenou obnovu dřeviny cílové druhové skladby, která je v dosavadní monokultuře pouze přimíšená nebo vtroušená je největším problémem nedostatek semenných stromů. Na druhou stranu však mnohé studie (např. STILESE 1992; KOLMANN, SCHILL 1996; MOSANDL KLEINERT 1998; GOMEZ 2003; JONÁŠOVÁ, VAN HESS 2006; WAGNER ET AL. 2010) zabývající se schopností šíření semen nejběžnějších evropských druhů dřevin dokládají, že je dokonce možné šíření semen na překvapivě dlouhé vzdálenosti.

Porosty již ve fázi přestaveb k strukturně diferencovaným smíšeným porostům se stávají jednou z klíčových soudobých otázek lesního hospodářství. Ale protože se převážná část výzkumů orientuje na počáteční fáze transformačního procesu (MALCOLM ET AL. 2001), a to hlavně na vysvětlení pojetí a možností transformací stejnověkých porostů (KERR ET AL. 2010), existuje jistý nedostatek poznatků zaměřených na jeho pozdější, pokročilejší fáze, a to především ve smyslu určení souvislostí mezi konstantní výší porostní zásoby, počtem jedinců v jednotlivých tloušťkových stupních a porostní druhové skladbě, integrovaných k dosažení relativně stabilní a bohaté porostní struktury (CAMERON, HANDS, 2010). Při pohledu do vzdálenější budoucnosti jsou pak někdy nejasně definované pěstební systémy následných lesních porostů po dokončené transformaci, zvláště pak v případě strukturně bohatých lesů (KERR ET AL. 2010). Zmíněnou problematikou se však zabývali například CAMERON, HANDS (2010), kteří zkoumali vývoj smíšených, strukturně, věkově a prostorově diferencovaných porostů, a to konkrétně ve Faskally Forest ve Skotsku po více jak 60 letech od započetí transformace tamních stejnorodých a stejnověkých monokultur. Autoři hodnotili uplatnění výběrných principů v této fázi a vývoj tloušťkové distribuce porostů, včetně hledisek vývoje kruhové základny a běžného přírůstu i toho, zda dochází k dostatečné přirozené obnově požadovaných dřevinných druhů a jejich zaujetí příslušných tloušťkových stupňů pro udržení požadované distribuce tlouštěk (to vše za použití komplexní inventarizace na trvalých výzkumných plochách při šestiletých intervalech). Došli k poznatku o zploštění distribuční křivky v důsledku silnějšího posledního těžebního zásahu, na což neprodleně zareagovala přirozená obnova v podobě nárůstu počtu jedinců nejnižších tloušťkových tříd (CAMERON, HANDS 2010).

Strukturně bohaté porosty dosahují stádia „stability“ na základě splnění čtyř podmínek. První podmínkou je tvar tloušťkové distribuční křivky, která by měla sledovat tvar aproximační záporně exponenciální křivky s množstvím jedinců malých tloušťkových tříd a malého počtu jedinců největších dimenzí (CAMERON, HANDS, 2010). Úspěch pěstění strukturně bohatých porostů přitom tkví v udržení dostatečné porostní zásoby v každé z tloušťkových tříd (LARSEN 1991; OLIVER, LARSEN 1996). Za druhé by se běžný přírůst měl pohybovat na víceméně stejné výši a stejně tak (třetí podmínka) by měla být relativně konstantní kruhová základna a zakmenění. Čtvrtou podmínkou je dostatečná přirozená obnova požadovaných dřevinných druhů umožňující odrůstání a následné generování nejnižších tloušťkových tříd pro udržení tvaru tloušťkové distribuční křivky (STERBA 2004). Proces odrůstání a následné uplatnění se v porostní úrovni je kritickou částí a podmínkou úspěšného vývoje a trvalé udržitelnosti věkově, strukturně, tloušťkově a prostorově diferencovaných smíšených porostů (CAMERON, HANDS, 2010). Cílový stav porostních přestaveb spatřují autoři většinou v dosažení takové porostní struktury, kdy se



tloušťková struktura pohybuje od malých semenáčků po mýtně zralé stromy rostoucí v rámci společné dílčí porostní plochy a kde je nastálo udržována určitá intenzita porostního zápoje a určitá stálá hodnota výčetní kruhové základny, resp. porostní zásoby (např. MATTHEWS 1999; LARSEN 1995; MASON ET AL. 1999; SCHÜTZ 1999, 2002; MATIC ET AL. 2000; O'HARA 2002; BONCINA, DEVJAK 2002; GAMBORG, LARSEN 2003; SPIECKER ET AL. 2004; O'HARA, GERSONDE 2004; O'HARA ET AL. 2007; CAMERON, HANDS 2010; LÄHDE ET AL. 2010; BONCINA 2011 atd.).

V souvislosti s otázkou porostní heterogenity a jejího významu je třeba rozlišovat mezi přirozenou variabilitou a skutečnou strukturovaností, stejně jako mezi dočasnou a trvalou strukturovaností. V rámci porostu se tloušťky stromů přirozeně různí, a to v důsledku genetické variability, tedy konkrétních genetických dispozic daného jedince, což následně vede k vytváření sociálních tříd stromů v rámci jednoho porostu. Přítomnost určité tloušťkové variability proto není směrodatným ukazatelem věkové variability nebo dokonce strukturovanosti. To je jeden z důvodů, proč je vhodné pro charakteristiku porostní strukturovanosti a diferencovanosti užívat raději termín nestejnověký než tloušťkově diferencovaný (SCHÜTZ, 2002).

S ohledem na pěstební efektivitu je klasická nepravidelná clonná seč pravděpodobně nejefektivnějším pěstebním systémem, protože je založená na efektivní kontrole porostního světla v procesu obnovy porostu. Je možné se během ní zaměřit na rozdílnou dotaci světla a pomocí toho účinně ovlivňovat obnovu spolu s příznivým výchovným efektem kompetice v rámci skupin (SCHÜTZ 2002). Kupříkladu ve Francii je většina bukových porostů obnovována přirozeně, a to clonnými sečemi (COLLET ET AL. 2001). BERQUIST (1998) souhrnně hodnotí clonnou seč, a uvádí, že clonná seče a s tím spojené podrostní hospodaření jsou celosvětově rozšířeným obnovním a hospodářským způsobem především z pohledu obnovních účelů, přičemž zájem o tento pěstební přístup neustále narůstá. V porovnání s holou sečí poskytuje porostní clona lepší podmínky z pohledu dostupnosti vody i živin (např. JEANSSON ET AL. 1989; AUSSENAC 2000), teplotních podmínek, zvláště ve vztahu k teplotním extrémům (např. ÖRLANDER 1993; GROOT, CARLSON 1996; AUSSENAC 2000; AGESTEM ET AL. 2003) a rychlosti proudění, resp. větru (např. PETRÍK ET AL. 1986; AUSSENAC 2000). LÖF ET AL. (2005) obecně doporučuje užití clonných sečí s intenzitou 15 – 20 % světelného požitku otevřené plochy, a to jako vhodnou alternativu zajišťující nejvyšší ujímavosti a přežití většiny vnášených druhů listnatých dřevin, i samotného smrku. Zároveň prokázal signifikantně nižší poškození podsadeb smrku (a ještě nižší v případě vnášených dřevin) klikorohem borovým (*Hylobius abietis* L.), než u výsadeb smrku na holé ploše. Z toho důvodu je užití clonných sečí při procesu přestaveb pěstebním systémem, jenž nevyžaduje užití insekticidních přípravků proti tomuto škůdci (LÖF ET AL. 2005).

Pěstování věkově různorodých lesních porostů je charakteristické používáním těch pěstebních systémů, jež vytvářejí nebo zachovávají porosty v porostní výstavbě ze stromů rozdílných věkových tříd (MATTHEWS 1999; SCHÜTZ 2002). Pojem „různověké“ se velmi často používá jako obecný zastřešující termín pro celou škálu pěstebních systémů vytvářejících různověké (a tím tloušťkově diferencované) lesní porosty (BONCINA 2011). Celá škála termínů a definic se používá pro široké spektrum forem nestejnověkého pěstění lesů a jejich konkrétních pěstebních systémů (O'HARA, GERSONDE 2004). Za hlavní příklady takových pěstebních systémů lze jmenovat např. výběrný les či nepravidelnou clonnou seč (BONCINA 2011).

Pojetím pěstění lesů, které vede k trvalé a nejdokonalejší strukturní bohatosti, je výběrný hospodářský způsob. Výběrný les je ve střední Evropě s úspěchem uplatňován více jak 130 let a je postaven na dokonalé vertikální struktuře a na dosažení produkce cestou, kdy objektem pěstební péče je strom (individualizace). Avšak výběrného lesa může být dosaženo a následně může být udržen jedině intenzivními a neustále se cyklicky opakujícími pěstebními zásahy. To znamená, že



jde o člověkem vytvořenou strukturu výlučně závislou na lidských zásazích. Výběrný les, který zůstane bez těžebních zásahů po delší dobu, se pomalu vyvíjí směrem k uniformitě se stromy vrůstajícími do horní porostní etáže, uzavřením porostního zápoje a nedostatečným růstem mladých růstových fází (nebo jejich vzniku), (SCHÜTZ, 2002). Při ponechání výběrného lesa tedy dochází k nárůstu výčetní kruhové základny porostů a souběžnému poklesu počtu jedinců na hektar, což dokládá, že výběrný les se při svém ponechání dále vyvíjí a není neměnným stavem, jak se někdy chybně předpokládá (O'HARA ET AL. 2007).

Výhodami výběrného hospodářského způsobu jsou (zvláště proti stejnověkým lesním porostům) mimo jiné: stálé poskytování periodického výnosu z i relativně malého lesního celku (< 3 ha), (KURTH 1994) a dále možnost do jisté míry přizpůsobovat v rámci periody doby návratné těžbu potřebám vlastníka či trhu s dřívím ve smyslu přednostně těžených dimenzí, druhů dřevin, i kvality a tím i podílu jednotlivých sortimentů (BONCINA ET AL. 2002).

Přitom jak výběrná seč, tak nepravidelná maloplošná seč clonná se osvědčily jako nejvhodnější cesty k dosažení objemové produkce dříví při současném plnění celé široké řady mimoprodukčních funkcí lesa a tato škála užitků víceetážových, strukturně diferencovaných porostů (jak ji popisují např. MASON ET AL. 1999; SCHÜTZ 1999, 2002; BONCINA, DEVJAK 2002; KLOPCIC, BONCINA 2011) je dnes hlavním argumentem pro uplatnění nepasečných forem hospodaření typicky v dinárské oblasti. Na rozdíl od většiny zemí střední Evropy, kde například hledisko mimoprodukčních funkcí lesa, ač nebylo zcela ignorováno, nebylo však bráno jako klíčový argument pro zavádění hospodářských způsobů a pěstebních systémů různověkových, strukturně diferencovaných porostů (BONCINA 2011). Naopak v dinárském regionu během posledních sta let docházelo k uplatňování mnoha dílčích pěstebních přístupů zahrnující celou širokou škálu nepasečného hospodaření od původně výlučně striktního uplatňování výběrného lesa až po postupnou převahu nepravidelné clonné seče a následnému přijetí myšlenky „*freestyle silviculture*“, což bylo ještě posíleno přijetím myšlenek adaptivního lesního hospodaření. Pěstební systém „*freestyle silviculture*“ (tzn. pěstební systém volného stylu) těží svojí výhodu z užití rozličných pěstebních systémů, které jsou kombinovány s ohledem na jejich ekonomické či ekologické výhody (BONCINA 2011). Tento systém tak podle BONCINY (2011) kopíruje přirozenou dynamiku lesa, která je dnes lépe prostudována a popsána díky detailním výzkumům přirozených lesních ekosystémů (např. VRŠKA ET AL. 1996, 2002; EMBORG 1998; ANGELSTAM 1998; ANGERMEIER 2000; FERLIN 2002; DRÖBER A VON LÜPKE 2005; ZEIBIG ET AL. 2005; NAGEL ET AL. 2006; ANIC, MIKAC 2008; KENDERES ET AL. 2008, 2009; WAGNER ET AL. 2010; BOTTERO ET AL. 2011 atd). Vyžaduje však zkušené lesní hospodáře, časově náročnou, pečlivou práci s lesními porosty spojenou s kompletním vyznačováním veškeré těžby a práci s každým jednotlivým stromem a stromovými kohortami. Avšak více jak stoleté zkušenosti s nepasečnými formami hospodaření právě třeba v dinárském regionu dokazují, že popsané lesní hospodaření je úspěšné jak z pohledu produkce dříví, tak z pohledu zachování a ochrany produkčního potenciálu lesních stanovišť a zachování přirozené druhové skladby, i zajištění ochranné a environmentální funkce lesů stejně jako ostatních mimoprodukčních funkcí lesů; to vše zároveň při nízkých energetických a finančních vstupech a z toho plynoucí nízké nákladovosti těchto pěstebních systémů (BONCINA 2011).

#### 2.1.4 Hlediska ochrany přírody ve vazbě na přeměny a přestavby

Od summitu v Rio de Janeiru v roce 1992 a druhé ministerské konference v Helsinkách o rok později, které společně vyvolaly a formulovaly nutnost nových pohledů a přístupů k ochraně lesů a jejich polyfunkčnímu obhospodařování (označovaného také jako Rio-Helsinský proces – KERR ET AL. 2010), je nutné při hodnocení udržitelnosti jednotlivých pěstebních systémů i





porostních typů uvažovat také v rovině mimoprodukčních funkcí lesů a ochrany biodiverzity (SCHÜTZ 1999; KERR ET AL. 2010). Hlavní příčinou celosvětového poklesu biodiverzity lesa ve všech jeho formách a úrovních organizovanosti (HUNTER 1990) je degradace a ztráta lesních ekosystémů (FOLEY ET AL. 2005). Pokles biodiverzity koreluje s poklesem počtu segmentace – heterogenity přirozeného prostředí (WINTER, MÖLLER 2008; MICHEL, WINTER 2009; RANIUS ET AL. 2009). Změny v porostní struktuře, skladbě a dynamice nevyhnutelně vedou ke změnám biodiverzity druhů obývajících lesní prostředí. Druhy závislé na mrtvém dřevě, trvalém porostním krytu a stromech velkých dimenzí stejně jako například celá čeleď střevlíkovitých (*Carabidae*) vykazují nižší početnost v hospodářských lesích oproti lesům přírodním. Naopak obecně druhy cévnatých rostlin (*Tracheophyta*) vykazují vyšší početnost v lesích hospodářských (PAILLET ET AL. 2010). K tomu se také přidávají i soudobé poznatky, mimo jiné i o rizicích globální změny klimatu (GEBLER ET AL. 2007; LINDNER ET AL. 2010; REYER ET AL. 2010; CAMPIOLI ET AL. 2011; MAREK ET AL. 2011; HANEWINKEL ET AL. 2013). S tím poté souvisí definování nových mimoprodukčních funkcí a významů lesních porostů, jako je například úloha lesů při sekvestraci uhlíku. Tyto nově vzniklé celospolečenské nároky na lesní ekosystémy pak často ukazují i další pozitivní přínos přeměn sekundárních jehličnatých monokultur na lesy přirozené druhové skladby. Například SOHNGEN, BROWN (2006) vypočítali (pro souhrnnou plochu třech států USA – Arkansas, Louisiana, Mississippi) při uvážení několika možných scénářů budoucího vývoje tamních lesních porostů v následujících třiceti letech, že přeměna tamních lesů přirozené druhové skladby na sekundární monokultury borovice (*Pinus* sp.) by měla zásadní vliv z pohledu mimoprodukčních účinků lesa, zvláště pak jejich funkce v sekvestraci uhlíku, protože lesy přírodní druhové skladby vážou větší množství uhlíku (a to i při uvážení potenciálních dřevěných produktů z porostů přirozené druhové skladby) než tamní sekundární jehličnaté monokultury. Zavádění jehličnatých monokultur na úkor lesů přirozené druhové skladby by tak vedlo ke snížení objemu takto vázaného uhlíku v lesích; podle autorů by to znamenalo snížení sekvestrace uhlíku v tamních lesích o 2,3 milionu tun ročně a při uvážení množství uhlíku vázaného v produktech ze dřeva snížení ještě o dalších 0,7 milionů tun uhlíku za rok. Hodnotu potenciální subvence, která by měla podpořit zachování lesů přirozené druhové skladby a která vycházela z algoritmu výpočtu definujícího hodnotu tohoto mimoprodukčního účinku, vypočítali autoři na \$ 12 – 27 na hektar a rok (SOHNGEN, BROWN 2006).

Značný vliv druhové skladby i porostní struktury na biodiverzitu celých lesních společenstev byl prokázán mnoha autory (např. BOBIEC 1998; BROTONS ET AL. 2003; PAILLET ET AL. 2009; WINTER 2012 atd.). Obecně je biodiverzita považována za vyšší u smíšených lesních porostů, jelikož takové porosty poskytují vyšší stanovištní heterogenitu, tj. například heterogenitu potravních zdrojů, pastevních nik, hnízdních stanovišť (ZERBE, KEMPA 2005). Množství zoologických studií, které porovnávaly biodiverzitu čistých smrkových porostů a porostů po porostních přeměnách tyto předpoklady zcela potvrzují (AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>). Vliv bukové příměsi ve smrkových stejnorodých porostech na strukturu a funkčnost společenstev půdních bezobratlých dekompozitorů například detailně studoval ELMER ET AL. (2004) v sousedním Německu. Zaměřil se na čtyři různé, postupné fáze v rámci druhových přeměn, a to od stejnorodých mýtně zralých smrkových porostů až po porosty směsi smrku a buku. Studoval výskyt a biodiverzitu půdních bezobratlých, protože ti s ohledem na ekologickou funkčnost plní rozhodující úlohu v dekompozičních procesech (např. MIKOLA ET AL. 2002; WARDLE 2002; SCHRÖTER ET AL. 2003); a to konkrétně na výskyt hlístic (*Nematoda*), roupicovitých (*Enchytraeidae*), žížalovitých (*Lumbricidae*) a dvoukřídlých (*Diptera*). Následně provedl kalkulace jejich metabolických ekvivalencí pro vyjádření dekompozičního potenciálu lesních společenstev. S postupným nárůstem zastoupení buku v porostech resp. podílem jeho celkové biomasy v porostech (až po jeho maximální zastoupení v rámci daných





ploch) narůstal dekompoziční potenciál (vyjádřený přes metabolickou ekvivalenci) bezobratlých společenstev půdních dekompozitorů. Kvalita bukového opadu je dle ELMERA ET AL. (2004) hlavním faktorem těchto změn. Také z mnoha dalších studií jednoznačně vyplývá, že uvedení půdní bezobratlí, jejichž výskyt je příměsí buku pozitivně ovlivněn, mají nejrůznější vliv na uvolňování živin stejně jako na pufrační kapacitu půdy a infiltrační kapacitu půdy (SCHAEFER 1996; CADISCH, GILLER 1997; WOLTERS 2000). Struktura společenstev bezobratlých dekompozitorů a jejich vliv na půdotvorné procesy je podmíněn především stanovištními podmínkami. Klíčové jsou přitom mikroklima, fyzikální a chemické vlastnosti půdy, kvalita opadu a biotických interakcí (CADISCH, GILLER 1997; PONGE ET AL. 1997; SHARON ET AL. 2001). Sekundární smrkové monokultury na nevhodných stanovištích jsou charakteristické poklesem funkčních jednotek půdních bezobratlých. Zhoršení ekosystémových procesů a funkcí se viditelně projevuje ve formě akumulace organické hmoty (HEINZE ET AL. 2001). Ke zlepšení těchto nepříznivých půdních (humusových) poměrů je důsledně doporučována příměs listnatých dřevin v porostní skladbě (např. HEITZ 1998; KAUTZ, TOPP 1998; KAZDA, PICHLER 1998).

Mnoho autorů dřívější i nedávné doby prokázalo nepříznivý vliv sekundárních smrkových monokultur na produkční potenciál stanoviště, neboť mnohdy dochází k významnému poklesu bonit (např. POLANSKÝ 1966; ŠÁLY 1978; ŠÁLY, KLIMO 1980; LHOTSKÝ 1987; PRŮŠA 1999; ZERBE 2002; TESAR, KLIMO 2004). Jde v první řadě o rychlou degradaci lesních půd pod smrkovými i borovými monokulturami, protože volba dřevinné skladby porostu hraje důležitou roli v půdních procesech, zvláště pak svrchních půdních horizontů (PEŘINA 1960; ŠÁLY 1978; ŠÁLY, KLIMO 1980; LHOTSKÝ 1987; AUGUSTO, RANGER 2001). AUGUSTO A RANGER (2001) se v této souvislosti detailně zabývali rozboru kapilárního roztoku půd pod smrkovým, douglaskovým a listnatým porostem. Půdní roztok je důležitý z pohledu fungování biogeochemických cyklů lesních ekosystémů, protože je hlavní styčnou plochou mezi vegetací, mikroflórou a minerální i organickou složkou půdy. Složení půdního roztoku je výsledkem půdních procesů produkčních (zvětrávání a mineralizace), depozic (atmosférických depozic; popř. umělého hnojení a vápnění) a spotřeby (rostlinami a mikroorganismy). V první řadě autoři došli ke zjištění nižší půdní vlhkosti v obou jehličnatých porostech oproti listnatému (porostní skladby buk lesní a dub zimní), dále zjistili vyšší aciditu půdních roztoků a vyšších koncentrací síry (ve formě aniontu  $\text{SO}_4^{2-}$ ) a sodíku (ve formě kationtu  $\text{Na}^+$ ) u obou jehličnatých variant v porovnání s půdou listnatého porostu, kde byla naopak vyšší koncentrace draslíku (ve formě kationtu  $\text{K}^+$ ), křemíku (Si) a železa (ve formě železitého kationtu  $\text{Fe}^{3+}$ ) než v půdách pod jehličnatými porosty. Srážkový úhrn signifikantně ovlivňoval výsledky zředěním půdního roztoku. Při vyšších srážkových úhrnech byly malé rozdíly mezi složením půdních roztoků pod jednotlivými dřevinami. Toto zjištění je významné i s ohledem na měnící se rozložení srážkového úhrnu v roce s charakteristickým nárůstem extrémů (mimořádných srážkových úhrnů na jedné straně a suchými periodami na straně druhé). Zároveň autoři prokázali vlastnost jehličnanů zachycovat atmosférickou depozici výrazně více, než listnaté dřeviny (s následným dopadem na chemismus lesní půdy pod jehličnatými porosty), (AUGUSTO, RANGER 2001).

Mnoho soudobých autorů se orientuje také na hodnocení přirozenosti lesů, jakožto nedílné součásti monitoringu biodiverzity (např. ANGERMEIER 2000; COLAK ET AL. 2003; HALME ET AL. 2009; TIERNEY ET AL. 2009; CHIRICI ET AL. 2011; WINTER 2012). Koncept přirozenosti lesů je podobný ostatním konceptům, jako je „ekosystémová kvalita“ lesních společenstev, „kvalita přirozených stanovišť“, „ekosystémové zdraví“ lesů, či hodnocení „kvality přírodního prostředí“ (LIIRA, SEPP 2009). Systémy a klasifikace pro hodnocení přirozenosti lesů je poměrně běžnou praxí celé řady evropských zemí (má ji např. 13 z 19 analyzovaných evropských zemí), (CHIRICI ET AL. 2011),



vyznačujících se lesním hospodářstvím vycházejícího z přijetí paradigmatu trvalé udržitelnosti, a to alespoň v rovině roční výše těžeb (ROBERGE ET AL. 2008; SKORNIK ET AL. 2008). Samozřejmě s ohledem na prostorovou distribuci a geografické polohy zemí, které se otázkami hodnocení přirozenosti svých lesů zabývají (jako je Austrálie, několik zemí střední, severní a jižní Evropy a USA), je zřejmé, že hodnocení lesů jakožto přirozených v této široké škále geograficky rozličných zemí znamená široký rozsah přirozených lesních společenstev od eukalyptových lesů, přes opadavé lesy, k boreálním lesům se smrkem ztepilým a borovicí lesní a na druhé straně také k termofilním (xerothermním) lesům se zastoupením dubů, habrů, až po topolovo-březové lesy (WINTER 2012).

### 2.1.5 Ekonomická hlediska porostních přeměn a přestaveb

Jednou z největších současných překážek k nalezení řešení souvisejících s nově vyvstalými otázkami souvisejícími s přírodě blízkým lesnictvím je nárůst nesouladu mezi ekonomickými a ekologickými zájmy. Potýkáme se totiž jak s ekonomickou krizí v oblasti produkce dříví, tak s krizí ekologickou. Je nutné sladit tyto dva protipóly a nalézt pěstební systémy, jež budou nejen respektovat hledisko přírodní, ale také nákladové a produkční, neboť možnosti úspěchu celého procesu závisejí nakonec právě na ekonomických hlediscích. Z tohoto důvodu zvyšujeme význam a potenciál těch pěstebních systémů, jež staví na tzv. biologické racionalizaci, oproti těm, jež stojí na mechanickém hledisku. V tomto smyslu máme na mysli tzv. „autosystémy“; například konkrétně v lesnictví jde o autoredukci a autoregeneraci, které se dnes označují jako „biologická automatizace“. Tento směr nalezení souladu ekonomie a ekologie může být označen jako „ekologicky oprávněná“ cesta pěstění lesů. Je formulována nejen jako záležitost ekonomické efektivity, ale má také svůj jasný, nezpochybnitelný ekologický rozměr. Pouze ty systémy, které jsou více či méně funkčně autonomní mají šanci prosperovat po dlouhý čas. Podstatou přírodě blízkého lesního hospodářství je imitace přírody a vylepšení její výkonnosti. Avšak se zaměřením na posílení regeneračních schopností vlastních lesním ekosystémům a jejich procesům je třeba dosáhnout také ekonomické zajímavosti a efektivity přírodě blízkého hospodaření; tedy nejde o to dosahovat pouze jen jakéhosi „ekologického hobby“ (SCHÜTZ 1999).

Avšak ekonomické teorie ohledně přírodě blízkého lesnictví jsou dosud vyvinuté pouze zčásti (AMACHER ET AL. 2009). Lesnická praxe a často i lesnický výzkum se totiž zaměřovaly především na dřevní produkci stejnověkých lesních monokultur (LIN ET AL. 2012). Dokonce i soudobé monografie z oblasti lesnické ekonomie vypovídají o koncentraci zájmu pouze na stejnověké lesní porosty (AMACHER ET AL. 2009). Pro stejnověké lesy, založené na klasickém systému lesa věkových tříd, započal systematický ekonomický výzkum již před více než dvěma sty lety. Pro stejnověké porosty bylo z ekonomického hlediska vyvinuto mnoho nástaveb a pohledů k optimalizaci lesního hospodářství v takových lesních porostech. Naopak nepřilíší velké zaměření je na ekonomické otázky přírodě blízkého lesnictví, a to i na mezinárodní úrovni. Spíše je na přírodě blízké pěstění lesů intuitivně pohlíženo jako na systém, jehož největší hodnota tkví v jeho schopnosti naplňovat požadavky polyfunkčního lesního hospodaření. Proto mnoho vědců necítí potřebu pro ekonomické odůvodňování přírodě blízkých způsobů hospodaření, neboť ten, z jejich pohledu, jasně překonává systém lesa věkových tříd v oblasti mimoprodukčních a ekosystémových funkcích (ROESSIGER ET AL. 2011).

Navíc se nezdá, že by již došlo k celosvětovému přijetí přírodě blízkého pěstění lesů na úrovni lesnického provozu. Velká část lesních porostů v okolí průmyslových aglomerací a hustě osídlených oblastí je stále pěstována jako stejnověké monokultury (SIRY, CUBBAGE 2003) s krátkým obmýtim a často jako monokultury nepůvodních druhů dřevin (ROESSIGER ET AL. 2011). Koncept



smíšených lesů, jak jej lze zpětně v čase datovat až k *H. Cottovi /1828/* a *K. Gayerovi /1886/*, byl během této doby také opomíjený širokým světovým lesnictvím (NICHOLS ET AL. 2006). To může být možná vysvětleno vysokou profitabilitou monokultur introdukovaných druhů dřevin, na jejichž ekonomickou výnosovost se výzkum primárně zaměřil (CUBBAGE ET AL. 2007). V Německu KNOKE ET AL. (2008) zkoumal ekonomická hlediska přeměn druhové skladby k listnatým a smíšeným porostům, a to u přeměn prováděných již v porostech mladších věkových stupňů. Někteří ekonomové vyjadřují obavy nad ekonomickou proveditelností přeměn jehličnatých monokultur na přírodě blízké porostní typy s výlučnou dominancí listnatých dřevin (MÖHRING 2004; SPELLMANN 2005). Můžeme proto být svědky dnešní, poněkud paradoxní situace, kdy panuje vysoký vědecký a intelektuální zájem a současně podpora přírodě blízkých forem pěstění lesů na jedné straně, ale na druhé straně se potýkáme s dosud relativně nízkým praktickým (i ekonomickým) zaujetím o tento pěstební systém. Jedním z možných vysvětlení této paradoxní situace může být nízká subjektivní důvěra v ekonomickou schůdnost přírodě blízkých forem lesnictví (KNOKE 2009). S tím může souviset skutečnost, že v porovnání s hospodařením v lesích věkových tříd (typicky realizovaného prostřednictvím monokultur a holosečného hospodářského způsobu) je ekonomická teorie pro přírodě blízké lesnictví stále nedostatečně rozvinutá. Ekonomická efektivita a funkčnost přírodě blízkých forem hospodaření je stále něco poněkud nejasně kvantifikovaného (ROESSIGER ET AL. 2011).

Navzdory výše popsanému lze najít ve světové literatuře cenné ekonomické studie orientované na porovnání ekonomických hledisek přírodě blízkých forem hospodaření a jehličnatých monokultur lesa věkových tříd, holosečně obnovovaných. S ohledem na složitost celé problematiky nelze těmto moderním studiím (pocházejícím zpravidla z několika posledních let) upřít vysokou míru podrobnosti a komplexnosti včetně využití nejmodernějších přístupů jako je modelování vývoje lesů, což objektivita zhodnocení takto komplikované otázky, jako je ekonomické srovnání dvou zmíněných pěstebních přístupů, vyžaduje. Příkladem může být práce HANEWINKELA (2001). Ten se zabýval problémem stanovení ekonomických efektů souvisejících s transformací stejnověkových nesmíšených smrkových porostů na smíšené, strukturně diferencované nestejnověkové porosty směsi smrku a buku. Na základě použití růstového (individuálního stromového) simulátoru Silva 2.1 (více o simulátoru viz KAHN, PRETZSCH 1997) zjišťoval hodnotu ekonomických vstupů, jež je třeba během procesu přestaveb investovat (tedy tzv. náklady přestaveb) a dlouhodobých ekonomických efektů získaných po transformaci. Zvoleným teoretickým přístupem s použitím modelů a růstového simulátoru (při generování šestnácti pětiletých period) hodnotil celkový ekonomický efekt transformace porostů, a to na základě vypočítané kapitálové hodnoty zahrnující náklady přestavby i dlouhodobý ekonomický efekt porostů po transformaci. Byla vypočtena čistá současná hodnota očekávaného cash-flow po přestavbě i kapitálová hodnota stejnorodého lesa věkových tříd. Zvažovaný pěstební systém, který posloužil pro provedenou modelovou simulaci, vycházel plně z běžně používané praxe v Bádensku-Württenbersku a je totožný s běžnou střeoevropskou praxí pěstování stejnověkových, stejnorodých sekundárních smrkových monokultur. Model startoval ve smrkovém porostu ve věku 30 let, při porostní zásobě 200 m<sup>3</sup>, střední porostní výšce 14 m a všemi svými parametry kopíroval porostní situaci a vývoj zaznamenaný na monitorovaných trvalých výzkumných plochách (situované právě v lesích v Bádensku-Württenbersku). Způsob výchovy byl zpočátku formou intenzivních probírek (z původních 1568 jedinců na hektar odstraněno v této fázi 300) a posléze fází mírnějších probírek (odstraněno dalších 270). Varianta smíšeného nestejnověkého lesa (na totožném stanovišti jako první varianta) byla prezentována modelem lesa (zde inspirovaného cílovým porostním typem lesa po dokončení procesu přestaveb jak jej definovala



státní lesnická politika Bádenska-Württenberska i provozní praxí především ve Švábských Alpách), a to porostní směsí smrku s příměsí (uměle vnášeného – což citelně navýšovalo celkovou nákladovost této varianty) buku 30 % ve skupinkovitém či skupinovitém smíšením při maloplošné, nestejnověké, mozaikovitě vertikální struktuře. Ačkoliv je pro stejnověké monokultury charakteristická obnova holou sečí, pro tento model bylo použito clonné seče s dlouhou obnovní dobou, s počátkem obnovy 95 let a cílovou tloušťkou mýtní zralosti 52 cm, což znamenalo nadlepšení ekonomických výsledků monokulturní smrkové varianty, neboť ušetřila náklady na umělou obnovu a následnou péči o založené kultury. Výsledky mimo jiné poukázaly na to, že určení ceny přestaveb je závislé na zvolené úrokové míře. Byly zjištěny tedy pouze malé rozdíly v otázce čisté současné hodnoty (ČSH; NPV – *net present value*) mezi lesem věkových tříd a variantou porostu v procesu přestavby (tzn. nákladovost přestavby). Tyto rozdíly jsou hlavně ovlivněny uvažovanou výší diskontní sazby (např. rozdíly mezi zvažovanou úrovní 1 % a 3 %). Pro model nestejnověkého smíšeného lesa v procesu přestavby dosahuje minimální stálý roční čistý výnos shodné výše, jako bylo vypočítáno u varianty lesa věkových tříd. Les v procesu přestavby na smíšený, nestejnověký strukturně diferencovaný buk-smrkový porost tak může ročně generovat výnos 347 €/ha/rok (při úrokové míře 1 %), což je hodnota přibližující se výsledku nesmíšených stejnověkých smrkových monokultur (jenž byl o 5 % vyšší a činil 362 €/ha/rok) při stejném metodickém způsobu výpočtu. Je nutné mít na paměti, že to vše samozřejmě ovlivňuje i cena (nákladovost) procesu přestaveb (na jejíž nákladovost je studie zaměřena), která v porostech po tomto procesu – smíšených nestejnověkých strukturně diferencovaných odpadne (HANEWINKEL 2001). Dále byla varianta nesmíšeného smrkového lesa nadlepšena uplatněním přirozené obnovy, přitom pro smrkové monokultury je příznačné uplatnění umělé obnovy při využití především holých sečí. Nejedná se tedy o studii porovnávající ekonomickou efektivitu smíšeného, strukturně diferencovaného lesa obhospodařovaného přírodě bližšími způsoby (porostního stavu po přestavbách) a stejnorodého stejnověkého smrkového lesa věkových tříd.

Další autor, ROESSIGER ET AL. (2011), se zabýval srovnáním, zda jsou či nikoliv stejnověké monokultury obhospodařované holosečným hospodářským způsobem vhodnou pěstební strategií z pohledu ekonomického ukazatele „hodnoty v riziku“ (nebo též „riskované hodnoty“ – *Value at Risk – VaR*). *Value at Risk* je velmi rozšířená a populární metoda měření rizik používaná zejména v bankovníctví a pojišťovnictví. Tuto revoluční metodu začala využívat nejdříve americká investiční banka J. P. Morgan na začátku 90. let. VaR sumarizuje nejhorší očekávanou ztrátu ve stanoveném časovém horizontu a při dané hladině spolehlivosti (AMBROŽ 2011). Jde tedy o statistický odhad udávající nejhorší ztrátu, ke které může dojít s určitou pravděpodobností v určitém budoucím období. Předložený model studie zohledňuje postoj vyhnutí se riziku s pravděpodobností 99 % a staví na rozsáhlém portfoliu teoretických základů (ROESSIGER ET AL. 2011). Varianty druhové skladby, délek obmýtí a délek obnovní doby vedly k sestavení 22 hospodářských alternativ. Příslušná náhodnost byla integrovaná obecně široce užívaným stochastickým modelem *Monte Carlo*. Na základě výsledků bylo konstatováno, že stejnorodé lesní porosty obhospodařované holosečným hospodářským způsobem nejsou optimální ekonomickou volbou v obhospodařování lesů, vycházíme-li z ekonomického ukazatele hodnoty v riziku (VaR) a z pohledu vyhnutí se riziku během celé doby obmýtí. Na základě použitého přístupu uplatňujícího rozsáhlé bio-ekonomické modelování vedoucí ke stanovení optimální porostní směsi a pěstebnímu systému spočívajícího v doporučení konkrétního hospodářského způsobu, délky obnovní doby, počátku obnovy i délky obmýtí, byla jako nejlepší varianta z pohledu hodnotícího kritéria VaR nalezena porostní skladba 42 % smrku ztepilého a 58 % buku lesního při strukturní diferencovanosti, delší obnovní době než 70 roků a obnovní rozpracovanosti od 50 do 120 roků.



Strukturní diferenciacie podmíněná delší obnovní dobou než 70 let společně vedou k rozložení rizika a cen rizik (*price risks*). Výsledný porostní scénář tak může být nazván jako přírodě blízký a jeví se jako optimální varianta zvláště z pohledu principu předběžné opatrnosti, a tudíž míry předcházení rizikům u těch vlastníků lesa, kteří nemají možnost rozložení rizik jak je tomu např. u velkých lesních majetků. Paradoxně navzdory těmto výsledkům jsou to často právě malí vlastníci lesů, kteří preferují a stejnověké smrkové hospodářství, jak je tomu např. v Německu (KNOKE, HAHN 2007; KNOKE ET AL. 2008). Naopak vlastníci velkých lesních majetků by při dodržení doporučeného pěstebního systému a porostního typu profitovali z mýtní těžby v okamžiku hodnotové (peněžní) zralosti jednotlivých stromů a hlavně z diferencovanosti jejich majetku, a tím větší odolnosti k rozsáhlým rozvratům v důsledku ohroženosti abiotickými činiteli jako vítr, sníh a s tím související ekonomické újmy (ROESSIGER ET AL. 2011). Velkou ekonomickou výhodou přírodě blízkých forem hospodaření je také skutečnost, že je v nich umožněna individuální těžba vycházející z kritéria individuální hodnotové zralosti (např. REMEŠ 2006; LÄHDE ET AL. 2010), což tyto formy hospodaření zvyhodňuje oproti lesu věkových tříd, jak v mnoha případech prokázal TAHVONEN ET AL. (2010). Lesní hospodářství se vyznačuje tím, že plánování je zde prováděno s dopadem na dlouhá časová období, a tak je třeba k němu přistupovat s velkou opatrností (POLENO ET AL. 1994; HILDEBRANDT, KNOKE 2009; HANEWINKEL ET AL. 2011). S ohledem na skutečnost, že smrk ztepilý bude zvláště silně trpět v důsledku vlivů možné klimatické změny (KÖLLING ET AL. 2009; CAMPIOLI ET AL. 2011; HANEWINKEL ET AL. 2013), mohl by být pravděpodobný ještě o něco pesimističtější scénář hodnoty VaR. Na druhou stranu je ale rezistence smrku při smíšení s bukem lesním vyšší (SCHÜTZ ET AL. 2006; KNOKE, SEIFERT 2008), celková objemová produkce porostní směsi smrku a buku je podle PRETZSCHE ET AL. (2010) oproti čistým smrkovým porostům v rámci širokého ekologického gradientu zpravidla vyšší (resp. v rozmezí -46 % až +138 %); což vše pramení z pozitivní dřevinné interakce uvedené porostní směsi. Navíc v případech clonných nebo dokonce výběrných sečí se projevuje pozitivní efekt na růst ponechaných stromů – efekt ze zvýšeného uvolnění, světlostního přírůstu (např. POLANSKÝ ET AL. 1966; POLENO ET AL. 1994; SCHWEINGRUBER 1996; SCHÜTZ 2002; REMEŠ 2006; FRANKLIN ET AL. 2009; POLENO, VACEK ET AL. 2009; PRETZSCH ET AL. 2010; LÄHDE ET AL. 2010).

Celá řada dalších zahraničních soudobých autorů se zabývala porovnáním potenciálních ekonomických efektů přírodě blízkých lesů (tj. nestejnověkových porostů) a stejnověkových, stejnorodých porostů lesa věkových tříd. V rámci ucelenosti je vhodné uvést i americké autory, kteří toto srovnání činili vůči různým sekundárním jehličnatým monokulturám, zpravidla vůči monokulturám rozličných druhů borovic (*Pinus sp.*), a to na základě porovnání ČSH (NPV) všech budoucích výnosů. Konkrétně CHANG (1981 IN ROESSIGER ET AL. 2011) dospěl k lepším ekonomickým výsledkům (ČSH) různověkových, strukturně diferencovaných porostů oproti lesu věkových tříd. HAIGHT, MONSURED (1990 IN ROESSIGER ET AL. 2011) došli ke shodným výsledkům obou hospodářských variant stejně jako KANT (1999). SCHULTE, BUONGIORNO (1998) dospěli k ekonomické výhodnosti přírodě blízkých forem hospodaření cestou věkově a strukturně diferencovaných porostů oproti stejnověkým porostům modelu lesa věkových tříd.

Stejně tak celá řada dalších evropských výzkumníků se zaměřila na výše popsané ekonomické srovnání, také s využitím kritéria ČSH (NPV) všech budoucích výnosů. TARP ET AL. (2000) na základě svých výsledků v bukových porostech v Německu doporučuje začít s transformací porostů na strukturně a věkově diferencované porosty co nejdříve, protože ekonomickou výhodnost lesa věkových tříd obhospodařovaného holosečným hospodářským způsobem zjistil pouze v těch věkových stupních, které jsou okolo obmýti (resp. kulminace hodnotového přírůstu). KNOKE, PLUSZYK (2001) se zabývali stejným ekonomickým hodnocením ve





smrkovém hospodářství také v Německu a došli v široké škále stanovištních podmínek k ekonomické výhodnosti porostů obhospodařovaných přírodě blízkými formami oproti stejnověkým porostům holosečného hospodářského způsobu. Totéž udělal PUKKALA ET AL. (2010) pro smrk i borovici lesní v podmínkách Finska a dospěl ke stejným závěrům s tím, že s rostoucí započítanou úrokovou mírou ( $> 1\%$ ) a snižující se kvalitou (trofností) stanoviště ekonomická výhodnost přírodě blízkých, nestejnověkých a strukturně bohatých lesních porostů dále narůstá. Zajímavou práci publikoval KNOKE ET AL. (2001), který se zabýval volatilitou ČSH s ohledem na měnící se ceny na trhu s dřívím, a to ve smrkovém hospodářství v Německu. I v tomto případě se přírodě blízké formy hospodaření ukázaly jako ekonomicky výhodnější než les věkových tříd, a to i díky frekvenci výchovných (probírkových) a obnovních těžeb, jimiž lze lépe kompenzovat fluktuační cen dříví v porovnání s těžební úpravou v holosečném lese věkových tříd. Strukturně a věkově diferencovaný les s přírodě blízkou formou obhospodařování dle výsledku autora vykázal významně nižší finanční riziko (KNOKE ET AL. 2001). PRICE A PRICE (2006) porovnávali nákladovost transformace porostů vedoucí k dosažení hospodářství přírodě blízkých forem a vývoj ČSH v případě porostů smrku sitka ve Velké Británii a dospěli k ekonomické výhodnosti porostní transformace při užití metody cílové tloušťky jako kritéria mýtní zralosti. TAHVONEN ET AL. (2010) se zaměřil na srovnání ekonomických efektivit holosečného způsobu hospodaření v lese věkových tříd a přírodě blízkých forem ve Finsku a Švédsku a zjistil, že pokud nejsou započítány náklady na těžbu a především umělou obnovu, může les věkových tříd vycházet výhodněji, ale po jejich započítání je ekonomická výhodnost na straně strukturně a věkově diferencovaného lesa.

Proti výše popsaným poznatkům jdou výsledky dvou prací ze Skandinávie, a to od WIKSTRÖMA (2000) i ANDREASSEN A ØYEN (2002) kteří shodně došli k ekonomické výhodnosti lesa věkových tříd (v prvním případě u stejnověkých smrkových porostů ve Švédsku; ve druhém případě stejnověkých jedlových porostů v Norsku) oproti strukturně a věkově diferencovaným porostům. Avšak totožným zkrácením obou prací byla skutečnost, že do finančních analýz byly u lesa věkových tříd zahrnuty pouze porosty těsně před svojí zralostí a starší (WIKSTRÖMA 2000), nebo již zralé (ANDREASSEN, ØYEN 2002). To oběma pracím vytýká např. i ROESSIGER ET AL. (2011).

Četné diskuse se vždy vedly o tom, zda jsou smíšené lesy produktivnější než porosty stejnorodé, a to od dob samotného vzniku lesnické vědy (PRETZSCH ET AL. 2010). Z pohledu celkové produkce hraje obecně významnou roli podíl jednotlivých dřevin v dané porostní směsi (LÉGARÉ ET AL. 2004). Pravděpodobně nejpodrobnější je v této otázce práce PRETZSCHE ET AL. (2010). Ten provedl detailní analýzu 23 dlouhodobých, trvalých výzkumných ploch smrku, buku a jejich porostních směsí, pokrývajících ekologický gradient od troficky chudých a suchých stanovišť až po stanoviště živná a humidní napříč střední Evropou, přinesla zjištění rozdílů produkce smíšených porostů smrku a buku v rozmezí  $-46\%$  až  $+138\%$ , oproti nesmíšeným porostům. Produkční převahu smíšených porostů lze vysvětlit dvěma příčinami. Na troficky chudých stanovištích, kde nejčastěji dochází k signifikantně vyšší produkci porostních směsí, buk napomáhá vylepšit trofické podmínky stanoviště, jež v takových podmínkách limitují produkci smrku. Na živných, troficky bohatých stanovištích, kde se produkční převaha smíšených porostů vyskytuje v menší míře, lze vyšší produkci vysvětlit efektem přimíšení, kdy smrk redukuje silnou intraspecifickou kompetici buku. Je proto zjevné, že pěstebně lze docílit akcelerace růstu a zvýšení produkce na obou trofických typech stanovišť (PRETZSCH ET AL. 2010). KNOKE (2007 IN AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>) navíc dokázal, že smíšení smrku a buku na porostní úrovni ještě dále zlepšuje finanční výnosnost hospodaření, a to i navzdory tomu, bude-li uvažováno dosažení nízké kvality dříví buku. Ekonomická výhodnost se totiž i v takovém případě dostaví díky zlepšení mechanické stability porostů s dopadem na celkovou ekonomiku hospodaření.





## 2.2 Smrk ztepilý – *Picea abies* (L.) Karst.

Rod smrk (*Picea*) jsou stromy s průběžným kmenem, přeslenitým větvením a kuželovitou korunou (CHMELÁŘ 1981). Rod má v Evropě, Asii a Severní Americe asi 40 druhů (CHMELÁŘ 1981; ZEIDLER 2007), ačkoliv údaje o přesném počtu se liší (poslední druh byl popsán v roce 1988). Je to jeden z dřevařsky nejvýznamnějších rodů boreálních lesů studeného, ale i mírného klimatu (MUSIL 2007). Druhy jsou rozšířeny v oblasti tundry až do vysokých pohoří subtropů Mexika a jižních partií pohoří Himaláje. Řada druhů patří mezi lesnický významné dřeviny mnoha oblastí. Například celá rozsáhlá oblast euroasijské tajgy je charakteristická smrkem sibiřským (*Picea obovata* Ledeb.); hlavní dřevinou kavkazských lesů je smrk východní (*Picea orientalis* (L.) Link.); rozsáhlé lesy severu Kanady jsou charakteristické výskytem smrku sivého (*Picea glauca* (Moench) Voss), (CHMELÁŘ 1981). Na našem území je domácí jediný, a tím je smrk ztepilý (např. CHMELÁŘ 1981; ZEIDLER 2007), který je u nás nejdůležitější hospodářskou dřevinou stejně jako v mnoha dalších zemích střední Evropy (CHMELÁŘ 1981; MUSIL 2007), západní Evropy (KONOPKA ET AL. 2011) a jednou z ekonomicky i ekologicky nejdůležitějších dřevin severní Evropy (MÄKINEN, ISOMÄKI 2004). Smrk je jednou z nejdůležitějších dřevin v evropské krajině a jeho environmentální význam i komerční využití je důvodem mnoha konkrétních zájmů o tuto dřevinu (SMIDT-VOGT 1977). Informace o vlastnostech jehlic, kořenového systému, současném rozšíření, ekologii, růstových i fyzikálně chemických charakteristikách shromažďují lesníci po celá staletí a naše poznání pokročilo v tomto směru poměrně velmi daleko v porovnání s jinými druhy dřevin (ZEIDLER 2007). Smrk se vyznačuje značnou vnitrodruhovou variabilitou. Množství popsaných variací morfologických i fyziologických je značné. Je popsáno kolem 140 variet a forem (kultivarů) a k tomu i množství popsaných divokých forem, které se liší například velikostí šišek nebo tvarem okrajů šupin šišek, tvarem koruny, celkovým maximálním vzrůstem (včetně zakrslých forem jako varieta *Barryi*, *Clambrasiliana*, *Merkii*, *Nidiformis*, *Pygmaea* atd.) nebo i barvou jehlic (např. varieta *Finedonensis*, která se vyznačuje žlutými jehlicemi na nových přírůstech během jarního počátečního růstu letorostů, jehlice zezelenají po dvou až třech týdnech), (TJOELKER ET AL. 2007).

### 2.2.1 Popis

Strom velkých rozměrů s průběžným přímým kmenem a pravidelným přeslenitým větvením. Může dosahovat stáří 350 až 400 let, výšky kolem 50 metrů a výčetní tloušťky kmene až 1,5 metru (CHMELÁŘ 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001). MUSIL (2007) uvádí až 600 let při nejvyšším doloženém věku 585 let, při výšce 68,9 m a výčetní tloušťce 1,68 m (u „Želnavského smrku“ pokáceného roku 1864 na Šumavě při jeho plném zdraví). Největší exempláře dorůstají objemu přes 30 m<sup>3</sup> (CHMELÁŘ 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001). Zaznamenán je však i jedinec o objemu 45 m<sup>3</sup> (při výčetní tloušťce 1,82 m, pocházejícího z Boubína), (MUSIL 2007). S výškou až 70 metrů je nejvyšším domácím stromem v Evropě (KREMER 2006). Průměrný věk smrku v dnešních pralesích (např. v dinárském regionu) je 216 let, při maximálních zjištěných hodnotách 371 let (FERLIN 2002). Koruna je pyramidální, širší nebo užší, pravidelně přeslenitá (MUSIL 2007), až do vysokého věku je zachován štíhlý, kuželovitý vrchol (CHMELÁŘ 1981). Větvení bývá variabilní – například normální, konvexní, silně konvexní (v široké či úzké formě), konkávní nebo silně konkávní, hřebenitý, hřebenito-ježovitý, ježovitý, ježovito-deskovitý, deskovitý, nížinný (MUSIL 2007). U smrku existuje těsná závislost mezi bazální tloušťkou větve, celkovou dimenzí stromu a porostními veličinami (LOUBERE ET AL. 2004). Kolem horní hranice lesa se stává, že zakořeňují k zemi splývající větve – hřížení (CHMELÁŘ 1981; POLENO, VACEK ET AL. 2009); vyrůstají tak skupiny obklopující mateřský strom (rozvody či rodiny), (CHMELÁŘ 1981; MUSIL 2007). Větvení druhého řádu bývá velmi rozmanité: někdy je deskovitě ploché, jindy zcela převislé, s mnoha možnými



přechody (CHMELAŘ 1981). Tvar koruny může být například sloupcovitý, válcovitý, kuželovitý, parabolický, eliptický, vejcovitý, obvejčitý (MUSIL 2007). Díky kornoutovitému tvaru koruny smrku mohou světelné paprsky pronikat vertikálními mezerami mezi korunami a podpořit vyšší intenzitu fotosyntézy i v hlubších vrstvách koruny smrků (CESCATTI 1998). Kmen je štíhlý až válcovitý; kůra zpočátku světle hnědá, červenohnědá, později šedá (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; MUSIL 2007); pohybuje se od šedé u severských a montánních proveniencí až po hnědou u nížinných a západních proveniencí (TJOELKER ET AL. 2007). Odlupuje se v plochých, tenkých šupinkách; s povrchem hladkým či lasturnatým, penízkovitým či podélnými šupinami. Na spodní části kmene bývá borka podélně rozpraskaná; proměnlivost kůry a borky je veliká a vzrůstá stářím (MUSIL 2007). Zpravidla je kůra relativně tenká a šupinatá; s věkem stromu narůstá její tloušťka. Její tloušťku také ovlivňují stanovištní podmínky stromu, tloušťka narůstá například s osluněností (EREMIN 1977 IN TJOELKER ET AL. 2007). Semenáček má (5) 8-9 (11) štíhlých, nahoru prohnutých děložních lístků a v prvním roce již žádné další jehlice nevytváří. V druhém roce opadnou děložní lístky a vyrostou útlé jehlice odlišného vzezření od dospělých. Od třetího roku se vytvářejí pravidelné přesleny. Výškový přírůst je v prvních letech pozvolný; stupňuje se pozvolna, vrcholí kolem čtyřicátého roku a prakticky končí ve sto letech (CHMELAŘ 1981; MUSIL 2007). Dřevo je žlutobílé, se zřetelnými letokruhy, měkké, lehké, pružné, pevné, snadno opracovatelné, s drobnými pryskyřičnými kanálky a vícevrstevnými dřeňovými paprsky, bez jádra (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ŠLEZINGEROVÁ, GANDELOVÁ 2002; GANDELOVÁ ET AL. 2004; MUSIL 2007). Smrk se zpracovává na řezivo, papír i palivo; poskytuje dřevo stavební, truhlářské, nástrojařské. Smrky zvláštní kvality z vybraných lokalit se zpracovávají na rezonanční dřevo pro hudební nástroje. Pryskyřice se zpracovává na bednářskou smůlu, kalafunu, terpentýn. Kůra bývala důležitou surovinou pro výrobu třísla (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001). Mladé letorosty jsou bohaté na vitamín C (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001).

Letorosty jsou červenožluté až hnědé, lysé, nebo řídce chlupaté, větvičky po opadu jehlic drsné. Jehlice čtyřhranné, leskle zelené, zašpičatělé (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001); tmavozelené na průřezu kosočtverečně čtyřhranné, přeslenovité nebo velmi nezřetelně dvoustraně rozčísnuté, převážně kupředu směřující, řídčeji přímo odstávající, na spodní straně s jemnými světlejšími proužky (KREMER 2006). MUSIL (2007) uvádí postavení jehlic jako radiální, na svrchní straně převážně směřující kupředu, zatímco na spodní straně těchž prýtů převážně rozčísnuté. Dlouhé jsou 1 až 2 cm (KREMER 2006), nebo až 2,5 cm (AAS, RIEDMILLER 2005) nebo až 3 cm (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001). Jehlice se napojují na výhonky prostřednictvím krátkých dřevnatých výčnělků (*sterigmata*), které na letorostu zůstávají i po opadu jehlic (TJOELKER ET AL., 2007). BURGER (1953 IN TJOELKER ET AL. 2007) uvádí, že 152 let starý smrk má 25 milionů jehlic, jež představují plochu 1 410 m<sup>2</sup> a celkovou biomasu 290 kg. POLENO, VACEK (2007) uvádějí hmotnost jehlic smrkové tyčkoviny až 30 t/ha. Smrkové porosty se proto vyznačují relativně vysokým indexem listové plochy (LAI), kdy například BOLSTAD, GOWER (1990) uvádějí hodnotu LAI až 10,5; konkrétně například CESCATTI (1998) uvádí 7,8 pro smrkovou nastávající kmenovinu ( $G = 39 \text{ m}^2/\text{ha}$ ; střední tloušťka 22 cm, počet jedinců 1045/ha). LAI společně se strukturou smrkových korun tak určují nízkou hodnotu propouštěného světla (AUSSENAC 2000) v plně zapojených smrkových porostech, kdy k zemi dopadá někdy pouze okolo 4 % světla dopadajícího na volnou plochu (PETRÍK ET AL. 1986); v hustých smrkových tyčkovinách klesá ozáření povrchu půdy za plné polední radiace dokonce až pod 1 % a dosahuje tak největšího útlumu za celou existenci porostu (POLENO, VACEK 2007). Mladé porosty, například růstové fáze tyčovin, mají vysokou schopnost uzavírat vzniklé malé porostní mezery rozvojem svých korun (KERR ET AL. 2002). Jehličí vitálních nepoškozených jedinců vytrvává obvykle 5 – 7 (AAS, RIEDMILLER 2005) či 6 – 9 let, při imisní zátěži přiměřeně kratší dobu



(CHMELAR 1981; MUSIL 2007). Smrk rostoucí v porostním zápoji začíná plodit přibližně od šedesátého roku stáří (CHMELAR 1981; MUSIL 2007). Maximální délku života jehlic u smrku je ovlivněna světlem, s přibývajícím světlem se zkracuje (NIINEMETS 1997<sup>1</sup>). Pupeny jsou tmavé, vejcovité, poněkud zašpičatělé (KREMER 2006). Rašení pupenů, jejichž mitotická aktivita začíná již měsíc před samotným rašením, koliduje s vývojem počasí v daném roce, zatímco ukončení růstu prýtu se zdá být na počasí nezávislé (HEJNOWICZ, OBARSKA 1995).

Smrk je jednodomá dřevina, kvete v dubnu až květnu (AAS, RIEDMILLER 2005; KREMER 2006) až červnu (MUSIL 2007). Květy jsou jednodomé. Samčí šištice rozmístěné po celé koruně v paždí jehlic na loňských větvíčkách jsou drobné, válcovité či elipsoidní, stopkaté, (karmínově) červené či žlutavě červené, po rozkvětu žluté (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; AAS, RIEDMILLER 2005; KREMER 2006; MUSIL 2007). Dlouhé jsou asi 1 cm (KREMER 2006), resp. 1,5 – 3 (AAS, RIEDMILLER 2005), resp. 2 – 2,5 cm (MUSIL 2007). Samičí šištice jsou v horní části koruny na koncích loňských letorostů zelené, červenavé nebo červené, vzpřímené, podlouhlé (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; AAS, RIEDMILLER 2005; KREMER 2006; MUSIL 2007). Jejich délka je 2 – 5 cm (AAS, RIEDMILLER 2005) až 6 cm (MUSIL 2007). MUSIL (2007) rozlišuje podle barvy šištic dvě formy, a to zelené (f. *chlorocarpa*) a červené (f. *erythrocarpa*) samičí šištice, přičemž těmito dvěma formám následně přisuzuje i další rozdílné ekologické a morfologické vlastnosti. Pro formu *chlorocarpa* pozdější vývoj ve vegetační sezoně, volnější postavení jehlic na prýtu a výskyt převážně v nižších polohách. Naopak časnější vývoj i dřívější otevření červených šištic (f. *erythrocarpa*) přisuzuje dřívějšímu zisku tepelné sumy; dále této formě přisuzuje hustší rozmístění jehlic na prýtu i výskyt ve vyšších polohách (MUSIL 2007). Pylová zrna mají dva vzdušné vaky, dlouhé asi 150 mikronů (DYAKOWSKA 1959 IN TJOELKER ET AL. 2007) a liší se podle proveniencí i podle konkrétního rodičovského stromu (např. ANDERSSON 1965 IN TJOELKER ET AL. 2007).

Plody jsou převislé, válcovité, nerozpadavé šišky, 10 (12) – 16 cm dlouhé (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; AAS, RIEDMILLER 2005; KREMER 2006; TJOELKER ET AL. 2007). MUSIL (2007) jako krajní extrémy uvádí 6, resp. 20 cm, šířku 3 – 4,5 cm a zmenšení délky šišek s nadmořskou výškou. Šišky dozrávají na podzim (září, říjen) toho roku (MUSIL 2007; AAS, RIEDMILLER 2005; TJOELKER ET AL. 2007), opadávají druhým rokem (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; TJOELKER ET AL. 2007). Okraje šupin jsou velmi různě tvarovány, od zaokrouhlených přes uťaté až o zašpičatělé s vlnitými okraji (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001); rozlišují se dokonce různé variety podle tvaru šupin šištic (např. var. *abies*, resp. *europaea*, *acuminata*, *alpestris*, *subalpestris*), (MUSIL 2007; TJOELKER ET AL. 2007). Vysoce signifikantní je negativní korelace mezi ročním výškovým přírůstem a fruktifikací, resp. množstvím šišek vytvořených v témže roce. Čím více šišek se během dané vegetační sezóny vytvoří, tím menší je výškový přírůst stromu (DOHRENBUSCH ET AL. 2002). Semeno je tmavohnědé, vejcovité, s blanitým a snadno oddělitelným křídlem (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001), délka je 2 – 5 mm, křídlo je 2 – 5 krát delší a hmotnost 1000 semen je 2,7 – 10 g (MUSIL 2007). Smrk plodí bohatě jednou za 4 – 5 (MUSIL 2007), resp. 5 – 8 let (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001). Smrk je citlivý na znečištění ovzduší, je choulostivý vůči imisím, zejména SO<sub>2</sub>, což se projevilo rozsáhlým hynutím porostů, u nás například typicky v pohraničních horách (např. ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; HERING, IRRGANG 2005).

### 2.2.2 Ekologie

Kořenový systém je rozvinut do plochy, je rozložený při povrchu (CHMELAR 1981; TASKINEN ET AL. 2003; PALÁTOVÁ 2004, ČATER, SIMONČIČ 2010). Je tedy charakteristický laterálním vývojem, je mělký, v průměru dosahuje hloubky 30 – 40 cm (TASKINEN ET AL. 2003; TJOELKER ET AL. 2007). Ve stejnorodých a stejnověkých smrkových porostech je většina kořenů koncentrována v horních 10 cm půdního profilu, ve smíšených porostech se však rozprostírá až v horních 35 cm půdního



profilu (TJOELKER ET AL. 2007); mělkým prokořeněním v monokulturách se svrchní vrstva půdy značně vyčerpává (CHMELAŘ 1981; ČATER, SIMONČIČ 2010) a ovlivňuje jeho mechanickou stabilitu (např. VICENA 1964; MALCOLM ET AL. 2001; PELLIKKA, JÄRVENPÄÄ 2003; KŘÍSTEK, URBAN 2004; HUMPHREY 2005; LUNDSTRÖM ET AL. 2007; PELTOLA 2006; JÖNSSON ET AL. 2007; NILSSON 2008; LÖF ET AL. 2010). Smrk má dlouhé strukturní kořeny a krátké, zpravidla ektomykorhizní kořeny (TASKINEN ET AL. 2003). Dlouhé kořeny se vyvíjí z rychle rostoucích pionýrských kořenů a z prvního a druhého řádu větvení kořenů, ke kterému dochází ve víceméně pravidelných intervalech. Růst pionýrských kořenů není příliš ovlivněn půdními vlastnostmi, ale jejich sekundární ředění na nižší úrovni je ovlivněné půdními podmínkami, a to prostřednictvím rozvoje větvení kořenů a rozvoje jemných kořenů (COUTTS 1987 IN TASKINEN ET AL. 2003). Výsledkem toho je nepravidelný tvar kořenového systému (KÖSTLER ET AL. 1968 IN TASKINEN ET AL. 2003). I v důsledku svého kořenového systému smrk preferuje dostatečně vodou zásobené půdy a obecně se tak vyskytuje na vlhkých, chladných stanovištích (TJOELKER ET AL. 2007). Celková délka kořenů na jednom m<sup>2</sup> půdy byla zjištěna na hodnotu přibližně 100 m v případě 10 let starých kultur a 450 m u stoletého porostu, přičemž 81 % z toho představují kořeny tenčí než 1 mm a pouze necelá 3 % jsou kořeny o průměru nad 2 mm (např. KALELA 1951 IN TJOELKER ET AL. 2007). Živé kořeny se na okraji porostních mezer ve smrkových porostech rozprostírají především v rámci prstence širokého 5 – 8 metrů od stojících živých stromů, což znamená, že i samotné kořeny vytvářejí zřetelnou kořenovou porostní mezeru a že okrajové stromy kolem porostních mezer nerozšiřují výrazně svůj kořenový systém do uvolněného prostoru porostních mezer (TASKINEN ET AL. 2003), ačkoliv jistá expanze do porostní mezery existuje (MÜLLER, WAGNER 2003; PETRITAN ET AL. 2011). Největší biomasa jemných kořenů je přitom soustředěna do pruhu vzdáleného 2,2 m od okraje porostní mezery a vzdálenost od okraje má na biomasu jemných kořenů zásadní vliv (MÜLLER, WAGNER 2003). Největší expanze kořenů do vytvořených porostních mezer byla zjištěna u 35-letých porostů a jev byl o to větší, čím větší byla porostní mezera (MÜLLER, WAGNER 2003). Zároveň to potvrzuje vysoký potenciál mladých jedinců zvětšovat při vhodných kompetičních podmínkách v rhizosféře svůj kořenový systém. Dalším faktorem ovlivňujícím růst kořenového systému je obsah živin, protože bohatší půdy jsou hustěji prokořeněné (MUSIL 2007). Tato skutečnost se projevuje i s negativními změnami v kořenovém systému souvisejícího s imisí depozicí dusíku (především pak v součinnosti se stresem suchem), neboť depozice dusíku způsobuje na jedné straně přesun kořenů do mělkých půdních vrstev, na druhé straně (v součinnosti se stresem suchem, neboť mělké půdní horizonty jsou náchylnější k prosychání) úbytkem biomasy jemných kořenů (< 1 mm) i mykorhizy (PALÁTOVÁ 2004). Obecně kvůli povrchové kořenové soustavě je smrk značně náročný na půdní vlhkost a postihují ho snadno suchá léta (CHMELAŘ 1981). Po dlouhotrvajícím suchu je zjevná výrazná růstová reakce smrku, která je zřetelnější v případě výškového než tloušťkového přírůstu; postihuje navíc výrazněji nadúrovňové jedince (Kraftovy třídy I a II) a tím potažmo ohrožuje porostní strukturu možnou ztrátou vertikální strukturovanosti a diverzity a budoucí homogenizací porostní struktury (DOHRENBUSCH ET AL. 2002). Vztah mezi nadzemní a podzemní biomasou není univerzální a může být modifikován množstvím přírodních proměnných, jako je převládající klima, půdní charakteristiky a pěstební opatření (KONOPKA ET AL. 2011). Sekvestrace uhlíku do kořenů může narůst obecně v podmínkách stresu vedoucího ke zvýšení poměru kořen/větev při ukládání biomasy během růstu, což naopak kontrastuje s „redukcí“ (ve skutečnosti omezením růstu) kořenového systému oproti nadzemní části stromů rostoucích v příznivých růstových podmínkách (PUHE 2003). Stejně tak bylo u smrku prokázáno, že vztah mezi výčetní tloušťkou (DBH) a biomasou hrubých kořenů je silně ovlivněn klimatickými a půdními podmínkami, ovšem u smrku méně výrazně než u buku (BOLTE ET AL. 2004); a rozdílná alokace přírůstu do jednotlivých částí



stromu (včetně kořenů) je u smrků (i dalších dřevin) ovlivněna i hustotou porostu, tedy potažmo pěstební výchovou (LEHTONEN ET AL. 2004).

Smrk je málo odolný vůči působení větru, následkem bývají nejčastěji vývraty, poškozován bývá i sněhem a námrazou, která působí vrcholové zlomy; při zmrzlé půdě dochází ke zlomům. Smrk je v půdě slabě zakotven a snadno tak dochází k vývratům v důsledku působení větru, sněhu, námrazy, ledovky, nebo jejich synergického spolupůsobení (např. VICENA 1964; PELTOLA ET AL. 1999; KENK, GUEHNE 2001; PELLIKKA, JÄRVENPÄÄ 2003; KŘÍSTEK, URBAN 2004; HUMPHREY 2005; LUNDSTRÖM ET AL. 2007). Kořenové náběhy smrků bývají dobře vyvinuty. Dobře klíčí na pařezech a mrtvém dřevě padlých kmenů, což vede ke vzniku chůdovitých kořenů (CHMELÁŘ 1981; MUSIL 2007). Nikdy netvoří výmladky, ani na vyvětveném kmeni, ačkoliv jiné druhy tohoto rodu mají výmladkovou schopnost. Regenerační schopnost při poškození je velmi nízká; rány silně roní pryskyřici a špatně se hojí (CHMELÁŘ 1981). Tato skutečnost hraje významnou roli při škodách zvěří ohryzem a loupáním, kdy narušení kůry slouží jako vstupní brána houbových patogenů a rozvoj obvodové hniloby (např. pevník krvavějící – *Stereum sanguinolentum* (Alb. et Schwein.) Fr.), (KŘÍSTEK, URBAN 2004). Obvodová hniloba přitom velmi významně (např. v porovnání se středovou hnilobou) snižuje mechanickou pevnost kmene a tím odolnost vůči zlomu (POLENO, VACEK ET AL. 2007) a následně vede k mechanické labilitě celých porostů (VICENA 1964). Ztrátu vrcholu nahrazuje postupným napřimováním nejbližších větví; nikdy nevytváří nový vrcholek ze spícího pupenu. Odesychající větve již neobrazí (CHMELÁŘ 1981); u smrků není vyšší energetický výdej na vývoj biomasy jehlic osluněných větví než do biomasy jehlic stíněných větví. Neexistuje ani spojitost mezi uhlíkovou bilancí větve a jejím zasycháním (uhlíková bilance větví smrků tedy není autonomní), smrk tedy živiny investuje i do silně stíněných větví, jejichž uhlíková bilance je negativní a ztrátová (REITER ET AL. 2005).

Smrk je přizpůsoben spíše krátké vegetační době a nejlépe mu vyhovuje krátké a chladné léto. Pěstování v podmínkách s dlouhou vegetační sezonou má za následek příliš časně rašení a také snadné podlehnutí houbovým škůdcům působících hnilobu. V teplejších oblastech se proto hodí pěstovat smrk jen v úzkých a hlubokých dolinách, nejlépe podél vodních toků či půd vodou obohacených, kde se shromažďuje vlhký, studený vzduch a vzniká vyšší vlhkost. Jsou to zároveň i podmínky, do kterých smrk přirozeně dříve sestupoval a je tedy součástí přirozené druhové skladby (NOŽIČKA 1972; CHMELÁŘ 1981). Příliš mírná zima a dlouhá vegetační doba tak bývá po nedostatku vláhy dalším limitujícím faktorem (CHMELÁŘ 1981).

Smrk patří, společně s dubem zimním, bukem lesním, jedlí bělokorou a klečí (*Pinus mugo* Turra), mezi dřeviny, které se především uplatňují ve vegetačních stupních ve střední Evropě. Smrk vytváří samostatný vegetační stupeň (popř. LVS) smrkový bez příměsi nebo jen s malým zastoupením jiných dřevin. Rovněž jako dub zimní, ani smrk nemá v tomto vegetačním stupni (tj. stupni se svým maximálním zastoupením) produkční optimum (na rozdíl od buku). Jestliže maximální zastoupení má smrk ve smrkovém stupni (tj. 8 LVS dle ÚHUL, resp. 7 v.s. podle Zlatníka), pak své produkční optimum má v jedlo-bukovém stupni (5. LVS, resp. 5. v.s. podle Zlatníka). Za produkční optimum dřeviny se totiž považuje, v rozpětí ekologických podmínek, nejvhodnější soubor ekologických faktorů v přírodních podmínkách pro určitý taxon dřeviny, včetně kompetice jiných dřevin, projevující se maximální produkcí biomasy jedince dřeviny s plným životním cyklem. Přitom pokles produkce do 6. v.s. (podle Zlatníka, tedy smrkovo-bukovo-jedlového) je menší, než v opačném směru pokles do nižších vegetačních stupňů (stejně jako je tomu i u jedle, která má produkční optimum na rozhraní 4. – 5. v.s., resp. LVS). Produkční optimum v 5. vegetačním stupni (LVS) je proto, že je zde dostatečně dlouhá vegetační doba (avšak pro dub již krátká) a dostatečně vysoký srážkový úhrn. V níže položených vegetačních





stupních se stává limitujícím faktorem smrku (a jeho produkce) zmenšující se gradient srážkové vody vertikální i horizontální. Pokud se pak smrk vyskytuje ve zvláště nízkých polohách značně daleko od klimatických podmínek svého optima, je to možné při udržení přijatelné vitality jen na vlhkostně příznivých lokalitách s přídatnou vodou. Na autochtonních lokalitách v těchto polohách pak představuje nejčastěji reliktní výskyt z postglaciálního vývoje lesů, dnes často vlivem selekce v kompetičním soužití s jinými organismy, s fixovanými vlastnostmi nížinných ekotypů (protože například v Atlantiku, tj. 6000 – 4000 let před n. l. se smrk, díky vyššímu srážkovému úhrnu až o 60 – 70 %, vyskytoval i ve velmi nízkých nadmořských výškách ve směsi s dubem letním a společně tak vytvářely jakýsi dubovo-smrkový vegetační stupeň; neboť dub spolu s olší jako jediná listnatá dřevina mohl snášet vysoké zamokření půd). Směrem do svého produkčního optima vyšších poloh, do smrkového (lesního) vegetačního stupně, je produkčně limitován zkracující se délkou vegetační doby, hlavně snižujícím se gradientem celkového množství tepla. V podmínkách faktoru „teplo“ v minimu vytváří horní, alpskou hranici lesa (klimatická horní hranice lesa) na rozhraní smrkového a klečového vegetačního stupně. Smrk ztepilý s dubem zimním mají velmi širokou ekologickou amplitudu, v níž mohou zaujmout ekotypy poloviny všech lesních vegetačních stupňů. Dub zimní se tak vyskytuje od prvního do čtvrtého LVS, smrk od čtvrtého do osmého LVS. Smrk dostatkem vody kompenzuje ostatní ekologické faktory, především faktor „teplo“ při svém vertikálním rozšíření v gradientu lesních vegetačních stupňů (analogicky i horizontálním rozšíření v rámci horizontální vegetační zonace – např. SCHMIDT-VOGT 1977). Jeho schopnost odolávat významnému působení případných dalších ekologických faktorů je dána jednak mírou optima ekologického faktoru „voda“, ale samozřejmě i dalších ekologických faktorů (trofnost, teplota, světlo, atd.) a jejich vychýlením od optimálního stavu. Tím je i vysvětlena například klesající stínasášenlivost smrku v případech, kdy je některý jiný ekologický faktor výrazně vychýlen od optima, například v 8. LVS při postupném nárůstu vychýlení faktoru „teplo“ v gradientu směrem k horní hranici lesa (RANDUŠKA ET AL. 1986). To potvrzuje například KOBE ET AL. (1997) když uvádí, že právě stínasášenlivost konkrétního druhu může vykazovat určitou variaci v závislosti na ostatních podmínkách stanoviště (např. typicky zásobení vodou, živinami apod.). Také přírodní (v ideálním případě) či přirozená (v rámci střední Evropy nejčastěji připadající v úvahu) lesní společenstva nám mohou názorně poukazovat na ekologické nároky a optima jednotlivých dřevin. Například na SLT 5D a 5S v přírodní rezervaci Polom zaujímá po dobu monitorování smrk podíl mezi 60 – 75 % (podílu počtu stromů, výčetní základny i porostní zásoby); na SLT 3L 28 – 43 %. V NPR Žákova Hora dosahuje smrk svého maxima v zastoupení kolem 25 % na SLT 6O a 6G, naopak na SLT 6K, 6N, 6S, 6B pouze 5 – 18 % (podílu počtu stromů, výčetní základny i porostní zásoby) při výrazné dominanci buku na těchto SLT (VRŠKA ET AL. 2002). Smrk snese dobře nadbytečnou vlhkost a vydrží i stagnující vodu bažin a rašelinišť (CHMELÁŘ 1981). Nedostatek vláhy se naopak stává limitujícím faktorem dobrého růstu smrku (CHMELÁŘ 1981; RANDUŠKA ET AL. 1986). Na půdu a geologické podloží nemá velké nároky; tvoří porosty na všech půdách s výjimkou půd suchých nebo extrémně chudých (CHMELÁŘ 1981). Na vápencovitých horninách ustupuje zřetelně buku (CHMELÁŘ 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001). Při dostatečné vlhkosti osídluje i docela mělké půdy. Na chudých křemičitých půdách a kyselých rašelinách vydrží, ale roste špatně (CHMELÁŘ 1981). Nedostatečně provzdušněné půdy těžko snáší. Nejlépe se mu daří na svěžích, hlinitopísčitých půdách; roste však dobře i na těžkých hlínách a píscích, pokud jsou dostatečně vlhké, stejně dobře snáší i za přiměřené vlhkosti černozemě. Poblíž horní hranice lesa roste smrk často na kamenitých až balvanitých půdách (CHMELÁŘ 1981; MUSIL 2007). Významný, avšak obecně v ekologii dřevin podceňovaný faktor, je nárok dřevin na optimální teplotu půdy, která ovlivňuje růst a vitalitu dřevin, protože určuje aktivitu kořenů a tím zjevně





životní funkce stromů; přímo ovlivňuje růst letorostů, kořenů i listoví (LYR 1996). Smrk (společně s modřínem opadavým, douglaskou tisolistou a pravděpodobně i klenem) vyžadují optimální teplotu půdy pro svůj růst 15° C (LYR 1996); VAPAAVUOR ET AL. (1992) pro smrk udává 12° C.

Smrkový porost silně ovlivňuje půdotvorné procesy (např. ŠÁLY 1978; ŠÁLY, KLIMO 1980; LHOTSKÝ 1987; AUGUSTO, RANGER 2001), především vytvářením vrstvy surového humusu. Akumulace surového humusu se stupňuje při nedostatku vláhy, chudosti půdy a zejména při nedostatku vápníku v půdě (CHMELAŘ 1981); smrk se vyznačuje kyselým opadem (např. AUGUSTO, RANGER 2001). Tvorbou surového humusu dochází následně snadno k podzolizaci (ŠÁLY 1978; ŠÁLY, KLIMO 1980; LHOTSKÝ 1987; AUGUSTO, RANGER 2001). V tomto ohledu jsou výhodnější stanoviště na vápencích, kde je podzolizace silně brzděna. Nejlépe se ale negativnímu působení smrku na půdní procesy zabrání pěstováním smrku ve směsi s listnatými dřevinami (např. POLANSKÝ 1966; AUGUSTO, RANGER 2001; ROTHE, BINKLEY 2001; PRESCOTT ET AL. 2003; ELMER ET AL. 2004; ROTHE, MELLERT 2004; BENS ET AL. 2007; FONTES ET AL. 2010). Stejně tak příměs listnatých dřevin, typicky buku, může urychlit růst smrku díky listnaté (bukové) příměsi, zvláště na chudých stanovištích (PRETZSCH ET AL. 2010).

Smrk je klimaxovou dřevinou (např. POLENO, VACEK ET AL. 2007), ale zároveň se vyznačuje schopností pionýrského růstu, čehož je mnohdy efektivně využíváno při zalesňování zemědělských půd nejen u nás, ale i v zahraničí (např. MATIC ET AL. 2000). Avšak v případě, že je takto použit jako přípravná dřevina, měl by posloužit jako dřevina vytvářející ekologický kryt a optimální růstové podmínky pro úspěšné vnesení dřevin cílové druhové skladby a následně být (takzvaně předčasně) obnoven.

Snahou o adekvátní kvantitativní definování stínsnášenlivosti se zabývá celá řada prací (WALTERS, REICH 1996), mnoho studií se soustředilo například na její definování skrze relativní výškový přírůst při nízkém světelném požitku, specifickou listovou plochu (SLA), nebo životaschopnost náletu (KOBÉ, COATES 1997). Obecnou shodou většiny autorů je však rozlišení na stín snášející a intolerantní druhy je dáno (i) schopností druhu dlouhodobě přežít při velmi nízkých světelných hodnotách (resp. jeho mortalitou v takových podmínkách) a umět redukovat v takových podmínkách svůj růst, vs. (ii) schopností dosahovat vysoké růstové dynamiky ve vysokých světelných podmínkách v případě světlomilných druhů (KOBÉ ET AL. 1995, 1997; WRIGHT ET AL. 1998; COLLET ET AL. 2001; LÖF ET AL. 2007). Je však třeba pamatovat, že i v rámci jednoho druhu (navíc druhu s tak rozsáhlým areálem výskytu jako má smrk) existují různé populace, které jsou k zástinu resp. růstu na otevřené ploše více či méně geneticky predisponovány, jak dokázal u smrku na základě genetických markerů například SCOTTI ET AL. (2006); stejně jako tuto vlastnost ovlivňuje optimum či vychýlení ostatních ekologických faktorů, jako je klima, půdní podmínky (zvláště zásobení vodou a živinami), expozice, a také věk jedince, s jehož nárůstem narůstají také nároky na světlo (např. RANDUŠKA ET AL. 1986; CANHAM 1989; O'CONNELL, KELTY 1994; KOBÉ, COATES 1997, KIMMINS 1997; WRIGHT ET AL. 1998; COOMES, GRUBB 2000; FILIPIAK ET AL. 2003; JALOVÍAR ET AL. 2013). Z tohoto důvodu (tj. kvůli proměnlivosti stínsnášenlivosti s ohledem na optimum či vychýlení od ostatních stanovištních faktorů, jako je především půda, voda, živiny) doporučuje PETRITAN ET AL. (2009) za vhodnější a přesnější používat u dřevin termín „podúrovňové postavení snášející“ druh (*understory tolerant*). POLENO, VACEK (2007) řadí smrk mezi dřeviny stín snášející s dodatečnou charakteristikou jako dřevinu polostinnou (společně s habrem, jilmem, klenem, kaštanovníkem a lípou malolistou); BERGQUIST ET AL. (2001) jako středně stín snášející dřevinu adaptovanou pro růst v širokém rozpětí světelných podmínek; CAMERON, HANDS (2010) jako dřevinu polostinnou; CHMELAŘ (1981) jako dřevinu polostinnou snášející zástin v mládí. Nároky smrku na světlo se zabývá celá řada dalších autorů v rámci četných výzkumů tzv. „gap dynamic“



(~dynamiky vývoje porostních mezer), neboť tyto výzkumy obecně umožňují jednak formulaci praktických pěstebních opatření a doporučení a jednak nalezení a ověřování základních ekologických teorií, jako jsou otázky sdílení nik, druhové adaptace, gradienty výskytu atd. (YAMAMOTO 2000). Proto spousta autorů často smrk v těchto výzkumech porovnávají s jedlí bělokorou, od které se dle výsledků těchto studií někdy odlišuje. Například GRASSI ET AL. (2004) uvádí větší přítomnost smrku na ploše kotlíku než pod clonou přilehlého mateřského porostu oproti opačné tendenci jedle, ačkoliv oba druhy preferovaly niku okraje kotlíku. VIEILLENET ET AL. (2010) prokázal nižší schopnost pomalého růstu u smrku než u jedle způsobující vyšší mortalitu smrku v takových podmínkách a společně s vyšší mechanickou labilitou smrku velkých dimenzí (v porovnání s jedlí) považuje tyto dvě rozdílné vlastnosti obou dřevin za klíčové příčiny úspěšného fungování mechanismu jejich vzájemné koexistence na stejných ekologických nikách i jejich kolonizačně-kompetičních záměn. Popsané poznatky korelují s charakteristikou smrku jako raně-sukcesního oproti jedli jako pozdně-sukcesního druhu (REES ET AL. 2001). Jejich vyrovnanost v rámci niky a mechanismus kolonizačně-kompetiční záměny jsou pak podpořeny výhodou smrku v podobě větší plodnosti a schopnosti se šířit na větší vzdálenost (DOVČIAK ET AL. 2008), ale jeho nižší kompetiční schopnosti proti jedli v podmínkách nedostatku (především) světla; kolonizační výhoda smrku je pak ještě kompenzována jeho vyšší mortalitou u stromů velkých dimenzí oproti jedli, tedy nižším věkem kvůli nižší odolnosti k vnějším činitelům jako vývraty (např. LUNDSTRÖM ET AL. 2007) či hmyzí poškození i jeho dřívějšímu nástupu senescence (oproti jedli), (VIEILLENET ET AL. 2010). Jeho euryekní strategie je také jednou z příčin, proč vniká do porostů jiných dřevin, kde bývá i v hospodářských lesích někdy typicky v druhé etáži, například pod borovicí lesní nebo modřínem opadavým (CHMELAR 1981).

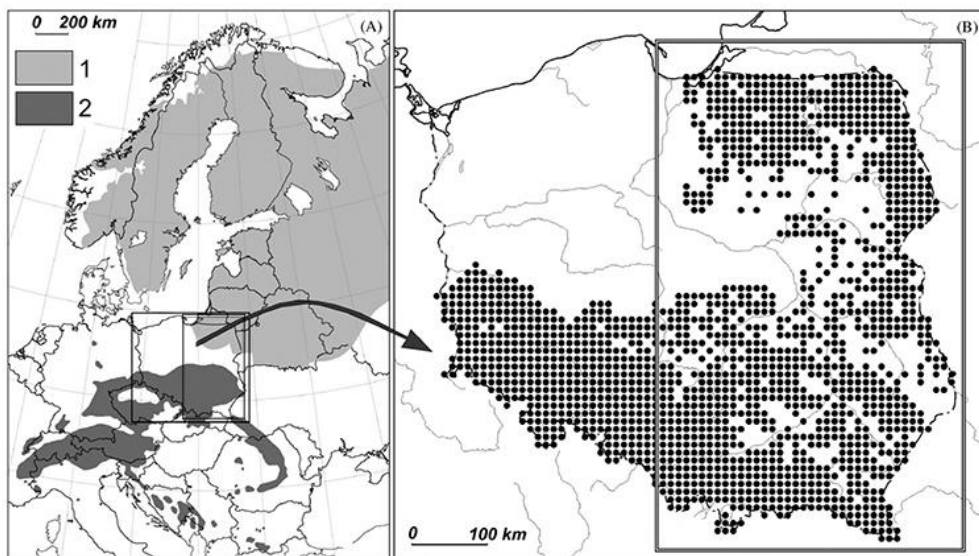
Schopnost druhu snášet stín se projevuje i jeho schopností k morfoložickým změnám (koruny, letorostů, jehlic/listů) oproti druhům k zástínu netolerantním (např. WILLIAMS ET AL. 1999; CLAVEAU ET AL. 2002; GRASSI, GIANNINI 2005). K této schopnosti je však smrk stejně disponován (např. v otázce vývoje apikální části koruny, délky živé koruny, morfologie jehlic, schopnosti vývoje plošších letorostů i jehlic a redukce samostínění při nedostatku světla atd.), jako například právě stín velmi snášenlivá jedle (GRASSI, GIANNINI 2005). Že stín snášenlivost smrku nelze podceňovat, dokládají také studie z pralesů. Například FERLIN (2002) prokázal u smrku stejně jako u jedle obecnou schopnost stín snášenlivých, klimaxových druhů nejen ke schopnosti redukovat svůj růst a přežít díky pomalému růstu při nízkých světelných podmínkách, ale po svém uvolnění reagovat intenzivním přírůstem a nastartováním růstové dynamiky. Smrk se tak vyznačuje intenzivním světlostním přírůstem (přírůstem ze zvýšeného uvolnění). FERLIN (2002) prokázal u smrku i jedle nejen výskyt relativně starých jedinců těchto druhů v podúrovni pralesa, ale navzdory věku jejich vysokou schopnost tento zástín snášet stejně jako vykazovat pomalý růst a následně reagovat energickou růstovou odezvou na uvolnění, přičemž tato schopnost nezávisela na věku nebo délce juvenilní fáze. Smrk dokáže po uvolnění zvýšit svou intenzitu růstu až průměrně 3,2 krát (jedle dokonce 5,7 krát). Průměrná délka růstu v podúrovni je v pralesích u smrku někdy překvapivě delší než u jedle, například v dinárských pralesích je to u smrku průměrně 153 let (maximálně 338), oproti jedli se 115 (resp. 189) lety a obecně lze říci, že u smrku představuje růst v podúrovni dvě třetiny života. Ukazuje to nejen na relativně starou podúroveň v pralesích formovanou právě těmito dvěma druhy, ale i jejich toleranci k dlouhodobému zástínu a potlačení. Smrk se zároveň vyazuje vyšší (FERLIN 2002) nebo stejnou (DUC 2000) schopnost prosadit se z podúrovně situované do střední korunové vrstvy pralesa do porostní úrovně, jako vyazuje jedle, a to 80 %. Schopnost prosadit se z podúrovně situované do spodní korunové vrstvy pralesa do porostní úrovně prokázalo 19 % smrků (oproti 25 % jedle),



(FERLIN 2002). SPATHELF (2003) poukazuje na nižší stín snášenlivost smrku v porovnání s jedlí na základě skutečnosti, že smrk při stejném výškovém přírůstu vykazuje s nárůstem konkurenčním tlaku větší redukci délky živé koruny.

### 2.2.3 Rozšíření

Smrk ztepilý má rozsáhlý euroasijský areál zasahující přes celou Sibiř až k Ochotskému moři. Asijský areál spolu s přiléhající částí nejchladnější severovýchodní Evropy však náleží smrku sibiřskému. Hranice smrku ztepilého a smrku sibiřského probíhá od poloostrova Kola k jižnímu výběžku Uralu. Vlastní evropský areál smrku ztepilého se člení na dvě oddělené části. Severská oblast zabírá téměř celou Skandinávii a na jihu zasahuje do Pobaltí a odtud na východ přes evropskou část Ruska až k Uralu. Středoevropsko-balkánská oblast zaujímá horské soustavy střední a jihovýchodní Evropy. I když předpokládáme, že v minulosti existoval jeden společný areál smrku ztepilého, v návaznosti navíc na smrk sibiřský, je účelné dnes dělit rozšíření smrku ztepilého právě na uvedené dvě oblasti, oddělené tzv. vnitropolskou či středopolskou disjunkcí (hiátem), (CHMELAR 1981; MUSIL 2007), (obr. 1). Rozšíření smrku je tak mezi 41°– 70° s.š. a od 5° v.d. až po Ural, kde plynule končí hybridizací se smrkem sibiřským. Severní hranice přirozeného areálu je hranicí chladu, resp. délkou vegetační doby 2 – 2,5 měsíce, kterou smrk pro existenci vyžaduje. Nejsevernější bod je v Norsku (69°47' s.š.; 29 – 30° v.d.; nadmořská výška kolem 40 m n. m.). Východní hranice středoevropské a balkánské oblasti, která je ve Východních Karpatech a pohoří Rodopy, je nejspíše dána srážkovým limitem. Naopak nejzápadnější autochtonní výskyt je v jihovýchodní Francii (5°27'v.d.); ačkoliv v současné době se smrk sekundárně pěstuje i západněji ve Francii, západním Německu, Beneluxu, Dánsku, i ve Velké Británii a Irsku a dokonce i na Islandu a ve východní části Severní Ameriky. Jižní hranice je hranicí sucha, probíhá ostrůvkovitě od nedaleko od Monaka či Nice, nedaleko Florencie, severní Albánie až do řecké části Rodop s nejnižším bodem výskytu 41°27's.š. (MUSIL 2007).



Obr. 1: **A)** – Areál přirozeného rozšíření smrku ztepilého (*Picea abies*) v Evropě podle SCHMIDT-VOGT (1977) se znázorněním středopolské disjunkce mezi severním (1) a jižním (2; modifikováno podle GIESECKE 2004) areálem. **B)** – Detail středopolské disjunkce a rozšíření přirozených smrkových porostů v rámci tohoto území (upraveno podle ZAJAC, ZAJAC 2001). Převzato od LATALOWA, VAN DER KNAAP (2006), graficky upraveno autorem.



Severská oblast je plošně mnohem větší než druhá zmíněná, od níž se navíc odlišuje především mnohem souvislejším výskytem a nižší průměrnou nadmořskou výškou; rozsáhlá území ruské části severní Evropy jsou hlavní oblastí rozšíření smrku, včetně území hybridizace se smrkem sibiřským, na který plynule navazuje. Středoevropsko-balkánská oblast není souvislá a rozpadá se na jednotlivá horstva, zvláště na jihu. Jsou to: (i) Hercynsko-karpatská oblast (od Černého lesa přes celé Karpaty až do Transylvánských Alp), (ii) Alpská oblast (celý Alpský systém s jeho severními předhůřími), (iii) Dinárská oblast (od Dinárských Alp až po severní Albánii) a (iv) Rodopská oblast (především pohoří jižního Bulharska). Ostatní části Evropy, zejména celá západní Evropa a středomoří, jsou mimo původní areál výskytu smrku. Vertikální rozšíření se značně mění v závislosti na zeměpisné šířce. Na severu Evropy roste v nížinách a pahorkatinách až do nadmořské výšky převážně několika set metrů (CHMELAR 1981; MUSIL 2007). Na svém nejsevernějším arktickém limitu rozšíření může být tedy smrk nalezen na úrovni hladiny moře. Obecně totiž platí, že horní limit nadmořské výšky druhu má negativní korelaci se zeměpisnou šířkou (s vysokým koeficientem korelace  $r = -0,95$ ). Smrk dosahuje na poloostrově Kola nadmořské výšky dokonce ještě 400 m n. m. při zeměpisné poloze 67°50's.š. (severní šířky), 940 m n. m. v Norsku při 60° s.š. a 1000 m n. m. při 59°50's.š. (SCHMIDT-VOGT 1977). Ve střední Evropě je smrk podhorskou a horskou dřevinou a vystupuje zde až k horní hranici lesa, nebo ji tvoří. Vhodné polohy dané optimálními ekologickými podmínkami pro smrk jsou ve středoevropském regionu od 600 do 1000 m n. m.; ale například v rakouských Alpách je optimální rozšíření 800 až k 1200 m n. m. Ekologická valence smrku mu však umožňuje vystoupat od nulové nadmořské výšky k horní hranici lesa do nadmořských výšek 1900 až 2300 (2450) metrů (CHMELAR 1981; MUSIL 2007); kdy v Ortlerských Alpách je nejvyšší místo výskytu smrku (zakrslé formy) v 2450 m n. m., horní hranice lesa tvořená smrkem tam vystupuje do 2230 – 2320 m n. m. (MUSIL 2007).

Současné hojné rozšíření je druhotné. Smrk na našem území zaujímal 11,2 %, zatímco současná druhová skladba našich lesů představuje 51,4 % (ZPRÁVA 2012); v sousedním Slovensku bylo přirozené zastoupení 5,7 %, ale současné činí 25,3 % (KULLA ET AL. 2012). Smrk nejprve zaujal vlivem hospodaření během posledních 200 let místa smíšených lesů jedlo-bukových, kde byl původně jenom vtroušen a později došlo k jeho dalšímu rozšíření i do nižších poloh. Nahradil tak polohy původních čistých bučin a dokonce i doubrav (např. CHMELAR 1981; RANDUŠKA ET AL. 1986; POLENO ET AL. 1994; KENK, GUEHNE 2001; TEUFFEL ET AL. 2004; HERING IRRGANG 2005; LATALOWA, VAN DER KNAAP 2006, TESAŘ, SOUČEK 2008; LÖF ET AL. 2010 atd.).

Rozšíření smrku, zahrnující téměř celý poloostrov Kola jako severní okraj rozšíření až po hory jihovýchodní Evropy, nasvědčuje tomu, že není náročný na klima. Ve schopnosti snášet nízké teploty zaujímá přední místo mezi dřevinami. Silné zimní mrazy mu zřídka uškodí. Mnohem citlivější je k vysokým teplotám a nesnáší nízkou relativní vlhkost vzduch. V mládí je smrk méně ohrožen pozdními mrazy než například jedle. Pozdní přízemní mrazy mohou nadlouho pozdržet vývoj mladých kultur trvalým omrzáním prýtlů. Na dospělých stromech pozdní mrazy poškozují hlavně boční pupeny. Na klimaticky exponovaných hřebenech a vrcholech vytváří pod vlivem větru (obrusu větrem) jednostranné, vlnkové koruny a bajonetové vrcholy (CHMELAR 1981).

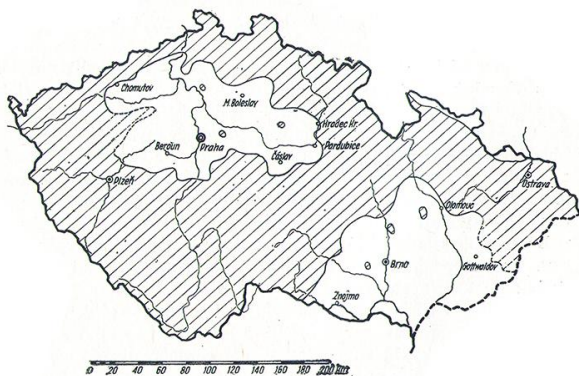
Na celém našem území je zastoupen horský smrk hercynsko-karpatské oblasti. Vyskytuje se téměř ve všech nižších i vyšších pohořích (300 - 1350 m n. m.). Těžištěm přirozeného rozšíření jsou příhraniční horstva. Řidší je přirozené zastoupení smrku ve vnitrozemských oblastech, jako např. Českomoravské a Drahanské vrchovině, v Brdech, Slavkovském lese a Oderských vrších. Bez smrku jsou teplé úvaly velkých řek (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001). I když existuje poměrně hodně dokladů o autochtonnosti smrku na mnoha územích naší republiky (obr. 2), nelze z toho vyvozovat, že jeho výskyt na doložených místech byl hojný, neboť právě z historických pramenů





se dovídáme, že většinou tvořil jen příměs v tehdy převládajících smíšených lesích a leckdy byl zastoupen dokonce i velmi nepatrně. Velmi zřídka se smrk v původních lesích vyskytuje nesmíšený. Čisté smrčiny se vyskytovaly na rašelinách a ve vyšších polohách v Krkonoších (na Černé a Liščí hoře, u Dívčích i Kočičích kamenů a zakrslý u pramenů Labe a pod Sněžkou), v Jizerských horách, Krušnohoří, na Šumavě, v Brdech, Hrubém Jeseníku a v Beskydech (na Hukvaldsku). Jinak v horských lesích rostl smrk smíšený s jedlí, bukem, jeřábem, jilmem, klenem i javorem. V podhorských a chlumních lesích byl přimíšen k jedli, borovici, buku, dubu, habru, bříze, lípě, osice, olši a v oblasti jesenické i modřínu. V nížinách byl smrk doprovázen ponejvíce dubem a borovicí, popřípadě jedlí, habrem, lípou a na vlhkých stanovištích olší (NOŽIČKA 1972). Rozšíření smrk v nižších polohách vysvětluje dále NOŽIČKA (1972) zvratem vegetačních stupňů a odkazem na „zákon předstihu“, podle něhož rostlinné druhy i společenstva pronikají ze severnějších pásem do jižnějších a z vyšších stupňů do nižších, a to nejprve na severní expozice, načež sestupují až do vlhkých a chladných kotlin. Smrk, který byl dříve považován za převážně horskou a podhorskou dřevinu, rostoucí ve vyšších polohách zejména pohraničních hor, se vyskytuje jako původní dřevina i v chlumních a někdy dokonce i rovinatých oblastech středních Čech. Nejbliže k Praze zasahuje svým přirozeným výskytem v oblasti posázavských a povltavských chlumů; na území Prahy se jako původní dřevina nevyskytoval. Překvapivé jsou historické doklady o výskytu na Nymbursku; ve středních Čechách je autochtonní smrk hojněji zastoupen podél Sázavy a Vltavy. V rámci středočeského regionu rostl smrk původně v chlumních a horských oblastech a obecně místech s chladným i vlhkým mikroklimatem a dobrou, vlhkou půdou, ať již šlo o severní a severovýchodní svahy, nebo skalnatá údolí, strže a rokle. Zatímco ve vyšších oblastech doprovázel smrk jedli a buk, v nižších byl smíšen s dubem, borovicí a habrem, dále lípou, javorem a břízou. Na vlhkých stanovištích tvořil směs s olší a topolem. V severních Čechách rostl smrk jako původní dřevina ve všech oblastech, i když zřídka v nesmíšených porostech (mimo Jizerských hor a Krušnohoří). Pevážně tvořil směs s jedlí, bukem, borovicí, dubem,

habrem, břízou, osikou, lípou, olší, javorem, jasanem; v horách s jilmem, klenem, jasanem.



Obr. 2: Mapa přirozeného rozšíření smrku na území ČR; vytvořil SAMEK IN NOŽIČKA (1972). Zobrazené původní rozšíření (šrafovaná část) nevypovídá nic o zastoupení smrku v tomto areálu.

V západních Čechách byl smrk jako autochtonní dřevina rozšířen poměrně hojně, s výjimkou samotného

Plzeňska; vyskytoval se tam ve směsi s jedlí, dubem, bukem, lípou, javorem, jilmem, klenem, habrem, břízou, olší, osikou a jeřábem. Velmi hojně bylo zastoupení smrku v jižních Čechách, kde byl autochtonní smrk značně zastoupen na celém území. Vyskytoval se tam ponejvíce ve směsi s jedlí, borovicí, bukem, břízou, dubem, habrem, olší, lípou, osikou, jilmem, javorem, i klenem. V nižších polohách byl smíšen s jedlí, borovicí, dubem. Ve východních Čechách byl smrk zastoupen nejen v horských a chlumních oblastech, ale na několika místech pronikl do lužních lokalit podél Cidliny a Orlice; vyskytoval se zde tedy v původní druhové skladbě chlumní, horský i nížinný smrk. I v této oblasti byl smrk smíšen, a to s jedlí, bukem, borovicí, dubem, habrem, břízou, lípou, olší, osikou, případně javorem, jilmem, jeřábem, klenem. Nížinný smrk sestupoval



podél řek pramenících v horských oblastech do nižších stupňů právě díky řekám, které nesly smrkové semeno až do chladnějších míst v nížinách, kde měl dostatek vláhy. V chlumních oblastech nejlépe smrku vyhovovaly severozápadní, severní a severovýchodní svahy.

Nejvýše vystupoval smrk v Krkonoších, kde existují například záznamy z roku 1609 o tom, že zakrslé smrky vystupovaly až pod vrchol Sněžky; v roce 1689 se uvádí výskyt smrku od Stříbrné studánky přes Máchovou louku až k Liščí hoře a také kolem Dívčích a Kočičích kamenů a kolem pramenů Labe. Na vrcholu Černé hory byl v roce 1791 doložen výskyt 272-letého smrku o výšce 21 m, je tedy zřejmé, že nejméně do této nadmořské výšky (1299 m n. m.) sahal původní areál smrku. I na moravské straně Českomoravské vrchoviny je smrk původní dřevinou, ovšem vždy rostoucí ve směsi. Zatímco v nejvyšších částech Českomoravské vrchoviny se vyskytoval ve směsi s jedlím, bukem, jeřábem, byl jinde smíšen s dubem, lípou, olší, osikou, klenem, břízou, javorem (např. u Radešína, Velkého Meziříčí, Třeště), nebo i jilmem (např. u Třeště), habrem (Velké Meziříčí, Náměšť nad Oslavou); případně vytvářel porostní směs s borovicí, jedlím, dubem (např. Střítež, Hrotovice). Na severní Moravě a ve Slezsku, mimo oblast jesenickou a beskydskou, nebyl původní výskyt smrku hojný, i když se tam vyskytoval i v rovinatém terénu. Je tam ale doložen výskyt původního smrku na celém území, i když v některých oblastech s velmi malým zastoupením. Nížinný smrk smíšený s jedlím a dubem byl v této oblasti zastoupen na Ostravsku a Karvinsku, kde se v údolích řek Ostravice a Odry vyskytovaly hojně vodou obohacená stanoviště a inverzní polohy (NOŽIČKA 1972).

#### 2.2.4 Postglaciální vývoj

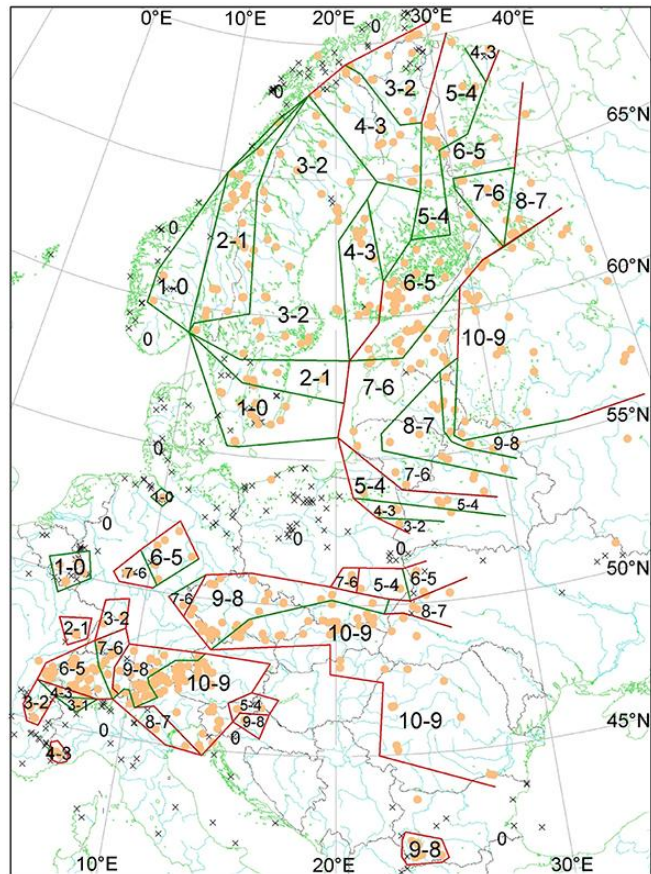
Druhá dřevinná skladba není dána jen ekologickými a produkčními optimy jednotlivých dřevin, ale je výsledkem kompetičních interakcí mezi dřevinami v postglaciálním vývoji lesů v závislosti na makroklimatu a podle toho, jak k nám jednotlivé dřeviny imigrovaly v časové posloupnosti ze svých vzdálenějších či bližších refugií (RANDUŠKA ET AL. 1986). Proces oscilace klimatu, který vyvolal několik období zalednění (během posledních cca 1,6 milionů let), zapříčinil mnoho migrací rostlinných druhů, smrk nevyjímaje. S tím bylo spojeno i několik populačních procesů, ke kterým v genomu smrku muselo zákonitě dojít. Po ústupu zalednění mohl smrk opětovně kolonizovat území, kde již dříve rostl. Původně velká genetická variabilita druhu se v důsledku vymizení velké části populace prudce zmenšila a po obnovení příznivých klimatických podmínek došlo k opětovnému nárůstu populace spojeného se zvyšováním genetické variability. K těmto procesům docházelo opakovaně a na různých místech. K tomu je nutné připočítat historické vlivy jako migrace, kolonizace z refugií, sekundární kontakt populací během posledních 15 tisíc let a konečně vliv člověka na konci tohoto období. Kombinací molekulárních metod (zkoumáním alozymů, samotné DNA pomocí celé řady metod – RAPD, SSR, AFLP, SAMPL, či využitím mitochondriálního genomu mtRNA) v kombinaci s paleobotanickým výzkumem byl prehistorický původ smrku ztepilého umístěn do oblasti východní Asie, odkud dále migroval do Evropy (ZEIDLER 2007). Historie šíření smrku, stanovená na základě podrobných pylových analýz, byla v rámci jeho severního a jižního areálu rozšíření naprosto odlišná. S končící poslední dobou ledovou se smrk, před 12 – 10 tisíci lety (allerödské interstádium), šířil hlavně v severovýchodní Evropě, když před 11 – 10 tisíci let (mladší dryas) dosáhl svého rozšíření až po 60° s.š., přičemž v tomto období dosáhl značného rozšíření především mezi 53 – 60° s.š. a 23 - 32° v.d., kde však následně se začátkem holocénu jeho zastoupení významně pokleslo. Tento vývoj se týkal především *Picea abies* subsp. *obovata*. Šíření smrku v severní Evropě během holocénu se týká především *Picea abies* subsp. *abies*, přičemž jeho postup jižním směrem ze severního areálu jeho rozšíření trvá až do současnosti. Ve střední Evropě smrk silně expandoval během allerödského





interstádia, ve svém šíření stagnoval nebo se mírně stáhnul v období mladšího dryasu, aby následně intenzivně znovu expandoval na počátku holocénu, v preboreálu (před 10 – 9 tisíci lety), v jednoduché souvislosti s postoupným oteplováním klimatu v postglaciálním období. Šíření smrku během celého holocénu západním směrem a severním směrem z jeho jižního areálu výskytu (tzn. ze střední Evropy) bylo rapidní před 10 – 8 tisíci lety, velmi pomalé před 8 – 6 tisíci lety a opět intenzivní před 6 – 5 tisíci lety, přičemž v současnosti dosáhlo svého západního limitu areálu rozšíření (LATALOWA, VAN DER KNAAP 2006), (obr. 3). Avšak například v oblasti Alp se rychlost šíření smrku během holocénu snížila (VAN DER KNAAP ET AL. 2005).

Obr. 3: Souhrnná mapa šíření smrku ztepilého v Evropě během holocénu, sestavená na základě pylových analýz. Převzato od LATALOWA, VAN DER KNAAP (2006); v tisících let před současností; graficky upraveno autorem.



Na naše území se smrk začal šířit ze svých refugií z oblasti Vysokých Tater (RANDUŠKA ET AL. 1986), resp. jižního úpatí Karpat cestou přes Jeseníky, Krkonoše až po Krušné hory (MUSIL 2007); a z východních, jihovýchodních předhůří Alp dolnorakouskou cestou k Českomoravské vrchovině, na Šumavu a do Černého lesa (RANDUŠKA ET AL. 1986; MUSIL 2007), popřípadě se k nám smrk šířil i z Dinaridských refugií (ZEIDLER 2007). Objevoval se však jen ve vyšších polohách a pronikal jako klín mezi vegetaci pásu *Quercus-Tilia-Acer* a borovice z vegetačního pásu *Pulsatilla*. Jeho kompetiční působení začínalo ve vertikálním směru pronikáním jednak do nižších poloh vstříc vegetačnímu pásu *Quercus-Tilia-Acer*, jednak pronikáním do vyšších poloh do vegetačního pásu *Larix-Pinus cembra* (RANDUŠKA ET AL. 1986). Po nástupu jedle a buku v druhé polovině epiatlantiku (před cca 5000 – 3250 lety) formou mohutné imigrace vegetačního pásu *Fagus-Abies* (buk o něco dříve, jedle později) a poté silným rozvojem tohoto pásu v subatlantiku (před 2750 – 1400 lety), (RANDUŠKA ET AL. 1986) měl smrk pozici spíše doprovodné dřeviny a dominoval převážně jen v horských oblastech, na okrajích bažin a rašeliništ a podobných chladných místech, kde byl před bukem a jedlí v kompetiční výhodě (MUSIL 2007).

Populace smrku ve střední Evropě vykazují poměrně nízkou genetickou variabilitu proto, že všechny pocházejí z několika málo refugií (např. Karpatského). Skandinávské populace smrku vznikaly především z refugií poblíž dnešní Moskvy. K setkání smrku ze středoevropské (resp. Středoevropsko-balkánské) oblasti a z moskevských refugií (tj. Severoevropské oblasti) dochází ve východním Polsku. Refugia smrku si lze představit spíše jako mozaiku malých ostrůvků lesa s nevelkou genetickou variabilitou. Po ústupu ledovce se smrk začal šířit právě z těchto refugií a vznikaly tak proto rozsáhlé populace s podobnou genetickou strukturou. Od doby, kdy populace započaly znovu expandovat, uběhlo přibližně 10 tisíc let, což je z hlediska dřevin poměrně krátký



čas pro vznik řady nových mutací. Rozsáhlý genom smrku je z hlediska jeho přizpůsobení místním podmínkám nespornou výhodou; umožňuje adaptace i na pozměněné přírodní podmínky. Navíc je pravděpodobné, že populace v refugiích existovaly v environmentálně heterogenních podmínkách (nadmožská výška, sklon, expozice, půdní podmínky). Výsledkem tedy mohla být preadaptace některých jedinců na různé podmínky, která se projevila až na nově kolonizovaných biotopech či zůstává stále v rozsáhlém genomu ukryta (ZEIDLER 2007). Během posledních 200 let byl smrk vysazován v rámci i za hranicí svého přirozeného rozšíření, což významně ovlivnilo přirozenou distribuci populací, které byly nejlépe adaptovány na místní či regionální přírodní podmínky (LATALOWA, VAN DER KNAAP 2006).

### 2.3 Buk lesní – *Fagus sylvatica* (L.)

Buk lesní je důležitým druhem dřeviny ve smyslu ekologie a má také značnou ekonomickou hodnotu (JARČUŠKA 2009). Je jednou z hlavních dřevin temperátní Evropy (KENDERES ET AL. 2008). Rod buk (*Fagus*) je široce rozšířeným rodem se značným ekologickým významem na východní straně Severní Ameriky, v Evropě, Číně a Japonsku (BRADSHAW ET AL. 2010). Rod buk jsou stromy s hladkou kůrou, s listy opadavými, jednoduchými, střídavě postavenými, někdy druhotně dvouřadě rozloženými (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Rod má 10 druhů (z toho 3 druhy z oblasti jižní Číny a Japonska, tj. *F. engleriana*, *F. japonica*, *F. okamotoi* jsou uvažovány někdy jako podruhy *F. engleriana*) rozšířených v Evropě, ve východní Asii (včetně Japonska, Taiwanu, severního Vietnamu a severní Koreje) a na východě Severní Ameriky, a to na jihu až do Mexika; k tomu bylo doposud popsáno 24 vymřelých fosilních druhů (DENK, GRIMM 2009). U nás roste jediný druh, a to buk lesní. Velmi podobný našemu buku je východoseveroamerický druh buk velkolistý (*Fagus grandifolia* Ehrh.), (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004; BRADSHAW ET AL. 2010); ačkoliv geneticky i morfologicky zcela nejbližší (a to velmi úzce) je našemu buku překvapivě japonský druh *Fagus crenata* (Blume), a poté právě severoamerický *F. grandifolia* (DENK, GRIMM 2009). Buk východní (*Fagus orientalis* Lipsky) je rozšířený v jihovýchodní Evropě, Malé Asii a v kavkazské oblasti; dosahuje mohutných rozměrů a ve srovnání s naším bukem má i na volném prostranství štíhlejší korunu (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Ještě v 18. století byl buk lesní nejvýznamnější dřevinou horských masívů a pahorkatin střední Evropy. Na přelomu 18. a 19. století byla značná poptávka po bukovém palivu a buk tak na krátkou dobu vystoupil do popředí dřevařských zájmů (MRÁČEK 1989). Buk je naší nejdůležitější hospodářskou listnatou dřevinou (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001).

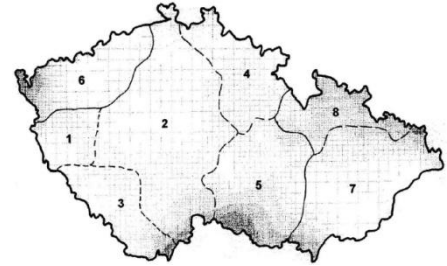
Velmi zajímavou otázkou je rozlišení buku lesního na klimatypy podle areálu jejich výskytu (a tím i pravděpodobně poněkud odlišných vlastností, a to možná i geneticky podmíněných), přičemž SVOBODA (1955) IN MRÁČEK (1989) na základě četných provenienčních výzkumů vylíšoval: v severské oblasti severský buk *Fagus sylvatica borealis* rozlišený do čtyř klimatypů – buk britský (*F. s. britanica*), buk skandinávský (*F. s. scandinavica*), buk keltský (*F. s. celtica*), buk pomořanský (*F. s. pomeranica*); v horských a podhorských oblastech *Fagus sylvatica montana* rozlišený do osmi klimatypů – buk pyrenejský (*F. s. pyrenaica*), buk francouzský (*F. s. gallica*), buk alpský (*F. s. alpina*), buk apeninský (*F. s. apennina*), buk hercynský (*F. s. hercynia*), buk karpatský (*F. s. carpatica*), buk východokarpatský (*F. s. transilvanica*) a buk balkánský (*F. s. balcanica*); přičemž i jmenované jednotlivé klimatypy se dále ještě mohou rozlišovat na jednotlivé lokální typy (např. *F. s. transalpina*; *germanica*; *bohémica*; *silesiaca*; *podolica*; *dinarica* apod.).

Na našem území vylíšil GÖMÖRY ET AL. (1998) na základě alelových profilů celkem osm rozdílných genetických oblastí buku, jež by z genetického hlediska měly zároveň znamenat oblasti semenné, ačkoliv jejich vylíšení v ČR je v důsledku ekofyziologicko-geografické heterogenity



našeho území (v porovnání například se Skandinávií, kde je od jihu k severu jasný a postupný gradient ekologických podmínek) ne zcela jednoznačné a zřetelné z pohledu existujících genetických rozdílů (obr 4).

Obr. 4: Zobrazení vylišených semenných, potažmo genetických oblastí buku lesního na základě jeho genotypu, podle GÖMÖRYHO ET AL. (1998).



Buk je díky svým vlastnostem (mj. meliorační funkcí) často používanou dřevinou při přeměnách jehličnatých (zejména smrkových) monokultur (MRÁČEK 1989; TESAŘ, SOUČEK 2008; AMMER ET AL. 2008; LÖF ET AL. 2010). A to nejen v rámci komplexního procesu druhových přeměn smrkových (jehličnatých) monokultur, ale i pro naplnění povinnosti na vnesení legislativou stanoveného podílu MZD. V souvislosti s otázkou zastoupení buku lesního je aktuální snaha o výrazné zvýšení jeho podílu na dřevinné skladbě lesů. V přirozených podmínkách zaujímal asi 40,2 % porostní výměry ČR, v současné době se počítá se strategickým zvýšením z aktuálních 7,32 % na 18 % (ZPRAVA, 2012). ELLENBERG (1996 IN HANEWINKEL 2001) charakterizuje buk lesní díky jeho vlastnostem jako jeden z nejdůležitějších stromových druhů evropských lesů, který má díky svým přirozeným vlastnostem schopnost vytvářet rozsáhlé stejnorodé porosty. Lesy s převažujícím nebo významným podílem buku v porostní směsi jsou v Evropě jedním z nejrozšířenějších a nejpočetnějších vegetačních typů; dle přirozeného rozšíření vegetace v Evropě představovaly nesmíšené a smíšené bukové lesy více než 92 milionů hektarů, zatímco dnes buk dominuje na více než 14 milionech hektarů (KENDERES ET AL. 2008).

### 2.3.1 Popis

Strom velkých rozměrů s velkým, válcovitým kmenem s nápadně hladkou, tenkou šedou kůrou (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ÚRADNÍČEK 2004), až stříbřitě šedou (AAS, RIEDMILLER 2005), či olovnatě šedou (KREMER 2006); jen výjimečně se vyskytují buku s rozpraskanou kůrou – tzv. kamenné buky (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Koruna je u volně rostoucích buků kulovitá, v porostu většinou metlovitá (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004); volně rostlý je buk s krátkým kmenem a široce rozložitou korunou, v zapojeném porostu je kmen vysoko nevětvený, sloupovitý a se štíhlou korunou (AAS, RIEDMILLER 2005). Buk dosahuje výšek kolem 30 m (KREMER 2006), 35 metrů (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004), 40 m (AAS, RIEDMILLER 2005), přes 40 m (ELLENBERG 1996 IN HANEWINKEL 2001) až 45 m (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001) a průměru kmene až 1,5 metrů; největší exempláře dosahují objemu kmene až 30 m<sup>3</sup>; je druhem vitálním a dlouhověkým (KENDERES ET AL. 2008), dožívá se okolo 300 až 400 let (CHMELAŘ 1981; ELLENBERG 1996 IN HANEWINKEL 2001; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ÚRADNÍČEK 2004). Druhotné větvení je plošně rozvinuté (ÚRADNÍČEK 2004). Větve jsou na koncích málo převislé (KREMER 2006). Zprohýbané, bělavě pýřité, později lysé červenohnědé letorosty nesou hnědé, odstávající, dvouřadě střídavé, ostře zašpičatělé pupeny s bělavě pýřitými šupinami (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001).

Střídavé, dvouřadě, listy jsou 5 – 10 cm dlouhé (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; AAS, RIEDMILLER 2005; KREMER 2006), výjimečně až 15 cm dlouhé (AAS, RIEDMILLER 2005) celokrajné, na okraji slabě vlnité, zvlňené až tupě zubaté, na konci zašpičatělé (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; AAS, RIEDMILLER 2005). Mají 5 až 9 párů postranních žilek, v mládí jsou hedvábně chlupaté (AAS, RIEDMILLER 2005), dlouze bělavě pýřité jsou zjara zvláště v paždí žilek a na okraji listů (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001), později olýsalé (AAS, RIEDMILLER 2005). Na bázi jsou listy zaokrouhlené až klínovité (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; KREMER 2006); celkově jsou podlouhle eliptické nebo vejčité (AAS, RIEDMILLER 2005;



KREMER 2006), uprostřed nebo v přední části nejširší (KREMER 2006); řapík je 10 – 15 mm dlouhý (AAS, RIEDMILLER 2005) a chlupatý (KREMER 2006). Listí se na podzim se barví nejdříve žlutě, pak červeně a posléze tmavohnědě (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ÚRADNÍČEK 2004). Index listové plochy (LAI) dosahuje v bukových porostech do věku 60 let maximálně hodnoty 7, nepřevyšování této hranice je přičítáno schopnosti buku k autoredukci (BARTELINK 1997). Stodesetiletý buk má přibližně 64 tisíc pupenů, ze kterých vyroste až 250 tisíc listů (GÄUMANN 1935 IN ESCHRICH ET AL. 1989).

Buk je dřevinou jednodomou. Samčí květy jsou v paždí listů v dlouze stopkatých svazečcích, samičí květy po dvou v červenavé čišce zevně porostlé dlouze chlupatými, později dřevnatými výrůstky (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001). Květy se rozvíjejí současně s rašením listů, kvete koncem dubna a v květnu; samčí na dlouhých stopkách visící svazečky s 5 – 15 tyčinkami; samičí po dvou na vzpřímených stopkatých hlávkách (AAS, RIEDMILLER 2005). Na volném prostranství začíná buk plodit již mezi 20. – 40. rokem (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004), resp. 40 – 50 rokem (BRADSHAW ET AL. 2010), v porostu však ne dříve než v 60 letech (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004), resp. mezi 60 – 80 rokem (BRADSHAW ET AL. 2010); roky s výraznou úrodou bukvic se vyskytují nepravidelně ve víceletých intervalech, a to 5 až 10 let; za nepříznivých podmínek buk plodí jednou za 9 – 12 let (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004); PIOVESAN A ADAMS (2001) hovoří o nepravidelném výskytu let s vysokou úrodou bukvic, často aktivované suchem v předchozím roce. Buk je podle HILTONA A PACKHAMA (1997) dobře znám nepravidelností semenných let; úroda bukvic vykazuje v letech velikou variabilitu. HILTON A PACKHAM (2003) hovoří o pouze několika málo letech opravdu silné úrody bukvic (navíc úrody, která se zároveň vyskytovala ve více evropských zemích) v období let 1800 – 2001 v západní Evropě, a to v letech 1888, 1909, 1918, 1926, 1948, 1956 a 1976; zatímco ročníků se slabou úrodou bukvic podle nich bylo od roku 1900 celkem 71. Ovšem ÖVERSGAARD ET AL. (2007) prokázal v jižním Švédsku interval semenných let buku na 4 – 6 let v období let 1700 – 1960, zatímco za posledních 30 let zkrácení této doby na průměrných 2,5 roků. Semenné roky podle ÖVERSGAARDA ET AL. (2007) často následují po letech s nadprůměrnou teplotou (vyšší než je třicetiletý průměr) v období červen až září; bohatost semenného roku pozitivně koreluje s trofností stanoviště. Jak globální změna klimatu, tak i depozice dusíku mohou mít pozitivní vliv na současnou vyšší frekvenci semenných let buku (ÖVERSGAARD ET AL. 2007). DROBYSHEV ET AL. (2010) v jižním Švédsku analyzoval semenné roky buku v druhé polovině 20. století, a to na základě podrobných analýz meteorologických záznamů, dendrochronologických analýz i záznamů o úrodě bukvic a zjistil, že počasí významným způsobem ovlivňuje úrodu. Podle autora je typickým schématem podprůměrná letní teplota dva roky před semenným rokem spojená s teplotně nadprůměrným následujícím rokem, tedy rokem před semenným rokem.

Tříhranné nažky, bukvice, dozrávají na podzim; jejich zpočátku výborná klíčivost postupně klesá, při přeschnutí dochází k úplné ztrátě klíčivosti (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Hlavní je u buku generativní obnova (PIOVESAN, ADAMS 2001), vegetativní rozmnožování se vyskytuje především v horských oblastech hřížením (BRADSHAW ET AL. 2010). Výmladková schopnost buku je celkem malá; vydatnější v mládí do 30 až 60. let, zvláště u potlačených strom. Podle geografických ras lze pozorovat přibývajících výmladkových schopnosti směrem k východní a jižní části areálu (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004).

Účinný dosah šíření pylových zrn je u buku okolo 100 metrů (WAGNER ET AL. 2010). Bukvice jsou 1 – 2 cm dlouhé (AAS, RIEDMILLER 2005), otře trojhranné, leskle hnědé (AAS, RIEDMILLER 2005; KREMER 2006), uzavřené po dvou v hnědé, dřevnaté, měkce ostnitě čišce pukající v době zralosti čtyřmi chlopněmi (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; AAS, RIEDMILLER 2005); existuje proměnlivost ve tvaru a velikosti bukvic (MRÁČEK 1989). Disperze bukvic je přibližně do 20 metrů, avšak tzv. barochorií





(tj. šířením těžkých diaspor, jako je bukvice, ve svahovitém terénu kutálením, a to díky jejich tvaru a hmotnosti) až 80 metrů (WAGNER ET AL. 2010); avšak bukvice jsou jedlé, oříškovité chuti (ÚRADNÍČEK 2004), proto je hojně roznášení ptáci a drobní hlodavci (tzv. zoochorie), a to často na delší vzdálenosti (BRADSHAW ET AL. 2010); hlavními druhy, uváděnými mezi nejvýznamnější vektory bukvic jsou sojka obecná (*Garrulus glandarius* L.), veverka obecná (*Sciurus vulgaris* L.) a drobní myšovití – myšice křovinná (*Apodemus sylvaticus* L.) a norník rudý (*Clethrionomys glareolus* Schreber), (FANTA 1982 IN VAN HEES 1997; BRADSHAW ET AL. 2010; WAGNER ET AL. 2010). Semenáček je nápadný neobyčejně velkými ledvinovitými dělohami. Primární listy jsou vstřícně postavené, s okraji laločnatě pilovitými. Zpočátku jsou velmi ohroženy mrazem, proto se buk lépe zmlazuje pod porostem. Semenáček přirůstá zpočátku jen pozvolně, až po 5. roce vydatněji. Výškový přírůst vrcholí mezi 35. – 50. rokem; růst tloušťkový mnohem později (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Pro klíčení a počáteční růst semenáčku je velmi důležitá optimální vlhkost; na přísušky a pozdní mráz jsou semenáčky senzitivní a obojí tak způsobuje velkou mortalitu (AGESTAM ET AL. 2003; BRADSHAW ET AL. 2010; WAGNER ET AL. 2010).

Buk vykazuje, navzdory rozsáhlému areálu svého rozšíření, poměrně malou morfologickou proměnlivost. Přesto však existují určité formy; po stránce habitu je rozlišován buk sloupovitý (*fastiaga*), smuteční (*pendula*); podle zbarvení listů je dobře známý a v parcích či účelových lesích pěstovaný buk krvavý (*purpurea*) s temně červenými listy a buk zlatý (*aurea*); podle tvaru listu buk dřípátý (*quercifolia*), či okrouhlolistý (*rotundifolia*) a další; podle atypicky hrubé kůry jsou známy dva další, a to častější kamenný (*corticata*) a vzácnější buk s borkou připomínající dub (*quercoides*), (MRÁČEK 1989).

### 2.3.2 Ekologie

Kořenový systém buku lze označit za srdčitý (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ÚRADNÍČEK 2004; PEJCHAL 2004; NÁROVCOVÁ ET AL. 2008), tato kořenová architektura se navíc u buku projevuje již velmi záhy u mladých jedinců pozitivně geotropickým růstem dominantních kosterních kořenů (NÁROVCOVÁ ET AL. 2008); silné kořeny vedou z mohutného kořenového uzlu do půdy všemi směry. Buk je proto v půdě velmi dobře zakotven a netrpí vývraty, pod náporom větru může spíše dojít ke zlomům. Pouze na živných jílovitých a vápnitých půdách může buk zakořeňovat mělce; v takovém případě svrchní vrstvu důkladně prokoření (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ÚRADNÍČEK 2004); to je také pravděpodobně důvod, proč jej někteří autoři překvapivě charakterizují jako mělce kořenící a náchylný k vývratům (např. PETERKEN, MOUNTFORD 1996; pozn.: totéž, tedy mělké prokoření a z něj plynoucí mechanickou labilitu bez ohledu na vlastnosti dřeviny, uvádějí v důsledku půdního oglejení také XU, FÖLSTER 1992 a ZOTH, BLOCK 1992). Buk je tedy dřevinou vůči polomům, především větrným, značně odolnou, mechanicky stabilní (MRÁČEK 1989; NAGEL ET AL. 2007; BOTTERO ET AL. 2011), návraty k pěstování buku tak proto v minulosti do značné míry navazovaly na období velkých kalamit ve smrkových lesích (MRÁČEK 1989). Pouze na vápnitých půdách špatně proniká do hloubky a je ohrožován vývraty. Vítr a sníh zpravidla působí v bučinách jen malé škody, bukové porosty jsou proto považovány za odolné proti abiotickým škodám. Suché listí někdy vydrží na buku i do zimy a zvyšuje nebezpečí škod námrazou (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ÚRADNÍČEK 2004). Pro pěstební praxi je odolnost buku vůči větrným vývratům a zlomům důležitou vlastností (MRÁČEK 1989). POLENO A VACEK (2009) zmiňují nižší mechanickou stabilitu buku i na pseudoglejích. Celé území našeho státu leží uvnitř areálu buku. V našich podmínkách vytváří v nadmořských výškách cca 400 – 800 m často nesmíšené porosty, na spodní hranici rozšíření se mísí s dubem a na horní se smrkem a jedlím (ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001).



Buk je dřevinou, která se snadno přirozeně zmlazuje (AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>). V otázce růstové dynamiky a strategie růstu charakterizuje LÖF ET AL. (2007) buk lesní (společně s lípou srdčitou – *Tilia cordata* Mill.) jako stínsnášející dřevinu, totéž o buku uvádí i WELANDER ET AL. (1998); EMBORG ET AL. (1998) a PETRITAN ET AL. (2007) jej charakterizují jako velmi stín snášející a druh silně orientovaný pro růst ve stínu, MADSEN (1994), SZWAGRZYK ET AL. (2001), KUNSTLER ET AL. (2005) a CAMERON, HANDS (2010) jako silně stín snášející druh, ČATER, LEVANIČ (2013) popisuje buk spolu s jedlí jako stínsnášející druhy se schopností prosperovat pod zástínem značně dlouho dobu; WAGNER ET AL. (2010) jej popisuje jako velmi stínsnášenlivý druh, který je schopen se obnovovat a přežívat po velmi dlouhou dobu ve velmi nízkých světelných podmínkách. Schopnost buku snášet stín (formou kombinací vlastností typických pro stínsnášenlivé dřeviny, jako je schopnost dlouhodobě přežívat ve velmi nízkých světelných podmínkách, redukovat v takových podmínkách svůj růst a vykazovat nízkou mortalitu atd., jak takto definuje stínsnášenlivost celá řada autorů – např. KOBE ET AL. 1995, 1997; WRIGHT ET AL. 1998; COLLET ET AL. 2001; LÖF ET AL. 2007) prokázali u buku i BEAUDET, MESSIER (1998); KUNSTLER ET AL. (2005) a další. Konkrétní schopnost buku přežít v zástínu dokazuje PETRITAN ET AL. (2007), když uvádí 32 % mortalitu jedinců při ISF 5 %; při světelném požitku 10 % a 15 % ISF zjistil 3 %, resp. 0 % mortalitu. Tato mortalita byla vždy nižší hodnoty např. u javoru klenu a jasanu ztepilého, (PETRITAN ET AL. 2007). Ke shodnému zjištění došel i SZWAGRZYK ET AL. (2001), který úspěšnou, životaschopnou přirozenou obnovu buku zjistil na plochách s 9 % a 15 % ISF, zatímco na ploše o světelném požitku 4 % ISF byla přirozená obnova nestabilní a zanikala, pod 3 % ani nálet nevzcházel. EMBORG (1998) uvádí, že přirozená obnova buku nepřežívala při světelných podmínkách pod 2 % požitku volné plochy; pod hranicí 3 % se vyvíjela slabě, zatímco nad hranicí 3 % světla úspěšně vzcházela. Tato zjištění korespondují se skutečností, že pod plně zapojeným dospělým bukovým porostem dopadá na půdní povrch méně než 3 % světelného požitku volné plochy (WATT 1923 IN COLLET ET AL. 2001), podle EMBORGA (1998) je to méně než 2 % (a to v jakékoliv vývojové fázi lesa, s výjimkou porostních mezer – tj. fáze rozpadu a obnovy) a v takových případech bukový nálet nebývá přítomen. Někteří autoři však uvádějí schopnost buku přežít dokonce i při světelném požitku 1 – 2 % volné plochy (MADSEN 1994, KAZDA ET AL. 2004; KUNSTLER ET AL. 2005). Pro praktické lesnické uplatnění je uvažováno za spodní světelný limit přirozené obnovy buku cca 3 – 4 % světelného požitku volné plochy (MADSEN 1994, 1995; EMBORG 1998), avšak i v podmínkách pod 5 % je světlo podle MADSENA (1995) stále hlavním limitujícím růstovým faktorem. Zároveň COLLET ET AL. (2001), WOHLGEMUTH ET AL. (2002) i NAGEL ET AL. (2006) shodně upozorňují, díky stínsnášenlivosti buku, na tu jeho vlastnost a konkurenční výhodu, že je schopen formování časově předsunuté obnovy ještě v době silného zástínu, což mu následně při otevření porostního zápoje poskytuje náskok a možnost rychlé aktivace růstu stejně jako zaujmutí disponibilního prostoru oproti konkurenčním druhům; avšak někdy může být tato prodleva k nástupu rychlejší dynamiky růstu i v řádu několika let, jak dokazuje JARČUŠKA A BARNA (2011). BALANDIER ET AL. (2007) buk označuje jako stínsnášející, pozdně sukcesní druh. To potvrzuje EMBORG (1998), když v pralesovité rezervaci s druhovou skladbou buku, jasanu, dubu letního a jilmu (*Ulmus glabra* Huds.) zjistil zřetelnou mikrosukcesi od dominance jilmu směrem k dominanci buku. Specifická asimilační kapacita buku je vyšší než u jedle; vyšší úroveň pigmentů v listech odráží nižší stínsnášenlivost a potřebu tvorby asimilačních pletiv ve vyšších světelných úrovních, než je tomu u jedle (AERTS 1995, ČATER, LEVANIČ 2013). MATIC ET AL. (2000) ze stejného důvodu uvádí při světelných podmínkách 2 – 6 % ISF jako vhodnější dřevinu než buk jedli bělokorou, která v takových podmínkách odrůstá lépe než buk. Potvrzují to i poznatky MOUNTFORDA ET AL. (2006), když uvádí, že na živných stanovištích je výskyt přirozené obnovy buku pod úrovní 2 % Op nestabilní, nálet vykazuje velmi nízkou hustotu a semenáčky jsou





velmi malé, s minimálním výškovým přírůstem a silně zploštělou morfologií koruny. ELLENBERG (1996 IN HANEWINKEL 2001) jej popisuje jako stínsnášející druh a druh vysoce konkurenčně (kompetičně) schopný v zástinu („*shading competitor*“) v širokém spektru stanovištních (půdních) podmínek, jenž buku skrze vitalitu, kterou ve všech těchto podmínkách vykazuje, umožňuje dosažení pozice dominance či kodominance. To potvrzuje také LICHTENTHALER ET AL. (2007) při srovnání buku s jedlí, když uvádí, že buk má vyšší kompetiční sílu a při otevření porostního zápoje se adaptuje lépe a mnohem rychleji na rapidní změny světelných podmínek. VON LÜPKE (1998) buk spolu s klenem označuje v rané fázi obnovy jako silně kompetičně schopné druhy vůči všem ostatním listnáčům, a to zvláště ve světelných podmínkách pod 30 % světelného požitku volné plochy. Mnozí autoři (např. MADSEN 1994; EMBORG 1998; KUNSTLER ET AL. 2005 apod.) hovoří o vysokém růstovém potenciálu buku při nízkých světelných podmínkách (jako typické vlastnosti stínsnášející dřeviny) a za optimální světelné podmínky pro růst a vývoj buku hodnotí 30 – 40 % světelného požitku volné plochy. Na velkých plochách buk vykazuje relativně malou růstovou dynamiku ve srovnání s druhy světlomilnými (např. EMBORG 1998; KUNSTLER ET AL. 2005), (také typická vlastnost stínsnášející dřeviny). Také CHMELAR (1981), ÚRADNÍČEK, MADĚRA (2001), ÚRADNÍČEK (2004) hovoří o buku jako dřevině snášející i silný zástin, a to tak, jako málokterá ze stromových dřevin rostoucích na našem území. Pro tuto schopnost snášet silný zástin mohou mít i čisté bučiny několik pater, protože potlačení jedinci vydrží dlouho v podrostu. Z tohoto důvodu na příznivých stanovištích vytlačuje buk většinu ostatních dřevin, které potřebují více světla, což vede ke vzniku čistých bučin (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ÚRADNÍČEK 2004), (je to zároveň podpořeno i skutečností, že u buku nastává společně maximum sociability a vitality; tato genetická predispozice buku podporuje v optimálních ekologických podmínkách tvorbu čistých bučin – viz níže). Zároveň je buk listnatou dřevinou, která v plně zapojeném porostu vykazuje relativně homogenní světelné podmínky ve své podúrovni; na rozdíl například od jilmu, který za stejných podmínek vytváří heterogennější světelnou mozaiku (EMBORG 1998).; přitom právě heterogenita mikrostanovištních podmínek (včetně světelných) je obecně klíčová pro vznik, růst a přežívání semenáčků (LARSON 1991; OLIVER, LARSON 1996). Optimální světelné podmínky pro výškový růst souvisí podle mnohých autorů s velikostí porostních mezer, které v pralesech dané dřeviny obsazují. Malé porostní mezery, které se v převážné většině vyskytují v přírodních lesích s dominantním zastoupením buku, zcela korespondují s obnovně-ekologickými vlastnostmi a charakteristikami buku (WAGNER ET AL. 2010). Např. RUNKLE (1990) uvádí pro buk velkolistý (*F. grandifolia*) vhodnost všech velikostí mezer, vzniklých výpadkem jednoho až čtyř dospělých úrovnových stromů horní porostní etáže; tuto skutečnost vysvětluje tak, že v rámci pásma opadavých lesů se v přirozených podmínkách mnoho lesů (zvláště těch ve středu tohoto biomu) obnovuje především právě prostřednictvím porostních mezer po odumřelých jedincích. ZEIBIG ET AL. (2005) uvádí pro bukové pralesy Dinárských Alp průměrnou velikost spontánně vzniklých porostních mezer 137 m<sup>2</sup>, při mediánu 81 m<sup>2</sup>, 90 % z nich je menších než 300 m<sup>2</sup> a jejich plošná variabilita je 6 – 833 m<sup>2</sup>; k podobným hodnotám dospěla v i BOTTERO ET AL. (2011) a KENDERES ET AL. (2009) – obě u smíšených pralesů buku, jedle, smrku; KENDERES ET AL. (2008) uvádí v maďarských bukových pralesovitých rezervacích průměrnou velikost 40 – 93 m<sup>2</sup>; DRÖBER A VON LÜPKE (2005) zjistili maximální výměru rozvrátů ve slovenských bukových pralesovitých rezervacích okolo 0,4 ha, přičemž 85 % je menších než 250 m<sup>2</sup>. Více jak polovina porostních mezer vzniká odumřením pouze jediného stromu, 80 % odumřením maximálně tří stromů horní korunové vrstvy (DRÖBER, VON LÜPKE 2005). Hospodářské využití dřevin však mohlo přinést v důsledku používání různých pěstebních, zvláště obnovních, postupů určité změny ekologických vlastností a nároků dřevin (pravděpodobně v důsledku genetických driftů), neboť ČATER A LEVANIČ (2013) zjistili konkrétně u



buku a jedle, že v původních pralesích vykazují obě dřeviny vyšší stínsnášenlivost a vyšší schopnost reagovat na různé světelné podmínky (a také například lépe využít zvýšené koncentrace oxidu uhličitého), než v lesích hospodářských. Avšak i mezi samotnými hospodářskými způsoby mohou být odlišnosti ekologických vlastností dřevin, neboť uvedení autoři zjistili nejvyšší schopnost projevení fyziologických a morfologických adaptací ke stínu i schopnosti růstové odezvy v jednotlivě výběrném lese, a to u buku i jedle.

Buk lesní patří ve střední Evropě mezi hlavní dřeviny, které se uplatňují ve vegetačních stupních, a to společně s dubem zimním, jedlí bělokorou, smrkem ztepilým a klečí. Na rozdíl od těchto uvedených dřevin je buk jediný, který má produkční optimum ve vegetačním stupni, v němž dominuje; tedy ve čtvrtém vegetačním stupni (resp. LVS) – stupni bukovém. Zároveň je to právě jen buk, který má z uvedených dřevin v rámci lesního vegetačního stupně, kde má dřevina produkční optimum, nejvyšší sociabilitu. Střední sociabilitu má oproti buku smrk a jedle, nejnižší dub zimní. Nejvyšší sociabilita buku ve čtvrtém LVS souvisí s jeho nejvyšší vitalitou; na rozdíl např. od dubu a smrku, jejichž geneticky podmíněná vitalita jim neumožňuje se plně rozvíjet za nejvyšší sociability v nesmíšených porostech. Z uvedených hlavních dřevin utvářejících vegetační stupňovitost je tedy produkčnímu optimu buku nejbližší jedle, neboť ta má své produkční optimum na rozhraní 4. a 5. vegetačního stupně, resp. LVS (RANDUŠKA ET AL. 1986). Také rozšíření buku a jedle u nás je v rámci vegetační stupňovitosti prakticky totožné, ačkoliv do bukodubového (2. LVS) jedle sestupuje pouze v rámci ekologické řady podmáčené a oglejené (resp. na edafických kategoriích O, P, Q, T, G); horní hranice rozšíření obou druhů je však v rámci ekologických řad extrémní, exponované, kyselé, i živné (i přechodné) identická a pohybuje se převážně na hranici sedmého a osmého LVS (PLÍVA 2000). Jádrem ekologického i produkčního optima buku uvádí PLÍVA (2000) v SLT 4B, 4H a 4D. Je to právě buk spolu s jedlí, které mají velký význam v porostní ekologické diferenciaci. Obě dřeviny k nám imigrovaly ze svých pozdně glaciálních refugií v postglaciálním vývoji jako poslední. Obě dřeviny nemohou dosáhnout z ekologických důvodů ani spodní, ani horní hranice lesních vegetačních stupňů (u jedle výlučně; buk může tvořit horní hranici lesa); buk nemá vhodné existenční podmínky v dubovém a smrkovém vegetačním stupni, avšak má širší ekologickou amplitudu než jedle (výrazněji v podmínkách oceánického klimatu a snižující se s postupem k subkontinentálnímu klimatu) a díky tomu může, na rozdíl od jedle, za jistých podmínek vytvářet i horní hranici lesa (RANDUŠKA ET AL. 1986). Svojí vysokou ekologickou plasticitu buk dokazuje v také v pralesovitých rezervacích – například v NPR Žákova Hora buk zcela dominuje (navzdory odchylce stanovištních podmínek od ekologického optima buku – nadmořská výška 730 – 808 m na migmatitech a rulách; 120 dní průměrná délka vegetační doby; počet dnů s průměrnou teplotou nad 10° C je 139; chladná oblast CH7 podle QUITTA 1974; avšak výhodnému srážkovému úhrnu ve vegetační době 440 mm, tj. 60 % z celkového ročního úhrnu), a to nejen na SLT 6B, 6S, 6D, 6A a na 6K, 6N, ale dokonce také na 6O a 6G, přičemž na všech těchto stanovištích dosahuje zastoupení v rozmezí 65 – 83 % (podílu počtu jedinců, objemového podílu, i podílu výčetní základny); avšak je nutné zdůraznit, že při současné absenci jedle oproti přirozené skladbě (z důvodu historického vývoje území), (VRŠKA ET AL. 2002).

Buk vyžaduje humidní klima, v němž srážky převyšují výpar (MRÁČEK 1989). V oblasti optimálního rozšíření je buk prakticky indiferentní ke geologickému podkladu (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004), nemá velké nároky na půdu ani na mateční horninu zvláště v oblastech klimaticky mu vyhovujících (MRÁČEK 1989). Roste téměř na všech druzích hornin; vynechává stanoviště suchých písků, těžkých a nepropustných jílů, bažinaté a rašelinné půdy (CHMELAŘ 1981; ELLENBERG 1996 IN HANEWINKEL 2001; ÚRADNÍČEK 2004). Avšak na písčitých půdách bohatých na živiny s vysokou hladinou spodní vody buk vytváří čisté i smíšené porosty, jaké



nacházíme například v Pomořanech. Buk patří mezi dřeviny středně náročné na obsah živin v půdě, spolu s habrem, jedlí, modřínem a smrkem (MRÁČEK 1989). Podle LYRA (1996) patří buk k dřevinám, které se vyznačují relativně vysokou optimální teplotou kořenů pro jejich růstovou aktivitu i z pohledu vitality dřeviny, a to konkrétně 20° C, tedy stejně jako lípa srdčitá (a více než smrk ztepilý, douglaska, klen, modřín opadavý, borovice lesní, které mají optimum pod 15° C; méně než například dub letní a habr, které mají optimum v 25° C).

Tam, kde klima a jiné ekologické faktory nejsou již optimální, stoupají výrazně nároky buku na půdu (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Mimo oblast růstového optima stoupají nároky na půdu, například v příliš teplých polohách buk vytváří porosty na flyšových půdách s vysokým obsahem vody. Na našem území jsou za nejlepší podmínky pro růst a vývoj bučin považovány oblasti karpatského flyšového pásma – Bílé Karpaty; dále pak teplejší místa na čedičových podkladech, zvláště na stinných svazích (např. v severních Čechách), (MRÁČEK 1989). Požadavky na půdu tak musejí být brány v souvislosti s klimatickými poměry. Pokud může, vyhledává buk živnější podklady a často vápence, pokud má dostatek srážek (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Typickým příkladem vysoce kvalitních bučin na vápencích při dostatečném úhrnu srážek lze nalézt například v jihovýchodní části Slovinska, v dinárském krasu s průměrným ročním srážkovým úhrnem 1200 mm (BEDNÁŘ ET AL. 2012). V Karpatech buk výrazně dominuje na vápencích a andezitech, v Čechách na čedičích. Ve flyšových částech Karpat vyhledává živnější pískovce (CHMELAR 1981). V chladnějších polohách rozšíření buku, typicky v jižním Švédsku, jsou nároky buku na vodu okolo 500 mm srážkového úhrnu za rok; v Pyreneích je rozšíření limitováno minimálním úhrnem 800 mm; na vápencovém podloží nároky na vodu narůstají a bučiny (čisté či smíšené s jedlí) vynikající kvality jsou na stanovištích s ročním úhrnem okolo 1500 mm (např. Jura, Schwarzwald, Vogézy). Naopak v Kalábrii se buk přizpůsobil (i svojí morfologií) teplejší a sušší oblasti a bez deště vydrží i 3 měsíce (MRÁČEK 1989). Buk nesnáší stoupaní hladiny spodní vody k povrchu půdy; nesnese záplavy, proto chybí všude v lužních lesích (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Buk je v různých stupnicích nároků dřevin na vodu řazen mezi dřeviny se středními nároky, kam však bývá řazena například i jedle; obecně jsou obě tyto dřeviny svými nároky na vodu méně náročné, než smrk (MRÁČEK 1989).

Buk vyžaduje dostatek srážek a zvláště v letním období musí mít dostatečnou relativní vlhkost; z toho důvodu mu na chladném severu stačí asi 500 mm srážek, zatímco na jihu areálu musí být srážky nejméně 800 – 1000 mm ročně. V některých oblastech jsou proto bučiny typicky zastoupeny v pásmu hojných mlh (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Buk je také dřevinou, která dobře propouští atmosférické srážky k přízemním vrstvám a k půdě, a to i v hustých porostech (MRÁČEK 1989), zároveň je to dřevina, která se díky svému postavení, úhlení a rozvětvení hlavních větví vyznačuje vysokou úrovní kmenového stoku. Bukové porosty propouštějí značné množství spadlých srážek do porostní podúrovně a k půdě; z celkových letních srážek propustí buk okolo 80 % (smrk 59 %); při nízkém srážkovém úhrnu (do 5 mm) je to v bučině 63 % (ve smrčině jen 29 %), (MRÁČEK 1989). Nároky buku na vodu jsou zřetelně jasné při jeho srovnání s olší lepkavou (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.); ve 105-letém porostu buku představovala podle HERBSTA ET AL. (1999) roční transpirace rovných 50 % ročního srážkového úhrnu (tj. průměrně 390 mm) a evapotranspirace pak rovných 79 % (tj. 620 mm); zatímco sousední porost olše ve věku 60 let vykazoval 69 %, resp. 99 % (tj. 540, resp. 770 mm).

Buk má značné nároky na provzdušněnost půdy a ideálně zakořeňuje na dostatečně kyprých půdách (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ÚRADNÍČEK 2004). Buku vyhovují hlubší minerální půdy s dobrou fyzikální strukturou. Na takových půdách vytváří bohatou kořenovou soustavu srdčitého tvaru schopnou přivádět z hlubších vrstev půdy do oběhu živiny; k tomu



přispívá odumíráním kořenů, které po zetlení zanechávají v půdě dutiny důležité pro přístup vzduchu i oběh vody (MRÁČEK 1989). Na hydrologické vlastnosti půdy navíc působí pozitivně také bukový opad (BENS ET AL. 2007). Buk svým opadem listů silně ovlivňuje půdu. Za přístupu světla a dostatečné vlhkosti se listů rychle rozkládá; hlavní roli přitom hraje bohatá půdní flóra a fauna (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004; ELMER ET AL. 2004). Přínos buku pro vytváření příznivé fyzikální a chemické struktury lesních půd je již déle uznáván. Příznivý je opad bukového listů; velmi důležitá je také schopnost buku translokovat živiny (hlavně vápník) z hlubších vrstev půdy do svrchních, a to odběrem živin z hloubky (díky svému kořenovému systému), uložením v listech a po jejich opadu obohacením humusové vrstvy půdy. Tento zpětný koloběh činí u vápníku okolo 80 kg na hektar (MRÁČEK 1989). Kvalita bukového opadu při jeho vnesení do smrkových monokultur je klíčovým faktorem také z pohledu značného nárůstu dekompozičního potenciálu díky zásadním změnám ve složení dekompozitorů (ELMER ET AL. 2004).

Teplota ovlivňuje areál rozšíření buku, které je vymezeno oceánickým nebo přechodným podnebím (MRÁČEK 1989). Na východě končí rozšíření buku na hranici kontinentálního klimatu a také ve střední Evropě se buk vyhýbá oblastem s příliš suchými a horkými léty a krutými zimami (CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Buk vyžaduje vlhká léta a mírné zimy a proto chybí v oblasti kontinentálního klimatu na východě evropského kontinentu (BRADSHAW ET AL. 2010). Vyhovuje mu kolísání průměrné měsíční teploty v rozmezí 15 – 25°C mezi nejteplejším a nejchladnějším měsícem, přitom nejchladnější má mít optimálně průměrnou teplotu kolem 0° C. Optimální stanoviště bučin ve střední Evropě má průměrnou roční teplotu kolem 10° C při srážkovém úhrnu kolem 1000 mm, příznivá červencová průměrná teplota je kolem 18° C. Pro příznivý vývoj buku je třeba alespoň 3 – 4 měsíce dlouhé vegetační sezony; tato doba se může v závislosti na vlhkosti dané oblasti prodloužit až na 7 měsíců. Teplotní extrémů vymezují hranice přirozeného rozšíření buku – potřebuje nejméně 26 letních dní (s maximem přes 20,5° C) a snese nejvýše 120 zimních dní (s maximem pod 5° C), (MRÁČEK 1989); právě mrazy vylučují v některých oblastech účast buku v porostní směsi (ať již horských partiích; nebo naopak v mrazových kotlinách), (MRÁČEK 1989; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; ÚRADNÍČEK 2004). V severní části areálu rozšíření, v jižním Švédsku, je hranice areálu buku tvořena izotermou, od níž je dále na sever mrazové období delší než 4 měsíce. Na pozdní mráz je citlivý i proto, že brzy raší; v některých mrazových polohách se však vyvinuly proveniencce pozdě rašících buků (MRÁČEK 1989). Na mráz je buk citlivý po celý svůj život (GRIME ET AL. 1988); z toho důvodu se u buku vyvinuly adaptace sloužící k ochraně rašících listů před poškozením mrazem, jako je vysoká úroveň dormance, či nutnost výskytu jednak dlouhé chladné periody (v zimě) a jednak následný výskyt dlouhé periody s teplotami nad 5° C (MURRAY ET AL. 1989). Pro dobu rašení však existuje silná genetická predispozice, proto existuje možnost volby pozdně rašících proveniencí, které budou méně náchylné k poškození pozdními mrazy, jak na provenienčním výzkumu ve Francii dokázali DU CROS A THIEBAUT (1988). FALUSI A CALAMASSI (1996) prokázali vliv mrazu během zimního období za primární faktor odstranění dormance pupenů, přičemž interakce působení mrazu v zimním období a délky dne se vzájemně umocňují a fotoperioda je částečně schopna substituovat zimní mráz; k odstranění dormance tak postačuje působení jednoho či druhého faktoru, ale faktor teploty je tím hlavním (FALUSI, CALAMASSI 1996). Mráz poškozuje čerstvé letorosty; mladší jedince může mráz úplně zničit, ale trpí jím i dospělé stromy. Poškození mrazem způsobuje také křivost a uzlovitost kmene. Pro tuto citlivost k pozdním mrazům je problematická jeho obnova na holinách (např. CHMELAR 1981; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001; LÖF ET AL. 2007; PETRITAN ET AL. 2007, 2009; RUMPF, PETERSEN 2008; LINNERT 2009; KINT ET AL. 2010).



Vycházíme-li z teplotních nároků dřevin daných jejich vertikálním rozšířením, je buk stejně náročný na teplo jako lípa malolistá a náročnější než klen, jedle, smrk, borovice, bříza, osika (v pořadí od teplotně náročnějších k nejméně náročným); avšak stupnice je pouze orientační, s ohledem především na humiditu i trofnost (MRÁČEK 1989). Souhrnně tedy lze nároky buku na teplo vyjádřit požadavkem vyrovnaných teplotních podmínek, které typicky panují v oblastech s oceánickým podnebím (MRÁČEK 1989; ÚRADNÍČEK, MADĚRA 2001). Právě preference takových podmínek je příčinou, proč význam buku a jeho zastoupení ve střední i východní Evropě (a zvláště pak na území našeho státu) značně naroste již v období let 2070 - 2100 při naplnění současného scénáře globální změny klimatu (HANEWINKEL ET AL. 2013); (zároveň i to je jedna z příčin, proč se již současný výzkum, vývoj a inovace v oblasti technologií zpracování dřeva silně orientují na využití bukové dřevní suroviny – HORÁČEK 2014). Nicméně CAMPIOLI ET AL. (2011) upozorňuje na citlivost buku k suchu, tato citlivost může, zvláště v důsledku extremity srážkového úhrnu během vegetačního období a celkovému rozložení srážek v průběhu roku být v rámci globální změny klimatu pro buk limitující (a pro smrk zcela kritická). Ještě kritičtěji pak v souvislosti nárůstu stresu suchem během globální změny klimatu hodnotí vyhlídky buku GEßLER ET AL. (2007). Naopak REYER ET AL. (2010) buk hodnotí jako kompetičně silný druh především díky jeho distribuci jemných kořenů a tím také jako druh silný a odolný vůči historickému vývoji klimatu, i vůči současným nejušší scénářům změny klimatu a hodnotí jej v tomto směru lépe, než douglasku. K tomu se kloní také AMMER ET AL. (2008<sup>1</sup>) když buk označuje za jednu z listnatých dřevin odolnějších vůči suchu natolik, aby bylo vhodné její uplatnění i pod vlivem globální změny.

Právě pro své vlastnosti, spočívající především ve vysoké resilienci vůči přirozeným rozvratům (disturbancím), vysoké adaptabilitě vůči rozličným stanovištním podmínkám (i jejich případným změnám) a také díky své melioračním vlastnostem (zlepšení půdních vlastností i půdní biodiverzity) je buk nejčastěji volenou dřevinou při praktických přeměnách smrkových sekundárních monokultur ve střední Evropě (AMMER ET AL. 2008<sup>1</sup>).

Náhlé vystavení kmenů ze zástinu plnému slunci má za následek korní spálu (CHMELAŘ 1981; ÚRADNÍČEK 2004). Buk je středně citlivý na znečištěné ovzduší, avšak v pásmech zcela zničených smrkových porostů imisemi zůstávají přimíšené buky i bukové porosty zdravé (CHMELAŘ 1981); je řazen mezi dřeviny odolné vůči oxidu siřičitému (SO<sub>2</sub>), spolu s duby (zejména červeným), jilmy, javory, břízami, olší, topoly, vrbami, tiselem, borovicí černou, modřínem a limbou (MRÁČEK 1989). Zároveň je buk velmi vhodnou dřevinou pro přeměny porostů náhradních dřevin v oblastech dříve silně zasažených imisním hnutím porostů (BALCAR, KACÁLEK 2003; HOBZA ET AL. 2008).

Dlouze a široce diskutovanou je u buku otázka nepravého jádra (NEČESANÝ 1958; KNOKE ET AL. 2006; ZEIDLER 2010). Zvláště KNOKE ET AL. (2006) v tomto směru učinil podrobnou studii důležitosti jednotlivých kvalitativních parametrů na cenu bukových výřezů v Bavorsku, a to oslovením 4.026 odběratelů; přitom zjistil zásadní rozdíl mezi požadavky asijských a evropských odběratelů. Zatímco asijská odběratel primárně orientovali svůj zájem na dimenzi výřezů (ve smyslu maximální tloušťky), evropští kupci se navzájem více odlišovali ve svých požadavcích na kvalitativní parametry. Obecně evropští odběratelé preferují nákup bukových sortimentů s podílem nepravého jádra do 30 %, zatímco asijská akceptují i vyšší podíl nepravého jádra a dokonce v případě překročení 30% podílu nepravého jádra již považují tuto charakteristiku za marginální, i kdyby byl podíl nepravého jádra okolo 50 %.

### 2.3.3 Rozšíření

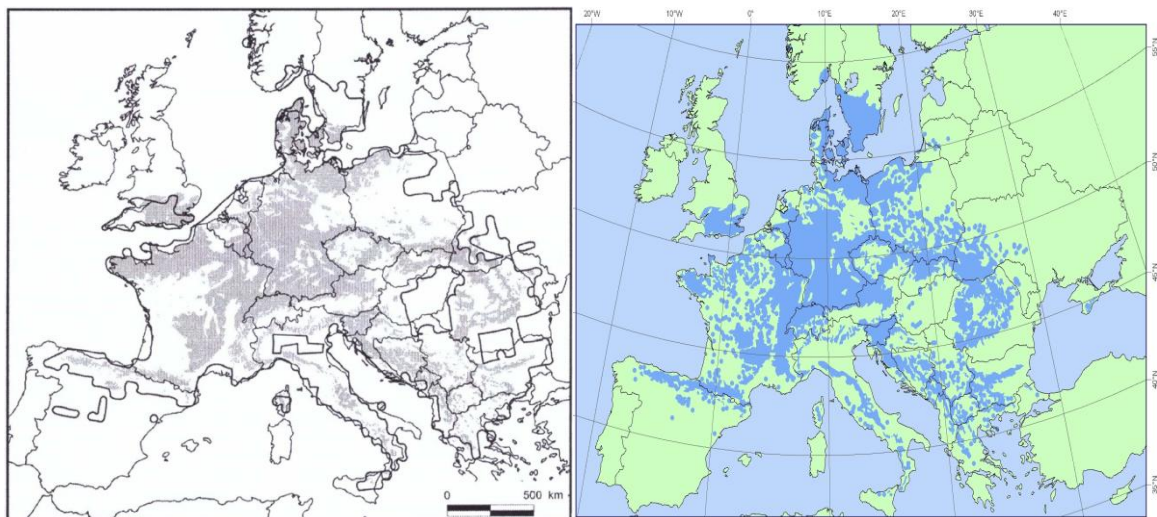
Areál buku lesního se rozkládá od jižní Anglie a jihu Švédska, kde buk roste v nížinách, po Apeniny v severní Itálii, kde buk zaujímá stupeň v rozmezí 1100 až 1900 m n.m. (BRADSHAW ET AL. 2010). Přirozený areál buku lesního zaujímá velkou část Evropy, především střední a západní. Východní hranice areálu vychází od Kaliningradu, pokračuje Polskem, kde tvoří směrem na západ hluboký zářez kolem Varšavy; následně se stáčí jihovýchodně od Dněpru, aby se za Kamencem Podolským stočila na jih, vyhnula se západně velkým obloukem Dunajské nížině v Rumunsku a





Bulharsku a dosáhla pak jižní hranice areálu na jižních úpatích horstev severního Řecka. Západní hranici areálu tvoří Pyreneje, na sever se stáčí areál přirozených bučin v jihovýchodní Anglii, přes Dánsko až po jižní Švédsko (na jih od Göteborgu). Na jihu areál rozšíření buku vybíhá celými Apeninami až k nejnižší hranici rozšíření na Sicílii. I Korsika je součástí jeho přirozeného areálu. V řeckých a italských horách buk vyhledává oblasti s ročním srážkovým úhrnem nad 600 mm, proto jej v Apeninách nacházíme nad hranicí 1000 m n.m. a v Řecku dokonce nad 1300 m n.m. Horní hranice buku je však mnohem vyšší; bukový les nalezneme v Apeninách v nadmořské výšce téměř 1840 m, na Etně pak dokonce 1960 m; v Pyrenejích pak v 1800 m a v bulharských Rodopech v 1700 m (MRÁČEK 1989). V jižní Francii je buk vázán na výskyt v nadmořských výškách 1000 – 1500 m n.m. (PARELLE ET AL. 2006). Avšak horní hranice tvořená již zakrslými buky je ještě výše, a to v nadmořské výšce nad 1800 m v Rodopech, Bernských Alpách a Tessinských Alpách; nad 1900 m Apeninách a Pirinech; nad 2000 m v řeckých pohořích (Pindos, Olymp) a na sicilské Etně dokonce nad 2015 m n.m. Horní hranici lesa buk vytváří především v Pyrenejích, Vogézách, Apeninách a Poloninských Karpatech. Naopak v jihovýchodní Anglii vystupují bučiny maximálně do 300 m n.m.; ve Skandinávii dokonce maximálně do 190 m n.m. V pomořanském Pobaltí má buk nížinný výskyt a sestupuje přitom až na pobřeží moře. Ve středoevropských pohořích sestupují bučiny do nadmořské výšky kolem 200 m, na strmých severovýchodních svazích výjimečně i do oblastí 200 – 100 m n.m. V Pyrenejích sestupuje buk nejnižší do 400 m n.m.; v Maďarsku kolem Dunaje dokonce k 50 m n.m.; v Rumunsku do úrovně 250 – 300 m n.m., výjimečně i k 100 m n.m.; v Karpatech je buk nejnižší v rozpětí 300 – 350 m n.m. Velké výškové rozpětí nejnižšího sestupu buku je na Balkánském poloostrově, a to 150 – 600 m n.m.; naopak Apeninách a na Korsice má buk nejnižší nadmořskou výšku svého výskytu velmi vysoko – mezi 900 až 1000 m n.m. (MRÁČEK 1989).

Dosud jednu z nejdětalněji zpracovaných přehledových map areálu výskytu buku lesního zpracoval na základě kompilace poznatku celé řady studií BRADSHAW ET AL. (2010); další soudobou mapu areálu rozšíření zkompletovali členové skupiny EUFORGEN (Evropský program lesních genetických zdrojů, 2006), obojí viz obr. 5.



Obr. 5: Přirozené rozšíření buku lesního (*Fagus sylvatica* L.).

Vlevo převzato od BRADSHAW ET AL. (2010), tučná čára značí celkový areál přirozeného výskytu bez ohledu na zastoupení buku v tomto areálu (sestavil podle JALAS, SUOMINEN 1972 – 1999); šedivé plochy značí území, kde by buk v přirozené druhové skladbě dominoval (sestavil podle BOHN ET AL. 2000 a GIESECKE ET AL. 2007). Vpravo mapa areálu rozšíření podle EUFORGEN (2006).





#### 2.3.4 Postglaciální vývoj

HUNTLEY A WEBB (1989) porovnali dynamiku šíření a výskyt *F. sylvatica* v Evropě a *F. grandifolia* v Severní Americe během holocénu a zjistili v těchto otázkách velkou podobnost těchto úzce příbuzných druhů, zvláště pak stejné odezvy na změny klimatu, především na nárůst zimních teplot během pozdního holocénu.

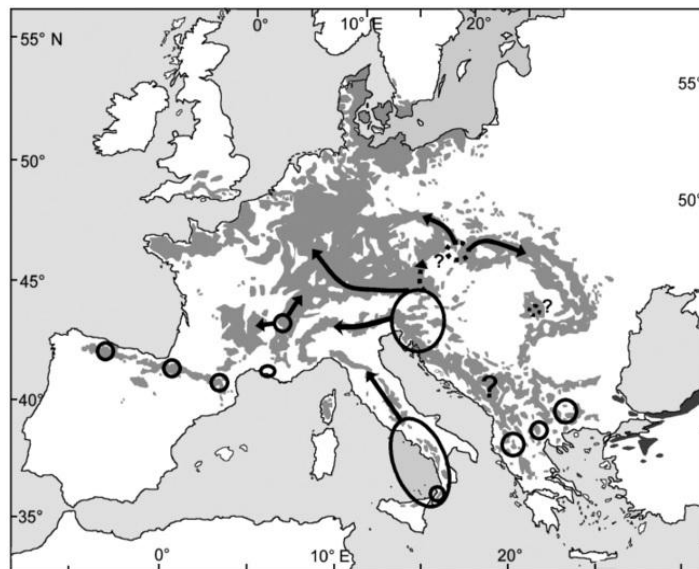
Historie šíření buku lesního během posledního postglaciálního období vykazuje stejné zákonitosti šíření a stejná ovlivnění rychlosti šíření do dalších území (především prostřednictvím působení klimatických faktorů), jako v případě šíření ostatních druhů buku (*F. grandifolia* a *F. crenata*) v Severní Americe, resp. Japonsku. Ve všech případech byla totiž historie šíření silně ovlivněna lokalizací glaciálních refugií a patrným vznikem odlehlých počátečních populací v raném holocénu. Při ideálních růstových podmínkách vykazaly všechny tři druhy buků na třech různých kontinentech podobnou rychlost šíření, a to přibližně okolo méně než 100 metrů/rok. Na severním okraji areálu rozšíření buku lesního ulehčoval šíření buku do těchto oblastí výskyt disturbancí (BRADSHAW ET AL. 2010).

Důkladnou analýzu invaze buku a jedle do střední Evropy provedli TINNER A LOTTER (2006); obě dřeviny podle nich přirozeně expandovaly do střední Evropy přes jižní oblast střední Evropy, a to v důsledku změn klimatu. V oblasti severního předhůří Alp započala expanze obou dřevin před začátkem přeměny krajiny neolitickým člověkem (tj. před kácením a žďářením lesů za účelem zavádění zemědělství). Následnou činností antropogenně narušené listnaté lesy (porostní směsi lísky, dubu, lípy, jasanu a jilmu) pak nebyly schopny odolat invazi buku a jedle v rámci dlouhodobého vývoje; migrační opoždění buku a jedle tak končí před cca 8200 lety a samotná expanze obou druhů se rozvlekla na přibližně 1000 let. V oblasti severní části střední Evropy buk expandoval až po začátku neolitu a je proto pravděpodobné, že to byla také lidská činnost, která napomohla dynamice šíření buku v této oblasti. Nicméně je prokázáno, že hlavním důvodem šíření buku v této oblasti byly především kontinuální změny klimatu směrem k chladnějším a vlhčím létům.

Fosilní a genetická data souborně zhodnotila MAGRI ET AL. (2006), s cílem odpovědět na otázky ohledně souvislostí dřívější distribuce buku lesního v Evropě a současné genetické diverzity. Populace buku ve střední, východní a severní Evropě vykazují na základě analýz pomocí jaderných i chloroplastových markerů homogenní genetickou strukturu. Pro populace jižní a západní Evropy poukazují výsledky na celkově spíše nejednotnou genetickou strukturu, s množstvím samostatných izolovaných populací na Pyrenejském, Apeninském a Balkánském poloostrově a také v jižní Francii. Paleobotanické záznamy nabízejí informace o geografickém původu alespoň některých existujících populací buku, spolu s identifikací množství refugiálních oblastí, kde buk mohl přežívat během poslední doby ledové a zároveň tyto informace umožňují nalézt pravděpodobné kolonizační trasy pro migraci během postglaciálního období (obr 6). Současné poznatky ukazují na mnohem složitější situaci ohledně historie šíření buku, než jak bylo dříve obecně popisováno. Jižní Francie, východní Alpy – Slovinsko – Istrie a pravděpodobně jižní Morava a jižní Čechy mohou být pravděpodobně považovány za hlavní zdrojová území, ze kterých buk následně kolonizoval střední a severní Evropu, což mimo jiné znamená existenci relativně severních refugií dřevin mírného pásma zde v Evropě. Naproti tomu to znamená, že populace přežívající dobu ledovou v mediteránních oblastech se následně nešířily do střední Evropy. Objasnění umístění glaciálních refugií vrhá nové světlo na možné mechanismy genetických divergencí (rozdílností) během procesu kolonizace. Zdá se, že francouzská a slovinská populace, které kolonizovaly střední Evropu, nemohou být uvažovány jako přední okraj jižních populací, neboť byly geograficky i geneticky odlišné od populací ve Španělsku a na Balkáně. Populace buku,



kteřé přežily v severním Španělsku, v Itálii a na Balkánském poloostrově, mohly migrovat na sever již na samém počátku postglaciálu, avšak příliš mnoho na sever se nepohnuly. Například balkánská populace tak nekolonizovala Karpaty a populace italská dosáhla pouze severní části Apeninského poloostrova, a to až v druhé polovině holocénu. Většina z glaciálních refugií se nacházela v horských oblastech, kde přežívající populace nacházely kryté a humidní lokality k přežití. Šíření takovýchto populací pak přinášelo výhodu ve vyšších polohách, které se nacházejí v jižní a střední Evropě, ale bylo brzděno rozsáhlými nížinami (např. Maďarkou nížinou), nebo údolím (např. údolím Dunaje), které byly bukem kolonizovány až později v holocénu. Výzkumy zároveň naznačují, že buk měl pravděpodobně stejná refugia během minimálně posledních dvou střídání dob meziledových a ledových (a to střední – jižní Itálii; jižní – východní Francii; Slovinsko a pravděpodobně jižní Moravu, Balkán a severní část Pyrenejského poloostrova), což naznačuje časové rozpětí (řádově stovky tisíc let) nutné ke vzniku zjištěné genetické rozdílnosti. Zdá se tedy, že současná genetická různorodost u buku nebyla formována jednou epizodou doby ledové a meziledové, ale opakovanými cykly střídání obou období od minimálně středního Pleistocénu (MAGRI ET AL. 2006).



Obr. 6: Současný předpoklad rozmístění glaciálních refugií a refugiálních oblastí (značeno kroužky a elipsami) buku lesního na vrcholu poslední doby ledové a hlavní kolonizační trasy v průběhu postglaciálu; stanoveno na základě souborných poznatků jaderných a mimojaderných genetických markerů a poznatků paleobotaniky (primárně pylových analýz), sestavila MAGRI ET AL. (2006).



### 3 METODIKA, CÍLE VÝZKUMNÝCH TÉMAT

Z pohledu stanovištní typizace byla práce realizována na souborech lesních typů (SLT) 5K a 6K (skupina typů geobiocénů 5A3 *Fageta piceoso-abietina*, méně často 6A3 *Fageta abietina-piceosa*), (PLÍVA 1987). Stanovištní typizace je cenným nástrojem pro hospodářskou úpravu lesů a může být využita k doporučení vhodné druhové skladby budoucích porostů (KAZDA, PICHLER 1998). Výběr edafické kategorie „kyselá – normální“ byl z důvodu její relativně vysoké míry reprezentativnosti celé ekologické řady „kyselá“. Samotná skutečnost, že výzkumné plochy byly výlučně v podmínkách této ekologické řady, vycházela z pečlivého uvážení situace stanovištní typizace v rámci celé České republiky. V 5. jedlobukovém a 6. smrkobukovém LVS je totiž tato ekologická řada v případě prvně jmenovaného (5. LVS) zastoupena jako druhá plošně nejvýznamnější, a to s plošným podílem 37 % (živná ekologická řada 44 %); v 6. LVS již zcela dominuje, a to s plošným rozsahem 45 % (druhá, nejvíce zastoupená ekologická řada živná má 23 %). Celkově zaujímá kyselá ekologická řada 5. a 6. LVS téměř 16 % výměry porostní půdy lesů v našem státě a je v těchto dvou LVS řadou s nejčtenějším zastoupením (ZPRÁVA, 2012). Oba zmiňované SLT navíc spadají do HS 53, který je obecně druhým plošně nejrozšířenějším a smrk v něm zaujímá 75 % porostní plochy (SOUČEK, TESAŘ, 2008). Rámcové vymezení této práce z pohledu stanovištní typizace tak vycházelo ze současné porostní situace a ze širší možnosti uplatnění výstupů práce; bylo tedy prioritně motivováno úsilím o to, aby byl plošný rozsah lesních porostů na území ČR, kde mohou závěry a doporučení této práce najít své uplatnění, co možná největší. Ve stanovištních podmínkách vylišených pro rozsah této práce (5K a 6K) obzvláště platí význam smrku jako hlavní dřeviny druhové skladby a jeho významný podíl je předpokládán i v cílové druhové skladbě porostu po dokončení druhové přeměny či celé transformace porostů, neboť se jedná o stanoviště relativně nejméně ohrožená abiotickými činiteli. Z toho důvodu bývají charakterizovány jako stanoviště se střední naléhavostí přestavby (SOUČEK, TESAŘ, 2008). Stanovištní vylišení má významnou úlohu při všech studiích, ve kterých je hlavní nezávisle proměnnou faktor „světlo“ (světelný požitek). Schopnost druhu snášet stín totiž významně ovlivňuje optimum či vychýlení ostatních ekologických faktorů, jako je zásobení vodou a živinami (např. RANDUŠKA ET AL. 1986; KIMMINS 1997, KOBE, COATES 1997, WRIGHT ET AL. 1998; COOMES, GRUBB 2000; JALOVIAR ET AL. 2013). Proto právě realizace výzkumu na troficky chudších, kyselých stanovištích má vysokou míru reprezentativnosti stínsnášenlivosti obou studovaných druhů dřevin, neboť na živných (i na vodou lépe zásobených) stanovištích schopnost druhu snášet stín ještě narůstá.

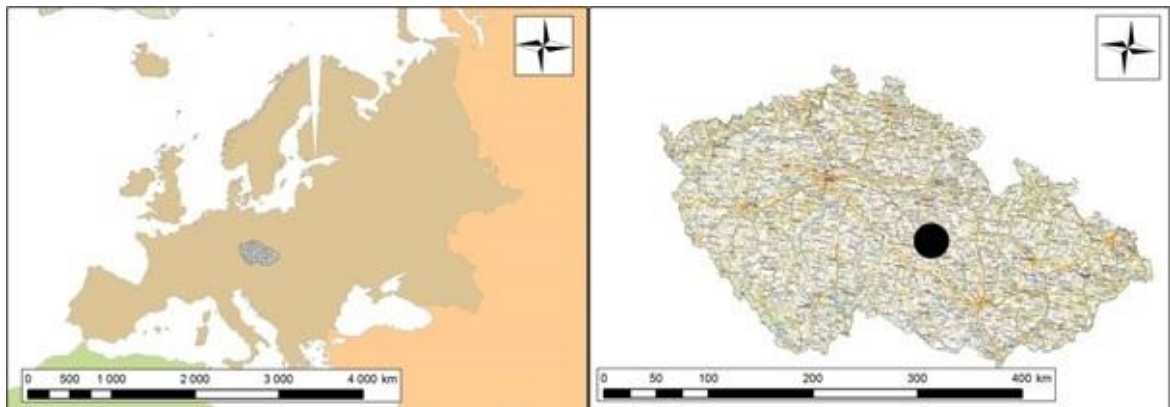
Na vymezeném stanovišti navíc buk a jeho porostní příměs představují optimální alternativu k současnému, často výlučnému, zastoupení smrku z důvodu ekologických nároků buku, i jeho pozitivních účinků, které s sebou jeho příměs přináší (podrobně rozebráno v kap. 2 *Rozbor problematiky*). A to jak z pohledu ekologie lesních porostů, tak jejich celkové produkce (otázky změny humusových forem, půdotvorných procesů, biologické aktivity půdy, produkčního potenciálu stanoviště, mechanické stability porostů, zvýšení celkové objemové produkce lesa atd.). Stanovištní vhodnost buku v těchto podmínkách se promítá i v současně platné legislativě (příloha č. 4 k vyhlášce č. 83/1996 Sb.), podle které může být na SLT 5K a 6K (potažmo CHS 53, resp. hospodářství kyselých stanovišť vyšších poloh) buk dřevinou hlavní, resp. základní.

Z toho důvodu byla práce zaměřena na uvedené dva druhy dřevin, tedy smrk ztepilý a buk lesní, u kterých je v rámci stanovištních podmínek (vycházejících z výše popsané stanovištní typizace) předmětem zájmu komparace růstové dynamiky obou dřevin a další dílčí otázky, vztažené k těmto dřevinám. Výzkumné otázky byly v případě smrku nastoleny s ohledem na



skutečnost, že je dřevinou současně zastoupenou ve stávajících porostech před jejich přeměnou (přestavbou). Naopak v případě buku byla struktura výzkumných úkolů uzpůsobena skutečnosti, že jde o dřevinu do stávajících porostů vnášenou, tedy v porostní skladbě obnovovaných porostů absentující. Zatímco v případě smrku může být při obnově smrkových monokultur zvolena přirozená nebo umělá obnova, v případě buku a využití cesty přímých porostních přeměn jde o výlučné použití umělé obnovy zvláště v případech, kdy v obnovovaných porostech není ani jednotlivá příměs buku. V případě obnovy smrku je účelné a přednostně výhodné užití přirozené obnovy tam, kde to fenotypová klasifikace obnovovaného porostu umožňuje. Výhodnost přirozené obnovy je dána hledisky ekologickými i ekonomickými (např. genetická variabilita budoucího porostu, zachování místního ekotypu, vyšší výchozí počet jedinců budoucí pěstební výběr, naplnění principu biologické automatizace, nižší dodatková energie do ekosystému a tím vzniklá ekonomická efektivita, nižší senzitivita náletu i nárůstu ke škodám zvěří i dalším biotických škůdců atd.) a byla detailněji rozebrána v kap. 2 *Rozbor problematiky*. Vnášení buku do stávajících porostů smrku lze uskutečnit prostřednictvím obnovních prvků clonosečného, násečného nebo holosečného charakteru. Od výše popsaného základního pojetí a definování problematiky se následně odvíjel celý metodický přístup, stejně jako konkrétní zkoumaná hlediska, tedy předmět zájmu předkládané disertační práce.

Vhodné výzkumné plochy pro řešení všech níže popsaných výzkumných úkolů (tj. ke sběru terénních dat a měření) byly nalezeny na Českomoravské vrchovině. Konkrétně se jednalo o tři sousední lesní hospodářské celky o přibližné výměře 13 tisíc hektarů (obr. 7).



Obr. 7: Lokalizace výzkumných ploch ke sběru terénních dat a řešení dílčích výzkumných témat předložené práce.

Růstová dynamika mladých jedinců obou sledovaných druhů dřevin (tj. růstové fáze nálet, nárost, mlazina u přirozené obnovy smrku a růstové fáze kultura, mlazina, tyčkovina u umělé obnovy buku) byla zkoumána v závislosti na hlavním ekologickém faktoru klimatického pásma temperátních lesů – faktoru porostní světlo. Mezi celou řadou růstových faktorů je právě světlo tím faktorem, který hraje zcela mimořádnou roli v lesním prostředí, přinejmenším na humidních stanovištích temperátní zóny (KIMMINS 1997). Světlo, jak je obvykle nazýváno viditelné záření (rozsah vlnových délek cca 400 – 750 nm), je nejdůležitějším faktorem prostředí ovlivňující růst a vývoj rostlin (PROCHÁZKA ET AL. 2003). Ačkoliv ekologické nároky jsou ve své podstatě shodné pro všechny druhy dřevin (tj. světlo, vody, živiny, atd.), tak právě světlo hraje napříč těmito klíčovými nároky nejdůležitější roli (FINZI, CANHAM 2000; STANCIOIU, O'HARA 2006); hraje zcela klíčový význam, neboť je to faktor, který přímo či nepřímo ovlivňuje ostatní stanovištní faktory (JARČUŠKA 2009). Světlo (a obecně proměnné veličiny světla) je nejvíce určujícím faktorem dřevní produkce (MONTEITH 1972 IN GSPALTL ET AL. 2013), protože je hlavní určující veličinou fotosyntézy (GSPALTL ET AL. 2013). Růst je spolu s mortalitou rozhodující proces určující osud mladých jedinců během



přirozené obnovy (HARCOMBE 1987). Růst je integrovanou mírou uhlíkové bilance na úrovni celého jedince, která v rozhodující míře určuje mortalitu (GIVINISH 1988). Jelikož je uhlíková bilance mladých jedinců především limitována světlem, je jejich mortalita často hodnocena jako závislost na světle (KOBE ET AL. 1995). Stínšnášenlivost a růstová odezva k daným světelným podmínkám jsou důležité pro celkovou růstovou strategii, kompetiční dynamiku a vývoj porostu (CAMHAM 1989; MASON ET AL. 2004). Znalosti porostních strukturních charakteristik a jejich vlivu na světelné podmínky v porostní podúrovni jsou proto klíčové pro porozumění růstu a procesu obnovy v lesních ekosystémech (LIEFFERS ET AL. 1999). Zjištění světelných poměrů na plochách obnovních prvků a tím stanovení světelných podmínek, ve kterých konkrétní jedinec roste, jako nezávisle proměnné, ke které byly následně vztahovány veškeré parametry jedinců buku a smrku, bylo provedeno metodou nepřímého měření světla, a to analýzou hemisférické fotografie, pořízené technologií tzv. „Fish-eye“ (~rybí oko). Jedná se o fotografii pořízenou sestavou s širokouhlým objektivem, který umožňuje zobrazení výšeče v úhlu 180° na jednom snímku (obr. 8). Jde o metodu vyvinutou původně pro meteorologii; dnes je velmi populární metodou nejen pro svou v terénních podmínkách snadnější uchopitelnost (ČATER ET AL. 2013), ale poskytuje i velmi vysokou přesnost (WAGNER 1996). Proto bývá považována jako lepší metoda oproti jednorázovým měřením světelných podmínek rozličnými přístroji, neboť do jejího algoritmu výpočtu je zahrnuta světelná elevace v průběhu celého vegetačního období (CAMHAM 1989, RICH ET AL. 1993).



Obr. 8: Ukázka podoby hemisférické fotografie pořízené v lesním porostu v rámci nepřímé metody měření porostního světla, snímek zobrazuje výšeč v úhlu 180°, pozice červené diody ukazuje severní magnetický pól Země.

### 3.1 Rozbor technologie hemisférické fotografie

Hemisférický objektiv (tzv. „Fish eye“ ~ „rybí oko“) byl původně sestrojen Hillem (roku 1924) pro získání obrazu celistvé oblohy pro studium formování oblačnosti. V ekologicky orientovaném výzkumu lesních dřevin a lesů, v některých případech také v agronomickém výzkumu, je hemisférická fotografie používána ke stanovení světelného záření v ekosystémech, resp. ke studiu světelných podmínek pod korunovým zápojem (CANHAM ET AL. 1990; GENARD, BARET 1994, WAGNER 1998). Z historického vývoje této technologie je vhodné zmínit práci ANDERSONA (1964, 1971) jenž poskytl důkladný teoretický základ pro kalkulaci prostupu slunečního záření (přímé složky) a nepřímé složky záření (difuzní složky záření), jako komponent světelné radiace, procházející mezerami porostního zápoje, a to právě na podkladě hemisférických fotografií. V současné době celá řada vědců s úspěchem využívá hemisférických fotografií porostního zápoje ke studiu světelných podmínek lesních porostů a architektoniky porostního zápoje (např. WELLES,





COHEN 1996; WAGNER 1998; LEBLANC ET AL. 2005; ČATER ET AL. 2013) i indexu listové plochy (např. CHEN ET AL. 1997; VAN GARDINGEN ET AL. 1999; MUSCHE ET AL. 2001; GARRIGUES ET AL. 2008). Porovnání této nepřímé metody zjištění světelných podmínek s metodami přímého měření světelného toku provedli mnozí autoři, např. RICH ET AL. (1993), ČATER ET AL. (2013) a další.

Světelné podmínky pod porostním zápojem jsou vysoce proměnlivé v čase, prostoru i ve svém spektrálním složení. K charakterizování takto proměnlivého zdroje proto zpravidla vyžaduje dlouhodobá měření buď globální radiace, nebo fotosynteticky aktivní radiace (resp. hustoty světelného toku - *photosynthetic photon flux density*, PPF) na mnoha bodech, což vyžaduje použití relativně velmi drahých světelných senzorů (CHAZDON, FIELD 1987; RICH 1989; RICH ET AL. 1993). Přesná kvantifikace vegetačního zápoje a jeho vlivu na prostředí porostní podúrovně je nutná pro množství ekologických, lesnických popřípadě i agronomických zájmů (např. GENARD, BARET 1994), od odhadů čisté primární produkce až po ochranu a obnovu druhů rostlinné podúrovně (BRUSA, BUNKER 2014). Analýzy zápoje lesních porostů se velmi osvědčily například v otázkách dynamiky návratu společenstev po rozsáhlých disturbancích (jako jsou následky hurikánů) a šíření invazivních druhů (URIARTE ET AL. 2005, MALIK ET AL. 2010) a také při studiích monitorování cyklu vody nebo uhlíku (LEBLANC, CHEN 2001). Charakteristiky porostního zápoje jsou významné ve výše nastíněných otázkách proto, že právě dostupnost světla je často limitujícím faktorem v porostní podúrovni (FINZI, CANHAM 2000). Charakteristiky porostního zápoje také silně poukazují na čistou primární produkci a další důležité veličiny či procesy lesních ekosystémů (KOBÉ ET AL. 1995; KOBÉ 1996; PACALA ET AL. 1996; KNOWLES ET AL. 1999; FINZI, CANHAM 2000; DUBE ET AL. 2001; URIARTE ET AL. 2005; BARTEMUCCI ET AL. 2006; JELASKA ET AL. 2006; COMITA ET AL. 2009; GRAVEL ET AL. 2010; SUDDERTH ET AL. 2012).

V současné době je hemisférický snímek porostního zápoje potenciálně cenově dostupná a časově méně náročná technologie, která přímo měří otevřenost porostního zápoje a nepřímo odvozuje hodnoty světelné úrovně (BEQUET 2011). Uzavřenost porostního zápoje je klíčovou veličinou lesního prostředí, pozitivně koreluje jednak s fungováním a procesy na úrovni samotného lesního korunového zápoje, a také silně ovlivňující podmínky prostředí porostní podúrovně (BRUSA, BUNKER 2014).

Hemisférická fotografie porostního zápoje je technologií pro charakterizování rostlinného zápoje využitím fotografie pořízené při využití extrémně širokoúhlého objektivu (ANDERSON 1964). Zpravidla se snímáný úhel přibližuje nebo rovná 180°. Hemisférická fotografie může být pořízena jak směřující nahoru, zevnitř porostního nitra zápoje, nebo směřující dolů v případě pořízení nad porostním zápojem. Výsledný snímek složí jako trvalý záznam geometrie mezer porostního zápoje. Výsledná geometrická distribuce mezer může být naprosto přesně změřena a navíc použita k výpočtům průchodu světelného záření přes tyto mezery a také pro stanovení hledisek architektiky zápoje jako je půdní pokryvnost, index listové plochy (LAI), nebo distribuce úhlu listoví. Jednou ze zásadních otázek uváděných v procesu vyhodnocení hemisférických snímků, je segmentace snímku, tedy konkrétně proces tzv. „prahování“ (*thresholding*), (JONCKHEERE ET AL. 2005). „Prahování“ závisí na volbě optimální hodnoty jasu jako prahové hodnoty k možnosti rozlišit komponenty vegetace a oblohy, k čemuž se využívá binárních snímků barevné fotografie (BLENNOW 1995, JONCKHEERE ET AL. 2004). Dosud byla vyvinuta řada komerčních softwarů pro vyhodnocení hemisférických snímků, používaných v široké spektru uplatnění, z nichž jmenujme například *WinsCANOPY* (*Regent Instruments, Québec, Kanada* – RICH ET AL. 1993; ČATER ET AL. 2013), *Hemisfer* (*WSL, Švýcarsko* – SCHLEPPI ET AL. 2007; THIMONIER ET AL. 2010), *SOLARCALC v6.03* (CHAZDON, FIELD 1987; ACKERLY, BAZZAZ 1995), *Winphot* (TER STEEGE 1997), *Gap Light Analyzer (GLA) Software* (*Simon Fraser University, Burnaby, Kanada* – FRAZER ET AL. 1997; RHOADS ET AL. 2004,



SEIDEL ET AL. 2012) a nebo *HemiView* (*Delta-T Device, Cambridge, Velká Británie* – BATTAGLIA ET AL. 2002). Někteří autoři se zabývali také nejčastějšími metodickými chybami vznikajícími v procesu pořízení i vyhodnocení snímků (např. CHAN ET AL. 1986; WAGNER 1998; ENGLUND ET AL. 2000).

Jistou nevýhodou popisované technologie je její časová náročnost ve fázi vyhodnocování snímků (např. KOLLER ET AL. 1994), která snižuje jinak vysokou časovou efektivitu při samotném pořizování snímků v terénu oproti časové náročnosti měření radiace přímými metodami. Ačkoliv některé operace lze v procesu vyhodnocování automatizovat a tvůrci softwarů na tuto možnost pamatují a vytvářejí nástroje zefektivňující proces vyhodnocení (např. funkce umožňující hodnocení více fotografií při shodném nastavení vlastností – tzv. funkce „*batch analysis*“), stále je celý proces závislý na vysoké míře preciznosti, pozornosti a značné časové dotaci ze strany hodnotitele. Navzdory proklamacím tvůrců vybavení pro pořízení hemisférických snímků či softwarů pro jejich vyhodnocení, že pořízení snímků je možné v širokém spektru povětrnostních/oblačných podmínek (např. PRŮVODCE NASTAVENÍM WINSCANOPY 2012), je pro vysokou přesnost celé technologie hemisférických fotografií nutné pořízení za specifických podmínek oblačnosti – tedy bez přímého slunečního svitu, který způsobuje jev tzv. penumbra efekt (např. WAGNER 1998, 2001; WAGNER ET AL. 2009). Ten lze zjednodušeně popsat jako obtékání (či transmise – prostup) okrajů překážek (např. jehlic, listů, větvek) a následné zmenšení rozměrů těchto překážek slunečními paprsky s výsledným efektem zmenšení celkové plochy (nebo jejich úplné vymizení v případě malých rozměrů – např. jehlic), čímž ve výsledku vzniká nadhodnocení plochy porostních mezer a podhodnocení plochy zápoje. Pro účely této práce bylo proto důsledně dodržováno pravidlo, že sběr hemisférických snímků probíhal za striktně stanovených podmínek vysoké, celistvé oblačnosti při zcela zatažené obloze (většina snímků; viz obr. 10 – vlevo), nebo v krátkých časových intervalech mezi rozedněním a východem slunce, stejně jako mezi západem slunce a setměním (v podmínkách dle popisu např. WAGNER 2001; WAGNER ET AL. 2009; ČATER ET AL. 2013).



Obr. 9: Kompletní podoba sestavy pro pořizování hemisférických snímků sestávající z výsuvného stativu *Manfrotto 269 HDB* v základním, složeném stavu, samo-nivelační plošiny s integrovaným fotoaparátem, širokouhlým objektivem (zakrytý), přijmačem signálu dálkové spouště, automatickým detektorem magnetického pólu Země, kontrolní vodováhou, aretačním šroubem plošiny.





### 3.2 Použití technologie hemisférické fotografie při sběru dat

Pro účely níže popisovaných měření byla jako nezávisle proměnná veličina faktoru „porostní světlo“ využita technologie analýza hemisférické fotografie. Konkrétně se jednalo o sestavu dodávanou firmou *Regent Instruments Canada Inc.*, sestávající z 24 megapixelového fotoaparátu Sony NEX-7 (formát fotografie 6000 x 4000 pixelů), doplněného o: širokoúhlý objektiv FC-E8 (ohnisková vzdálenost 8 mm) umožňující zobrazení výšece v úhlu 180°; zařízením na automatickou detekci a zobrazením severního magnetického pólu Země (tzv. funkce *North Finder*); dálkovou spouští umožňující iniciaci fotoaparátu na větší vzdálenost a dále, z pohledu metodiky předkládané práce klíčovou, samo-nivelační plošinu, do které je celá sestava (tj. fotoaparát, širokoúhlý objektiv, i detekční zařízení severního pólu) osazena (obr. 9).

Podmínka použití samo-nivelační plošiny byla pro účely předkládané práce nevyhnutelná, neboť světelný požitek měřených jedinců byl zjišťován nad jejich úrovní, což s ohledem na záběr měřených jedinců (v případě buku až do růstové fáze tyčkovin) znamenalo nutnost situovat samo-nivelační plošinu do výškové úrovně cca 9 metrů (obr. 10).



Obr. 10: Sestava „Fish-eye“ na samo-nivelační plošině umístěné na vysunutém stativu, stabilizovaná proti kmitu stativu kurtami; vlevo zcela vysunutá v průměru k výšce dvoupatrového domu; vpravo zčásti vysunutá při terénním sběru dat (figurant 190 cm).

Toho bylo dosaženo v kombinaci s umístěním samo-nivelační plošiny na stativ Manfrotto 269HDB, jehož celková délka dosažení této výšky umožňuje. Pro vyšší stabilitu celé soustavy byla celá sestava na stativu fixována třemi stabilizačními kurtami. V případech, kdy měření jedinci dosahovali nižší výšky, byl hemisférický snímek pořizován v základní výšce složeného stativu, tj. v úrovni cca 160 cm (obr. 9).

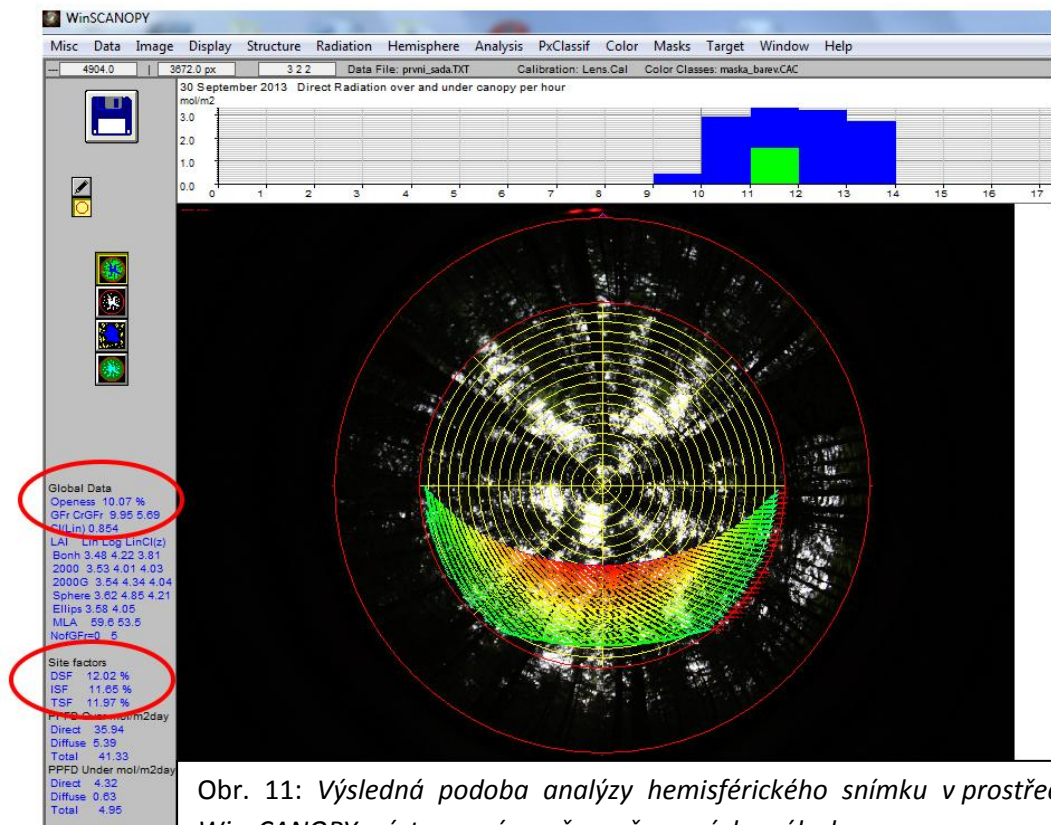
Popsanou technologii zjištění otevřenosti porostního zápoje a porostního světla ve vztahu k růstové dynamice (či fyziologii) lesních dřevin použila celá řada dalších autorů, například: GREIS, KELLOMÄKI (1981), PACALA ET AL. (1994), NIINEMETS (1997<sup>1,2</sup> a 1999), CAMERON, IVES (1997), NIINEMETS, KULL (1998), VON LÜPKE (1998), NIINEMETS ET AL. (1998, 1999), COATES, BURTON (1999), FINZI, CANHAM (2000), COLLET ET AL. (2001), ARANDA ET AL. (2001), BRANDEIS ET AL. (2001), PICHLER ET AL. (2001), GRASSI ET AL. (2004), GRASSI,



GIANNINI (2005), CHRIMES, NILSON (2005), SZYMURA (2005), PARELLE ET AL. (2006), COLLET, CHENOST (2006), LÖF ET AL. (2007), PETRITAN ET AL. (2007, 2009 a 2010), ROZENBERGAR ET AL. (2007), AMMER ET AL. (2008)<sup>2</sup>, LINNERT (2009), WAGNER ET AL. (2009), OSTROGOVIC ET AL. (2010), ČATER (2010), ČATER, SIMONČIČ (2010), CAMERON, HANDS (2010), ŠPULÁK ET AL. (2010), DIACI, FIRM (2011), JARČUŠKA, BARNÁ (2011), JARČUŠKA (2011), KUČEROVÁ ET AL. (2012), JARČUŠKA, DAY (2013), ČATER ET AL. (2013), JALOVÍAR ET AL. (2013), VANĚK (2013), JAĐUĐ ET AL. (2014).

Následné vyhodnocení snímků probíhalo za pomoci softwaru WinsCANOPY verze 2012 (*Regent Instruments, Québec, Canada*). Na základě důkladné analýzy literárních zdrojů, zabývajících se danou problematikou, bylo rozhodnuto o vyhodnocení hemisférických fotografií ve výšce zenitálního úhlu 60° (tedy celkové výšce 120°, namísto maximálních 180°), jako nejhodnější hodnotě doporučené například podle BEQUETA (2011) a ČATERA ET AL. (2013); ačkoliv PICHLER ET AL. (2001) neprokázal změny v korelaci při použití různých hodnot zenitálního úhlu (v rozsah 15° – 90°). Délka vegetační sezony byla pro účely analýzy stanovena na období 1. května – 30. září (podle LÖF ET AL. 2007; ČATER ET AL. 2013).

Celkové nastavení hlavních veličin v procesu hodnocení tedy bylo následující (vycházelo hlavně z ČATERA ET AL. 2013): „Min Zenith Angle“ - 0°; „Max Zenith Angle“ - 60°; „Equiangular views – Number of rings“ – 18; „Azimuth Slices – Number“ – 8; „Gap size distribution analysis“ – „Based on gap area“ – • (zatrženo); „Total clumping index from“ – „Sky grid FOV“ – • (zatrženo); „Diffuse radiation distribution“ – „SOC“ – • (zatrženo); „Direct radiation“ – „Growing season“ – • (zatrženo) – „from – 1.5.2013, to – 30.9.2013“ – „every 1 day“ – „Calculate sun position every – 10 min“ – „Time zone – 1“ – „Units – Quantum (Moles)“ – • (zatrženo); SolarConstant – 1370 (Wm<sup>-2</sup>).



Obr. 11: Výsledná podoba analýzy hemisférického snímku v prostředí WinsCANOPY; výstupy zvýrazněny v červených oválech.

Dále byly dle konkrétních specifik měřené plochy nastaveny údaje zeměpisné polohy, nadmořské výšky, případného svahu a jeho sklonu, magnetické deklinace. Analýza hemisférických fotografií byla provedena na barevných fotografiích, s předchozím vygenerováním barevných škál, kterým byla přidělena buď hodnota „Canopy“ (porostní zápoj) nebo „Sky“ (obloha), a to za použití kompatibilního souboru \*CAC. Správnost barevného škálování a výsledného „prahování“ („*thresholding*“) byla na začátku každé analýzy kontrolována pomocí funkce „Pixels Classification Method“ převedením do černobílého formátu; při využití funkce hromadné analýzy („*batch*



analysis“) byly z kapacitních důvodů hodnoceny soubory maximálně 20 snímků pořízených za zcela totožných podmínek, nastavení barevných škál a „prahování“ bylo i tak překontrolováno pomocí „*Pixels Classification Method*“ na náhodném výběru 5 – 7 snímků souboru. Výsledný soubor byl konvertován do podoby Microsoft Excel verze 2010 (*Microsoft Inc.*) za využití softwaru XLS Canopy a ze získaných dat byly použity následující výstupní údaje charakterizující otevřenost porostního zápoje:

- „**Gap-Fraction**“ (dále GFr) – podíl pixelů klasifikovaných jako obloha (tj. mezery korunového zápoje) v dvourozměrném prostoru (tj. přepočteny na 2D prostor); v %;
- „**Openness**“ (dále Op) – podíl pixelů klasifikovaných jako obloha (otevřenost korunového zápoje) v trojrozměrném prostoru (tj. přepočteny do 3D prostoru); v %;

a veličiny světelných podmínek:

- „**Direct-Site-Factor**“ (dále DSF) – relativní množství dopadajícího přímého záření v určité specifikované časové periodě (vegetační období), kdy volná plocha má hodnotu 1;
- „**Indirect-Site-Factor**“ (dále ISF) – relativní množství dopadajícího difuzního záření v určité specifikované časové periodě (vegetační období), kdy volná plocha má hodnotu 1;
- „**Total-Site-Factor**“ (dále TSF) – relativní množství dopadajícího celkového záření v určité specifikované časové periodě (vegetační období), kdy volná plocha má hodnotu 1;

vše s přesností na čtyři desetinná místa. Celkem bylo tímto způsobem v rámci řešení jednotlivých témat této práce vyhodnoceno cca přes 1.200 hemisférických snímků. Grafický výstup analýzy hemisférické fotografie zachycuje obr. 11.

### 3.3 Výzkumné téma č. I – dynamika odrůstání přirozené obnovy smrku ztepilého v závislosti na světelných podmínkách

Cílem tohoto výzkumného tématu bylo určení stavu porostního zápoje a tím vzniklých světelných podmínek v obnovně rozpracovaných porostech pro výskyt a následné odrůstání přirozené obnovy smrku. Šlo tedy o zjištění korelací mezi změřenými charakteristikami otevřenosti porostního zápoje a porostního světla (tj. charakteristikami GFr, Op, DSF, ISF, TSF) a výskytem, hustotou, dynamikou odrůstání a vývojem dílčích morfologických a růstových parametrů přirozené obnovy smrku, formulovaných do podoby regresních modelů, kde nezávisle proměnnou budou veličiny porostního zápoje a porostního světla a závisle proměnnou konkrétní parametry přirozené obnovy smrku.

Pro realizaci tohoto úkolu byly vybrány tři výzkumné plochy s vysokým gradientem světla a otevřeností porostního zápoje, s cílem zachytit vývoj od takřka plně zapojeného dospělého porostu s dosud minimální či žádnou přirozenou obnovou, přes clonnou seč s různou intenzitou horní porostní clony až po ekologické podmínky porostní mezery. Podmínkou výběru výzkumné plochy byla absence zásahů do přirozené obnovy (ovlivnění její hustoty), ale také do mateřského obnovovaného porostu po dobu, od kdy se přirozená obnova začala formovat.

Zaměření dospělého porostu i sítě bodů pro výzkum přirozené obnovy bylo provedeno pomocí technologie Field-Map (*IFER, Česká republika*), (obr. 12). V softwaru „*Field-Map Project Manager*“ byla vytvořena struktura měření na výzkumných plochách; sběr dat následně probíhal za využití softwaru „*Field-Map Data Colector*“, a to včetně vygenerování a překryvu výzkumných ploch čtvercovou sítí 3 x 3 m pomocí funkcí „*Create Grid*“ a „*Import Layer*“ – jednotlivé centrální body sub-plošek (centroidy) této sítě pak byly hledány pomocí funkce „*Traverse to selected point*“, a to s přesností na 3 cm, po jejich zaměření v terénu byly stabilizovány dřevěným kolíkem zvýrazněných reflexní barvou (obr. 13).





Obr. 12: Sestava Field-Map při vytyčování bodové sítě na výzkumné ploše.

Sestavou Field-Map byly dále zaměřeny parametry dospělého, obnovovaného porostu, a to pozice jednotlivých stromů, jejich výška, výška nasazení živé koruny, délka živé koruny, korunová projekce, a dále byla změřena výčetní tloušťka. Změřeny byly všechny stromy rostoucí v rámci výzkumných ploch i v jejich okolí, a to takové, které svojí korunovou projekcí zasahovaly do výzkumných ploch nebo se dotýkaly jejich hranic. Veškeré terénní práce se sestavou Field-Map proběhly od počátku července do poloviny září 2013.



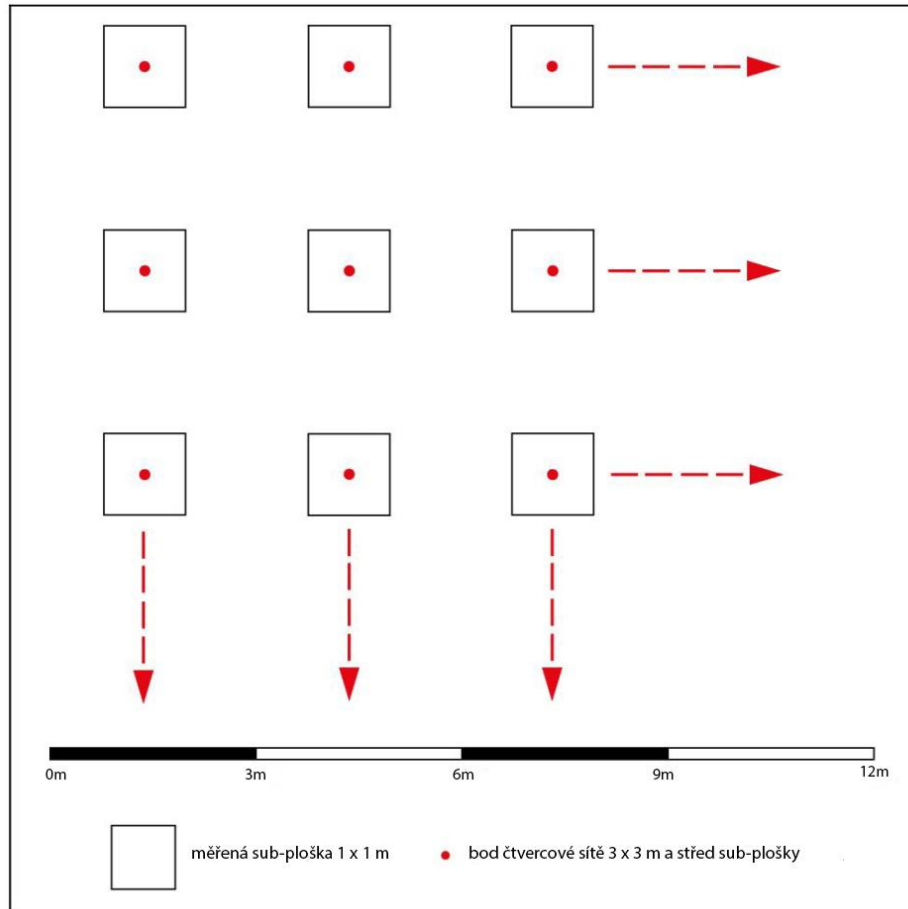
Obr. 13: Vlevo práce se sestavou Field-Map při terénním sběru dat. Vpravo bod čtvercové sítě 3 x 3 m a současně centroid výzkumné sub-plošky 1 x 1 m, v rámci které byla kompletně proměřena veškerá přirozená obnova smrku ztepilého. Sub-ploška byla vytyčena dřevěným čtvercem s vnitřním rozměrem 1 x 1 m; v horním pravém rohu se nachází další bod sítě ve vzdálenosti 3 m.





Kolem každého centrálního bodu (centroidu) vytyčené sítě 3 x 3 metry byla následně vyměřena sub-ploška 1 x 1 m, kdy staniční kolík byl uprostřed této sub-plošky (obr. 14). V případě, že bod sítě 3 x 3 m (centroid) pozičně vycházel do těsné blízkosti stromu mateřského porostu, nebo dokonce přímo do místa růstu takového dospělého jedince, byl centroid umístěn na přímce protínající osu kmene dospělého stromu a pozici centroidu, ovšem ve vzdálenosti dvojnásobku výčetní tloušťky stromu horní etáže.

Nad každým vytyčeným bodem čtvercové sítě (tzn. nad každým středem měřené sub-plochy – centroidem) byla pořízena sestavou „Fish-eye“ hemisférická fotografie. Na ploše sub-plošek byla následně změřena veškerá přirozená obnova. Měření proběhlo od poloviny září do poloviny prosince 2013.



Obr. 14: Schéma bodové sítě 3 x 3 m a výzkumných sub-plošek 1 x 1 m v okolí každého bodu – centroidu.

Měřené parametry přirozené obnovy byly inspirovány obdobnými předešlými pracemi ostatních autorů, zejména pak MESSIERA ET AL. (1999)<sup>1</sup>, ale i dalších autorů, například CLAVEAU ET AL. (2002), TAKAHASHI (1996), LUNDQUIST A FRIDMAN (1996), WILLIAMS ET AL. (1999), PAGE ET AL. (2001), SZYMURA (2005), JALOVIAK ET AL. (2013). Z morfologických a růstových parametrů přirozené obnovy tedy bylo zjišťováno a měřeno:

- (i) celkový počet jedinců;  
dále u všech jedinců vyšších než 10 cm (výšková hranice stanovena podle DIACI A FIRM 2011 a dalších) pak byly dále měřeny:
  - (ii) výška (H),
  - (iii) délka živé koruny (CI),
  - (iv) délka posledního přírůstu terminálního prýtu (TI),



- (v) délka nejdelší boční větve (BI),
- (vi) nejširší rozměr koruny (Š1),
- (vii) rozměr koruny kolmý na nejširší rozměr koruny (Š2),
- (viii) tloušťka kmínku ve výšce 5 cm nad zemí (D); (výška měření tloušťky stanovena podle DU CROS A THIEBAUT 1988, COLLET A MOGUEDEC 2007 i mnoha dalších, z důvodů častých morfologických anomálií kořenového krčku).

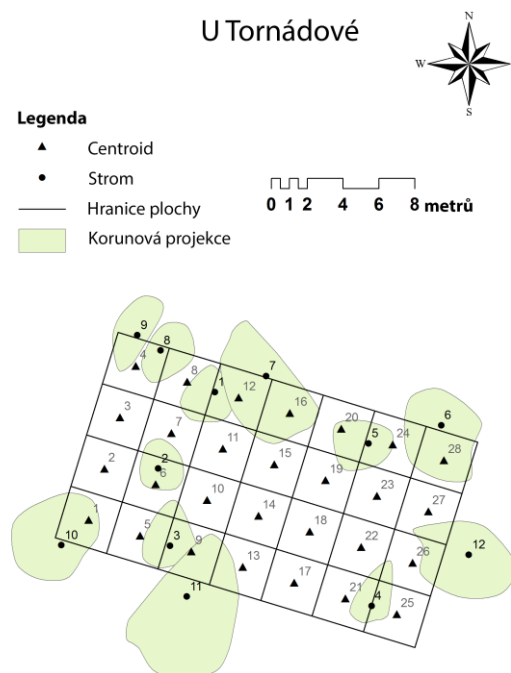
Tloušťka byla brána jako aritmetický průměr dvou na sebe kolmých měření, měřena byla digitálním posuvným měřidlem s přesností na milimetry. Ostatní morfologické parametry byly měřeny skládacím metrem s přesností na centimetry, v případě jedinců vyšších než 200 cm byla celková výška, případně i délka živé koruny měřena teleskopickou výškoměrnou latí (zn. Messfix). Na základě těchto změřených morfologických parametrů pak byly dopočítány indexy jednak podle CLAVEAU ET AL. (2002) či MESSIERA ET AL. (1999)<sup>1</sup>, TAKAHASHI (1996), ale hlavně podle ŠEBÍKA, POLÁKA (1990), s přihlédnutím k metodikám dalších autorů, jako O'CONNELL, KELTY (1994), WILLIAMS ET AL. (1999), DUCHESNEAU ET AL. (2001), GRASSI, GIANNINI (2005) a SZYMURA (2005), a to:

- štíhlostní kvocient (H/D), (dále SKv)
- stupeň zavětvení (CI/H),\* (dále SZ)
- stupeň košatosti  $((\text{Š}1+\text{Š}2)/2\text{CI})$ , (dále SK)
- stupeň rozvětvení  $((\text{Š}1+\text{Š}2)/2\text{H})$ , \*\* (dále SR)
- korunová projekce  $(((\text{Š}1+\text{Š}2)/4)^2 \cdot \pi)$ , (dále KP)
- tvárnost koruny  $(2\text{CI}/(\text{Š}1+\text{Š}2))$ , \*\*\* (dále TK)
- stupeň prostorového rozložení  $((\text{Š}1+\text{Š}2)/2\text{D})$ , (dále SPR)
- kvocient cloněné plochy – zastíněnosti  $(((\text{Š}1+\text{Š}2)/2\text{D})^2)$ , (dále KZ)
- objem koruny jako rovnostranného kužele  $(\pi/12 \cdot (\text{Š}1+\text{Š}2)^2 / 4 \cdot \text{CI})$ , (dále VK)
- objem koruny jako kvadratického paraboloidu  $(\pi/8 \cdot (\text{Š}1+\text{Š}2)^2 / 4 \cdot \text{CI})$ , (dále VP).

\* – označován někdy i jako relativní délka koruny – RCL (např. SZYMURA 2005, VENCURIK ET AL. 2015), či LCR (DUCHESNEAU ET AL. 2001; CLAVEAU ET AL. 2002; GRASSI, GIANNINI 2005)

\*\* označován někdy jako poměr šířky koruny – CWR (TAKAHASHI 1996)

\*\*\* – označován někdy také jako poměr šířky koruny – CWR (SZYMURA 2005), tj. v rozporu s TAKAHASHI (1996), který tak označoval stupeň rozvětvení



Obr. 15: Porostní situace a schéma výzkumné plochy U Tornádové zaměřené sestavou Field-Map.

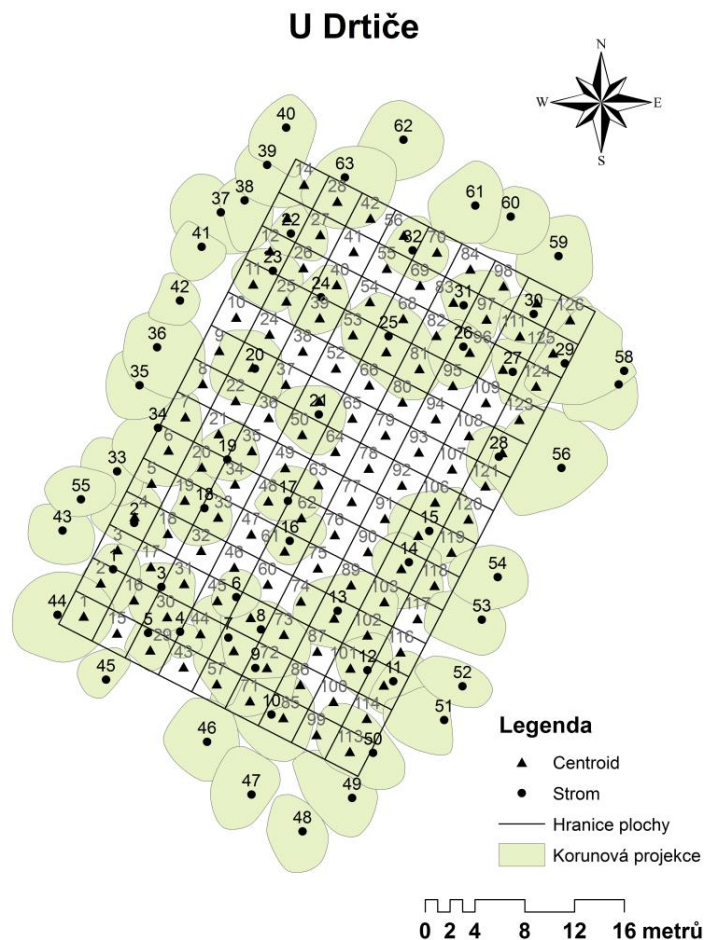




Tři zmíněné výzkumné plochy dostaly pro přehlednost následující provozní názvy:

- U Tornádové, (obr. 15)
- U Drtiče, (obr. 16)
- Nad OM (odvozním místem), (obr. 17)

Výzkumná plocha U Drtiče byla plošně nejrozsáhlejší, a to 27 x 42 metrů, se staničením čtvercové sítě 14 x 9 bodů, tedy 126 bodů (centroidů), kolem kterých byl vyměřen stejný počet sub-plošek 1 x 1 m a v jejich rámci kompletně proměřena přirozená obnova. (pozn.: Velikost sub-plošek je mnoha autory volena různě, např. GRASSI ET AL. (2004), HUNZIKER, BRANG (2005), FILIPIAK ET AL. (2005), MOUNTFORD ET AL. (2006) a GÁLHIDY ET AL. (2006) zvolili shodně 1 x 1m; OSTROGOVIC ET AL. (2010) a ROZENBERGAR ET AL. (2007) zvolili shodně sub-plošky 1,5 x 1,5 m v síti 5 x 5 m; také DIACI, FIRM (2011) zvolili 1,5 x 1,5 m; HASENAUER, KINDERMANN (2002), CAMERON, HANDS (2010) a VANĚK (2013) zvolili sub-plošky 2 x 2 m; DAI (1996) volila sub-plošky 1 x 1, 2 x 2, i 4 x 4 m podle celkové výměry výzkumné plochy a světelného gradientu; COLLET ET AL. (2008) volila 1 x 1 a 2 x 2 m podle výšky obnovy; SZEWCZYK, SZWAGRZYK (2010) volili kruhovou plochu s průměrem 6 m v síti 20 x 20 m; SZYMURA (2005) také kruhovou plochu poloměru 8,92 m stejně jako JALOVIAK ET AL. (2013) s poloměrem 12,5 m, podobně jako DOBROWOLSKA (2008) s poloměry kruhů 1,78, resp. 5,64 m v síti 15 x 15 m.) Výzkumná plocha U Tornádové měla rozměry 12 x 21 metrů, se staničením čtvercové sítě 4 x 7 bodů, tedy 28 bodů (centroidů) a sub-plošek.



Obr. 16: Porostní situace a schéma výzkumné plochy U Drtiče zaměřené sestavou Field-Map.

Plošně nejmenší výzkumná plocha Nad OM byla velká 9 x 12 metrů, se staničením čtvercové sítě 3 x 4 bodů, tedy 12 bodů (centroidů) a sub-plošek. Celkově bylo na všech třech výzkumných plochách kompletně vyšetřeno 166 sub-plošek, tedy celková plocha, na níž byly zkoumány veškeré otázky vztahované k přirozené obnově smrku (jeho morfologických, růstovým parametrům, i parametrům hustoty) byla 166 m<sup>2</sup>. Na této ploše bylo celkem zjištěno a podle výše



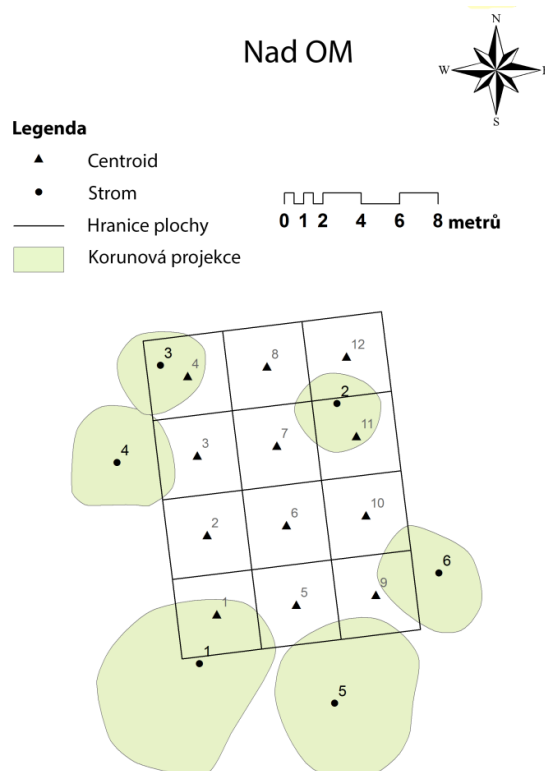
popsané metodiky komplexně proměřeno 1263 jedinců smrku přirozené obnovy vyšších než 10 cm (při nejvyšší zjištěné výšce jedince přirozené obnovy 431 cm).

Uvedené výškové rozpětí odpovídá pracím i ostatních autorů, kdy například CLAVEAU ET AL. (2002) měřil jedince v obdobném výškovém rozpětí 30 – 400 cm podobně jako CHRIMES, NILSON (2005) a DOBROWOLSKA (2008), kteří se zaměřili na měření jedinců vyšších než 50, resp. 0 cm až po jedince s výčetní tloušťkou DBH < 5 cm; podobně jako KLOPCIC, BONCINA (2011) s intervalem od 1,3 m výšky po DBH < 10 cm, nebo MESSIER, NIKINMAA (2000), kteří měli rozpětí 50 – 600 cm; PACALA ET AL. (1994) stanovil rozpětí 15 – 750 cm; WILLIAMS ET AL. (1999) měřil 10 – 600 cm a PETRITAN ET AL. (2007 a 2009) v rozpětí 40 resp. 100 – 800 cm; KUNSTLER ET AL. (2005) měl rozpětí 40 – 530 cm; COLLET ET AL. (2008) i JARČUŠKA, DAY (2013) měli široké rozpětí 6 (resp. 9) – 920 cm; nebo autoři zkoumali nižší přirozenou obnovu, např. v rozpětí 50 – 200 cm (DUCHESNEAU ET AL. 2001), 65 – 156 cm (GREIS, KELLOMÄKI 1981); 0,8 – 2,2 m (GRASSI, GIANNINI 2005); 0,1 – 2 m (LUNDQUIST, FRIDMAN 1996); 10 – 130 cm (DIACI, FIRM 2011); 5 – 130 cm (HASENAUER, KINDERMANN 2002; LIN ET AL. 2012); 0,2 – 2 m (GRASSI ET AL. 2004); případně se autoři úzce zaměřili pouze na nálet, tj. na jedince do 50 cm výšky (např. DAI 1996; COATES 2000; COLLET ET AL. 2001; FILIPIAK ET AL. 2005).

Změřená data přirozené obnovy byla zpracována do prvotní podoby databáze Excel, přičemž ke každé sub-plošce byl uveden počet všech jedinců a následně každý měřený jedinec měl sepsán veškeré měřené údaje a poté dopočítány indexy a kvocienty tak, jak je uvedeno v této metodice. Následně byla vytvořena pokročilá forma vstupní databáze hodnot, kdy změřeni jedinci na každé sub-ploše byli, stejně jako to v podobných případech učinili i jiní autoři (např. LUNDQUIST, FRIDMAN 1996; DUCHESNEAU ET AL. 2001; HASENAUER, KINDERMANN 2002; CHRIMES, NILSON 2005; DOBROWOLSKA 2008; OSTROGOVIC ET AL. 2010; VANĚK 2013), rozdělení do výškových tříd, a to výšková třída:

- 10 – 50 cm
- 51 – 100 cm
- 101 – 150 cm
- 151 cm +

Pro každou výškovou třídu, která na dané sub-ploše byla zastoupena, byl z jedinců, kteří do této výškové třídy spadali, spočten medián (stejně jako učinili např. DAI 1996, VANĚK 2013) pro každý měřený znak, i každý morfologický index a kvocient.



Obr. 17: Porostní situace a schéma výzkumné plochy Nad OM zaměřené sestavou Field-Map.





Výsledná databáze pro budoucí statistické analýzy tak měla podobu tabelárního souboru, kdy ke každé sub-plošce byly zaznamenány parametry výškových tříd, zastoupených v dané sub-plošce (alespoň jediným jedincem), k těmto výškovým třídám každé sub-plošky byly uvedeny hodnoty mediánu všech měřených znaků i morfologických indexů a kvocientů, a také charakteristiky porostního světla, resp. zápoje (tzn. GFr, Op, DSF, ISF, TSF), získané na ploše každé sub-plošky analýzou hemisférické fotografie pořízené nad staničeným centroidem sub-plošky.

Při vyhodnocení hustoty byl do statistických analýz vztažen celkový počet všech jedinců na sub-plošce, bez dalšího členění do výškových tříd. Zahrnuti byli všichni jedinci spočtení na sub-plošce, tedy i ti, kteří nedosahovali výškové hranice 10 cm. Do výpočtů hustoty zmlazení byly dále zahrnuty také sub-plošky bez výskytu přirozené obnovy (tj. s počtem zjištěných jedinců 0). Následně byly vytvořeny dílčí databáze, mající za cíl nalezení míry těsnosti statistické závislosti mezi porostním světlem (resp. hodnotami GFr, Op, DSF, ISF, TSF) a hustotou přirozené obnovy smrku o různé výšce.

Šlo o zjištění, zda se bude statistická závislost hustoty a porostního světla měnit během růstu přirozené obnovy, a to například v důsledku intraspecifické kompetice mezi jedinci přirozené obnovy, která by u vyšších přirozené obnovy měla působit autoredukci a silou svého působení být již významnější, než samotný faktor porostní světlo, daný otevřeností porostního zápoje. Proto byly vytvořeny následující maximální **hraniční úrovně**, a to: do 15 cm, 20 cm, 30 cm, 40 cm, 50 cm, 60 cm, 70 cm, 80 cm, 90 cm, 100 cm, 110 cm a 120 cm výšky nejvyššího jedince sub-plošky. Do těchto dílčích souborů byly zahrnuty pouze ty sub-plošky, kde nebyl zjištěn žádný vyšší jedinec, než je uvedená hranice; následně byla provedena samostatná statistická analýza každého dílčího souboru sledující závislost hustoty přirozené obnovy na porostním světle (GFr, Op, DSF, ISF, TSF).

Po statistických hodnoceních všech dílčích souborů byla zkoumána výše korelace a signifikance porostního světla a hustoty přirozené obnovy. Cílem bylo najít průběh výše korelace a signifikance v rámci různých maximálních výškových úrovní přirozené obnovy, případně nalezení bodu zvratu, od kterého se těsnost korelace porostního světla a hustoty přirozené obnovy začne vytrácet z důvodu narůstající intraspecifické kompetice mezi jedinci a nastupující autoredukci. Následně byl proveden také grafický výstup tohoto hodnocení, a to ve formě mapy hustoty přirozené obnovy na největší výzkumné ploše (U Drtiče) a její porovnání se světelnými mapami těch světelných veličin, u nichž statistické analýzy prokázaly největší vliv na hustotu přirozené obnovy.

Dále byla provedena řada statistických hodnocení a analýz, vztažených k parametrům přirozené obnovy bez předchozího rozlišení do jednotlivých výškových tříd. Stejně jako v případě statistických analýz v rámci VT, i zde byla každé sub-plošce přiřazena hodnota daného indexu či parametru jako medián hodnot zjištěných na všech změřených jedincích sub-plošky.

Do těchto analýz byly především zahrnuty takové indexy, kdy do jejich výpočtů vstupuje některý z parametrů výškového růstu, tj. celková výška – H, nebo délka posledního přírůstu terminálního prýtu – Tl.



Jedná se o indexy:

- **RHG** (TI/H) – relativní výškový růst<sup>1</sup>
- **ADR** (TI/BI) – index apikální dominance<sup>2</sup>
- **RCL** (CI/H) – stupeň zavětvení, či relativní délka koruny<sup>3</sup>
- **RCW** ((Š1+Š2)/2H) – stupeň rozvětvení, či relativní šířka koruny<sup>3</sup>
- **H** – výška<sup>3</sup>
- **D** – tloušťka<sup>3</sup>
- **HDR** (H/D) – štíhlostní kvocient<sup>3</sup>
- **RI** (n jedinců/m<sup>2</sup> \* medián výšky) – index hustoty přirozené obnovy<sup>4</sup>

1 – použili např. REICH ET AL. (1998); DUCHESNEAU ET AL. (2001); ROBAKOWSKI ET AL. (2004); GRASSI, GIANNINI (2005); SZYMURA (2005); JALOVIAK ET AL. (2013); někdy značen jako RGR

2 – použili např. GREIS, KELLOMÄKI (1981); MESSIER ET AL. (1999)<sup>1</sup>; WILLIAMS ET AL. (1999); PAGE ET AL. (2001); GRASSI ET AL. (2004); GRASSI, GIANNINI (2005); SZYMURA (2005); DOBROWOLSKA (2008); JALOVIAK ET AL. (2013)

3 – použit i při předchozích analýzách v rámci jednotlivých VT

4 – použil GRASSI ET AL. (2004)

U indexu hustoty přirozené obnovy byl na každé sub-plošce brán počet jedinců nad registrační hodnotou (tj. nad výškou 10 cm, tedy nad hodnotou, kdy byli jedinci kompletně proměřeni) a tento počet byl násoben mediánem výšky těchto jedinců. Uvedené indexy byly statisticky vyhodnoceny pro souborná data ze všech tří výzkumných ploch. Pro největší výzkumnou plochu, tj. U Drtiče, byl následně u těchto indexů, kde byl zjištěn signifikantní vztah mezi některou ze světelných veličin a hodnotou indexu, proveden grafický výstup. Ten spočíval v tvorbě tzv. světelných map a jejich grafického porovnání s mapami znaků.

Ve finále byla provedena statistická analýza výskytu a absence přirozené obnovy v závislosti na světelných podmínkách. Na rozdíl od analýzy hustoty přirozené obnovy se v tomto případě jednalo o zjištění signifikance světelných podmínek na úplnou absenci, či výskyt přirozené obnovy, bez ohledu na její případnou hustotu.

### 3.4 Výzkumné téma č. II – dynamika růstu a kvalitativní vývoj uměle obnoveného buku lesního v závislosti na užitých obnovních sečích

Cílem tohoto výzkumného tématu bylo určení dynamiky (i) **výškového** a (ii) **tloušťkového růstu** uměle obnoveného buku lesního a jeho (iii) **kvalitativního vývoje** v závislosti na obnovním prvku, v jehož světelných a mikroklimatických podmínkách bukové jedinci odrůstali. Kategorizace obnovních prvků sledovala běžnou provozní praxi a zahrnovala tudíž obnovní seče třech hlavních hospodářských způsobů, tj. clonnou seč podrostního způsobu hospodaření, kotlík a násek násečného způsobu hospodaření a holou seč holosečného způsobu hospodaření. Konkrétní kategorizace proto byla následující:

- clonná seč – podsadba buku pod porostní clonnou obnovovaného smrkového porostu
- kotlík velikosti 5 – 12 arů
- násek velikosti 25 – 33 arů
- holá seč velikosti 0,5 ha +

Podmínkou výběru dané výzkumné plochy byla skutečnost, aby jedinci po celou dobu svého růstového a morfologického vývoje odrůstali v přibližně konstantních podmínkách definovaných charakterem obnovního prvku. Vyloučeny tedy byly takové plochy, kde během dosavadního růstu došlo buď ke změnám intenzity horní porostní clony uvolňovací nebo domýtnou fází clonné seče (v případě podsadeb), nebo kde došlo k přiřazení seče v případě



násečných a holosečných obnovních prvků a tím ke změně jejich výměry (tudíž i světelných podmínek). Pokud došlo k uvolnění horní porostní clony nad podsadbami v průběhu měření (stalo se tak u tří výzkumných ploch, a to 1zz, 3zz, 4zz – viz tab. 1), měření na plochách pokračovala, ale údaje z měření po uvolnění horní porostní clony byla následně vyloučena ze statistických analýz růstové dynamiky, kvalitativního vývoje a vývoje štíhlostního kvocientu v závislosti na světle, i analýzy vazby štíhlostního kvocientu a morfologické kvality (jak je detailněji rozvedeno níže). Do výběru výzkumných ploch pro měření této disertační práce byly zahrnuty pouze ty plochy, které vykazovaly normální vývoj, to znamená, že nevykazovaly známky po poškození sněhem, velkou mezernatost v důsledku velkých ztrát po zalesnění nebo v důsledku jiných příčin, známky po škodách myšovitými či poškození jinými biotickými škůdci, mechanická poškození jako zlomy či mechanickým odřením. Zároveň byl požadavek na stejnorodost měřených porostních skupin z důvodu možné výchovné funkce přimíšené nebo vtroušené dřeviny, tedy maximální přípustná příměs ostatních dřevin byla do 15, maximálně 20 %. V neposlední řadě bylo přihlédnuto také ke slovnímu popisu porostní skupiny v LHP, stejně jako v mnoha případech i k ústnímu vyjádření místního lesníka o založení mladých kultur. Zvláště byl zjišťován a brán zřetel na vysoké ztráty po založení a nutnost dodatečného vylepšování v následujících letech po založení, což bylo v případě několika prvotně vybraných výzkumných ploch důvodem k jejich vyloučení z výběru. Společným znakem všech vybraných výzkumných ploch byl stejný hektarový počet sazenic při založení, tj. cca 10 tisíc ks/ha. Samozřejmostí bylo dodržení stanovištní typizace tak, jak je podrobněji rozvedeno a v souvislostech zdůvodněno na počátku kapitoly *Metodika*. Posledním požadavkem byl věk mezi 5 – 20 lety od založení, tedy zachycení vývoje kultur, mlazin až tyčkovin rostoucích v podmínkách různých obnovních prvků. Důvodem horního věkového limitu byla skutečnost, že cílem tohoto výzkumného tématu bylo zhodnocení vývoje mladých bukových porostů do fáze prvních výchovných zásahů, které jsou v provozní praxi zpravidla ve věku okolo 20 let realizovány. Všechna tato kritéria vedla po náročném výběru výzkumných ploch k založení celkem 37 výzkumných ploch dle schématu, jak znázorňuje tab. 1.

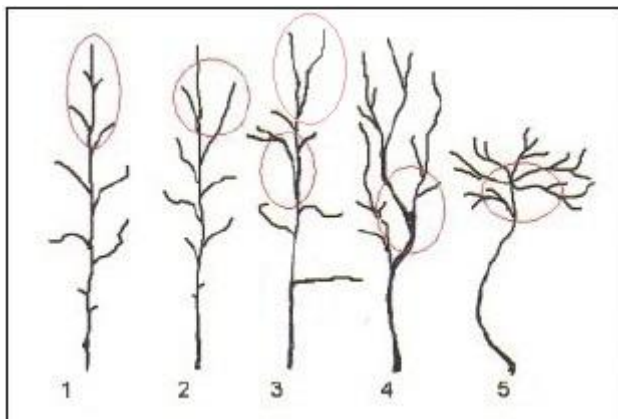
Samotný sběr terénních dat spočíval v umístění zpravidla dvou úhlopříčných transektů (u obnovních prvků menší výměry i více neúhlopříčných transektů) a následným měřením jedinců na transektu, přičemž na jedné ploše bylo změřeno 52 – 87 jedinců (ve výjimečném případě výzkumné plochy 26x, vyznačující se pozvolným přechodem světelných podmínek ve velkém světelném gradientu, bylo na této ploše vyznačeno a opakovaně měřeno 195 jedinců na osmi transektech). Všichni měření jedinci byli zároveň trvale označeni, stejně jako byla vyznačena výčetní výška (1,3 m) pro opakovaná měření výčetní tloušťky ve stejném bodě. Měření probíhalo na podzim (v případě příznivých klimatických podmínek s absencí sněhové pokrývky v některých letech i během zimního období, což bylo zvláště výhodné kvůli dokonalému opadu listů) 2010, 2011, 2012, 2013, 2014. S ohledem na skutečnost, že bylo schéma výzkumných ploch průběžně doplňováno po prvním, nebo i druhém roce měření, je nejčastější počet opakovaných měření na jedné ploše 3 nebo 4, což je patrné z tab. 1. Na měřených jedincích bylo následně měřeno a zjišťováno:

- celková výška H
- výčetní tloušťka (DBH)
- kvalita

Výška jedinců byla zjišťována pomocí teleskopických měřících lať *Messfix* (maximální výška 8 m) a *Isofix* (maximální výška 10 m), což postačovalo ke změření i nejvyšších zjištěných jedinců (do 12 m). U mladých kultur do výšky dvou metrů byla použita pevná měřící lať s celkovou výškou 2 m. Výška jedinců byla měřena s přesností na centimetry. Pro měření výčetní tloušťky bylo



použito elektronické posuvné měřidlo, všichni jedinci byli měřeni ve dvou na sebe kolmých měření s přesností na milimetry, výsledná tloušťka byla brána jako aritmetický průměr obou změřených hodnot a zaokrouhlována byla vždy dolů. Kvalita jedinců byla hodnocena na základě běžně používané stupnice kvality mladých jedinců listnatých dřevin, kterou poprvé ve svých pracích využívá GOCKEL (1994). Došlo pouze k malé modifikaci v tom smyslu, že jí vylišený pátý (silně zavětvení a košaticí jedinci se shora zploštělou korunou) a šestý (silně zavětvení a košaticí jedinci s eliptickou korunou) kvalitativní stupeň byly sloučeny. Výsledná stupnice (obr. 18) se tak prakticky shoduje se stupnicí použitou např. OTT ET AL. (2003); LEONHARDT, WAGNER (2006); BARTOŠ, SOUČEK (2010), kteří provedli také úpravu na 5 kvalitativních stupňů. Významný je komentář k prvním třem kvalitativním stupňům, které lze odlišit následovně: jedinci kvalitativní třídy I se vyznačují zcela rovnou, průběžnou osou kmene, jemným ovětvením bez jakýchkoliv náznaků vidličnatého větvení; jedinci kvalitativní třídy II se od předešlé třídy liší tím, že v jejich průběhu se vyskytuje jeden náznak vidličnatého větvení, avšak to nemá povahu tlakové vidlice a je zcela zachována apikální dominance terminálního prýtu, rozdíl výšek obou terminálních pupenů (tj. pupene terminálního prýtu a prýtu bočního větvení, který se vidličnatě větví) je větší než 1,5 násobek poslední přírůst terminálního prýtu; jedinci kvalitativní třídy III se vyznačují jedním vidličnatým větvením, při kterém je již porušena apikální dominance terminálního prýtu, a oba terminální pupeny jsou v přibližně stejné vertikální úrovni, toto vidličnaté větvení je nasazeno



v horní čtvrtině výšky jedince. Všechny tři hodnocené parametry, tedy výška, výčetní tloušťka a kvalita byly zjišťovány na totožných jedincích.

Obr. 18: *Stupnice hodnocení morfologické kvality nadzemní části buku lesního. Elipsami jsou označena místa s diagnostickými ukazateli řadící jedince do příslušné kvalitativní třídy. Stupnice podle LEONHARDT, WAGNER (2006), dále upraveno autorem.*

Celkem bylo za celou dobu pěti sezon měření změřeno **6121 jedinců umělé obnovy buku lesního** (uvažujeme-li totožného jedince změřeného například třikrát, po třech vegetačních obdobích, jako tři jedince).

Na každé výzkumné ploše buku lesního byly nepřímou metodou měření, detailně rozebranou v kapitole 3.2 *Použití technologie hemisférické fotografie při sběru dat*, zjištěny světelné podmínky. To bylo konkrétně realizováno tak, že na každém transektu, kde byli měřeni jedinci buku, byla pořízena sestavou *Fish-eye* se samo-nivelační plošinou (a s pomocí výsuvného stativu Manfrotto 269HDB) hemisférická fotografie nad porostní úroveň mladého bukového porotu. První snímek byl na každém transektu pořízen nad prvním jedincem transektu (obr. 10 – vpravo) a následně pak v průběhu transektu po každých pěti metrech, (podobně jako např. LÖF ET AL. 2007). Do terénního zápisníku byl zaznamenán počet jedinců mezi body, kde byl pořízen hemisférický snímek. Následně bylo možné každému změřenému jedinci buku přiřadit konkrétní hodnoty světelných podmínek (veličin GFr, Op, DSF, ISF, TSF), a to tak, že jedinci rostoucí mezi body, kde byla pořízena hemisférická fotografie, dostali předělenou hodnotu vycházející z interpolace hodnot výsledků hemisférických snímků, mezi kterými rostli (např. pokud byli mezi dvěma sousedními body měření hemisférickými snímky 3 jedinci, byl rozdíl konkrétní světelné veličiny dělen čtyřmi a každému jedinci ve směru od prvního bodu ke druhému byla tato čtvrtina



k dané světelné charakteristice přičtena). Na jediné ploše, a to ploše 26x byla síť bodů hemisférických snímků zahuštěna a na transektu jedinců byly brány snímky s rozstupem 3 m; a to z toho důvodu, že se jednalo o výsadbu buku v plynulém přechodu z vnitřního okraje okrajové seče (pod horní porostní clonou) až na její vnější okraj (násek). Pro zachycení vysokého světelného gradientu tak byla síť bodů pro *Fish-eye* zahuštěna. Výsledná databáze pro zhodnocení růstové dynamiky buku lesnímu a jeho kvalitativního vývoje tak měla podobu tabelárního přehledu, kde každý změřený jedinec měl přiřazeny (kromě věku a typu obnovního prvku, na kterém roste) následující hodnoty:

- (i) celková výška (H)
- (ii) výčetní tloušťka (DBH)
- (iii) kvalita (stupnice 1 – 5)
- (iv) štíhlostní kvocient (H/DBH)
- (v) relativní výškový růst ( $RHG = Tl_n/H_n$ ;  $Tl$  vypočten jako rozdíl celkových výšek H ve dvou po sobě následujících letech; tj.  $Tl_n = \Delta H_n H_{n-1}$  kde  $H_n$  je celková výška v roce  $n$  a  $\Delta$  rozdíl výšek dvou po sobě následujících ročníků měření)
- (vi) relativní tloušťkový růst ( $RRG = \Delta DBH_n DBH_{n-1} / DBH_n$ ; kde  $\Delta$  je rozdíl tloušťek dvou po sobě následujících ročníků měření, tedy tloušťkový přírůstek a  $DBH_n$  je výčetní tloušťka v roce  $n$ ); (použil např. DUCHESNEAU ET AL. 2001 i další autoři)
- světelné podmínky nad svým terminál. prýtem, dané charakteristikami:
  - (vii) GFr
  - (viii) Op
  - (ix) DSF
  - (x) ISF
  - (xi) TSF

Tab. 1: Schéma výzkumných ploch buku lesního zobrazující příslušnost výzkumné plochy ke konkrétnímu typu obnovního prvku a věk mladého bukového porostu v době měření.

		věk od založení (roky)															
		20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5
výzkumná plocha číslo	H	14	14	14	14		33	33	33	33	33		20	20	20	20	20
			34	34	34		36	36	36					25	25	25	
	N	5	5	5	5		34	34	34					16	16	16	
			35	35	35		37	37	37		31	31	31	31	23	23	
														18	18	18	18
	K		21	21	21	21	21	29	29	29	29	29		19	19	19	
								13	13	13		17	17	17	17	17	
				30	30	30	30	30				22	22	22			
							32	32	32	32	32			15	15	15	
	C											24	24	24	24		
		7x	7x	7x	7x						4zz	4zz	4xz			2x	2x
			6x	6x	6x			3zz	3xz	3xz			26x	26x	26x	26x	
				8x	8x	8x			27x	27x	27x	27x					
				9x	9x	9x	9x			28x	28x	28x	28x				
						11x	11x	11x		1zz	1zz	1xz					
				12x	12x	12x	12x										
				10x	10x	10x	10x										

Tab. 1: H – holá seč (0,5 ha +); N – násek (0,25 – 0,33 ha); K – kotlík (0,05 – 0,12 ha); C – clonná seč, resp. clonná skupina buku v podsadbě; x – označení clonných skupin; xz – clonné skupiny v clonném postavení, které byly později zcela jednorázově uvolněno; zz – dříve clonná skupina po jednorázovém uvolnění, dvojitá čárka znamená





okamžik domýtné seče; červeným písmem je zobrazena výzkumná plocha, která v sobě zahrnovala vnější a vnitřní okraj okrajové seče. **Pozn.:** Pozice čísla znamená, v jakém věku byla konkrétní plocha měřena a ke kterému typu obnovního prvku náleží (s výjimkou plochy 26x, která v sobě zahrnuje část clonosečnou i násečnou).

Z primární databáze byly následně prováděny statistické analýzy, jejichž cílem bylo zjištění vlivu světelných podmínek čtyř hlavních typů obnovních prvků na výškový a tloušťkový růst, vývoj štíhlostního kvocientu a kvality jedinců buku lesního.

Statistické testování **vlivu světla na (i) celkovou výšku a (ii) na výčetní tloušťku** jedinců buku bylo realizováno tak, že bylo vytvořeno 16 dílčích databází, a to pro každý rok věku samostatně (tj. databáze jedinců např. 5, 6, 7,.... roků po výsadbě; tj. sloupce tabulky č. 1). Navzdory tomuto rozdělení neklesl nikdy počet hodnocených jedinců, a to ani u početně nejmenšího souboru (tj. souboru jedinců ve věku 5 let), pod hodnotu 170 kusů. V rámci těchto dílčích souborů byla provedena statistická analýza, a to hledáním signifikantního regresního modelu výšky a tloušťky v závislosti na pěti světelných charakteristikách (GFr, Op, DSF, ISF, TSF). Proložení bylo voleno na základě hodnoty  $R^2$ , následné statistické testování daného typu proložení bylo provedeno na hladině významnosti  $p < 0,05$  a poté testována signifikance zjištěných modelů podle Spearmanova korelačního koeficientu,  $r_s$ . Následně bylo provedeno totéž testování, ale na datech primární databáze, tedy testování bez zohlednění a rozlišení věku jedinců. Z popsaných statistických analýz byli vyloučeni pouze ti jedinci, kteří rostli v clonných sečích na výzkumných plochách, které byly zpočátku pod horní clonou obnovovaného porostu a později byly tyto plochy jednorázově uvolněny domýtnou fází clonné seče (tzn. jedinci na plochách 1zz, 3zz, 4zz, viz tab. 1). Tito jedinci však byli do hodnocení zahrnuti ve své růstové fázi, kdy odrůstali v konstantních podmínkách clonné seče (tedy ve fázi označené jako 1xz, 3xz, 4xz, , viz tab. 1). Statistické analýzy tak v konečné podobě znamenaly hodnocení 5993 jedinců buku ve věku 5 až 20 let. Stejným způsobem a na totožném souboru jedinců bylo provedeno také statistické testování a hledání signifikantních regresních modelů **(iii) vlivu světla na hodnotu štíhlostního kvocientu**. Totožným způsobem byly provedeny statistické analýzy **vlivu světla na (iv) relativní výškový růst a na (v) relativní tloušťkový růst**, a to pouze s tím rozdílem, že celková vstupní databáze byla menší (zahrnovala analýzu 4464 výškových, resp. 4352 tloušťkových přírůstků, neboť v rámci například tří ročníků měření výšek a tloušťek jsou pouze dva ročníky přírůstu).

Na témže souboru byl následně zjišťován **vliv světelných podmínek na (vi) morfologickou kvalitu jedinců buku**, a to formou testování vlivu světla (pěti světelných veličin GFr, Op, DSF, ISF, TSF) na kvalitativní třídu v rámci stupnice kvality, zahrnující 5 kvalitativních tříd v podobě, jak bylo detailně popsáno a rozebráno v této kapitole (obr. 18). Toho bylo prakticky dosaženo provedením analýzy rozptylu ( $p < 0,05$ ) hodnot světelných charakteristik (GFr, Op, DSF, ISF, TSF) v rámci pěti jednotných tříd morfologické kvality. Obdobný postup byl také zvolen u **(vii) statistické analýzy vazby štíhlostního kvocientu a morfologické kvality**, kde opět došlo k provedení analýzy rozptylu mezi hodnotami štíhlostních kvocientů v rámci pěti jednotlivých tříd morfologické kvality.

Sledování **(viii) reakce růstového a morfologického vývoje buku po jednorázovém uvolnění horní clony obnovovaného porostu domýtnou fází clonné seče** bylo provedeno v rámci tří výzkumných ploch, kde k tomuto pěstebnímu opatření došlo během časového úseku terénních měření. Konkrétně se jednalo o výzkumnou plochu 1xz (po uvolnění 1zz), 3xz (po uvolnění 3zz) a 4xz (po uvolnění 4zz), viz tab. 1. Plochy 1xz a 4xz byly jednorázově uvolněny po 9. vegetačním období svého růstu, plocha 3 xz po 13. vegetačním období svého růstu (stalo se tak ve všech třech případech vždy v zimě). V případě plochy 3xz byly k dispozici dva ročníky měření před domýtnou sečí, v případě ploch 1xz a 4xz byl k dispozici pouze jeden ročník měření před domýtnou fází, ale dva ročníky měření po úplném smýcení horní porostní clony. Sledován byl



zvláště kvalitativní vývoj jedinců na třech uvedených plochách v reakci na vzniklou výraznou změnu světelných podmínek, ale i výškový a tloušťkový vývoj, to vše opakovaným měřením celkem 214 jedinců (resp. 209 jedinců – 5 jedinců bylo poškozeno těžební činností) na ploše tří výzkumných ploch po dobu tří let. Reakce výškového a tloušťkového růstu byla v případě dvou mladších ploch, tj. 1xz a 4xz (resp. 1zz a 4zz), kde před domýtnou fází nebyly dva ročníky měření (proto nebyla možnost zjistit roční výškový a tloušťkový přírůst před uvolněním a porovnat jej s přírůstem po uvolnění) porovnána s dvěma dalšími, stejně starými výzkumnými plochami (27x a 28x), kde jedinci nadále rostli pod porostní clonou obnovovaného smrkového porostu. Reakce výškového a tloušťkového růstu na náhlé uvolnění byla v případě plochy 3xz (resp. 3zz) hodnocena tak, že byl porovnán přírůst ve 13. roce (při znalosti výšky a tloušťky plochy ve 12. a 13. roce) v době růstu pod porostní clonou s přírůstem v prvním roce po uvolnění, tedy ve 14. roce.

### 3.5 Výzkumné téma č. III – analýza obsahu makroprvků v listové a morfologická stavba listů buku lesního v závislosti na porostním světle

Cílem tohoto výzkumného tématu bylo zodpovězení otázky, zda jsou světelné podmínky v rámci zkoumaných obnovních prvků natolik rozdílné, že se následně promítají i do fyziologických hledisek, sledovaných v tomto konkrétním případě na základě obsahu základních makroprvků v asimilačním aparátu, a také změnami na úrovni morfologie (popř. anatomie) rostlinných orgánů, konkrétně listů. Vstupní hypotézou je předpoklad, že projevují-li se rozdílné světelné podmínky na úrovni fyziologie jedince a na úrovni morfologie a anatomie orgánů, je účinek ekologického faktoru (světla) natolik významný, že dochází k projevům morfologických změn i na úrovni celého jedince.

#### 3.5.1.1 Stručný úvod do problematiky

Fotomorfogeneze obecně zahrnuje všechny projevy růstu a vývoje rostlin závislé na viditelném záření (cca 400 – 750 nm). Jsou do ní řazeny především projevy zprostředkované specializovanými receptory záření (nejlépe prostudovaným fotoreceptorem je receptor červeného záření – fytochrom), mezi něž patří také morfogenetické reakce na zastínění či vysokou ozářenost (PROCHÁZKA ET AL. 2003). Kromě účinků světelného záření na rostliny na úrovni celého organismu, ovlivňuje světlo také stavbu rostlin na úrovni subcelulární, buněčné a fyziologické, přičemž významné jsou adaptace rostlin k lokálnímu radiačnímu klimatu (LARCHER 1988). Značná část fotomorfogenetických projevů rostliny souvisí s poměrem R/FR (tj. *red* – červené / *far red* – dalece červené, neboli poměr 655 – 665 nm / 720 – 735 nm; samotný poměr bývá značen jako Z). Přitom právě při zástině dochází ke zvýšení podílu FR (tedy snížení celkové hodnoty Z) a pod porostním zástínem může Z ( $Z = R/FR$ ) dosahovat hodnot dokonce okolo 0,20 – 0,04 (PROCHÁZKA ET AL. 2003; AMMER 2003).

Výjimečnou pozici mezi ostatními rostlinnými orgány mají v této otázce listy, neboť speciálně změny jejich morfologie a anatomické stavby jsou morfogenetickým efektem spojeným s rychlostí fotosyntézy v závislosti na intenzitě ozáření (PROCHÁZKA ET AL. 2003). Z hlediska metabolismu existuje několik typů adaptací ke kvantitě a kvalitě záření, a to (i) adaptace dané prostředím (kam patří mj. i tzv. modifikační odpovědi) a (ii) adaptace genetické (evoluční), (LARCHER 1988). Genetické adaptace mohou být v rámci šetření konkrétního druhu – v tomto případě buku lesního – zanedbány a hlavní význam tak mají adaptace dané prostředím, zvláště modifikační odpovědi. Ty představují adaptace rostlin k průměrným radiačním podmínkám během vegetačního období a strukturní znaky si při nich rostliny uchovávají. Například rostliny



adaptované ke stínu vytvářejí velké listové povrchy a mají vysokou koncentraci chlorofylu a přidavných pigmentů v chloroplastech; rostliny vystavené vyšším intenzitám záření se například vyznačují listy s několika vrstvami mezofylu (LARCHER 1988; NIINEMETS 1997<sup>1</sup>). Při toleranci (adaptaci) k zástínu je vysoká účinnost fotosyntézy i při nižších intenzitách FAR – fotosynteticky účinné radiace (PROCHÁZKA ET AL. 2003).

Při této fyziologické adaptaci jde konkrétně o to, že listy přizpůsobené ke stínu dýchají nižší rychlostí než listy přizpůsobené ke světlu, a proto dosahují světelného kompenzačního bodu  $I_k$  ( $I_k$  – kompenzační intenzita světla, při které fotosyntéza váže právě tolik  $\text{CO}_2$ , kolik je ho uvolňováno dýcháním; tj. asimilace se rovná respiraci;  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) při celkově nižších intenzitách světla. Po překonání bodu  $I_k$  zvyšují rychle příjem  $\text{CO}_2$  a účinněji (ve srovnání se slunnými listy) využívají světla až do bodu  $I_s$  ( $I_s$  – bod saturace fotosyntézy; fotosyntéza je světlem nasycena a rychlost příjmu  $\text{CO}_2$  není limitována fotochemickými, ale enzymatickými procesy) a má vyrovnanější průběh čisté fotosyntézy během dne (oproti rozkolísanému průběhu fotosyntézy podle aktuální ozářenosti během dne u slunných listů); ale od bodu  $I_s$  se výtěžek fotosyntézy s nárůstem světelné intenzity zvyšuje dále jen nepatrně, nebo vůbec ne (LARCHER 1988).

Polohy bodů  $I_k$  a  $I_s$  jsou odrazem světelných podmínek na přirozených stanovištích a charakterizují rozdílné typy rostlin (LARCHER 1988; ČATER, LEVANIČ 2013). Bodů  $I_k$  a  $I_s$  dosahují stinné listy dříve, než slunné; obojí je limitováno i genetickými predispozicemi ekologické valence daného druhu dřeviny, díky čemuž může obojí vhodně posloužit na porovnání stínšástenlivosti dřevin, jak to na příkladu buku a jedle prokázali např. ČATER A LEVANIČ (2013). Tomu zcela odpovídá také celkový průběh a tvar tzv. saturační (asimilační) křivky, jak ji např. pro porovnání jedle a buku sestavili ČATER A LEVANIČ (2013) nebo pro lípu srdčitou a osiku NIINEMETS ET AL. (1998).

Tyto fyziologické adaptace ke stínu jdou ruku v ruce s adaptacemi strukturálních vlastností listů (jako nárůst plochy listové čepele a nárůst hustoty systémů membrán v chloroplastech, pokles tloušťky mezofylu, tloušťky pokožky a kutikuly, či celkového počtu buněk), i složení listů (např. obecně uváděný nárůst obsahu vody v živých pletivech a celulózy, nebo pokles hmotnosti sušiny, obsahu ligninu, tuků, i energetického obsahu sušiny – tedy pokles obsahu C, pokles poměru Ca/K), (LARCHER 1988).

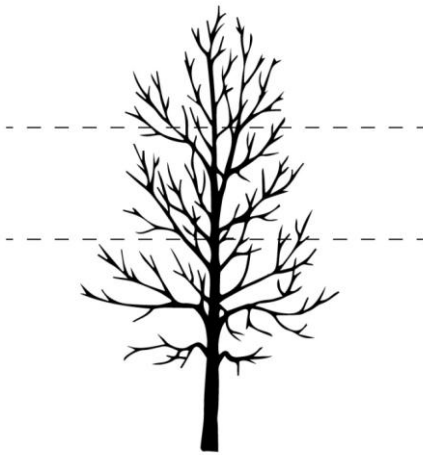
Otázkou vazby chemického složení listů v závislosti na světelných podmínkách se u lesních dřevin zabývala celá řada autorů (např. NIINEMETS 1997, 1999; NIINEMETS ET AL. 1998, 1999; STENBERG ET AL. 1999; ROBAKOWSKI ET AL. 2004; FOWNES ET AL. 2004; BALANDIER ET AL. 2007; PETRITAN ET AL. 2010 a další).

V případě některých makroprvků se poznatky u různých dřevin rozcházejí, stejně jako v případě různých studií pro tutéž dřevinu. Například v otázce obsahu  $N_m$  (hmotnost N/hmotnost sušiny listů) v závislosti na světelném klimatu uvádí NIINEMETS, KULL (1998) nárůst obsahu  $N_m$  s nárůstem světla u osiky (*Populus tremula* L.), ale u buku lesního (stejně jako další autoři) pokles a u dalších tří druhů neprokazatelný vliv světla; ROBAKOWSKI ET AL. (2004) uvádí nárůst obsahu  $N_a$  (hmotnost N/plochu) s nárůstem světla u jedle bělokoré stejně jako PETRITAN ET AL. (2010) u buku, klenu a jasanu ztepilého a STENBERG ET AL. (1999) u smrku ztepilého. FOWNES A HARRINGTON (2004) zjistil u pěti druhů dřevin (včetně dubu červeného a borovice vejmutovky) pokles obsahu  $N_m$  s nárůstem světla. Rozdílný je v obsah  $N_m$  sušiny listů a obsahu  $N_a$  listů (NIINEMETS 1997<sup>2</sup>; PARELLE ET AL. 2006; BALANDIER ET AL. 2007; PETRITAN ET AL. 2010).



### 3.5.1.2 Metodický postup řešení výzkumného tématu III

Sběr rostlinného materiálu (tj. listů) v terénu pro řešení tohoto výzkumného úkolu byl proveden v září 2013. Volba obnovních prvků zcela koresponduje s vylíšením variant obnovních



sečí tak, jak bylo detailně popsáno a charakterizováno metodické části výzkumného tématu II. Šlo tedy o clonnou seč (podsadbu bukem), kotlík, násek a holou seč. Věk kultur byl shodně 8 let od založení. V každém obnovním prvku byly odebrány náhodným výběrem po celé ploše obnovního prvku listy buku z více buků (zpravidla kolem cca 20 – 25 jedinců) ze tří výškových vrstev koruny (horní, střední a spodní část; podle CURTA ET AL. 2005; a podobně jako PETRITAN ET AL. 2010), tj. koruna každého jedince byla při odběru rozdělena dvěma pomyslnými řezy na tři vertikální úrovně pro odběr listů (obr. 19).

Obr. 19: Rozdělení délky živé koruny dvěma pomyslnými horizontálními řezy na tři výškové úrovně koruny pro sběr listů za účelem následných morfologických a chemických analýz. Jednotlivé výškové úrovně koruny jsou dále označovány jako horní, střední a spodní.

Následně bylo (podle metodických postupů mnoha dalších autorů zabývajících se obdobnou problematikou – především však PONTON ET AL. 2004 a HOVENDEN, SCHOOR 2003) při laboratorních měřeních z každého vzorku, charakterizujícího výškovou vrstvu koruny na daném typu obnovního prvku, odebráno 25 listů pro zjištění základních morfologických (anatomických) charakteristik, kterými byla:

- (i) **délka čepele<sup>1</sup>**
- (ii) **šířka čepele<sup>2</sup>** v nejširším místě
- (iii) **plocha listové čepele<sup>3</sup>**, změřená pomocí analýzy obrazu
- (iv) **průměrná hmotnost sušiny čepele<sup>4</sup>** po vysušení listů do konstantní hmotnosti
- (v) **specifická hmotnost sušiny listů – LMA<sup>5</sup> (g/cm<sup>2</sup>)**; spočtena jako poměr hmotnosti sušiny čepele a plochy čepele listu; inverzní hodnota k SLA (specifická plocha listů; cm<sup>2</sup>/g)

1, 2 – hodnotili např. STENBERG ET AL. (1999), HOVENDEN, SCHOOR (2003), ROBAKOWSKI ET AL. (2004), PONTON ET AL. (2004)

3 – hodnotili např. GROSS ET AL. (1996), KOIKE ET AL. (2001), HOVENDEN, SCHOOR (2003), ROBAKOWSKI ET AL. (2004), PONTON ET AL. (2004), JARČUŠKA (2011)

4 – hodnotili např. GROSS ET AL. (1996), HOVENDEN, SCHOOR (2003), PONTON ET AL. (2004), JARČUŠKA (2011),

5 – hodnotili např. GROSS ET AL. (1996), NIINEMETS (1997, 1999), ARANDA ET AL. (2001), BOUCHER ET AL. (2001), ROBAKOWSKI ET AL. (2004), PONTON ET AL. (2004), FOWNES, HARRINGTON (2004), PARELLE ET AL. (2006), BALANDIER ET AL. (2007), PROVENDIER, BALANDIER (2008), PETRITAN ET AL. (2010), JARČUŠKA (2011)

Měření parametrů i), ii), a iii) proběhlo za použití softwaru *ImageJ* (NATIONAL INSTITUTES OF HEALTH, BETHESDA, MARYLAND, USA), a to u vylisovaných, standardním komerčním scannerem oskenovaných listů. Podmínkou bylo vysoké rozlišení scanneru a tvorba obrazu v rastrovém formátu \*BMP. Následně byl obraz v prostředí *ImageJ* převeden na černobílou škálu (pomocí standardního procesu tzv. prahování). V takto vzniklém obrazu byly následně měřeny nejen délka a šířka čepele, ale také plocha listové čepele, již software stanoví z plochy černých pixelů.

Dále byla provedena chemická analýza z listů, odebraných podle stejného schématu, jak bylo výše popsáno u odběru listů na zkoumání morfologických a anatomických parametrů. Odběr listů probíhal za chladného podzimního dne, listy pro chemické analýzy byly neprodleně po jejich



odběru uzavřeny do PE sáčků s vytěsněním přebytečného vzduchu a neprodyšným uzavřením obalu; poté vloženy do uzavřeného mobilního chladicího boxu s teplotou do 10° C. Cílem chemických analýz bylo stanovení vybraných základních makroprvků, tj. (i) **dusíku (N)**; (ii) **fosforu (P)**; (iii) **draslíku (K)**; (iv) **vápníku (Ca)**, (v) **hořčíku (Mg)** a (vi) **síry (S)**. Stanovením chemického složení listů (s důrazem na různé chemické prvky) ve vazbě na světelné podmínky se u různých dřevin zabývala řada autorů (např. NIINEMETS 1997<sup>2</sup>, 1999; NIINEMETS, KULL 1998; NIINEMETS ET AL. 1998, 1999; GRASSI A BAGNARESI 2001; FOWNES, HARRINGTON 2004; STENBERG ET AL. 2004; KAZDA ET AL. 2004; ROBAKOWSKI ET AL. 2004; POORTER ET AL. 2006; BALANDIER ET AL. 2007; PETRITAN ET AL. 2010; atd.).

Laboratorní postup chemických analýz byl proveden zcela v souladu s pracovními postupy stanovenými v publikaci Analýza rostlinného materiálu – jednotné pracovní postupy, ZBÍRAL (1994), (vydal *Státní kontrolní a zkušební ústav zemědělský; Odbor agrochemie, půdy a výživy rostlin*). Laboratorní postup prvotního zpracování vzorků lze ve stručnosti shrnout takto: (i) úprava a homogenizace rostlinného materiálu nejprve předvysoušením při teplotě do 60° C; poté pomletím na frakci 1 x 1 mm mlýnkem; kontrolní přesetí přes nylonové sítko 1 x 1 mm; vysušení do konstantní hmotnosti při teplotě 105 ° C rozprostřením do tenké vrstvy v horkovzdušné sušárně; (ii) mineralizace směsi kyseliny sírové (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) a peroxidu vodíku (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) a to tak, že navážka upraveného vzorku (viz bod i) se oxidovala pomocí 30% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> v prostředí 96% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> při krátkém povaření; po rozložení H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> se doplnila H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (úbytek zjištěn vážením) a směs se ochladila a doplnila demineralizovanou vodou, poté se směs přefiltrovala.

#### 3.5.1.2.1 Stanovení obsahu dusíku (N)

Po mineralizaci je dusík převeden na amonné ionty. Pro analýzu bylo použito 50 ml mineralizátu. Amoniak (NH<sub>3</sub>) byl poté vytěsněn přidávkou 50 ml 30% hydroxidu sodného (NaOH) tak, aby nemohlo dojít ke ztrátám vytěsněného amoniaku. Následnou destilací se uvolněný čpavek předestiloval vodní párou do předlohy, kde byl jímán v odměrném roztoku s 30 ml kyseliny sírové. Po ukončení destilace se nespotřebovaný podíl kyseliny sírové (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) stanovil titrací odměrným roztokem hydroxidu sodného na pH Tashiro indikátor (roztok methylové červeně a methylenové modři). Souběžně se vzorkem se stejně zpracovával tzv. slepý vzorek (nebo též slepý pokus; při slepé titraci se titruje roztok identický s roztokem titrovaného vzorku, ale bez stanovované složky; objem odměrného roztoku spotřebovaného na slepý pokus se poté odečítá od objemu spotřeby při titraci roztoku vzorku). Barevný přechod byl od fialové barvy do zelené; při šedém zabarvení nastal bod ekvivalence. Obsah celkového dusíku v procentech se následně vypočítal na základě spotřeby odměrného roztoku NaOH podle vztahu:

$$X = \frac{V_2 - V_1}{m} * 0,14008$$

kde  $X$  je obsah celkového dusíku ve vysušeném vzorku [%];  $V_2$  je spotřeba odměrného roztoku NaOH na titraci slepého vzorku [ml];  $V_1$  je spotřeba odměrného roztoku NaOH na titraci vzorku [ml];  $m$  je navážka vzorku [g].

#### 3.5.1.2.2 Stanovení obsahu vápníku (Ca) a hořčíku (Mg)

Obsah vápníku a hořčíku byl zjišťován po naředění připraveného mineralizátu a přidání 4,5 ml lanthanu (c La<sup>3+</sup>; vzniklý rozpuštěním 5,86 g oxidu lanthanitého – La<sub>2</sub>O<sub>3</sub> v 50 ml kyseliny chlorovodíkové - H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) do 0,5 ml vzorku. Roztok lanthanu byl přidán také do standardů (9 ml c La<sup>3+</sup>) spolu s 1 ml koncentrované kyseliny sírové (totožná H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> jako pro mineralizaci vzorků) a také společně s pracovními standardními roztoky hořčíku a vápníku. Použit byl standardní roztok S2 (10 mg Ca a 10 mg Mg v 1000 ml demineralizované vody). Následně bylo použito měření samotného obsahu Ca a Mg atomovou absorpční spektrofotometrií v plameni acetylen – vzduch.





Použit byl atomový absorpční spektrofotometr s dobou měření 3 sekundy, vybavený štěrbinovým hořákem (pro směs acetylen – vzduch) a dutokatodovými výbojkami pro Ca (7,5 mA) a Mg (3,0 mA), kvůli použití lanthanu bylo měřeno na stechiometrickém plameni. Vyhodnocení signálu bylo provedeno metodou kalibrační křivky, přičemž pro stanovení hořčíku byla použita kalibrace do 8 mg/l a pro stanovení vápníku kalibrace do 10 mg/l.

#### 3.5.1.2.3 Stanovení obsahu fosforu (P)

Fosforečnany tvoří v kyselém prostředí v přítomnosti molybdenanu (molybdenan amonný –  $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$ ) a vanadičnanu (vanadičnan amonný –  $\text{NH}_4\text{VO}_3$ ) žlutě zbarvenou heteropolykyselinu molybdátovanadátosforečnou. Intenzita zbarvení se měří spektrofotometricky s použitím spektrofotometru pro viditelnou oblast spektra s kvyetou 10 nebo 20 nm a vyhodnocení se provádí metodou kalibrační křivky. Roztok molybdenanu amonného se připravil rozpuštěním 50 g krystalického molybdenanu amonného v demineralizované horké vodě, poté se přidalo 85 ml koncentrované kyseliny sírové a roztok se ochladil. Roztok vanadičnou amonného se připravil rozpuštěním 2,5 g vanadičnou amonného v horké demineralizované vodě a poté se ochladil. Pracovní standardní roztok se připravil ze základního certifikovaného standardního roztoku o koncentraci fosforu 1000 mg/l a z tohoto standardního roztoku se pipetovalo 20 ml do 80 ml demineralizované vody, tedy výsledkem bylo dosažení obsahu 0,05 mg P v 1 ml pracovního standardního roztoku. Následný pracovní postup spočíval ve smíchání 10 ml mineralizátu (vzorku), standardu i slepého pokusu s 10 ml roztoku molybdenanu amonného a 10 ml roztoku vanadičnou amonného a doplnění vzniklého objemu (30 ml) do 100 ml demineralizovanou vodou (70 ml). Měření spektrofotometrem při vlnové délce procházejícího světla 430 nm proběhlo po hodině od promíchání. Vyhodnocení proběhlo metodou kalibrační křivky. Před tím bylo třeba modelovat matici měřeného vzorku a to tak, že do pracovního standardního roztoku se přidala totožná kyselina (tj.  $\text{H}_2\text{SO}_4$  s identickou koncentrací), jaká byla použita pro mineralizaci vzorků tak, aby odpovídala koncentraci kyseliny v mineralizátu.

#### 3.5.1.2.4 Stanovení obsahu draslíku (K)

Principem určení obsahu draslíku ve vzorku mineralizátu je termická excitace v plameni acetylen – vzduch, při které dochází k vyzáření charakteristického kvanta draslíku. Intenzita záření je úměrná koncentraci draslíku v optické ose přístroje. Pro měření byl použit absorpční spektrofotometr při vlnové délce měření 766,5 nm; použit byl štěrbinový hořák o délce 5 cm při zmenšení vstupní štěrbině spektrofotometru z důvodu úpravy citlivosti přístroje. Příprava standardního pracovního roztoku proběhla vysušením síranu draselného ( $\text{K}_2\text{SO}_4$ ) v horkovzdušné troubě při teplotě 105° C. Po jeho vychlazení navážení bylo naváženo 11,1423 g (s přesností  $\pm 0,0001$  g) a následně rozpuštěno v 250 ml demineralizované vody. Po jeho dokonalém rozpuštění byla koncentrace snížena jeho přelitím a dolitím demineralizované vody do celkového objemu 500 ml. Mineralizát se skládal z navážky 1 g vzorku převedeného popsáním postupem (viz výše) mineralizace do 100 ml vzorku. Vyhodnocení proběhlo metodou kalibrační křivky, přičemž do pracovního standardního roztoku se přidala totožná kyselina (tj.  $\text{H}_2\text{SO}_4$  s identickou koncentrací), jaká byla použita pro mineralizaci vzorků tak, aby odpovídala koncentraci kyseliny v mineralizátu (modelace matrice hodnoceného vzorku).



### 3.5.1.2.5 Stanovení obsahu síry (S) Balksovou metodou

Principem chemické analýzy tzv. Balksovou metodou bylo rozložení rostlinného materiálu směsí kyseliny dusičné ( $\text{HNO}_3$ ) a kyseliny chloristé ( $\text{HClO}_4$ ) na roztok, z něhož se vysrážela kyselina křemičitá ( $\text{H}_2\text{SiO}_3$ ), která se odfiltrovala. Poté se ve filtrátu přidáním roztoku chloridu barnatého ( $\text{BaCl}_2$ ) vysrážel síran barnatý ( $\text{BaSO}_4$ ). Sraženina síranu barnatého se po promytí spálila při teplotě  $600^\circ\text{C}$  a poté se síran barnatý zvážil. Za vstupní chemikálie byly použity 100 g 10% dihydrátu chloridu barnatého ( $\text{BaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) rozpuštěného v 1000 ml destilované vody; dále min. 65% kyselina dusičná a koncentrovaná (72%) kyselina chloristá. Do kádinek byla umístěna navážka 1 g pomletého, vysušeného listového vzorku a přilito 10 ml koncentrované  $\text{HNO}_3$  a 5 ml koncentrované  $\text{HClO}_4$  a následně byla směs zahřívána až do bezbarvého stavu (do objemu vzorku cca 2 – 3 ml), ale nikoliv do vysušení. Po vychladnutí bylo přidáno 25 ml horké destilované vody a roztok se velmi opatrně zahřívá (směs při přehřátí snadno vybuchuje), nesmělo dojít k náznaku varu. Poté se roztok za horka filtroval přes filtrační papír (jemnost 390) do 400 ml kádinky; vzniklá sraženina  $\text{H}_2\text{SiO}_3$  se na filtru důkladně promývala horkou vodou. Celý filtrát o objemu cca 150 ml se poté zahřál téměř do varu a opatrně se po kapkách přidávalo 10 ml 10%  $\text{BaCl}_2$ . Po krátkém povaření se kádinka odstavila, přikryla hodinovým sklíčkem a umístila do sušárny temperované na  $80^\circ\text{C}$  na 4 hodiny. Následující den se vzniklá sraženina odfiltrovala přes filtrační papír (jemnost 391) do 600 ml kádinky, promyla studenou vodou a odfiltrovaný síran barnatý se vyžihl při teplotě  $600^\circ\text{C}$  po dobu čtyř hodin. Po vychladnutí se  $\text{BaSO}_4$  zvážil. Výsledný obsah síry se poté stanovuje ze vzorce:

$$\% S = \text{vyvážka BaSO}_4 * 13,74 \quad (\text{neboli v základním tvaru: } \% S = \text{vyvážka BaSO}_4 * 100 * 0,1374; \text{ kde koeficient } 0,1374 \text{ je podíl atomové hmotnosti S v molekulové hmotnosti BaSO}_4)$$

Statistické analýzy výsledků všech výše popsaných analýz chemického složení listů (resp. obsahu vybraných makroprvků N; P; K; Ca; Mg; S) i morfologických parametrů listů byly posléze (na základě výsledků Shapiro–Wilkova testu normality) provedeny analýzou rozptylu (ANOVA), při  $p < 0,05$  a test mnohonásobného porovnání pro nalezení signifikantních odlišností mezi jednotlivými kategoriemi byl proveden na základě výsledku jediného testu, tj. *Scheffého testu*, jenž má vysokou tendenci nezamítat nulovou hypotézu  $H_0$  o statistické nevýznamnosti rozdílů (jde tedy o relativně „přísný“ statistický test, tj. obvykle odhalí méně rozdílů než Tuckeyho test, DUBJAKOVÁ 2009).

## 3.6 Výzkumné téma č. IV – morfologie jedinců buku lesního v závislosti na obnovních sečích – destrukční analýzy

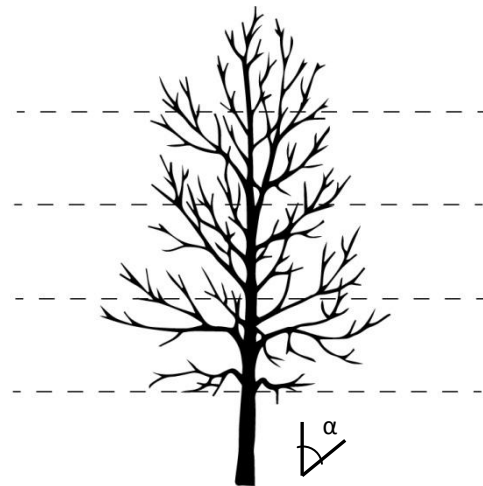
Cílem tohoto výzkumného tématu bylo zodpovězení otázek souvisejících s morfologií jedinců buku lesního, rostoucích v rámci sledovaných obnovních sečí, tedy v clonné seči, na kotlíku, na náseku, nebo holé seči. Parametry uvedených obnovních sečí jsou podrobně specifikovány v metodice výzkumného tématu č. II (kap. 3.4) a rámcové vymezení tohoto výzkumného tématu jim zcela odpovídalo. Detailní přehled o morfologické kvalitě jedinců rostoucích v rámci různých obnovních sečí přineslo řešení výzkumného tématu č. II, kde byla morfologická kvalita všech měřených jedinců hodnocena na základě stupnice morfologické kvality. V porovnání s výzkumným tématem č. II bylo cílem tohoto výzkumného tématu zodpovězení detailních morfologických otázek, jako je alokace biomasy a úhel větvení u jedinců stejné vizuální morfologické kvality, rostoucích ale na různých obnovních sečích. Šlo tedy o zodpovězení vstupní otázky, zda se po stránce morfologie budou lišit jedinci z různých obnovních sečí, ačkoliv jejich vizuální kvalita, hodnocená podle stupnice, bude obdobná. Nebylo zde tedy



zohledněno hledisko, jak kvalitní jedinci na daných obnovních sečích rostou (resp. jaký podíl jedinců konkrétní kvalitativní třídy roste na sledovaných obnovních sečích), ale kvalitativní škála odebraných, a v tomto výzkumném tématu hodnocených, jedinců byla v rámci všech obnovních variant shodná. Zahrnovala celou kvalitativní škálu od morfologicky kvalitních, přes průměrně kvalitní, až po nekvalitní jedince.

Praktická realizace tohoto výzkumného tématu spočívala v provedení destrukčních analýz. Ty byly provedeny v září roku 2010. Následně došlo ke zpracování získaných vzorků, a to během roků 2011 a 2012. Pro každou ze čtyř obnovních variant bylo na plochách ve věku 10 let a 15 let pokáceno těsně nad zemí celkem 24 jedinců (12 ve věku 10 let a 12 ve věku 15 let); celkově tedy bylo na všech čtyřech variantách obnovních prvků odebráno 96 vzorníků. Výběr vzorníků na každé ploše nebyl náhodným výběrem, jak bylo výše nastíněno, ale požadovaných 12 vzorníků daného věku bylo vždy rozvrženo tak, že 4 jedinci byli kvalitativně nadprůměrní (kvalitativní třída 1 a 2 podle morfologické stupnice ve výzkumném tématu II), 4 jedinci kvalitativně průměrní (kv. třída 3) a čtyři jedinci byli kvalitativně podprůměrní (kv. třída 4 a 5). U všech jedinců bylo před jejich následnou manipulací, kromě změření celkové výšky (H), detailně proměřeno větvení, a to výška nasazení větve a úhel, který větev svírala s průběžnou osou kmene (s přesností na 1°), měřeno směrem k terminálnímu prýtu (analýza úhlu větvení pak pracovala s celkovým počtem 1322 větví horních třech pětín výšky jedinců). Následně byly vzorníky rozděleny čtyřmi řezy na pět stejných vertikálních úrovní (obr. 20), jak to provedl např. LINNERT (2009), v rámci kterých byla po vysušení (přirozené sušení volně rozloženého biologického materiálu minimálně po dobu 9 – 12 měsíců) vážena hmotnost sušiny biomasy, rozdělená na hmotnost sušiny biomasy kmene a hmotnost větví bez listů.

Obr. 20: Ukázka rozdělení celkové výšky jedince (H) čtyřmi řezy na 5 shodných vertikálních úrovní pro vážení biomasy sušiny; zobrazení měřeného úhlu nasazení větvi.



Předmětem zájmu byla (i) analýza poměru hmotnosti sušiny biomasy větví bez listů vůči hmotnosti sušiny biomasy kmene v rámci třech horních sekcí a (ii) analýza úhlu nasazení větvení v rámci třech horních sekcí (obr. 20) a vazba těchto dvou sledovaných veličin na obnovní seč, ve které jedinci rostli.

### 3.7 Výzkumné téma č. V – reakce obnovně rozpracovaného stejnorodého a stejnověkého porostu smrku ztepilého na různé obnovní seče – dendrochronologické analýzy

Cílem tohoto výzkumného tématu bylo zhodnocení reakce dospělého obnovovaného smrkového porostu, tj. světlostního přírůstu (resp. přírůstu ze zvýšeného uvolnění) na různé varianty obnovních prvků použitých pro vnesení buku lesního. Detailní popis sledovaných obnovních variant je podrobně uveden v metodice výzkumného tématu II (kap. 3.4), se kterými se obnovní prvky zvolené pro účely tohoto výzkumného tématu zcela ztotožňují. Stejně tak platí stanovištní vylišení ploch, které je detailně uvedeno a v souvislostech odůvodněno na začátku kapitoly 3 *Metodika, cíle výzkumných témat*. Zkoumány tedy byly násečné obnovní prvky – kotlík



a násek; holosečný obnovní prvek – holá seč a clonosečný obnovní prvek – clonná seč. V případě násečných a holosečných obnovních variant byla zjišťována reakce obnovovaného porostu v okolí obnovních prvků, a to konkrétně v pásu 5 – 8 m od okraje násečné či holosečné plochy, což v praxi znamenalo, že se zpravidla jednalo o třetí řadu dospělých stromů od okraje sečí (obr. 22 a obr. 23). U holosečných a násečných obnovních variant byly sledovány severní a východní okraje prvků, čemuž musela odpovídat také orientace celých prvků v lesním porostu. Důvod, proč byly zvoleny tyto dva okraje s uvedenou orientací, spočíval ve skutečnosti, že severní okraj násečných a holosečných obnovních prvků má zvýšenou dotaci světelného záření (z jihu); naopak u východního okraje je obecný předpoklad vyššího účinku větru z převládajícího západního sektoru a také zvýšeného úhrnu srážek právě z důvodu směru větru během srážkové činnosti. Tyto dva předpoklady tak sloužily jako vstupní hypotézy pro design výzkumu přírůstové reakce obnovovaného porostu v okolí násečných a holosečných obnovních prvků. Pro řešení tohoto úkolu konkrétně posloužily tři porosty (resp. tři kotlíky) pro zkoumání přírůstové reakce v okolí kotlíků, dva porosty (resp. dva náseky) pro zkoumání přírůstové reakce v okolí náseků a jeden porost (resp. jedna holá seč – v tomto konkrétním případě holá seč o výměře 1 ha) pro výzkum přírůstové reakce porostu v okolí holé seče. V případě clonných sečí byla zkoumána přírůstová reakce na stromech rostoucích na ploše clonné seče, a to ve čtyřech směrech v rámci kmenů, korespondujících se světovými stranami – sever, jih, východ, západ. Pro zkoumání přírůstové reakce (světlostního přírůstu) na ploše clonných sečí posloužily celkem tři porosty, a to s výčetní kruhovou základnou na plochách clonných sečí  $G = 25 - 42 \text{ m}^2/\text{ha}$ .

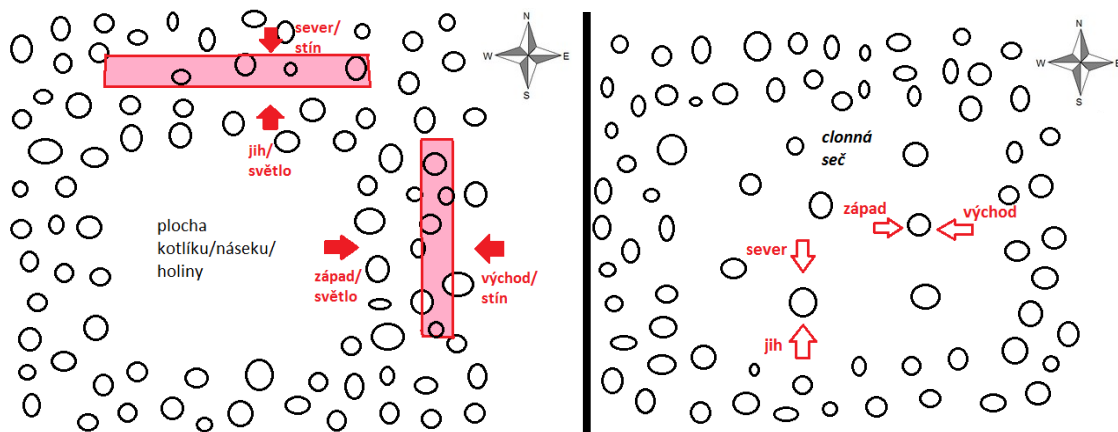
Obr. 21: Znárodnění vertikálních úrovní odběru dendrochronologických vzorků.

Pro dendrochronologické analýzy byly vybírány stromy porostní úrovně až nadúrovně; v rámci těchto jedinců (vzorníků) byla nutná jejich destrukce smýcením, neboť vývrty byly brány ve třech výškových úrovních: **(i) ve výčetní tloušťce** (dále jen „báze“); **(ii) v půlce celkové výšky (H)** jedince (dále jen „půlka“), měřeno po smýcení laserovým dálkoměrem *Nikon Forestry 550*, tj. měřením ležícího stromu, s přesností na 10 cm; **(iii) v místě nasazení živé koruny** (určeno prvním přeslenem s více jak třemi živými větvemi); (dále jen „přeslen“). V případě holosečných a násečných obnovních prvků byly dendrochronologické vývrty odebírány **(i) na stranách kmene směřujících k obnovnímu prvku**, tzn. na severním okraji obnovních prvků šlo o jižní stranu kmene, zatímco na východním okraji obnovních prvků šlo o západní stranu kmenů (dále jen „světlo“); **(ii) na stranách kmenů odvrácených od násečného či holosečného obnovního prvku**, tzn. na severním okraji obnovního prvku na severní straně kmene a na východním okraji seče na východním okraji kmenů (dále jen „stín“). Světové strany byly na vzornících zaznačeny před jejich smýcením z důvodu rizika rotace kmene během těžby. Také provedená těžba musela respektovat požadovaný cíl, neboť požadované části kmene (tj. např. na severním okraji seče jižní a severní část kmene) nesměla ležet na zemi, aby byla přístupná odběru dendrochronologických vývrtů. Na každém vzorníku bylo odebráno celkem šest





dendrochronologických vývrtů, a to ve třech uvedených výškových úrovních (báze; půlka; přeslen) a ve dvou směrech v rámci kmenu (světlo; stín). Principiálně totéž bylo provedeno na vzornících z clonné seče s tím rozdílem, že zde nebyl vylíšen směr světlo a stín, ale byly zde na kmenech vylíšeny světové strany tak, že na vzornících byl odebrán buď směr **(i) sever a jih**, nebo **(ii) východ a západ**. Totožné bylo vylíšení tří vertikálních úrovní, tedy báze, půlka, přeslen a také počet odebraných vývrtů z jednoho vzorníku, tj. šest vývrtů (báze, půlka přeslen ve směru sever a jih; nebo báze, půlka, přeslen ve směru západ a východ).



Obr. 22: Schéma pozice kácených stromů (vzorníků) pro odběr dendrochronologických vzorků. Vlevo situace v okolí kotlíku, náseku a holé seče se zobrazením pásmů, ve kterých se vzorníky nacházely (5 – 8 m) od severního, resp. východního okraje obnovních prvků. Vpravo situace v clonné seči s odběrem vzorníků z plochy clonné seče a zobrazením dvou směrů odběru (sever – jih nebo východ – západ).

V rámci každé obnovní varianty bylo smýceno 20 vzorníků (tj. stromů obnovně rozpracovaného smrkového porostu), a to v případě násečných a holosečných obnovních prvků 10 vzorníků na severním okraji seči a 10 vzorníků a na východním okraji; v případě clonných sečí šlo o 10 vzorníků pro vývrtky ve směru sever – jih; a 10 vzorníků pro vývrtky ve směru východ – západ. Celkem bylo v rámci čtyř variant obnovních sečí (clonná seč, kotlík, násek, holina) smýceno **80 vzorníků**; na každém vzorníku odebráno ve třech výškových úrovních a dvou směrech celkem 6 vývrtů; což **v konečném součtu** znamenalo odebrání **480 dendrochronologických vývrtů**. Celkový počet vzorníků v rámci dané obnovní varianty byl volen s ohledem na provozní možnosti (počet porostů, svolení ke smýcení vzorníků na daných LHC). Dále vycházel z počtů doporučených DRÁPELOU A ZACHEM (2000) a zvláště pak analýzami reprezentativního výběru počtu vzorníků pro dodržení požadované přesnosti při hladině významnosti 95 % ( $p < 0,05$ ) s ohledem na stupeň rozrůznění přírůstu a porostní typy (resp. jejich porostní strukturou), jak tuto otázku detailně rozpracoval ŠMELKO (1982 IN DRÁPELA, ZACH 2000). Všechny dendrochronologické vzorky byly odebrány pomocí sady Presslerových (přírůstových) nebozezů značky *Haglöf Coretax* (výrobce HAGLOF SWEEDEN AB); v případě větší akumulace vzorníků na jedné ploše (např. u varianty holá seč) byl připevněn vrták přírůstového nebozezu k elektrické vrtačce (vybavené rychloupínáním a zpětným chodem) poháněné benzínovou elektrocentrálou; při menším množství vzorníků v rámci plochy byly vzorky odebrány ručním vrtáním nebozezem (obr. 23). Do lesnické praxe byl nebozez zaveden Presslerem ve Švédsku a poté upraven Matsonem (ZACH ET AL. 1994). Způsob odběru vycházel ze *Stručného návodu k použití přírůstového vrtáku Haglöf Coretax*, jak jej uveřejnil výrobce. Zásady a nároky kladené na odběr vývrtů vycházely z údajů DRÁPELY A ZACHA (2000), kteří za požadavky na správně odebraný vývrt uvádějí: (i) vývrt musí být zdravý (neměl by obsahovat např. části napadené hnilobou, mechanicky poškozené apod.); (ii)





vývrt je odebrán kolmo na podélnou osu kmene; (iii) vývrt směřuje do dřevě kmene; (iv) vývrt je celý (není rozlámán na více částí). Neždařile odebrané vývrty, nebo ty, které nesplňovaly výše popsané podmínky (nejčastěji rozpadnutí vývrtnu na více částí po jeho vyjmutí z nebozezu) nebyly akceptovány a bylo nutné odebrat vývrt nový. Věk obnovně rozpracovaných porostů, ve kterých byly odebírány vzorky, byl v případě násečných, holosečných i clonosečných obnovních prvků nejčastěji v rámci 10. VS (věkový stupeň), méně často 11. VS. Časové období od pěstebního zásahu, resp. obnovního rozpracování, kterým se vytvořil zkoumaný obnovní prvek, byl v rozpětí 10 – 22 let. Statisticky analyzováno bylo prvních deset ročníků přírůstu od okamžiku obnovního zásahu. Odběr vzorků proběhl na všech obnovních variantách od podzimu 2011 do března 2012.

Obr. 23: Vlevo je znázorněna situace po nakácení vzorníků okolo holé seče, stejným způsobem byly vybrány vzorníky v okolí násečných obnovních prvků. Vpravo je ukázka odběru vzorků



Po odběru byly vzorky v terénu neprodleně opatřeny popisným štítkem a s tímto štítkem samostatně (tj. po jednom vývrtnu) uloženy do vyztužených pouzder z aluminiových fólií, sloužících k uchování a ochraně vzorků před poškozením; následné laboratorní zpracování proběhlo v průběhu roku 2012 a 2013; uchování vzorků do okamžiku jejich dalšího zpracování proběhlo v chladničkách. Laboratorní zpracování a následné vyhodnocení vzorků bylo provedeno dle praktického návodu a souboru doporučení podle publikace *Dendrometrie – dendrochronologie*, autorů DRÁPELA A ZACH (2000; Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně); s přihlédnutím k FRITTS (1976), SCHWEINGRUBER, FRITZ (1993), VAGANOV ET AL. (2006).

Postup laboratorního zpracování vzorků spočíval v jejich fixaci na pevnou podložku, konkrétně dřevěnou latičku (tzv. vývrtová lišta), která měla vyfrézovanou drážku odpovídající průměru odebraného vzorku (cca 4 mm), hloubka drážky byla cca 2 mm. Na vývrtové liště byl vývrt fixován kvalitním lepidlem na dřevo, po dobu zasychání lepidla bylo nutné zamezit ohýbání vývrtnu v důsledku působení lepidla, pomocí dočasné fixace lepícími páskami a následným přiměřeným zatížením (po dobu cca 1 hodiny). Tato fáze zpracování vývrtnů byla klíčová, neboť v rámci ní bylo nutné zabezpečit, aby úhel mezi dřevními vlákny kolmého průřezu vývrtnu (tvořících při pohled na kruhový průřez vývrtnu drobné rýhy a vlákna) a vodorovnou rovinou byl cca 30 – 45°, jak je to doporučeno v tzv. *Douglasově schématu pro seříznutí vývrtnů* (Douglasovo schéma konkrétně uvádí úhel přesně 35°), (DOUGLASS 1941 IN DRÁPELA, ZACH 2000). Dodržení této podmínky, kterou objevil zakladatel moderní vědecké dendrochronologie *Andrew Ellicott Douglass* (FRITTS 1976; SCHWEINGRUBER 1996) je klíčová z toho důvodu, že zajišťuje nejlepší možnou čitelnost letokruhů vývrtnů (po jejich následném vybroušení) během samotné letokruhové analýzy. Během fixace vývrtnů na topolovou vývrtovou lištu byla lišta popsána údaji z popisného štítku



vývrtu (číslo vývrtu; lokalita odebrání; obnovní varianta; orientace; výšková úroveň; číslo stromu) voděodolným fixem. Po dokonalém vytvrzení lepidla byl vývrt z preventivních důvodů znovu přetřen lepidlem, a to na styčných plochách kontaktu okrajů drážky vývrtové lišty a samotného vývrtu. Po opětovném zaschnutí byly vývrty sbroušeny hrubým brusným papírem (odebráno cca 1,0 – 1,5 mm vývrtu), poté bylo přistoupeno k broušení brusným papírem o nejnižší, běžně dostupné hrubosti brusného papíru, kterým bylo odebráno dalších cca 0,5 mm vývrtu. Výsledná rovina řezu tak tvořila pomyslnou sečnu kolmým kruhovým průřezem vývrtu přibližně v necelé polovině průřezu vývrtu, tedy téměř v jeho průměru (obr. 24). Další fáze laboratorního zpracování byla již podmíněna samotnou zvolenou metodou analýzy letokruhů, což byla, dnes obecně rozšířená, **metoda počítačové analýzy obrazu** (dále existují metody mechanických měřících zařízení jako je švédský přírůstový analyzátor Eklund; denzitometrie; či méně rozšířené metody jako tracheidogramy apod.), (FRITTS 1976; DRÁPELA, ZACH 2000; VAGANOV ET AL. 2006).



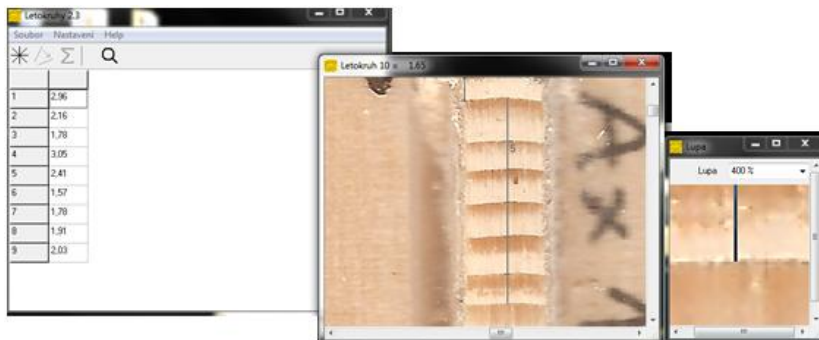
Obr. 24: Ukázka zpracované podoby dendrochronologického vzorku a jeho převedení do elektronické obrazové formy pro následnou počítačovou analýzu obrazu (zde je celková kvalita obrazu snížena zmenšením paměťové kapacity obrázku komprimací z formátu .BMP do .JPEG).

V rámci metody počítačové analýzy obrazu bylo nutné převedení primárně zpracovaných vývrtů do elektronické obrazové podoby (obr. 24), čehož bylo dosaženo skenováním pomocí standardního, běžně dostupného komerčního scanneru. Podmínkou byla pouze dostatečná kvalita rozlišení a schopnost skenování do podoby rastrového obrázku (počet pixelů 10200 x 14028), resp. formátu BMP, aby v následné letokruhové analýze bylo dosaženo kvality rozlišení 1200 DPI. V rámci skenování byla snaha o maximální kvalitu a následnou čitelnost snímků, proto bylo využito vlhčení vývrtů vodou za pomoci krátké vodní lázně (cca 5 vteřin), zásaku vody (cca 30 vteřin), poté osušení nezasáklé vody a samotné skenování (někteří autoři doporučují kromě zvýraznění letokruhových hranic pomocí vody také použití různých pigmentů a barviv, popřípadě různých látek na bázi alkoholu). Po přeskenování bylo přistoupeno k samotným letokruhovým analýzám, které byly provedeny v softwaru *Letokruhy, verze TreeRings 2.3, 2010* (ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE; s laskavým poskytnutím freeware licence tvůrcem tohoto softwaru doc. Ing. Danielem Zahradníkem, Ph.D.). Mezi ostatní, nejčastěji používané, ovšem finančně nákladné komerční softwary, patří především WinDENDRO (REGENT INSTRUMENTS, QUÉBEC, KANADA). Samotný požadavek na výše popsanou kvalitu rozlišení zajišťoval, při samotné letokruhové analýze, přesnost obrazu na úrovni 0,04 mm; přesnost samotného měření letokruhů v softwaru *Letokruhy* je 0,01 mm. Během samotné letokruhové analýzy bylo postupováno od kůry vývrtů; pro kolmost měření byla zvláště významná a využívaná funkce „plovoucího kótování“ (zobrazované v horním levém rohu okna hlavního měření), kdy dosažení kolmice mezi letokruhy bylo docíleno při dosažení nejnižšího údaje vzdálenosti v rámci opakovaných měření (resp. umístění měřícího jezdce); dále byla významná funkce „lupa“ (zobrazovaná ve formě samostatného okna), která umožňuje zvětšení na 200, 300, resp. 400 % a co nejpřesnější lokalizaci hranic letokruhů pro umístění měřícího jezdce. Průběh vyhodnocování v prostředí softwaru *Letokruhy* znázorňuje obr. 25. Výstup měření bylo možné transportovat a uložit v textovém formátu .txt s chronologicky sestupným záznamem změřených hodnot, jenž byl následně exportován do prostředí *Excel* k tvorbě databází, dalšímu zpracování a přípravě pro



statistické analýzy (archivovány byly také grafické výstupy měření ve formátu .jpeg). Vyhodnocení celého souboru 480 vývrtů pomocí softwaru *Letokruhy* bylo provedeno v průběhu let 2013 a 2014.

Po vyhodnocení celého souboru dendrochronologických vzorků (480 kusů) a vytvoření databází s výsledky analýz (databáze řazeny dle obnovních variant, jednotlivých stromů, výškových úrovní, orientací v rámci kmene) bylo přistoupeno ke statistickým analýzám, spočívajících v analýzách rozptylů v rámci daných souborů dat. Každý číselný údaj, vstupující do následných statistických analýz, vznikl jako aritmetický průměr deseti hodnot (např. číselná hodnota třetího letokruhu po obnovním zásahu okolo kotlíku, v úrovni báze, s orientací „světlo“, na severním okraji kotlíku vznikla jako aritmetický průměr deseti těchto letokruhů, z deseti vzorků, z deseti stromů).



Obr. 25: Zobrazení práce v prostředí *Letokruhy*; vlevo hlavní okno softwaru a zároveň okno zobrazující změřené hodnoty; uprostřed hlavní okno měření; vpravo přidavné okno „lupa“ znázorňující v detailu pozici měřícího jezdce.  
Pozn.: Plovoucí kótování je v levém horním rohu prostředního okna.

Tento metodický přístup souvisel s obecným cílem všech matematicko – statistických postupů používaných v letokruhových analýzách, kterým je získání informačního signálu a potlačení informačního šumu; přičemž signál lze definovat jako informaci (získanou z letokruhové řady) relevantní k řešení daného problému; naopak šum je informace netýkající se daného řešeného problému (DRÁPELA, ZACH 2000). Lze říci, že letokruh je agregací různých signálů (věkového, klimatického, genetického, působení škodlivých faktorů apod.) a cílem zvolených matematických a statistických metod je účinné odlišení námi požadovaného a zkoumaného signálu od šumu (FRITTS 1976; SCHWEINGRUBER, FRITZ 1993; DRÁPELA, ZACH 2000), přičemž při odlišné formulaci výzkumu (resp. odlišném cíli výzkumu) se ze šumu může stát signál (DRÁPELA, ZACH 2000), (např. pokud by byly zde získané vzorky využity pro dendrochronologickou analýzu klimatického vývoje, bylo by nutné, a náročné, „odstínit“ vliv – v daném případě šum – rozdílných obnovních postupů v rámci sledovaných porostů nalezením vhodných matematicko – statistických nástrojů a postupů ke zkoumání vlivu klimatu v jednotlivých letech). Klíčovým je z tohoto pohledu tzv. **Cookův model** (1985), jenž stanovuje a integruje pět základních a nejčastěji se vyskytujících signálů jakékoliv letokruhové řady takto:

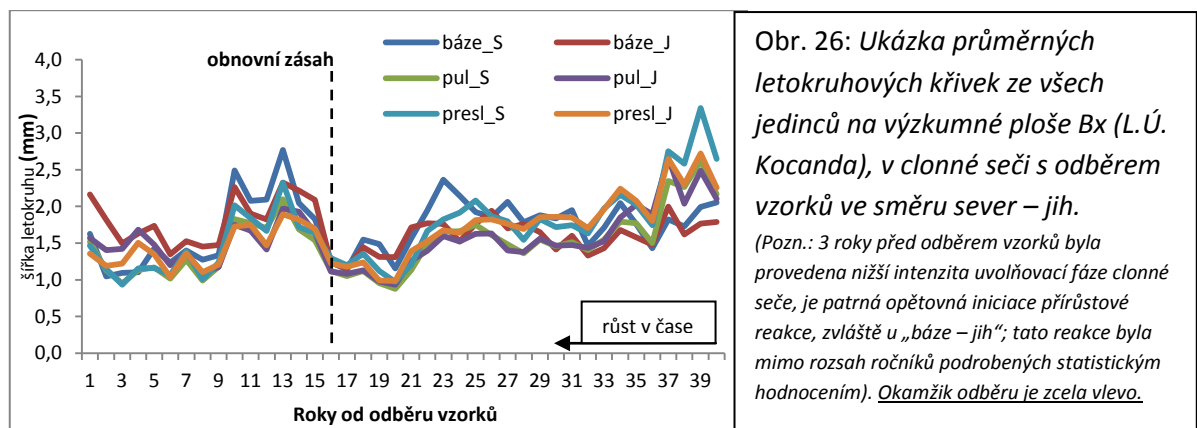
$$R_t = A_t + C_t + \delta D1_t + \delta D2_t + E_t$$

kde  $R_t$  je šířka letokruhu v čase  $t$ ;  $A_t$  je věkový trend letokruhové řady;  $\delta D1_t$  je endogenní faktor jedinečný pro každou letokruhovou sérii;  $\delta D2_t$  je exogenní faktor, společný pro více letokruhových řad, které se projevují shodně, i když s různou intenzitou u více zkoumaných letokruhových řad například v rámci rozsáhlých území jako důsledek působení imisí apod.;  $E_t$  je náhodná odchylka;  $\delta$  je binární indikátor přítomnosti ( $\delta = 1$ ) nebo nepřítomnosti ( $\delta = 0$ ) příslušného faktoru v informaci určitého letokruhu (SCHWEINGRUBER, FRITZ 1993; DRÁPELA, ZACH 2000).

V rámci předložené disertační práce, resp. řešení tohoto výzkumného úkolu, bylo **předmětem zájmu  $\delta D1_t$**  (tj. jeho signál) a vyrušení šumu ostatních aditivních složek. Endogenní



vliv (D1) je zcela lokální faktor, působící třeba jen na jeden strom (v případě této disertace na stromy z dané konkrétní výzkumné plochy) a v letokruhové křivce se projeví *náhlým pulzem*; neprojevuje se u ostatních letokruhových řad; je především způsobem změnou disponibilního prostoru, tedy například jako důsledek výchovných zásahů (DRÁPELA, ZACH 2000). V případě této disertace šlo právě o důsledek obnovního rozpracování zkoumaných porostu na každé konkrétní výzkumné ploše (s reakcí právě jen stromů rostoucích na této výzkumné ploše) a s projevem v unikátním okamžiku (tj. reakcí v konkrétním čase, resp. roce) na dané výzkumné ploše. Tato reakce byla nalezena vytvořením tzv. *průměrných letokruhových křivek* (všechny vyhodnocené dendrochronologické vzorky ze všech stromů – vzorníků z dané výzkumné plochy byly promítnuty do společné křivky, popř. do šesti křivek dle jednotlivých míst odběrů v rámci kmene promítnutých ve společném grafu – obr. 26, konfrontované posléze navíc ještě s údaji z LHP o okamžiku realizace obnovní seče na dané výzkumné ploše).



Při statistickém hodnocení bylo analyzováno prvních 10 ročníků přírůstu po daném obnovním zásahu, tj. po vytvoření kotlíků, náseků, holých sečí nebo clonných sečí. Díky výsledkům testů normality (Shapiro–Wilkovým testům normality) v rámci jednotlivých připravených souborů dat bylo možné použití parametrické analýzy rozptylu, ANOVy, a to při  $p < 0,05$ ; následně byl proveden test mnohonásobného porovnání (podrobněji rozvedeno v kapitole *Statistické analýzy*). S ohledem na skutečnost, že analýzy rozptylu v této kapitole pracovaly se stejným počtem prvků v souborech, byl v této kapitole považován za prioritní výsledek *Tuckeyova testu* (nejsilnější ze tří sledovaných testů mnohonásobného porovnání, navíc s nižší tendencí k chybě druhého stupně), neboť ten z hlediska síly testu a robustnosti vyžaduje stejný počet hodnot v souborech ještě důrazněji, než samotná analýza rozptylu (DUBIAKOVÁ 2009).

**Cílem** provedených statistických analýz bylo zodpovězení otázek, **zda se významně liší roční tloušťkový přírůst během prvních 10 let od obnovního zásahu mezi různými obnovními variantami a zda se tento přírůst významně liší v rámci výškového profilu kmene, světové orientace v rámci kmene, případně v závislosti na pozici vůči násečnému či holosečnému obnovnímu prvku** (severní či východní okraj sečí); zkoumaly se proto následující rozdíly:

- (i) v rámci výškové úrovně „báze“ u:
  - clony mezi: jih x sever  
západ x východ
  - kotlíku mezi: světlo (jih) x stín (sever) na severním okraji  
světlo (západ) x stín (východ) na východním okraji
  - náseku mezi: světlo (jih) x stín (sever) na severním okraji  
světlo (západ) x stín (východ) na východním okraji
  - holiny mezi: světlo (jih) x stín (sever) na severním okraji  
světlo (západ) x stín (východ) na východním okraji





- **(ii)** v rámci výškové úrovně „půlka“ tytéž analýzy, jako ve schématu bodu i)
- **(iii)** v rámci výškové úrovně „přeslen“ tytéž analýzy, jako ve schématu v bodě i)
- **(iv)** porovnání světových orientací na kmenech (resp. strany kmene „světlo“ proti „stínu“), přičemž byly zahrnuty všechny tři výškové úrovně souhrnně, tedy báze + půlka + přeslen na dané straně (světové orientaci) kmene; šlo o souhrnné hodnocení bodu i), ii) a iii) při stejném schématu hodnocení, jako je rozepsáno v bodě i)
- **(v)** porovnání přírůstu totožných světových orientací na kmenech mezi jednotlivými obnovními variantami, přičemž byly zahrnuty všechny tři výškové úrovně souhrnně, tedy báze + půlka + přeslen na dané straně (světové orientaci) kmene:
  - jih (resp. světlo na severním okraji): clona x kotlík x násek x holina
  - sever (resp. stín na severním okraji): clona x kotlík x násek x holina
  - západ (resp. světlo na východním okraji): clona x kotlík x násek x holina
  - východ (resp. stín na východním okraji): clona x kotlík x násek x holina
- **(vi)** porovnání osluněných stran („světlo“ – jižní a západní expozice) a stíněných stran („stín“ – severní a východní expozice) kmenů stromů rostoucích okolo násečných a holosečných prvků (báze + půlka + přeslen na dané straně kmene souhrnně) s vybranými kombinacemi světových orientací v rámci kmene u jedinců v clonných sečích:
  - kotlík světlo (jih + západ) x kotlík stín (sever + východ)
  - násek světlo (jih + západ) x násek stín (sever + východ)
  - holina světlo (jih + západ) x holina stín (sever + východ)
  - sever + jih v cloně x východ + západ v cloně
  - jih + západ v cloně x sever + východ v cloně
  - sever + západ v cloně x jih + východ v cloně
- **(vii)** souhrnné porovnání severního a východního okraje násečných a holosečných obnovních prvků s vybranými světovými orientacemi v clonných sečích (bez ohledu na výškové úrovně, tj. báze + půlka + přeslen společně):
  - severní okraj, tj. sever + jih (kotlík + násek + holina) x východní okraj, tj. východ + západ (kotlík + násek + holina) x clonná seč (sever + jih) x clonná seč (východ + západ)
- **(viii)** porovnání severního a východního okraje v rámci kotlíku, náseku a holiny s vybranými světovými orientacemi v clonných sečích (bez ohledu na výškové úrovně, tj. báze + půlka + přeslen):
  - kotlík:** severní okraj (sever + jih) x východní okraj (východ + západ)
  - násek:** severní okraj (sever + jih) x východní okraj (východ + západ)
  - holina:** severní okraj (sever + jih) x východní okraj (východ + západ)
  - clonná seč:** sever + jih x východ + západ
- **(ix)** porovnání obnovních variant mezi sebou, bez ohledu na výškové úrovně, světové orientace na kmenech, resp. světlo a stín:
  - clonná seč x kotlík x násek x holá seč





- **(x)** porovnání výškových úrovní v rámci daných obnovních variant bez ohledu na světovou orientaci (resp. strany světlo, stín) v rámci kmene:
  - clonná seč:** báze x půlka x přeslen
  - kotlík:** báze x půlka x přeslen
  - násek:** báze x půlka x přeslen
  - holina:** báze x půlka x přeslen
  
- **(xi)** porovnání totožných výškových úrovní mezi různými obnovními variantami (bez ohledu na světovou orientaci, resp. strany světlo, stín v rámci kmene):
  - báze:** clonná seč x kotlík x násek x holá seč
  - půlka:** clonná seč x kotlík x násek x holá seč
  - přeslen:** clonná seč x kotlík x násek x holá seč

### 3.8 Statistické analýzy

Při statistických analýzách dat bylo nejprve v softwaru *QC Expert* verze 3.3 (TRILOBYTE STATISTICA SOFTWARE LTD. 2013) provedeno vyšetření dílčích souborů dat na existenci a polohy hodnot „extrém“ a „outlayer“, tedy hodnot negativně ovlivňujících přesnost budoucích statistických analýz. Bylo využito především Williamsova testu, QQ testu a MMG testu a body klasifikované shodně alespoň dvěma testy jako „outlayer“ byly po pečlivém uvážení zpravidla odstraněny, což většinou bez významné ztráty informace umožňovaly dostatečné počty hodnot v analyzovaných souborech.

Následně bylo provedeno vyšetření dat na posouzení jejich normality, a to v softwaru *Statistica* verze 10 (STATSOFT, INC., TUSLA, OKLAHOMA, 2007), prostřednictvím testu normality dat - *Shapiro–Wilkův test normality*, zkoumající rozdělení dat z pohledu tzv. normálního, resp. Gaussova rozdělení. S ohledem na povahu dat (biologická, resp. lesnická data), která většinou, i při vizuální kontrole prostřednictvím vytvořených histogramů, vykazovala nenormální (zpravidla levostranné) rozdělení dat, byla data na základě Shapiro–Wilkova testu často hodnocena jako nenormální. V případě prokázané nenormality dat byly v dalších statistických analýzách používány neparametrické testy, v případě normality dat bylo používáno parametrických testů. Základní vyšetření souborů ( $\mu$  – aritmetický průměr,  $\sigma$  – směrodatná odchylka, minimum, maximum) bylo prováděno také v softwaru *Statistica*, a to pomocí *Základních statistik – Popisné statistiky*.

Při hodnocení růstové dynamika přirozené obnovy smrku a buku byla nejprve hodnocena těsnost proložení jednotlivých typů matematických funkcí na základě výpočtu hodnoty koeficientu determinace  $R^2$ , a to v prostředí Excel pomocí *Spojnice trendu – typ trendu a regrese* a poté následným vyšetřením v prostředí *Statistica* pomocí *Pokročilých lineárních/nelineárních modelů – nelineárních regresí*. Zohledňováno bylo také hledisko faktické správnosti a biologické relevance, tedy nebyly používány například typy proložení jako polynomy vyššího než druhého stupně nebo klouzavý průměr. Nejtěsnější proložení i další výše popsané podmínky tak zpravidla vykazoval polynomičtí model druhého stupně nebo exponenciální regresní model. Následně byla v softwaru *Statistica* zjišťována statistická významnost proložených modelů na hladině významnosti vyšších než 95 %, tedy  $p < 0,05$ . Dále byly korelace závislé a nezávislé proměnných testovány na robustnost korelace (vůči hodnotám extrémů a nenormality dat a jiného než lineárního proložení), a to v prostředí *Statistica* pomocí *Neparametrických korelací – Spearmanova korelačního koeficientu ( $r_s$ )*, při jehož signifikantním zjištění byla potvrzena statistická významnost nalezené korelace s rezistencí vůči nenormalitě dat, jinému než lineárnímu proložení a působení extrémních bodů (zároveň však z toho důvodu  $r_s$  vyžaduje dostatečný počet hodnot v souboru).



Dále byly použity analýzy rozptylu, a to v případě normality dat parametrického testu, tj. ANOVy, v případě nenormality dat bylo užito neparametrické abdoxy ANOVy, tedy *Kruskal-Wallisova testu*. Za následné testy mnohonásobného porovnání (*Post-hoc analýzy*) sledující vylišení konkrétní signifikantní odlišnosti mezi jednotlivými kategoriemi byl použit Schefféův test, Tukeyův HSD (*honest significant difference*) test a Fisherův LSD (*least significant difference*) test, přičemž za signifikantní rozdíl byl brán rozdíl prokázán signifikancí alespoň ve dvou ze tří uvedených testů. Pouze ve specifických případech byl použit jeden konkrétní test mnohonásobného porovnání, a to z důvodu jeho mimořádné vhodnosti (stalo se tak v případě dendrochronologických analýz a užití Tukeyova testu; a také v případě listových analýz a užití Schefféova testu, a to podle DUBIAKOVÉ 2009). Mnohonásobné porovnání u neparametrické varianty bylo provedeno pomocí Dunnova testu. To vše s využitím softwaru *Statistica*, nebo *NCSS* (NCSS LLC, UTAH, 2012).

V případě výzkumného tématu č. I bylo přistoupeno k vizualizaci výsledků na největší výzkumné ploše U Drtiče, a to použitím tzv. světelných map (světelných veličin) porostní podúrovně a map hodnoty znaků přirozené obnovy. Mapy byly vytvořeny opět v softwaru *Statistica*, a to pomocí *Grafů – 3D XXZ grafů – Wafer Ploty*. Nejprve byla vytvořena pomocná souřadná síť s počátkem souřadnic v centroidu č. 1 (jihozápadní roh výzkumné plochy), která každému centroidu výzkumné plochy přidělila pozici v souřadném systému *xy*, což bylo možné díky pravidelné síti 3 x 3 m, ve které se centroidy v terénu nacházeli. Následně byly ve vzniklé databázi každému centroidu přiděleny jeho hodnoty světelných charakteristik (vzešlé z analýzy hemisférického snímku nad příslušným centroidem) a hodnoty parametrů a indexů přirozené obnovy (vzešlé z měření na sub-plošce kolem příslušného centroidu). Tyto hodnoty pak byly souřadnicí „z“ ve vzniklém *xyz – souřadném systému* a byly vizualizovány vytvořeným *Wafer Plot* grafem. Vzniklý *Wafer Plot* graf byl poté transportován do prostředí softwaru *Adobe Photoshop*, kde došlo k překryvu světelné mapy (nebo mapy znaků přirozené obnovy) s podkladem. Podklad představoval výstup zaměřené situace technologií *Field-Map* (tj. zaměření porostní situace i výzkumné sítě) na výzkumné ploše U Drtiče.

Při zjišťování růstové reakce buku na jednorázovou domýtnou fázi clonné seče byl pro statistická testování výškového a tloušťkového přírůstu (stejně jako na další statistická testování rozdílů dvou souborů v této disertační práci) použit *T-test*. V případě zjištěného nenormálního (negasusovského) rozdělení dat byla použita neparametrická obdoba dvouvýběrového T-testu pro nezávislé výběry, a to *Mann – Whitneyův test*, který byl realizován v prostředí *Statistica* v modulu *Neparametrických statistik*.



## 4 VÝSLEDKY I

### 4.1 Výzkumné téma č. I

#### 4.1.1 Morfologické a růstové parametry jedinců přirozené obnovy smrku

Statistické analýzy, provedené na jedincích vyšších než 10 cm, tedy v rámci všech čtyř výškových tříd (dále VT), tj. VT 10–50; 51–100; 101–150 a 151 cm+, prokázaly statisticky významný vliv porostního světla a otevřenosti porostního zápoje (tj. GFr, Op, DSF, ISF, TSF) při hodnotě  $p < 0,05$  a při signifikantním Spearmanově korelačním koeficientu v 84 případech, a to u výškových tříd 10–50; 51–100; 151cm+. Dalších 10 statisticky významných případů při hodnotě  $p < 0,05$  bylo zjištěno u výškové třídy 101–150 cm, kde se neprokázal signifikantní Spearmanův korelační koeficient, a to pouze z toho důvodu, že uvedená výšková třída vykazovala nízký počet zjištěných jedinců (resp. sub-plošek s těmito jedinci). Lze tedy konstatovat, že porostní světlo signifikantně ovlivnilo morfologické a růstové parametry přirozené obnovy smrku prokazatelně celkem v 94 zjištěných případech ve všech výškových třídách dohromady (hustota přirozené obnovy je řešena samostatně, stejně jako statistické analýzy bez rozlišení přirozené obnovy do VT). Tyto případy byly vyjádřeny matematickými regresními modely, kdy nejvyšší těsnost proložení prokázaly vždy polynomy druhého stupně. Pro každý jeden sledovaný parametr nebo dopočítaný index (tj. stupeň či kvocient) mohlo být nalezeno v dané výškové třídě nejvýše 5 signifikantních modelů (tj. regresní model mezi danou charakteristikou přirozené obnovy a pěti světelnými veličinami GFr, Op, DSF, ISF, TSF); v rámci všech čtyř výškových tříd mohlo být nalezeno maximálně 20 modelů pro daný parametr. Z růstových a morfologických parametrů měřených na jedincích uvedených výškových tříd byl prokázán signifikantní vliv porostního světla v některé z výškových tříd přirozené obnovy v případech H, Cl, Tl, Bl, Š1 a Š2. Naopak se v žádné výškové třídě neprokázal vliv porostního světla na D. U indexů a kvocientů se prokázal signifikantní vliv porostního světla na štíhlostní kvocient (SKv) a kvocient zastíněnosti (KZ), dále stupeň zavětvení (SZ), košatosti (SK), rozvětvení (SR), prostorového rozložení (SPR), na korunovou projekci (KP) a na tvárnost koruny (TK); nikdy se neprokázal signifikantní vliv na objem koruny (VK, VP) přirozené obnovy.

##### 4.1.1.1 *Výškový růst*

Z pohledu dynamiky výškového růstu lze za nejvýznamnější morfologické parametry považovat veličiny: **výška (H)** a **délka posledního přírůstu terminálního prýtu (TI)**. Při dvou sledovaných parametrech výškového růstu jedinců byl tedy teoreticky možný maximální počet 40 statisticky významných modelů ve všech VT dohromady. Porostní světlo se ukázalo jako signifikantní faktor na parametr výška (H) pouze v případě vysokých jedinců přirozené obnovy (tj. VT 151 cm+), a to ve dvou případech (z dvaceti možných v rámci všech VT; z pěti možných ve VT 151 cm+), v závislosti na DSF a TSF. Délka terminálu (TI) se ukázala jako statisticky závislá na světelném požitku devětkrát (z dvaceti možností); u nižších jedinců přirozené obnovy (VT 10–50 a 51–100 cm) šestkrát (z deseti možností, a to v závislosti na GFr a Op – po jednom modelu; ISF a TSF – po dvou modelech). Závislost porostního světla a délky terminálu (TI) se také ukázala signifikantní v nejvyšší výškové třídě (151 cm+), a to třikrát (z pěti možností), v závislosti na světelných veličinách DSF, ISF a TSF. Výškový přírůst posledního roku (tedy parametr TI) u všech devíti prokázaných signifikantních modelů projevil pozitivní korelaci s narůstající intenzitou světla (GFr, Op, DSF, ISF i TSF); stejně tak celková výška jedinců (H) u nejvyšší VT (tj. VT 151 cm+) se v konkrétním rozpětí světelných podmínek prokázala jako pozitivně korelující s nárůstem DSF,

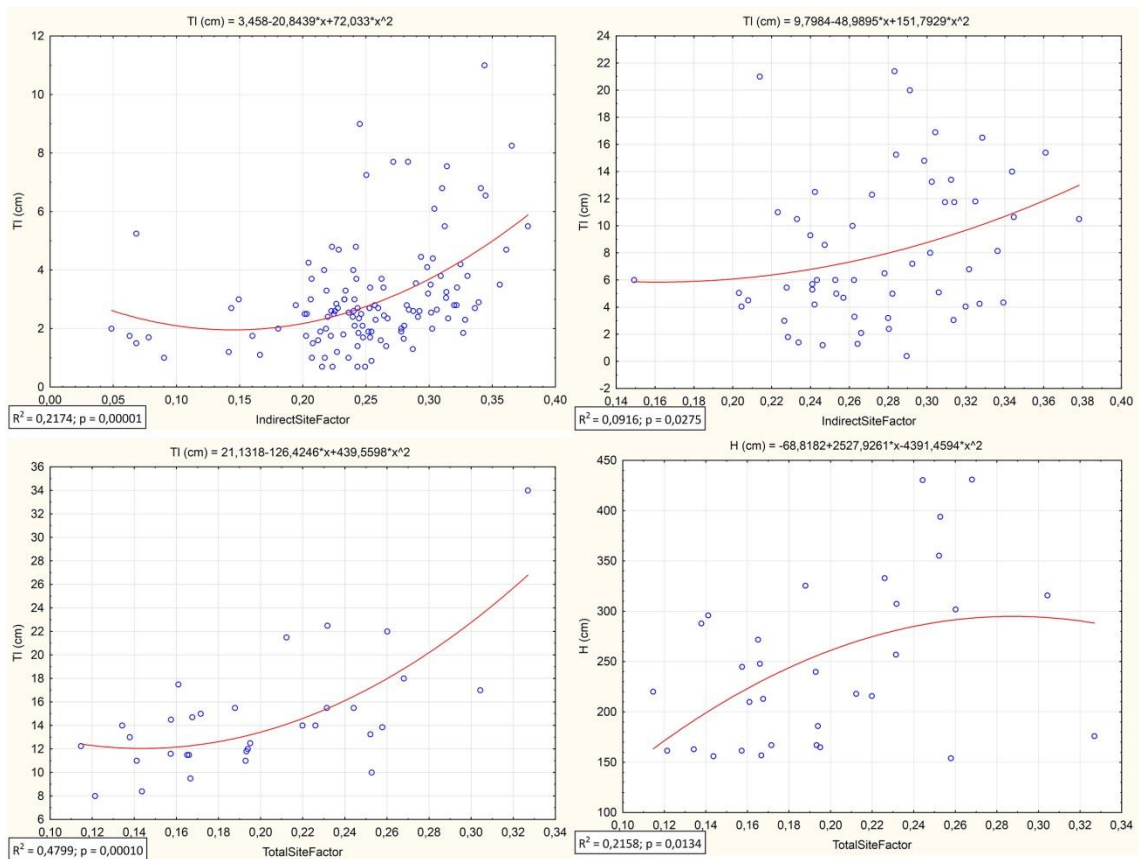


resp. TSF, ačkoliv nárůst je pozvolný a konkávně orientované funkce vykazují kolem hodnoty cca 30 % DSF i TSF přechod do lineárního průběhu.

Tab. 2: Signifikantní modely výškového růstu přirozené obnovy smrku v závislosti na světle.

VT	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
10 – 50 cm	TI (cm) = 3,5544-0,2377*x+0,009*x <sup>2</sup>	GFr/TI	17,8	0,0001	0,4052
10 – 50 cm	TI (cm) = 3,4941-0,2304*x+0,0088*x <sup>2</sup>	Op/TI	18,1	0,0001	0,4020
10 – 50 cm	TI (cm) = 3,458-20,8439*x+72,033*x <sup>2</sup>	ISF/TI (*)	21,7	0,0000	0,4187
10 – 50 cm	TI (cm) = 1,9048+5,5023*x+0,4773*x <sup>2</sup>	TSF/TI	6,0	0,0059	0,1944
51 – 100 cm	TI (cm) = 9,7984-48,9895*x+151,7929*x <sup>2</sup>	ISF/TI (*)	9,2	0,0275	0,3180
51 – 100 cm	TI (cm) = 8,1192-17,2793*x+73,168*x <sup>2</sup>	TSF/TI	8,1	0,0469	0,2650
151 cm +	TI (cm) = 17,7294-90,283*x+356,3486*x <sup>2</sup>	DSF/TI	48,4	0,0001	0,5342
151 cm +	TI (cm) = -0,6218+46,0722*x+41,9031*x <sup>2</sup>	ISF/TI	13,8	0,0363	0,4228
151 cm +	TI (cm) = 21,1318-126,4246*x+439,5598*x <sup>2</sup>	TSF/TI (*)	48,0	0,0001	0,5471
151 cm +	H (cm) = 20,712+1827,4301*x-3017,8096*x <sup>2</sup>	DSF/H	20,7	0,0139	0,4374
151 cm +	H (cm) = -68,8182+2527,9261*x-4391,4594*x <sup>2</sup>	TSF/H (*)	21,6	0,0134	0,4194

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky, TI – délka posledního přírůstu terminálního prýtu; H – celková výška jedince; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a r<sub>s</sub>



Obr. 27: Vybrané signifikantní regresní modely vlivu světla na hodnotu ročního přírůstu (TI) nebo celkovou výšku jedinců (H).



#### 4.1.1.2 Laterální růst

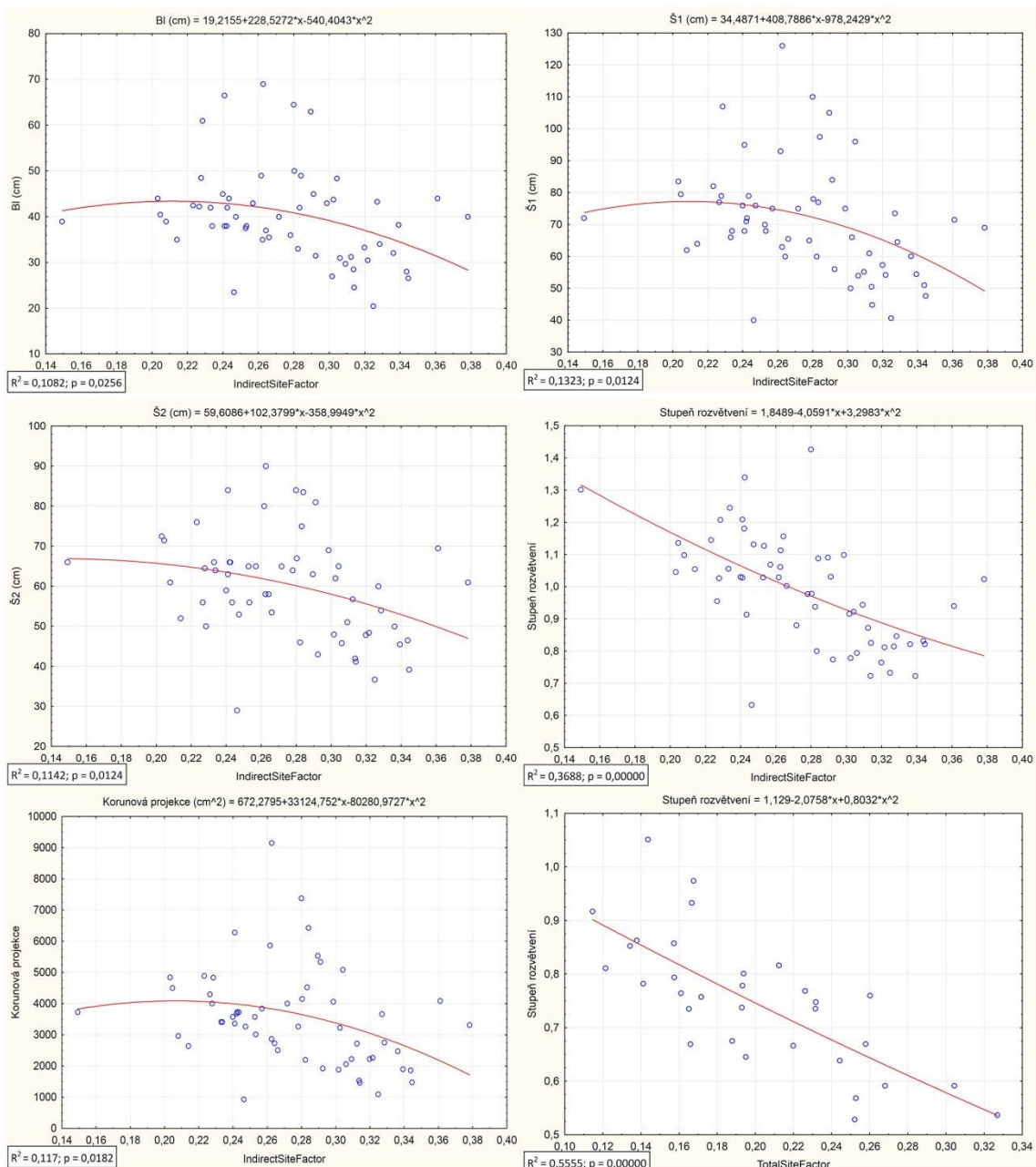
Světelné podmínky ovlivňují morfologii lesních dřevin, především intenzitou bočního (laterálního) růstu, nebo poměrem tohoto růstu k výškovému (viz kap. 2 *Rozbor problematiky*). Pro zhodnocení uvedeného vlivu lze z měřených parametrů přirozené obnovy brát jako významné parametry **Bl**, **Š1**, **Š2** a z dopočítaných indexů **stupeň rozvětvení (SR = šířka koruny/H)** a **korunovou projekci (KP)** přirozené obnovy. V rámci VT 10–50 cm se neprokázal signifikantní vliv světla na žádnou z výše uvedených charakteristik bočního růstu (z dvaceti pěti možností v rámci této VT). U VT 51–100 cm se prokázal tento vliv u všech výše jmenovaných charakteristik laterálního růstu (Bl, Š1, Š2, stupeň rozvětvení, korunová projekce), v podobě devíti signifikantních modelů (z dvaceti pěti možných) s nezávisle proměnnými GFr, Op, nebo ISF. Uvedené charakteristiky přirozené obnovy prokázaly vždy negativní korelaci k nárůstu světelných podmínek, ve všech devíti signifikantních regresích. U jedinců VT 101 – 150 cm se také prokázala negativní korelace laterálního růstu s nárůstem porostního světla (vždy s ISF), a to všemi pěti zjištěnými signifikantními modely (z dvaceti pěti možných), vždy jedním signifikantním modelem pro každou z šetřených veličin (Bl, Š1, Š2, SR, KP), ačkoliv všechny modely vykazovaly kolem hodnoty cca 30 % ISF minimum konvexní funkce a za touto hodnotou nárůst. Nicméně VT 101–150 cm je ovlivněna nižším celkovým počtem jedinců. Trend negativní korelace mezi bočním růstem a zvyšujícím se světelným požitkem zčásti pokračoval i ve VT 151 cm+; tam se projevil čtyřmi signifikantními regresními modely (z dvaceti pěti možných), a to vždy pro index SR (v závislosti na Op, DSF, ISF, TSF). Celkově tedy bylo nalezeno 18 statisticky významných modelů závislosti laterálního růstu na světelných podmínkách (ze 100 možných kombinací).

Tab. 3: *Signifikantní modely laterálního růstu přirozené obnovy smrku v závislosti na světle.*

VT	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
51 – 100 cm	Bl (cm) = 19,2155+228,5272*x-540,4043*x <sup>2</sup>	ISF/Bl (*)	10,8	0,0256	-0,3692
51 – 100 cm	Š1 (cm) = 34,4871+408,7886*x-978,2429*x <sup>2</sup>	ISF/Š1 (*)	13,2	0,0124	-0,4541
51 – 100 cm	Š2 (cm) = 76,9358-0,3667*x-0,0132*x <sup>2</sup>	GFr/Š2	8,7	0,0266	-0,3917
51 – 100 cm	Š2 (cm) = 79,166-0,5299*x-0,01*x <sup>2</sup>	Op/Š2	9,0	0,0235	-0,3987
51 – 100 cm	Š2 (cm) = 59,6086+102,3799*x-358,9949*x <sup>2</sup>	ISF/Š2 (*)	11,4	0,0124	-0,4040
51 – 100 cm	SR = 1,8688-0,051*x+0,0006*x <sup>2</sup>	GFr/SR	26,0	0,0001	-0,5712
51 – 100 cm	SR = 1,9707-0,0579*x+0,0007*x <sup>2</sup>	Op/SR	28,1	0,0000	-0,6031
51 – 100 cm	SR = 1,8489-4,0591*x+3,2983*x <sup>2</sup>	ISF/SR (*)	36,9	0,0000	-0,6643
51 – 100 cm	KP (cm <sup>2</sup> ) = 672,2795+33124,752*x-80280,9727*x <sup>2</sup>	ISF/KP (*)	11,7	0,0182	-0,4297
101 – 150 cm	Bl (cm) = 561,0136-3200,0795*x+5035,5044*x <sup>2</sup>	ISF/Bl	59,3	0,0193	-0,5000
101 – 150 cm	Š1 (cm) = 640,0183-3323,1949*x+5071,6685*x <sup>2</sup>	ISF/Š1	47,5	0,0331	-0,5091
101 – 150 cm	Š2 (cm) = 645,9867-3606,0909*x+5750,5151*x <sup>2</sup>	ISF/Š2	59,3	0,0251	-0,4455
101 – 150 cm	SR = 6,4675-36,6654*x+58,6871*x <sup>2</sup>	ISF/SR	71,2	0,0120	-0,4727
101 – 150 cm	KP (cm <sup>2</sup> ) = 1,0569E5-6,2668E5*x+9,8709E5*x <sup>2</sup>	ISF/KP	60,5	0,0180	-0,5000
151 cm +	SR = 3,6175-0,2223*x+0,0042*x <sup>2</sup>	Op/SR	18,1	0,0409	-0,5015
151 cm +	SR = 1,0578-1,698*x+0,336*x <sup>2</sup>	DSF/SR	54,7	0,0000	-0,7449
151 cm +	SR = 1,6269-4,1525*x+3,1664*x <sup>2</sup>	ISF/SR	29,4	0,0014	-0,5806
151 cm +	SR = 1,129-2,0758*x+0,8032*x <sup>2</sup>	TSF/SR (*)	55,6	0,0000	-0,7423

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a r<sub>s</sub>; SR – stupeň rozvětvení, KP – korunová projekce, Š1 – šířka koruny rozměr koruny, Š2 – rozměr koruny kolmý na nejširší, Bl – délka nejdelší boční větve





Obr. 28: Vybrané signifikantní regresní modely vlivu světla na parametry BI, Š1, Š2 a indexy stupeň rozvětvení (SR) a korunová projekce (KP).

#### 4.1.1.3 Komparace výškového a laterálního růstu

Výše uvedená zjištění o výškovém a laterálním růstu se vzájemně doplňují a potvrzují. U VT 10–50 cm byl zjištěn nárůst výškového přírůstu (resp. TI) s nárůstem světla (čtyřmi signifikantními modely); nebyl zjištěn vliv světelné intenzity na laterální růst. Jedinci této výškové třídy tak investují do co nejintenzivnějšího výškového přírůstu (tedy zvýhodnění oproti ostatním jedincům, neboli dosažení co nejvýhodnější výškové – sociální pozice jako výhodnější pozice ke zvládnutí intraspecifické, i možné interspecifické kompetice). Indiferentní vliv světla (tedy žádný prokazatelný vliv) na boční růst těchto jedinců může souviset i s teprve počínajícím rozvojem větvoví. Jedinci VT 51–100 cm pokračují a výrazně umocňují předchozí trend. S nárůstem porostního světla narůstá výškový přírůst jedinců (resp. TI – prokázáno dvěma signifikantními modely), zatímco s nárůstem světla klesá laterální růst jedinců této VT. Negativní korelace mezi bočním růstem a nárůstem světla je v této VT velmi silně patrná, neboť byla prokázána u všech



šetřených růstových a morfologických charakteristik bočního růstu (tj. BI, Š1, Š2, SR, KP) a to devíti signifikantními modely, poukazujícími shodně na popsany trend. Tito jedinci tedy prokazatelně (na základě vývoje výškového a laterálního růstu vyjádřeného celkem jedenácti signifikantními modely) investují při nárůstu světelných podmínek co nejvíce energie do výškového přírůstu, redukují v takových případech svůj boční přírůst a růst orientují na dosažení co nejvyššího vertikálního (sociálního) postavení v rámci ostatních jedinců. Naopak při poklesu světla reagují iniciací bočního růstu, pro lepší možnosti asimilace v podmínkách nízkého světelného požitku a zlepšení možností zachytit co nejvíce nedostatkového světelného záření, to vše doprovázené redukcí výškového růstu. Ve VT 151 cm+ pokračuje kladná korelace nárůstu výšky s narůstajícími světelnými podmínkami (vyjádřená třemi signifikantními modely pro TI a dvěma pro H), avšak neprokázal se žádný signifikantní vliv porostního světla a jeho změn na měřené parametry laterálního růstu těchto jedinců – tedy BI, Š1, Š2. Přesto však byla prokázána negativní korelace mezi SR a nárůstem světelného požitku, a to velmi zřetelně čtyřmi signifikantními modely z pěti možných (ve vazbě na Op, DSF, ISF, TSF). S ohledem na skutečnost, že stupeň rozvětvení je vyjádřen poměrem šířky koruny (průměrem Š1 a Š2) a celkovou výškou (H), která dle výše uvedeného v této VT prokazatelně kladně koreluje s nárůstem světla, je negativní korelace stupně rozvětvení s nárůstem světelných podmínek ovlivněna právě nárůstem výšky (H), tedy hodnotou ve jmenovateli indexu. Potvrzuje to tak skutečnost, že žádný z parametrů bočního růstu (tedy BI, Š1, Š2) neprokázal signifikantní závislost na změny intenzity porostního světla (na rozdíl od silného vlivu světla na laterální růst např. ve VT 51–100 cm). Jedinci VT 151 cm+ tedy s nárůstem světelného požitku investují do výškového růstu, ale investice do laterálního růstu nevykazuje žádné signifikantní změny ve vazbě na porostní světlo; jedinci této VT tak investují do bočního růstu v relativně konstantní míře, pravděpodobně buď v souvislosti se skutečností již poměrně zaplněného korunového prostoru a menší možností dalšího bočního růstu (do okamžiku výchovného zásahu). Nebo je absence výkyvů v laterálním růstu při různých úrovních světelných podmínek způsobena konstantním laterálním růstem ve všech světelných úrovních kvůli již relativně vysokým nárokům na asimilaci s ohledem na celkově vyšší biomasu těchto jedinců. Zvýšený přísun světelného požitku je nicméně investován do přírůstu výškového. Avšak trend vývoje zvýšení laterálního růstu při nižších světelných podmínkách a jeho poklesu s nárůstem světla, jak byl popsán v nižších VT, je slabě patrný i ve VT 151 cm+. A to při analýze SPR a KZ (oboje detailněji rozebrané později u tloušťkového růstu), kde se navzdory statistické nevýznamnosti parametru D projevila signifikance těchto dvou indexů, které ve čitateli zlomku mají právě šířku koruny resp. plochu korunové projekce. Prokázané modely shodně projevují pokles hodnoty indexů s nárůstem světla. Pozdější analýza vývoje štíhlostního kvocientu naopak zcela potvrdila zde uvedené závěry o výškovém růstu, protože navzdory statistické nevýznamnosti tloušťky D, bylo zjištěno ve VT 151 cm+ pět signifikantních modelů štíhlostního kvocientu a ve VT 51 – 100 cm tři signifikantní modely štíhlostního kvocientu. Jejich statistická významnost i průběh modelů vypovídají o signifikantním vlivu světla na H, tedy parametr ve čitateli štíhlostního kvocientu, kdy s nárůstem světelných podmínek obdobně jako v případě parametru H a TI, dochází k nárůstu štíhlostního kvocientu (viz kap. 4.1.1.5 *Tloušťkový růst a s ním související morfologický vývoj*).

#### 4.1.1.4 *Délka živé koruny a s ním související morfologický vývoj*

Dalším z významných morfologických znaků, ovlivněným světelnými podmínkami, je délka živé koruny. V rámci měřených parametrů a dopočítávaných indexů vystihuje tyto změny parametr **délka živé koruny (CI)** a dále indexy **stupeň zavětvení (SZ = délka koruny/H)**, **tvárnost**

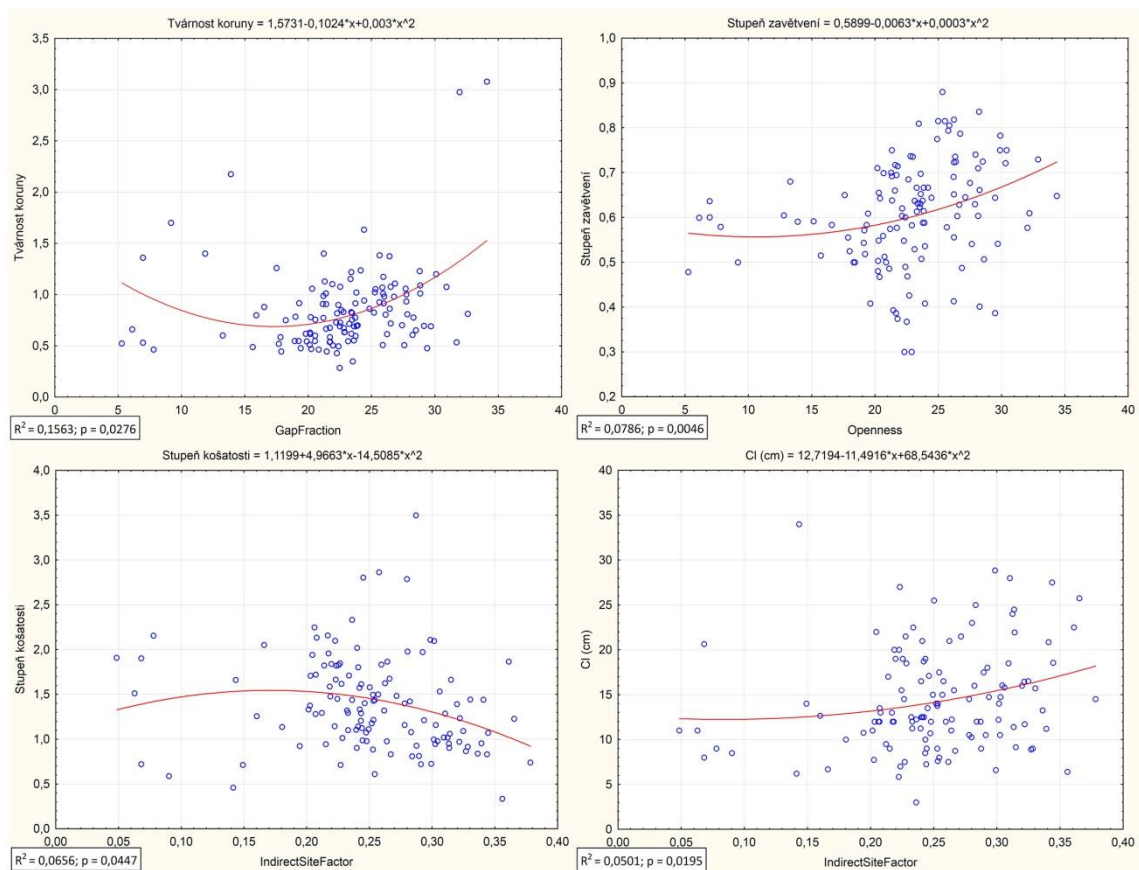


**koruny** (TK = délka/šířka koruny) a k němu inverzní **stupeň košatosti** (SK = šířka/délka koruny), přičemž posledně dva zmíněné indexy zároveň vypovídají o tvaru koruny, tj. její deskovité či naopak úzké hluboké morfologii. Snižující se délka živé koruny je charakterizována jednak nižším CI, jednak klesajícím indexem SZ a TK; naopak na snižující se délkou živé koruny narůstá SK. O celkově silné korelaci mezi světelnými podmínkami a vývojem délky živé koruny (charakterizovaným výše uvedenými růstovými a morfologickými veličinami) napříč celým šetřeným výškovým spektrem jedinců (tedy napříč všemi VT) svědčí skutečnost, že bylo celkem zjištěno 50 signifikantních regresních modelů (z 80 možných). Velmi výrazný vliv světelných podmínek na délku živé koruny byl prokázán především u jedinců do výšky 100 cm, protože ve VT 10–50 cm i VT 51–100 cm bylo prokázáno shodně 16 signifikantních modelů (z dvaceti možných) v každé z obou VT. Výrazný vliv byl zjištěn i ve VT 151 cm+, neboť zde bylo prokázáno 14 signifikantních modelů (z dvaceti možných). Ve VT 10–50 cm se nejvýrazněji projevil SZ, který se ukázal jako signifikantní v pěti případech (z pěti možných), vždy projevily nárůst se světelným požitkem. Pět signifikantních modelů (z pěti možných) bylo zjištěno i v případě TK, kde modely ve třech případech vykazovaly zpočátku pokles konvexní křivky s minimem v hodnotách cca 17 – 20 % (GFr, Op, ISF) a od této hodnoty nárůst hodnoty TK; ve dvou případech model vykazoval zpočátku prakticky konstantní hodnotu a pozvolný nárůst od hodnoty 20 % (DSF a TSF). Parametr CI se projevil signifikantně 3 krát (z pěti možností) a vždy vykázal stejný trend, tedy do hodnoty cca 20 % (GFr, Op, ISF) víceméně konstantní hodnotu s následným pozvolným nárůstem. SK se ve vazbě na světelné podmínky ukázal statisticky závislý třemi regresními modely (v závislosti na GFr, Op, ISF), vykazujících zcela totožný průběh konkávní funkce s počátečním nárůstem do maxima v cca 15 % (GFr, Op, ISF) a poté poklesem s narůstajícím světelným požitkem.

Tab. 4: Signifikantní modely morfologického vývoje délky živé koruny přirozené obnovy smrku v závislosti na světle ve VT 10 – 50 cm.

VT	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
10 – 50 cm	TK = 1,5731-0,1024*x+0,003*x <sup>2</sup>	GFr/TK (*)	15,6	0,0276	0,2899
10 – 50 cm	TK = 1,5561-0,0995*x+0,0029*x <sup>2</sup>	Op/TK	15,4	0,0269	0,2878
10 – 50 cm	TK = 0,8449-1,0479*x+4,7175*x <sup>2</sup>	DSF/TK	6,6	0,0102	0,2210
10 – 50 cm	TK = 1,444-7,7095*x+20,0995*x <sup>2</sup>	ISF/TK	14,0	0,0330	0,2766
10 – 50 cm	TK = 0,8959-1,6922*x+6,3712*x <sup>2</sup>	TSF/TK	7,5	0,0087	0,2300
10 – 50 cm	SZ = 0,5913-0,0065*x+0,0003*x <sup>2</sup>	GFr/SZ	7,8	0,0051	0,3511
10 – 50 cm	SZ = 0,5899-0,0063*x+0,0003*x <sup>2</sup>	Op/SZ (*)	7,9	0,0046	0,3528
10 – 50 cm	SZ = 0,5333+0,4538*x-0,304*x <sup>2</sup>	DSF/SZ	5,1	0,0122	0,2499
10 – 50 cm	SZ = 0,5936-0,549*x+2,2822*x <sup>2</sup>	ISF/SZ	7,8	0,0051	0,3372
10 – 50 cm	SZ = 0,5244+0,4743*x-0,2612*x <sup>2</sup>	TSF/SZ	5,6	0,0084	0,2685
10 – 50 cm	SK = 1,1184+0,0573*x-0,0019*x <sup>2</sup>	GFr/SK	6,2	0,0455	-0,2854
10 – 50 cm	SK = 1,1229+0,0563*x-0,0018*x <sup>2</sup>	Op/SK	6,2	0,0436	-0,2899
10 – 50 cm	SK = 1,1199+4,9663*x-14,5085*x <sup>2</sup>	ISF/SK (*)	6,6	0,0447	-0,2868
10 – 50 cm	CI (cm) = 12,868-0,1274*x+0,0082*x <sup>2</sup>	GFr/CI	3,8	0,0409	0,2121
10 – 50 cm	CI (cm) = 12,7175-0,1159*x+0,008*x <sup>2</sup>	Op/CI	4,0	0,0354	0,2149
10 – 50 cm	CI (cm) = 12,7194-11,4916*x+68,5436*x <sup>2</sup>	ISF/CI (*)	5,0	0,0195	0,2264

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a r<sub>s</sub>; TK – tvárnost koruny, SZ – stupeň zavětvení, SK – stupeň košatosti, CI – délka živé koruny



Obr. 29: Vybrané signifikantní regresní modely vlivu světla na indexy tvárnost koruny, stupeň zavětvení, stupeň košatosti a parametr CI ve VT 10 – 50 cm.

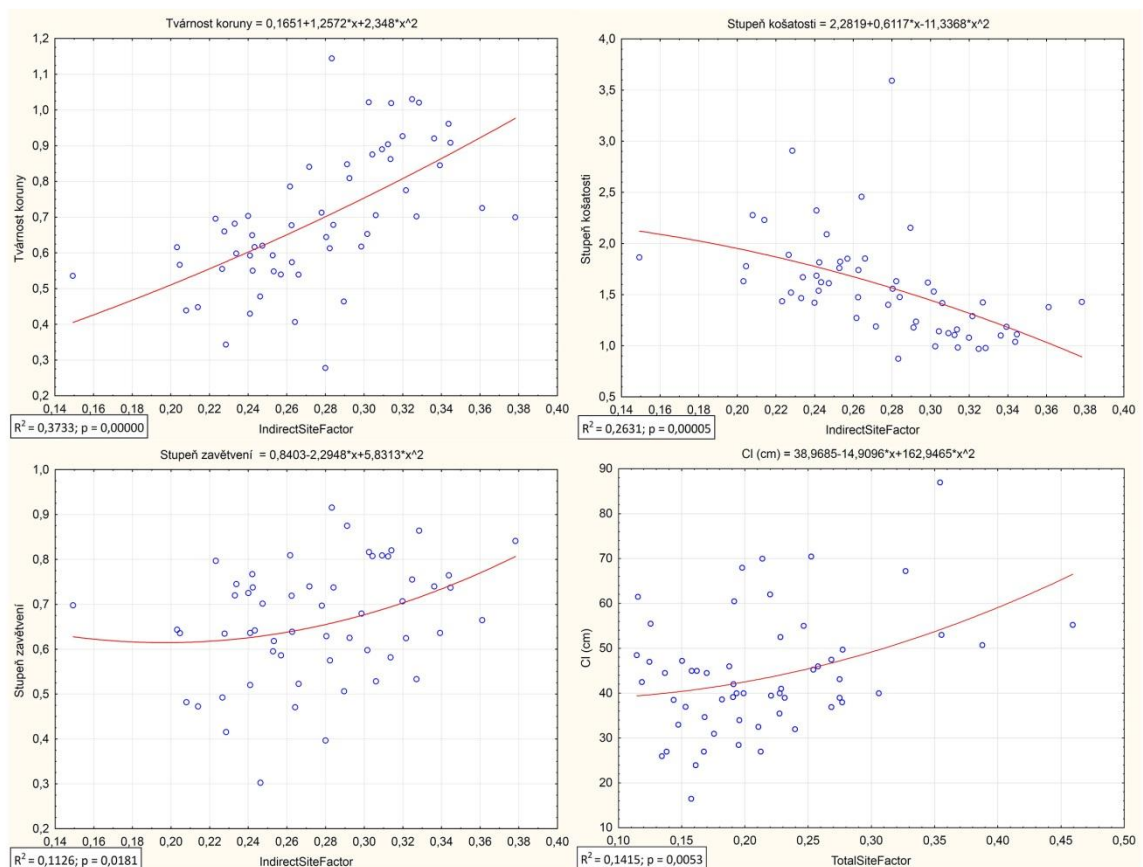
V případě VT 51–100 cm se nejvýrazněji projevila závislost TK a SK na světelných podmínkách, kdy pro každý z obou zmíněných indexů bylo prokázáno pět signifikantních modelů (z pěti možných). Tvárnost koruny zaznamenala ve všech zjištěných modelech nárůst hodnoty (zpravidla výrazný) s nárůstem světla. SK projevil ve všech pěti model zřetelný pokles hodnoty s nárůstem světelných podmínek při velmi podobném průběhu funkcí vykazujících téměř lineární tvar křivky. Parametr CI se ukázal signifikantní u třech (z pěti možných) regresních modelů (v závislosti na DSF, ISF, TSF), dvakrát vykazoval silný nárůst hodnoty s nárůstem světla a konvexní tvar funkce (DSF a TSF) a jednou pozvolnější nárůst hodnoty s konkávním tvarem funkce (ISF). Stupeň zavětvení se projevil signifikantně také třikrát (opět v závislosti na DSF, ISF, TSF); dvakrát projevil pozvolnější nárůst hodnoty s nárůstem světla až do maxima kolem hodnoty 45 – 50 % (DSF a TSF) při konkávním tvaru křivky, jednou (závislost na ISF) vykazoval strmější nárůst až od hodnoty cca 25 % ISF při konvexní křivce modelu.



Tab. 5: Signifikantní modely morfologického vývoje délky živé koruny přirozené obnovy smrku v závislosti na světle ve VT 51 – 100 cm.

VT	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
51 – 100 cm	TK = -0,0417+0,0388*x-0,0003*x <sup>2</sup>	GFr/TK	20,0	0,0005	0,5487
51 – 100 cm	TK = -0,1281+0,0437*x-0,0004*x <sup>2</sup>	Op/TK	23,1	0,0002	0,5904
51 – 100 cm	TK = 0,4948+1,1645*x-0,798*x <sup>2</sup>	DSF/TK	10,4	0,0150	0,3225
51 – 100 cm	TK = 0,1651+1,2572*x+2,348*x <sup>2</sup>	ISF/TK (*)	37,3	0,0000	0,6918
51 – 100 cm	TK = 0,3629+2,0856*x-2,2474*x <sup>2</sup>	TSF/TK	13,7	0,0061	0,3680
51 – 100 cm	SK = 2,6967-0,0429*x-0,0001*x <sup>2</sup>	GFr/SK	14,1	0,0041	-0,5547
51 – 100 cm	SK = 2,8315-0,0496*x-6,3876E-5*x <sup>2</sup>	Op/SK	16,3	0,0018	-0,5969
51 – 100 cm	SK = 1,9634-2,0859*x+0,6197*x <sup>2</sup>	DSF/SK	7,9	0,0341	-0,3290
51 – 100 cm	SK = 2,2819+0,6117*x-11,3368*x <sup>2</sup>	ISF/SK (*)	26,3	0,0001	-0,6968
51 – 100 cm	SK = 2,2373-3,9869*x+3,5742*x <sup>2</sup>	TSF/SK	10,1	0,0180	-0,3747
51 – 100 cm	SZ = 0,5197+0,9095*x-0,897*x <sup>2</sup>	DSF/SZ	8,4	0,0331	0,2753
51 – 100 cm	SZ = 0,8403-2,2948*x+5,8313*x <sup>2</sup>	ISF/SZ (*)	11,3	0,0181	0,3168
51 – 100 cm	SZ = 0,4589+1,3188*x-1,5389*x <sup>2</sup>	TSF/SZ	9,6	0,0247	0,2902
51 – 100 cm	CI (cm) = 41,4323-29,6034*x+180,7043*x <sup>2</sup>	DSF/CI	14,2	0,0065	0,2624
51 – 100 cm	CI (cm) = 12,3012+155,6449*x-143,2971*x <sup>2</sup>	ISF/CI	7,2	0,0449	0,2665
51 – 100 cm	CI (cm) = 38,9685-14,9096*x+162,9465*x <sup>2</sup>	TSF/CI (*)	14,2	0,0053	0,2773

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a r<sub>s</sub>; TK – tvárnost koruny, SZ – stupeň zavětvení, SK – stupeň košatosti, CI – délka živé koruny



Obr. 30: Vybrané signifikantní regresní modely vlivu světla na indexy tvárnost koruny, stupeň zavětvení, stupeň košatosti a parametr CI ve VT 51 – 100 cm.



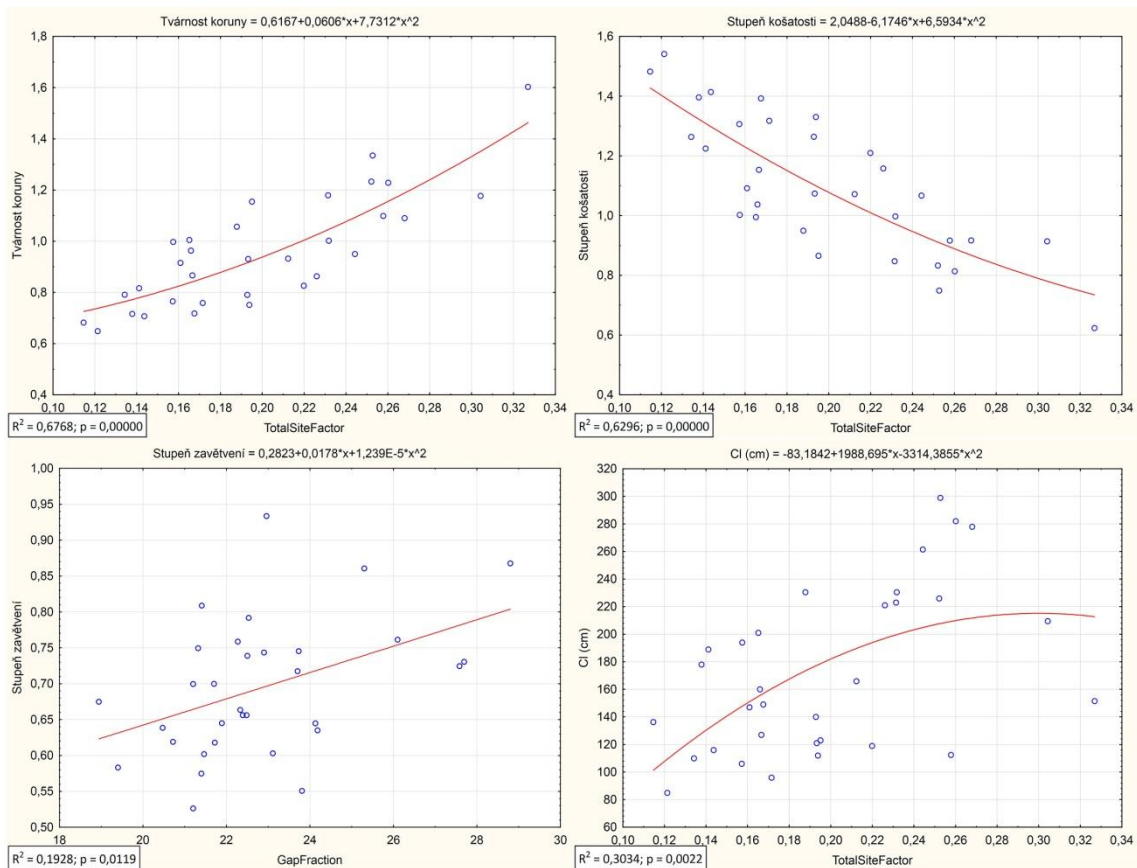


Čtyři signifikantní modely (z 20 možných) byly nalezeny ve VT 100–150 cm, kde se třikrát projevil statisticky významný vliv světla na stupeň košatosti (v závislosti na GFr, Op, ISF) a jednou na tvárnost koruny (závislost na ISF). Trendy všech čtyř zjištěných modelů byly totožné s předešlými dvěma výškovými třídami, neboť SK projevily silný pokles hodnoty s nárůstem světelných podmínek (avšak pouze do svých minim cca mezi 28 – 33 % při konvexním tvaru křivek modelů) a TK zaznamenal nárůst své hodnoty s nárůstem světelných podmínek (do hodnoty cca 35 % ISF, kde vykazoval maximum konkávní funkce). Ve VT 151 cm+ bylo zjištěno 14 signifikantních modelů (z 20 možných), nejsilněji se projevil vliv světla na TK a SK (v obou případech 5 signifikantních modelů z pěti možných), pro hodnotu parametru CI byly nalezeny dva signifikantní modely závislosti na světle (z pěti možných) stejně jako pro SZ. Tvárnost koruny projevila ve všech pěti prokázaných regresích nárůst hodnoty s nárůstem světla (třikrát mírně konvexní funkcí bez minima či maxima na vyšetřeném rozsahu světelných podmínek; dvakrát konkávní funkcí s maximem okolo 27 % GFr, resp. Op). Stupeň košatosti vždy prokázal pokles s nárůstem světelných podmínek (třikrát prakticky lineární funkcí, dvakrát konvexní funkcí s minimem okolo 27 % GFr a Op). Stupeň zavětvení měl v obou prokázaných případech podobný průběh, a to pozvolna setrvale rostoucí, téměř lineární funkce (v závislosti na GFr velmi slabě konvexní, na Op velmi slabě konkávní). Samotný parametr CI se jako signifikantní projevil v závislosti na DSF a TSF velmi obdobným průběhem modelů, kdy šlo o konkávní funkce s počátečním rychlým nárůstem a maximem kolem hodnot 30 a 32 % (TSF, resp. DSF).

Tab. 6: Signifikantní modely morfologického vývoje délky živé koruny přirozené obnovy smrku v závislosti na světle ve VT 101 – 150 cm a VT 151 cm +.

VT	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
101 – 150 cm	SK = 13,8824-0,8997*x+0,0157*x <sup>2</sup>	GFr/SK	57,9	0,0322	-0,4182
101 – 150 cm	SK = 15,3481-1,0121*x+0,0178*x <sup>2</sup>	Op/SK	59,8	0,0292	-0,4364
101 – 150 cm	SK = 10,3003-56,1753*x+84,8293*x <sup>2</sup>	ISF/SK	62,3	0,0087	-0,5546
101 – 150 cm	TK = -3,1865+24,4492*x-35,5687*x <sup>2</sup>	ISF/TK	60,5	0,0180	-0,5000
151 cm +	TK = -4,28+0,3968*x-0,0073*x <sup>2</sup>	GFr/TK	31,3	0,0027	0,6317
151 cm +	TK = -4,1926+0,3856*x-0,007*x <sup>2</sup>	Op/TK	31,3	0,0023	0,6177
151 cm +	TK = 0,6289+0,4027*x+6,4254*x <sup>2</sup>	DSF/TK	67,2	0,0000	0,7577
151 cm +	TK = -0,1748+4,06*x+0,7469*x <sup>2</sup>	ISF/TK	31,1	0,0009	0,5806
151 cm +	TK = 0,6167+0,0606*x+7,7312*x <sup>2</sup>	TSF/TK (*)	67,7	0,0000	0,7698
151 cm +	SK = 6,399-0,397*x+0,0072*x <sup>2</sup>	GFr/SK	33,9	0,0013	-0,6320
151 cm +	SK = 6,1167-0,3702*x+0,0066*x <sup>2</sup>	Op/SK	32,8	0,0014	-0,6173
151 cm +	SK = 1,8672-5,1136*x+5,0869*x <sup>2</sup>	DSF/SK	62,2	0,0000	-0,7537
151 cm +	SK = 2,3706-4,9823*x+0,7249*x <sup>2</sup>	ISF/SK	30,0	0,0012	-0,5762
151 cm +	SK = 2,0488-6,1746*x+6,5934*x <sup>2</sup>	TSF/SK (*)	63,0	0,0000	-0,7665
151 cm +	SZ = 0,2823+0,0178*x+1,239E-5*x <sup>2</sup>	GFr/SZ (*)	19,3	0,0119	0,4051
151 cm +	SZ = 0,189+0,0264*x-0,0002*x <sup>2</sup>	Op/SZ	16,6	0,0206	0,3589
151 cm +	CI (cm) = -14,4542+1462,7692*x-2300,0565*x <sup>2</sup>	DSF/CI	29,5	0,0022	0,5230
151 cm +	CI (cm) = -83,1842+1988,695*x-3314,3855*x <sup>2</sup>	TSF/CI (*)	30,3	0,0022	0,5171

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a r<sub>s</sub>; TK – tvárnost koruny, SZ – stupeň zavětvení, SK – stupeň košatosti, CI – délka živé koruny



Obr. 31: Vybrané signifikantní regresní modely vlivu světla na indexy tvárnost koruny, stupeň zavětvení, stupeň košatosti a parametr CI ve VT 151 cm +.

#### 4.1.1.5 Tloušťkový růst a s ním související morfologický vývoj

Statistické analýzy neprokázaly signifikantní vliv porostního světla na **tloušťku kmene (D)**, a to v žádné z VT (tedy z celkem 20 statistických šetření). Parametr D vstupuje do výpočtu celkem třech indexů, kterými je **štíhlostní kvocient (SKv)**, **stupeň prostorového rozložení (SPR)**, poměrné číslo udávající kolikrát je průměr koruny větší než tloušťka a **kvocient zastíněnosti (KZ)**, určující kolikrát je plocha korunové projekce větší než průřezová plocha příčného řezu kmenem ve výšce 5 cm). Ani jeden z výše uvedených indexů se neprojevil jako signifikantní u VT 10–50 cm. V případě SPR a KZ to potvrzuje skutečnost, že ve VT 10–50 cm nebyl prokázán žádný signifikantní model laterálního růstu ve vztahu ke světlu (jak bylo dříve popsáno), ani žádný signifikantní model vlivu porostního světla na tloušťku (viz výše), tedy obou parametrů vstupujících do výpočtu uvedených indexů. Toto zjištění tak výsledky o statistické nevýznamnosti světla pro laterální růst a tloušťkový růst v nejnižší VT zcela potvrzuje. Ve VT 51–100 cm byly nalezeny 3 signifikantní modely vlivu světelných podmínek na SKv (z pěti možných), ostatní dva indexy (SPR a KZ) se ukázaly jako statisticky nevýznamné (v deseti možných variantách). Štíhlostní kvocient se prokázal signifikantně závislý na světelných veličinách GFr, Op a ISF, přičemž všechny tři regresní modely vykazovaly totožný trend významného nárůstu hodnoty SKv s nárůstem porostního světla, i podobný tvar křivky modelů v podobně téměř lineární, nebo lehce konvexní křivky. Toto zjištění (s ohledem na neprůkazné změny D) potvrzuje dříve uvedený závěr, že ve VT 51–100 cm kladně koreluje výškový růst (parametr TI) s nárůstem světla. U VT 101–150 cm byl nalezen pouze jediný signifikantní model (z pěti možných), a to v případě SKv a jeho signifikantní závislosti na ISF. Křivka modelu se vyznačuje konkávním tvarem a zpočátku silným nárůstem až do maxima



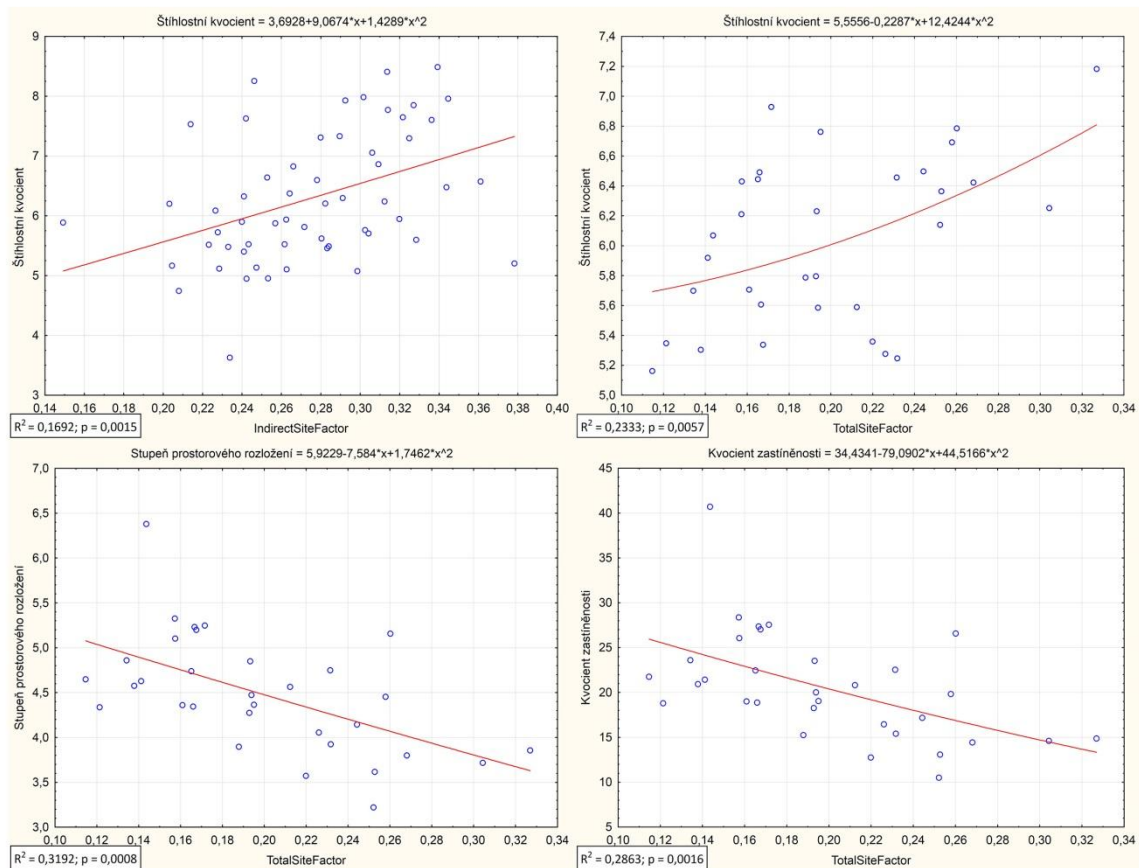
kolem 31 % ISF, poté poklesem. V případě SPR a KZ nebyl ve VT 101–150 cm zjištěn žádný statistický významný model vlivu světla na oba uvedené indexy (celkem z deseti prověřovaných variant).

Navzdory statisticky nevýznamnému vlivu světelného požitku na tloušťku ve všech VT, včetně VT 151 cm+, bylo v této VT zjištěno celkem 11 signifikantních modelů (z 15 možných) třech indexů, do jejichž výpočtu D vstupuje. V případě SKv se ve VT 151 cm+ prokázalo 5 signifikantních modelů (z pěti možných), v případě SPR 3 signifikantní modely (z pěti možných), stejně jako v případě KZ. Oba posledně jmenované (tj. SPR a KZ) projeví shodně statistickou závislost na DSF, ISF a TSF a prokázaly totožný trend vývoje – tj. pozvolný pokles své hodnoty s nárůstem světelných podmínek při téměř lineárních tvarech funkcí. Všechny prokázané modely SPR a KZ však s ohledem na statisticky nevýznamný paramet D vypovídají spíše o vývoji šířky koruny v závislosti na světle, podobně jako v případě stupně rozvětvení (popsaném v laterálním růstu), tedy o poklesu šířky koruny s nárůstem světelných podmínek. Ten však není potvrzen žádným signifikantním vlivem světla na některý z parametrů laterálního růstu (Bl, Š1, Š2), jak podrobně dokládá kap. 4.1.1.2 *Laterální růst*. Štíhlostní kvocient v případě signifikantních modelů prokazujících závislost na GFr a Op se projevuje jako zpočátku intenzivně narůstající, s výrazně konkávní funkcí, se svým maximem okolo 28 – 29 % GFr (resp. Op); v případě závislosti na DSF, ISF a TSF jako výrazně narůstající, při slabě konvexních, až téměř lineárních, tvarech funkcí. Štíhlostní kvocient a jeho silná statistická závislost na světelných podmínkách (prokázaná pěti signifikantními modely z pěti možných) je podmíněna již podrobně popsaným vlivem světelných podmínek na výškový růst (viz kap. 4.1.1.1 *Výškový růst*), kde se prokázaly ve VT 151 cm+ celkem 2 signifikantní modely nárůstu celkové výšky (H) a tři signifikantní modely délky posledního přírůstu terminálu (TI). Signifikantní vliv porostního světla na štíhlostní kvocient tak není dán hodnotou parametru D (jehož hodnota je světelným požitkem statisticky neovlivněná), ale hodnotou parametru H a potvrzuje tak v této VT předchozí zjištění o signifikantním vlivu světla na výškový růst.

Tab. 7: *Signifikantní modely morfologického vývoje odvislého od tloušťky přirozené obnovy smrku.*

VT	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
51 – 100 cm	SKv = 4,7679+0,0172*x+0,0018*x <sup>2</sup>	GFr/SKv	13,4	0,0054	0,4334
51 – 100 cm	SKv = 3,9528+0,0839*x+0,0004*x <sup>2</sup>	Op/SKv	13,8	0,0045	0,4442
51 – 100 cm	SKv = 3,6928+9,0674*x+1,4289*x <sup>2</sup>	ISF/SKv (*)	16,9	0,0015	0,4481
101 – 150 cm	SKv = -31,7919+253,2491*x-414,6227*x <sup>2</sup>	ISF/SKv	64,7	0,0400	0,3091
151 cm +	SKv = -2,9996+0,6657*x-0,0117*x <sup>2</sup>	GFr/SKv	20,1	0,0151	0,4995
151 cm +	SKv = -1,6448+0,5431*x-0,009*x <sup>2</sup>	Op/SKv	20,3	0,0121	0,4875
151 cm +	SKv = 5,4822+1,3029*x+7,8746*x <sup>2</sup>	DSF/SKv	22,5	0,0065	0,4172
151 cm +	SKv = 7,439-18,9085*x+50,8065*x <sup>2</sup>	ISF/SKv	16,2	0,0254	0,3861
151 cm +	SKv = 5,5556-0,2287*x+12,4244*x <sup>2</sup>	TSF/SKv (*)	23,3	0,0057	0,4322
151 cm +	SPR = 5,5782-5,3475*x-2,0348*x <sup>2</sup>	DSF/SPR	31,6	0,0008	-0,5711
151 cm +	SPR = 10,0399-32,7416*x+44,103*x <sup>2</sup>	ISF/SPR	15,7	0,0267	-0,4280
151 cm +	SPR = 5,9229-7,584*x+1,7462*x <sup>2</sup>	TSF/SPR (*)	31,9	0,0008	-0,5583
151 cm +	KZ = 30,9501-55,488*x+3,1108*x <sup>2</sup>	DSF/KZ	28,2	0,0018	-0,5707
151 cm +	KZ = 66,011-258,8771*x+327,2087*x <sup>2</sup>	ISF/KZ	15,0	0,0296	-0,4288
151 cm +	KZ = 34,4341-79,0902*x+44,5166*x <sup>2</sup>	TSF/KZ (*)	28,6	0,0016	-0,5579

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a r<sub>s</sub>; SKv – štíhlostní kvocient, SPR – stupeň prostorového rozložení, KZ – kvocient zastíněnosti



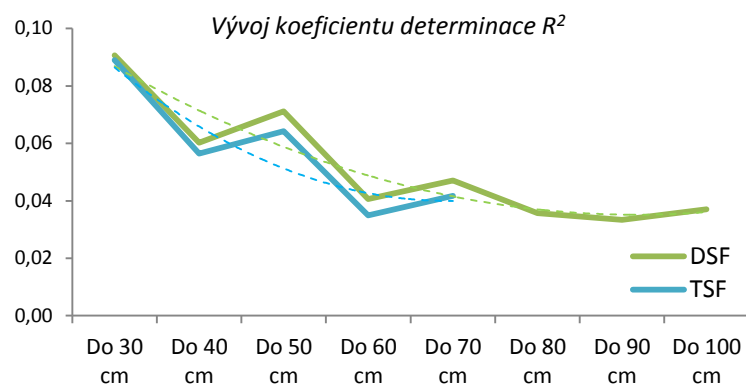
Obr. 32: Vybrané signifikantní regresní modely vlivu světla na indexy, do jejichž výpočtu vstupoval parametr D.

#### 4.1.2 Hustota přirozené obnovy

Statistické analýza vlivu porostního světla na hustotu přirozené obnovy (tj. na počet jedinců přirozené obnovy smrku na jednotku plochy) byly provedeny v několika úrovních. Souhrnná analýza spočívala ve vyšetření vlivu porostního světla na hustotu přirozené obnovy v celém širokém výškovém spektru měřených jedinců (tj. od výšky jednoletých semenáčků až po nejvyššího změřeného jedince – tj. 431 cm). Tato analýza neprokázala žádný vliv porostního světla (GFr, Op, DSF, ISF, TSF) na hustotu přirozené obnovy smrku. S ohledem na skutečnost, že v takto relativně rozsáhlém rozpětí výšek jedinců je již hustota ovlivněna případnou výškovou různorodostí, kdy lze předpokládat pokles počtu jedinců s narůstající výškou jedinců a šířkou jejich korun (což obojí pozitivně koreluje s nárůstem světelného požitku, jak bylo prokázáno v předchozích kapitolách), byly provedeny následující analýzy usilující o eliminaci intraspecifické kompetice v případech, kdy jeden nadprůměrný jedinec může již výrazně svými vzrůstovými parametry (především výškou a šířkou koruny) ovlivňovat hustotu přirozené obnovy na dané sub-plošce. Představuje totiž výraznější růstový faktor, než světelný požitek formovaný korunovým zápojem mateřského porostu. Z tohoto důvodu byla provedena další statistická šetření na souborech zahrnujících pouze ty sub-plošky, kde nejvyšší jedinec na daných sub-ploškách nepřesáhl výšku (i) 15 cm, (ii) 20 cm, (iii) 30 cm, (iv) 40 cm, (v) 50 cm, (vi) 60 cm, (vii) 70 cm, (viii) 80 cm, (ix) 90 cm, (x) 100 cm, (xi) 110 cm, (xii) 120 cm. Výsledky všech uvedených statistických analýz zobrazuje tab. 9, ze které je zřejmé, že signifikantní vliv světla (konkrétně DSF, TSF) na hustotu přirozené obnovy smrku byl prokázán u analýz obnovy do výšky 30, 40, 50 cm a do 70 cm (vždy po dvou signifikantních modelech z pěti možných); v případě vlivu DSF pak ještě u obnovy do 60 cm a do 100 cm (tj. jeden signifikantní model z pěti možných pro každou z analýz). Při



statistických analýzách vlivu DSF na přirozenou obnovu do 80 cm a do 90 cm se výsledky analýz pohybovaly blízko nad hranicí zamítnutí nulové hypotézy  $H_0$  s hodnotami  $p = 0,0529$ , resp.  $0,0562$ . V žádném z uvedených případů signifikantního vlivu světla na hustotu přirozené obnovy nebyl tento výsledek potvrzen signifikancí Spearmanova korelačního koeficientu. Zároveň je zřejmé, že koeficient determinace  $R^2$  má ve všech statisticky prokázaných případech malou hodnotu, vždy menší než 10 % a s narůstající výškou přirozené obnovy (resp. referenční hranicí, po kterou byla analyzována) se  $R^2$  snižuje (obr. 33). Výsledkem rozsáhlých statistických analýz je zjištění, že hustota přirozené obnovy je porostním světlem ovlivněna jen velmi málo, a to relativně jen při výškách přirozené obnovy nepřesahující svými nejvyššími jedinci 70 cm, maximálně 1 m. Trend všech zjištěných signifikantních modelů je zcela totožný, neboť všechny modely vykazují pozvolný pokles hustoty s nárůstem porostního světla. Shodný je také tvar křivky, neboť v případě signifikantních modelů přirozené obnovy do 30 cm se jedná o konvexní tvar funkcí s minimem okolo 40 % DSF, resp. TSF. Obdobná je situace i u tvaru funkcí modelů přirozené obnovy do 40 a do 50 cm s tím, že dochází k napřimování konvexních křivek až do téměř lineární podoby funkcí a posunu minima do vyšších hodnot nezávisle proměnné (DSF, TSF). Od analýzy přirozené obnovy do 60 cm (v případě modelu pro DSF), resp. přirozené obnovy do 70 cm (v případě modelu s TSF), jsou tvary modelů opět velmi podobné, charakterizované opět totožným trendem pozvolného poklesu hustoty s nárůstem porostního světla, s lehce konkávním tvarem křivek funkcí. Je nutné zdůraznit, že tento konkrétní výsledek neznamená, že světlo nemá vliv na výskyt či absenci přirozené obnovy, má však jen velmi omezený vliv na celkovou hustotu přirozené obnovy smrku, tedy na skutečnost, kolik jedinců se na jednotce plochy vyskytuje. Na tuto charakteristiku přirozené obnovy (dle hodnoty  $R^2$  i v případech prokázané signifikance světla na přirozenou obnovu) má tedy významný vliv celá řada jiných faktorů, nikoliv intenzita porostního světla.



Obr. 33: Graf vývoje koeficientu determinace nezávisle proměnných veličin světla a hustoty PO.

Tab. 8: Signifikantní modely hustoty přirozené obnovy. (PO – přirozená obnova; (\*) – graficky zobrazeno níže)

maximální výška PO	regresní model	proměnná x
do 30 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $16,5597-71,5915*x+91,067*x^2$	DSF (*)
do 30 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $16,9492-72,669*x+91,9606*x^2$	TSF (*)
do 40 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $14,2696-42,8019*x+39,1018*x^2$	DSF
do 40 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $14,3836-42,0798*x+36,6371*x^2$	TSF
do 50 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $15,5823-46,297*x+38,3294*x^2$	DSF
do 50 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $15,2769-41,107*x+26,4127*x^2$	TSF
do 60 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $12,6875-12,4916*x-25,0481*x^2$	DSF
do 70 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $13,5962-20,4831*x-11,5114*x^2$	DSF (*)
do 70 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $13,33-16,5955*x-20,0969*x^2$	TSF (*)
do 100 cm	Počet jedinců ( $ks/m^2$ ) = $12,4144+8,674*x-71,9446*x^2$	DSF



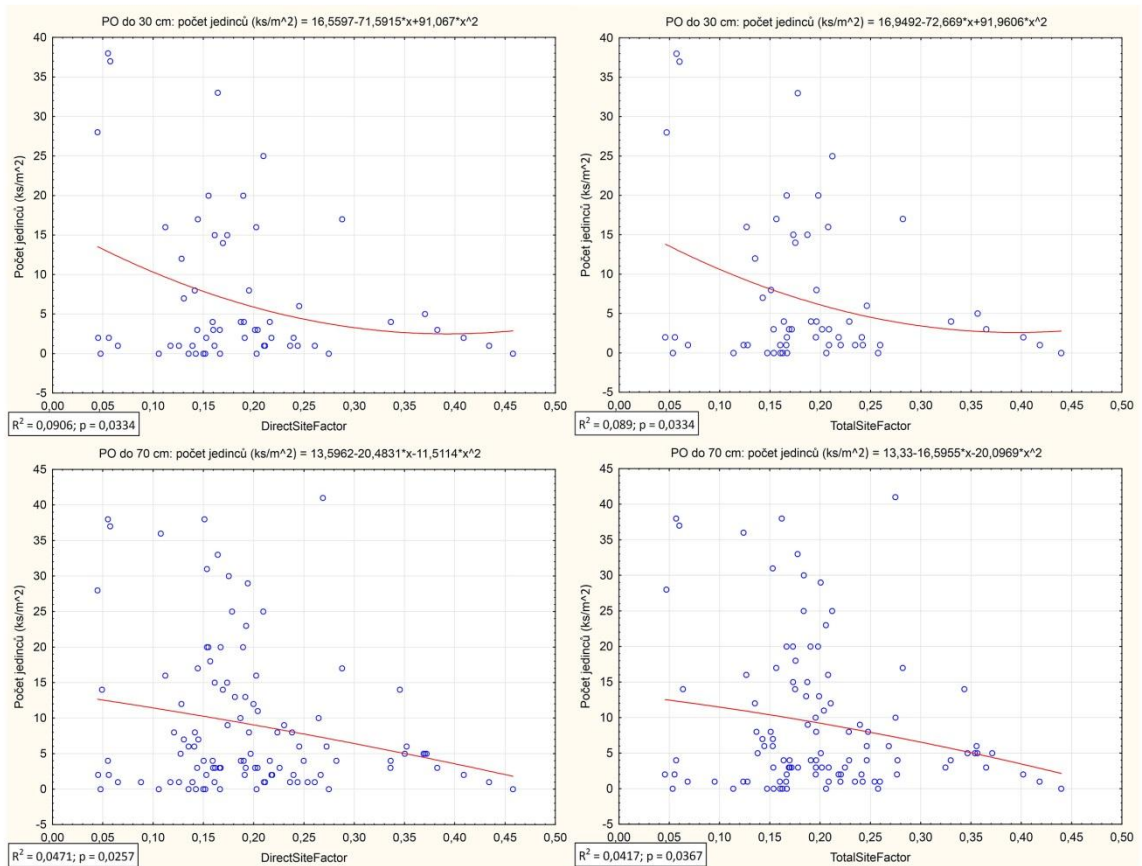


Tab. 9: Výsledky statistických analýz vlivu porostního světla na hustotu přirozené obnovy smrku.

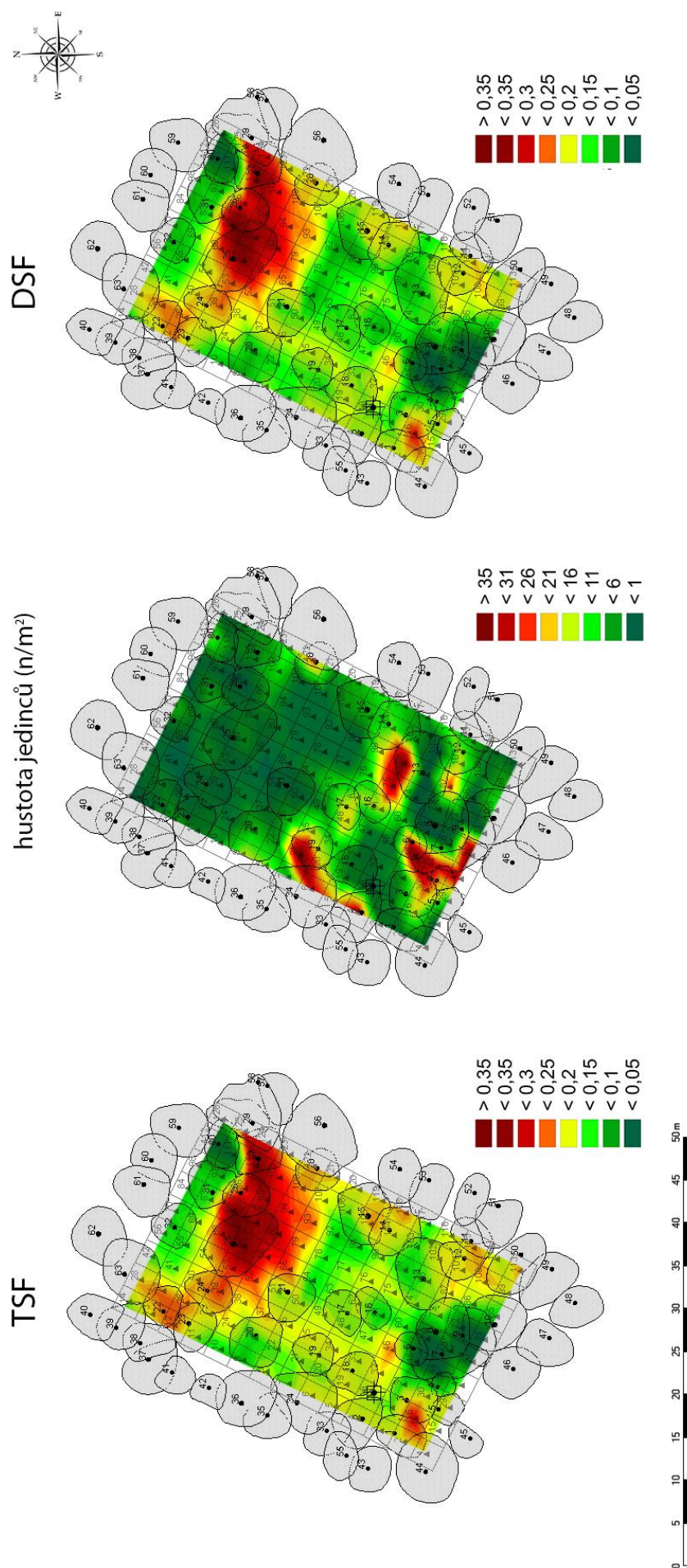
		Vše	Do 15 cm	Do 20 cm	Do 30 cm	Do 40 cm	Do 50 cm	Do 60 cm	Do 70 cm	Do 80 cm	Do 90 cm	Do 100 cm	Do 110 cm	Do 120 cm
GFr	R <sup>2</sup>	0,0302	0,0547	0,0553	0,0593	0,0258	0,0127	0,0099	0,0082	0,0042	0,0031	0,0092	0,0156	0,0158
	p	0,2771	0,3881	0,3420	0,0892	0,2657	0,3961	0,6389	0,4688	0,9539	0,9061	0,5124	0,3500	0,3593
	r <sub>s</sub>	0,2466	0,2255	0,2233	0,0359	0,0651	0,0852	0,1472	0,1415	0,1728	0,1912	0,2134	0,2297	0,2331
Op	R <sup>2</sup>	0,0345	0,0555	0,0561	0,0589	0,0260	0,0129	0,0097	0,0074	0,0054	0,0044	0,0112	0,0194	0,0194
	p	0,2261	0,3981	0,3530	0,0919	0,2805	0,3989	0,6953	0,5120	0,9502	0,8075	0,4439	0,2852	0,2939
	r <sub>s</sub>	0,2505	0,2288	0,2282	0,0496	0,0774	0,0940	0,1550	0,1492	0,1834	0,2027	0,2245	0,2423	0,2449
DSF	R <sup>2</sup>	0,0152	0,0518	0,0546	0,0906	0,0602	0,0711	0,0406	0,0471	0,0357	0,0334	0,0370	0,0327	0,0324
	p	0,1363	0,9129	0,9676	0,0334	0,0366	0,0145	0,0464	0,0257	0,0529	0,0562	0,0419	0,0657	0,0633
	r <sub>s</sub>	-0,0363	0,1334	0,1579	-0,0786	-0,0826	-0,1196	-0,0804	-0,0858	-0,0769	-0,0788	-0,0830	-0,0780	-0,0912
ISF	R <sup>2</sup>	0,0586	0,0618	0,0613	0,0573	0,0258	0,0127	0,0229	0,0103	0,0257	0,0256	0,0449	0,0552	0,0530
	p	0,1146	0,3809	0,3457	0,1168	0,3225	0,4373	0,9550	0,7730	0,5231	0,3852	0,1401	0,0822	0,0891
	r <sub>s</sub>	0,2150	0,2669	0,2440	0,0713	0,0878	0,1026	0,1735	0,1684	0,2065	0,2231	0,2507	0,2677	0,2692
TSF	R <sup>2</sup>	0,0111	0,0555	0,0579	0,0890	0,0564	0,0642	0,0349	0,0417	0,0296	0,0276	0,0306	0,0267	0,0264
	p	0,2179	0,9828	0,9640	0,0334	0,0423	0,0193	0,0669	0,0367	0,0855	0,0931	0,0827	0,1261	0,1204
	r <sub>s</sub>	-0,0092	0,1656	0,1859	-0,0546	0,0878	-0,0937	-0,0600	-0,0679	-0,0557	-0,0545	-0,0525	-0,0458	-0,0574

červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty  $p$  a  $r_s$ ; zeleně jsou zobrazeny hodnoty těsně nad hranicí statistické významnosti

Obr. 34: Vybrané signifikantní modely vlivu světla na hustotu přirozené obnovy smrku.



Mapa hustoty přirozené obnovy na výzkumné ploše U Drtiče a světelné mapy veličin DSF a TSF, které na hustotu vykázaly ve statistických analýzách největší vliv, jsou znázorněny na obr. 35.



Obr. 35: Hustota přirozené obnovy smrku ztepilého na výzkumné ploše U Drtiče a její porovnání se světelnými mapami charakteristik DSF a TSF.

Pozn.: Světelné mapy veličin Op a ISF na výzkumné ploše U Drtiče jsou zobrazeny u map indexů ADR a RHG, resp. RCL a RI.



#### 4.1.3 Hodnocení parametrů přirozené obnovy bez ohledu na výškové třídy

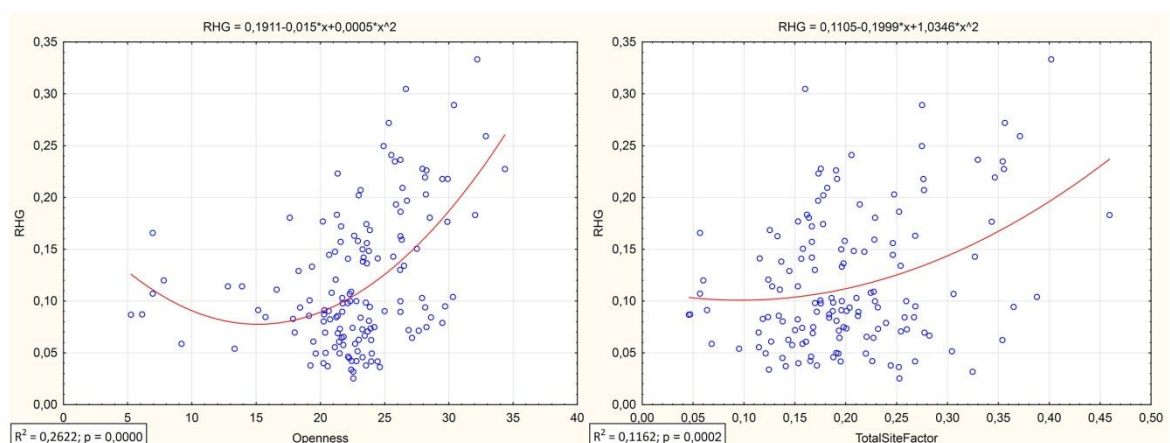
##### 4.1.3.1 RHG – relativní výškový růst

Statistické analýzy vlivu světelných podmínek na hodnotu indexu RHG (TL/H) přirozené obnovy smrku ztepilého, *provedené bez ohledu na jednotlivé výškové třídy*, přinesly zjištění významného vlivu světelných podmínek na tento index, a to konkrétně v podobě pěti signifikantních modelů (z pěti možností), tedy jeden model pro každou ze světelných veličin, vždy také i při signifikanci  $r_s$ . Zjištěné modely byly vždy polynomy druhého stupně, shodně konvexně orientované. Modely s nezávisle proměnnou GFr, Op, ISF vykazovaly zpočátku pokles hodnoty s nárůstem světelných podmínek až do cca 15 – 16 % (GFr, Op, ISF) a poté výrazný nárůst; v případě modelů s nezávisle proměnnou DSF, resp. TSF vykazovaly modely zprvu téměř konstantní hodnotu a od hodnoty cca 10 % (DSF, TSF) setrvalý nárůst hodnoty RHG se světelnými podmínkami. Výsledné modely znázorňuje tab. 10. Obecně lze tedy konstatovat, že od hodnoty cca 10 – 16 % světelných podmínek volné plochy narůstá relativní výškový přírůstek jedinců přirozené obnovy smrku ztepilého, zatímco do uvedených světelných podmínek přirozená obnova téměř nepřirůstá („sedí“) a přírůstek investuje do laterálního růstu. Mapu hodnoty indexu RHG na největší výzkumné ploše, U Drtiče, znázorňuje obr. 38.

Tab. 10: Signifikantní modely relativního výškového růstu.

Index	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
RHG	$RHG = 0,1904 - 0,0151 * x + 0,0005 * x^2$	GFr/RHG	25,9	0,0000	0,3698
RHG	$RHG = 0,1911 - 0,015 * x + 0,0005 * x^2$	Op/RHG (*)	26,2	0,0000	0,3577
RHG	$RHG = 0,1104 - 0,1592 * x + 0,8724 * x^2$	DSF/RHG	10,3	0,0004	0,1949
RHG	$RHG = 0,1813 - 1,1899 * x + 3,5281 * x^2$	ISF/RHG	23,5	0,0000	0,2878
RHG	$RHG = 0,1105 - 0,1999 * x + 1,0346 * x^2$	TSF/RHG (*)	11,6	0,0002	0,2097

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a  $r_s$ ; RHG – relativní výškový růst



Obr. 36: Vybrané signifikantní modely vlivu světla na relativní výškový růst přirozené obnovy.



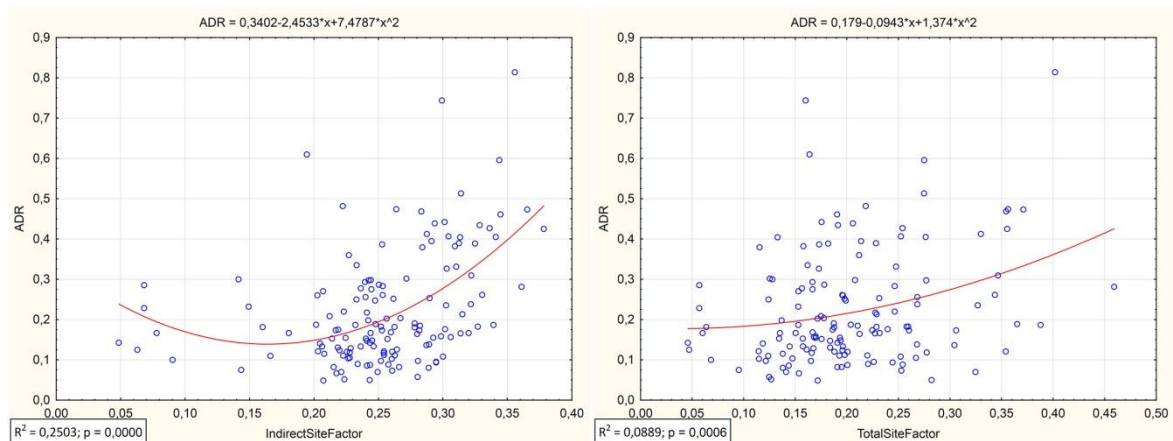
#### 4.1.3.2 ADR – index apikální dominance

Statistické analýzy vlivu světelných podmínek na hodnotu indexu ADR (TI/BI) přirozené obnovy smrku ztepilého, *provedené bez ohledu na jednotlivé výškové třídy*, přinesly zjištění významného vlivu světelných podmínek na index ADR. Celkem bylo nalezeno pět signifikantních modelů (z pěti možností), tedy jeden model pro každou ze světelných veličin, a to vždy také i při signifikanci  $r_s$ . Zjištěné modely byly ve všech pěti případech polynomy druhého stupně, vždy konvexně orientované. Modely s nezávisle proměnnou GFr, Op, ISF vykazovaly zpočátku pokles hodnoty s nárůstem světelných podmínek až do cca 14 – 15 % (GFr, Op), resp. cca 16 % (ISF) a poté výrazný nárůst. Modely s nezávisle proměnnou DSF, resp. TSF vykazovaly po celou dobu pozvolný, setrvalý nárůst hodnoty ADR při téměř lineárním tvaru křivky. Výsledné modely znázorňuje tab. 11. Obecně lze konstatovat, že cca od hodnoty cca 14 – 16 % světelných podmínek volné plochy narůstá index apikální dominance přirozené obnovy smrku. Znamená to, že se světelnými podmínkami se začne zvyšovat výškový přírůst (tj. délka terminálu TI) a klesat přírůst laterální (tedy délka boční větve BI). Mapu hodnoty indexu apikální dominance na největší výzkumné ploše, U Drtiče, znázorňuje obr. 38.

Tab. 11: Signifikantní modely indexu apikální dominance.

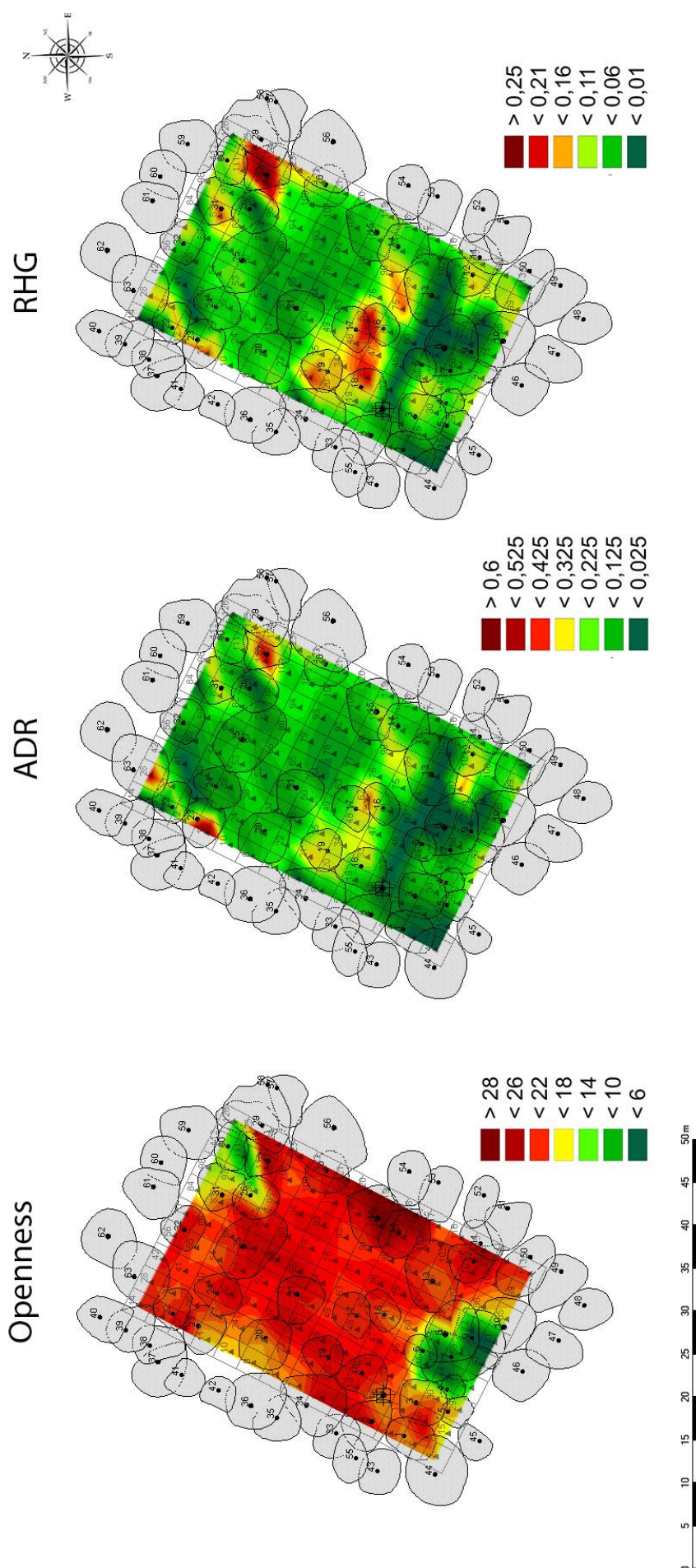
Index	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
ADR	$ADR = 0,3433 - 0,0285 * x + 0,001 * x^2$	GFr/ADR	24,1	0,0000	0,4362
ADR	$ADR = 0,347 - 0,0287 * x + 0,001 * x^2$	Op/ADR	24,7	0,0000	0,4218
ADR	$ADR = 0,1865 - 0,0733 * x + 1,1619 * x^2$	DSF/ADR	7,6	0,0015	0,2257
ADR	$ADR = 0,3402 - 2,4533 * x + 7,4787 * x^2$	ISF/ADR (*)	25,0	0,0000	0,3784
ADR	$ADR = 0,179 - 0,0943 * x + 1,374 * x^2$	TSF/ADR (*)	8,9	0,0006	0,2442

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty  $p$  a  $r_s$ ; ADR – index apikální dominance



Obr. 37: Vybrané signifikantní modely vlivu světla na index apikální dominance přirozené obnovy.





Obr. 38: Relativní výškový přírůst (RHG) a index apikální dominance (ADR) přirozené obnovy smrku ztepilého (bez ohledu na výškové třídy) na výzkumné ploše U Drtiče a porovnání těchto dvou indexů se světelnou mapou charakteristiky Openness.

Pozn.: Světelné mapy veličin DSF a TSF, a také ISF na výzkumné ploše U Drtiče jsou zobrazeny u map hustoty přirozené obnovy, resp. RCL a RI.





#### 4.1.3.3 RCL – stupeň zavětvení (relativní délka koruny)

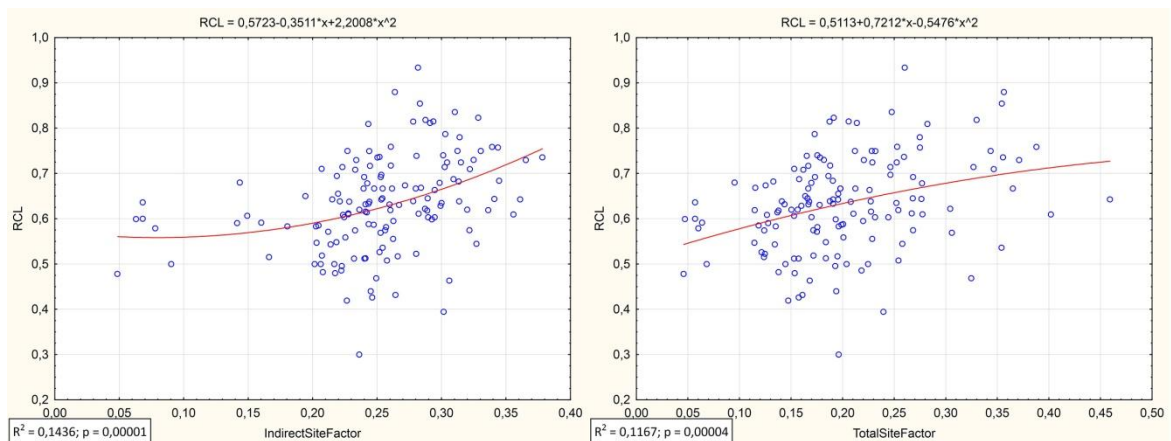
Statistické analýzy vlivu světelných podmínek na hodnotu indexu RCL (CI/H; délka živé koruny/celková výška) přirozené obnovy smrku ztepilého, provedené bez ohledu na jednotlivé výškové třídy, přinesly zjištění významného vlivu světelných podmínek na tento index, a to konkrétně v podobě pěti signifikantních modelů (z pěti možností), tedy jeden model pro každou ze světelných veličin, a to vždy také se signifikancí  $r_s$ . Zjištěné modely byly vždy polynomy druhého stupně, ve třech případech konvexně orientované (GFr, Op, ISF); dvakrát konkávně orientované (DSF, TSF). Všechny modely shodně vykazovaly pozvolný nárůst relativní délky koruny s nárůstem světelných podmínek.

Mapu hodnoty stupně zavětvení (RCL) přirozené obnovy smrku na největší výzkumné ploše, U Drtiče, znázorňuje obr. 41.

Tab. 12: Signifikantní modely stupně zavětvení (relativní délky koruny) přirozené obnovy smrku ztepilého při hodnocení bez rozlišení výškových tříd.

Index	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
RCL	$RCL = 0,5603 - 0,0024 * x + 0,0002 * x^2$	GFr/RCL	11,7	0,0001	0,4242
RCL	$RCL = 0,559 - 0,0023 * x + 0,0002 * x^2$	Op/RCL	12,0	0,0001	0,4301
RCL	$RCL = 0,5272 + 0,6574 * x - 0,53 * x^2$	DSF/RCL	10,6	0,0001	0,3337
RCL	$RCL = 0,5723 - 0,3511 * x + 2,2008 * x^2$	ISF/RCL (*)	14,4	0,0000	0,4395
RCL	$RCL = 0,5113 + 0,7212 * x - 0,5476 * x^2$	TSF/RCL (*)	11,7	0,0000	0,3560

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty  $p$  a  $r_s$ ; RCL – stupeň zavětvení, relativní délka koruny



Obr. 39: Vybrané signifikantní modely vlivu světla na stupeň zavětvení přirozené obnovy, hodnocené souhrnně bez rozlišení výškových tříd.



#### 4.1.3.4 RI – index hustoty přirozené obnovy

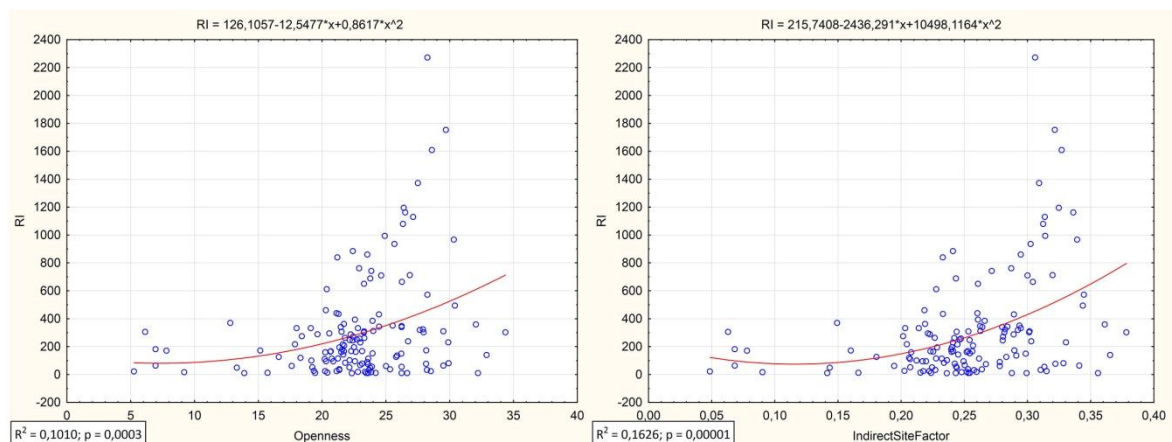
Index hustoty přirozené obnovy prokázal závislost na světelných podmínkách třemi signifikantními modely (z pěti možností), a to zároveň i se signifikancí  $r_s$ . Jako statisticky významné se ukázaly veličiny GFr, Op, ISF. Ve všech třech regresních modelech pozitivně korelovala hodnota indexu RI s nárůstem světelných podmínek. Všechny tři modely byly polynomy druhého stupně s konvexním tvarem funkce. V případě modelů pro GFr a Op byl zpočátku jejich průběh téměř konstantní (do hodnoty cca 10 % GFr, resp. Op) a poté pozvolna stoupající. V případě modelu s nezávisle proměnnou ISF hodnota RI zpočátku nepatrně klesal s nárůstem ISF a od hodnoty cca 12 % ISF model vykazoval pozvolný nárůst hodnoty RI s nárůstem ISF.

Mapu hodnoty indexu hustoty přirozené obnovy (RI) na největší výzkumné ploše, U Drtiče, znázorňuje obr. 41.

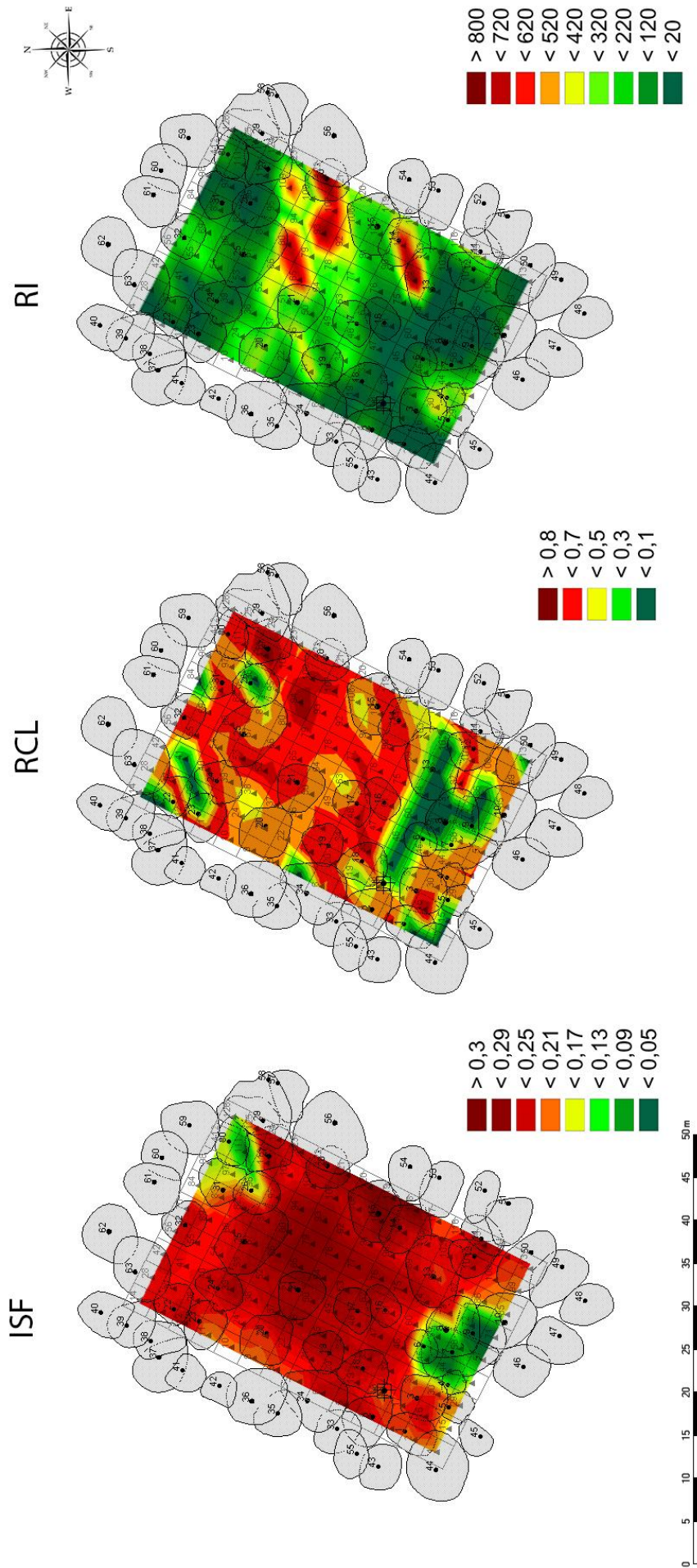
Tab. 13: Signifikantní modely indexu hustoty přirozené obnovy.

Index	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
RI	RI = 116,5526-10,4147*x+0,798*x <sup>2</sup>	GFr/RI	9,1	0,0006	0,2430
RI	RI = 126,1057-12,5477*x+0,8617*x <sup>2</sup>	Op/RI (*)	10,1	0,0003	0,2568
RI	RI = 215,7408-2436,291*x+10498,1164*x <sup>2</sup>	ISF/RI (*)	16,3	0,0000	0,3567

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a r<sub>s</sub>; RI – index hustoty přirozené obnovy



Obr. 40: Vybrané signifikantní modely vlivu světla na index hustoty přirozené obnovy.



Obr. 41: Srupeň zavětvení – relativní délka koruny (RCL) a index hustoty přirozené obnovy (RI) přirozené obnovy smrku ztepilého (bez ohledu na výškové třídy) na výzkumné ploše U Drtiče a porovnání těchto dvou indexů se světelnou mapou charakteristiky ISF.

Pozn.: Světelné mapy veličin DSF a TSF, a také Openness na výzkumné ploše U Drtiče jsou zobrazeny u map hustoty přirozené obnovy, resp. ADR a RHG.



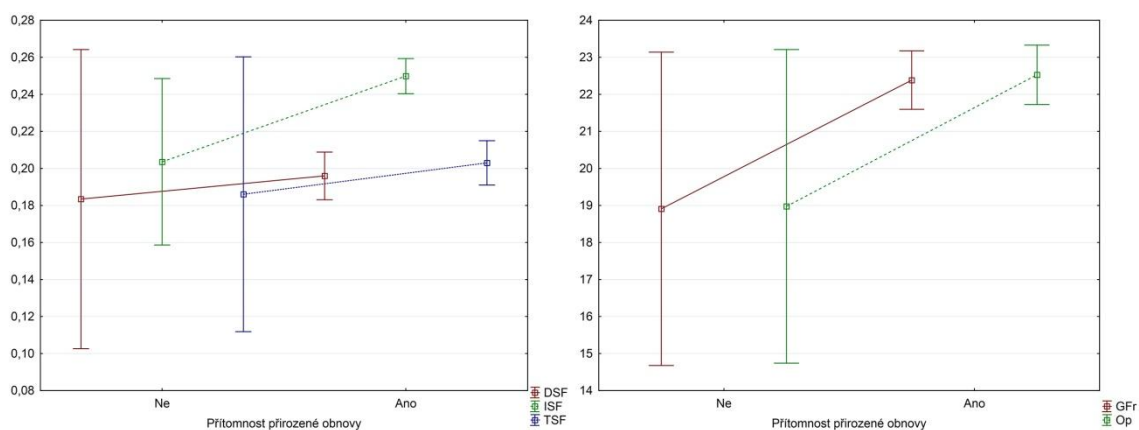
#### 4.1.3.5 Ostatní statistické analýzy

V rámci hodnocení parametrů přirozené obnovy byly provedeny další rozsáhlé statistické analýzy jedinců přirozené obnovy smrku ztepilého bez ohledu na jejich zařazení do VT. Mezi tyto analýzy patřilo hodnocení indexu RCW – stupně rozvětvení (relativní šířky koruny), H – výšky, D – tloušťky, HDR – štíhlostního kvocientu; a dále statistické analýzy vlivu světelných podmínek na absenci či výskyt přirozené obnovy. Statistické analýzy neprokázaly signifikantní vliv žádné ze zkoumaných světelných veličin na výše zmíněné indexy a parametry (RCW, H, D, HDR) přirozené obnovy bez rozlišení do VT, jak dokazuje tab. 14. Stejně tak neparametrický *Mann-Whitneyův U test*, neprokázal vliv světelných podmínek na výskyt (tj. plošky s jedním či více semenáčky) či úplnou absenci (nulový počet semenáčků) přirozené obnovy smrku. Výsledek této analýzy rozptylu (který je znázorněn na obr. 42) je však přeci jen ovlivněn celkově nízkým počtem zjištěných sub-plošek s úplnou absencí semenáčků v rámci měřených výzkumných ploch a nelze jej proto vnímat za zcela jednoznačný.

Tab. 14: Výsledky statistických analýz vybraných parametrů přirozené obnovy smrku ztepilého, provedených v souborném hodnocení bez ohledu na výškové třídy přirozené obnovy

		GFr	Op	DSF	ISF	TSF
RCW	p	0,4361	0,4225	0,4775	0,2433	0,4325
	R <sup>2</sup>	0,0083	0,0089	0,0036	0,0211	0,0044
	r <sub>s</sub>	-0,1389	-0,1441	-0,0792	-0,1814	-0,0856
H	p	0,7057	0,6303	0,4337	0,0688	0,3575
	R <sup>2</sup>	0,032	0,0312	0,0202	0,0452	0,0227
	r <sub>s</sub>	0,1086	0,1245	0,0998	0,2424	0,1124
D	p	0,8217	0,7418	0,5208	0,096	0,4399
	R <sup>2</sup>	0,0357	0,0346	0,0165	0,0405	0,0192
	r <sub>s</sub>	0,0711	0,0886	0,0847	0,2068	0,0941
HDR	p	0,5503	0,5668	0,5016	0,6639	0,4997
	R <sup>2</sup>	0,0073	0,0075	0,0057	0,0083	0,0051
	r <sub>s</sub>	0,1717	0,1619	0,0578	0,1049	0,0700

RCW – stupeň rozvětvení (relativní šířky koruny), H – výška, D – tloušťka, HDR – štíhlostní kvocient; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty



Obr. 42: Zobrazení statistických analýz přítomnosti přirozené obnovy, nebo její absence, v závislosti na hodnotách světelných veličin. Vyjádřeno pomocí aritmetického průměru a intervalů spolehlivosti (IS) na hladině významnosti 95 %.





## 5 DISKUSE – VÝZKUMNÉ TÉMA Č. I

Porozumění růstové dynamice, ale i vývoji morfologie korun v závislosti na ekologických faktorech, zvláště světlu, je důležité mimo jiné pro vytvoření spolehlivých a snadno měřitelných (a provozně zjistitelných) indikátorů vypovídajících o růstové vitalitě přirozené obnovy (GRASSI, GIANNINI 2005). Tyto poznatky jsou nezbytné pro lepší možnost zhodnocení dopadů, vlivů a účinnosti rozličných pěstebních opatření na růst a vývoj přirozené obnovy (DUCHESNEAU ET AL. 2001). Je široce prokázáno, že změny na úrovni morfologie koruny hrají významnou roli ve schopnosti druhu přizpůsobit se rozličným světelným podmínkám a morfologická plasticita koruny je zvláště významná a zřetelná v případě stínásnějících druhů (CAMHALM 1988, 1989).

### výškový růst

Výsledky této disertační práce o signifikantním vlivu porostního světla na výškový růst přirozené obnovy smrku potvrdili také CHRIMES, NILSON (2005). Tito autoři zjistili signifikantní vliv otevřenosti porostního zápoje na výškový růst u všech jimi sledovaných výškových tříd (v jejich případě 10–50 cm, 51–200 cm, 200 cm+). To zcela potvrzuje poznatky předložené disertační práce, kde byla celkem jedenácti signifikantními modely (ve VT 10–50; 51–100 a 151 cm+) prokázána skutečnost, že délka posledního přírůstu terminálního prýtu (TI) a celková výška (H), jakožto parametry charakterizující výškový růst, pozitivně korelují s nárůstem porostního světla. Stejný trend, tedy pozitivní korelace výškového přírůstu, zjistili CHRIMES A NILSON (2005) shodně u všech třech jimi šetřených VT. CHRIMES A NILSON (2005) používali pro vyjádření otevřenosti porostního zápoje výlučně charakteristiku Op a jejich výsledky o signifikantním vlivu světla na výškový růst jedinců přirozené obnovy smrku (v celé šetřené výškové škále) se tedy vztahují právě k veličině Op; v této práci se však jako přesnější světelná veličina pro modely výškového růstu (při hodnocení pracujícím s rozdělení do VT) ukázalo TSF (4 modely), ISF (3 modely), DSF (2 modely) a po jednom modelu měly shodně veličiny GFr a Op. Naopak JALOVIAR ET AL. (2013) zjistil v podsadbách buku a jedle nejtěsnější korelaci mezi růstem a ISF. CHRIMES A NILSON (2005) zároveň upozorňují, že na projevení vlivu porostního světla na výškový růst přirozené obnovy smrku je třeba určitý čas, neboť zpočátku rozdíly nemusejí být (zvláště při srovnání průměrného ročního přírůstu) vůbec prokazatelné. To také ukázala například studie NILSONA A LUNDQVISTA (2001), ve které se, 7 let od různě intenzivního obnovního rozpracování porostů (clonnými sečemi s těžbou 15, 40, resp. 70 % počáteční porostní zásoby), neprokázal signifikantní vliv výčetní kruhové základny ani aktuální porostní zásoby (nezávisle proměnných alternujících v dané studii veličinu porostní světlo) na výškový přírůst přirozené obnovy smrku. Na nutnost dostatečného času k projevu rozdílného růstu smrku při rozličném porostním světle (a tím jeho výškové diferenciaci) poukázal i LUNDQUIST A FRIDMAN (1996), stejně jako ROBAKOWSKI ET AL. (2004) u jedle.

Shodně se zjištěním této disertační práce i GREIS A KELLOMÄKI (1981) prokázali signifikantní nárůst TI přirozené obnovy smrku s nárůstem porostního světla (ISF) při vysoké korelaci ( $R^2 = 73$  %); signifikantní negativní korelaci prokázali také mezi nárůstem výčetní kruhové základny porostu (G) a TI ( $R^2 = 96$  %). Zjištění této disertační práce o popsaném růstu přirozené obnovy smrku jsou do jisté míry ve shodě i se zjištěním KUULUVAINENA A PUKKALI (1989), kteří uvádějí, že růst i vznik přirozené obnovy jehličnanů narůstá úměrně se vzdáleností k nejbližšímu stromu horní porostní etáže; předpokládáme-li, že ve smrkovém porostu klesá světelný požitek a otevřenost porostního zápoje směrem ke kmeni jedince mateřského porostu. Naopak v podmínkách výběrného lesa došli LUNDQUIST A FRIDMAN (1996) k závěru, že výčetní kruhová základna (na dané dílčí ploše), tedy alternativa k nezávisle proměnné porostní světlo, nemá





prokazatelný vliv na výškový růst smrkového náletu a nárůstu (což je v rozporu s GREISEM A KELLOMÄKIM 1981 – viz výše, i zjištěním PAGE ET AL. 2001 – viz níže). FILIPIAK ET AL. (2005) zjistil signifikantní vliv světla (PPFD) na H jedlových semenáčků (do 28 cm výšky) při vysoké korelaci ( $R^2 = 91 \%$ ), i TI ( $R^2 = 70 \%$ ), přičemž obě korelace byly kladné. ROBAKOWSKI ET AL. (2004) našel signifikantní pozitivní korelaci mezi světlem (Op) a TI jedlové podsadby ve třetím a čtvrtém roce od výsadby, a to s vysokou korelací ( $R^2 = 90$ , resp.  $95 \%$ ); v prvním a druhém roce signifikantní vliv nezaznamenal. WRIGHT ET AL. (1998) zjistil pro jedenáct druhů dřevin v různých ekologických podmínkách pozitivní korelaci světla a TI, a to s rozmezím korelací  $R^2 = 3 - 72 \%$ . GRASSI A GIANNINI (2005) prokázali pro vztah relativního výškového růstu smrku (RHG) a světla koeficient determinace  $R^2 = 42 \%$ ; v předkládané disertační práci bylo nalezeno 11 signifikantních modelů světelného požitku a výškového růstu (tj. modelů s parametrem TI nebo H jako závisle proměnnou y) s koeficientem determinace  $R^2 = 21,2 \pm 14,4 \%$  (min. 6,0; max. 48,4 %) a statistické analýzy indexu RHG přirozené obnovy smrku bez rozdělení do VT přinesly zjištění pěti signifikantních modelů (z pěti možností) a korelaci se světelnými podmínkami  $R^2 = 19,5 \pm 7,9 \%$  (min. 10,3; max. 26,2). V porovnání s tím jedle bělokorá vykazovala v uváděné studii podle GRASSIHO A GIANNINIHO (2005)  $R^2 = 55 \%$ . LIN ET AL. (2012) zjistil signifikantní negativní korelaci mezi porostní zásobou (v širokém rozsahu od 50 až do cca 400 m<sup>3</sup>/ha) mateřského porostu a výškovým přírůstem (průměrem ze dvou let) přirozené obnovy smrku ztepilého, a to jednou s korelací  $R^2 = 35 \%$  a podruhé dokonce s korelací  $R^2 = 65 \%$ . DUCHESNEAU ET AL. (2001) uvádí pro jedli balsámovou (*Abies balsamea* (L.) Mill.), tedy druh silně stín snášející, dokonce  $R^2 = 63 \%$  z vícenásobné regrese výškového růstu (také vyjádřeného indexem RHG) na světelném požitku a na faktoru celkové výšky (H), ačkoliv při další statistické analýze vlivu světla na H nenašel žádný signifikantní vliv. VENCURIK ET AL. (2015) zjistil signifikantní pozitivní korelaci mezi RHG a nárůstem difuzní (ISF) i přímé (DSF) složky záření u podsadby jedlí (15 roků po výsadbě), ačkoliv korelace nebyla příliš silná a například pro difuzní záření (ISF) představovala  $R^2 = 12 \%$ . CLAVEAU ET AL. (2002) zjistil pozitivní růstovou odezvu výškového růstu na narůstající světelný požitek u šesti severoamerických jehličnatých druhů, ačkoliv signifikantní vliv světla na celkovou výšku (H) zjistil pouze u borovice Banksovy (*Pinus banksiana* Lamb.) a jedle plstnatoplodé (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) a nikoliv například u smrku sivého. Žádný signifikantní vliv světla (DSF, ISF) na výškový přírůst náletu jedle bělokoré ve většině měření nenašla KUČEROVÁ ET AL. (2012), která tuto vazbu sledovala po dobu čtyř vegetačních období. JALOVIAK ET AL. (2013) nezjistil žádnou signifikantní korelaci mezi světlem a RHG u smrku ztepilého a jedle bělokoré. Zjistil však pozitivní korelaci mezi nárůstem světla a TI u přirozené obnovy smrku, i podsadeb jedle a buku; nárůst TI se světlem byl ve studovaném světelném gradientu (cca 5 – 30 % ISF) výrazně progresivnější u buku i jedle, než u smrku (JALOVIAK ET AL. 2013). Pozitivní korelaci výškového růstu a nárůstu světelných podmínek uvádí i LIEFFERS ET AL. (1996) u smrku sivého a WILLIAMS ET AL. (1999) pro douglasku. MESSIER ET AL. (1999)<sup>1</sup> prokázal u borovice vejmutovky (*Pinus strobus* L.) také pozitivní korelaci mezi H a nárůstem světelného požitku a prokázal  $R^2 = 29,1 \%$ , oproti zde zjištěným hodnotám  $R^2 = 20,7 \%$  a  $21,6 \%$ , tj.  $R^2 = 21,15 \pm 0,64 \%$ . MESSIER ET AL. (1999)<sup>1</sup> však nenašel u vejmutovky signifikantní vliv světla na TI, zatímco v této disertaci bylo pro smrk nalezeno celkem 9 signifikantních modelů pro TI s  $R^2 = 21,2 \pm 16,1 \%$  (min. 6,0; max. 48,4), tedy více signifikantních modelů než pro H. SZYMURA (2005) došel u jedle bělokoré také k signifikantnímu vztahu mezi světlem a TI a k podobné míře korelace ( $R^2 = 38 \%$ ). PAGE ET AL. (2001) zjistila u smrku sitky (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) signifikantní korelaci mezi výčetní kruhovou základnou mateřského porostu a výškovým růstem semenáčků. V rámci jejích hodnocení byla nejvyšší korelace zjištěna u čtyřletých semenáčků, a to konkrétně pro H ve výši  $R^2 = 25 \%$  ( $p < 0,05$ ) a pro TI ve výši  $R^2 = 30 \%$



( $p < 0,01$ ). S nárůstem kruhové základny mateřského porostu (tedy s poklesem světla) výškový růst podle zjištění PAGE ET AL. (2001) klesal, v této disertaci s poklesem světla také klesal výškový růst. CHRIMES A NILSON (2005) zjistili při vícenásobné regresi (vliv veličiny Op a celkové výšky) pro parametr TI, vysoké koeficienty determinace ve všech třech výškových třídách, a to  $R^2 = 68\%$  (ve VT 10 – 50 cm);  $R^2 = 66\%$  (ve VT 50 – 200 cm) a  $R^2 = 53\%$  (ve VT 200 cm+). Shodně i COATES A BURTON (1999) našli u pěti druhů jehličnanů (včetně jednoho druhu smrku a jednoho druhu jedle) signifikantní vliv světla na H jedinců pětileté umělé obnovy s vysokou mírou korelace ( $R^2 = 55 – 81\%$ ), i signifikantní vliv na průměrný pětiletý výškový přírůst, opět s vysokou korelací ( $R^2 = 57 – 82\%$ ). STANCIOIU A O'HARA (2006) uvádí také pozitivní korelaci výškového přírůstu smrku ztepilého (i jedle bělokoré a buku lesního) s nárůstem světla, přičemž dynamika růstu je na základě jimi zjištěných modelů taková, že do hodnoty 20 – 35 % (PACL – *percentage of above canopy light* – procento světelného záření nad porostem) světelného požitku volné plochy (tj.  $G > 35 \text{ m}^2/\text{ha}$ ) vykazuje buk a jedle vyšší výškový přírůst než smrk; v intervalu 35 – 70 % (tj.  $G = 15 – 35 \text{ m}^2/\text{ha}$ ) je růstová dynamika všech tří druhů dřevin srovnatelná; a ve světelných podmínkách nad cca 80 % ( $G < 15 \text{ m}^2/\text{ha}$ ) má smrk tendenci předrůst ostatní dva druhy. DIACI A FIRM (2011) však v úzkém rozpětí světelných podmínek (do cca 12 % ISF) nezjistili signifikantní vliv difuzního záření na výšku smrku ani jedle, avšak přírůst byl v těchto světelných podmínkách signifikantně vyšší u jedle než u smrku. CHEN ET AL. (1996) prokázal signifikantní pozitivní korelaci TI s nárůstem světla (PACL) u douglasky a borovice pokroucené s vysokou mírou korelace ( $R^2 = 54$ , resp.  $55\%$ ), přičemž oba druhy mezi sebou nevykázaly signifikantní rozdíl, ačkoliv douglaska svojí vyšší tolerancí ke stínu prokázala tím, že polovinu výškového přírůstu při plném oslunění (100 % PACL) dosahovala již při 49 %, zatímco borovice až při 60 % (PACL).

MESSIER ET AL. (1999)<sup>1</sup> pro vejmutovku, GRASSI, GIANNINI (2005) pro smrk ztepilý a jedli bělokorou a DUCHESNEAU ET AL. (2001) pro jedli balzámovou i WRIGHT ET AL. (1998) u osmi druhů dřevin shodně zjistili logaritmické modely výškového růstu (reprezentovaný parametrem H, TI nebo indexem RHG); v předložené disertaci byly všechny signifikantní modely výškového růstu polynomy druhého stupně. Uvedený rozdíl je možné přisuzovat i skutečnosti, že jmenovaní autoři prováděli šetření růstové dynamiky jimi zkoumaných dřevin ve větším rozpětí světelných podmínek, resp. do vyšších hodnot přímého oslunění (do cca 70 – 80 % světelného požitku volné plochy), zatímco tato disertační práce zohledňovala u nás běžnou pěstební praxi, tj. přirozenou obnovu smrku při světelných podmínkách do cca 40 – 45 % světelného požitku volné plochy, což je hodnota odpovídající právě širokému rozpětí od clonných sečí (v široké škále od velmi cloněných až po málo cloněné) až po kotlíky násečné formy, tedy obnovní prvky používané pro přirozenou obnovu smrkem ztepilým.

DAI (1996) zjistila signifikantní model vývoje TI (průměrného přírůstu pěti let) náletu smrku ztepilého (do 50 cm) jako polynomickou funkci druhého stupně, tedy shodně jako v této disertaci. Za světelnou veličinu však zvolila index GAPLI (vypočítán z parametrů daného bodu v rámci porostní mezery), ale prokázaná těsnost kladné korelace výškového růstu a světelných podmínek dosáhla vysoké hodnoty koeficientu determinace ( $R^2 = 83\%$ ). To zároveň potvrzuje touto disertací zjištěný vysoký vliv světla na dynamiku výškového přírůstu ve VT 10 – 50 cm, který zde byl prokázán v případě parametru TI čtyřmi signifikantními modely (z pěti možností), byť s menší korelací s  $R^2 = 15,9 \pm 6,8\%$  (min. 6,0; max. 21,7). Stejně tak STANCIOIU A O'HARA (2006) došli k polynomickému modelu výškového přírůstu na světle u jedle bělokoré (konkrávně orientovanému s vrcholem okolo 65 % světelného požitku volné plochy), avšak u smrku ztepilého došli k výsledku, že přesnějším modelem oproti polynomickému (ačkoliv na základě AIC – Akaiikova informačního kritéria jen velmi nepatrně) je Weibullův model.



Svoji schopností vykazovat nízkou intenzitu výškového růstu v nízkých světelných podmínkách smrk z převážné části naplňuje obecnou definici stínsnášejších dřevin. Ty se vyznačují vysokou růstovou odezvou na nárůst světelných podmínek při celkově nízkých úrovních světelného požitku, ale nízkým, asymptotickým nárůstem růstové dynamiky při vysokých úrovních světelného požitku, jak to popsal například WRIGHT ET AL. (1998). Smrk zde prokázal schopnost redukovat při nízkých světelných podmínkách svůj růst, jak o tom jako kritérium stínsnášenlivosti hovoří např. KOBE ET AL. (1995), KOBE, COATES (1997); WRIGHT ET AL. (1998); COLLET ET AL. (2001); FERLIN (2002); LÖF ET AL. (2007), PETRITAN ET AL. (2007, 2009); VIEILLEDET ET AL. (2010). Zároveň však AUSSENAC (2000) poukazuje na skutečnost, že většina dřevin v mladých růstových fázích (v humidních oblastech mírného pásma), s výjimkami jako jsou borovice, modřín a osika, obecně vykazuje optimální výškový růst v rozmezí relativních světelných podmínek 25 – 75 % světelné dotace volné plochy, a to v závislosti na konkrétním druhu a stanovištních (ekologických) podmínkách.

#### výškový růst vs. laterální růst

V případě zjištění této disertační práce lze, především v otázce laterálního růstu, konstatovat, že světelné podmínky nepůsobí na všechny výškové třídy přirozené obnovy shodně, ale v rámci šetřených VT se tento vliv světelných podmínek měnil, resp. se prokazoval různě významně, nebo se neprokazoval vůbec. To potvrzují i poznatky dalších autorů, např. CLAVEAU ET AL. (2002), LIEFFERS ET AL. (1996), DUCHESNEAU ET AL. (2001), či JOBIDON ET AL. (2003). Konkrétně různou těsnost korelace mezi nárůstem světla a růstovou odezvou různě velké přirozené obnovy prokázal DUCHESNEAU ET AL. (2001) u jedle balsámové; našel výrazně vyšší těsnost vztahů světla a růstu u VT 100–200 cm, než u VT 50–100 cm. Stejně tak i LIEFFERS ET AL. (1996) zjistil u smrku sivého nárůst korelace a růstové odezvy na zvyšující se světelný požitek (konkrétně v případě výškového růstu) úměrně s tím, jak vysoká přirozená obnova byla. Totéž zjistil WILLIAMS ET AL. (1999) pro douglasku a borovici pokroucenou (*Pinus contorta* Dougl. ex Loudon), a to nejen v případě vyšší dynamiky výškového růstu u vyšších jedinců, ale i v případě vyššího laterálního přírůstu nejdelší větve. CLAVEAU ET AL. (2002) našel tentýž trend u šesti severoamerických druhů jehličnanů, přičemž vliv faktoru porostní světlo na růst a vývoj přirozené obnovy s výškou přirozené obnovy a těsnost dané korelace prokázal u celé škály měřených parametrů a dopočítaných indexů, vystihujících výškový, laterální růst i morfologický vývoj. I CHMELAR (1959) konstatoval, že jedlové semenáčky 0–1; 1–4 a 4–8 let staré se výrazně odlišují svými ekologickými nároky, a že nárost má jiné nároky na světlo než mlazina. Podle WRIGHTA ET AL. (1998) však vliv faktoru porostní světlo na růstový a morfologický vývoj a těsnost uváděné korelace slábne u jedinců okolo 6 m výšky. Statistické analýzy laterálního růstu v předložené disertaci prokázaly 18 signifikantních modelů závislosti na světelných podmínkách (v rámci hodnocení pracujícím s rozdělením do VT – tj. bez započtení dalších pěti regresních modelů pro ADR). Podmínku signifikance modelu podle hodnoty  $p$  a současně signifikance Spearmanova korelačního koeficientu ( $r_s$ ) splnilo 13 z nich. Pouze v nejnižší výškové třídě (VT 10–50 cm) nebyl prokázán signifikantní vliv světla na laterální růst. Celá řada autorů, např. CARTER, SMITH (1985), CANHAM (1988), PARENT, MESSIER (1995), CLAVEAU ET AL. (2002), MESSIER ET AL. (1999)<sup>1,2</sup>, WILLIAMS ET AL. (1999), LARCHER (2003) se shoduje na tom, že morfologie koruny a letorostů má zcela zásadní vliv na efektivitu využití světelné radiace a tím také na růst a kompetiční schopnost jedinců náletu a nárostu. Zároveň mnoho studií dokazuje, že vliv světla na morfologii koruny, letorostů a jehlic (či listů) se mezi jednotlivými druhy dřevin liší, a to tak, že stínsnášejší dřeviny vykazují velikou schopnost morfologických změn v průběhu světelného gradientu v porovnání s druhy světломilnými nebo stín hůře snášejšími (např. CANHAM 1988; CHEN ET AL. 1996; MESSIER ET AL.



1999<sup>2</sup>; MESSIER, NIKINMAA 2000; CLAVEAU ET AL. 2002). Podle OLIVERA A LARSONA (1990), KOHYAMY (1980); PARENTA A MESSIERA (1995), CHENA ET AL. (1996), GRASSIHO A GIANNINIHO (2005), i dalších, dochází u stínásnejících jehličnanů k tomu, že morfologie koruny se různí od konického tvaru utvářeného za plného oslunění, až po vrcholově zploštělý tvar (též nazývaný jako deštníkovitý, nebo deskovitý), utvářený při vysoké úrovni zastínění v porostní podúrovni z důvodu redukce výškového růstu vzhledem k růstu laterálnímu a souběžnému zkracování délky živé koruny odumíráním větví nejnižších přeslenů. Tato morfologická změna je vyvolána změnami na dvou úrovních – (i) redukcí apikálního růstu a (ii) redukcí délky živé koruny v důsledku odumírání spodních přeslenů (O'CONNELL, KELTY 1994). Dále bývá zřejmý nárůst korunové projekce, což jedincům umožňuje zlepšení příjmu světla a tím maximalizaci zisku uhlíku v podmínkách zástínu (GIVINISH 1988; LARSON 1991; KLINKA ET AL. 1992; OLIVER LARSON 1996). Při zlepšení světelných podmínek se zvyšuje délka živé koruny společně s výškovým přírůstem a světlo se stává přístupné i pro nižší přesleny, výsledkem je vývoj konického tvaru koruny (KATO, YAMAMOTO 2002). Morfologická odezva koruny je adaptací směřující k eliminaci samo-stínění v rámci konkrétní koruny (KOHYAMA 1987, 1991; O'CONNELL, KELTY 1994). Schopnost jedince přežít v limitních podmínkách a mechanismy alokace fotosyntézy do různých částí a úrovní stromu se napříč škálou dřevinných druhů liší (BEAUDET, MESSIER 1998); tyto rozdíly vedou k odlišné alokaci přírůstu (řízené schopností druhu zefektivnit fotosyntézu v podmínkách limitovaných světlem) způsobující poté rozdíly ve stromové architektuře, která tak následně v daných podmínkách poskytuje kompetiční výhody konkrétnímu druhu (BAUDET, MESSIER 1998; MESSIER ET AL. 1999<sup>2</sup>; WILLIAMS ET AL. 1999; MESSIER, NIKINMAA 2000; STANCIOIU, O'HARA 2006).

U VT 10–50 cm byl zjištěn nárůst TI s nárůstem světla, ale nebyl zjištěn žádný vliv světelné intenzity na laterální růst. Jedinci této výškové třídy tak investují do co nejintenzivnějšího výškového přírůstu (tj. usilují o zvýhodnění oproti ostatním jedincům, neboli o dosažení co nejvýhodnější výškové – sociální pozice jako výhodnější pozice ke zvládnutí intraspecifické i možné interspecifické kompetice). Jedinci VT 51–100 cm a VT 151 cm+ pokračují v signifikantní kladné korelaci mezi nárůstem světelných podmínek a intenzitou výškového růstu (TI, H). Zároveň se u VT 51–100 cm, VT 101–150 cm a VT 151 cm+ signifikantně projevuje negativní korelace mezi laterálním růstem (BI, Š1, Š2, SR, KP) a nárůstem světelných podmínek, ačkoliv u VT 151 cm+ není žádný z přímo měřených parametrů (BI, Š1, Š2) signifikantní. S nárůstem porostního světla tedy narůstá výškový přírůst jedinců, zatímco s nárůstem světla klesá laterální růst jedinců. Tito jedinci tedy investují při nárůstu světelných podmínek co nejvíce energie do výškového přírůstu, redukují v takových podmínkách svůj boční přírůst a růst orientují na dosažení co nejvyššího vertikálního (sociálního) postavení v rámci ostatních jedinců. Naopak při poklesu světla reagují iniciací bočního růstu pro lepší možnosti asimilace v podmínkách nízkého světelného požitku a zlepšení možností zachytit co nejvíce nedostatečného světelného záření, to vše je doprovázené redukcí výškového růstu. Morfologie korun (a jehlic) má totiž zásadní vliv na využití světla a tím potažmo na růst a konkurenční schopnosti jedince přirozené obnovy (LARSON 1991; SMITH ET AL. 1997; WILLIAMS ET AL. 1999; MESSIER, NIKINMAA 2000). Výše popsané potvrzuje konstatování TAKAHASHI (1996), že na úrovni celého jedince se odrážejí rozdílné strategie různých druhů, spočívající v alternativní volbě zda investovat hodně energie do výškového růstu pro budoucí profit (plynoucí z dosažení vyšší výšky), nebo více investovat do přežití při zachování stávající výšky jedince.

Otázka méně prokazatelného vlivu světelných podmínek na laterální růst jedinců VT 151 cm+ (žádný z přímo měřených parametrů BI, Š1, Š2 nebyl signifikantní) je ve výsledkové části komentována dvěma potenciálními hypotézami, a to, že jedinci této VT investují do bočního růstu v relativně konstantní míře, pravděpodobně buď v souvislosti s již poměrně zaplněného



korunového prostoru a menší možností dalšího bočního růstu (do okamžiku výchovného zásahu), nebo že je absence výkyvů v laterálním růstu (u VT 151 cm+) při různých úrovních světelných podmínek způsobena konstantním laterálním růstem ve všech světelných úrovních kvůli již relativně vysokým nárokům na asimilaci s ohledem na celkově vyšší biomasu těchto jedinců. Výše popsané potvrzuje CLAVEAU ET AL. (2002) a WRIGHT ET AL. (1998), kteří uvádějí předpoklad, že jehličnany investují zpočátku mnoho energie do vytvoření určitého potřebného množství objemu koruny, který jim následně umožní maximalizaci jejich růstové dynamiky (popř. alespoň růstového potenciálu) a toto „optimum“ korunového objemu může být podle zjištění CLAVEAU ET AL. (2002) a WRIGHT ET AL. (1998) dosahováno v případě jehličnatých druhů okolo celkové výšky 5 – 6 m. Právě tato skutečnost by mohla souviset se zjištěním této disertace, že jedinci smrku VT 151 cm+ (tj. reálně ve výškovém rozmezí 151 cm až 431 cm) oproti nižším VT vykazali významně nižší závislost laterálního růstu na světelných podmínkách. To potvrzuje zjištění SZYMURY (2005) z analýzy hlavních komponent (PCA), že ADR i tvárnost koruny (obojí proměnné laterálního růstu) jsou více ovlivněny celkovou výškou jedinců (tj. výškovou třídou), než například stupeň zavětvení (tedy proměnná délky živé koruny). Předpoklad více konstantního laterálního růstu u vyšších jedinců napříč gradientem světelných podmínek potvrzují např. KOHYAMA (1980), CANHAM (1988) či TAKAHASHI (1996), kteří uvádějí, že u stínšnějších druhů nedochází k poklesu dlouhivého růstu větví v takové míře, jako se tak děje v případě schopnosti suprese výškového růstu při nízkých světelných podmínkách. To zcela potvrzují poznatky GREISE A KELLOMÄKIHO (1981) o tom, že smrk ztepilý v zástinu redukuje výškový růst kmene více, než dlouhivý laterální růst, což při silném zástinu vede k tvorbě deskovité koruny. Poměr vyšší intenzity laterálního růstu větví oproti výškovému přírůstu terminálu se obrací při slabém zástinu či v podmínkách plného oslunění, což následně vede (v delším časovém horizontu) k tvorbě kónického tvaru koruny. Za hranici, pod kterou smrk ztepilý vytváří deštníkovitý (deskovitý) tvar koruny, považují GREISE A KELLOMÄKIHO (1981) 30 % světelného záření volné plochy. Této morfologické adaptace však nejsou schopny dřeviny středně-stín snášenlivé, jak uvádí na příkladu borovice vejmutovky např. O'CONNELL, KELTY (1994) či MESSIER ET AL. (1999)<sup>1</sup>.

Výše popsané projevy smrk v této disertaci prokázal jak zjištěným laterálním růstem, tak i vývojem délky živé koruny (parametr CI a stupeň zavětvení, tvárnosti koruny a košatosti), což byly morfologické veličiny velmi silně korelující se světlem (celkem 50 signifikantními modely z 80 možných; při vyloučení VT 101–150 cm ovlivněné menším počtem hodnot, dokonce 46 z 60 potenciálně možných) a pěti signifikantními modely (z pěti možností) při hodnocení RCL (relativní délka koruny, resp. stupeň zavětvení) u přirozené obnovy bez rozlišení do VT. Celá řada autorů (např. KOHYAMA 1980; GREIS, KELLOMÄKI 1981; TUCKER ET AL. 1987; DAVIS 1990) právě schopnost tvorby deštníkovité koruny prokázala u jedle a smrku, a to v podmínkách, kdy jedinci rostou pod uzavřeným porostním zápojem. Mnoho autorů (např. PARENT, MESSIER 1995; ROBAKOWSKI ET AL. 2004; SZYMURA 2005) proto považuje za nejvýznamnější a lehké zjištěné morfologické ukazatele o světelných podmínkách ADR a RCL. Přitom právě oba tyto indexy se v této disertaci prokázaly pěti signifikantními modely z pěti potenciálních možností (při souborném hodnocení bez ohledu na VT). Podle SZYMURY (2005) je RCL, na základě výsledků z analýzy hlavních komponent (PCA), nejméně ovlivněn dimenzí (výškovou třídou) přirozené obnovy a je tak velmi dobrým indikátorem růstového potenciálu přirozené obnovy. Právě délka živé koruny (CI) spolu se stupněm zavětvení (SZ, resp. RCL) a tvárností koruny (TK) zaznamenaly u všech prokázaných signifikantních modelů pokles hodnoty s poklesem světelného požitku, naopak stupeň košatosti (SK; vypovídající při nárůstu své hodnoty o nárůstu šířky koruny a poklesu délky živé koruny) zaznamenával pokles hodnoty s nárůstem porostního světla. Také GRASSI A GIANNINI (2005) popisují tvorbu hluboké





konické koruny při vysokých úrovních světelné radiace a naopak deštníkovitý tvar koruny při nízkých úrovních porostního světla jak u smrku ztepilého, tak u jedle bělokoré. Tito autoři dokonce zjistili totožnou schopnost smrku a jedle v otázce změn morfologie apikální části koruny (tj. změny na úrovni výškového i laterálního růstu), délky živé koruny, morfologie větví i jehlic napříč širokým světelným gradientem a konstatovali, že případné rozdíly mezi oběma druhy mohou být pouze na úrovni fyziologie asimilačních pletiv (zcela potvrzené zjištěními GRASSI, BAGNARESSI, 2001, a to i například v otázce  $J_{max}$  – maximální rychlost transportu elektronů pro regeneraci RuBP; či potvrzené ROBAKOWSKIM ET AL., 2004) a případně i v otázkách alokace asimilačních pletiv, nikoliv však na morfologické úrovni. Navzdory obdobným změnám na úrovni morfologických adaptací jehlic smrku a jedle (což okazují i poznatky STENBERG ET AL. 1999; ROBAKOWSKI ET AL. 2004) však může významné hledisko představovat také životnost jehlic – například NIINEMETS (1997)<sup>1</sup> prokázal signifikantní ( $p < 0,01$ ) vliv světla na maximální délku života jehlic u smrku, a to negativní korelaci při  $R^2 = 35\%$ ; s přibývajícím světelným požitkem se tak zkracuje maximální životnost jehlic. Také poznatky FERLINA (2002) vypovídají obdobné schopnosti redukce růstu v zástinu při porovnání smrku a jedle, a také o podobné časové délce takového růstového potlačení v porostní podúrovni pralesů i reakci na následné uvolnění u obou těchto druhů dřevin. I O'CONNELL A KELTY (1994) hovoří o víceméně shodné schopnosti růstových a morfologických změn v důsledku zástinu u rodů *Abies* spp. a *Picea* spp.; tuto širokou růstovou a morfologickou plasticitu jako vlastnost stínšnášejících druhů objevili u obou rodů ve shodné nebo obdobné míře například CLAVEAU ET AL. (2002) či TAKAHASHI (1996). Také AUSSENAC (2000) potvrdil velmi obdobný výškový a tloušťkový růst smrku ztepilého ve stejných světelných podmínkách porostní podúrovně, jako u jedle bělokoré a kavkazské (*Abies normanniana* (Steven) Spach) oproti odlišné růstové dynamice douglasky. Avšak další studie se přeci jen obecně shodují na vyšší morfologické predispozici jedle bělokoré oproti smrku ztepilému k růstu v zástinu (např. SPATHELF 2003; GRASSI ET AL. 2004; HUNZIKER, BRANG 2005; STANCIOIU, O'HARA 2006; VIEILENDET ET AL. 2010; JALOVIAK ET AL. 2013), případně obecně o této predispozici u rodu jedle (*Abies* spp.) oproti rodu smrk (*Picea* spp.), jak uvádí celá řada autorů (např. KUBOTA ET AL. 1994; COATES, BURTON 1999; MESSIER ET AL. 1999<sup>2</sup>; KOBE, COATES 1997; COATES 2000, 2002).

V předložené disertační práci byl prokázán signifikantní vliv světelných podmínek na laterální růst 18 signifikantními modely ( $p < 0,05$ ), při souběžném požadavku i na signifikanci Spearmanova korelačního koeficientu ( $r_s$ ), 13 modely (obojí v rámci statistických analýz pracujících s rozdělením jedinců do VT). Koeficient determinace modelů laterálního růstu a světelných podmínek byl tedy  $R^2 = 34,0 \pm 21,8\%$  (min. 8,7; max. 71,2) pro 18 zjištěných modelů, resp.  $24,1 \pm 16,5\%$  (min. 8,7; max. 55,6) pro 13 modelů. Nejčastěji se projevil stupeň rozvětvení (průměrná šířka koruny/H), a to osmi modely při  $R^2 = 40 \pm 18,4\%$  (min. 18,1; max. 71,2), resp. sedmi signifikantními modely (při signifikanci  $r_s$ ) s korelací  $R^2 = 35,5 \pm 14,5\%$  (min. 18,1; max. 55,6); což se v obou případech prakticky shoduje s výsledkem GRASSIHO A GIANNINIHO (2005), kteří u smrku ztepilého zjistili pro jejich index ADR koeficient determinace  $R^2 = 42\%$  (u jedle bělokoré  $R^2 = 55\%$ ). I v této disertaci bylo navíc zjištěno dalších pět signifikantních modelů (z pěti možností) mezi světelnými podmínkami a ADR (jedinců bez ohledu na VT), ale zjištěná korelace nebyla tak vysoká jako u GRASSIHO A GIANNINIHO (2005) a činila  $R^2 = 18,1 \pm 9\%$  (min. 7,6; max. 25,0). ADR je však indexem výškového růstu/laterálnímu růstu, na rozdíl od stupně rozvětvení (tj. laterální růst/výškový růst), a proto ADR pozitivně koreloval s nárůstem světla (jak v této disertační práci, tak u GRASSIHO A GIANNINIHO, 2005, a dalších níže uvedených autorů). Na rozdíl od toho modely této disertační práce pro stupeň rozvětvení vykazovaly vždy s nárůstem světla pokles. Také SZYMURA (2005) prokázal signifikantní vliv světla na hodnotu ADR u jedle bělokoré při



korelaci  $R^2 = 32\%$ . GREIS A KELLOMÄKI (1981) u smrku ztepilého také zjistili signifikantní pozitivní korelaci mezi světlem (ISF) a indexem ADR ( $R^2 = 69\%$ ). GRASSI ET AL. (2004) uvádí, že nejvhodnější podmínky pro růst jedle a smrku zaznamenali v podmínkách vysoké heterogenity porostního zápoje, způsobující heterogenitu světelných podmínek, ve kterých pak ADR pozitivně korelovalo s nárůstem světelných podmínek (u smrku  $R^2 = 65\%$ ; u jedle  $R^2 = 51\%$ ) při statistické významnosti tohoto vztahu. Naopak VENCURIK ET AL. (2015) u patnáctileté jedlové podsadby nezjistil signifikantní vliv světla na index ADR. PAGE ET AL. (2001) u smrku sitky prokázala signifikantní ( $p < 0,01$ ) vliv výčetní kruhové základny obnovovaného porostu na ADR, a to při  $R^2 = 15\%$ . CHEN ET AL. (1996) zjistil u douglasky signifikantní negativní korelaci mezi světlem (PACL) a dvěma indexy porovnávajícími laterální růst vůči výškovému růstu (analogie k indexu stupeň rozvětvení v této disertační práci); shodně se zjištěními této disertace zjistil i u douglasky pokles hodnot obou indexů s nárůstem světla (při korelacích  $R^2 = 8$ , resp.  $17\%$ ), zatímco u borovice pokroucené jeden z uvedených indexů neprokázal statisticky významný vztah ke světlu a v druhém případě projevil pozitivní korelaci se světlem ( $R^2 = 9\%$ ). JALOVIAR ET AL. (2013) uvádí, že při stejně nízké hodnotě ADR, vypovídající o deštníkovitém tvaru koruny, vykazovala jedle vyšší relativní výškový přírůst (RHG), než smrk (jedinci jedle byli z podsadby, u smrku šlo o jedince přirozené obnovy). Zároveň JALOVIAR ET AL. (2013) neprokázal signifikantní vliv světla na hodnotu ADR u smrku, avšak tento signifikantní, kladně korelující, vliv prokázal u jedle. Totéž u jedlové podsadby prokázal ROBAKOWSKI ET AL. (2004), který zjistil signifikantní pozitivní korelaci ADR s nárůstem světla (Op) ve třetím a čtvrtém roce od výsadby ( $R^2 = 87$ , resp.  $92\%$ ), ve druhém roce po výsadbě tuto signifikantní závislost ještě nenašel. WILLIAMS ET AL. (1999) našel signifikantní vliv světla na BI u douglasky i u borovice pokroucené. O'CONNELL A KELTY (1994) prokázali signifikantní negativní korelaci mezi nárůstem světla a indexem BI/TL (inverzní k ADR) u vejmutovky. Zároveň našli stejné změny parametru CI, TK a SZ se změnami porostního světla jako v této disertaci v případě smrku. Sami autoři však podotkli, že změny u vejmutovky nejsou tak výrazné jako u jedle a smrku a nevedou u ní k tvorbě deštníkovitých korun, charakteristických pro jedli a smrk (O'CONNELL, KELTY 1994).

#### délka živé koruny

Jak uvádí TAKAHASHI (1996), výsledná architektura stromové formy je podmíněna především růstem každé z dimenzí růstu stromu. Růstová plasticita v rámci každé z jednotlivých dimenzí růstu navyšuje celkovou architektonickou variabilitu konkrétního druhu (TAKAHASHI 1996). Dřeviny s rozdílnou schopností snášet stín se vyznačují různým stupněm morfologické a fyziologické plasticity při změně růstových podmínek (GIVNISH 1988) a zvláště odezva v podobě změn morfologie koruny a růstu v závislosti na stínasneslivosti daného druhu či jeho světlomilnosti je popsána celou řadou autorů (např. GREIS, KELLOMÄKI 1981; KOHYAMA 1987; CANHAM 1988; GIVNISH 1988; O'CONNEL, KELTY 1994; CARTER, KLINKA 1992; KUBOTA ET AL. 1994; PARENT, MESSIER 1995; CHEN ET AL. 1996; DAI 1996; TAKAHASHI 1996; WRIGHT ET AL. 1998; COATES, BURTON 1999; WILLIAMS ET AL. 1999; MESSIER ET AL. 1999<sup>1,2</sup>; MESSIER, NIKINMAA 2000; DUCHESNEAU 2001; CLAVEAU ET AL. 2002; GRASSI ET AL. 2004; GRASSI, GIANNINI 2005; SZYMURA 2005; STANCIOIU, O'HARA 2006; DOBROWOLSKA 2008; VIEILENDET ET AL. 2010 atd.). Společným zjištěním uvedených studií je skutečnost, že stínasneslivější druhy vykazují vyšší schopnost větších změn morfologie koruny napříč gradientem světla, než druhy ke stínu intolerantní. Výsledky této disertační práce jednoznačně ukazují, že smrk se kromě výše popsané plasticity výškového a laterálního růstu v závislosti na světelných podmínkách vyznačuje vysokou schopností morfologické plasticity koruny v závislosti na změnách její živé délky. Tuto schopnost smrk prokázal jednak samotným parametrem CI, jehož koeficient determinace ovlivnění světlem napříč všemi šetřenými VT byl  $R^2 = 13,5 \pm 10,9\%$  (min. 3,8; max. 30,3), avšak při



vylovení nejníší VT (10–50 cm), kde vykázval nejníší hodnoty determinace, byl  $19,0 \pm 10,3 \%$  (min. 7,2; max. 30,3). Dále ji významně prokázval 16 signifikantními modely pro tvárnost koruny (TK; délka koruny/šířka koruny) při  $R^2 = 28,3 \pm 20,5 \%$ , resp. 15 (při souběžné signifikanci  $r_s$ ) a  $R^2 = 26,1 \pm 19,2 \%$  (obojí min. 6,6; max. 67,7), tedy indexem integrujícím v sobě laterální růst i délku živé koruny a poukazuje tak významně na morfologickou plasticitu koruny. Smrk tedy ve výsledcích této disertace projevil schopnost významné morfologické plasticity oproti vejmutovce (středně-stínsnášející druh), neboť MESSIER ET AL. (1999)<sup>1</sup> neprokával u vejmutovky žádný signifikantní vliv světla na TK tvárnosti koruny, což zcela potvrzuje poznatky O'CONNELLA, KELTYHO (1994). Navíc v případě této disertace se zjevně projevil vývoj tohoto indexu s nárůstem celkové výšky přirozené obnovy, neboť ve VT 10–50 cm byla prokázána korelace s  $R^2 = 11,8 \pm 4,4 \%$  (min. 6,6; max. 15,6), ve VT 51–100 cm korelace  $R^2 = 20,9 \pm 10,4 \%$  (min. 10,4; max. 37,3) a u jedinců vyšších než metr (tj. VT 101 – 150 a VT 151 cm+ souborně, neboť pro VT 101 – 150 byl pouze jediný model)  $R^2 = 48,2 \pm 18,4 \%$  (min. 31,1; max. 67,7). WILLIAMS ET AL. (1999) také prokával signifikantní vliv světla na parametr CI u douglasky, i u borovice pokroucené. Pozitivně korelující trend vývoje TK se shoduje se zjištěním CLAVEAU ET AL. (2002), který prokával signifikantní vliv světla na tento index u hybridu smrku sivého a také jedle plstnatoplodé, ačkoliv tento vztah se signifikantně neprokával u dalších čtyř druhů (včetně jednoho dalšího druhu rodu *Picea*, i *Abies* spp.). U zmíněných dvou signifikantních případů vykazovaly trendy vývoje shodně pozitivní korelaci s nárůstem světelných podmínek, tak jak to bylo zjištěno u všech signifikantních modelů TK u smrku ztepilého v této disertační práci. Významným ukazatelem, vypovídajícím velmi mnoho o délce živé koruny, je index stupeň zavětvení (SZ), resp. relativní délka koruny (RCL) – tj. délka živé koruny/výška H. Zároveň je to index, kterým se ve studiích orientovaných na morfologii dřevin věnuje celá řada autorů (např. O'CONNELL, KELTY 1994; TAKAHASHI 1996; MESSIER ET AL. 1999<sup>1</sup>; DUCHESNEAU ET AL. 2001; CLAVEAU ET AL. 2002; SPATHELF 2003; GRASSI, GIANNINI 2005; SZYMURA 2005; JALOVÍAR ET AL. 2013; VENCURIK ET AL. 2015). V předložené disertaci bylo zjištěno 10 signifikantních modelů (v rámci analýz pracujících s rozdělením jedinců do VT) vlivu porostního světla na vývoj SZ, přičemž celková korelace mezi světelnými podmínkami a hodnotou SZ byla  $R^2 = 9,9 \pm 4,6 \%$  (min. 5,1; max. 19,3). Stejně jako v případě předchozího TK, i v případě SZ lze sledovat pozvolna narůstající korelaci napříč jednotlivými VT, kdy u VT 10–50 cm bylo zjištěno  $R^2 = 6,8 \pm 1,4 \%$  (min. 5,1; max. 7,9), u VT 51–100 cm  $R^2 = 9,9 \pm 1,5 \%$  (min. 8,4; max. 11,3) a u nejvyšší VT 151 cm+ činila korelace  $R^2 = 18,0 \pm 1,9 \%$  (min. 16,6; max. 19,3). Navíc byl SZ, resp. RCL hodnocen i při statistických analýzách, které hodnotili jedince přirozené obnovy smrku bez ohledu na VT, a zde bylo prokázano dalších pět signifikantních modelů (z pěti možností) mezi RCL a světelnými podmínkami s korelací  $R^2 = 12,1 \pm 1,4 \%$  (min. 10,6; max. 14,4). Vysokou míru korelace mezi RCL a světelnými podmínkami zjistil u jedle balzámové DUCHESNEAU ET AL. (2001), a to  $R^2 = 57,5 \%$  při logaritmického modelu, prokazujícího, stejně jako v případě všech signifikantních modelů SZ, resp. RCL v této disertaci, kladnou korelaci s nárůstem porostního světla. Poznatky DUCHESNEAU ET AL. (2001) potvrdil v případě jedle balzámové i CLAVEAU ET AL. (2002), který u této dřeviny také zjistil signifikantní vliv světla na RCL, naopak u zbylých pěti druhů dřevin se ukázal jako statisticky nevýznamný (včetně dvou druhů rodu *Picea* spp. a jedno dalšího druhu rodu *Abies* spp.). CLAVEAU ET AL. (2002) k tomu však ještě uvádí, že pod hodnotami porostního světla méně než 10 % světla volné plochy vykazovaly oba druhy rodu *Picea* spp. a jedle balzámová vyšší hodnotu stupně zavětvení, než zbývající druhy studie (dva druhy rodu *Pinus* spp. a jedle plstnatoplodá). Žádný signifikantní vliv světla na RCL nenašel u borovice vejmutovky O'CONNELL, KELTY (1994), ani MESSIER ET AL. (1999)<sup>1</sup>. To opět poukazuje na skutečnost, že středně-stínsnášející dřeviny této morfologické adaptace nejsou schopny.



GRASSI A GIANNINI (2005) prokázali velmi vysoký vliv porostního světla na RCL smrku ztepilého a jedle bělokoré (a to dokonce v obou případech na hladině významnosti  $p < 0,001$ ). V případě smrku autoři zjistili těsnost korelace ve výši  $R^2 = 38 \%$  (u jedle 46 %), což je více oproti zjištěním této disertace. Příčinou by například mohla být jiná výšková četnost jedinců v citované studii, neboť jak je výše uvedeno, těsnost korelace mezi porostním světlem a hodnotou RCL se v rámci jednotlivých VT přirozené obnovy mění. VENCURIK ET AL. (2015) signifikantní vliv světla na RCL patnáctileté podsadby jedlí nenašel. Velmi významně se také projevil stupeň košatosti (SK; šířka/délka koruny – parametr Cl je tedy ve jmenovateli), a to 16 signifikantními modely (13 signifikantními při  $r_s$ ). Stejně jako u dvou předešlých (SZ a TK) i zde docházelo k nárůstu korelace s nárůstem výšky přirozené obnovy, kdy u VT 10–50 cm byla determinace  $R^2 = 6,3 \pm 0,23 \%$  (min. 6,2; max. 6,6); u VT 51–100 cm bylo  $R^2 = 14,9 \pm 7,2 \%$  (min. 7,9; max. 26,3) a u jedinců nad 100 cm (VT 101–150 a VT 151 cm+) bylo  $R^2 = 50,2 \pm 15,0 \%$  (min. 30,0; max. 63,0). Celkově tedy stupeň košatosti vykazoval těsnost korelace  $R^2 = 31,0 \pm 22,9 \%$  pro 16 signifikantních modelů, resp.  $24,3 \pm 19,9 \%$  (obojí min. 6,2; max. 63,0) pro 13 signifikantních modelů. Redukce délky živé koruny se snižujícím se světelným požitkem je nutné uvažovat nejen v souvislosti se světlem samotným, ale také v souvislosti s celkovou asimilací jedince (která je od světla odvislá). V podmínkách silného zástínu je celková asimilace (tím uhlíková bilance jedince) nižší; jedinec musí méně získaných asimilátů (energie) využít efektivnějším způsobem (tj. investicí do nejvíce osvětlených částí koruny). Naopak pokud je jedinec ve výhodnějším světelném prostředí, může investovat energii (díky celkovému dostatku asimilátů, resp. vysoké uhlíkové bilanci) i do spodních, stíněných větví, a to i do takových větví, které samy o sobě nevykazují kladnou uhlíkovou bilanci. Jak totiž u smrku prokázal REITER ET AL. (2005), neexistuje spojitost mezi uhlíkovou bilancí větve a jejím zasycháním (uhlíková bilance větví smrku tedy není autonomní). Smrk tedy, pokud může, živiny investuje i do silně stíněných větví, jejichž uhlíková bilance je negativní, ztrátová.

Při sjednocení parametru Cl a všech indexů, do kterého tento parametr vstupuje (tj. TK, SZ, SK) je výsledná korelace (z analýz rozdělujících jedince do VT) všech regresních modelů  $23,1 \pm 19,7 \%$  (min. 3,8; max. 67,7); při vyloučení modelů VT 10–50 cm, kde modely vykazují nejnižší těsnost korelace, byla celková míra korelace  $R^2 = 30,3 \pm 20,1 \%$  (min. 7,2; max. 67,7). To je zároveň hodnota přibližující se výsledku korelace mezi porostním světlem a stupněm zavětvení  $R^2 = 38 \%$ , jak to u smrku zjistili GRASSI A GIANNINI (2005). SZYMURA (2005) přitom zjistil, že tvárnost koruny (reprezentující laterální růst i délku živé koruny) má na grafu analýzy hlavních komponent (PCA) velmi blízko k parametru Tl (reprezentující výškový růst) a blízko i ke stupni zavětvení (reprezentující délku živé koruny), což zcela potvrzuje závěry této disertační práce, že se zvyšujícím se světelným požitkem se zvyšuje výškový přírůst i délka živé koruny a klesá šířka koruny. Tento výsledek, stejně jako celá řada dalších výše diskutovaných morfologických ukazatelů, dokazuje vysokou schopnost smrku k růstové a morfologické plasticitě v rámci širokého gradientu světelných podmínek.

#### tloušťkový růst

Růstová i morfologická odezva na světelné podmínky a jejich gradient mohou být v rámci daného druhu modifikovány klimatickými podmínkami (WRIGHT ET AL. 1998) a dále mohou být ovlivněny dalšími faktory jako je dostupnost živin, kompetiční vztahy a v této disertaci opakovaně prokázaným vlivem velikosti přirozené obnovy (TAKAHASHI 1996; STENBERG ET AL. 1999; DUCHESNEAU ET AL. 2001; CLAVEAU ET AL. 2002; JOBIDON ET AL. 2003; NIINEMETS, LUKJANOVA 2003; KLOPCIC, BONCINA 2011). Zatímco klimatické i další ekologické faktory ovlivňují u stíněnějších druhů jejich proměnlivost v růstu za nízkých světelných podmínek, u světlomilných tyto faktory ovlivňují proměnlivost růstu při vysokých úrovních světelného požitku (WRIGHT ET AL. 1998). V rámci šetření



této disertační práce se nepodařilo prokázat vliv světla na tloušťku přirozené obnovy smrku, a to nejen při analýzách pracujících s rozdělením jedinců do VT, tak ani při souhrnném testování všech jedinců bez rozlišení do VT. K obdobnému zjištění dospěla KUČEROVÁ ET AL. (2012) u jedle bělokore (konkrétně ve vazbě na DSF a ISF). Obdobně ani CLEVEAU ET AL. (2002) nezjistil vliv světla na tloušťku přirozené obnovy pěti jehličnatých dřevin (po dvou družích rodů *Abies*, *Pinus* spp. a jednom druhu rodu *Picea* spp.), avšak u jednoho druhu smrku tuto závislost objevil. MESSIER ET AL. (1999)<sup>1</sup> zjistil u borovice vejmutovky signifikantní vliv světla na tloušťku při prokázání logaritmického modelu a hodnoty tloušťky pozitivně korelující s nárůstem světla při relativně vysoké míře korelace  $R^2 = 29$  %. DUCHESNEAU ET AL. (2001) zjistil signifikantní vliv a silnou korelaci ( $R^2 = 58$  %) mezi tloušťkovým přírůstem (vyjádřený indexem RRG, tj. poměrem tloušťkového přírůstu k celkové tloušťce) a světelnými podmínkami u jedle balzámové. Podobně také COATES A BURTON (1999) zjistili pro pět druhů jehličnanů (včetně jednoho druhu smrku a jednoho druhu jedle) signifikantní vliv světla na tloušťku jedinců pětileté umělé obnovy s vysokou mírou korelace ( $R^2 = 64 - 89$  %), i signifikantní vliv na průměrný pětiletý tloušťkový přírůst, také s vysokou korelací ( $R^2 = 53 - 87$  %). Také WRIGHT ET AL. (1998) zjistil korelaci průměrného tloušťkového přírůstu pěti let při šetření jedenácti druhů dřevin v různých ekologických podmínkách, a to s rozpětím korelací  $R^2 = 29 - 86$  %. Velmi silnou pozitivní korelaci ( $R^2 = 81$  %) mezi tloušťkovým přírůstem a difuzní složkou záření (ISF) našli u smrku ztepilého GREIS, KELLOMÄKI (1981). Jak dokázaly poznatky PETRITAN ET AL. (2012) u douglasky a buku a COLLTE A CHENOST (2006) u buku, inter- a intra- specifická kompetice silně ovlivňuje tloušťkový růst, a to hlavně u douglasky. Proto ovlivňuje-li tloušťku kompetice jedinců o prostor – tedy typicky intraspecifická kompetice mezi jedinci navzájem, a přitom samotná hustota jedinců je na světle závislá jen velmi slabě, nebo vůbec ne (viz níže), je zřejmé, že ovlivnění tloušťky přirozené obnovy bude světlem ovlivněno jen velmi slabě, nebo vůbec ne, protože významně působí vliv hustoty přirozené obnovy. Ovlivnění tloušťky hustotou (kompeticí) u jehličnanů obecně uvádí také CHRIMES A NILSON (2005). Hlavní vliv tak v otázce tloušťkového růstu nesou kompetiční vztahy a tím tedy hustota přirozené obnovy, čímž lze zdůvodnit fakt, že v předložené disertaci se žádný prokazatelný vliv světla na tloušťku přirozené obnovy smrku neprojevil.

AUSSENAC (2000) analyzoval růst (tloušťkový i výškový) po stránce mikroklimatické a fyziologické a upozornil na skutečnost, že výhodnější vývoj jedinců v cloně nebo menších násečných obnovních prvcích je často dán právě vlivem mikroklimatu a následných fyziologických procesů, kdy je stíněním snížen lokální potenciál evapotranspirace v důsledku redukce světla, teploty a rychlosti větru v porovnání s otevřenou plochou. Snížení potenciálu evapotranspirace zlepšuje vodní stav rostliny a tím zlepšuje fotosyntetickou aktivitu a růst, jak dokazují mnohé pokusy v lesních porostech při řízených podmínkách a jak uvádějí shodně další autoři (např. DALTON, MESSINA 1995; LARCHER 2003 apod.). CHEN, KLINKA (1997) uvádějí velkou schopnost změn na úrovni štíhlostního kvocientu jako jeden z charakteristických ukazatelů morfologické plasticity u druhů s nejvyššími schopnostmi stínšástenlivosti. V předložené disertační práci se u jedinců nad 50 cm výšky projevil vliv světla na hodnotu štíhlostního kvocientu, a to devíti signifikantními modely (z toho osm se signifikantním  $r_s$ ). Korelace mezi světelnými podmínkami a hodnotou štíhlostního kvocientu odpovídala  $R^2 = 18,3 \pm 3,8$  % (min. 13,4; max. 23,3; bez zahrnutí modelu se statisticky nevýznamným  $r_s$ , který měl  $R^2 = 64,7$  %) a všechny modely vykazovaly kladnou korelaci a významný nárůst hodnoty se světelnými podmínkami. Avšak při analýzách štíhlostního kvocientu, kde nebylo uvažováno rozdělení jedinců do VT, nebyl nalezen žádný signifikantní vztah. V této disertaci prokázané signifikantní změny SKv smrku se světlem lze přičíst na vrub změnám výšky se světlem, ale nikoliv změnám tloušťky (která v případě přirozené obnovy





prokazatelně není ovlivněna světlem, ale intraspecifickou kompeticí – hustotou). U ostatních jehličnanů je signifikantní vliv světla na štíhlostní kvocient méně častý, neboť CLAVEAU ET AL. (2002) prokázal tuto závislost signifikantně pouze u jednoho druhu (borovice pokroucené) z šesti zkoumaných dřevin a u žádného ze dvou druhů smrku ani jedle tuto závislost neprokázal. Ke stejnému zjištění o statistické nevýznamnosti světla na štíhlostní kvocient došel u borovice vejmutovky MESSIER ET AL. (1999)<sup>1</sup>. Naopak WILLIAMS ET AL. (1999) zjistil signifikantní vliv světla na štíhlostní kvocient u dvou sledovaných druhů dřevin, a to douglasky tisolisté a, stejně jako již zmíněný CLAVEAU ET AL. (2002), borovice pokroucené. Také CHEN (1997) prokázal negativní korelaci světelných podmínek s štíhlostního kvocientu douglasky, a to s vysokou korelací  $R^2 = 37 \%$  při vysoké signifikanci vztahu ( $p < 0,001$ ).

#### hustota přirozené obnovy

Z výsledků předložené disertační práce vyplývá, že světelné podmínky hustotu přirozené obnovy smrku ovlivňují jen málo. Ačkoliv vzájemná vazba obou veličin je malá, jsou podle COLLET A CHENOST (2006) světelný požitek a hustota faktory, které vykazujícími důležitou prostorovou variabilitu a zároveň také faktory, které silně ovlivňují růst semenáčků. Vliv světla na hustotu, v souladu s poznatky o rozdílném růstovém i morfologickém vlivu světla na různě velkou přirozenou obnovu (např. LIEFFERS ET AL. 1996; PAGE ET AL. 2001; DUCHESNEAU ET AL. 2001; CLAVEAU ET AL. 2002; JOBIDON ET AL. 2003, LARCHER 2003), se v relativně omezené míře projevil v konkrétní výškové škále přirozené obnovy. Tu lze přibližně vymezit výškovou do 70 cm, maximálně do 100 cm. Poněkud vyšší vliv byl zjištěn u indexu hustoty přirozené obnovy (RI), ve kterém je integrována nejen hustota, ale i dimenze jedinců (v podobě střední výšky) a je tak eliminován vliv intraspecifické kompetice a následné autoredukce. V důsledku vzájemné interakce hustoty s růstem přirozené obnovy je RI, jak jen definoval např. GRASSI ET AL. (2004) vhodnějším ukazatelem, než samotná hustota přirozené obnovy, neboť jím je vliv intraspecifické kompetice (daný dimenzí přirozené obnovy, tj. především výškou) zřetelně potlačen; avšak nelze říci, že RI je proměnnou veličinou pouze hustoty. Pro RI byly zjištěny tři signifikantní modely (z pěti možností) a pozitivní korelace s nárůstem světelných podmínek s  $R^2 = 11,8 \pm 3,9 \%$  (min. 9,1; max. 16,3). V předložené disertaci hustota přirozené obnovy, na rozdíl od jejích ostatních parametrů, prokázala jen velmi malou korelaci se světlem, ačkoliv jiní autoři u dalších jehličnanů (např. rodu *Pinus* spp.) našli výraznější vazbu porostního světla a hustoty přirozené obnovy (např. CAMERON, IVES 1997; MITCHELL, POPOVICH 1997). LUNDQUIST A FRIDMAN (1996) nenašli žádný signifikantní vliv dílčí výčetní kruhové základny (alternující veličinu porostního světla) na hustotu přirozené obnovy smrku ztepilého (výškové rozpětí 0,1–2 m) v tloušťkově diferencovaných nestejnověkých smrkových porostech.

Zjištění této disertace o tom, že světelné podmínky se relativně, i když slabě, projevují na hustotě přirozené obnovy smrku do její horní výšky 70, max. 100 cm, odpovídá poznatkům ROZENBERGARA ET AL. (2007) u jedle. Ten při šetření ve dvou pralesovitých rezervacích zjistil průměrnou výšku přirozené obnovy cca 110 cm, od které se hustota jedle asymptoticky přiblížila k ose  $x$ , tedy od této výšky se již hustota pohybovala konstantně, rovnoběžně s osou  $x$ . Nad výškou cca 110 cm tedy intraspecifická kompetice převážila ostatní faktory a hustotu jedinců redukovala na nízkou, konstantní hodnotu. Do hodnoty cca 110 cm hustota lineárně klesala s nárůstem výšky přirozené obnovy jedle. COLLET ET AL. (2008) zjistila u smíšené přirozené obnovy (12 druhů; dominoval buk, klen, babyka a habr) téměř konstantní (rovnoběžný s osou  $x$ ) průběh grafu hustoty přirozené obnovy v závislosti na světelných podmínkách; světelné podmínky tedy ani v jejím případě neměly signifikantní vliv na hustotu takto druhově pestré přirozené obnovy (ačkoliv šlo o přirozenou obnovu listnatých, nikoliv jehličnatých dřevin). Shodně HASENAUER A



KINDERMANN (2002) uvádějí, že navzdory testování celé řady statistických hypotéz o vlivu porostních charakteristik (alternujících světelné veličiny), a dokonce i stanovištních charakteristik, na hustotu přirozené obnovy (< 1,3 m) smrku ztepilého, jedle bělokoré, buku lesního a borovice lesní, nenašli žádný statisticky významný vztah. Podobně SZEWCZYK A SZWAGRZYK (2010) nenašli signifikantní vliv světla na hustotu přirozené obnovy smrku, ačkoliv výsledek jejich statistické analýzy se pohyboval blízko hranice statistické významnosti a u dalších dvou zkoumaných druhů, jedle bělokoré a buku lesního, se vliv porostního světla na hustotu signifikantně prokázal. Ani COATES (2002) nezjistil v rámci podrobného šetření dynamiky porostních mezer prokazatelný vliv velikosti porostní mezery ani pozice v rámci porostní mezery na hustotu přirozené obnovy celé řady dřevinných druhů, včetně třech druhů smrku a dvou druhů jedle. GRASSI ET AL. (2004) v podmínkách velké světelné heterogenity prokázal signifikantní vliv světla na index přirozené obnovy (RI) a jejich kladnou korelaci u smrku i jedle (u smrku  $R^2 = 49\%$ , u jedle  $37\%$ ), tedy vyšší, než v této disertaci zjištěnou korelaci pro RI smrku a světla. JONÁŠOVÁ, VAN HEES (2006) zjistili signifikantně vyšší hustotu přirozené obnovy smrku ztepilého pod porostní clonou oproti kotlíku, naopak bříza bělokoré a borovice lesní signifikantně preferovaly holou plochu a vykazovaly tam vyšší hustotu; žádný signifikantní rozdíl v hustotě přirozené obnovy mezi kotlíkem a porostní clonou nebyl zjištěn v případě dubu letního, jeřábu ptačího, douglasky tisolisté, smrku sitky a modřínu japonského. JONÁŠOVÁ, VAN HEES (2006) zároveň zjistili, že nálet (jedinci do 50 cm) všech druhů, s výjimkou dvou světlomilných druhů borovice lesní a břízy bělokoré, vždy preferoval růst pod porostní clonou. Toto zjištění koresponduje také s tvrzením FARMERA (1997), který uvádí, že v temperátních a boreálních lesích je vždy minimalizován vznik přirozené obnovy na velkých holých plochách, a to v důsledku kombinace nevyhovujících mikroklimatických podmínek a nedostatečného semenného zdroje. Významné upřednostnění okrajů porostních mezer přirozenou obnovou jakožto preferované ekologické niky (plynouceho z ekotonového efektu), shodně uvádějí COATES (2002) a pro smrk ztepilý i jedli bělokorou GRASSI ET AL. (2004). DIACI A FIRM (2011) nenašli signifikantní vliv difuzního záření na hustotu semenáčků (do 20 cm výšky) smrku ztepilého ani jedle bělokoré, avšak tento signifikantní vliv u obou druhů dřevin zjistili u jedinců výškového rozpětí 20–130 cm, což může souviset i s malým rozpětím světelných podmínek, na které se autoři zaměřili (do cca 12 % ISF). Nicméně potvrzuje to výsledky v předložené disertační práci, kde se neprojevil signifikantní vliv světla na hustotu přirozené obnovy do 15 cm ani do 20 cm a signifikantní vliv (byť velmi omezený) se prokázal při statistických analýzách přirozené obnovy do 30, 40, 50, 60, 70 a do 100 cm. Ani JAĎUŠ ET AL. (2014) nezjistili signifikantní vliv světla na hustotu jedle ani smrku při výsevu obou dřevin (při stejné výsevové dávce). Celá řada autorů mimoto přisuzuje hustotu přirozené obnovy především mikrostanovištním podmínkám (např. FREHNER 2002; DIACI 2002; KUPFERSCHMID, BUGMANN 2005; KATHKE, BRUELHEIDE 2010). LIN ET AL. (2012) však uvádí signifikantní vliv porostní zásoby mateřského porostu na hustotu náletu (5 – 50 cm) a negativní korelaci těchto dvou veličin ( $R^2 = 41\%$ ) a dále skutečnost, že nedocházelo k dostatečnému vzniku přirozené obnovy při porostní zásobě nad cca 300 m<sup>3</sup>/ha; přírůst nejvyšších jedinců nárůstu byl při cca 400 m<sup>3</sup>/ha okolo 5 cm/rok. LIN ET AL. (2012) nenašel žádný signifikantní vliv porostní zásoby na hustotu přirozené obnovy (50 – 130 cm). Zjistil nárůst (ale ne signifikantní) hustoty této VT (50 – 130 cm) po deseti letech v případě porostů s porostní zásobou 90 a 150 m<sup>3</sup>/ha a naopak pokles hustoty po 10 letech (ale ne signifikantní) na plochách s porostní zásobou 230 m<sup>3</sup>/ha. Naopak FILIPIAK ET AL. (2005) prokázal signifikantní vliv světla (PPFD) na hustotu náletu jedle (jedinců 2 – 28 cm vysokých), a to při negativní korelaci ( $R^2 = 60\%$ ). Našel zároveň signifikantní vliv pokryvnosti lesní půdy buření na hustotu přirozené obnovy jedle, a to konkrétně klesající hustotu semenáčků s nárůstem pokryvnosti lesní buřeně. PAGE ET AL. (2001) u



smrku sitky prokázala signifikantní korelaci s výčetní kruhovou základnou mateřského porostu při souhrnném hodnocení náletu do čtyř let věku ( $p < 0,01$ ;  $R^2 = 18 \%$ ), avšak při jednotlivém hodnocení každého ročníku zvláště se signifikantní vazba projevila pouze i semenáčků vzešlých toho roku a dvouletých, zatímco u tříletých a čtyřletých nikoliv. Trend vývoje hustoty a světla byl při souhrnném hodnocení PAGE ET AL. (2001) stejný, jako v této disertaci – s nárůstem porostního světla pozvolna klesá hustota, resp. v případě uvedené studie, s nárůstem výčetní kruhové základny pozvolna narůstala hustota. I skutečnost, že autorka při souhrnném hodnocení zjistila korelaci  $R^2 = 18 \%$  oproti nižším korelacím v této disertaci odpovídá tomu, že se zabývala menší dimenzí přirozené obnovy, než v této práci. ROZENBERGAR ET AL. (2007) sice prokázal signifikantní vliv difuzní i přímé složky záření na výskyt či absenci přirozené obnovy jedle i buku, avšak nenašel signifikantní vliv světla na hustotu přirozené obnovy (v rozpětí výšky nad 20 cm až do 5 cm DBH); zjistil však signifikantně nejnížší hustotu bukových jedinců do 20 cm výšky ve světelných podmínkách vysoké úrovně difuzní složky záření a souběžně nízké úrovně přímé složky záření. V této disertaci se neprokázal signifikantní vliv světla (resp. žádné z pěti zkoumaných veličin porostního světla) na výskyt či absenci přirozené obnovy smrku ztepilého, na rozdíl od zjištění ROZENBERGARA ET AL. (2007) v případě buku a jedle. V průběhu iniciální fáze přirozené obnovy lesních porostů se vyskytuje velká prostorová heterogenita růstových podmínek (mikrostanovištního charakteru), které přímo ovlivňují růst a přežití semenáčků (OLIVER 1991; OLIVER, LARSON 1996). KUPFERSCHMID A BUGMANN (2005) poukazují na vliv mikrostanoviště a významných ekologických faktorů stanoviště (buřeň, mrtvé dřevo atd.) na hustotu přirozené obnovy smrku ztepilého, přičemž nejvyšší hustotu přirozené obnovy smrku zjistili v montánním stupni v mikrostanovištním typu „mechovo-maliníkovém“, zatímco například v subalpínském stupni v mikrostanovištním typu „hrubých dřevních zbytků“ (ležící větve, vývraty, pahýly, ležící i stojící mrtvé kmeny – obecně tlející mrtvé dřevo). To zcela potvrzují poznatky KATHKE A BRUELHEIDE (2010), které prokázaly významný vliv mikrostanoviště na hustotu přirozené obnovy smrku na plochách po disturbancích; i ony zjistily jako nejvhodnější mikrostanovištní typ „ležící kmeny“ (také obecně tlející mrtvé dřevo). Tyto specifické mikrostanovištní nároky jsou navíc v případě smrku ztepilého vyšší než například u jedle bělokoré (HUNZIKER, BRANG 2005). HUNZIKER A BRANG (2005) zjistili ve smíšených jedlo-smrkových porostech Alp (1300 m n.m.) signifikantní preferenci přirozené obnovy smrku na mikrostanovištích s výskytem mechů, a to s pozitivní korelací mezi hustotou přirozené obnovy smrku a plošným rozsahem mechového pokryvu.



	5 let	6 let	7 let	8 let	9 let	10 let	11 let	12 let	13 let	14 let	15 let	16 let	17 let	18 let	19 let	20 let	Vše	
GFr	R <sup>2</sup>	0,3656	0,2329	0,2346	0,246	0,26	0,2484	0,0388	0,292	0,5768	0,612	0,5507	0,229	0,3325	0,2147	0,2939	0,3703	0,1992
	p	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0030	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Op	r <sub>s</sub>	0,5318	0,4935	0,4899	0,4742	0,3650	0,4250	0,1225	0,3272	0,7197	0,7376	0,6690	0,2705	0,5435	0,4537	0,5390	0,6124	0,3723
	R <sup>2</sup>	0,3637	0,2333	0,2349	0,2456	0,2593	0,247	0,038	0,2909	0,5763	0,6112	0,551	0,2299	0,3339	0,2163	0,2964	0,3737	0,1982
DSF	p	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0031	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	r <sub>s</sub>	0,5310	0,4937	0,4895	0,4740	0,3641	0,4235	0,1224	0,5263	0,7207	0,7377	0,6691	0,2712	0,5449	0,4549	0,5404	0,6154	0,3716
ISF	R <sup>2</sup>	0,1115	0,0553	0,05	0,0952	0,1509	0,1735	0,0622	0,2726	0,5311	0,5492	0,4922	0,2656	0,2877	0,1774	0,192	0,1599	0,1505
	p	0,00002	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,00001	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
TSF	r <sub>s</sub>	0,3616	0,2330	0,2097	0,2747	0,3218	0,3581	0,1786	0,5067	0,6812	0,6969	0,6280	0,2498	0,5185	0,4342	0,4666	0,4210	0,3353
	R <sup>2</sup>	0,3658	0,2351	0,2321	0,2359	0,2479	0,2272	0,0272	0,2734	0,5666	0,6001	0,5537	0,2403	0,3503	0,2358	0,3205	0,401	0,1841
TSF	p	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0064	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	r <sub>s</sub>	0,5276	0,4903	0,4819	0,4671	0,3536	0,4067	0,1172	0,5089	0,7282	0,7298	0,6649	0,2657	0,5522	0,4646	0,5596	0,6333	0,3606
TSF	R <sup>2</sup>	0,1524	0,074	0,0673	0,1131	0,1656	0,1843	0,0582	0,2784	0,5434	0,5648	0,2663	0,3007	0,3007	0,1889	0,2096	0,1821	0,1591
	p	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,00002	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
TSF	r <sub>s</sub>	0,4211	0,2670	0,2464	0,3031	0,3308	0,3654	0,1738	0,5087	0,6895	0,7058	0,6383	0,2550	0,5325	0,4477	0,4861	0,4518	0,3426

## 6 VÝSLEDKY II – IV

### 6.1 Výzkumné téma č. II

#### 6.1.1 Výškový růst uměle obnoveného buku v závislosti na světelných podmínkách

Statistické analýzy vlivu světla na výšku jedinců přinesly jednoznačný výsledek. Tím bylo nalezení plného počtu potenciálně možných signifikantních regresních modelů, a to ve všech hodnocených letech (tj. 5 – 20 roků věku) a zároveň u statistické analýzy všech jedinců bez rozlišení věku. Výsledkem tedy bylo **nalezení 85 statisticky významných regresních modelů výšky jedinců buku lesního v závislosti na světelných podmínkách** (vyjádřených veličinami GFr, Op, DSF, ISF, TSF) **z 85 možností**. U všech 85 modelů byla navíc potvrzena jejich signifikance také statisticky významnou hodnotou Spearmanova korelačního koeficientu ( $r_s$ ). Ve všech případech bylo zjištěno nejtěsnější proložení polynomem druhého stupně. Na výsledky statistických analýz a poukazuje tab. 15, nalezené signifikantní modely výšky v závislosti na světle zobrazuje tab. 16. Hodnoty reálné průměrné výšky jsou uvedeny v tab. 17 (rozdělené do části I a II).

Nejvyšší korelaci mezi výškou jedinců buku a hodnotou světelných podmínek (resp. otevřeností porostního zápoje), branou ze všech nalezených signifikantních modelů (tj. 17 modelů pro každou z veličin) vykázaly hned tři veličiny současně, a to GFr, Op (obojí shodně  $R^2 = 31,2 \pm 14,8 \%$ ) a ISF ( $R^2 = 31,2 \pm 15,0 \%$ ), nižší míru korelaci projevily veličiny DSF ( $R^2 = 22,2 \pm 16,1 \%$ ) a TSF ( $R^2 = 23,6 \pm 16,0 \%$ ). Zvláště zjevná byla silnější korelace veličin GFr, Op a ISF oproti DSF a TSF v mladším věku (obr. 43), kde v rozpětí věku 5 – 9 let (včetně) byla korelace  $R^2 = 26,8 \pm 5,6 \%$  pro GFr, resp.  $R^2 = 26,7 \pm 5,5 \%$  pro Op, resp.  $R^2 = 26,3 \pm 5,8 \%$  pro ISF; oproti korelaci s DSF a TSF ( $R^2 = 9,3 \pm 4,2 \%$ , resp.  $R^2 = 11,4 \pm 4,4 \%$ ). Dále bylo zřejmé, že těsnost korelace mezi světelnými podmínkami a výškou buku dosahovala maximálního úrovně mezi 13 – 15 rokem věku jedinců (od výsadby), jak je zřejmé i z obr. 43. Avšak i ve vyšším věku jedinců se

Tab. 15: Výsledky statistických analýz vlivu světelných veličin na výšku buku v různém stáří, i při souborném hodnocení všech jedinců bez zohlednění jejich věku.

Pozn.: červeně jsou zobrazeny signifikantní hodnoty  $p < 0,05$  a  $r_s$

Vše – znamená souborné hodnocení bez ohledu na věk jedinců





prokázala vysoká míra korelace, a to v případě všech pěti světelných charakteristik (mezi 15 – 20 rokem byla těsnost korelace pro GFr, Op, DSF, ISF, TSF – ve výši  $R^2 = 33,2 \pm 12,3 \%$ , resp.  $33,4 \pm 12,2 \%$ , resp.  $26,2 \pm 12,3 \%$ , resp.  $35,0 \pm 11,8 \%$ , resp.  $27,6 \pm 12,3 \%$ ). Zcela nejvyšší míra korelace mezi světelnými podmínkami a výškou buku byla zjištěna u jedinců ve věku 14 let po výsadbě (konkrétně tento soubor zahrnoval hodnocení celkem 433 jedinců tohoto věku). Ve čtrnácti letech tak byla prokázána korelace výšky jedinců se světelnými veličinami GFr, Op, DSF, ISF, TSF na úrovni  $R^2 = 61,2 \%$ , resp.  $61,1 \%$ , resp.  $54,9 \%$ , resp.  $60,0 \%$ , resp.  $56,5 \%$ .

Přestože všechny zjištěné signifikantní modely jsou polynomy druhého stupně, je značná část z nich (37 z 85) tvarem své křivky téměř lineární (v tabulce 16 označených zeleně). Konkávní tvar křivky vykazuje 18 regresních modelů (v tabulce 16 označeny oranžově), avšak výrazné konkávní zakřivení vykazovaly pouze modely ve věku 5 (pro GFr, Op, ISF), 6 (pro DSF, TSF), 19 a 20 let (obojí pro GFr, Op, ISF). V případě výrazného konkávního zakřivení modelů byl v pěti letech zjištěn vrchol křivky okolo cca 60 % (GFr, Op, ISF) a poté mírný pokles průběhu funkce; v případě modelů ve věku 6 (DSF, TSF), 19 (GFr, Op, ISF) a 20 let (GFr, Op, ISF) byl průběh konkávních modelů takový, že do hodnot cca 80 – 85 % byl patrný nárůst funkce a poté s dalším nárůstem světelných veličin již prakticky konstantní průběh. Naopak velmi slabé, byť konkávní zakřivení bylo patrné u modelů ve věku 7 (DSF, TSF) a 14 roků (GFr, Op, ISF). Konvexní tvar křivky vykazovalo 30 regresních modelů (v tabulce 16 označeny modře), ale výraznější konvexní zakřivení bylo patrné pouze u modelů ve věkových kategoriích 9 (všechny), 16 (všechny), 20 let (DSF, TSF) a u všech modelů ze statistických analýz všech jedinců bez rozlišení věku. Slabé konvexní zakřivení naopak vykazovaly modely ve věku 8 (všechny), 10 (GFr, Op, ISF) a 11 let (všechny). Nejčastěji byl průběh konvexních modelů takový (v kategorii 8, 9, 11, 20 let pro DSF, TSF; v kategorii 10 let u GFr, Op, ISF; ve věku 16 let u všech proměnných), že do hodnoty cca 40 % světelných podmínek vykazovaly modely zpočátku téměř konstantní průběh (ve 20 letech do cca 50 %), a poté výraznější nárůst křivky. U několika modelů byl zpočátku zaznamenán nejprve slabý pokles do hodnoty cca 40 % světelných veličin (modely GFr, Op, ISF v 9 letech), resp. 50 % (modely GFr, Op, ISF v 11 letech) a poté, v devíti letech, výraznější nárůst, zatímco v jedenácti letech jen velmi slabý nárůst. Totéž bylo zjištěno u modelů souborné kategorie (bez rozlišení věku jedinců), kde modely s nezávisle proměnnými veličinami GFr, Op, a ISF vykazovaly mírný pokles hodnoty H s nárůstem hodnot světla (do cca 30 % GFr a Op, resp. 35 % ISF); v případě modelů s nezávisle proměnnými DSF a TSF modely vykazovaly do hodnot cca 40 % prakticky konstantní hodnoty a poté výrazný nárůst.

Obecně lze konstatovat signifikantní pozitivní korelaci mezi výškou jedinců buku a nárůstem světelných podmínek ve většině rozsahu světelného gradientu u všech prokázaných regresních modelů. Tomu odpovídal i vývoj v rámci čtyř sledovaných obnovních prvků. Avšak i přesto mezi roky 8 – 13 vykazuje celkově největší průměrnou výšku násek (tab. 17), stejně jako vyšší průměrná výška mezi roky 17 – 19 byla zjištěna u kotlíku oproti náseku. Také v několika případech (mezi roky 10 – 12) byla vyšší či srovnatelná průměrná výška nalezena u některých podsadeb, oproti kotlíku či dokonce holině (tab. 17).



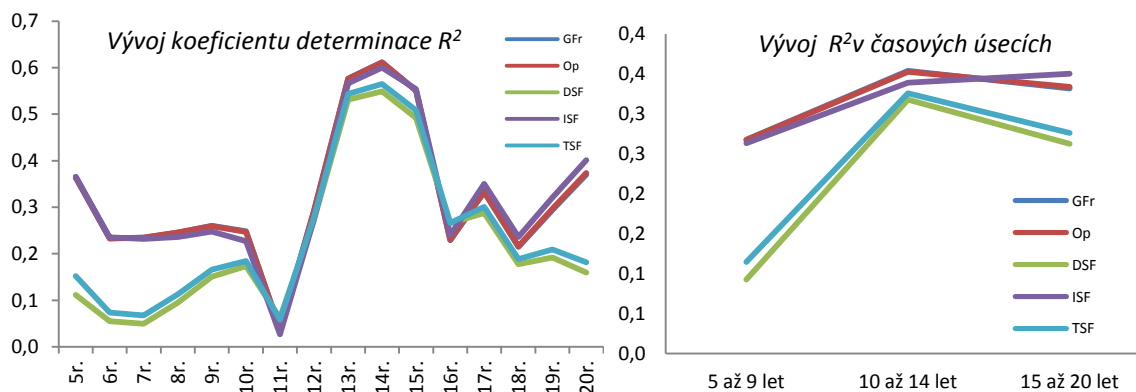


Tab. 16: Tabulka signifikantních modelů závislosti výšky buku (H) na světelných veličinách.

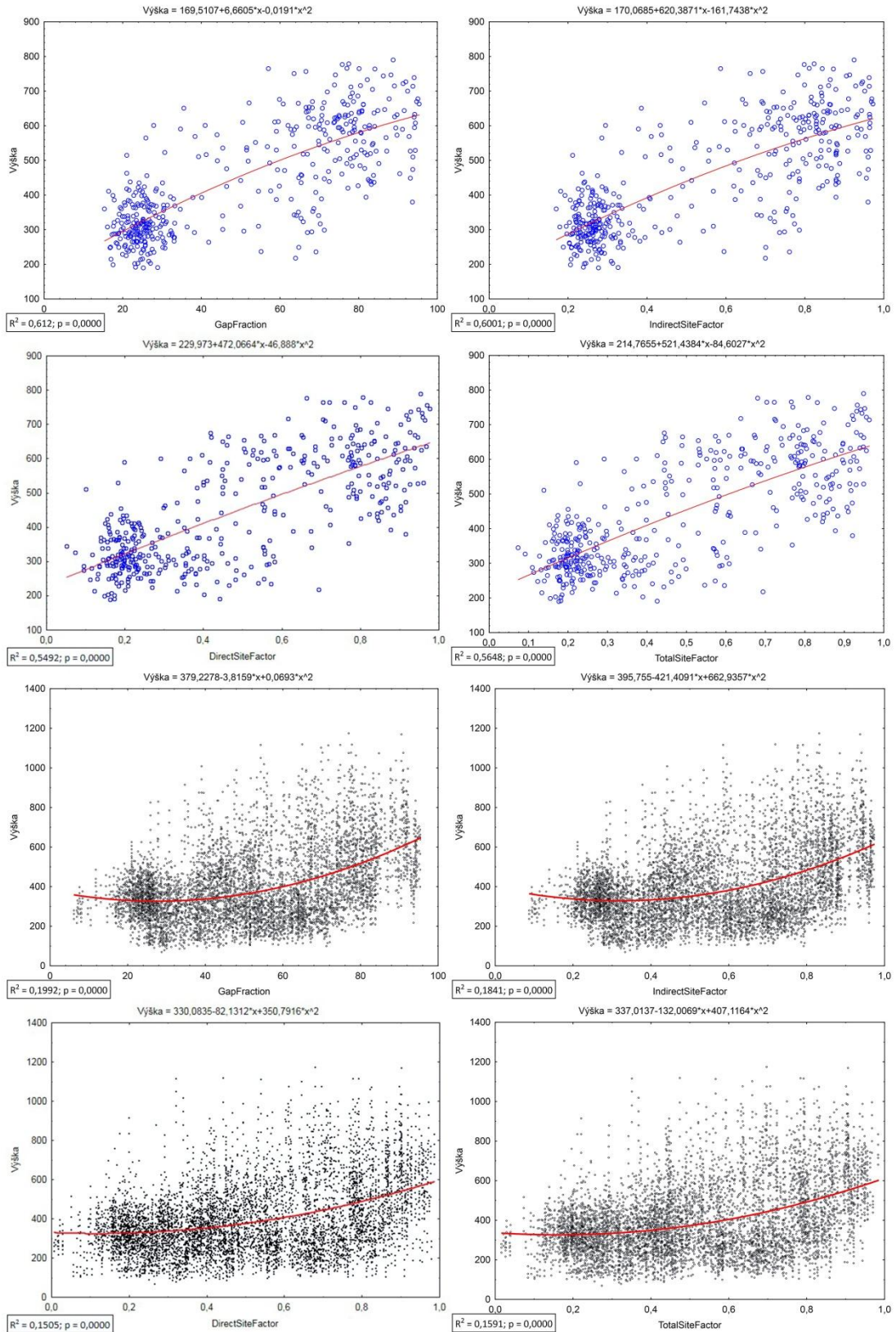
Věk	veličina	regresní model	Věk	veličina	regresní model
5 let	GFr	$H = -39,3449+7,9616*x-0,0661*x^2$	13 let	GFr	$H = 203,0136+3,5411*x+0,0067*x^2$
	Op	$H = -38,2851+7,8552*x-0,0646*x^2$		Op	$H = 202,5482+3,5354*x+0,0066*x^2$
	DSF	$H = 110,2487+209,6999*x-119,5321*x^2$		DSF	$H = 221,791+359,9076*x+28,3871*x^2$
	ISF	$H = -64,5171+820,601*x-631,7563*x^2$		ISF	$H = 195,9986+353,0937*x+47,0161*x^2$
	TSF	$H = 70,442+377,804*x-281,9228*x^2$		TSF	$H = 210,2066+391,6282*x+6,1555*x^2$
6 let	GFr	$H = 114,9145+1,3428*x+0,0044*x^2$	14 let	GFr	$H = 169,5107+6,6605*x-0,0191*x^2$ ZOBRAZ
	Op	$H = 114,6023+1,3477*x+0,0042*x^2$		Op	$H = 169,8078+6,6143*x-0,0187*x^2$ ZOBRAZ
	DSF	$H = 142,674+164,9249*x-102,2222*x^2$		DSF	$H = 229,973+472,0664*x-46,888*x^2$ ZOBRAZ
	ISF	$H = 106,491+159,5897*x+2,2815*x^2$		ISF	$H = 170,0685+620,3871*x-161,7438*x^2$ ZOBRAZ
	TSF	$H = 127,8482+211,4152*x-134,7683*x^2$		TSF	$H = 214,7655+521,4384*x-84,6027*x^2$ ZOBRAZ
7 let	GFr	$H = 119,789+2,3088*x-8,1454E-5*x^2$	15 let	GFr	$H = 232,435+4,8885*x+0,0004*x^2$
	Op	$H = 119,0001+2,3286*x-0,0004*x^2$		Op	$H = 233,5478+4,8058*x+0,001*x^2$
	DSF	$H = 186,7056+166,2314*x-88,2566*x^2$		DSF	$H = 291,1522+303,7394*x+117,4126*x^2$
	ISF	$H = 118,5478+226,5363*x-17,469*x^2$		ISF	$H = 247,2188+382,1165*x+81,595*x^2$
	TSF	$H = 171,4018+204,5031*x-107,8018*x^2$		TSF	$H = 277,1374+347,1828*x+88,7874*x^2$
8 let	GFr	$H = 256,1319-0,5724*x+0,0251*x^2$	16 let	GFr	$H = 399,5514-1,2044*x+0,048*x^2$
	Op	$H = 256,7076-0,5962*x+0,0251*x^2$		Op	$H = 400,233-1,2414*x+0,0481*x^2$
	DSF	$H = 278,8527-17,6855*x+119,1851*x^2$		DSF	$H = 415,4324-194,2791*x+498,8126*x^2$
	ISF	$H = 265,8461-90,9237*x+251,0663*x^2$		ISF	$H = 413,607-190,0191*x+511,7812*x^2$
	TSF	$H = 275,1032-22,9088*x+136,9915*x^2$		TSF	$H = 413,1553-185,8316*x+499,0049*x^2$
9 let	GFr	$H = 345,2976-2,2687*x+0,0397*x^2$	17 let	GFr	$H = 357,3129+2,1866*x+0,0196*x^2$
	Op	$H = 346,116-2,2944*x+0,0397*x^2$		Op	$H = 358,3723+2,1166*x+0,0201*x^2$
	DSF	$H = 308,1726-12,0144*x+145,9208*x^2$		DSF	$H = 409,4734+74,9118*x+258,6922*x^2$
	ISF	$H = 357,6747-263,1749*x+393,3898*x^2$		ISF	$H = 372,9737+123,2068*x+261,568*x^2$
	TSF	$H = 311,6727-38,706*x+178,7618*x^2$		TSF	$H = 397,5112+105,9875*x+243,3457*x^2$
10 let	GFr	$H = 361,0896-0,0863*x+0,0196*x^2$	18 let	GFr	$H = 358,3739+5,6738*x-0,0131*x^2$
	Op	$H = 361,527-0,1099*x+0,0196*x^2$		Op	$H = 359,4644+5,5925*x-0,0124*x^2$
	DSF	$H = 351,6948+87,4594*x+66,6768*x^2$		DSF	$H = 483,8057+206,7061*x+93,2202*x^2$
	ISF	$H = 366,3785-33,6344*x+195,2503*x^2$		ISF	$H = 383,5673+427,8248*x-17,5248*x^2$
	TSF	$H = 350,9851+78,3602*x+81,6996*x^2$		TSF	$H = 446,3202+318,8012*x+16,7179*x^2$
11 let	GFr	$H = 453,0895-1,6819*x+0,0223*x^2$	19 let	GFr	$H = -271,3189+25,2221*x-0,1468*x^2$
	Op	$H = 452,4918-1,6377*x+0,0218*x^2$		Op	$H = -277,9088+25,3115*x-0,147*x^2$
	DSF	$H = 415,0656-26,0161*x+115,0762*x^2$		DSF	$H = 501,1299+206,838*x+149,3717*x^2$
	ISF	$H = 441,4231-94,3893*x+137,9086*x^2$		ISF	$H = -279,8242+2395,6371*x-1311,9404*x^2$
	TSF	$H = 418,7109-39,4046*x+124,0986*x^2$		TSF	$H = 432,0789+403,4428*x+19,2359*x^2$
12 let	GFr	$H = 221,0698+2,6275*x+0,0027*x^2$	20 let	GFr	$H = -620,6069+35,1013*x-0,2035*x^2$
	Op	$H = 219,5325+2,6684*x+0,0022*x^2$		Op	$H = -627,1576+35,1255*x-0,2029*x^2$
	DSF	$H = 223,8238+338,0544*x-72,4425*x^2$		DSF	$H = 716,704-313,8491*x+558,8394*x^2$
	ISF	$H = 197,5836+327,0601*x-41,8076*x^2$		ISF	$H = -509,5708+2969,4838*x-1561,9608*x^2$
	TSF	$H = 209,2393+377,1348*x-100,2387*x^2$		TSF	$H = 685,5473-250,6019*x+534,7214*x^2$
Vše	GFr	$H = 379,2278-3,8159*x+0,0693*x^2$ ZOBRAZ	Vše	GFr	$H = 379,2278-3,8159*x+0,0693*x^2$ ZOBRAZ
	Op	$H = 380,5822-3,8558*x+0,0692*x^2$ ZOBRAZ		Op	$H = 380,5822-3,8558*x+0,0692*x^2$ ZOBRAZ
	DSF	$H = 330,0835-82,1312*x+350,7916*x^2$ ZOBRAZ		DSF	$H = 330,0835-82,1312*x+350,7916*x^2$ ZOBRAZ
	ISF	$H = 395,755-421,4091*x+662,9357*x^2$ ZOBRAZ		ISF	$H = 395,755-421,4091*x+662,9357*x^2$ ZOBRAZ
	TSF	$H = 337,0137-132,0069*x+407,1164*x^2$ ZOBRAZ		TSF	$H = 337,0137-132,0069*x+407,1164*x^2$ ZOBRAZ

H – výška jedince [cm]; Vše – znamená souborné hodnocení bez ohledu na věk jedinců

zelená – téměř lineární průběh modelu; oranžová – konkávní křivka modelu; modrá – konvexní křivka modelu; ZOBRAZ – označuje zobrazené grafy na následující straně



Obr. 43: Grafy vývoje koeficientu determinace R<sup>2</sup> v průběhu jednotlivých let i časových období.



Obr. 44: Vybrané modely vlivu světelných veličin (otevřenosti porostního zápoje) na celkovou výšku jedinců umělé obnovy buku lesního. S modrými body jsou grafy významných modelů výšky jedinců ve věku 14 let od založení; s černými body jsou grafy významných modelů výšky jedinců bez rozlišení jejich věku.



Tab. 17: Výška uměle obnoveného buku lesního v závislosti na obnovní seči, světelných podmínkách seče a věku jedinců; část I. (část II. – další strana).

	výška ( $\mu \pm \sigma$ ) [cm] mladých bukových porostů v jednotlivých letech (roky od založení) – I. část																			světlo				
	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	$\mu \pm \sigma$ [%]	GFR	OP	DSF	ISF	TSF		
Holina	933 ± 134	858 ± 124	778 ± 118	706 ± 106	x	670 ± 80	621 ± 66	565 ± 59	496 ± 63	459 ± 69	x	428 ± 73	362 ± 61	291 ± 56	242 ± 47	196 ± 46	88,6±13,8							
Násek	812 ± 127	745 ± 129	688 ± 112	659 ± 98	x	639 ± 102	616 ± 98	593 ± 94	448 ± x	549 ± 89	496 ± 82	449 ± 76	379 ± 72	292 ± 52	236 ± 48	207 ± 46	77,3±14,8							
Kotlík	x	796 ± 164	748 ± 143	700 ± 125	652 ± 110	605 ± 108	544 ± 104	477 ± 96	448 ± 94	408 ± 92	363 ± 96	329 ± 85	307 ± 81	268 ± 75	211 ± 58	x	59,5±18,5							

$\mu$  – aritmetický průměr;  $\sigma$  – směrodatná odchylka; U – okamžik jednorázového uvolnění podsadby domýtnou fází clonné seče; x – absence výzkumné plochy

Pozn.:

- 1) hodnoty výšky mladých bukových porostů v jednotlivých letech u holiny, náseku a kotlíku jsou spočteny ze všech výzkumných ploch, které byly v dané obnovní variantě a v daném stáří měřeny; světelné veličiny holiny, kotlíku a náseku jsou spočteny ze všech výzkumných ploch spadajících do dané obnovní varianty
- 2) u podsadeb se světelné charakteristiky vztahují ke všem ročníkům měření na dané výzkumné ploše s výjimkou případů, kdy byly plochy uvolněny – po uvolnění jsou zabarveny červeně
- 3) volba barvy číslic výzkumných ploch podsadeb je náhodná a má za cíl pouze propojení jednotlivých ročníků měření na totožné výzkumné ploše a zároveň propojení světelných veličin a hodnot výšek bukových jedinců v jednotlivých letech na dané ploše
- 4) výzkumná plocha 26x (v tabulce podtržená) nebyla do této tabulky započítána – jedná se o plochu zahrnující vnější i vnitřní okraj okrajové seče, tedy plochu s vysoce proměnným světelným gradientem







### 6.1.2 Tloušťkový růst uměle obnoveného buku v závislosti na světelných podmínkách

	5 let	6 let	7 let	8 let	9 let	10 let	11 let	12 let	13 let	14 let	15 let	16 let	17 let	18 let	19 let	20 let	Vše
GFr	R <sup>2</sup>	0,3746	0,3602	0,2825	0,2731	0,3854	0,4127	0,2547	0,5344	0,5333	0,4910	0,2031	0,3984	0,2275	0,2484	0,2867	0,2769
	p	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	r <sub>s</sub>	0,5203	0,5399	0,5506	0,5302	0,4914	0,5561	0,4434	0,5223	0,7279	0,7429	0,6732	0,3957	0,6104	0,4808	0,5136	0,5702
Op	R <sup>2</sup>	0,3736	0,3587	0,2830	0,2731	0,3849	0,4112	0,2533	0,5339	0,5328	0,4913	0,2037	0,3995	0,2284	0,2495	0,2884	0,2758
	p	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	r <sub>s</sub>	0,5195	0,5397	0,5501	0,5300	0,4907	0,5550	0,4432	0,5211	0,7284	0,7430	0,6734	0,3962	0,6111	0,4814	0,5131	0,5705
DSF	R <sup>2</sup>	0,1561	0,0847	0,0412	0,0870	0,2477	0,3028	0,2322	0,2261	0,4787	0,4652	0,2134	0,3145	0,1560	0,1326	0,1524	0,1952
	p	0,0008	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	r <sub>s</sub>	0,3661	0,2791	0,1983	0,2894	0,4440	0,4726	0,4399	0,4834	0,6902	0,6981	0,6218	0,3573	0,5720	0,4358	0,4180	0,4196
ISF	R <sup>2</sup>	0,3756	0,3450	0,2811	0,2683	0,3741	0,3884	0,2340	0,5239	0,5233	0,4921	0,2086	0,4108	0,2388	0,2575	0,3030	0,2602
	p	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	r <sub>s</sub>	0,5045	0,5283	0,5423	0,5239	0,4833	0,5437	0,4393	0,5052	0,7324	0,7329	0,6679	0,3865	0,6146	0,4785	0,5176	0,5741
TSF	R <sup>2</sup>	0,2175	0,1197	0,0600	0,1074	0,2695	0,3211	0,2368	0,2341	0,4914	0,4806	0,2168	0,3326	0,1698	0,1485	0,1691	0,2116
	p	0,0001	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	r <sub>s</sub>	0,4090	0,3058	0,2397	0,3237	0,4565	0,4853	0,4438	0,4880	0,6987	0,7083	0,6348	0,3694	0,5870	0,4503	0,4385	0,4436

Tab. 18: Výsledky statistických analýz vlivu světelných veličin na výčetní tloušťku buku v různém stáří, i při souborném hodnocení všech jedinců bez zohlednění jejich věku.  
Pozn.: červeně jsou zobrazeny signifikantní hodnoty  $p < 0,05$  a  $r_s$   
Vše – znamená souborné hodnocení bez ohledu na věk jedinců

Stejně jako v případě výškového růstu, tak i v případě tloušťkového růstu přinesly statistické analýzy výsledky o prokazatelném vlivu světelných podmínek na tloušťkový růst bukových jedinců z umělé obnovy. Výsledkem analýz bylo nalezení plného počtu signifikantních regresních modelů ze všech potenciálních možností, a to jak v jednotlivých letech (5 – 20 roků od založení), tak i v případě statistického testování všech jedinců souhrnně, bez ohledu na jejich věk. Celkem bylo tedy prokázáno **85 statisticky významných regresních modelů popisujících závislost výčetní tloušťky jedince na světelných podmínkách** (vyjádřených veličinami GFr, Op, DSF, ISF, TSF) **z 85 možností**. Současně byla v všech 85 modelů potvrzena jejich signifikance také Spearmanových korelačním koeficientem ( $r_s$ ). Ve všech případech bylo zjištěno nejtěsnější proložení polynomem druhého stupně. Na výsledky statistických analýz a poukazuje tab. 18, nalezené signifikantní modely výčetní tloušťky v závislosti na světle zobrazuje tab. 19. Hodnoty reálné průměrné výčetní tloušťky jsou uvedeny v tab. 20 (rozdělené do části I a II).

Nejvyšší korelaci mezi výčetní tloušťkou buku a hodnotou světelných podmínek (resp. otevřenosti porostního zápoje), branou ze všech nalezených signifikantních modelů (tj. 17 pro každou z veličin) vykazaly především tři veličiny (totožné jako u výšky), a to GFr, Op (obojí  $R^2 = 34,2 \pm 10,5 \%$ ) a ISF ( $R^2 = 33,8 \pm 10,3 \%$ ), nižší míru korelace projevily veličiny DSF ( $R^2 = 22,9 \pm 12,8 \%$ ) a TSF ( $R^2 = 24,7 \pm 12,6 \%$ ). Zřetelně vyšší korelace veličin GFr, Op a ISF oproti DSF a TSF byla v mladším věku (obr.45), neboť v rozpětí věku 5 – 9 let (včetně) byla korelace  $R^2 = 33,5 \pm 5,3 \%$  pro GFr i Op, resp.  $R^2 = 32,9 \pm 5,1 \%$  pro ISF; oproti nižším korelacím s DSF a TSF ( $R^2 = 12,3 \pm 8,1 \%$ , resp.  $R^2 = 15,5 \pm 8,6 \%$ ). Obecně velmi vysoké úrovně korelace vykazovala výčetní tloušťka se všemi světelnými veličinami mezi roky 10 – 14 (včetně), jak je patrné z obr. 45, kdy nejvyšší byla korelace výčetní tloušťky s GFr ( $R^2 = 40,1 \pm 13,6 \%$ ) a nejnižší s DSF ( $R^2 = 34,1 \pm 12,3 \%$ ). Dále bylo zřejmé, že těsnost korelace mezi světelnými podmínkami a výčetní tloušťkou buku dosahovala maximálního úrovně mezi ve 13 a





14 letech (od výsadby), jak je zřejmé i z obr. 45 (vlevo). Avšak i ve vyšším věku jedinců se prokázala vysoká míra korelace (obr. 45), a to v případě všech pěti světelných charakteristik (mezi 15 – 20 rokem byla těsnost korelace pro GFr, Op, DSF, ISF, TSF – tj.  $R^2 = 30,9 \pm 11,2 \%$ , resp.  $31,0 \pm 11,2 \%$ , resp.  $22,8 \pm 10,7 \%$ , resp.  $31,8 \pm 11,0 \%$ , resp.  $24,3 \pm 10,9 \%$ ). Zcela nejvyšší míra korelace mezi výčetní tloušťkou buku a světelnými podmínkami byla zjištěna u jedinců ve věku 13 let (byť pouze nepatrně více oproti korelaci u čtrnáctiletých jedinců) po výsadbě (konkrétně tento soubor zahrnoval hodnocení celkem 418 jedinců tohoto věku). Ve třinácti letech tak byla prokázána korelace výčetní tloušťky se světelnými veličinami GFr, Op, DSF, ISF, TSF na úrovni  $R^2 = 53,4 \%$ , resp.  $53,4 \%$ , resp.  $47,9 \%$ , resp.  $52,4 \%$ , resp.  $49,1 \%$ .

Ačkoliv všechny nalezené signifikantní modely byly polynomy druhého stupně, vykazovala převážná část modelů (44 z 85) téměř lineární průběh křivky (v tab. 19 označeny zeleně). Konvexní tvar křivky byl zjištěn u 24 regresních modelů (v tab. 19 označeny modře), ale v případě konvexních modelů ve věku 9, 10, 11, 16 let a v souborném hodnocení bez rozlišení věku jedinců (vždy pro DSF, TSF) šlo o velmi slabě konvexně zakřivené křivky. Konkávní tvar křivky modelů byl prokázán u 17 případů, ale v případě modelů s nezávisle proměnnou GFr a Op ve věku 20 let byly velmi slabě konkávní. V otázce samotného trendu lze konstatovat, že některé konkávní modely projevíly nárůst do hodnoty cca 60 – 70 % světelných veličin a poté prakticky konstantní hodnotu s nárůstem nezávisle proměnné (v 5 a 6 letech u GFr, Op, a ISF; v 7 letech pro DSF, TSF). Ve věku 19 let byl téměř konstantní vývoj modelů zjištěn od cca 75, resp. 80 % u modelů pro GFr a Op, resp. ISF. Klesající trend výčetní tloušťky s nárůstem světelných podmínek byl zjištěn pouze u modelů pro DSF a TSF v 5-ti a 6-ti letech, a to od hodnoty 50 % (v pěti letech), resp. 70 % (v šesti letech). U konvexně orientovaných modelů byl v několika případech vývoj modelů zpočátku konstantní a až poté docházelo k nárůstu. Stalo se tak konkrétně v případech konstantního průběhu do hodnoty cca 40 % GFr, Op, ISF ve věku 9 a 11 let; do 20 % GFr, Op a ISF ve věku 10 let; a do 60 % DSF a TSF v 20 letech. Stejně tak u prokázaných signifikantních modelů vlivu světla na výčetní tloušťku všech bukových jedinců bez ohledu na jejich věk byl zjištěn u veličin GFr, Op, ISF zprvu konstantní průběh modelů (do hodnoty cca 40 % GFr, Op, ISF) a poté výraznější nárůst. Nepatrný pokles závisle proměnné s nárůstem nezávisle proměnné byl u konvexních modelů nalezen ve věku 9 let (do cca 20 % GFr, Op, ISF), 11 let (do cca 20 % GFr a Op) a 20 let (do cca 40 % DSF a TSF).

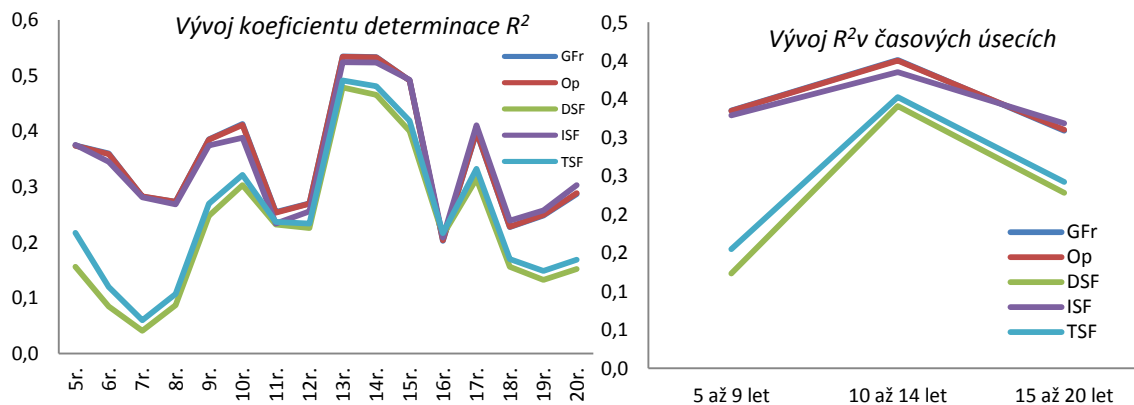
Souhrnně lze konstatovat, že všechny nalezené signifikantní modely vykazovaly pozitivní korelaci nárůstu výčetní tloušťky s nárůstem světelných podmínek na celém světelném gradientu, nebo na jeho podstatné části u těch modelů, pokud byl v rámci určitého rozpětí světelných podmínek zjištěn buď víceméně konstantní vývoj výčetní tloušťky s nárůstem porostního světla, nebo pokud v určitém světelném rozsahu modely vykazovaly pokles výčetní tloušťky s nárůstem světelných veličin (jak je detailněji popsáno výše). Tomu odpovídají i hodnoty průměrné výčetní tloušťky na jednotlivých variantách obnovních prvků (tab. 20), i když z tabulky je zřejmé, že ve střední části zkoumaného věkového rozpětí se výčetní tloušťka buku na náseku přibližuje, shoduje, či dokonce nepatrně převyšuje výčetní tloušťku buků rostoucích na holé seči.



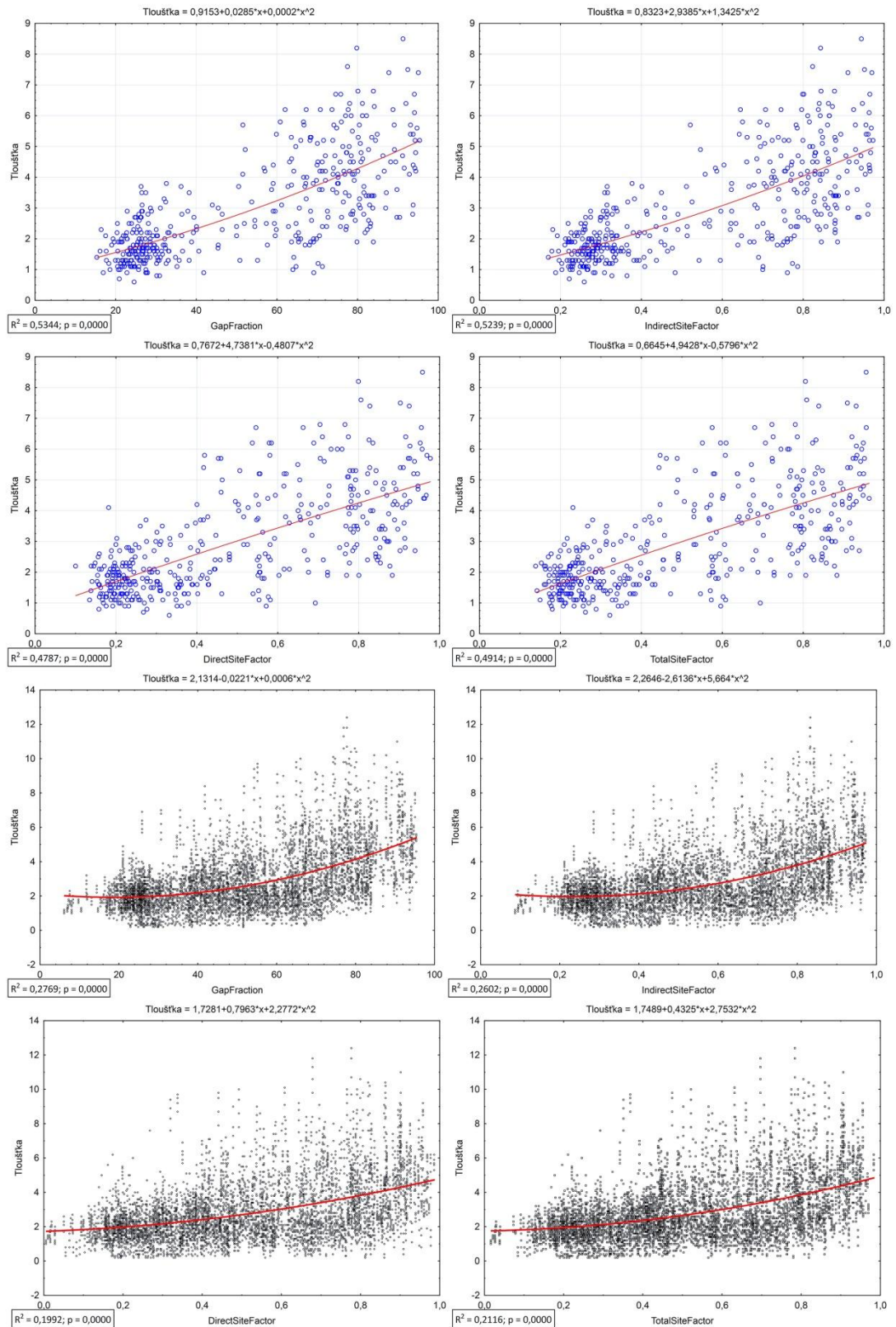
Tab. 19: Tabulka signifikantních modelů závislosti tloušťky buku (DBH) na světelných veličinách.

Věk	veličina	regresní model	Věk	veličina	regresní model
5 let	GFr	DBH = -1,3353+0,0795*x-0,0006*x <sup>2</sup>	13 let	GFr	DBH = 0,9153+0,0285*x+0,0002*x <sup>2</sup> ZOBRAZ
	Op	DBH = -1,3367+0,0791*x-0,0006*x <sup>2</sup>		Op	DBH = 0,9106+0,0285*x+0,0002*x <sup>2</sup>
	DSF	DBH = -0,6723+7,1695*x-6,8887*x <sup>2</sup>		DSF	DBH = 0,7672+4,7381*x-0,4807*x <sup>2</sup> ZOBRAZ
	ISF	DBH = -1,6966+8,6769*x-6,5807*x <sup>2</sup>		ISF	DBH = 0,8323+2,9385*x+1,3425*x <sup>2</sup> ZOBRAZ
	TSF	DBH = -1,1445+8,9732*x-8,5138*x <sup>2</sup>		TSF	DBH = 0,6645+4,9428*x-0,5796*x <sup>2</sup> ZOBRAZ
6 let	GFr	DBH = -1,1804+0,0723*x-0,0005*x <sup>2</sup>	14 let	GFr	DBH = 0,5176+0,0571*x-7,0351E-5*x <sup>2</sup>
	Op	DBH = -1,1695+0,0714*x-0,0004*x <sup>2</sup>		Op	DBH = 0,5172+0,0569*x-6,9389E-5*x <sup>2</sup>
	DSF	DBH = 0,2783+3,5235*x-2,5448*x <sup>2</sup>		DSF	DBH = 0,749+5,8919*x-1,3936*x <sup>2</sup>
	ISF	DBH = -1,2371+6,7582*x-3,9009*x <sup>2</sup>		ISF	DBH = 0,4877+5,4754*x-0,6901*x <sup>2</sup>
	TSF	DBH = -0,133+4,955*x-3,7052*x <sup>2</sup>		TSF	DBH = 0,6033+6,3005*x-1,6669*x <sup>2</sup>
7 let	GFr	DBH = 0,0746+0,0266*x+2,6676E-5*x <sup>2</sup>	15 let	GFr	DBH = 0,9107+0,0442*x+7,8355E-5*x <sup>2</sup>
	Op	DBH = 0,0696+0,0267*x+2,4532E-5*x <sup>2</sup>		Op	DBH = 0,9156+0,0437*x+8,1422E-5*x <sup>2</sup>
	DSF	DBH = 0,9006+2,2387*x-1,4161*x <sup>2</sup>		DSF	DBH = 1,1085+4,8927*x-0,5018*x <sup>2</sup>
	ISF	DBH = 0,1009+2,4504*x+0,1819*x <sup>2</sup>		ISF	DBH = 0,9816+3,7309*x+1,1679*x <sup>2</sup>
	TSF	DBH = 0,6796+2,8322*x-1,7608*x <sup>2</sup>		TSF	DBH = 0,9696+5,2331*x-0,6584*x <sup>2</sup>
8 let	GFr	DBH = 0,6345+0,0264*x+2,0953E-5*x <sup>2</sup>	16 let	GFr	DBH = 1,7152+0,0211*x+7,7382E-5*x <sup>2</sup>
	Op	DBH = 0,64+0,026*x+2,3285E-5*x <sup>2</sup>		Op	DBH = 1,7149+0,021*x+7,7858E-5*x <sup>2</sup>
	DSF	DBH = 1,4947+1,2322*x+0,0583*x <sup>2</sup>		DSF	DBH = 2,0745+0,5199*x+1,9078*x <sup>2</sup>
	ISF	DBH = 0,7659+1,9869*x+0,5733*x <sup>2</sup>		ISF	DBH = 1,7557+1,7216*x+1,0223*x <sup>2</sup>
	TSF	DBH = 1,3519+1,5091*x-0,0013*x <sup>2</sup>		TSF	DBH = 2,0082+0,7839*x+1,7331*x <sup>2</sup>
9 let	GFr	DBH = 1,9881-0,0168*x+0,0004*x <sup>2</sup>	17 let	GFr	DBH = 1,488+0,0287*x+0,0002*x <sup>2</sup>
	Op	DBH = 1,9957-0,0171*x+0,0004*x <sup>2</sup>		Op	DBH = 1,4962+0,028*x+0,0002*x <sup>2</sup>
	DSF	DBH = 1,6746+0,437*x+1,7268*x <sup>2</sup>		DSF	DBH = 1,9411+2,2208*x+1,8961*x <sup>2</sup>
	ISF	DBH = 2,1116-2,1228*x+4,4087*x <sup>2</sup>		ISF	DBH = 1,6318+1,9311*x+2,9027*x <sup>2</sup>
	TSF	DBH = 1,6989+0,1482*x+2,1232*x <sup>2</sup>		TSF	DBH = 1,8011+2,5159*x+1,8158*x <sup>2</sup>
10 let	GFr	DBH = 2,1701-0,0035*x+0,0003*x <sup>2</sup>	18 let	GFr	DBH = 1,8488+0,0488*x-9,2886E-6*x <sup>2</sup>
	Op	DBH = 2,1745-0,0038*x+0,0003*x <sup>2</sup>		Op	DBH = 1,879+0,0474*x+1,5941E-6*x <sup>2</sup>
	DSF	DBH = 2,0938+0,7179*x+1,6856*x <sup>2</sup>		DSF	DBH = 2,7102+3,2559*x+0,1496*x <sup>2</sup>
	ISF	DBH = 2,23-0,6847*x+3,2164*x <sup>2</sup>		ISF	DBH = 2,4139+2,5453*x+1,623*x <sup>2</sup>
	TSF	DBH = 2,0861+0,5738*x+1,9172*x <sup>2</sup>		TSF	DBH = 2,3723+4,1513*x-0,3789*x <sup>2</sup>
11 let	GFr	DBH = 2,7087-0,0178*x+0,0004*x <sup>2</sup>	19 let	GFr	DBH = -3,6412+0,2157*x-0,0012*x <sup>2</sup>
	Op	DBH = 2,7036-0,0175*x+0,0004*x <sup>2</sup>		Op	DBH = -3,6512+0,215*x-0,0012*x <sup>2</sup>
	DSF	DBH = 2,2827+0,5892*x+1,736*x <sup>2</sup>		DSF	DBH = 3,244+1,7347*x+1,6215*x <sup>2</sup>
	ISF	DBH = 2,6007-1,1432*x+3,1555*x <sup>2</sup>		ISF	DBH = -2,9696+18,263*x-8,7899*x <sup>2</sup>
	TSF	DBH = 2,2989+0,4031*x+1,9376*x <sup>2</sup>		TSF	DBH = 2,7132+3,1079*x+0,8163*x <sup>2</sup>
12 let	GFr	DBH = 1,4575+0,0076*x+0,0002*x <sup>2</sup>	20 let	GFr	DBH = -4,4047+0,2272*x-0,0011*x <sup>2</sup>
	Op	DBH = 1,4435+0,0081*x+0,0002*x <sup>2</sup>		Op	DBH = -4,329+0,2236*x-0,001*x <sup>2</sup>
	DSF	DBH = 0,8742+4,5216*x-1,6483*x <sup>2</sup>		DSF	DBH = 6,2703-7,5584*x+9,6597*x <sup>2</sup>
	ISF	DBH = 1,1983+1,6424*x+1,2535*x <sup>2</sup>		ISF	DBH = -1,6266+13,0356*x-3,3611*x <sup>2</sup>
	TSF	DBH = 0,7357+4,814*x-1,8035*x <sup>2</sup>		TSF	DBH = 6,2121-7,6759*x+9,9498*x <sup>2</sup>
Vše	GFr	DBH = 2,1314-0,0221*x+0,0006*x <sup>2</sup> ZOBRAZ			
	Op	DBH = 2,1415-0,0225*x+0,0006*x <sup>2</sup>			
	DSF	DBH = 1,7281+0,7963*x+2,2772*x <sup>2</sup> ZOBRAZ			
	ISF	DBH = 2,2646-2,6136*x+5,664*x <sup>2</sup> ZOBRAZ			
	TSF	DBH = 1,7489+0,4325*x+2,7532*x <sup>2</sup> ZOBRAZ			

DBH – výčetní tloušťka [cm]; Vše – znamená souborné hodnocení bez ohledu na věk jedinců  
zelená – téměř lineární průběh modelu; oranžová – konkávní křivka modelu; modrá – konvexní křivka modelu; ZOBRAZ – označuje zobrazené grafy na následující straně



Obr. 45: Grafy vývoje koeficientu determinace R<sup>2</sup> v průběhu jednotlivých let i časových období.



Obr. 46: Vybrané modely vlivu světelných veličin (otevřenosti prostního zápoje) na výčetní tloušťku jedinců umělé obnovy buku lesního. S modrými body jsou grafy signifikantních modelů výčetní tloušťky jedinců ve věku 13 let od založení; s černými body jsou grafy signifikantních modelů výčetní tloušťky jedinců bez rozlišení jejich věku.



Tab. 20: Výčetní tloušťka uměle obnoveného buku lesního v závislosti na obnovní seči, světelných podmínkách seče a věku jedinců; část I.(část II. – další strana).

	DBH – výčetní tloušťka ( $\mu \pm \sigma$ )[cm] mladých bukových porostů v jednotlivých letech (roky od založení) – I. část																			světlo					
	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	$\mu \pm \sigma$ [%]	GFR	Op	DSF	ISF	TSF			
Holína	7,16 ± 2,29	6,38 ± 1,97	5,95 ± 1,77	5,44 ± 1,57	x	5,17 ± 1,42	4,92 ± 1,34	4,68 ± 1,23	4,34 ± 1,14	x	3,85 ± 1,09	3,10 ± 0,97	2,35 ± 0,77	1,66 ± 0,60	1,05 ± 0,45	88,6±13,8	88,7±13,7	88,6±15,2	90,4±12,6	88,8±14,6					
Násek	6,72 ± 1,84	5,90 ± 1,52	5,55 ± 1,41	5,29 ± 1,43	x	5,08 ± 1,37	4,84 ± 1,27	x	4,47 ± 1,21	4,09 ± 1,01	3,41 ± 0,92	2,50 ± 0,79	2,10 ± 0,63	1,47 ± 0,55	1,24 ± 0,52	77,3±14,8	77,6±14,8	77,8±19,0	81,0±14,5	78,2±18,0					
Kotlík	x	4,72 ± 1,43	4,60 ± 1,35	4,39 ± 1,27	4,20 ± 1,19	3,86 ± 1,26	3,64 ± 1,26	3,43 ± 1,16	3,17 ± 1,05	2,91 ± 1,02	2,73 ± 0,87	2,29 ± 0,85	2,16 ± 0,90	1,79 ± 0,82	1,28 ± 0,71	x	59,5±18,5	59,9±18,4	60,2±26,1	64,7±18,4	60,8±24,6				

DBH – výčetní tloušťka;  $\mu$  – aritmetický průměr;  $\sigma$  – směrodatná odchylka; U – okamžik jednorázového uvolnění podsady domýtnou fází clonné seče;

x – absence výzkumné plochy

Pozn.: 1) hodnoty DBH mladých bukových porostů v jednotlivých letech u holiny, náseku a kotlíku jsou spočteny ze všech výzkumných ploch, které byly v dané obnovní variantě a v daném stáří měřeny; světelné veličiny holiny, kotlíku a náseku jsou spočteny ze všech výzkumných ploch spadajících do dané obnovní varianty

2) u podsadeb se světelné charakteristiky vztahují ke všem ročníkům měření na dané výzkumné ploše s výjimkou případů, kdy byly plochy uvolněny – po uvolnění jsou zabarveny červeně

3) volba barvy číslic výzkumných ploch podsadeb je náhodná a má za cíl pouze propojení jednotlivých ročníků měření na totožné výzkumné ploše a zároveň propojení světelných veličin a hodnot DBH bukových jedinců v jednotlivých letech na dané ploše

4) výzkumná plocha 26x (v tabulce podtržená) nebyla do této tabulky započítána – jedná se o plochu zahrnující vnější i vnitřní okraj okrajové seče, tedy plochu s vysoce proměnným světelným gradientem





Tab. 20: II. část.

DBH ( $\mu \pm \sigma$ ) [cm]	DBH ( $\mu \pm \sigma$ ) [cm] mladých bukových porostů v jednotlivých letech (roky od založení) – II. část; světlo ( $\mu \pm \sigma$ ) [%]: GFr, Op, DSF, ISF, TSF															
	20	19	18	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5
4,06 ± 1,14	3,67 ± 1,02	3,30 ± 0,89	2,85 ± 0,73	44,2±3,0 44,4±3,0 42,2±11,0 46,6±3,2 42,8±9,7					78,5±10,0 78,8±10,0 78,0±17,9 82,8±10,5 78,6±16,6	2,63 ± 0,84	2,05 ± 0,70	1,68 ± 0,62	28,1±6,9 28,5±6,9 24,1±7,7 32,8±7,4 25,2±7,5		0,52 ± 0,23	29,0±3,6 29,2±3,7 28,2±7,4 32,8±4,0 28,8±6,6
	4,10 ± 1,57	3,74 ± 1,41	3,32 ± 1,21	43,8±2,8 43,9±2,8 43,5±11,7 45,8±2,5 43,8±10,4	89,7±6,3 89,8±6,2 92,4±10,0 92,1±5,3 92,3±9,1	2,86 ± 0,99	2,26 ± 0,78	1,88 ± 0,72	29,5±4,8 29,9±4,8 29,3±7,8 34,1±5,1 30,0±7,3							
			2,68 ± 0,85	2,37 ± 0,76	1,95 ± 0,66	45,5±3,0 45,6±3,0 43,3±11,2 47,9±3,2 43,9±9,9		2,76 ± 0,87	2,53 ± 0,80	2,31 ± 0,73	2,11 ± 0,66	19,8±6,1 20,1±6,2 21,2±10,2 22,8±6,7 21,4±9,6				
			2,07 ± 0,49	1,80 ± 0,42	1,58 ± 0,39	1,30 ± 0,38	23,3±3,5 23,4±3,5 23,4±12,3 25,7±3,7 23,7±11,0			2,82 ± 0,69	2,59 ± 0,62	2,36 ± 0,56	2,16 ± 0,52	38,6±6,2 38,8±6,2 43,0±10,8 41,1±6,2 42,8±9,8		
				26,4±5,2 26,6±5,3 22,8±5,1 28,8±6,2 23,6±4,5	2,40 ± 0,55	2,07 ± 0,48	1,53 ± 0,44	98,0±4,8 98,0±4,7 98,3±5,4 98,5±4,1 98,3±5,2	3,58 ± 1,07	2,93 ± 0,87	2,18 ± 0,70	39,0±4,9 39,0±5,0 49,2±7,6 39,8±6,3 47,8±6,6				
				2,28 ± 0,71	2,11 ± 0,66	1,94 ± 0,62	1,64 ± 0,50	22,6±4,1 22,7±4,2 19,9±4,7 24,5±4,8 20,5±4,1								
				2,67 ± 0,64	2,34 ± 0,57	2,03 ± 0,49	1,66 ± 0,44	28,0±3,1 28,1±3,2 29,5±7,6 28,7±4,5 29,4±6,9							26x	26x

Clonná seč – podsadba bukem





### 6.1.3 Relativní výškový růst – RHG

Statistické analýzy relativního výškového růstu (RHG = přírůstek daného roku/celková výška na konci vegetačního období daného roku) přinesly zjištění vysoce signifikantního vlivu světla na RHG ( $p < 0,0001$ ), a to nalezením signifikantního regresního modelu pro každou ze sledovaných veličin světla (resp. otevřenosti porostního zápoje). U všech pěti nalezených regresních modelů byla zároveň zjištěna signifikance Spearmanova korelačního koeficientu ( $r_s$ ). Ve všech pěti případech byla zjištěna nejtěsnější korelace při proložení polynomem druhého stupně, vždy šlo o konkávní orientaci modelu, vždy s pozvolným, plynulým vrcholem okolo 50 % světelného požitku volné plochy. Regresní modely i výsledky statistických analýz zobrazuje tabulka 21. S ohledem na skutečnost nižších hodnot korelace (tj. nízké hodnoty koeficientu determinace  $R^2$ ) je zjevné, že na celkovém přírůstu se podílí významně nejen světlo samotné, ale i celková výška jedince. Proto toto souhrnné hodnocení přírůstu jedinců v takto širokém výškovém rozpětí (viz tab. 17), podmíněné širokým rozpětím věku bukových jedinců 5 – 20 let, přineslo navzdory prokázání signifikantního vlivu světla na relativní výškový růst celkově nižší úroveň korelace.

Tab. 21: *Signifikantní regresní modely relativního výškového růstu (RHG) uměle obnoveného buku (ve věku 5 – 20 let) v závislosti na světelných veličinách.*

Index	regresní model	proměnná x/y	$R^2$ (%)	p	$r_s$
RHG	$RHG = 0,0725 + 0,0031 \cdot x - 0,000032 \cdot x^2$	GFr/RHG	7,1	0,0000	-0,1291
RHG	$RHG = 0,0721 + 0,0031 \cdot x - 0,000032 \cdot x^2$	Op/RHG	7,0	0,0000	-0,1286
RHG	$RHG = 0,1024 + 0,1799 \cdot x - 0,1951 \cdot x^2$	DSF/RHG	4,2	0,0000	-0,1225
RHG	$RHG = 0,0689 + 0,3038 \cdot x - 0,2932 \cdot x^2$	ISF/RHG	6,0	0,0000	-0,1221
RHG	$RHG = 0,0961 + 0,2061 \cdot x - 0,2189 \cdot x^2$	TSF/RHG	4,7	0,0000	-0,1244

červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a  $r_s$ ; RHG – relativní výškový růst

### 6.1.4 Relativní tloušťkový růst – RRG

Statistická šetření relativního tloušťkového růstu (tloušťkový přírůstek daného roku/celková výčetní tloušťka) prokázaly signifikantní vliv světla na RRG. Signifikantní regresní modely byly nalezeny u čtyř z pěti světelných veličin; vliv ISF na RRG nebyl signifikantní, ačkoliv výsledek testu se pohyboval relativně blízko hranici zamítnutí nulové hypotézy  $H_0$  ( $p = 0,059$ ), resp. statistické významnosti. Stejně jako u RHG, i v případě RRG byla u signifikantních regresních modelů zjištěna nízká korelace (tj. koeficient determinace  $R^2$ ), což lze opět vysvětlit vlivem dimenze jedince, resp. jeho tloušťky na tloušťkový přírůstek. Na celkovém přírůstu se tedy podílí významně nejen světlo samotné, ale i celková tloušťka jedince, což způsobilo nižší korelaci RRG se signifikantními světelnými veličinami. Rozpětí tlouštěk studovaných jedinců je zjevné z tabulky 20. Signifikance čtyř prokázaných regresních modelů byla potvrzena signifikancí Spearmanova korelačního koeficientu ( $r_s$ ). Nejtěsnější proložení vykazoval vždy polynom druhého stupně a průběh modelů byl vždy konkávní, s vrcholem okolo 50 % světelných podmínek volné plochy, resp. 50 % GFr, Op, DSF, resp. TSF. Tvar a průběh všech prokázaných regresních modelů v rámci hodnocení RRG i výše popsaného RHG byl tedy zcela shodný. Signifikantní regresní modely znázorňuje tabulka 22.

Tab. 22: *Signifikantní regresní modely relativního tloušťkového růstu (RRG) uměle obnoveného buku (ve věku 5 – 20 let) v závislosti na světelných veličinách.*

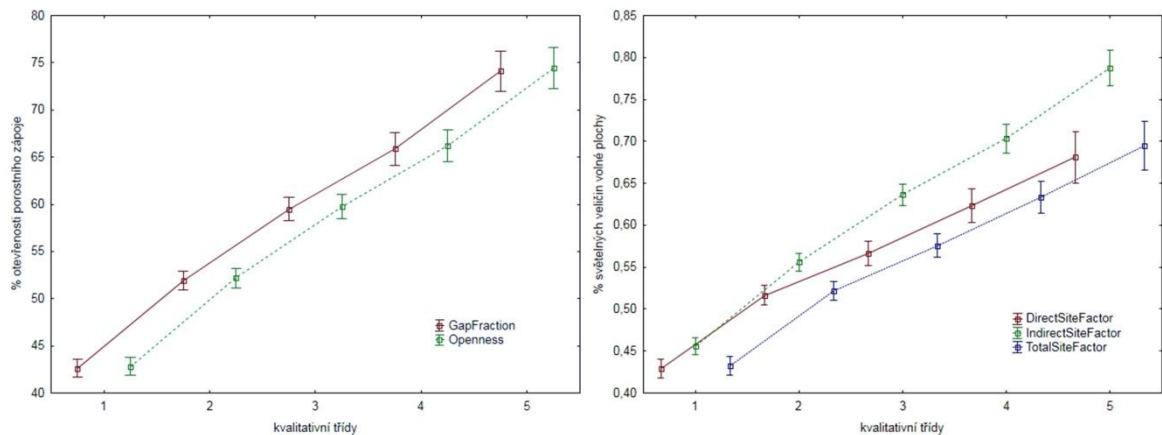
Index	regresní model	proměnná x/y	$R^2$ (%)	p	$r_s$
RRG	$RRG = 0,0224 + 0,0066 \cdot x - 0,000064 \cdot x^2$	GFr/RRG	7,1	0,0053	-0,0699
RRG	$RRG = 0,0216 + 0,0066 \cdot x - 0,000063 \cdot x^2$	Op/RRG	7,0	0,0065	-0,0693
RRG	$RRG = 0,0989 + 0,3321 \cdot x - 0,3356 \cdot x^2$	DSF/RRG	3,0	0,0016	-0,0840
RRG	$RRG = 0,0838 + 0,3941 \cdot x - 0,3906 \cdot x^2$	TSF/RRG	3,6	0,0025	-0,0824

červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a  $r_s$ ; RRG – relativní tloušťkový růst



### 6.1.5 Morfologická kvalita uměle obnoveného buku v závislosti na světelných podmínkách

Statistická analýza vlivu světelných podmínek na morfologickou kvalitu jedinců buku byla provedena formou testování vlivu světla (pěti světelných veličin GFr, Op, DSF, ISF, TSF) na kvalitativní třídu v rámci stupnice kvality, zahrnující 5 kvalitativních tříd. Stupnice morfologické kvality je detailně popsána a rozebrána v kapitole *metodiky výzkumného tématu č. II (kap. 3. 4)*, kde je také popsána podoba vstupní databáze pro statistické analýzy. Hodnocení byli souhrnně všichni jedinci bez ohledu na jejich věk. Statistická analýza (hodnotící v konečné podobě 5993 jedinců buku ve věku 5 až 20 let) přinesla **při testování všech pěti světelných charakteristik (GFr, Op, DSF, ISF, TSF) zcela totožný výsledek, a to prokázání signifikantního vlivu ( $p < 0,05$ ) porostního světla na morfologickou kvalitu buků**, resp. na jejich příslušnost do konkrétní kvalitativní třídy v rámci škály pěti kvalitativních tříd. Výsledek všech analýz je zobrazen na obr. 47. Světelné podmínky, ve kterých rostou jedinci kvalitativní třídy 1, nebo 2, nebo 3, nebo 4, nebo 5 se signifikantně liší od světelných podmínek jedinců z každé jiné kvalitativní třídy.



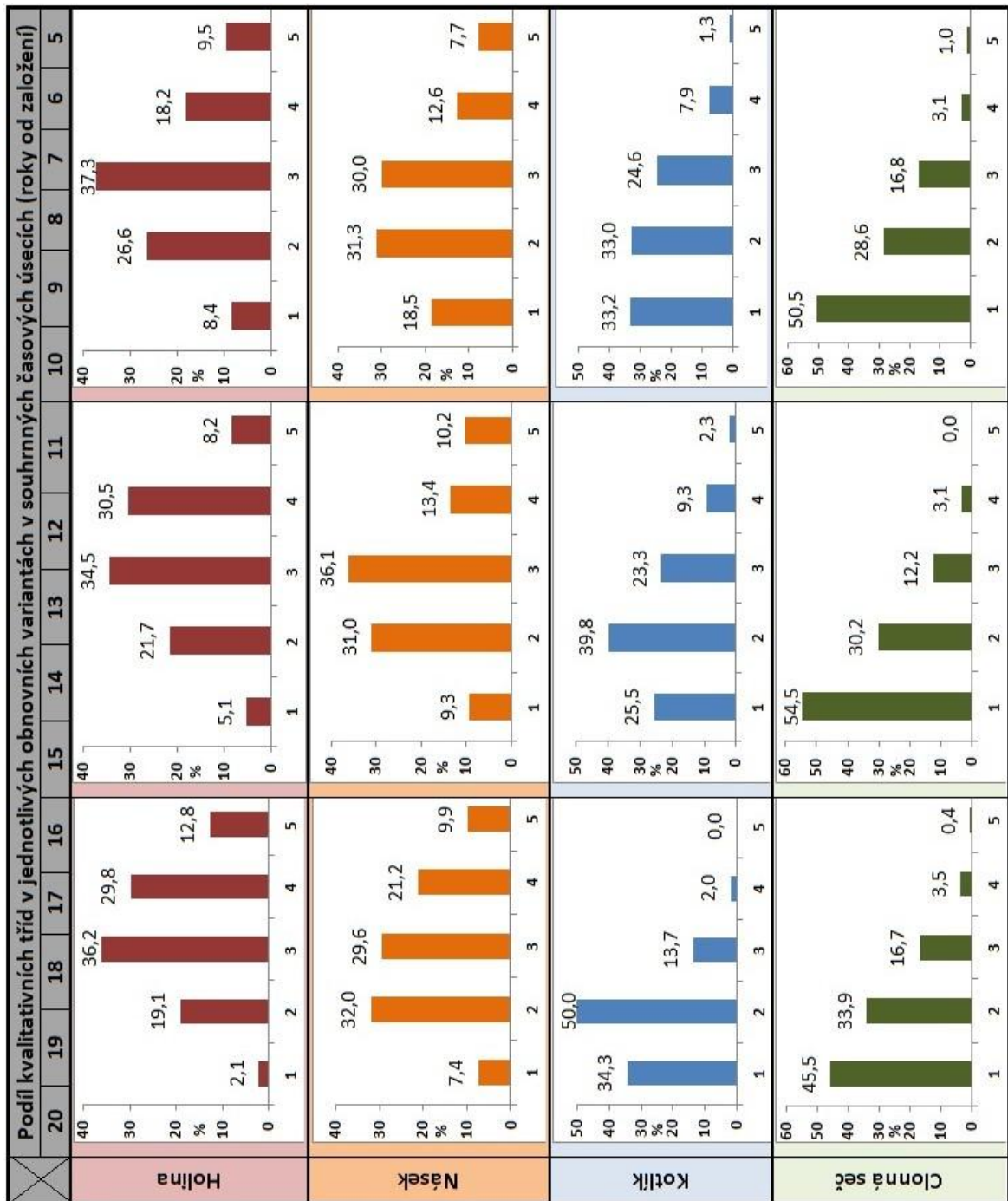
Obr. 47: Hodnoty aritmetického průměru a intervaly spolehlivosti (na hladině významnosti 95 %) veličin otevřenosti porostního zápoje a světelných veličin v jednotlivých kvalitativních třídách.

Pozn.: Intervaly spolehlivosti (IS) zobrazují výskyt hodnot se statistickou pravděpodobností 95 %; při překryvu úseček IS na ose y není prokázán signifikantní rozdíl (zde nikde nenastalo). IS se porovnávají v rámci totožného znaku, resp. světelné veličiny (tj. barvy křivky grafu). V tomto případě je signifikantní rozdíl mezi všemi kvalitativními třídami ve všech sledovaných pěti veličinách (GFr, Op, DSF, ISF, TSF), (tj. překryv nenastává). Nejblíže k překryvu úseček IS vykazují kvalitativní třídy 4 a 5 (obecně netvární jedinci) u světelné veličiny DSF. Mezi těmito dvěma třídami kvality je statistický rozdíl v hodnotě DSF (přímé složky záření vztahené k volné ploše; zobrazeno hnědou křivkou v pravém grafu), ve které jedinci kvalitativních tříd 4 a 5 rostli, relativně nejslabší, avšak signifikantní (což potvrdil i výsledek testů mnohonásobného porovnání).

Podíl jednotlivých kvalitativních tříd v rámci čtyř obnovních variant a v rámci tří věkových etap (5–10 let; 11–15 let; 16–20 let) znázorňuje v grafické formě tabulka 23. Je třeba zdůraznit, že v případě clonných sečí (resp. podsadeb bukem) byly do jedné skupiny souhrnně sloučeny clonné seče s rozličnými světelnými podmínkami (resp. s rozličnou intenzitou horní porostní clony); tato různorodost v otázce světelných podmínek je velmi dobře zřejmá z tabulek 17 a 20, kde jsou uvedeny hodnoty světelných charakteristik na jednotlivých výzkumných plochách clonných sečí. Do následujícího kvalitativního hodnocení opět nebyla zahrnuta proměnná plocha č. 26x, ani plochy 1zz, 3zz a 4zz po jednorázovém uvolnění.



Tab. 23: Podíl jednotlivých kvalitativních tříd mezi jedinci buku lesního rostoucího v rámci rozličných obnovních sečí, v různých časových obdobích od založení kultur.





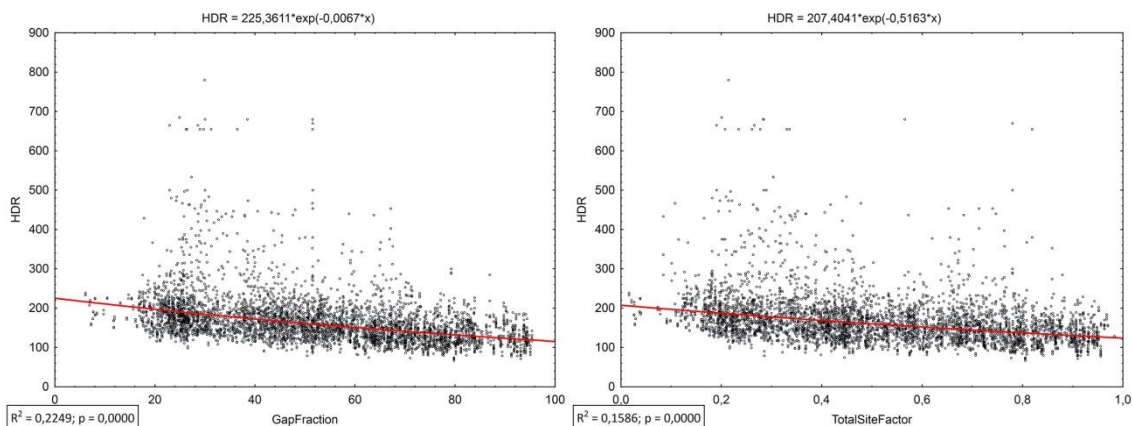
### 6.1.6 Štíhlostní kvocient jedinců buku z umělé obnovy v závislosti na světelných podmínkách

Statistické analýzy vlivu světla na hodnotu štíhlostního kvocientu ( $HDR = H/DBH$ ; kde H je výška jedince v cm a DBH je výčetní tloušťka v cm) byly provedeny na totožném souboru jedinců, jako v případě hodnocení vlivu světla na výšku, výčetní tloušťku a morfologickou kvalitu (viz kap. 3.4). Výsledkem statistických analýz bylo prokázání **signifikantního vlivu světla na hodnotu štíhlostního kvocientu**, a to nalezením pěti signifikantních regresních modelů závislosti štíhlostního kvocientu na světelných podmínkách, z pěti potenciálních možností. Statistická závislost byla navíc prokázána na velmi vysoké úrovni, a to ve všech pěti modelech při  $p < 0,0001$  (viz tab. 24). U všech pěti prokázaných signifikantních modelů vlivu světelných veličin (GFr, Op, DSF, ISF, TSF) na hodnotu štíhlostního kvocientu byla navíc jejich signifikance potvrzena také statisticky významnou hodnotou Spearmanova korelačního koeficientu ( $r_s$ ). Všechny prokázané modely byly modely exponenciálními (tab. 24) a vykazovaly zcela totožný trend setrvalého poklesu hodnoty štíhlostního kvocientu s nárůstem světelných podmínek.

Tab. 24: Signifikantní regresní modely vývoje štíhlostního kvocientu uměle obnoveného buku v závislosti na světelných veličinách.

Index	regresní model	proměnná x/y	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
HDR	$HDR = 225,3611 \cdot \exp(-0,0067 \cdot x)$	GFr/HDR (*)	22,5	0,0000	-0,5030
HDR	$HDR = 225,4646 \cdot \exp(-0,0067 \cdot x)$	Op/HDR	22,5	0,0000	-0,5029
HDR	$HDR = 203,4271 \cdot \exp(-0,4847 \cdot x)$	DSF/HDR	14,7	0,0000	-0,4064
HDR	$HDR = 225,9056 \cdot \exp(-0,6305 \cdot x)$	ISF/HDR	21,7	0,0000	-0,4967
HDR	$HDR = 207,4041 \cdot \exp(-0,5163 \cdot x)$	TSF/HDR (*)	15,9	0,0000	-0,4234

(\*) – vybrané modely zobrazené graficky; červeně jsou zobrazeny statisticky významné hodnoty p a r<sub>s</sub>; HDR – štíhlostní kvocient

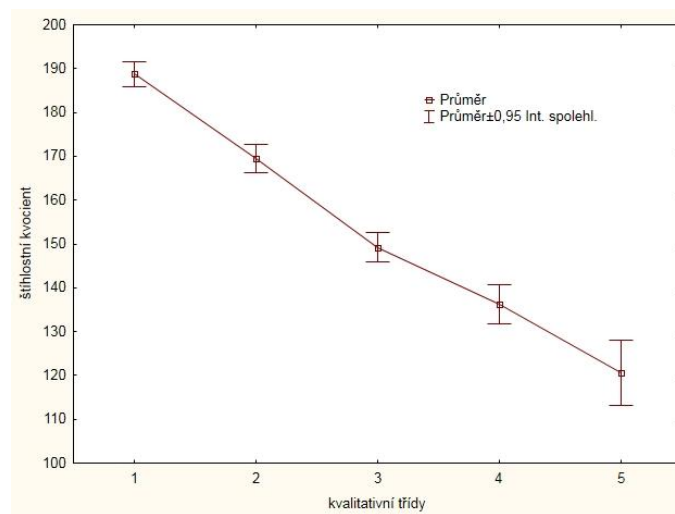


Obr. 48: Vybrané grafy signifikantních modelů vývoje štíhlostního kvocientu uměle obnovených jedinců buku lesního ve věku 5 – 20 let v závislosti na světelných podmínkách (otevřenosti porostního zápoje).



### 6.1.7 Morfologická kvalita jedinců a její vazba na hodnotu štíhlostního kvocientu buku z umělé obnovy

S ohledem na prokázání signifikantního vlivu světla na kvalitu jedinců buku a signifikantního vlivu světla na hodnotu štíhlostního kvocientu buku byla následně provedena statistická analýza s cílem zjistit, zda existuje prokazatelná souvislost mezi štíhlostním kvocientem a celkovou morfologickou kvalitou uměle obnoveného buku, či nikoliv. Zjištění takové vazby je zvláště významné z pohledu provozní praxe, neboť štíhlostní kvocient patří mezi provozně snadno zjistitelné veličiny. Statistická analýza (provedená na databázi jedinců, popsané v kap. 3.4) prokázala **signifikantní vazbu** ( $p < 0,05$ ) **mezi kvalitativní třídou** (branou na základě stupnice morfologické kvality jedinců) **a hodnotou štíhlostního kvocientu** ( $HDR = H/DBH$ ). Výsledek analýzy je zobrazen na obr. 49. Jedinci kvalitativní třídy 1, nebo 2, nebo 3, nebo 4, nebo 5 se signifikantně liší hodnotou svého štíhlostního kvocientu od hodnoty štíhlostního kvocientu jedinců z každé jiné kvalitativní třídy.



Obr. 49: Hodnoty aritmetického průměru a intervaly spolehlivosti (na hladině významnosti 95 %) štíhlostního kvocientu v jednotlivých kvalitativních třídách.

Pozn.: Intervaly spolehlivosti (IS) zobrazují výskyt hodnot se statistickou pravděpodobností 95 %; při překryvu úseček IS na ose y není prokázán signifikantní rozdíl, ale v tomto případě je signifikantní rozdíl mezi všemi kvalitativními třídami (překryv nenastává). Nejbližše k překryvu úseček IS mají kvalitativní třídy 4 a 5 (obecně netvární jedinci), mezi těmito dvěma třídami kvality je statistický rozdíl relativně nejslabší, avšak stále signifikantní (což potvrdil i výsledek testů mnohonásobného porovnání).

Z pohledu pěstební praxe je důležitá ta skutečnost, že při snaze o získání vysoké morfologické kvality jedinců (tj. kvalitativní třída 1 a 2) je nutné, aby se štíhlostní kvocient pohyboval nad hodnotou 170; tato podmínka je navíc provozně snadno kontrolovatelná. Dosažením této hodnoty do prokázaných regresních modelů vývoje štíhlostního kvocientu v závislosti na světelných podmínkách (viz tab. 24) byly zjištěny následující hraniční světelné podmínky, pod jejichž úrovní by jedinci, s cílem o dosažení požadované kvality, měli růst. Hraničními hodnotami sledovaných světelných veličin k dosažení morfologické kvality jedinců třídy 1 a 2 jsou:  $GFr = 42$ ;  $Op = 42$ ;  $DSF = 0,36$ ;  $ISF = 0,45$ ;  $TSF = 0,38$  (pro dosažení výhradně nejkvalitnější třídy 1 by se světelné podmínky měly snížit pod hranici  $GFr = 25$ ;  $Op = 25$ ;  $DSF = 0,14$ ;  $ISF = 0,27$ ;  $TSF = 0,16$ ). Těmito zjištěným hraničním hodnotám světelného požitku odpovídají i hodnoty z obr. 47, kde je znázorněné světelné klima statisticky příznačné pro dané kvalitativní třídy.





### 6.1.8 Reakce buku rostoucího v podsadbě na jednorázové uvolnění horní porostní clony domýtnou fází clonné seče

Do analýzy této problematiky byly zahrnuty celkem tři plochy, na kterých během měření pro účely této disertační práce došlo k jednorázovému uvolnění horní porostní clony obnovovaného porostu domýtnou fází clonné seče. Šlo konkrétně o plochy 1xz, 3xz a 4xz (resp. 1zz, 3zz, 4zz – značeno po uvolnění). Změnu světelných podmínek znázorňují tabulky 17 a 20 průměrných výšek a tloušťek výzkumných ploch (plocha 4xz, resp. zz je znázorněna v horním řádku II. části tabulek znázorňujících parametry podsadeb; plocha 1xz, resp. zz je ve třetím řádku odspodu; plocha 3xz, resp. zz je nejstarší z uvedených). Výraznější zvýšení světelných podmínek na ploše 1zz bylo způsobeno nejen domýcením horní porostní etáže, ale zároveň přiřazením náseku k výzkumné ploše. V případě výškového a tloušťkového přírůstu byla plocha 1xz a 4xz (resp. 1zz a 4zz) porovnávána s dvěma stejně starými plochami (27x a 28x); plocha 3xz (resp. 3zz) byla (díky skutečnosti, že existovaly dva ročníky měření před jednorázovým smýcením) v otázce výškového i tloušťkového přírůstu porovnávána v rámci sebe samotné, tedy porovnáním 13. ročníku přírůstu výšky a tloušťky (posledního před uvolněním) a 14. ročníku přírůstu výšky a tloušťky (prvního po uvolnění).

#### 6.1.8.1 *Reakce výškového přírůstu*

Reakce výškového přírůstu buku v podsadbě na jednorázové uvolnění horní porostní clony obnovovaného porostu domýtnou fází clonné seče nebyla zjištěna. Při porovnání přírůstu (*T-testem*) na ploše 3 xz a 3zz byl zjištěn signifikantní rozdíl, ale signifikantně vyšší byla hodnota výškového přírůstu u 3xz než u 3zz, tedy při růstu jedinců v podsadbě. Výškový přírůst v podsadbě činil  $45 \pm 15$  cm, oproti přírůstu v prvním roce po uvolnění, který činil  $36 \pm 17$  cm.

Při porovnání výškového přírůstu (*T-testem*, nebo jeho neparametrickou obdobou *Mann-Whitneyovým U testem*) po jednorázovém uvolnění u plochy 1zz a 4zz (v prvním roce  $46 \pm 14$  cm; ve druhém roce  $48 \pm 19$  cm) s přírůstem stále cloněných ploch 27x a 28x (vše ve stejném stáří), nebyl zjištěn žádný signifikantní vliv ani v prvním, ani v druhém roce po uvolnění (v podsadbě 10. ročník přírůstu  $52 \pm 16$  cm; 11. ročník přírůstu  $49 \pm 16$  cm). Zároveň byl testován rozdíl mezi výškovým přírůstem prvního a druhého roku po uvolnění, kde se také neprokázal statistický rozdíl. Totéž bylo provedeno i u obou sledovaných ročníků výškového přírůstu na ploše 27x a 28x (tedy stále rostoucí v podsadbě) a ani zde nabylo zjištěno rozdíl ve výškovém přírůstu v desátém a jedenáctém roce růstu podsadeb pod stálou horní porostní clonou. Výsledky statistických analýz zobrazuje tab. 25.

Tab. 25: *Tabulka výsledků statistických testů ( $p < 0,05$ ; T-test, Mann-Whitneyův U test) mezi výškovým přírůstem uvolněných a stále cloněných podsadeb a mezi výší jejich přírůstu v 10. a 11. roce v rámci pěstebních variant.*

	10. ročník – 1. rok U	11. ročník – 2. rok U	10. ročník v cloně	11. ročník v cloně
10. ročník – 1. rok U		0,6666	0,1345	x
11. ročník – 2. rok U	0,6666		x	0,0688
10. ročník v cloně	0,1345	x		0,1138
11. ročník v cloně	x	0,0688	0,1138	

Pozn.: signifikantní rozdíl by byl zobrazen červeně; x – statistická analýza, která nebyla provedena (chybí věcný smysl porovnat různé dva ročníky přírůstu na různých plochách – resp. pěstebních variantách)

Vliv jednorázového uvolnění domýtnou fází clonné seče na výškový přírůst jedinců buku v prvním roce po uvolnění i v roce následujícím lze souhrnně označit za statistický nevýznamný, neprokázaný.



### 6.1.8.2 Reakce tloušťkového přírůstu

Statistické analýzy odezvy tloušťkového přírůstu na jednorázové uvolnění podsadeb buku domýtnou fází clonné seče přinesly zjištění významného vlivu tohoto pěstebního zásahu na tloušťkový přírůst v následujících dvou letech po uvolnění. Při statistickém testování tloušťkového přírůstu (*Mann-Whitneyovým U testem*) na ploše 3xz a 3zz byl zjištěn vysoce signifikantní vliv ( $p < 0,001$ ) mezi oběma tloušťkovými přírůsty, přičemž tloušťkový přírůst na ploše 3xz ve 13. roce růstu (posledním roce před jednorázovým uvolněním) byl  $0,39 \pm 0,12$  cm, zatímco po uvolnění (na 3zz), ve 14. roce růstu byl  $0,53 \pm 0,21$  cm.

Při srovnání tloušťkového přírůstu (*Mann-Whitneyovým U testem*) po jednorázovém uvolnění u jedinců rostoucích na výzkumných plochách 1xz a 4xz (v prvním roce po uvolnění  $0,53 \pm 0,25$  cm, ve druhém roce po uvolnění  $0,61 \pm 0,24$  cm) s tloušťkovým přírůstem stejně starých jedinců (10. ročník přírůstu  $0,21 \pm 0,08$  cm; 11. ročník přírůstu  $0,23 \pm 0,11$  cm) na stále cloněných plochách 27x a 28x byl zjištěn signifikantní vliv ( $p < 0,01$ ) v obou srovnávaných ročnících přírůstu. Signifikantní rozdíl tedy byl nejen mezi prvním ročníkem tloušťkového přírůstu po uvolnění a stejně starými jedinci v podsadbě (10. ročník růstu), ale také mezi druhým ročníkem po uvolnění a přírůstem stejně starých jedinců v podsadbě (11. ročník přírůstu). Dále bylo shodným testováním zjištěno, že se signifikantně lišila ( $p < 0,01$ ) výše tloušťkového přírůstu v prvním roce po uvolnění, od tloušťkového přírůstu ve druhém roce po uvolnění ( $0,54 \pm 0,25$  cm oproti  $0,61 \pm 0,24$  cm), tedy v druhém roce po uvolnění horní clony se tloušťkový přírůst jedinců ještě signifikantně zvýšil. Totéž testování bylo provedeno také na dvou plochách ve stejném stáří, které setrvaly v růstu pod horní porostní clonou (tj. 27x a 28x), kde se však neprokázal žádná statisticky významný rozdíl mezi tloušťkovým přírůstem v 10. a 11. roce a naopak tloušťkový přírůst v obou sledovaných letech vykazoval zcela konstantní výši (v 10. roce  $0,21 \pm 0,08$  cm; v 11. roce  $0,23 \pm 0,11$  cm). Výsledky statistických analýz zobrazuje tab. 26.

Tab. 26: Tabulka výsledků statistických analýz ( $p < 0,05$ ; *Mann-Whitneyův U test*) mezi tloušťkovým přírůstem uvolněných a stále cloněných podsadeb a mezi výší jejich přírůstu v 10. a 11. roce v rámci pěstebních variant.

	10. ročník – 1. rok U	11. ročník – 2. rok U	10. ročník v cloně	11. ročník v cloně
10. ročník – 1. rok U		0,0038	0,0000	x
11. ročník – 2. rok U	0,0038		x	0,0000
10. ročník v cloně	0,0000	x		0,3410
11. ročník v cloně	x	0,0000	0,3410	

Pozn.: signifikantní rozdíly jsou zobrazeny červeně; x – statistická analýza, která nebyla provedena (chybí věcný smysl porovnat různé dva ročníky přírůstu na různých plochách – resp. pěstebních variantách)

Vliv jednorázového uvolnění domýtnou fází clonné seče na tloušťkový přírůst jedinců buku v prvním roce po uvolnění i v roce následujícím tedy lze na základě výsledků statistických analýz označit za velmi významný a prokazatelný, zároveň výsledky ukázaly, že v druhém roce je tloušťkový přírůst ještě výraznější než v prvním roce po uvolnění, tedy že dynamika tloušťkového přírůstu v druhém roce po uvolnění ještě akceleruje.

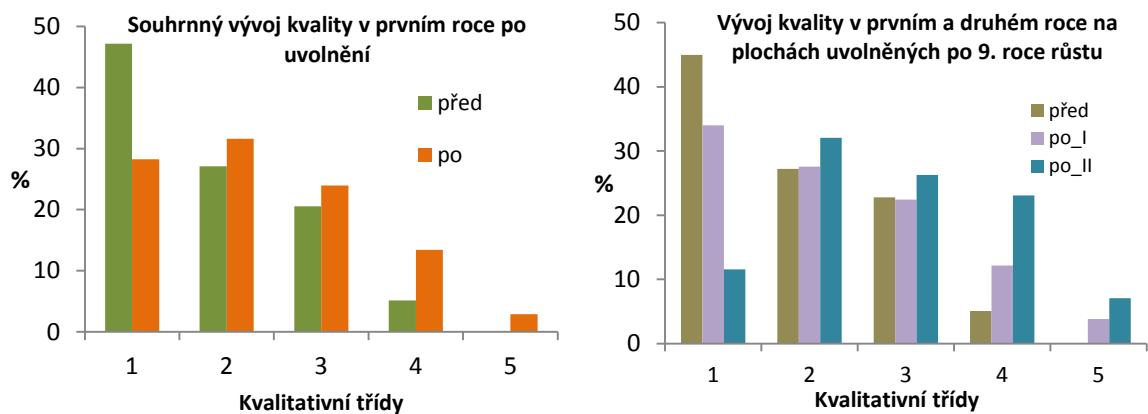
### 6.1.8.3 Reakce kvalitativního vývoje

Kvalitativní vývoj všech tří sledovaných ploch po jednorázovém smýcení (celkem monitorován vývoj u 209 jedinců po dobu tří let) lze charakterizovat celkovým zhoršením morfologické kvality jedinců buku, a to v nejen v roce následujícím po domýtné seči, ale setrvalé zhoršení kvality pokračuje také v roce následujícím, jak dokládá obr. 50 (vpravo), kde je zachycen vývoj kvality na plochách 1xz a 4xz (resp. 1zz a 4zz).



Na ploše 1x a 4x nastal zřetelný pokles kvalitních jedinců (kv. třída 1 a 2), neboť v posledním roce před domýcením horní porostní clony se na obou plochách vyskytovalo 72 % kvalitních jedinců (tj. kv. třídy 1 a 2), zatímco v prvním a druhém roce po domýcení bylo zjištěno 62 %, resp. 44 %. Relativně setrvalý stav vykazoval podíl průměrně kvalitních jedinců (kv. třída 3), kdy v cloně před uvolněním bylo zjištěno stejně jako první rok po uvolnění (23 resp. 22 %) a podobně jako ve druhém roce po uvolnění (26 %). Významný nárůst nastal v zastoupení nekvalitních jedinců (kv. třída 4 a 5), protože před uvolněním byl podíl nekvalitních jedinců pouze 5 %, v prvním, resp. druhém roce po domýtné seči horní porostní clony narostl výskyt nekvalitních jedinců na 16 %, v následujícím roce dokonce již na 30 %.

Velmi podobné výsledky ukázalo také porovnání kvality jedinců před domýtnou fází clonné seče a v prvním roce po ní u všech tří výzkumných ploch dohromady, tedy při souborném hodnocení všech uvolněných výzkumných ploch (tj. 1x a 4x uvolněných po 9. roce růstu a plochy 3x uvolněné po 13. roce růstu). Před domýtnou fází byl na těchto plochách zjištěn podíl kvalitních jedinců 74 % (kv. třída 1 a 2), jejich podíl poklesl po domýtné fázi na 60 %. Totožný podíl vykazovaly průměrně kvalitní jedinci kvalitativní třídy 3 (21 % před, 24 % po uvolnění). Nárůst nekvalitních jedinců (kv. třída 4 a 5) nastal zvýšením jejich podílu z 5 % na 16 %.



Obr. 50: Kvalitativní vývoj jedinců z bukové podsadby po jednorázovém uvolnění horní porostní clony („po“ a „po\_I“ zobrazuje stav po prvním vegetačním období od uvolnění; „po\_II“ zobrazuje stav po druhém vegetačním období od uvolnění; „před“ zobrazuje stav na konci posledního vegetačního období před jednorázovým uvolněním, tedy poslední rok růstu v cloněm postavení).

#### 6.1.8.4 Celkové hodnocení

Výše popsaná zjištění jsou v souladu s poznatky o růstovém a morfologickém vývoji buku lesního v závislosti na světelných podmínkách (kapitoly 6.1.1 až 6.1.7), s výjimkou toho, že po jednorázovém uvolnění nedošlo k iniciaci výškového růstu, což by výsledky o výškovém růstu ve smyslu pozitivní korelace výšky jedinců s nárůstem světla (kap. 6.1.1) mohly naznačovat. Významné snížení morfologické kvality jedinců koresponduje s poznáním o snižující se kvalitě při nárůstu světla, jak bylo popsáno v kapitole 6.1.5. Zároveň významná iniciace tloušťkového růstu po uvolnění zcela koresponduje s poznatky o tom, že tloušťka jedinců narůstá se světelným požitkem. Současně zjištění o významné iniciaci tloušťkového růstu po uvolnění koresponduje s poznatky o negativní korelaci štíhlostního kvocientu buků s nárůstem světla, neboť v případě jednorázového uvolnění jedinci buku výrazně snížili svůj štíhlostní kvocient nárůstem tloušťky (výškový růst neakceleroval, zatímco tloušťkový velmi výrazně). To také beze zbytku odpovídá zjištěnému silnému poklesu kvality ve dvou letech následujících po domýtné fázi, neboť jak bylo uvedeno v kap. 6.1.7, štíhlostní kvocient signifikantně koreluje s morfologickou kvalitou a jeho



pokles (formou konstantního výškového růstu a výrazným zvýšením tloušťkového růstu) odpovídá poklesu morfologické kvality jedinců po jednorázovém uvolnění. Samotný signifikantní vliv světla na morfologickou kvalitu jedinců, jak bylo popsáno v kap. 6.1.5, se i zde projevil účinkem zvýšeného přísunu světla na snížení morfologické kvality; to velmi záhy po uvolnění jedinců, tedy již v prvním a druhém ročníku po domýtné fázi.

Z výsledků plyne, že jedinci po uvolnění horní porostní clony investují především do tloušťkového přírůstu a zároveň, jak lze předpokládat z kvalitativního vývoje, do laterálního růstu a rozvoje biomasy větví, zatímco výškový růst zůstává, alespoň v prvních dvou letech po domýtné fázi clonné seče, konstantní s úrovní výškového přírůstu v podsadbách.



## 6.2 Výzkumné téma č. III

### 6.2.1 Morfologie a anatomie listů v závislosti na světelných podmínkách

V otázce morfologických a anatomických (zvláště do LMA se výrazně promítá anatomická stavba listu) vlastností listů buku lesního v závislosti na světelném klimatu obnovního prvku byla zjištěna celá řada signifikantních rozdílů. Výsledky statistických analýz (analýz rozptylu – ANOVA;  $p < 0,05$ ; a testu mnohonásobného porovnání – Schefféova testu) znázorňuje tab. 27.

Tab. 27: Parametry listů buku v závislosti obnovních sečích a pozici v rámci koruny.

		výškové úroveň v rámci koruny		
parametr listů	obnovní varianta	$\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)		
		horní	střední	spodní
plocha [cm <sup>2</sup> ]	clona	B 35,97 $\pm$ 5,8 c	B 28,14 $\pm$ 6,3 b	BC 22,87 $\pm$ 7,2 a
	kotlík	AB 30,35 $\pm$ 8,0 b	A 15,44 $\pm$ 6,9 a	A 12,80 $\pm$ 4,8 a
	násek	A 25,05 $\pm$ 8,6 ns	B 23,32 $\pm$ 9,7 ns	B 20,72 $\pm$ 7,2 ns
	holina	A 27,22 $\pm$ 6,8 b	A 17,26 $\pm$ 6,4 a	AB 16,30 $\pm$ 6,6 a
hmotnost sušiny [g]	clona	A 0,158 $\pm$ 0,03 c	B 0,086 $\pm$ 0,03 b	NS 0,051 $\pm$ 0,02 a
	kotlík	A 0,145 $\pm$ 0,04 b	A 0,051 $\pm$ 0,02 a	NS 0,038 $\pm$ 0,02 a
	násek	AB 0,174 $\pm$ 0,07 c	B 0,093 $\pm$ 0,05 b	NS 0,054 $\pm$ 0,03 a
	holina	B 0,207 $\pm$ 0,07 c	B 0,095 $\pm$ 0,05 b	NS 0,054 $\pm$ 0,02 a
délka [cm]	clona	A 8,71 $\pm$ 0,9 b	B 8,39 $\pm$ 1,0 b	BC 7,51 $\pm$ 1,3 a
	kotlík	B 7,67 $\pm$ 1,2 b	A 6,03 $\pm$ 1,5 a	A 5,78 $\pm$ 1,2 a
	násek	B 7,17 $\pm$ 1,1 ns	B 7,52 $\pm$ 1,7 ns	B 6,91 $\pm$ 1,3 ns
	holina	B 7,53 $\pm$ 1,0 b	A 6,20 $\pm$ 1,0 a	AB 6,33 $\pm$ 1,4 a
šířka [cm]	clona	A 6,02 $\pm$ 0,6 c	BC 5,01 $\pm$ 0,6 b	BC 4,53 $\pm$ 0,8 a
	kotlík	AB 5,52 $\pm$ 0,8 b	A 3,62 $\pm$ 0,9 a	A 3,24 $\pm$ 0,7 a
	násek	B 4,91 $\pm$ 1,0 ns	BC 4,46 $\pm$ 1,0 ns	B 4,26 $\pm$ 0,8 ns
	holina	B 5,17 $\pm$ 0,7 b	AB 3,97 $\pm$ 0,8 a	AB 3,66 $\pm$ 0,9 a
LMA [g/cm <sup>2</sup> ]	clona	A 0,004 $\pm$ 0,0007 c	A 0,003 $\pm$ 0,0007 b	A 0,002 $\pm$ 0,0004 a
	kotlík	AB 0,005 $\pm$ 0,0004 b	AB 0,003 $\pm$ 0,0010 a	B 0,003 $\pm$ 0,0007 a
	násek	B 0,007 $\pm$ 0,0013 c	B 0,004 $\pm$ 0,0008 b	AB 0,003 $\pm$ 0,0010 a
	holina	B 0,008 $\pm$ 0,0012 c	C 0,006 $\pm$ 0,0008 b	BC 0,003 $\pm$ 0,0006 a
SLA* [cm <sup>2</sup> /g] 1 / LMA	clona	231 $\pm$ 37	348 $\pm$ 85	452 $\pm$ 80
	kotlík	209 $\pm$ 20	317 $\pm$ 70	359 $\pm$ 72
	násek	148 $\pm$ 30	260 $\pm$ 55	396 $\pm$ 113
	holina	136 $\pm$ 24	193 $\pm$ 26	307 $\pm$ 55





Tab. 27: LMA – specifická hmotnost listů, daná vztahem hmotnost sušiny čepele listů/plocha čepele listů; statisticky významné rozdíly mezi obnovními variantami jsou značeny velkými písmeny (A, B, AB apod.) před hodnotou příslušného parametru – tj. porovnáváno v rámci sloupce; statisticky významné rozdíly mezi jednotlivými výškovými úrovněmi koruny v rámci totožného obnovního prvku jsou značeny malými písmeny a kurzívou (např. a, b, c apod.) za číselnou hodnotou – tj. porovnáváno v rámci řádku; *ns*, resp. *NS* znamená nenalezení žádného statisticky významného rozdílu; barva písmen signifikantních rozdílů je náhodná a má za cíl pouze sjednocení hodnocené skupiny ve sloupci, resp. řádku tabulky; šipky označují trendy od nejnižší po nejvyšší hodnotu; plné čáry šipek znamenají trend při signifikantních rozdílech v hodnotách, přerušovaná čára šipek značí trend, který však není podpořen signifikancí rozdílů mezi hodnotami – jde pouze o nárůst  $\mu$ ; v rámci vyznačených trendů nemusí být vždy nárůst hodnot  $\mu$ , rozhodující je, že v takovém případě nebyl signifikantní rozdíl s předchozí hodnotou. \* – SLA (specifická plocha listů) je inverzní hodnotou LMA, signifikantní rozdíly jsou zcela shodné jako v případě statistických analýz v rámci LMA; trendy (tj. směr šipek) byly opačné.

Z tabulky výsledků je zřejmé, že mezi obnovními variantami jsou signifikantní rozdíly a prokazatelné trendy u všech sledovaných listových parametrů, a to v případě horní korunové úrovně (tj. v nejvyšší třetině koruny). Tyto signifikantní rozdíly a zjištěné trendy korelují se změnami porostního světla, které je určené konkrétním druhem obnovní seče. Výsledek o tom, že porostní světlo formované typem obnovní seče se projevuje na morfologických a anatomických parametrech listů převážně pouze u listů horní třetiny koruny, lze vysvětlit skutečností, že světelné podmínky obnovního prvku (měřené i pro účely této disertační práce nad porostní nadúrovní mladých buků) se přímo projevují především na listy horní třetiny koruny. Ve střední a zvláště spodní části koruny jsou světelné podmínky určovány a modifikovány především množstvím světla, které prostoupí mladým bukovým porostem (transmisí) a rozhodující vliv proto mají především parametry mladého bukového porostu (tj. celková biomasa mladého porostu určená nejen jeho výškou, ale zvláště pak parametry korun, jako je košatost, zavětvenost, tloušťka větví, celková plocha a biomasa listů – a tím míra transmise světla korunovou vrstvou mladého porostu). Přísun světla do střední a hlavně spodní korunové úrovně je tak převážně podmíněn právě prostupností světla korunami, než typem obnovního prvku. Zároveň je z výsledků zřejmé, že bez ohledu na obnovní variantu existují v rámci parametrů listů totožné trendy vývoje jednotlivých parametrů v rámci vertikálního profilu koruny.

### 6.2.1.1 Plocha listové čepele

U parametru plocha listů byl v případě horní korunové úrovně zjištěn signifikantní rozdíl mezi plochou listů v podsadbě (B) oproti náseku a holé seči (obojí A); nebyl signifikantní rozdíl mezi násekem, holinou (obojí A) a kotlíkem (AB); stejně jako nebyl signifikantní rozdíl mezi podsadbou (B) a kotlíkem (AB). Plocha listů v horní třetině koruny na holé seči a na náseku je tedy statisticky shodná (byť nepatrně větší u holiny) a následně se s úbytkem porostního světla postupně u kotlíku a v podsadbě zvětšuje. S poklesem porostního světla tak jedinci investují do nárůstu plochy listů v horní třetině koruny. Ačkoliv byly zjištěny signifikantní rozdíly i v případě prostřední a spodní vertikální úrovně koruny mezi jednotlivými obnovními variantami, tyto rozdíly nekorespondují se změnami světelných podmínek v jednotlivých obnovních prvcích a lze je přisoudit působení pravděpodobně jiných faktorů, popřípadě intenzitě transmise světla korunami mladých buků. Zcela zřetelně se u všech čtyř obnovních sečí projevil trend postupného nárůstu plochy listů od spodní úrovně koruny směrem k vrcholu koruny (ačkoliv v případě náseku tento trend není v nikdy signifikantní – značeno „*ns*“). Jedinci buku tak evidentně investují více energie do plochy listů rostoucích v horní třetině koruny, než ve střední či spodní třetině koruny. V případě podsadeb buku je i plocha listů ve střední vertikální úrovni koruny (*b*) signifikantně vyšší než ve spodní třetině koruny (*a*); na ploše kotlíku a na holině není mezi střední a spodní korunovou úrovní signifikantní rozdíl v ploše listů, ale trend nárůstu průměrné plochy je však ve



směru odspodu nahoru přítomen (střední i spodní úroveň u kotlíku značeno *a*; stejně jako u holiny). Jedinci buku lesního tedy investují více energie do plochy listů horní třetiny koruny než do střední a spodní úrovně koruny (případně i více energie do tvorby větší plochy listů ve střední korunové úrovni oproti spodní korunové úrovni). Pokud je navíc intenzita porostního světla na ploše obnovního prvku menší v důsledku charakteru obnovního prvku (clonná seč), reagují na tuto skutečnost efektivně, a to ještě větším nárůstem plochy listů v horní třetině koruny. Znamená to však, že zatímco světlo signifikantně ovlivňuje plochu listové čepele v horní třetině koruny, a to tak, že s poklesem světla narůstá plocha, tak změny plochy v rámci vertikálního profilu koruny probíhají v opačném trendu. S nárůstem světla odspodu koruny k jejímu vrcholu totiž obecně narůstá plocha listů (bez ohledu na variantu obnovní seče).

### 6.2.1.2 Hmotnost sušiny

Na hmotnost sušiny listů se nejzřetelněji projevuje vliv světelného klimatu formovaného typem obnovního prvku, a to u listů v horní třetině koruny. Mezi jednotlivými obnovními prvky je totiž v rámci horní třetiny koruny signifikantní rozdíl mezi clonou (A) a holinou (B), dále mezi kotlíkem (A) a holinou (B); není statistický rozdíl mezi podsadbou, kotlíkem (obojí A) a násekem (AB), ani není signifikantní rozdíl mezi násekem (AB) a holinou (B). S nárůstem porostního světla v rámci obnovních sečí tedy narůstá hmotnost sušiny listů v horní třetině koruny (i když podsadba vykazuje nepatrně vyšší průměrnou hodnotu než kotlík, avšak nikoliv signifikantně). Signifikantní rozdíly v hmotnosti sušiny byly mezi jednotlivými typy obnovních prvků zjištěny také v případě střední korunové úrovně, avšak rozdíly nekorespondují s nárůstem světla napříč gradientem světla od podsadby po holou seč. Mezi hmotnostmi sušiny listů ve spodní části koruny na čtyřech sledovaných obnovních sečích nebyl zjištěn žádný signifikantní rozdíl (značeno NS). Významný signifikantní vliv a trend vývoje se ukázal v otázce vývoje hmotnosti sušiny listů ve výškovém profilu koruny. Bez ohledu na druh obnovní seče byl na všech čtyřech obnovních sečích shodně zaznamenán statisticky významný nárůst hmotnosti sušiny listů od spodní úrovně po vrchol koruny, a to tak, že v obnovních variantách clonná seč, násek, i holá seč se signifikantně lišila hmotnost sušiny listů mezi všemi třemi výškovými úrovněmi koruny navzájem (horní značeno *c*, prostřední značeno *b*, spodní značeno *a* – a to u clony, náseku, i holiny). V případě kotlíku byla signifikantně vyšší hmotnost sušiny listů zjištěna v horní třetině koruny (*b*) oproti střední a spodní úrovni koruny (obojí *a*); mezi střední a spodní úrovní nebyl zjištěn signifikantní vliv (ačkoliv průměrná hodnota byla ve střední úrovni vyšší, než ve spodní korunové úrovni).

Hmotnost sušiny listové čepele tak zřetelně korelovala s gradientem světla. A to jak v případě změn světla v důsledku charakteru obnovní seče (kdy listy z horní třetiny koruny zvyšují s nárůstem světelného požitku obnovní seče svojí hmotnost), tak v důsledku změn světla v rámci vertikálního profilu koruny, kdy listy odspodu koruny nahoru (tedy s přibývajícím světlem) také zvyšují svojí hmotnost.

### 6.2.1.3 Délka listové čepele

U parametru délka listové čepele byl zjištěn signifikantní rozdíl, korespondující s vývojem světelných podmínek v rámci čtyř sledovaných obnovních prvků, a to v případě listů z horní třetiny koruny; signifikantně vyšší byla délka listové čepele u listů v podsadbě (A), zatímco délka čepele listů byla statisticky shodná na ploše kotlíku, náseku i holiny (vše B). V případě délky čepele ve střední a spodní korunové úrovni neprojevil zjištěné statistické rozdíly žádnou analogii s vývojem světelných podmínek v rámci čtyř sledovaných obnovních sečí. Při zkoumání vývoje délky listové čepele ve vertikálním profilu koruny, v rámci každého ze zkoumaných obnovních



prvků samostatně, byl nalezen ve třech případech obdobný trend vývoje. A to signifikantní nárůst délky čepele od báze koruny k jejímu vrcholu. Konkrétně se tento trend projevil v podsadbě, v kotlíku a na holé seči; na ploše náseku nebyl zjištěn žádný signifikantní rozdíl mezi jednotlivými výškovými úrovněmi koruny (značeno *ns*) a ani trend vývoje hodnoty aritmetického průměru nekoreloval s vertikálním profilem koruny. V podsadbě se signifikantně lišila délka listové čepele listů z horní korunové úrovně (*b*) od listů ze spodní části koruny (*a*), od kterých se statisticky významně odlišovala také délka čepele listů ze střední části koruny (*b*). Rozdíly mezi délkou čepele listů z vrcholu koruny a ze střední části nebyl u podsadby statisticky významný (obojí *b*), ačkoliv hodnota aritmetického průměru vykazovala postupný nárůst odspodu koruny po vrchol. U kotlíku a holiny byla délka listové čepele listů v horní třetině koruny signifikantně vyšší (u kotlíku i holiny shodně značeno *b*), než u listů ze střední a spodní části koruny (obojí značeno *a*). U jedinců rostoucích v kotlíku a na holině tedy nebyl signifikantní rozdíl mezi délkou čepele listů ze spodní a střední části koruny (obojí značeno *a* u kotlíku i holiny). V kotlíku byla zjištěna pozitivní korelace mezi aritmetickým průměrem a nárůstem výšky v rámci koruny, zatímco na holině vykazovaly listy ve střední části koruny nepatrně nižší hodnotu aritmetického průměru délky listové čepele, než tomu bylo u listů rostoucích vespod koruny (avšak nikoliv signifikantně).

Stejně jako v případě plochy listové čepele, tak i délka listové čepele vykazuje různé trendy změn, pokud jde o srovnání změn ve světelném gradientu utvářeného obnovními sečemi, nebo o změny se světelným gradientem v důsledku vertikálního profilu koruny. Zatímco s nárůstem světelného požitku obnovní seče klesá délka listové čepele u listů v horní třetině koruny, tak v případě nárůstu světla odspodu koruny nahoru narůstá délka listové čepele. Zjištěné změny délky čepele jsou v rámci rozměrových parametrů (tedy plocha, šířka a délka čepele), nejmenší. Délka listů je tedy v porovnání s plochou listů (viz výše) a jejich šířkou (viz níže) nejméně se měnícím parametrem rozměru listů (tj. nejméně senzitivním parametrem rozměru listů), a to v obou sledovaných hlediscích (tj. hledisko změn v důsledku světelného požitku obnovních sečí, tak i hledisko změn v důsledku pozice ve vertikálním profilu koruny).

#### 6.2.1.4 Šířka listové čepele

Parametr šířka čepele prokázal velmi podobné výsledky signifikantních rozdílů, jako tomu bylo v případě parametru plochy listů. Naprosto identické výsledky signifikantních rozdílů byly zaznamenány v případě hodnocení rozdílů šířky listové čepele v nejvyšší úrovni koruny mezi čtyřmi obnovními sečemi. Tam byl prokázán signifikantní rozdíl mezi šíří čepele listů v horní třetině koruny podsadeb (A), oproti náseku a holině (obojí B), ale signifikantní rozdíl nebyl mezi holinou, násekem (obojí B) a kotlíkem (AB); a dále mezi kotlíkem (AB) a podsadbou (A). Také trend vývoje byl totožný jako v případě plochy listové čepele, a to negativní korelace šířky listové čepele s nárůstem světelných podmínek, když dochází k nárůstu šířky listové čepele horních listů s poklesem světelných podmínek daných typem obnovního prvku. Avšak i zde, stejně jako u zmíněné plochy listové čepele, vykazuje holina nepatrně vyšší hodnoty aritmetického průměru šířky čepele horních listů, oproti náseku, nikoliv však signifikantně. Totožný (s výsledky plochy listové čepele) byl také výsledek analýz v otázce vývoje šířky listové čepele ve vertikálním profilu koruny, kde se prokázal, na všech čtyřech obnovních sečích, nárůst šířky listů s výškou v koruně. Zvláště patrné to bylo u podsadeb, kde byl tento nárůst podpořen signifikancí rozdílů mezi všemi třemi vertikálními úrovněmi koruny navzájem (spodní *a*; střední *b*; horní *c*). V případě kotlíku a holé seče byl signifikantní rozdíl pouze mezi šířkou čepele listů v horní třetině koruny (u kotlíku i u holiny značeno *b*) oproti střední a spodní korunové úrovni (obojí značeno *a* u kotlíku i u holiny). Přesto byla zjištěna pozitivní korelace v nárůstu hodnoty aritmetického průměru s výškou



v koruně, ačkoliv u spodní a střední korunové úrovně nikoliv signifikantní. Stejný trend vykazovala šířka listové čepele i v případě jedinců rostoucích na náseku, ačkoliv navzdory nárůstu hodnoty aritmetického průměru ve směru odspodu koruny nahoru nebyly rozdíly mezi hodnotami statisticky průkazné (značeno *ns*).

Při porovnání vývoje parametrů rozměrů listové čepele (tj. plocha, délka, šířka) je tedy zjevné, že plocha listové čepele listů v horní části koruny se mění (tj. narůstá s poklesem světelných podmínek) především prostřednictvím nárůstu šířky listové čepele. Délka čepele listů v horní třetině koruny sice také narůstá s poklesem porostního světla obnovního prvku, ovšem méně senzitivně (signifikantní nárůst délky byl pouze v případě podsadeb oproti ostatním třem obnovním sečím). Zároveň je z výsledků zřejmé, že se šířka listů opět výrazněji podílela na nárůstu plochy listů ve vertikálním profilu koruny, než délka listové čepele. V neposlední řadě je také i v případě šířky listů zřejmé (stejně jako u plochy i délky), že zatímco s poklesem světelného požitku obnovní seče narůstá šířka čepele listů v horní třetině koruny, tak s poklesem světla ve vertikálním profilu koruny (tj. odshora koruny dolů) šířka čepele listů klesá.

#### 6.2.1.5 *Specifická hmotnost sušiny listů – LMA*

U specifické hmotnosti sušiny listů – LMA (hmotnost sušiny čepele listu/plocha čepele) byly prokázány signifikantní rozdíly v závislosti na typu obnovní seče, kde se projevil zřetelný trend vývoje v závislosti na světelných podmínkách obnovních sečí. Dále byly prokázány signifikantní rozdíly mezi jednotlivými výškovými úrovněmi koruny. Vliv světelného požitku obnovní seče se signifikantně prokázal v případě horní, a dokonce i střední úrovně koruny. V obou těchto vertikálních úrovních byl zjištěn signifikantní nárůst LMA s nárůstem porostního světla obnovní seče. A to tak, že v případě horní korunové vrstvy se signifikantně lišila clona (A) od náseku a holiny (obojí B); kotlík (AB) se signifikantně nelišil od clony (A) a nelišil se ani od náseku a holiny (obojí B). Ve střední korunové vrstvě byl nalezen signifikantní rozdíl mezi podsadbou (A), násekem (B) a holinou (C) navzájem (tedy všechny tři prvky se od sebe lišily navzájem), dále byl prokázán signifikantní rozdíl mezi holinou (C) a kotlíkem (AB), ale neprokázal se rozdíl mezi kotlíkem (AB) a podsadbou (A), stejně jako mezi kotlíkem (AB) a násekem (B). Lze proto konstatovat, že jak v horní, tak i ve střední úrovni koruny se zřetelně projevil vliv světelných podmínek obnovního prvku na LMA. Hodnota LMA projevila v obou případech (dokonce v případě střední korunové vrstvy ještě výrazněji) signifikantní pozitivní korelaci s nárůstem světelného klimatu utvořeného obnovní sečí. Velmi výrazně se také projevila změna LMA v rámci výškového profilu koruny. Ve třech případech (clona, násek, holina) byly zjištěny signifikantní rozdíly mezi spodní (u všech tří sečí značeno jako *a*), střední (u všech tří sečí značeno jako *b*) a horní úrovní koruny (u všech tří sečí značeno jako *c*), a to mezi všemi třemi úrovněmi navzájem. V případě kotlíku se prokázala signifikantně vyšší hodnota LMA v horní třetině koruny (*b*), oproti střední a spodní korunové úrovni (obojí značeno *a*); mezi spodní a střední částí koruny jedinců rostoucích v kotlíku nebyl nalezen signifikantní rozdíl v hodnotě LMA. Na ploše všech čtyř obnovních variant (zvláště výrazně u podsadby, náseku a holé seče) se tedy prokázala zřetelná pozitivní korelace mezi nárůstem výškové úrovně v rámci vertikálního profilu koruny a hodnotou LMA listové čepele, tedy s nárůstem výšky v koruně narůstá LMA listů buku, přitom s nárůstem výšky v koruně narůstá také světelný požitek. Znamená to tedy, že na rozdíl od rozměrů listů (tj. plocha, šířka a délka čepele) byl v případě LMA (stejně jako v případě hmotnosti sušiny) zjištěn vždy stejný mechanismus změny LMA v důsledku změn světla, ať již tyto změny světla nastaly v důsledku typu obnovní seče, nebo v důsledku pozice ve vertikálním profilu koruny. V obou případech totiž s nárůstem světla narůstala LMA. V případě světelného požitku obnovní seče se



tak dělo u listů ve střední a horní korunové úrovni tak, že v gradientu světla od clonné seče směrem k holé seči narůstala LMA (signifikantní pozitivní korelace LMA a světla); v případě vertikálního profilu koruny narůstala LMA odspodu koruny k jejímu vrcholu (a to signifikantně na všech čtyřech obnovních sečích), tedy opět byla prokázána signifikantní pozitivní korelace LMA a světla. U LMA k těmto změnám navíc dochází ještě výrazněji, než u hmotnosti sušiny, která prokázala obdobné trendy změn. LMA se proto prokázala jako nejvýznamnější a nejprokazatelnější parametr listové čepele, nejsenzitivněji korelující se změnou světla, a to jak v důsledku obnovní seče, tak v důsledku pozice ve vertikálním profilu koruny.

#### 6.2.1.6 Celkový vývoj všech sledovaných morfologických parametrů listů

S ohledem na zjištěný vývoj plochy čepele listů horní třetiny koruny v rámci gradientu světla mezi obnovními sečemi, potvrzený vývojem délky listové čepele a zvláště pak šířky čepele (vše negativně korelující s nárůstem světla na ploše obnovního prvku) lze konstatovat, že listy horní třetiny koruny buků s nárůstem světla zmenšují svojí plochu čepele. Zároveň přitom zvyšují svojí specifickou hmotnost (LMA), což znamená, že výrazně zvyšují svojí tloušťku. Tento výsledek tedy vypovídá o zvýšení tloušťky pokožky, kutikuly i mezofylu (u listů v horní třetině koruny), a to výrazně, protože navzdory poklesu plochy (délky, šířky) čepele narůstá hmotnost sušiny listů (tj. opačné trendy).

U všech čtyř obnovních variant bylo shodně zjištěno, že v rámci dané obnovní seče narůstá plocha (délka, šířka), celková hmotnost, i LMA (tj. hmotnost/plocha) v rámci výškového profilu koruny ve směru odspodu nahoru. Z toho plyne, že hmotnost narůstá strměji, než plocha (šířka, délka) čepele v rámci vertikálního profilu koruny (ve směru od báze koruny k vrcholu). Tento trend se zcela identicky projevil u všech čtyř obnovních sečí. Pokud hmotnost narůstá strměji, než plocha, narůstá LMA, což v konečném důsledku svědčí o nárůstu tloušťky listů. To potvrzuje srovnání trendů a statistických rozdílů nárůstu plochy (jedenkrát signifikantní rozdíly mezi všemi třemi úrovněmi; dvakrát signifikantní rozdíl mezi horní úrovní a zbylými dvěma) a nárůstu LMA (tříkrát signifikantní rozdíl mezi všemi úrovněmi a jednou mezi horní úrovní a zbylými dvěma). Lze proto konstatovat, že nárůst specifické hmotnosti LMA a tím i tloušťky listů, je ve směru odspodu koruny nahoru progresivnější, než nárůstu plochy (délky, šířky) listů.

Nárůst celkové hmotnosti navzdory poklesu plochy (šířky, délky) u listů horní třetiny koruny ve směru od podsadby k holině – tedy protichůdné trendy vývoje – způsobují, že specifická hmotnost vykazuje strmější nárůst trendu ve směru od podsadby k holině, než celková hmotnost. Při totožné celkové hmotnosti by pokles plochy znamenal nárůst LMA na stejné úrovni, tedy úroveň změny plochy listu – poklesem, by odpovídala úrovni změny LMA (a tím i tloušťky listu) – nárůstem. Pokud byl ale zjištěn souběžný nárůst celkové hmotnosti a přitom pokles plochy listů v rámci znamená to, že nárůst LMA (a tím i tloušťka listu) je progresivnější, než pokles plochy listu.

Popsaný vývoj dokazuje nejen změny morfologické, ale s ohledem na výrazné změny na úrovni LMA, i anatomické stavby listů. A to jak v rámci vertikálního profilu koruny na všech čtyřech obnovních prvcích, tak u listů v horní (v případě LMA i střední) výškové úrovni v důsledku horní světelné dotace určené typem obnovní seče. Jelikož je LMA nejvíce senzitivním listovým parametrem, lze i vliv světelného požitku obnovní seče na listy ve střední korunové úrovni považovat za prokazatelný (podle LMA jsou tyto změny signifikantní a korelují s gradientem světla), ačkoliv u ostatních parametrů nebyly ve střední korunové vrstvě takové změny prokazatelné. To lze přičíst nižší senzitivitě ostatních listových parametrů.

Na hmotnost i specifickou hmotnost (LMA) působí změna světla vždy stejným mechanismem – tj. narůstá-li světlo, narůstá hmotnost i LMA. Děje se tak bez ohledu na





skutečnost, zda jsou změny světla určeny obnovní sečí, nebo pozicí listů v rámci vertikálního profilu koruny. Totéž ale neplatí o rozměrech listů – plochou, délkou, šířkou. Listy horní třetiny koruny zvětšují plochu (šířku i délku) s poklesem světelného požitku obnovní seče, zatímco s poklesem světla ve vertikálním profilu koruny se plocha (šířka i délka) snižují. Změny plochy (šířky, délky) listové čepele ve vertikálním profilu koruny tak nejsou primárně přímo určeny světlem, ale jiným, vnitřním mechanismem jedinců, kdy jedinci obecně utvářejí ve spodní části koruny listy s menší plochou a s nárůstem výšky v koruně směrem k vrcholu narůstá plocha (šířka, délka) listů.

### 6.2.2 Chemické složení listů v závislosti na světelných podmínkách

Tab. 28: Hodnoty obsahu vybraných makroprvků v listech buku v rámci různých variant obnovních sečí a v rámci tří různých výškových úrovní koruny, se zobrazením signifikantních rozdílů.

chemický prvek	obnovní varianta	výšková úroveň v rámci koruny			průměr $\mu \pm \sigma$
		$\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)			
		horní	střední	dolní	
N [mg/g]	clona	A 23,9 ± 2,9	A 22,4 ± 0,8	22,2 ± 0,7	A 22,9 ± 1,8
	kotlík	A 22,5 ± 1,9	AB 22,8 ± 1,7	23,7 ± 0,7	A 23,0 ± 1,5
	násek	AB 21,6 ± 1,5	ABC 20,9 ± 0,7	22,9 ± 1,8	A 21,8 ± 1,6
	holina	B 17,6 ± 0,7 a	C 18,7 ± 2,1 a	22,0 ± 0,8 b	B 19,4 ± 2,3
P [mg/g]	clona	1,7 ± 0,3	AB 1,5 ± 0,1	B 1,6 ± 0,1	B 1,6 ± 0,2
	kotlík	1,4 ± 0,3	B 1,3 ± 0,1	A 1,1 ± 0,1	A 1,3 ± 0,2
	násek	1,5 ± 0,3	B 1,4 ± 0,1	B 1,7 ± 0,2	B 1,5 ± 0,3
	holina	1,3 ± 0,1 a	B 1,4 ± 0,1 a	B 1,6 ± 0,1 b	AB 1,4 ± 0,1
K [mg/g]	clona	8,3 ± 1,8	6,3 ± 0,6	7,0 ± 1,0	AB 7,2 ± 1,4
	kotlík	6,5 ± 0,7	5,6 ± 0,5	5,5 ± 0,4	A 5,9 ± 0,7
	násek	6,7 ± 0,3 b	5,5 ± 0,4 a	7,2 ± 0,5 b	A 6,4 ± 0,8
	holina	6,7 ± 0,3 b	5,5 ± 0,4 a	7,2 ± 0,5 b	A 6,4 ± 0,8
Ca [mg/g]	clona	7,3 ± 0,4 b	A 6,0 ± 0,2 a	6,3 ± 0,9 ab	A 6,5 ± 0,8
	kotlík	8,0 ± 1,1	A 7,2 ± 0,7	6,6 ± 1,3	AB 7,3 ± 1,1
	násek	6,6 ± 1,3	A 6,7 ± 0,4	5,3 ± 1,1	A 6,2 ± 1,1
	holina	8,3 ± 0,5 b	B 9,7 ± 0,8 c	6,4 ± 0,4 a	B 8,1 ± 1,5
Mg [mg/g]	clona	A 1,4 ± 0,2	AB 1,4 ± 0,1	A 1,4 ± 0,1	B 1,4 ± 0,2
	kotlík	AB 1,8 ± 0,3	B 1,7 ± 0,2	B 1,6 ± 0,1	C 1,7 ± 0,2
	násek	BC 1,2 ± 0,2	A 1,3 ± 0,1	A 1,4 ± 0,0	AB 1,3 ± 0,2
	holina	C 0,8 ± 0,0 a	A 1,1 ± 0,2 b	A 1,4 ± 0,1 c	A 1,1 ± 0,3
S [mg/g]	clona	1,9 ± 0,3	1,6 ± 0,4	A 1,5 ± 0,3	A 1,7 ± 0,3
	kotlík	1,9 ± 0,4	1,8 ± 0,1	AB 2,0 ± 0,2	AB 1,9 ± 0,2
	násek	2,3 ± 0,5	1,9 ± 0,5	B 2,3 ± 0,3	B 2,1 ± 0,4
	holina	2,0 ± 0,1	1,9 ± 0,3	A 1,7 ± 0,1	AB 1,8 ± 0,2

statisticky významné rozdíly mezi obnovními variantami jsou značeny velkými písmeny (A, B, AB apod.) před hodnotou příslušného parametru – tedy porovnání v rámci sloupce; statisticky významné rozdíly mezi jednotlivými výškovými



úrovněmi koruny v rámci totožného obnovního prvku jsou značeny malými písmeny a kurzívou (např. *a*, *b*, *c* apod.) za číselným údajem – tedy porovnání v rámci řádku; pokud se před hodnotou nebo za ní nevyskytuje žádný takový údaj, nebyl zjištěn žádný signifikantní rozdíl mezi obnovními variantami, resp. úrovněmi koruny; barva písmen signifikantních rozdílů je náhodná a má za cíl pouze sjednocení hodnocené skupiny ve sloupci, resp. řádku tabulky; šipky označují trendy od nejnižší po nejvyšší hodnotu; černé čáry šipek znamenají zřetelný trend při signifikantních rozdílech v hodnotách, modré šipky označují slabé trendy při odlišnosti jedné ze skupin; v rámci vyznačených trendů nemusí být vždy nárůst hodnot  $\mu$ , rozhodující je, že v takovém případě nebyl signifikantní rozdíl s předchozí hodnotou. Pro přepočítání na procenta sušiny je nutné hodnoty v jednotce mg/g dělit hodnotou 10.

V otázce ovlivnění chemického složení listů buku lesního světelnými, mikroklimatickými podmínkami obnovního prvku byla zjištěna nižší prokazatelná závislost, než tomu bylo v případě morfologických (anatomických) vlastností. Totéž se prokázalo v otázce změn chemického složení listů ve vertikálním profilu koruny, i tyto změny jsou významně nižší než v případě morfologických a anatomických adaptací listů. Výsledky statistických analýz (analýz rozptylu – ANOVA;  $p < 0,05$ ; a testu mnohonásobného porovnání – *Schefféova testu*) znázorňuje tab. 28. Z těchto výsledků plyne, že v relativně nejvyšší míře se projevila vazba mezi světelnými podmínkami obnovního prvku a obsahem dusíku (N), ve velmi omezené míře také vápníku (Ca); ještě slaběji pak v případě fosforu (P) a draslíku (K). Signifikantní změny chemického složení listů, korelující s výškovým profilem koruny, byly zjištěny pouze v případě jedinců rostoucích na holé seči, a to u makroprvků dusíku (N), fosforu (P) a hořčíku (Mg).

#### 6.2.2.1 Obsah vybraných makroelementů v listech buku v závislosti na typu obnovní seče

Signifikantní vliv obnovních variant na obsah makroelementů v listech, ve smyslu korelace s gradientem světla od podsadby k holé seči, se významně prokázal hlavně v případě obsahu N. U listů se signifikantně snižoval obsah  $N_m$  (hmotnost/hmotnost sušiny) v rámci jednotlivých variant obnovních prvků od podsadby po holinu, tedy s nárůstem světelných podmínek. A to v případě listů z horní a střední úrovně koruny, ale také při souhrnném hodnocení celé koruny jako celku, bez rozlišení vertikálních úrovní koruny.  $N_m$  byl v případě listů horní porostní úrovně signifikantně nejvíce obsažen u listů buků rostoucích v podsadbě a v kotlíku (obojí A), tento obsah byl signifikantně vyšší oproti obsahu na holině (B);  $N_m$  v listech horní části koruny se signifikantně nelišil mezi clonou, kotlíkem (obojí A) a násekem (AB); dále se nelišil obsah mezi násekem (AB) a holinou (B). Obdobný trend vývoje byl zjištěn také u  $N_m$  v listech střední korunové úrovně. Nejvyšší obsah byl opět zjištěn u listů v podsadbě (A) a kotlíku (AB), (ačkoliv v kotlíku vykazoval nepatrně vyšší obsah 22,8 mg/g oproti 22,4 mg/g v podsadbě, ovšem rozdíl nebyl signifikantní).  $N_m$  se stejně jako u listů v horní korunové třetině snižoval s nárůstem světelných podmínek obnovní seče, přičemž  $N_m$  na náseku (ABC) se navzdory snížení statisticky nelišil od podsadby a kotlíku. Signifikantní rozdíl byl prokázán mezi podsadbou (A) a holinou (C) a také mezi kotlíkem (AB) a holinou (C). Mezi holinou (C) a násekem (ABC) signifikantní rozdíl nebyl zjištěn, holina však vykazovala nejnižší  $N_m$  v listech střední korunové úrovně. Popsaný vývoj v  $N_m$  v listech v rámci světelného gradientu obnovních prvků potvrzuje také statistické hodnocení průměrného  $N_m$  v listech, bez rozlišení pozice v koruně. I tam byl zaznamenán pokles obsahu s nárůstem světla (podsadba a kotlík vykazovaly téměř totožnou hodnotu 22,9 resp. 23,0 mg/g); signifikantní rozdíl se projevil pouze v případě  $N_m$  na holině (B) oproti obsahu v cloně, kotlíku a náseku (vše A).

V omezené míře se projevil změny obsahu  $Ca_m$  (hmotnost/hmotnost sušiny) u listů střední korunové úrovně, když na holině byly zjištěny signifikantně vyšší hodnoty (B), oproti cloně, kotlíku a náseku (vše A), ačkoliv nárůst  $Ca_m$  nebyl zcela kontinuální s nárůstem světla (clona 6,0 mg; kotlík 7,2 mg; násek 6,7 mg). Za velmi slabé a nevýrazné lze označit změny obsahu  $K_m$  (hmotnost/hmotnost sušiny), kdy při souhrnném hodnocení celých korun (bez ohledu na



vertikální úrovně koruny) se  $K_m$  prokázal nepatrně vyšší v listech buků podsadby (AB), oproti třem zbylým obnovním prvkům (vše A). Stejná situace byla zjištěna také u obsahu  $P_m$  (hmotnost/hmotnost sušiny), kdy se v listech střední korunové vrstvy projevil nepatrně vyšší  $P_m$  v podsadbě (AB), oproti třem zbylým obnovním sečím (vše B).

Další nalezené signifikantní rozdíly v obsahu makroelementů (na jednotku hmotnosti sušiny listů) mezi obnovními sečemi nekorelovaly (pozitivně či negativně) s gradientem světelných podmínek od clonné seče k holině a nelze je tedy interpretovat v souvislosti s působením světelných podmínek na sledovaných obnovních sečích.

#### 6.2.2.2 *Obsah vybraných makroprvků v listech buku v závislosti na vertikálním profilu koruny*

V rámci vertikálního profilu koruny se projevil totožný signifikantní trend u tří makroelementů, konkrétně u  $N_m$ ,  $P_m$  a  $Mg_m$  (hmotnost makroprvku/hmotnost sušiny listu), a to vždy na stejné obnovní variantě – na holé seči. Ve všech třech případech se jednalo o pokles obsahu uvedených makroelementů s nárůstem výšky v rámci vertikálního profilu koruny (negativní korelace s výškou v koruně). V případě  $N_m$  a  $P_m$  byl přitom signifikantní rozdíl na holině mezi obsahem uvedených makroprvků mezi dolní úrovní (*b*) a střední úrovní (*a*) a také mezi dolní úrovní (*b*) a horní úrovní (*a*), neprokázal se signifikantní rozdíl mezi horní a střední úrovní koruny (obojí *a*), ačkoliv jak v případě  $N_m$ , tak i v případě  $P_m$ , byly oba trendy postupného nárůstu obsahu s poklesem výškové úrovně zachovány i mezi horní a střední korunovou úrovní (navzdory statisticky neprokazatelnému rozdílu). V případě  $Mg_m$  se trend snižování jeho obsahu v listech s nárůstem výšky v rámci výškového profilu koruny projevil nejvýrazněji, neboť u  $Mg_m$  se signifikantně lišil obsah  $Mg_m$  v listech všech tří výškových úrovní koruny navzájem (horní úroveň *a*, střední *b*, spodní *c*).

#### 6.2.2.3 *Celkové hodnocení obsahu makroelementů v závislosti na světle*

Z provedených statistických analýz je zjevné, že v případě  $N_m$ , a také méně významně v případě  $P_m$ , kdy se u obou makroelementů projevíly signifikantní změny korelující s gradientem světla obnovních sečích i změny v rámci vertikálního profilu koruny, byl mechanismus působení světla vždy stejný. Bez ohledu na to, zda se světelné podmínky měnily v důsledku obnovní seče, nebo v důsledku vertikálního profilu koruny, narůstal obsah  $N_m$  s poklesem světla (ve všech čtyřech zjištěných signifikantních trendech, označených v tab. 28 šipkami). Také v případě  $P_m$  narůstal obsah s poklesem světla, ať již byl tento pokles světelných podmínek způsoben obnovními sečemi, nebo pozicí ve vertikálním profilu koruny (v obou zjištěných signifikantních trendech, označených v tab. 28 šipkami; ačkoliv zobrazený trend změny v důsledku typu obnovní seče je u  $P_m$  celkově málo výrazný).



## 6.3 Výzkumné téma č. IV

### 6.3.1 Podíl biomasy větvi a kmene v závislosti na obnovním prvku

Statistická šetření (neparametrická obdoba analýzy rozptylu, *Kruskal-Wallisův test*;  $p < 0,05$ ) podílu hmotnosti sušiny větví a hmotnosti sušiny kmene na vzornících odebraných destrukcí v rámci všech čtyř obnovních variant nepřinesla zjištění signifikantních rozdílů ani u jedinců ve věku 10 let, ani u jedinců ve věku 15 let (tab. 29). Přesto je patrné, že v obou věkových kategoriích vykazovali nejvyšší hodnoty indexu (tzv. BSR – branch-shoot-ratio) jedinci rostoucí na holé seči, zatímco nejnižší hodnotu jedinci rostoucí v kotlíku. Znamená to, že v obou věkových kategoriích měli jedinci rostoucí v kotlíku alokováno nejméně biomasy do větví, zatímco nejvíce alokované biomasy ve větvích měli jedinci rostoucí na holině.

Zároveň je zjevné, že desetiletí jedinci mají větší podíl biomasy alokovan do větví než jedinci patnáctiletí. U patnáctiletých buků již nastal zřetelný nárůst biomasy kmene a tím snížení hodnoty indexu BSR.

Tab. 29: Hodnoty poměru biomasy sušiny větví vůči biomase sušiny kmene (tzv. BSR – branch-shoot-ratio) ve třech horních pětinach výšky buku lesního rostoucího na sledovaných obnovních sečích, a to ve věku 10 a 15 let.

	hmotnost sušiny větví / hmotnost sušiny kmene*100 $\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)	
	10 let	15 let
clona	NS 53,2 $\pm$ 17,1	NS 32,4 $\pm$ 8,0
kotlík	NS 48,4 $\pm$ 17,4	NS 27,7 $\pm$ 11,6
násek	NS 55,5 $\pm$ 24,1	NS 32,9 $\pm$ 13,3
holina	NS 57,3 $\pm$ 17,1	NS 40,1 $\pm$ 19,6

Pozn.: signifikantní rozdíly v rámci příslušné věkové kategorie by byly značeny velkými písmeny (A, B, C atd.)  
NS znamená nenalezení žádného statisticky významného rozdílu

### 6.3.2 Úhel nasazení větví buku v závislosti na obnovním prvku

#### 6.3.2.1 Úhel nasazení větví u buků ve věku 10 let

Hodnocení tohoto výzkumného úkolu zahrnovalo analýzu úhlu nasazení větví, rostoucích v horních třech pětinach celkové výšky desetiletých buků, resp. totální destrukcí odebraných vzorníků. Statistické testování (ANOVA;  $p < 0,05$ ; test mnohonásobného porovnání – *Schefféův test*) tak bylo provedeno na celkovém souboru 699 větví (v rámci všech čtyř obnovních variant). Z výsledků statistických analýz je zřejmé, že nejvyšší úhel nasazení, tedy nejvíce horizontální (vodorovné) nasazení větví, bylo zjištěno u jedinců rostoucích v kotlíku. Úhel nasazení větví v kotlíku (B) byl signifikantně vyšší, než v případě tří dalších obnovních sečí (A; C). Úhel nasazení větví u jedinců v clonné seči (A) byl signifikantně vyšší oproti jedincům rostoucích na náseku a holině (obojí C). Mezi násekem a holinou nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl (obojí C); i samotné hodnoty aritmetických průměrů obou těchto obnovních sečí se téměř shodovaly.

Tab. 30: Úhel nasazení větví buku lesního ve věku 10 let, rostoucího v rámci čtyř obnovních sečí.

	úhel nasazení větví [°] $\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)	signifikance
clona	59,1 $\pm$ 9,6	A
kotlík	68,2 $\pm$ 12,5	B
násek	46,1 $\pm$ 15,7	C
holina	45,2 $\pm$ 14,5	C

Pozn.: signifikantní rozdíly jsou značeny velkými písmeny (A, B, C)



### 6.3.2.2 Úhel nasazení větví u buků ve věku 15 let

Do hodnocení bylo zahrnuto celkem 623 větví horních tří pětín celkové výšky patnáctiletých jedinců buku, odebraných destrukční metodou v rámci čtyř sledovaných obnovních sečí. Výsledky statistického testování (analýza rozptylu – ANOVA;  $p < 0,05$ ; test mnohonásobného porovnání – *Schefféův test*) u patnáctiletých jedinců ještě více koreluje s gradientem světla v rámci zkoumaných obnovních sečí, neboť úhel nasazení větví plynule klesal s nárůstem světelných podmínek; větve se tak s nárůstem porostního světla stávaly více vertikálně orientované. Statistické testování získaného souboru prokázalo signifikantně nejvyšší úhel větvení (nejvíce horizontální uhlení větví) u jedinců rostoucích v clonné seči a v kotlíku (obojí A). Mezi oběma obnovními prvky nebyl signifikantní rozdíl; jedinci v podsadbě však vykazovali vyšší úhel nasazení větví, než v kotlíku. Signifikantně nižší úhel nasazení větví byl zjištěn u jedinců rostoucích na náseku a na holé seči (obojí B). Ačkoliv mezi násekem a holinou nebyl prokázán signifikantní rozdíl, přesto jedinci rostoucí na holině vykazovali zřetelně nižší hodnoty úhlu nasazení, než jedinci rostoucí na náseku – a to téměř o 25 % nižší oproti náseku při srovnání průměrné hodnoty úhlu větvení.

V případě patnáctiletých buků byl vliv porostního světla na úhlení větví buků velmi zřetelný, s nárůstem světla se měnilo horizontální postavení větví na postavení vertikální.

Tab. 31: Úhel nasazení větví buku lesního ve věku 15 let od založení, rostoucího v rámci čtyř sledovaných obnovních sečí.

	úhel nasazení větví [°] $\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)	signifikance
clona	65,2 $\pm$ 10,1	A
kotlík	62,9 $\pm$ 11,7	A
násek	54,9 $\pm$ 9,8	B
holina	41,4 $\pm$ 15,3	B

Pozn.: signifikantní rozdíly jsou značeny velkými písmeny (A, B, C)

### 6.3.2.3 Souhrnné hodnocení

Při souhrnném hodnocení výsledků provedených statistických analýz je zřejmé, že v obou věkových kategoriích (10 a 15 let) byl nejvyšší úhel nasazení větví u jedinců rostoucích v clonné seči a kotlíku. V mladší věkové kategorii byl výsledek ve prospěch kotlíku, a to signifikantně, ve starší kategorii byl výsledek slabě ve prospěch clonné seče, avšak nikoli signifikantně. Pokles úhlu větvení v kotlíku oproti clonné seči byl u patnáctiletých jedinců pouze o 4,5 %. Signifikantně menší úhel nasazení větví vykazovali jedinci rostoucí na náseku a na holé seči. Holina přitom v obou věkových kategoriích vykazovala nižší úhel nasazení větví než násek, avšak zatímco v deseti letech byl tento rozdíl vůči náseku jen nepatrný, v patnácti letech byl již zřetelný, ačkoliv stále nebyl signifikantní.

Úhel nasazení větví tak prokázal zřetelnou senzitivitu na světelné podmínky. Ale především se tyto změny projeví napříč celým spektrem morfologické kvality jedinců, neboť pro destrukční analýzy byli odebráni jedinci shodné kvality, resp. s totožným podílem kvalitních, průměrně kvalitních a nekvalitních jedinců na každé ze zkoumaných obnovních sečí. Navzdory totožnému kvalitativnímu spektru jedinců se však úhel větvení mezi jedinci z různých obnovních sečí signifikantně lišil a koreloval navíc výrazně s gradientem světelných podmínek. Tím se ukazuje změna úhlu nasazení větví se změnou světelných podmínek, a to bez ohledu na konkrétní morfologickou kvalitu.





## 7 DISKUSE – VÝZKUMNÉ TÉMA Č. II – IV

Porostní přeměna jehličnatého lesa na listnatý či smíšený je prováděna pomocí umělé obnovy výsadbou, sjími, nebo přirozenou obnovou vtroušené příměsí, a to buď při použití násečných a holosečných obnovních prvků, nebo při využití clonosečných obnovních postupů pod ochranou porostní clony horní jehličnaté etáže (VON LÜPKE ET AL. 2004). Podsadby, zvláště pak stísnášejším bukem lesním se ve střední Evropě staly běžně užívanou pěstební praxí (VON LÜPKE ET AL. 2004; OLESKOG, LÖF 2005); dosud však byla věnována nedostatečná pozornost ze strany výzkumu na podporu a zodpovězení praktických pěstebních nástrojů pro realizaci podsadeb v rámci clonných sečí, a to zvláště v těch případech, kdy je podsazovanou dřevinou jiná dřevina, než buk (LÖF ET AL. 2007). Přežití a úspěšné odrůstání jedinců v porostní podúrovni je především ovlivněno redukcí světelných podmínek, dostupností vody a živin v půdě a v neposlední řadě změnami v interspecifické konkurenci a růstového režimu lesní buřeně, závisejících právě na míře otevřenosti zápoje horní porostní etáže (GIVNISH 1988; LÖF ET AL. 2005).

Buk na základě výsledků této disertační práce prokázal ovlivnění světelnými podmínkami a svojí plasticitu vůči působení tohoto stanovištního faktoru na úrovni své celkové morfologie (tedy výškového a tloušťkového růstu, štíhlostního kvocientu, morfologické kvality, úhlu nasazení větví); na úrovni morfologie a anatomie fyziologicky nejdůležitějšího rostlinného orgánu – listu; stejně jako zčásti také na úrovni fyziologických procesů (a to nejen po stránce změny anatomie asimilačního aparátu, ale také částečnými změnami na úrovni chemického složení asimilačního orgánu). Výsledky této práce tak potvrzují například tvrzení JARČUŠKY (2009), že v otázce výškového a tloušťkového růstu buku, alokace biomasy, morfologickém uzpůsobení, přežití (a u přirozené obnovy i v otázkách hustoty) hraje zásadní vliv dostupnost zdrojů nezbytných pro růst a vliv dalších faktorů (např. kompetice), přičemž zcela klíčový je význam světla. Faktoru, který přímo či nepřímo ovlivňuje ostatní stanovištní faktory a tak plní klíčovou úlohu (JARČUŠKA 2009). Navíc faktorů, který pod horní clonou obnovovaného porostu působí na růst buku nejen kvantitou, ale jak prokázal AMMER (2003), také kvalitou (typicky pod smrkovou horní porostní clonou), a to poměrem R/FR, který celkový růst i biomasu (kmene, větví, listů i kořenů) ovlivňuje.

### 7.1 Výškový a tloušťkový růst, reakce na jednorázové uvolnění horní porostní clony

V této disertační práci se zcela zřetelně prokázala signifikantní korelace mezi světelnými podmínkami a výškovým i tloušťkovým růstem uměle obnoveného buku, a to v celé věkové škále 5 – 20 let od výsadby. Ke stejnému zjištění dospěl LÖF ET AL. (2007) u teprve čtyřletých výsadeb (na kyselých stanovištích jižního Švédska), realizovaných shodně v rámci různých obnovních sečí (tři různých intenzit clonných sečí a jednoho kotlíku; 5, 11, 19 a 68 % PACL); přičemž dospěl k obdobnému průběhu modelů výškového i tloušťkového růstu jako v této práci u pětiletých výsadeb, tedy konkávní funkci, která nad hodnotou 45 % vykazovala téměř konstantní průběh (velmi obdobně jako v případě modelů této disertační práce pro jedince ve věku 5 let). Tím se podle autora výrazně lišil buk od regresních modelů dubu letního, ale i smrku ztepilého, jež vykazovaly stabilně narůstající trend v celé světelné škále. Stejně jako u dvou regresních modelů (DSF a TSF) pro tloušťku u jedinců ve věku 5let, které vykazovaly po hodnotě cca 50 % světelného požitku volné plochy pokles trendu funkce, tak i LÖF ET AL. (2007) zjistil v případě buku (a lípy i třešně) pokles tloušťky na ploše kotlíku, ačkoliv na předchozích obnovních variantách narůstala tloušťka úměrně s nárůstem světla. Tato zjištění mohou být v souladu s údaji některých autorů (např. VON LÜPKE, HAUSKELLER-BULLERJAHN 2004 IN LÖF ET AL. 2007, MADSEN 1994; EMBORG 1998;



KUNSTLER ET AL. 2005, COLLET, CHENOST 2006 apod.) o tom, že optimální světelné podmínky pro maximální růst buku se nachází mezi 30 – 40 % světelného požitku volné plochy. Ačkoliv např. AGEŠTAM ET AL. (2003) toto maximum dokonce uvádí v rozsahu 10 – 20 %, což může souviset se stanovištními podmínkami, zvláště zásobením vodou jak dokazují VAN HEES (1997), EMBORG (1998) a LÖF, WELANDER (2004); méně již se živinami, jak zjistili FINZI A CANHAM (2000), JAKOBSEN A EMBORG (2000) a LÖF A WELANDER (2004) a jak je podrobně rozvedeno níže. LÖF ET AL. (2007) uváděl výšku čtyřletých buku v rámci čtyř sledovaných obnovních variant v rozmezí 68 – 130 cm, v této práci byla u pětileté podsadby (30 % světelného požitku volné plochy) zjištěna průměrná výška 132 cm a na náseku i holině (se světelným požitkem cca 80, resp. 90 %) dokonce 207 resp. 196 cm. Autor zjistil v rámci ostatních sledovaných dřevin (dubu letního, smrku ztepilého, javoru mléče, jasanu ztepilého, třešně ptačí i lípy srdčité) podobné tvary křivek regresních modelů pro výškový, i tloušťkový růst daného druhu, od kterých se buk, spolu s lípou, odlišoval asymptotickým průběhem grafů ve vyšších světelných úrovních (zatímco například zvláště dub vykazoval progresivní nárůst růstových obou křivek ve vysokých světelných podmínkách). Závěrem LÖF ET AL. (2007) kvalifikuje ze všech uvedených dřevin buk spolu s lípou jako stínsnášejší druhy (oproti smrku a javoru jako středně stín snášejších, resp. třešni, dubu a jasanu jako slabě stín snášejších). Také KAZDA ET AL. (2004) zjistil signifikantně vyšší výšku šestiletých podsázených buku (průměrně 158 cm) v clonné seči se širokým světelným gradientem 5 – 62 % GFr, než u dubu zimního (průměrně 117 cm) a klenu (průměrně 108 cm). PETRITAN ET AL. (2007) uvádí mortalitu jako závisle proměnnou světla, přičemž při úrovni 10 % ISF zjistila v přirozené obnově buku mortalitu do 3 % (u jedinců z přirozené obnovy v širokém výškovém rozpětí 0,4 – 8 m); je tedy zjevné, že i nejvyšší intenzita clony nad podsadbami měřených v této disertaci (tj. 8 – 10 % ISF) poskytovala dostatečnou úroveň světelného požitku pro odrůstání buku; což potvrzuje i konstatování MATICE ET AL. (2000), že v intenzitách 2 – 6 % světelného požitku volné plochy je již vhodnější jedle než buk. Potvrzují to i poznatky MOUNTFORDA ET AL. (2006), když uvádí, že na živných stanovištích je výskyt přirozené obnovy buku pod úrovní 2 % Op nestabilní, nálet vykazuje velmi nízkou hustotu a semenáčky jsou velmi malé, s minimálním výškovým přírůstem a silně zploštělou morfologií koruny. S tím souhlasí i poznatky KUNSTLERA ET AL. (2005), který u bukového náletu zjistil počáteční roční mortalitu 25 % při velmi nízkém světelném požitku okolo 2 %; s narůstajícím požitkem strmě klesala mortalita, až při světelné hodnotě 10 % nastala nulová mortalita. SZWAGRZYK ET AL. (2001) uvádí při podmínkách do 4 % ISF průměrný roční přírůst semenáčků do 0,5 cm/rok, přičemž jejich celková výška u žádného z nich nepřesáhla 10 cm. COLLET ET AL. (2001) u semenáčků na lokalitě o maximálním světelném vstupu do cca 5 % ISF zjistila průměrný roční přírůst 1,2 cm.

Stejně jako v předložené disertaci, i ve shodě s LÖFEM ET AL. (2007), také PETRITAN ET AL. (2007) zjistila velmi obdobné křivky modelů výškového a tloušťkového růstu, přičemž prokázaná korelace byla vyšší (u výškového růstu  $R^2 = 75 \%$ , u tloušťkového růstu  $R^2 = 69 \%$ ), než jaká byla zjištěna v této disertaci ( $R^2 = 31,2 \pm 15,0 \%$  pro výšku a  $R^2 = 33,8 \pm 10,3 \%$  pro tloušťku). Avšak v této práci byla hlavním předmětem zájmu výškového růstu celková výška jedinců (H) a výčetní tloušťka (DBH), popřípadě RHG a RRG, zatímco PETRITAN ET AL. (2007) se zabývala růstovou dynamikou vztahenou k ročním přírůstům tloušťky a výšky. Zároveň autorka zjistila, že do hodnoty cca 20 % ISF je dynamika výškového růstu buku vyšší než jasanu a klenu, avšak nad touto hodnotou je nižší růstová dynamika buku než obou jmenovaných dřevin; za optimální počáteční fázi clonné seče pro přirozenou obnovu a iniciální růst všech tří druhů byla zjištěna relativně nízká hodnota světelného požitku (tj. vysoká intenzita clony) – a to 5 – 10 % ISF. PETRITAN ET AL. (2009) v následující studii uvádí model celkové výšky (H) buku a světelných podmínek a i zde dospěla k modelu s vysokou korelací oproti této disertaci, a to  $R^2 = 84 \%$ ; avšak takto vysokou korelaci



modelu dosáhla z měření pouhých 41 jedinců buku; v otázce tloušťkového přírůstu zjistila  $R^2 = 73$  %. V případě celkové tloušťky zjistila PETRITAN ET AL. (2007) nižší korelaci signifikantního vtahu s ISF, a to na jedné výzkumné ploše  $R^2 = 18$  % a na druhé 53 %; oproti korelaci s tloušťkovým přírůstem, kterou zjistila ve výši  $R^2 = 87$ , resp. 83 % (ve stejném pořadí ploch), což naznačuje, že tloušťkový přírůst dosahuje vyšší korelace se světlem, než samotná tloušťka (zvláště v případě první plochy). PETRITAN ET AL. (2009) zjistila podobné křivky modelů pro výškový i tloušťkový roční přírůst (tj. obdobný vývoj závislosti obou veličin růstu na světle) a na základě pozice inflexních bodů modelů (šlo o polynomy třetího stupně) prokázala vyšší stínsnášenlivost buku oproti kleny a jasanu (posledně jmenované tak označila za středně-stínsnášející). To buk také potvrdil vývojem při vysokém světelném požitku, kdy od hodnoty 60 % ISF vykazoval prakticky konstantní hodnotu ročního výškového i tloušťkového přírůstu (úhel pouhých 0,08°, resp. 0,0007° vzhledem k ose x), oproti kleny a zvláště jasanu, jež při takto vysokém světelném požitku vykazovaly setrvalý nárůst výškového růstu s nárůstem světelných podmínek. K velmi podobným zjištěním o signifikantním vlivu světla na výškový a tloušťkový růst buku došel také KUNSTLER ET AL. (2005), který tutéž schopnost vyšší růstové dynamiky v nízkých světelných podmínkách prokázal dokonce v sub-Mediterránních podmínkách oproti dubu pýřitému (*Quercus pubescens* Willd.); nejvyšší rozdíl v mortalitě mezi oběma druhy byl v podmínkách pod 15 % světelného požitku, kdy dub vykazoval mortalitu výrazně vyšší, než buk. Autor přitom zjistil vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) vliv světla na tloušťkový růst i výškový růst, a to pro tloušťkový s korelací  $R^2 = 53$  %, zatímco pro výškový s korelací  $R^2 = 36$  % (u jedinců v tloušťkovém a výškovém rozpětí 7 – 48 mm, resp. 40 – 495 cm). Zároveň buk prokázal v nízkých světelných podmínkách šestkrát, resp. dvanáctkrát strmější nárůst výšky, resp. tloušťky oproti dubu, zatímco při vysokém světelném požitku vykazoval buk dříve a ve výrazně větší míře asymptotický růst, a to tloušťkový i výškový (KUNSTLER ET AL. 2005). Shodný průběh křivky závislosti výškového růstu a tloušťkového růstu na procentu světelného požitku volné plochy uvádí i PACALA ET AL. (1994). I on na souboru deseti různých dřevinných druhů potvrdil vyšší intenzitu růstu stínsnášejících dřevin při nízkých hodnotách světla a naopak vysokou intenzitu růstu světlomilných druhů při vysoké světelné úrovni; stejně jako vyšší mortalitu při potlačení u těch druhů, které při vysoké míře oslunění vykazují vysokou růstovou dynamiku (tj. světlomilné). PACALA ET AL. (1994) a FINZI A CANHAM (2000) shodně pro buk velkolistý uvádějí pozvolný nárůst průměrného tloušťkového přírůstu již od hodnoty 3 % resp. 10 % ISF, zároveň oba uvádí signifikantní vliv světla na tloušťkový přírůst buku, přičemž PACALA ET AL. (1994) dospěl ke korelaci  $R^2 = 53$  % (ovšem na základě 55 jedinců ve výškovém rozpětí 15 – 750 cm). FINZI A CANHAM (2000) prokázali signifikantní vliv světla na tloušťkový přírůst (nárůstu od tloušťky 0,5 – 4,0 cm ve výšce 10 cm nad zemí), a to s korelací  $R^2 = 32$  %, jako proložení volili Michaelis-Mentenovu funkci, přičemž zpočátku (od cca 10 %) strmý nárůst grafu funkce přecházel okolo hodnoty cca 30 % světelného požitku v téměř asymptotický průběh; zároveň nezjistili signifikantní vliv dostupnosti živin (dusíku) na tloušťkový růst buku, čímž potvrzují poznatky JAKOBSENA A EMBORGA (2000), popsané níže. Korelaci mezi porostním světlem a tloušťkovým růstem tak PACALA ET AL. (1994) prokázal vyšší než v této disertaci (shodná je ale například se zde zjištěnou korelací u třináctiletých jedinců); zatímco korelace FINZOHO A CANHAMA (2000) je shodná se zde prokázanou průměrnou korelací okolo  $R^2 = 34$  % (pro GFr, Op, ISF).

Signifikantní vliv světla na výškový a tloušťkový přírůst prokázaly také COLLET A CHENOST (2006) u bukového náletu (s iniciální výškou do cca 60 cm), přičemž jimi zjištěné korelace nalezených regresních modelů se pohybovaly v rozmezí  $R^2 = 30$  – 40 %, tedy obdobně jako je průměrná korelace zde zjištěných regresních modelů pro výšku i tloušťku ve vztahu k GFr, Op a ISF. Navíc autoři prokázali nejtěsnější proložení polynomem druhého stupně s konkávní orientací,



tedy stejně jako v případech regresních modelů v nejmladší věkové kategorii této disertace, tj. pěti letech.

JAKOBSEN A EMBORG (2000) uvádějí u pětiletých bukových výsadeb v clonných sečích při 18 – 28 % světelného požitku volné plochy průměrnou výšku od cca 90 – 110 cm; v této práci byla měřena pětiletá clonná seč se světelnými podmínkami okolo 30 % požitku volné plochy, kde byla zjištěna výška  $132 \pm 27$  cm. Významné je zjištění, že JAKOBSEN A EMBORG (2000) nenašli žádné rozdíly v růstu buku (i dubu letního a douglasky) ani úspěšnosti výsadby mezi variantami s celoplošným přihnojením, vápněním dolomitickým vápencem nebo plochou bez přípravy (na rozdíl od prokazatelně pozitivního vlivu hnojení i vápnění u klenu a lípy srdčité), což může potvrzovat obecně popisovanou nenáročnost buku na půdní podmínky a trofnost při dodržení patřičné humidity stanoviště (ve studii autoři uvádí roční srážkový úhrn 570 – 870 mm). To ostatně potvrdili nejen FINZI A CANHAM (2000), jak bylo uvedeno výše, ale žádný prokazatelný efekt hnojení na růst síví buku (ani na obsah dusíku v listech) nezjistil ani LÖF A WELANDER (2004).

COLLET ET AL. (2001) uvádí výrazně nižší hodnoty celkové výšky bukové přirozené obnovy a její růstové dynamiky (věk jedinců 5 – 15 roků), a to nejen v porovnání s hodnotami růstové dynamiky umělé obnovy uvedené v této disertaci, ale také v porovnání s ostatními autory (např. PETRITAN ET AL. 2007, 2009). Při 5% světelném požitku udává výšku náletu  $22 \pm 8$  cm, při 52% světelném požitku  $38 \pm 10$  cm této (v obou případech jedinci cca 7 – 15 let). RUMPF, PETERSEN (2008) zjistili u šestnáctiletých výsadeb buků (spon 1,5 x 1 m) v obnovně rozpracovaných borových monokulturách při průměrných hodnotách světelného požitku v rámci sledovaných clonných sečí 72, 58 a 46% ISF velmi obdobnou, statisticky shodnou výšku kultur, a to cca v průměru 615, 646 a 628 cm (od nejvyššího ISF po nejnižší), tedy buky rostoucí při nejvyšším světelném požitku nedosáhly nejvyšší výšky; také v případě tloušťky nezjistili signifikantní rozdíly a jimi zjištěná průměrná tloušťka byla 4,0; 3,9 a 3,7 cm (od nejvyššího ISF po nejnižší). Vyšší vliv na tloušťku hrál dle autorů spon výsadeb, a to signifikantně mezi sponem 1, 5 x 1 m a sponem 3 x 1 m (u dvou variant clonné seče s nižším světelným požitkem – a to 58 % a 46 %), což vliv kompetice o prostor mohlo umocnit, neboť se snižujícím světelným požitkem se jedinci dostávali do celkově vyššího kompetičního prostředí (v hustším sponu více, než ve volnějším sponu). V případě výšky nebyl zjištěn signifikantní rozdíl mezi různým sponem v žádné z variant clonných sečí (tj. 72 %, 58 %, resp. 46 % světelného požitku). Jimi uvedená průměrná výška 646 cm u jedinců rostoucích při 58 % ISF se shoduje s výškou jedinců v kotlíku (cca 60 % ISF), změřených v rámci této disertace, v obdobném věku. Výška jedinců v kotlíku byla  $652 \pm 110$  cm (oproti 646 cm uváděných autory) a podobná shoda byla také u tloušťky ( $4,2 \pm 1,19$  mm v této disertaci oproti cca 3,9 cm). Avšak další trend v otázce tloušťky byl již rozdílný, protože tloušťka (cca 5,3 cm) jedinců na náseku (cca 78 % ISF) je vyšší oproti 4,0 cm uváděných RUMPFEM A PETERSENEN (2008) při 72 % ISF. Stejně tak zřetelně nižší tloušťka (i výška) byla zjištěna u podsadob smrkových porostů ve světelných podmínkách 43 % ISF, oproti hodnotám, které autoři uvedli pro jedince rostoucích při 46 % ISF v podsadbě pod borovou clonou. Důvodem popsanych rozdílů může být skutečnost, že navzdory obdobným hodnotám ISF došli RUMPF A PETERSEN (2008) k těmto hodnotám v clonných sečích borovice lesní, nikoliv na ploše kotlíku či náseku sevřeného smrkovým porostem, nebo v cloně pod smrkovým porostem. Potvrzuje to tedy poznatky PRÉVOSTA A CURTA (2004) o tom, že i při obdobných hodnotách světelného požitku se může projevit různý růst, například v důsledku kořenové konkurence. Ta je v případě náseku nižší než pod clonou borovice; v případě kotlíku uvnitř smrkového porostu může být relativně obdobná s clonou sečí v borovém porostu (což dokazují poznatky mnohých autorů, např. MÜLLERA A WAGNERA 2003 či PETRITAN ET AL. 2011 o částečném „uzavírání a kolonizování“ prostoru rhizosféry



porostních mezer – kotlíků kořeny dřevin, typicky právě v případě smrku; přičemž PETRITAN ET AL. 2011 tento dosah kořenové kompetice smrku zjistila do 8 metrů, zatímco TASKINEN ET AL. 2003 u smrku prokázal hlavně obsazení rhizosféry jen do 5 metrů). V případě srovnání clonných sečí smrku oproti borovici je naopak vyšší konkurence kořenů pod smrkem z důvodu vysokého podílu jeho jemných kořenů ve svrchních 20 cm, resp. 30 cm půdního horizontu (jak uvádí např. PALÁTOVÁ 2004, či ČATER, SIMONČIČ 2010). Například u devítiletých buků rostoucích pod smrkovou clonou i na volné ploše zjistili ČATER A SIMONČIČ (2010), že drtivá většina jemných kořenů takto starých buků se nachází v hloubce 0 – 20 cm bez většího vlivu přítomnosti či absence horní clony; zjistili také, že v totožné hloubce je také převážná akumulace jemných kořenů dospělého, obnovovaného smrkového porostu (což zcela potvrzuje PALÁTOVÁ 2004), (stejně jako převážná část kompetice v rhizosféře s přízemní vegetací se odehrává také v hloubce do 20, popř. 25 cm, jak uvádí COLL ET AL. 2003). VON LÜPKE (1998) zjistil zřetelně nižší biomasu jemných kořenů v borových kmenovinách oproti bukovým, což také, v případě borovice, interpretuje jako prostředí s potenciálně nižší kompeticí v rhizosféře, vhodné pro dubové a bukové podsady a podsíje. Všechny tyto popsané rozdíly v kořenové kompetici pak mohly způsobit výše popsané rozdíly mezi hodnotami z této disertace a hodnotami RUMPFA A PETERSENA (2008). A to vyšší tloušťku v náseku; totožnou v kotlíku; nižší tloušťku i výška v podsadbě smrku oproti hodnotám uvedených RUMPFEM A PETERSENEM (2008) v cloně pod borovicí. A to navzdory srovnatelných světelným podmínkám v jednotlivých porovnávaných dvojicích. PRÉVOSTO A CURT (2004) totéž prokázali při srovnání podsadeb břízy a borovice, když navzdory vyššímu světelnému požitku v podsadbě břízy byl růst buku zpočátku zřetelně menší, neboť biomasa jemných kořenů byla ve svrchním profilu půdy (který počáteční růst podsady zpočátku více ovlivňuje) v březovém porostu vyšší, než u borovice a z toho pak plynula vysoká kompetice v rhizosféře; avšak situace se v případě podsady v březovém porostu při určité dimenzi buku rychle změnila, neboť buk v březovém porostu rychle pronikal do porostní úrovně a do hlubších půdních horizontů a následně začal velmi výrazně růstově expandovat. Nicméně jak dokazují poznatky PETRITAN ET AL. (2011), je právě buk v porovnání s douglaskou ke kompetici v rhizosféře (která je zvláště vysoká pod smrkovou clonou) mnohem méně senzitivní, a proto jsou podsady bukem vhodné i do více cloněných clonných sečí. RUMPF, PETERSEN (2008) dále našli model závislosti celkové výšky síše buku na ISF (pod porostní clonou smrku) ve věku 10 let, a to s korelací  $R^2 = 34,0 \%$ ; v této disertaci byl pro stejně staré buky (ze sadby) zjištěn model s korelací k ISF  $R^2 = 22,7 \%$ ; avšak autoři sestavili model pro relativně úzký rozsah světelných podmínek (cca 3 – 25 % ISF), zatímco v této disertaci byl prokázán regresní model pro výrazně vyšší rozpětí světelných podmínek. Nicméně autoři svými výsledky také potvrdili vyšší schopnost buku pro růst ve stínu, neboť v porovnání se smrkem zjistili v uvedeném rozpětí světelných podmínek vyšší růstovou dynamiku a prosperitu buku (včetně strmějšího průběhu modelu, dokazujícího, že buk v těchto nízkých světelných podmínkách dokáže výrazněji reagovat i na malý nárůst světla) než u smrku, jenž byl v těchto podmínkách nucen již redukovat svůj výškový růst (tedy zcela v souladu s poznatkami o růstu smrku v takových podmínkách, jak uvádí celá řada autorů jako např. SPATHELF 2003; GRASSI, GIANNINI 2005; HUNZIKER, BRANG 2005; STANCIOIU, O'HARA 2006 a další).

LINNERT (2009) dospěl k regresnímu modelu celkové výšky buku na ISF s vysokou korelací ( $R^2 = 58,1 \%$ ), a to v širokých světelných podmínkách; ke zcela shodnému zjištění i průběhu regresního modelu (který zhruba od 40 – 50 % ISF vykazuje jen pozvolný nárůst) dospěl také v případě signifikantního vztahu tloušťky a ISF, a to s ještě vyšší korelací ( $R^2 = 76 \%$ ).

V předložené disertační práci byl prokázán signifikantní vliv světla na výšku již pětiletých výsadeb (s korelací cca 16 – 20 %); zatímco PICHLER ET AL. (2001) nezjistil u buku žádný vliv





světelných podmínek na výškový růst buku u výsadeb rok a dva po založení, neboť celkový výškový růst v širokém spektru světelných podmínek (od silné clony po holou seč) zjistil vždy jako velmi malý; avšak tloušťkový přírůst signifikantně pozitivně koreloval se světlem. Mortalita a vitalita buku nebyla podle autora ovlivněna světelnými podmínkami (stejně jako u klenu) na rozdíl od dubu zimního, jenž vykazoval vyšší mortalitu a nižší vitalitu ve velmi cloněných clonných sečích (s otevřeností porostního zápoje okolo 15 % GFr). Naopak u přirozené obnovy na živných stanovištích zjistil MOUNTFORD ET AL. (2006) preferenci náletu buku k růstu v okraji porostních mezer (při otevřenosti porostního zápoje 4 – 10 % Op), kde jedinci patřili k nejvyšším (oproti zapojenému porostu), jejich hustota byla nejvyšší a vykazovali přímý a rychlý přírůst; navíc v porovnání se středem mezer (kotlíků) byla na okraji zřetelně menší hustota a konkurence buřeně (konkrétně maliníku).

Buk na velkých holých plochách vykazuje v porovnání s druhy světlomilnými relativně malou růstovou dynamiku, jak uvádějí mnozí autoři (např. CANHAM 1988; EMBORG 1998; KUNSTLER ET AL. 2005 atd.). SZWAGRZYK ET AL. (2001) k této problematice navíc uvádí, že v podmínkách, kde světelný požitek představoval méně než 3 % volné plochy, nevznikala životaschopná přirozená obnova, popřípadě do tří let hynula; v podmínkách méně než 4 % byla životaschopnost nestabilní a výšku jedinců při požitku 2,5 – 4,9 % lze charakterizovat jako nižší než 10 cm (včetně jedinců, kteří přežili déle než 3 roky) a s průměrným ročním přírůstem nepatrných 0,1 – 0,5 cm/rok; přesto několik jedinců (2,2 % celkového počtu) bylo schopno přežít déle než 4 roky v rozpětí hodnot světelného požitku 3,1 – 3,8 %. Avšak roční mortalita v i takto nízkých podmínkách byla pouze 50 % (při 3,1 % světla), resp. 40 % (při 3,8 % světla volné plochy). Svou stínaschopnost buk prokázal, když při mírném nárůstu světelných podmínek nejen výrazně poklesla mortalita, ale pětileté semenáčky dosahovaly při požitku 9 % výšky až 23 cm a při požitku okolo 15 % dosahovaly v šesti letech výšky 35 cm. CANHAM (1988) prokázal u buku (velkolistého) vyšší intenzitu výškového růstu pod porostním zápojem ve srovnání s javorem (*Acer saccharum* Marsch.) a mírnější růstovou reakci na podmínky otevřené porostní mezery (poloviční přírůst buku v porostní mezeře oproti javoru) a ačkoliv byl přírůst pod porostním zápojem signifikantně nižší než přírůst v kotlíku, světelné podmínky konkrétního jedince neměly signifikantní vliv na jeho výškový růst. Navzdory zřetelným rozdílům v otázce prosperity pod porostním zápojem či v porostní mezeře, kterou CANHAM (1988) u buku oproti javoru zjistil, označil oba druhy jako „specialisty pro růst v porostních mezerách 15 – 75 m<sup>2</sup>“.

AMMER A MOSANDL (2007) uvádějí výšku devítiletých podsadeb buku (ve velmi cloněných clonných sečích v obnovně rozpracovaných smrkových porostech) okolo 180 cm, přičemž v případě této disertace byla v podsadbách zaznamenána výška v rozmezí 296 – 355 cm, které však rostli v podmínkách cca 20 – 40 % světelného požitku volné plochy. V případě jmenovaných autorů byly intenzita clony velmi vysoká a světelné podmínky odpovídali 6,6 %, resp. 15 %. Navzdory tomu byla podle autorů průměrná výška v obou variantách totožná, buk navíc vykazoval setrvalou dynamiku růst, neboť model závislosti věku a výšky byl konvexně orientovaný polynom druhého stupně, což svědčí o celkově vhodných ekologických podmínkách pro odrůstání buku, a to překvapivě po relativně dlouhou dobu od založení. Autoři zároveň po celou dobu měření zaznamenali setrvale vyšší tloušťky kultur z výsadby (2+0 a 1+0) než ze sje. Totožná výška obou variant výsadby s různým světelným požitkem je však poněkud v rozporu s poznatky celé řady dalších autorů (např. v obecné rovině proti poznatkům od PACALA ET AL. 1994; FINZI A CANHAM 2000; PETRITAN ET AL. 2007 a 2009, i dalších), a zvláště pak konkrétně proti poznatkům RUMPFA A PETERSENA (2008), kteří porovnávali růst ve dvou obdobných světelných úrovních, a to 5 – 10 % ISF oproti 10 – 15 % ISF; zaznamenali velký rozdíl v celkové výšce (také devítiletých) jedinců. Zjištění



AMMERA A MOSANDLA (2007) poněkud odporuje i obecným, široce prokázaným vlastnostem stínsnášejících dřevin (např. MADSEN 1994; KOBE ET AL. 1995, 1997; EMBORG 1998; WRIGHT ET AL. 1998; COLLET ET AL. 2001; LÖF ET AL. 2007 atd.), neboť i malý nárůst světla v nízkých světelných úrovních (ovšem nad úrovněmi kritickými pro přežití) by měl být doprovázen výraznou růstovou reakcí, o to spíše, že hodnota světelného požitku 6,6 % se nachází velmi blízko obecně uváděné hranici 2 – 3 %, která je pro přežívání buku limitující (např. WATT 1923 IN COLLET ET AL. 2001; MADSEN 1994; EMBORG 1998; MATIC ET AL. 2000; COLLET ET AL. 2001; SZWAGRZYK ET AL. 2001; KAZDA ET AL. 2004; KUNSTLER ET AL. 2005; PETRITAN ET AL. 2007), zatímco hodnota 15 % již v pásmu progresivní růstové reakce na světelné podmínky. Příčinou však může být spíše kvantifikace světelných podmínek AMMEREM A MOSANDLEM (2007), neboť hodnotu 6,6 % brali jako průměr z širokého rozptylu 2 – 29 %; hodnotu 14,6 % jako průměr při rozptylu hodnot 5 – 40 %, což světelné podmínky, ve kterých daní jedinci rostli, charakterizuje relativně vágně a nepřesně. Poněkud větší zpřesnění této problematiky již přináší práce AMMERA ET AL. (2008)<sup>2</sup>, když zjistil v rámci sedmiletého experimentu na bukových jedincích ze síje signifikantní vliv věku, iniciální výšky, světla a biomasy kořenů smrkové porostní nadúrodě u jedinců s iniciální výškou 0 – 30 cm; zatímco u jedinců s výškou nad 30 cm se na výškový přírůst projevovalo signifikantně již pouze porostní světlo a iniciální výška. Naopak potvrzením toho, že bukvice vzhází a roční semenáčky rostou v podmínkách bez prokazatelného ovlivnění světelnými podmínkami (což jim umožňuje vytváření i tzv. „semenáčkových bank“) je skutečnost, že v modelu výškového růstu toho roku vzejitých semenáčků světlo nemá signifikantní vliv na jejich výškový růst, neboť signifikantní vliv AMMERA ET AL. (2008)<sup>2</sup> zjistili pouze v případě množství biomasy jemných kořenů obnovovaného porostu, tedy v otázce kompetice v rhizosféře; rozdíly v jejich výšce jsou v prvním roce navíc jen malé (což v celém rozsahu potvrzují i poznatky SZWAGRZYKA ET AL. 2001). Také to zjistili WELANDER A OTTOSON (1998), a to dokonce do té míry, že v prvním roce růstu jsou nejen semenáčky stínsnášejících druhů, jako je buk, velmi dobře adaptovány na růst v silném zástínu, ale dokonce totožnou schopnost zjistili také u dubu letního, avšak pouze během prvního roku (na rozdíl od buku, kde tato schopnost přetrvávala i v dalších letech); zdá se proto, že během prvního roku je obecně růst semenáčků (bez ohledu na konkrétní druh) na světelných podmínkách nezávislý. Jednoznačný vliv mikroklimatu na klíčení bukvic prokázal také AGESTAM ET AL. (2003), neboť zjistil, že na holé seči vzešlo 1,6 % bukvic, zatímco v méně a více cloněné clonné seči 3,2 %, resp. 3,0 %; z toho důvodu byl na holé seči signifikantně nižší počet semenáčků než v clonných sečích, stejně jako bylo na holině více ploch bez přirozené obnovy buku. AGESTAM ET AL. (2003) také potvrdil neprokazatelný vliv světla na výšku semenáčku v prvním roce, který byl ve všech třech obnovních variantách (holina a dvě různě intenzivní clony) prakticky stejný, ve třetím a pátém roce růstu dokonce podle autora vliv mikroklimatu přetrvával, neboť výška jedinců byla signifikantně nejvyšší v méně cloněné clonné seči, až v sedmém roce začal dominovat faktor světla, když nejvyšší byli jedinci na holé seči, avšak nikoliv signifikantně oproti jedincům méně cloněné clony. Korelace mezi výškovým přírůstem jedinců nad 30 cm (tedy těch, jejichž růst je světlem podle autora nejvíce ovlivněn) byla AMMEREM ET AL. (2008)<sup>2</sup> zjištěna na úrovni  $R^2 = 30 \%$ ; to je velmi obdobná těsnost korelace (přes 36 %) jako v této disertační práci pro celkovou výšku a světelné veličiny GFr, Op a ISF, zjištěná v ekvivalentně starých, pětiletých výsadbách (protože AMMER ET AL. 2008<sup>2</sup> měl síje do sedmi let věku). Zároveň tvar křivky regresních modelů u pětiletých výsadb se podobá modelům, které autoři zjistili pro průměrný výškový přírůst ve věku 2 – 4 let a 5 – 7 let. Zároveň je zjevné, že stejně jako v této práci, kde byla v rámci věku 5 – 20 let nalezena různá korelace (nejvyšší byla pro výškový i tloušťkový růst přibližně ve 13 a 14 letech – v širším smyslu v období 13 – 15 let), tak i v mladším věku je na základě výsledků AMMERA ET AL. (2008)<sup>2</sup> vliv světla



(případně dostupnost a působení i dalších růstových faktorů) různě významný a limitní pro růst rozličně starých jedinců. To také i v případě severoamerických druhů potvrzuje například RICARD ET AL. (2003). Stejně tak rozdílné nároky na světlo a zásobení vodou, a tím i různou významnost těchto faktorů u semenáčků a u nárostu uvádí i GRUBB (1977 IN VAN HEES 1997).

JARČUŠKA (2011) zjistil signifikantní vliv světla na výškový přírůst náletu (do 0,5 m) i nárostu (do 2,1 m), a to jak v závislosti na ISF, tak i DSF. V obou případech prokázal různý vliv světla na přírůst dvou rozdílných růstových fází, vyšší vliv světla byl prokázán v případě obou složek záření na nárost ( $R^2 = 58 \%$ , resp.  $50\%$ ), než na nálet ( $R^2 = 25 \%$ , resp.  $0\%$ ). Vliv DSF se v případě náletu dokonce neprokázal jako signifikantní. Regresní model závislosti ISF a výškového přírůstu náletu vykazoval mnohem dříve asymptotický vývoj, než tomu bylo v případě nárostu. Autor tímto tedy také potvrdil měnící se vliv světla na růst u různé dimenze a věku jedinců a v důsledku toho různou výši prokázané korelace mezi světelnými podmínkami a růstem buku. Může to souviset i se skutečností, že s větší dimenzí jedince narůstá podíl nefotosyntetických pletiv rychleji, než podíl pletiv fotosyntetických (JARČUŠKA 2009). Obdobné rozdíly v korelaci byly patrné také v přeložené disertaci, kde se ve sledovaném rozpětí věku (5 – 20 let) vliv světla na výškový i tloušťkový růst také měnil.

BARTOŠ, SOUČEK (2010) uvádějí u dvanáctileté, resp. čtrnáctileté výsadby na holině (SLT 5S) výšku 254 cm, resp. 330 cm (spon 1 x 1 m) a 307, resp. 409 cm jako průměr při různém sponu (v rozsahu variant od 1 x 1 m až po 2 x 2 m); což je méně, než kolik bylo v obdobném věku zjištěno v této disertaci na holině, násečných obnovních prvcích, ale zpravidla je to více nebo obdobně než hodnoty zjištěné v podsadbě, a to navzdory živnějšímu stanovištím, na kterých autoři svůj výzkum realizovali. Příčinou může být mikroklima velké (blíže velikostně nespécifikované holé seče), kde výzkum realizovali a s tím spojené riziko poškození mrazem, nebo i počáteční poškození myšovitými (které autoři uvádějí). Stejná je situace i v otázce průměrné tloušťky, kterou autoři uvádějí ve věku 12 let jako 2,6 cm (nejmenší ve sponu 1 x 1 m byla 2,0 cm) a ve věku 14 let uvádějí průměrně 3,7 cm; i zde jde o hodnoty menší než v této práci zjištěné tloušťky buku na holině a na náseku, v případě 12 let starých kultur i než v kotlíku (avšak ve 14. letech je zde uvedená tloušťka v kotlíku stejná jako průměrná tloušťka uváděná autory). Hodnoty tloušťky v podsadbách jsou ve většině případů nižší, v jednom případě obdobné jako tloušťky uváděné na holině u bukových kultur ve věku 12 a 14 let BATOŠEM A SOUČKEM (2010). Pozitivní korelaci výškového i tloušťkového růstu buku s velikostí násečných a holosečných obnovních prvků zjistil také BEDNÁŘ ET AL. (2012), stejně jako BEDNÁŘ A ČERNÝ (2014) našli pozitivní korelaci se světlem u širšího spektra obnovních variant (včetně clonných sečí).

Pozitivní korelaci mezi výškovým růstem a ISF uvádí také JARČUŠKA A BARNA (2011) u přirozené obnovy buku lesního; autoři během pěti let měření výškového přírůstu (délky terminálu) našli pro každý rok signifikantní lineární regresní model s korelací 28 – 72 % (průměrně  $R^2 = 45 \%$ ), což je o ne mnoho více než v této disertaci zjištěná korelace celkové výšky jedinců z umělé obnovy a ISF ( $R^2 = 31,2 \pm 15,0 \%$ ). COLLET ET AL. (2008) našla u přirozené obnovy, kde mezi 12 druhy dominoval buk, klen, babyka (*Acer campestre* L.) a habr (*Carpinus betulus* L.), vývoj celkové výšky této smíšené přirozené obnovy v závislosti na světle jako zpočátku strmě narůstající s nárůstem světla (PACL), ale nad hranicí cca 30 % dosahovala křivka grafu vrcholu a následně pozvolna klesala. To by zcela odpovídalo tvrzením některých autorů (např. MADSEN 1994; EMBORG 1998; KUNSTLER ET AL. 2005 apod.), že buk má optimální růstové podmínky v rozmezí 30 – 40 % světelného požitku volné plochy.

V této disertační práci se zřetelně projevila korelace mezi tloušťkovým růstem a světelnými podmínkami, což znamená, že kompetice o světlo ovlivňuje tloušťkový růst jedinců. PETRITAN ET AL.



(2012) však zároveň prokázala, že také kompetice o prostor, konkrétně interspecifická kompetice (např. konkurence buřeně) způsobuje signifikantně nižší tloušťku čtyřletých a pětiletých výsadeb buků na holé seči oproti výsadbám odrůstajícím v podmínkách stálé redukce buřeně; v otázce výškového růstu nevznikl žádný signifikantní rozdíl. To následně vede také k signifikantně vyšší hodnotě štíhlostního kvocientu nevyžívaných jedinců. Tato zjištění zcela potvrdil i COLL ET AL. (2003), a to nejen ve smyslu signifikantního vlivu světla na tloušťku buku, ale navíc i ve smyslu signifikantního vlivu interspecifické kompetice, a to i podle její síly (tedy druhu kompetitora), i podle nároků kompetitora na vodu, neboť tím nejen celá kompetice narůstá, ale pro buk se tím mění dostupnost vody, jejíž nedostatek následně ovlivní vyšší nároky buku na světlo. Že má kompetice mladých buků s buření hlavní projev právě skrze konkurenci o vodu, potvrdil také LÖF A WELANDER (2004). K obdobnému zjištění jako PETRITAN ET AL. (2012) a COLL ET AL. (2003) dospěli také COLLET A CHENOST (2006), a to v případě intraspecifické kompetice (konkurence jedinců buku navzájem mezi sebou), neboť podle jich zjištění hustota signifikantně negativně korelovala s tloušťkou přirozené obnovy buku, a to společně se signifikantním vlivem iniciální tloušťky a světelných podmínek. Naopak výškový růst nebyl na hustotě (intraspecifické kompetici) závislý a byl zcela určen světelnými podmínkami a iniciální výškou jedince. Popsaný soubor poznatků potvrzuje již dříve uvedený signifikantní vliv sponu v případě šestnáctileté podsady bukem, jak to uvedli RUMPF A PETERSEN (2008). Z poznatků RÍO ET AL. (2014) dále plyne (nikoliv pouze pro obnovu, ale v celé věkové škále, resp. škále dimenzí jedinců), že je obecně nižší interspecifická kompetice, než intraspecifická, a že kompetice v rhizosféře je přímo úměrná dimenzi jedince, což potvrzují také poznatky GOFFA A OTTORINIHO (2001), kteří u buku prokázali vazbu celkové biomasy kořenů (i jejího přírůstu) s příslušností jedince ke konkrétní stromové třídě (tj. sociálnímu postavení). Naopak kompetice v nadzemní části, právě z důvodu toho, že jde zpravidla o kompetici o světlo, je téměř vždy na dimenzi nezávislá (typickým případem může být štíhlý vysoký jedince, který je silným kompetitorem v důsledku svého postavení v rámci vertikálního profilu porostu, ale jeho dimenze nemusí být velká proto, že pro výškový růst redukoval tloušťkový růst), (RÍO ET AL. 2014).

ČATER ET AL. (2013) prokázal vysokou míru korelace mezi výškovým přírůstem a tloušťkovým přírůstem ve 13. a 14. roce života bukových podsadeb v obnovně rozpracovaných smrkových stejnodobých porostech a v obou případech zjistil signifikantní vliv porostního světla na výši obou přírůstů, a to s vysokou korelací k veličině Op, konkrétně pro výškový přírůst na úrovni  $R^2 = 81\%$  a pro tloušťkový přírůst na úrovni  $R^2 = 89\%$ .

WAGNER ET AL. (2009) zjistil u semenáčků přirozené obnovy vysoce signifikantní vliv ( $p = 0,000$ ) světelného požitku na výškový růst jedinců, avšak nalezená korelace byla menší ( $R^2 = 17,5\%$ ), než korelace prokázaná v této disertaci (ať již průměrná korelace z nalezených regresních modelů, nebo korelace prokázaná u nejmladších jedinců – tj. v pěti letech); nižší korelaci autor zjistil dokonce i u výsevu buku v případě laboratorního experimentu při řízených podmínkách ( $R^2 = 22,2\%$ ;  $p = 0,003$ ).

JARČUŠKA, DAY (2013) prokázali signifikantní vliv světla na výškový přírůst přirozeně obnoveného buku, a to u jedinců velmi srovnatelného rozpětí celkové výšky (9 – 920 cm) i věku (resp. 2 – 25 let), jako bylo předmětem šetření v této disertační práci, a také v obdobně širokém rozpětí světelného požitku (4 – 82 % volné plochy). Dospěli k vysoce signifikantnímu ( $p = 0,006$ ) vlivu světla na výškový přírůst; jako signifikantní zjistili také vliv iniciální výšky, ale nikoliv věku, pokud byla tato veličina uvažována samostatně. Avšak regresní model vykazoval nejvyšší korelaci při zahrnutí všech tří nezávisle proměnných veličin, a to korelaci  $R^2 = 71,5\%$ , z čehož světlo vysvětlovalo 32,5 % variability. Regresní model světla a věku pak dosahoval korelaci  $R^2 = 49\%$ .



Uvážíme-li, že v sobě integroval dvě proměnné, je v této disertaci zjištěná průměrná korelace všech regresních modelů pro celkovou výšku s veličinami GFr, Op a ISF ve výši 31,2 % ( $\pm 14,8$ ; resp.  $\pm 15,0$ ) obdobná; samotný světelný požitek a výškový přírůst pak podle autorů dosahoval korelaci  $R^2 = 16,2$  %, což zcela odpovídá souhrnnému hodnocení v této disertaci (tj. bez ohledu na věk jedinců), kdy se pro jednotlivé světelné veličiny pohybovala korelace v rozmezí  $R^2 = 15,9 - 19,9$  %.

JALOVIAR ET AL. (2013) zjistil signifikantní vliv ISF na výškový přírůst bukových podsadeb (u jedinců v rozmezí výšek cca 1,5 – 4 m), přičemž zjištěná korelace byla  $R^2 = 39,9$  %, což odpovídá korelaci celkové výšky a ISF, která byla zjištěná v této disertační práci u obdobných podsadeb (ve věku 5 – 9 let), a to  $R^2 = 32,9 \pm 5,1$  %. JALOVIAR ET AL. (2013) také prokázal signifikantní vliv ISF na relativní výškový růst (RHG), tak jak to bylo také prokázáno v této disertaci.

CURT ET AL. (2005) u podsadby buku v clonných sečích (11 – 46 % ISF) porostů borovice a na holé seči, tedy v širokých světelných podmínkách, zjistil vysoce signifikantní vliv ISF ( $p < 0,001$ ) na tloušťkový přírůst. ČATER A SIMONČIČ (2010) zjistili signifikantní vliv světla na osmý a devátý ročník tloušťkového i výškového přírůstu buku (v užším rozsahu světelných podmínek 12 – 30 % Op), a to pro tloušťkový přírůst s korelací  $R^2 = 78$  %, resp. 85 % a pro výškový přírůst s korelací  $R^2 = 79$  %, resp. 78 % ve dvou sledovaných ročnících.

BEAUDET A MESSIER (1998) uvádějí pozitivní odezvu výškového růstu buku velkolistého na zvyšující se světelný požitek až do hodnoty 50 % ISF. VAN HEES (1997) také prokázal, zcela ve shodě s touto disertační prací, nárůst celkové výšky buku s nárůstem světelných podmínek, a to jak v podmínkách optimálního zásobení vodou, tak i v případě stresu suchem, kdy se rozdíly celkové výšky v rámci různých světelných podmínek zachovávaly, ale při stejném světelném požitku byl vždy signifikantní rozdíl ve výšce mezi jedinci stresovaných suchem a jedinci rostoucích při dobré dostupnosti vody.

Většina citovaných autorů popsala vztah mezi růstem buku světelnými podmínkami (resp. rozličným světelnými charakteristikami) jako nejtěsnější při proložení kvadratickou, hyperbolickou, negativně exponenciální funkcí nebo funkcí Michaelis-Mentenovou (což potvrzují také poznatky JARČUŠKY (2009) o tom, že popsané typy proložení jsou ve studiích vlivu světla na růst buku nejčastější), přičemž prvně jmenované proložení se v této disertaci také ukázalo jako nejtěsnější pro všechny nalezené regresní modely parametrů celková výška a výčetní tloušťka (testován byla v případě polynomů nejvýše druhý stupeň, třetí stupeň již nikoliv).

Z výsledků této práce vyplývá, že především konkávně orientované regresní modely výšky a tloušťky (celkem 35 bez započítání slabě konkávních s téměř lineárním průběhem) se vyznačovaly zpočátku strmým průběhem, tedy rychlým nárůstem parametrů výška či tloušťka (závisle proměnné) s nárůstem porostního světla (nezávisle proměnné), což popisuje celá řada autorů, jak bylo výše popsáno. Výsledky mnohých autorů (EMBORG 1998, COLL ET AL. 2003, COLLET, CHENOST 2006, BALANDIER ET AL. 2007, PETRITAN ET AL. 2007, 2009; COLLET ET AL. 2008; ČATER ET AL. 2013) se shodují na tom, že zvláště v intervalu 5 – 40 % světelného požitku volné plochy nastává největší dynamika výškového přírůstu, i proto, že 5 % je hranice velmi nízkého světelného požitku (s ohledem na nejčastěji uváděnou hranici přežití okolo 2 – 3 %, jak uvádí převážná část autorů (MADSEN 1994, 1995; EMBORG 1998; MATICE ET AL. 2000; COLLET ET AL. 2001; SZWAGRZYK ET AL. 2001; KUNSTLER ET AL. 2005; MOUNTFORDA ET AL. 2006; PETRITAN ET AL. 2007), zatímco hodnota okolo 30 – 40 % světelného požitku je hranice, o níž mnozí autoři (zvláště MADSEN 1994; EMBORG 1998; VON LÜPKE 1998; KUNSTLER ET AL. 2005; COLLET ET AL. 2008) uvažují jako o světelné úrovni saturace světelných nároků, či dokonce jako o optimu (bez ohledu, zda je tato saturace úplná či neúplná, ale z velké části světelných nároků buku je v každém případě již dostatečně bohatá). Popsaný jev





souvisí i se skutečností, že těsnost korelace růstu se světlem je okolo nízkých světelných hodnot (typicky okolo 5 – 10 %) těsná z toho důvodu, že v těchto nízkých světelných hodnotách je světlo úměrně se svým úbytkem limitním faktorem, zatímco při vysokých úrovních světelného požitku již růst ovlivňují (jak to popisují například MADSEN 1995; LENDZION, LEUSCHNER 2008, či JARČUŠKA 2009), v důsledku světelného dostatku i jiné faktory, jejichž působení často narůstá. Děje se tak například v důsledku konkurence o vodu, živiny, prostor v rhizosféře (často způsobeno rozvojem okolní vegetace – buřene, v případě mladších jedinců buku, jak detailně popsal COLL ET AL. 2003 a PETRITAN ET AL. 2012), případně i z důvodů mikroklimatických (jak podrobně uvádí například AUSSENAC 2000, AGESTAM ET AL. 2003, popřípadě také REYNOLDS A FROCHOT 2003) – vyšší potenciál evapotranspirace v důsledku vyšších teplot i vyššího pohybu vzduchu, což jsou mikroklimatické jevy příznačné nárůstu světelných podmínek.

WAGNER (2010) a BALANDIER ET AL. (2007) uvádějí, že tloušťka kmene je lepší indikátor světelného požitku, a tudíž s tímto růstovým faktorem více koreluje, než výška, což zčásti potvrzuje také CURT ET AL. (2005). A potvrzují to i především poznatky dalších, výše citovaných autorů (PICHLER ET AL. 2001; KUNSTLER ET AL. 2005; CHRIMES, NILSON 2005; RUMPF, PETERSEN 2008; LINNERT 2009; ČATER ET AL. 2013), kteří také dospěli k vyšší korelaci světla a tloušťky oproti korelaci s výškou (totéž u dubu letního i zimního prokázal GROSS ET AL. 1996). V této disertační práci byl zjištěn stejný výsledek, neboť regresní modely výčetní tloušťky a světla (bez zohlednění věku jedinců) dosahovaly korelace (pro tři nejtěsněji korelující světelné veličiny GFr, Op, ISF)  $R^2 = 27,7$  %, resp. 27,6 %, resp. 26,0 %, oproti korelaci stejných světelných veličin (také nejtěsněji korelujících) u výšky, a to 19,9 %, resp. 19,8 %, resp. 18,4 %. Tuto skutečnost lze podle mnoha autorů (např. AMMER ET AL. 2003, FALSTER, WESTOBY 2003<sup>1</sup>, PRÉVOSTO, BALANDIERA 2007, i jiných) vysvětlit skutečností, že v případě nedostatku světla, které se tak dostává do pozice limitujícího faktoru, je energie přednostně investována do výškového růstu, který jedinci umožňuje přístup do vyšších vertikálních úrovní s vyšším světelným požitkem, ale na úkor přírůstu tloušťkového a zachování jeho dynamiky. Tato skutečnost může být dále způsobena i tím, že v absolutním množství je tloušťkový růst mnohem více energeticky náročný, než výškový (FRITTS 1976) – proto v podmínkách sníženého světelného požitku se nižší intenzita asimilace (resp. nižší uhlíkový zisk) projeví zřetelněji na tloušťkovém růstu, než na výškovém. JARČUŠKA A BARNA (2011)<sup>2</sup> prokázali vysoce signifikantní vztah ( $p < 0,0001$ ) poměru délka kmene/hmotnost biomasy kmene se světlem, a to s korelací  $R^2 = 82$  %. Přitom průběh křivky modelu strmě klesá s nárůstem světelných podmínek do cca 30 %, od této hodnoty vykazuje pozvolný pokles a od hodnoty cca 60 % světla vykazuje téměř asymptotickým průběhem. Je z toho zřejmé, že investice do výškového růstu je v nízkých světelných podmínkách prioritní a biomasa takových kmenů je vzhledem k jejich výšce výrazně menší, než u stejně vysokých kmenů při vysokém světelném požitku. Vyšší senzitivita tloušťkového růstu na změny světla je ostatně dána (a v této disertaci zřetelně prokázána) také již samotným vysoce signifikantním vlivem ( $p < 0,0001$ ) světla na štíhlostní kvocient – klesá-li štíhlostní kvocient s nárůstem světla, je zřejmé, že tloušťka narůstá výrazněji (tj. reaguje senzitivněji), než výška. Přestože někteří autoři nacházeli vyšší korelace u výškového růstu, než u tloušťkového (např. PETRITAN ET AL. 2007 A 2009), z poznatků mnoha dalších autorů plyne, že tloušťka je mnohem více ovlivněna intraspecifickou a interspecifickou kompeticí, tedy konkurencí o prostor; tedy ať již v důsledku hustoty jedinců (např. volbou sponu), nebo typicky v důsledku konkurence buřene. Ostatně jak uvádí DU CROS A THIEBAUT (1988), kompetice v růstu jako taková, je jediná, avšak děje se skrze své různé formy, a to jako kompetice o prostor, nebo kompetice o zachycení světla, nebo kompetice o živiny, či vodu. Tloušťka je tedy senzitivnější vůči kompetici (COLLET, CHENOST 2006). Z toho plyne obecně vyšší variabilita tloušťky (např. COLLET ET AL. 2001).



Senzitivita tloušťky vůči kompetici obecně – tedy ať již vůči konkurenci o světlo, nebo o prostor; stejně jako senzitivita vůči kombinaci obojího (jak prokázali např. RUMPF, PETERSEN 2008), ukazuje, že tyto dvě formy konkurenčních vztahů se mohou svým působením a dopadem na tloušťku jedince vzájemně více či méně nahrazovat (jak dokládají i poznatky RÍO ET AL. 2014). S ohledem na těsnou vazbu morfologické kvality na stíhlostní kvocient (jak je detailně rozvedeno níže) je pak zjevné, že obě formy konkurence (o prostor i o světlo) mají dopad na morfologickou kvalitu jedince. Kompetice o světlo se projevuje popsáním mechanismem v podmínkách, kdy je tento faktor více či méně limitním faktorem, avšak neprojevuje se takto tehdy, když je faktorem ve vysokém nedostatku (např. v úzkém rozpětí 3 – 5 % světelného požitku), tedy blízko nad hranicí samotné ekologické valence buku, při které buk, mění strategii růstu na strategii přežití, a to formou maximálně možné investice do laterálního růstu a zároveň se drasticky omezuje přírůstkový (z obojího plynoucí zploštělá morfologie koruny), což dokazuje celá řada autorů (např. PACALA ET AL. 1994; MADSEN 1995; FINZI, CANHAM 2000, COLLET ET AL. 2001; SZWARGZYK ET AL. 2001; MOUNTFORD ET AL. 2006; PETRITAN ET AL. 2007, 2009).

Růst v sobě odráží vzájemnou závislost fyziologických procesů, alokace biomasy a celkové růstové strategie tak, jak jsou ovlivněny genetickými dispozicemi jedince a prostředím, ve kterém jedinec roste (MARTIN ET AL. 2005). Náhlá změna v mikroklimatických podmínkách, ve kterých jedinec dosud odrůstal, a to ať již otevřením horního porostního zápoje v důsledku disturbancí, či v důsledku pěstební zásahu (jak bylo předmětem zájmu v této práci, tj. např. uvolněním horní porostní clony jednorázovou domýtnou fází clonné seče) přináší odezvu jedinců na rychlou změnu mikroklimatu (zvláště světelného). Z pohledu růstu jedince je taková změna růstových podmínek změnou zcela zásadní, která se projeví na všech úrovních jedince. Dopad má jednak na úrovni fyziologie a anatomie. LEMOINE ET AL. (2001) tyto změny u buku prokázal při porovnání stíněných a uvolněných větví na úrovni fyziologických adaptací (zvýšení stomatální konduktance, snížení vodního potenciálu listů), i na úrovni anatomie dřeva, a to zvýšením světelného průměru cév i hustoty cév ve dřevě. Také REYNOLDS A FROCHOT (2003) prokázali celou řadu fyziologických změn u náhle uvolněné přirozené bukové obnovy, a to především na úrovni fotosyntézy a transpirace (které se již v průběhu první vegetační sezony shodovali s jedinci po celou dobu rostoucími bez clony), ačkoliv stomatální konduktance zůstávala na úrovni stíněných jedinců, a tak autoři konstatovali, že plná aklimatizace novým mikroklimatickým (světelným) podmínkám je dlouhodobější proces, závislý na přizpůsobení celého jedince novým podmínkám, například i včetně jeho kořenového systému (což u posledně jmenovaného naznačují také poznatky AGESTAMA ET AL. 2003). Zvláště nepoměr mezi jimi zjištěnou intenzitou fotosyntézy (včetně průběhu saturační křivky), transpirací a vodivostí mezofylu ve smyslu jejich zvýšení na jedné straně a stomatální konduktancí shodnou se stále stíněnými jedinci na straně druhé dokazuje, že celá otázka změn a adaptací je celkově složitá a komplexní. Některé fyziologické vlastnosti stinných listů zachovaných i do prvního vegetačního období po úplném uvolnění mohou mít svojí příčinu v té skutečnosti, že rozdíly mezi stinnými a slunnými listy jsou formovány již v listových primordiích, jak prokázal ESCHRICH ET AL. (1989), a to již počátkem srpna. K totožnému zjištění o zachování nízké úrovně stomatální konduktance dospěl u bukového, náhle uvolněného nárostu, také CAQUET ET AL. (2009), který právě omezené možnosti stomatální konduktance (zachované na úrovni stíněného stavu) vidí jako příčinu toho, proč buk nemůže zpočátku plně využít dostupnou úroveň světelného požitku pro fotosyntézu a vidí v tom možnou příčinu opožděné iniciace zvýšeného přírůstu; ačkoliv intenzitu fotosyntézy přímo neměřil (na rozdíl od REYNOLDS A FROCHOTA 2003). Dospěl však také ke zjištění adaptací anatomie dřeva, a to ve smyslu zvýšení plochy cév v prvním i druhém roce po uvolnění oproti stále stíněným jedincům.



V předložené disertační práci se již v průběhu prvního vegetačního období projevil signifikantní nárůst tloušťkového růstu, v průběhu druhého vegetačního období bylo navíc zjištěno pokračování progresivního vývoje tloušťkového přírůstu, a to dokonce se signifikantní akcelerací oproti předchozímu ročníku (tj. prvnímu ročníku po uvolnění). Ani během prvního, ani během druhého vegetačního období nedošlo k nárůstu výškového přírůstu. Zjištění o senzitivní reakci tloušťkového přírůstu na nové ekologické podmínky jsou zcela v souladu s již popsány a diskutovanými vlastnostmi vývoje tloušťky a tloušťkového růstu ve smyslu jeho vysoké senzitivity na kompetici; v případě změn v zápoji horní porostní úrovně na kompetici o světlo. Zároveň je toto zjištění zcela v souladu s poznatky CAQUETA ET AL. (2010), který zjistil u buku (a také u javorů – klenu, mléče a babyky) signifikantní nárůst tloušťky u jedinců uvolněných oproti jedincům pod clonou, přičemž právě buk vykázal ze všech čtyř sledovaných druhů dřevin nejvíce progresivní nárůst tloušťky (růstovou reakci) na otevření porostního zápoje. Zcela v souladu se zde popsány výsledky, tak i CAQUET ET AL. (2010) zjistil u buku (i ostatních tří dřevin) ve druhém vegetačním období po uvolnění ještě výrazněji reakci tloušťkového přírůstu (tj. akceleraci tloušťkového přírůstu), a to opět u buku zcela nejvýrazněji v porovnání se třemi druhy javorů. Tento popsany trend navíc autor zjistil i ve třetím roce po uvolnění (v této disertaci již nebyl monitorován). V této práci nebyl zjištěn signifikantní rozdíl ani zjevná růstová reakce výškového přírůstu na uvolnění v prvním, ani ve druhém roce po domýtné fázi clonné seče. CAQUET ET AL. (2010) ve shodě s touto prací neprokázal signifikantní rozdíl ve výškovém přírůstu mezi buky uvolněnými a pod clonou v prvním roce (stejně jako u klenu a babyky), avšak tento rozdíl již zjistil ve druhém roce po uvolnění. Avšak ani ve druhém roce neprokazovala reakce buku (v porovnání s tloušťkovým přírůstem) tak výrazně progresivní nárůst a nebyla u něj ze všech dřevin nejvýraznější (nejvýraznější reakce byla u javoru mléče). Z poznatků CAQUETA ET AL. (2010) tedy na úrovni tloušťkového přírůstu vyplývá jednoznačně nejvyšší schopnost buku oproti javorům k okamžité a nejsilnější reakci tloušťkového růstu. To platí nejen o srovnání s javory, ale potvrzuje to také LICHTENTHALER ET AL. (2007) při srovnání buku s jedlím, když uvádí, že buk má vyšší kompetiční sílu a při otevření porostního zápoje se adaptuje lépe a mnohem rychleji na rapidní změny světelných podmínek.

COLLET A CHENOST (2006) potvrzují zcela výsledky této disertace, neboť zjistili, že výškový přírůst během prvních dvou let odpovídal světelným podmínkám před uvolněním porostního zápoje a že světelné podmínky před uvolněním clony signifikantně určovaly výškový přírůst buku během dvou let následujících po uvolnění, zatímco v otázce tloušťkového růstu vliv světelných podmínek před otevřením porostního zápoje zcela vymizel okamžitě po otevření horního porostního zápoje. Výškový přírůst přestal být podle autorů ovlivněn světelnými podmínkami před otevřením porostního zápoje až během 3. a 4. vegetačního období. Dvouletá (z pohledu této práce minimálně dvouletá, neboť další ročníky přírůstu nebyly měřeny) prodleva výškového růstu u jedinců z přirozené obnovy (u jedinců do výšky 150 cm), jak k ní dospěli COLLET A CHENOST (2006), je tedy zcela totožná, jako zjištění této disertace v případě podsadeb buku (ve věku 10 a 14 let); na rozdíl od výškového přírůstu, tloušťkový přírůst reagoval okamžitou a výraznou iniciací, naprosto v souladu s poznatky COLLET A CHENOST (2006). Signifikantní reakci s velmi výrazným a okamžitým nástupem po otevření porostní clony zjistila v případě tloušťkového přírůstu také COLLET ET AL. (2001); výškový přírůst opět nereagoval okamžitě po uvolnění, ale narůstal podle zjištění autorky průběžně a kontinuálně v následujících letech, a to méně intenzivně během druhého a třetího roku, výrazněji během čtvrtého. Zároveň COLLET ET AL. (2001) opět potvrdila vysokou senzitivitu tloušťkového přírůstu v tom smyslu, že v obou variantách (tj. jedinci stále rostoucí pod porostní clonou, nebo jedinci již po uvolnění) se zřetelně projevovala variabilita v



průběhu počasí v konkrétním vegetačním období na konkrétní hodnotu tloušťkového přírůstu v daném roce.

V porovnání se zde citovanými autory, kteří zjistili zpravidla roční či dvouletou časovou prodlevu v reakci výškového přírůstu, JARČUŠKA A BARNÁ (2011) zjistili u přirozené obnovy (s ohledem na její původ z konkrétního semenného roku šlo o dvanáctiletý nárost, který 5 let rostl pod porostní clonou a následných 7 let po jejím uvolnění) dokonce šestileté ovlivnění světelnými podmínkami předchozí porostní clony. Ačkoliv v paralelním pokusu nálet rostoucí od počátku svého růstu v podmínkách volné plochy (tj. z náletu ve stejném roce jako těžba mateřského porostu) vykazoval podle autorů signifikantní vliv světla na výškový přírůst s víceméně rostoucí korelací v průběhu let ( $R^2 = 28 - 72 \%$ ), jedinci uvolnění v pěti letech nevykazovali signifikantní výškový přírůst v závislosti na nových světelných podmínkách po dobu šesti let; teprve v sedmém vegetačním období po uvolnění horní clony začal výškový přírůst signifikantně korelovat se světelnými podmínkami po uvolnění (při korelaci  $R^2 = 37 \%$ ). Zjištění JARČUŠKY A BARNY (2011), že výškový přírůst uvolněných jedinců byl signifikantně vyšší, než u jedinců rostoucích od počátku bez porostní clony lze zdůvodnit tím, že šlo o srovnání různých skupin (uvolnění jedinci byli starší). Přitom sami autoři prokázali signifikantní vliv věku na výškový přírůst. Proto je hlavním důkazem o úplné aklimatizaci jedinců novým růstovým podmínkám, jak sami autoři uvádějí, okamžik, kdy je dosaženo fáze signifikantního vlivu „nových“ světelných podmínek (podmínek po uvolnění) na aktuální přírůst jedinců. A k tomu podle autorů došlo až v sedmém vegetačním období po uvolnění. Velmi významně to také podporuje zjištění MCCLURE ET AL. (2000) u buku velkolistého o tom, že jedinci, jež započali svůj růst v podmínkách silného zástínu, nemusejí dosahovat tak rychlého výškového růst po otevření porostního zápoje, jako jedinci, kteří vznikli v podmínkách blízko nebo během okamžiku otevření zápoje uvolněním horní porostní etáže, a že tyto rozdíly v růstové dynamice mohou trvat až téměř dvacet let.

Za jednu z významných příčin tohoto vývoje lze také označit rozdílné vlastnosti kořenového systému stíněných jedinců a jedinců rostoucích od počátku v podmínkách otevřeného horního porostního zápoje, jak ve smyslu prokořenění různých úrovní půdního horizontu prokázali ČATER A SIMONČIČ (2010), s důsledkem ve změnách vodního režimu i odolnosti ke stresu suchem (kvůli vyšším teplotám a expozici přímému slunečnímu záření volné plochy), přičemž kořenový systém vyvinutý pro mikroklimatické podmínky a fyziologické nároky stíněných jedinců není schopen hned zcela saturovat nové nároky jedince, což se právě projevuje již zmíněným snížením stomatální konduktance a uzavíráním průduchů jako prevencí před ztrátami vody (REYNOLDS, FROCHOT 2003; JARČUŠKA, BARNÁ 2009). Dále je znám odlišný podíl biomasy kořenů buku a celkové biomasy jedinců a celkově nutnost přizpůsobení kořenového systému a kořenové kapilarity novým mikroklimatickým podmínkám volné plochy (VAN HEES 1997; MADSEN 1994; REYNOLDS FROCHOT 2003). Ačkoliv právě VAN HEES (1997) v této souvislosti prokázal vyšší vliv vodního zásobení – rozdíl v biomase jemných kořenů mezi jedinci z různých světelných podmínek, ale s dobrým zásobením vodou, byl v otázce celkové biomasy jemných kořenů malý. Vysokou růstovou plasticitu u buku i v dospělosti (44 – 114 let) právě v otázce růstu kořenů (hrubých, tj. > 2mm) a alokace biomasy (uhlíku) do těchto kořenů prokázal BOLTE ET AL. (2004), a to v porovnání se smrkem, který je v otázce růstu kořenů méně plastickým. Nicméně u jiných stíněnějších dřevin (konkrétně u *Acer saccharum*) uvádí například DELEGRAGE ET AL. (2004) změny na úrovni podílu biomasy kořenů a celkové biomasy mezi jedinci rostoucích v různém světelném klimatu, a to v závislosti na dimenzi jedince, ale i jeho věku, což potvrzují poznatky CAQUETA ET AL. (2010) a AMMERA ET AL. (2008)<sup>2</sup> u buku lesního. Právě AMMER ET AL. (2008)<sup>2</sup> zjistil, že jedinci buku z přirozené obnovy, kteří vykazovali totožné výškové parametry, ale byli různého stáří, reagovali na nárůst



světelných podmínek odlišně; starší jedinci projevili s nárůstem světla výraznější výškovou přírůstovou reakci, než jedinci mladší.

V důsledku odlišného mechanismu působení světelných podmínek na vývoj biomasy listové oproti vývoji biomasy kořenů pak také logicky dochází ke změnám na úrovni poměru biomasy kořenů a listové (VAN HEES 1997; LUSK 2004; DELEGRAGE ET AL. 2004). Ačkoliv například VAN HEES (1997) prokázal u buku větší vliv optimálního vodního zásobení či naopak stresu suchem oproti vlivu světla (ačkoliv trend nárůstu plochy listové s poklesem světla byl zjevný). Mimo jiné i z těchto uvedených souvislostí pak vyplývá rozdílná schopnost nadzemní i podzemní části reagovat na náhlé uvolnění horní porostní clony, i dlouhé období nutné k tomu, aby se celý komplex alokace listové plochy a zvláště poměru biomasy kořenů a větví dostal do plného souladu s novými podmínkami – podmínkami otevřené plochy (VAN HEES 1997; MCCLURE ET AL. 2000; REYNOLDS, FROCHOT 2003; JARČUŠKA, BARNA 2011). Různou senzitivitu rozličných rostlinných orgánů potvrdil také CURT ET AL. (2005), když nezjistil významné změny SLA listů (specifická plocha listů; plocha listů/hmotnost biomasy) mezi variantami s vyšší pokryvností buřeně a s nižším zabuřeněním při stejném světelném požitku, zatímco tyto dvě varianty se projeví v signifikantně rozdílné hodnotě SRL (specifické délce kořenů; délka kořenů/hmotnost jejich biomasy). Kompetiční vztahy se tedy na úrovni listů a kořenů projevují s rozdílnou intenzitou a jejich schopnost reakce na změny v růstových podmínkách (i například jako důsledek uvolnění) mohou být rozdílné. Ostatně REICH ET AL. (1998) zjistil v případě kompetice o světlo, u devíti druhů v nízkých světelných podmínkách, nárůst SLA a pokles SRL, zatímco při vyšším světelném požitku nižší SLA a vyšší SRL.

Z pohledu kombinace umělé obnovy buku lesního a přirozené obnovy smrku ztepilého v rámci procesu přeměn a přestaveb smrkových monokultur (viz kapitola 2 *Rozbor problematiky*), a tím přirozeně i z pohledu tematického zaměření této disertace, je významné zjištění AUSSENACA (2000) o reakci smrku ztepilého na uvolnění. Autor u smrku zjistil nejen silnou reakci tloušťkového přírůstu, ale zároveň bezprostřední reakci výškového přírůstu, ačkoliv ne tolik silnou, jako u tloušťkového přírůstu. Jelikož totéž zjistil i u douglasky (u té nejsilněji) a dvou druhů jedlí, včetně jedle bělokoré (u obou jedlí však bylo zaznamenáno snížení výškového přírůstu v prvním roce po uvolnění), zdá se, že reakce tloušťkového přírůstu je stejně bezprostřední a senzitivní i u jehličnanů, avšak reakce ve výškovém přírůstu je u jehličnanů pravděpodobně výraznější, než u buku, resp. listnáčů. Tato skutečnost je z pohledu dodržení růstového (výškového) předstihu vnášeného buku oproti přirozené obnově smrku významná pro pěstební formu a časovou úpravu uvolňování, či její celkovou vhodnost, má-li být cíl přeměn a přestaveb v plné výši naplněn (viz kapitola 2 *Rozbor problematiky*).

Kromě výše popsaných a diskutovaných růstových reakcí, nebo naopak jejich absencí, na úrovni tloušťkového, resp. výškového růstu, bylo v rámci šetření této disertační práce zjištěno výrazné snížení morfologické kvality jedinců během prvních dvou let po jednorázovém uvolnění horní porostní clony (resp. po jednorázové domýtné fázi clonné seče). Změny na úrovni morfologické kvality jsou úzce spojeny s otázkou iniciace laterálního růstu. Podle BAUDETA A MESSIERA (1998) má laterální růst s výškovým růstem tu společnou vlastnost, že jedincům umožňuje obsadit dostupný prostor, čímž sledují dosažení co nejlepších světelných podmínek a případně převýšení okolních jedinců. Laterální růst (společně s LAR – poměrem listové plochy – tj. celková plocha listové/celková nadzemní biomasa) významně ovlivňuje schopnost zachycení světla (PLANCHAIS, SINOQUET 1998; REICH ET AL. 1998; WALTERS, REICH 2000; VAN HEES, CLERKX 2003; CURT ET AL. 2005; KUNSTLER ET AL. 2005). Zjištěná reakce, tedy významné snížení morfologické kvality a s tím související rozvoj laterálního růstu (jejichž souvislost je detailně popsána níže) souvisí v případě jednorázového uvolnění jednak s obecnou charakteristikou buku, podmíněnou genetickými





predispozicemi, tj. plagiotropním růstem. Jak totiž prokázal KUNSTLER ET AL. (2005), plagiotropní index (výškový růst/laterální růst), jenž souvisí se změnami na úrovni apikální dominance, je vysoce signifikantně ( $p=0,007$ ) závislý na světle. Zjištěná reakce a vývoj morfologické kvality dále souvisí s funkcí laterálního růstu, jak jí popsali BAUDET A MESSIER (1998), tedy že umožňuje jedinci obsazení dostupného prostoru. Po jednorázovém uvolnění horní porostní clony se snižuje kompetice o světlo, které se stává stanovištním faktorem v dostatku (popř. někdy i v nadbytku, jak vyplývá z fyziologické reakce jedinců po uvolnění horní clony popsané např. CAQUETEM ET AL. 2009); nebo v nadbytku z důvodů obecných ekologických vlastností buku (jak to popisují např. MADSEN 1994; EMBORG 1998; VON LÜPKE 1998; KUNSTLER ET AL. 2005; COLLET ET AL. 2008), a to zvláště v případě jedinců podsadby, kteří zaujímají víceméně stejnou, homogenní výškovou úroveň. Jak bylo již dříve uvedeno, tloušťka v takovém případě velmi senzitivně reaguje na nově vzniklé světelné podmínky (COLLET ET AL. 2001; COLLET, CHENOST 2006; CAQUET ET AL. 2010) výškový přírůst je v takovém případě omezen, a to nejen z důvodu primární snahy investovat do tloušťkového (v předchozím zástinu více redukovaného růstu), ale i s ohledem na fyziologicky omezené možnosti naplno využít světelných podmínek k uhlíkovému zisku (CAQUET ET AL. 2009; JARČUŠKA BARNA 2011). S rozvojem tloušťky dochází nejen k nárůstu kompetice v rhizosféře (která je přímo úměrná dimenzi jedince, jak uvádí i RÍO ET AL. 2014; pro obsazení půdního prostoru se kořeny stávají tenčí a více větvené, jak uvádí CURT, PRÉVOSTO 2003), byť s časovou prodlevou (jak bylo popsáno, a to v důsledku pomalejšího rozvoje kořenů oproti nadzemní části, např. McCLURE ET AL. 2000; REYNOLDS, FROCHOT 2003; JARČUŠKA, BARNA 2011). Ale především je snaha jedinců obsadit dostupný prostor v nadzemní části rozvojem laterálního růstu (pro zachycení co nejvíce světla a pro výhodnější sociální pozici – resp. sociální plochu jedince; maximalizace zachytu světla poté umožní iniciaci nárůstu celkové biomasy v nových podmínkách světelného dostatku, jak souhrnně plyne z poznatků WALTERS, REICH 2000; CURT, PRÉVOSTO 2003; VAN HEES, CLERKX 2003; CURT ET AL. 2005). Proto z důvodů malé kompetice o horní světelnou dotaci a z důvodu geneticky fixované vlastnosti plagiotropního růstu, je za nastalé situace intraspecifická kompetice řešena právě přednostně laterálním růstem (jako jednou z dvou potenciálních možností podle BAUDETA A MESSIERA 1998). Jedinci tím sledují zlepšení své sociální pozice, resp. oslabení této pozice u sousedních konkurentů, protože si zvyšují svojí sociální plochu, neboť je to právě sociální plocha jedinců dosažená laterálním růstem, která jim bude schopna v budoucím vývoji umožnit saturaci jejich nároků v rhizosféře i v nadzemní části (CURT, PRÉVOSTO 2003; VALLADERS, NIINEMETS 2008; JARČUŠKA 2009). Samotný laterální růst je v těsné korelaci se světelnými podmínkami a přináší snížení apikální dominance (BAUDET, MESSIER 1998; KUNSTLER ET AL. 2005; PETRITAN ET AL. 2009), jak bude později podrobněji rozvedeno. Nicméně právě tento laterální rozvoj znamená snížení morfologické kvality (viz níže). S nárůstem světla nejen že narůstá délka větví (BAUDET, MESSIER 1998), ale nárůstem délky větví narůstá tloušťka větve na její bázi (KINT ET AL. 2010). Přitom schopnost samočištění je právě ovlivněna průměrem větve a její délkou (KINT ET AL. 2010). Zároveň dochází k zásadním změnám na úrovni alokace biomasy, právě ve prospěch rozvoje větví a plochy korunové projekce (BARTELINK 1997; VAN HEES 1997; AMMER, MOSANDL 2007; ČATER, SIMONČIČ 2010), čímž úměrně narůstá riziko zhoršení morfologické kvality (zavětvení jedinců silnými větvemi s malou schopností samočištění), stejně jako riziko ztráty apikální dominance, neboť ta je ohrožena již samotnou skutečností nárůstu biomasy větví (včetně jejich délky a tloušťky) a již popsanou stagnací výškového růstu (popř. i zmenšením úhlu nasazení větví).

Souhrnně lze na základě reakce buku na náhlé, jednorázové uvolnění horní porostní clony (tj. jeho schopností k výše popsaným změnám růstové dynamiky, schopností rychlých změn alokace biomasy, stejně jako schopností růstu v nízkých světelných podmínkách), ale i na základě



výškového, tloušťkového a laterálního růstu konstatovat, že svojí strategií růstu buk plně naplnil definice vysoké růstové plasticity, a potvrzuje například konstatování EMBORGA (2007), který uvádí, že buk projevuje růstovou strategii ve smyslu „*stop and go*“ a jeho konkurenční strategie spočívá v pomalém postupu (tzv. „*krok za krokem*“) k získání dominantní pozice v horním porostním zápoji. To je schopen realizovat formou akcelerace či potlačení všech dimenzí růstu tak, jak je to pro něj v danou chvíli strategicky nejvýhodnější. Tyto rozličné projevy plasticity v rozpětí od chloroplastů po úroveň celého jedince směřuje ke zlepšení zachytu světla a jeho fotosyntetického využití a z toho plynoucího zlepšení pozice daného jedince v zástínu (VALLADERS, NIINEMENTS 2008).

## 7.2 Morfologický a kvalitativní vývoj, vývoj štíhlostního kvocientu

Alokace biomasy a morfologie jedinců je jedním z klíčových faktorů spoluutvářejících celkovou růstovou dynamiku a zároveň schopnost přežití daného druhu v podmínkách zástínu (VAN HEES, CLERKX 2003). V rámci těchto morfologických změn směřuje celá řada z nich k redukci samostínění prostřednictvím prostorové distribuce listoví v rámci koruny (PLANCHAIS, SINOQUET 1998; KUNSTLER ET AL. 2004). Stromy rostoucí ve stínu maximalizují využití světelného záření snížením růstu; také distribuce listoví a orientace letorostů jsou rozdílné než u jedinců rostoucích na volné ploše (KAZDA 1997 IN ČATER, LEVANIČ 2013), což je zvláště významné u plagiotropně rostoucích dřevin, jako je buk (KUNSTLER ET AL. 2005).

BARTOŠ A SOUČEK (2010) prokázali vliv sponu (hustoty) na kvalitu buku, přičemž podíl jedinců se zachovalou apikální dominancí (tj. kvalitativní třída 1 a 2) uvádějí v případě sponu 1 x 1 m o 30 – 100 % vyšší, než u vyšších sponů (čtvercové spony 1,15; 1,5; 2,0 m). Pro detailnější porovnání jimi zjištěné kvality a kvality zjištěné v této disertaci chybí ze strany autorů přesnější specifikace velikosti holé seče; jimi uváděných 43 % jedinců kvalitativní třídy 1 a 2 ve věku 12, resp. 14 let by však zcela odpovídalo podílu těchto jedinců na náseku (ve věku 11 – 15 let), který bylo v této disertaci zjištěn ve výši 40,3 %.

CHEN A KLINKA (1997) uvádějí velkou schopnost změn na úrovni štíhlostního kvocientu jako jeden charakteristických ukazatelů morfologické plasticity u druhů s nejvyššími schopnostmi stínasášenlivosti. V předložené disertační práci byl prokázán vliv světelných podmínek na hodnotu štíhlostního kvocientu buku, a to nalezením 5 vysoce signifikantních ( $p < 0,001$ ) regresních modelů, a to ke každé ze šetřených světelných charakteristik, s průměrnou korelací  $R^2 = 19,5 \pm 3,8$  %. Všechny regresní modely byly exponenciální, s nárůstem světelných podmínek klesala hodnota kvocientu. Tento výsledek je zcela ve shodě se zjištěním LINNERTA (2009), který dospěl k velmi podobnému modelu s naprosto stejným trendem snižování hodnoty kvocientu s nárůstem ISF; jím zjištěná korelace (na menším počtu jedinců) byla ve výši  $R^2 = 66,6$  %, zatímco v této disertaci byla korelace nalezeného modelu k ISF  $R^2 = 21,7$  %. Zároveň z výsledků této disertace vyplývá, že existuje signifikantní vazba mezi hodnotou štíhlostního kvocientu a morfologickou kvalitou jedince, stanovenou na základě stupnice morfologické kvality (1 – 5). Stejně jednoznačně se projevil vliv světelných podmínek na morfologickou kvalitu jedinců, neboť u všech pěti šetřených světelných charakteristik byl zjištěn signifikantní vliv světelného požitku na kvalitativní stupeň (1 – 5). Také PETRITAN ET AL. (2009) prokázala signifikantní vliv světla na hodnotu štíhlostního kvocientu a pokles jeho hodnoty s nárůstem světla, a to nejen u buku, ale i u kleny a jasanu; přičemž právě u buku byla jeho hodnota napříč celých světelným gradientem signifikantně vyšší než u dalších dvou druhů (klen a jasan se vzájemně statisticky nelišily), což dokazuje, že pro snížení kvocientu u buku (a dosažení morfologické kvality) je nutná vyšší clona



horní porostní etáže, než u klenu a jasanu. U buku autorka prokázala korelaci o něco vyšší než v této práci, a to  $R^2 = 29\%$  (u klenu a jasanu pak  $R^2 = 13$ , resp.  $34\%$ ).

Tento zaznamenaný trend zhoršení kvality buku s nárůstem světelného požitku je podpořen zjištěním AMMERA A MOSANDLA (2007), kteří se zabývali změnami poměru biomasy větví /biomasy kmene (BSR – *branch-shoot-ratio*). Vyšší alokace biomasy do větví vede k nárůstu zavětvení jedinců. Ačkoliv autoři zjistili pozitivní korelaci BSR s věkem a nezabývali se vlivem světelných podmínek, našli výrazný rozdíl mezi sadbou a sítí (v celé věkové škále), tedy ovlivnění BSR intraspecifickou kompeticí, tedy vzájemnou kompeticí jedinců o prostor (AMMER, MOSANDL 2007). VAN HEES (1997) zjistil signifikantní vliv světelných podmínek na poměr alokace do kmene a větví (zvolil inverzní index k BSR). Index zvolený autorem (biomasa kmene/biomasa větví) negativně koreloval se světlem, tedy jeho hodnota narůstala s poklesem světelného požitku, což znamená, že s nárůstem světla narůstala biomasa alokovaná do větví oproti biomase alokované do kmene. Zároveň VAN HEES (1997) nezjistil signifikantní vliv zásobení vodou na tento index; vliv světla byl zcela klíčový. Významné je srovnání poznatků AMMERA A MOSANDLA (2007) a VAN HEES (1997), které přináší shodné zjištění jako v případě tloušťkového růstu, tedy že intaspecifická kompetice o prostor a kompetice o horní světelnou dotaci mají podobný projev a působení na růst jedinců. To ostatně potvrzují i poznatky LEONHARDT A WAGNERA (2006), kteří v rámci šetření vývoje bukových podsadeb v průběhu prvních dvaceti let od založení zjistili, že při použití nízkého hektarového počtu sazenic v podsadbách lze tuto skutečnost pro dosažení požadované kvality vyvážit hustou horní porostní clonou, avšak drženou po patřičně dlouhou dobu (tj. minimálně 20 let). Snížený světelný požitek (ať již v důsledku intraspecifické konkurence při husté výsadbě, nebo v důsledku clony horní etáže) se tak podle autorů pozitivně projevuje na kvalitě bukových kultur a vzájemně může jeden faktor částečně nahrazovat účinek druhého. Zároveň však zjistili, že tato možnost vzájemné záměny silné horní porostní clony za nižší hektarový počet sazenic je možná pouze tehdy, pokud hektarový počet představuje alespoň 5 tisíc jedinců, nižší počty jedinců již neumožní dosažení požadované kvality, a to ani jakoukoliv prací s horní porostní clonou.

Dalším potvrzením vlivu světelného požitku na morfologický vývoj a kvalitu buku (velkolistého) jsou dva modely BEAUDETA A MESSIERA (1998). Prvním je regresní model ( $y = 1,54 \ln x + 1,05$ ) sestavený pro růst bočních letorostů (a tím nárůstu kolmé korunové projekce jedince); druhý ( $y = 0,293 \ln x + 0,803$ ) je model vývoje indexu tvárnosti koruny (délky koruny/šířky koruny; k obdobnému logaritmickému modelu vývoje tohoto indexu na světle dospěla i PETRITAN ET AL. 2009, viz níže). Nezávisle proměnnou  $x$  v obou modelech BEAUDETA A MESSIERA (1998) bylo porostní světlo (PPFD). Zvláště model indexu tvárnosti koruny, tedy významného ukazatele morfologické kvality jedinců závislého na světle, je významným dokladem vazby kvality buku a porostního světla; vypovídá o nárůstu délky živé koruny s nárůstem světelných podmínek. Nárůst korunové projekce má také zásadní význam z pohledu morfologie koruny, neboť BARTELINK (1997) u buku (u jedinců 8 – 59 let) prokázal obecně silnou alometrickou vazbu a pozitivní korelaci mezi korunovou projekcí a hmotností biomasy větví, a to s korelací  $R^2 = 92\%$  a se strmým nárůstem průběhu křivky modelu. Poznatky BAUDETA A MESSIERA (1998) o nárůstu délky bočních prýtů (tím korunové projekce) potvrzuje i AUSSENAC (2000), který u jednoletých až jedenáctiletých výsadeb buku prokázal prodlužování bočního růstu s nárůstem světelného požitku (pouze i jednoletých byl průběh prakticky konstantní), přičemž tento trend se umocňoval věkem. Zatímco u jedinců 3, 5 a 7 let starých byl průběh konkávní s vrcholem okolo 50 % světelného požitku volné plochy; ve věku 9 a zvláště 11 let se již jednalo o prakticky lineární nárůst délky bočních prýtů s nárůstem světla.



KINT ET AL. (2010) uvádí u buku silně pozitivní korelaci mezi délkou větve a jejím průměrem a jak bylo uvedeno, laterální růst, tedy růst bočních prýtů a tím i kolmá korunová projekce a šířka koruny narůstá s nárůstem světla (BEAUDET, MESSIER 1998; AUSSENAC 2000; PETRITAN ET AL. 2009). Lze tedy konstatovat, že narůstá-li délka boční větve s vyšším světelným požitkem, zvyšuje se s nárůstem světla i její průměr. KINT ET AL. (2010) zároveň uvádí, že k procesu samočištění je rozhodující právě dimenze větve – délka a průměr větve. Dále zjistil, že s vertikálním poklesem v rámci kmene signifikantně narůstá tloušťka větve, což je zvláště důležité v souvislosti s poznatky BEAUDETA A MESSIERA (1998) o nárůstu délky živé koruny. KINT ET AL. (2010) uvádí, že delší a silnější větve odumírají méně než krátké a tenké. S nárůstem světla tedy mají jedinci větví více (zhoršené samočištění) a větších dimenzí. Zároveň KINT ET AL. (2010) zjistil, že jedinci rostoucí v určitém potlačení, tedy jedinci v kompetici, vyznačující se nižší primární produkcí, jsou celkově tenkého a úzkého habitu, mají menší počet větví a vyznačují se alokací biomasy do vrcholu a kolem něj (to potvrzuje i již uvedené zjištění BAUDETA A MESSIERA 1998 o zkracování délky živé koruny se snižujícím se světlem). Takoví jedinci se zároveň vyznačují vyšší schopností čištění kmene. To koresponduje se zjištěním této disertace o tom, že s poklesem světelného požitku klesá výška a především tloušťka jedinců, stejně jako tím narůstá štíhlostní kvocient; a zároveň dochází k signifikantnímu zvýšení kvality. Velmi významný důkaz o vazbě štíhlostního kvocientu a morfologické kvality jedinců, tak jak to bylo signifikantně prokázáno v této disertaci, přináší KINT ET AL. (2010) také tím zjištěním, že celkový počet větví buku vysoce signifikantně ( $p < 0,0001$ ) klesá s nárůstem hodnoty štíhlostního kvocientu, a že s nárůstem kvocientu také roste schopnost samočištění (v důsledku nárůstu podílu odumřelých větví v celkovém počtu větví). Za další klíčový faktor, který ovlivňuje počet větví, autor označil hustotu porostu, což zcela koresponduje s již podrobně diskutovanou vazbou kompetice obecně – ať již kompetice o světlo, či intraspecifické kompetice mezi jedinci o prostor, tak jak se projevuje například na tloušťkový růst, tím na hodnotu štíhlostního kvocientu, tím tedy i na celkový počet větví. Za další signifikantní vliv na schopnost samočištění uvádí KINT ET AL. (2010) vlhkost stanoviště – s nárůstem vlhkosti narůstá schopnost samočištění, což podle autora pravděpodobně souvisí především se vzdušnou vlhkostí, která je pro odumírání větví významná. Tím se však také potvrzují poznatky AUSSENACA (2000) o vlivu mikroklimatu na růst a morfologii, neboť s nárůstem světla na holé ploše narůstá teplota, zvyšuje se v důsledku jejího zvýšení a zvýšení proudění vzduchu potenciál evaporace (i transpirace) a tím klesá vzdušná vlhkost v rámci mikroklimatu stanoviště. Tento vývoj pak na holině a náseku podporuje snížení schopnosti samočištění nejen většími dimenzemi větví na jedincích (a celého řetězce výše popsaných morfologických a fyziologických souvislostí), ale také v důsledku mikroklimatu. KINT ET AL. (2010) proto vidí z pěstebního hlediska jako zásadní snahu o dosažení hodnot štíhlostního kvocientu co nejbližší hodnotě 2 (resp. 200; což se shoduje se zjištěním této práce, neboť jedinci morfologické kvality 1 mají průměrnou hodnotu kvocientu 190), neboť podle autora to u buku při výšce 15 m umožňuje snížení počtu větví o 33 % a nárůst čištění kmene (tj. nárůstu podílu odumřelých větví v celkovém počtu větví o 30 %). Dále autor zdůrazňuje podporu dodržení vysoké hustoty a tím i vysoké intraspecifické kompetice a během prvních pročístek důsledné odstraňování jedinců s nejnižší hodnotou štíhlostního kvocientu, kteří současně vykazují vysoký stupeň zavětení ve spodních šesti metrech.

PETRITAN ET AL. (2009) zjistila signifikantní vliv narůstajícího světelného požitku na nárůst indexu tvárnosti koruny (délky koruny/šířky koruny), tedy stejně jako BAUDET A MESSIER (1998) s tím, že autorka zjistila, že hodnota tohoto indexu se strmě zvyšovala až do cca 30 % ISF; od této hodnoty již vykazovala křivka modelu asymptotický průběh. PETRITAN ET AL. (2009) prokázala signifikantní vliv světla na prodlužování délky koruny a šířky koruny, přičemž u buku zjistila, že



s nárůstem světla má nejvyšší tendenci k prodlužování a rozšiřování koruny (tedy potažmo i ke zhoršování morfologické kvality), než klen a jasan.

CURT ET AL. (2005) zjistil signifikantní vliv na celkovou biomasu (i její ročním přírůstu) a na celkovou biomasu větví (a její roční přírůst) v závislosti na světle (také na interspecifické kompetici s buření), což potvrzuje již dříve uvedené poznatky VAN HEESE (1997) i AMMERA A MOSANDLA (2007), ale i níže uvedené poznatky ČATERA, SIMONČIČE (2010), KUNSTLERA ET AL. (2005), či JARČUŠKY A BARNY (2011)<sup>2</sup>. Na základě KINTA ET AL. (2010) lze dále konstatovat, že s nárůstem světla vzrůstá alokace biomasy do větví v nižších partiích za současného snížení schopnosti samočištění; narůstá celková biomasa větví a jejich dimenze (tloušťka i délka); zároveň narůstá korunová projekce, šířka a délka koruny (VAN HEESE 1997; BARTELINK 1997; BEAUDET, MESSIER, 1998; CURT ET AL. 2005; PETRITAN ET AL. 2009). Nárůst biomasy větví je přitom rychlejší, než nárůst biomasy kmene, jak plyne z poklesu jejich poměru (index biomasa kmene/biomasa větví) VAN HEESE (1997). Nárůst biomasy větví s nárůstem dimenze jedince (zvláště výčetní tloušťkou) potvrzuje i BARTELINK (1997), stejně jako i snižování poměru biomasy listů k biomase větví. AMMER A MOSANDL (2007) prokázali, že s věkem obecně narůstá alokace biomasy do větví. Zároveň se s věkem a výškou jedince obecně snižuje počet větví, jak zjistil KINT ET AL. (2010). Klesá-li tedy počet větví s věkem a výškou a zároveň ve vysokých světelných podmínkách narůstá ještě více celková alokace biomasy do větví (navíc s výskytem větví na větší délce kmene v důsledku malého samočištění kmene), narůstá dimenze větví velmi výrazně a větve se vyskytují na větší délce kmene. JARČUŠKA A BARNA (2011)<sup>2</sup> zřetelně prokázali vyšší alokaci biomasy do větví s nárůstem světelných podmínek, neboť index délky a hmotnosti větví (délka větve/biomasa větve) s nárůstem světla klesal, a to při vysoké signifikanci tohoto vztahu a těsnosti korelace ( $p < 0,0001$ ;  $R^2 = 80\%$ ).

JARČUŠKA, BARNA (2011)<sup>2</sup> prokázali signifikantní vliv světla na nárůst celkové nadzemní biomasy, biomasy větví, kmene i listů u sedmiletých buků, a to s vysokou mírou signifikance ( $p < 0,001$ ), přičemž korelace světla a daných veličin biomasy byla  $R^2 = 83$ , resp. 76, resp. 84, resp. 83 %. Jedinci v zástinu se vyznačovali vyšším podílem biomasy alokované do listů (vyšší LAR v zástinu), oproti dřevnatým částem. Autoři zároveň zjistili, že největší dynamika změn se děla nad hodnotou 20 % světelného požitku volné plochy. Současně byly prokázány rozdíly v otázce vlivu světla na alokaci biomasy podle dimenze jedince. Tento různý vliv je autory považován za projev různé plasticity (v průběhu růstu jedinců) k heterogenitě stanovištních podmínek, a to i světla (a potvrzuje to zjištění BARTELINKA 1997, i AMMERA A MOSANDLA 2007).

KUNSTLER ET AL. (2005) prokázal nejen vysoce signifikantní ( $p = 0,007$ ) vliv světla na laterální růst (na tzv. plagiotropní index), a tím také na snižování apikální dominance, ale zároveň vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) vliv světla na biomasu kmene, přičemž podíl biomasy kmene v rámci celkové nadzemní biomasy jedince se s narůstajícím světlem snižoval (to se ale v této disertaci mezi jedinci 10 a 15 let neprojevovalo). Totéž prokázal i v případě podílu biomasy listů (LAR) v rámci nadzemní biomasy celého jedince, neboť i zde zjistil vysoce signifikantní vztah ( $p = 0,005$ ) a snížení podílu biomasy listů s nárůstem světla. Tedy jedinci v zástinu měli největší podíl své biomasy alokované do listu (čímž se například buk signifikantně liší od dubu, kterému v zástinu naopak pokles LAR, což zároveň dokazuje odlišné růstové strategii, plasticitu a stínšášenlivost obou druhů).

Narůstá-li se světlem celková biomasa jedinců, jak je široce popsáno a potvrzeno celou řadou autorů a klesá-li přitom podíl biomasy alokované do kmene a listů, je zjevné, že biomasa větví narůstá s nárůstem světla velmi silně, jak potvrzují přímo i nepřímo zjištění celé řady autorů (VAN HEESE 1997; BARTELINK 1997; BEAUDET, MESSIER, 1998; CURT ET AL. 2005; PETRITAN ET AL. 2009; KINT ET AL. 2010; JARČUŠKA BARNA 2011<sup>2</sup>). To zcela koresponduje s podrobnou studií ČATERA A SIMONČIČE





(2010), provedenou v rámci destrukčních analýz devítiletých buků rostoucích pod horní porostní clonou smrkového porostu, pod clonou porostního okraje a na volné ploše; tedy že nejen absolutní hmotnost sušiny nadzemní biomasy, ale i procentuální podíl biomasy ve větvích se výrazně zvyšuje na volné ploše (cca 40 %) oproti jedincům rostoucích pod clonou porostního okraje (cca 22 %) a v clonné seči (cca 19 %).

Jak bylo uvedeno, VAN HEES (1997) prokázal, na rozdíl od výsledků této disertace, signifikantní ( $p = 0,04$ ) vliv světla na poměr biomasy kmene/větví (inverzní index k indexu BSR použitému v této disertační práci), a to tak, že s nárůstem světla klesala hodnota indexu, tedy narůstala alokace biomasy do větví oproti alokaci biomasy do kmene; naopak ve stínu byla alokace biomasy do větví, v poměru k alokaci do kmene, signifikantně nižší. To potvrzují závěry celé řady výše diskutovaných zjištění mnoha autorů o nárůstu biomasy do větví (včetně korunové projekce a délky živé koruny, nárůstu délky a tloušťky větví, snížení samočištění, a obecně rozvoj laterálního růstu s důsledkem v ohrožení apikální dominance). Zvýšená alokace do větví se navíc děje nejen v důsledku zvýšení světelných podmínek (tedy snížení kompetice o horní světelnou dotaci), ale jak ukazují poznatky AMMERA A MOSANDLA (2007), také v souvislostech ohledně kompetice o prostor (např. intraspecifická kompetice; což opět prokazuje obecnou podobu působení světla na růst buku a kompetičních vztahů intraspecifických a interspecifických; tedy potvrzuje to chápání kompetice podle DU CROSE A THIEBAUTA 1988).

Navzdory skutečnosti, že v této disertaci nebyl prokázán signifikantní vliv světla na poměr hmotnosti sušiny větví/sušiny kmene (BSR), není výsledek této disertační práce v rozporu s výše popsanými a diskutovanými poznatky. Metodika této práce nepracovala s náhodným výběrem jedinců na ploše obnovních prvků, ale vzorníky byly vybírány podle stejného schématu a ve stejném počtu na každé obnovní variantě – tedy jedinci kvalitní, průměrně kvalitní a nekvalitní (na základě morfologické stupnice); následné testování pak mělo zodpovědět, zda jsou rozdíly v alokaci biomasy natolik zásadní, že se projeví i při kvalitativně shodném výběru na plochách všech obnovních variant, tedy při metodickém přístupu, který nezohledňuje podíl jednotlivých kvalitativních tříd v rámci sledovaných obnovních variant. Rozdíly v zastoupení jednotlivých kvalitativních tříd na plochách jednotlivých obnovních prvků jsou přitom zcela zásadní, jako dokazuje tab. 23. Výsledky této disertace tedy poukazují na skutečnost, že jednotlivé kvalitativní úrovně – tj. nadprůměr, průměr, podprůměr (které se mezi sebou v otázce BSR signifikantně liší, stejně jako byl zjištěn signifikantní rozdíl v délce větví mezi třemi kvalitativními úrovněmi, což obojí odpovídá obecnému předpokladu – data v této disertaci nebyla nepublikována) mají v otázce alokace biomasy na všech obnovních variantách stejný mechanismus. Znamená to, že alokace biomasy koresponduje s kvalitou jedince, což v sobě zahrnuje již samotná morfologická stupnice (nekvalitní jedinci jsou podle stupnice silně zavětvení, s dlouhými, silnými větvemi, velkou korunovou projekcí a biomasou alokovanou obecně do větví; oproti kvalitním jedincům, tedy tenkým, průběžným jedincům s jemným větvením). Alokace biomasy tak koresponduje s morfologickou kvalitou jedince, a to napříč obnovními variantami a světelnými podmínkami je ovlivněna nepřímo – prostřednictvím zastoupení jedinců dané kvality na ploše konkrétní obnovní varianty. Respektive, nejen světelnými podmínkami, ale obecně mikroklimatem obnovního prvku, neboť jak dokládají poznatky NINGERE A COLINA (2007), například pozdní mráz (v jejich konkrétním případě v půlce května) může způsobit signifikantní snížení kvality v důsledku vidličnatého větvení a po třech letech až 72% výskyt vidličnatých jedinců.

Rozdíly v alokaci biomasy do kmene či větví na jednotlivých obnovních variantách (tj. v závislosti na světelných a mikroklimatických podmínkách daného obnovního prvku), jak to zjistila celá řada autorů, jsou tedy dány právě rozdílným zastoupením různých kvalitativních tříd



(jak je to ukázáno v tab. 23), a jak to vyplývá ze statistických analýz vlivu světelných podmínek na kvalitativní třídu jedince – viz obr. 47). Tento rozdíl by se v této disertaci projevil tehdy, pokud by byl metodický přístup k destrukčním analýzám proveden buď v souladu s procentuálním podílem kvalitativních tříd na jednotlivých obnovních variantách, nebo náhodným výběrem. Ačkoliv, navzdory metodice, je přesto od clony (resp. kotlíku) k holé seči nepatrný trend nárůstu BSR (tj. vyšší alokace biomasy do větví) ve výsledcích této disertace znát, avšak rozdíly nejsou signifikantní a nelze je ani uvažovat z důvodů poměrně malých rozdílů průměrných hodnot.

Zcela odlišná je však situace v případě nalezených rozdílů úhlu nasazení větví. Navzdory totožnému kvalitativnímu výběru jedinců na každé z obnovních variant byl prokázán signifikantní rozdíl v úhlení větví a ve věku 10 let, ještě výrazněji ve věku 15 let, kdy trend vývoje úhlu větvení zcela korespondoval se světelným gradientem sledovaných obnovních prvků. Úhel nasazení se snižoval s nárůstem světelného požitku. Tento výsledek dokazuje přímý vliv světla na tuto morfologickou vlastnost jedince, a to bez ohledu na celkovou morfologickou kvalitu jedince (tj. kvalitativní stupeň). Zároveň to však znamená, že zatímco v otázce alokace biomasy (resp. BSR) nejsou například mezi dvěma jedinci s nadprůměrnou kvalitou, kdy jeden rostl na ploše clony a druhý na hole seči, signifikantní rozdíly; je mezi těmito dvěma jedinci signifikantní rozdíl v úhlu jejich větvení. Tento poznatek je významný z toho důvodu, že nižší úhel nasazení přináší vyšší riziko tvorby tlakových vidlic, ohrožení apikální dominance terminálního prýtu a riziko snížení morfologické kvality v budoucnu. A to také tím, že podle zjištění KINTA ET AL. (2010) je signifikantní vazba mezi úhlem větvení a její tloušťkou (negativní korelace); dále pak autor prokázal signifikantní vazbu mezi tloušťkou a délkou větve a v rámci samočištění mezi touto schopností a dimenzí větve (jak je výše detailně rozvedeno); navíc podle KUNSTLERA ET AL. (2005) je to právě laterální růst, který ohrožuje apikální dominanci. Z toho je zřejmé, že ostrý úhel nasazení větví u jedinců rostoucích při velkém světelném požitku může mít, navzdory třeba i současné kvalitě, zásadní vliv z pohledu budoucího kvalitativního vývoje ve smyslu vyššího rizika snížení morfologické kvality oproti jedincům, kteří mají vyšší hodnotu úhlu nasazení větví (tj. více vodorovné větvení). Úskalí ostrého úhlení tak není pouze ve zvýšeném riziku vzniku tlakové vidlice, ale i v celkovém nárůstu dimenze větve, potlačení apikální dominance a tím vznik vícevrcholového habitu a současně tím vším i ve snížení schopnosti k samočištění – tedy v celkové ztrátě morfologické kvality. Navíc z pohledu budoucí kvality je významná i skutečnost, že riziko vzniku nepravého jádra buku je zvýšeno nejen tlakovými vidlicemi, ale je také přímo úměrné velikosti ran, např. hlavně suků po odumřelých či odlomených větvích (NEČESANÝ 1958; ZEIDLER 2010), které jsou přímo úměrné dimenzi větví, jež korelují i s úhlem nasazení, jak je výše popsáno. Ačkoliv práce FALSTERA A WESTOBYHO (2003)<sup>2</sup> se týkají úhlení listů, je analogie k úhlení větví nasnadě – autoři totiž prokázali výhodnost vodorovného úhlení listů z pohledu vyššího zachytu světla během dne a tím k vyššímu potenciálnímu uhlíkovému zisku (resp. vyšší potenciální výtěži asimilace v daných podmínkách); stejný efekt může dřevinám přinášet i změna úhlení větví v zástinu (resp. více vodorovné větvení v zástinu). Také PLANCHAIS A PONTAILLER (1999) prokázali právě přímo u buku adaptace na úrovni úhlení listů v závislosti na světle. Ačkoliv jedinci buku rostoucí za plného oslunění, v částečném zástinu i v plném zástinu vždy vykazovali největší podíl listů s úhlem 20° vůči horizontální rovině (tj. 70° vůči vertikální rovině), právě jedinci rostoucí ve stínu měli tento procentuální podíl nejvyšší (cca 45 %), (PLANCHAIS, PONTAILLER 1999). BALANDIER ET AL. (2007) přímo u buku také prokázal vysoce signifikantní vliv ( $p < 0,0001$ ) světla na úhel listoví. Buk tedy dokáže zvyšovat efektivitu zachycení světelné energie při růstu v zástinu (a tím asimilaci a uhlíkový zisk) nejen vodorovnějším úhlením listů, ale, jak vyplývá z výsledků této disertace, i větví. BALANDIER ET AL. (2007) dokonce prokázal úhel listoví za jednu z hlavních veličin ovlivňujících



množství záchytného listového aparátu, přičemž celková výše tohoto záchytného aparátu následně signifikantně korelovala s tloušťkovým přírůstem.

Přestože u buku existují genetické predispozice k vidličnatému větvení, jsou menší, než se někdy obecně předpokládá a lze proto tuto vlastnost významně ovlivňovat pěstebními zásahy, jak dokazují i poznatky DU CROSE A THIEBAUTA (1988). Autoři zjistili, že navzdory genetické predispozici k vidličnatému větvení (nebo jeho absenci), je tato vlastnost mnohem méně geneticky podmíněná, než například genetická predispozice pro období rašení; ovlivnění vidličnatého větvení geny je podle autorů přibližně stejné, jako genetické ovlivnění výškového růstu.

Vazbu mezi vývojem výšky a zvláště tloušťky (resp. štíhlostního kvocientu) tak, jak byla výše podrobně popsána a diskutována v souvislosti s kompeticí (o světlo i prostor), a jak byla zjištěna v této disertační práci (tj. signifikantní pokles kvality s poklesem hodnoty štíhlostního kvocientu), potvrzují poznatky DU CROSE A THIEBAUTA (1988). Ti uvádějí, že vidličnatost klesá s nárůstem kompetice (a to v jakékoliv její formě projevu – zvláště kompetice o prostor či světlo, popř. živiny). Zároveň při vysokém světelném požitku u buku narůstá riziko morfologických anomálií pupene, neboť LE TACON (1983 IN DU CROS, THIEBAUT 1988) zjistil, že při plné světelné dotaci narůstá počet malformací terminálního pupene.

### 7.3 Morfologické a anatomické adaptace listů

Celá řada autorů hovoří o morfologických, anatomických a fyziologických (biochemických) funkčních adaptacích na úrovni listu, jakožto reakcí na pokles světelných podmínek, a to právě u stínásnějšího buku. Obecně lze na základě souboru těchto poznatků konstatovat tyto adaptace u stinných listů: nárůst specifické plochy listů (SLA;  $\text{cm}^2/\text{g}$ ) a tím pokles k němu inverzní hodnoty specifické hmotnosti (LMA;  $\text{g}/\text{cm}^2$ ); vyšší plocha listů; nižší hustota průduchů; snížení tloušťky pokožky, kutikuly i mezofylu; zvýšení obsahu karotenoidů; vyšší obsahu chlorofylu a+b na jednotku hmotnosti a nižší poměr chlorofylu a/b; nárůst poměru chlorofylu vůči obsahu dusíku; nárůst poměru chlorofylů/karotenoidů, nižší stomatální konduktance a nižší maximum fotosyntézy; nárůst obsahu dusíku na jednotku hmotnosti a naopak jeho pokles na jednotku plochy (FRANZEN ET AL. 1989; ESCHRICH ET AL. 1989; GROSS ET AL. 1996; BARTELINK 1997; NIINEMETS 1997<sup>2</sup>; VAN HEES 1997; NIINEMETS, KULL 1998; NIINEMETS ET AL. 1998; NIINEMETS 1999; KOIKE ET AL. 2001; ARANDA ET AL. 2001; VAN HEES, CLERKX 2003; CURT ET AL. 2005; KUNSTLER ET AL. 2005; KAZDA ET AL. 2005; PARELLE ET AL. 2006; PETRITAN ET AL. 2009, 2010, 2012; ČATER SIMONČIČ 2010; ČATER 2010; JARČUŠKA 2011; ČATER ET AL. 2013). Z těchto důvodů mají stinné listy buku podstatně lepší uzpůsobení nejen ke stínu samotnému, ale také k heterogennímu světelnému prostředí (světelné mozaikovitosti), jak je to typické pro prostředí porostní podúrovně v důsledku rozmanitého průchodu slunečních paprsků porostním zápojem horní etáže a jeho různě velkými mezerami (LICHTENTHALER ET AL. 1981; ESCHRICH ET AL. 1989; KÜPPERS, SCHNEIDER 1993; ARANDA ET AL. 2001; VALLADARES ET AL. 2002).

Morfologie listů je ovlivněna stíněním (PONTON ET AL. 2004). Morfologické adaptace jedinců ke stínu vedou k tenčím a/nebo plošně větším listům, takže biomasa listu vztažená na jednotku plochy (LMA) je menší (ARANDA ET AL. 2001; ČATER ET AL. 2013). ČATER ET AL. (2013) tento signifikantní vztah prokázal (v podobě SLA) s vysokou mírou korelace ( $R^2 = 86 \%$ ) v rozpětí světelných podmínek 10 – 40 % Op, a to u čtrnáctiletých bukových podsadů v dospělých, obnoveně rozpracovaných porostech smrku ztepilého.

V této disertaci byla prokázána nejen signifikantní korelace LMA se světelnými podmínkami obnoveného prvku, ale zároveň vysoká plasticita této veličiny v rámci vertikálního profilu koruny. O adaptaci listů ke stínu ve smyslu vytváření tenčích a/nebo plošně větším listů, jak o tom hovoří



ČATER ET AL. (2013) potvrzují výsledky této disertace v plném rozsahu, neboť se změnou světelných podmínek na daných obnovních prvcích se zřetelně měnily i ostatní morfologické parametry listů v horní třetině koruny, tedy i délka, šířka a plocha listů a jejich hmotnost. Tyto veličiny se také zřetelně měnily ve vertikálním profilu koruny. Avšak ve vertikálním profilu koruny má rozměr listů (tj. plocha, šířka, délka) opačný mechanismus změn. Světlo v takovém případě není tím hlavním faktorem, který změny rozměrů listů ve vertikálním profilu koruny způsobuje, nebo působí jinak.

LMA může u dřevin vykazovat v nízkých světelných podmínkách o 30 – 130 % nižší hodnoty (POORTER ET AL. 2006). Druhy světlomilné obecně vykazují vyšší LMA než druhy stínšnější (NIINEMETS 1996, 1999; NIINEMETS ET AL. 1998; NIINEMETS, KULL 1998; WALTER, REICH 1999). Vyšší LMA znamená, že jedinec musí investovat více energie do tvorby listu. Proto světlomilnost u druhů, jako je například dub letní, vyplývá, mimo jiné, z vysokých energetických nároků na tvorbu listu. V podmínkách růstu pod uzavřeným zápojem pak dochází u světlomilných druhů k tomu, že zde nemají dostatek světelné energie ke kompenzaci vysokých uhlíkových nároků na výstavbu listů o vysoké hodnotě LMA, tj. hmotnosti biomasy na jednotu plochu listoví (ČATER ET AL. 2013). To potvrdili také NIINEMETS (1999), když prokázal vazbu stínšnělivosti nebo naopak světlomilnosti s energetickým výdajem potřebným pro tvorbu listoví, vyjádřeným množstvím investované glukózy nutné k tvorbě jednotky biomasy listů, u celé řady lesních dřevin; zcela to potvrzují také poznatky PETRITAN ET AL. (2010), když zjistila vyšší investici glukózy na tvorbu jednotky plochy listů u kleny a jasanu než tomu bylo u buku, a to v celé světelné škále. Obecně totiž listnáče investují 36 % veškeré glukózy do tvorby listů (v porovnání s tím například do plodů jen 1 %), což vypovídá o velkém energetickém výdaji (FRITTS 1976); přitom jak vyplývá z poznatků POORTER ET AL. (2006), u stinných listů je to méně, než u slunných (viz. níže).

Vyšší úroveň pigmentů v listech/jehlicích (obecně asimilačních pletivech) odráží nižší stínšnělivost a potřebu tvorby asimilačních pletiv ve vyšších světelných úrovních (WILD 1988 IN FRANZEN ET AL. 1989; AERTS 1995; NIINEMETS 1997; NIINEMETS ET AL. 1998; ČATER, LEVANIČ 2013); vše navíc souvisí s energetickými nároky na celkovou fyziologickou prosperitu a vitalitu (ČATER ET AL. 2013). Proto i u stínšnějších druhů platí, že stejná plocha, pokrytá slunným listovím, znamená vyšší investice do biomasy listoví, a také vyšší výdaj uhlíku do výstavby listoví na této ploše, než kdyby tato plocha byla pokryta stinným listovím, jak to právě na příkladu buku prokázal REITER ET AL. (2005). To zcela potvrzuje POORTER ET AL. (2006), neboť zjistil o 1 – 5 % nižší energetické nároky (sumu energie) na tvorbu stinných listů, a to hlavně z toho důvodu, že tyto listy mají nižší koncentraci rozpustných fenolů. V důsledku nižší fotosyntetické kapacity (tj. nižšího bodu saturace fotosyntézy –  $I_s$ ) mají stinné listy dvakrát až třikrát delší dobu energetické návratnosti (tzv. „*playback time*“; tj. návratnost energie nutné na jejich tvorbu), avšak i ve světelných podmínkách nižších než 5 % světelného požitku volné plochy je tato doba vždy nižší než polovina životnosti listů v rámci vegetačního období, takže i v takových podmínkách je investice do tvorby listů stále výhodná (doba návratnosti se u stinných listů pohybuje mezi 20 – 80 dny). Právě LMA (popř. inverzní hodnota SLA) je tou nejvíce senzitivní a nejdůležitější formou adaptace, jak mohou dřeviny v podmínkách zástínu účinně zkracovat dobu návratnosti energetického (uhlíkového) výdaje na výstavbu listů (POORTER ET AL. 2006). Absencí nebo omezenou mírou této schopnosti jsou pak, jak uvádí AERTS (1995), NIINEMETS ET AL. (1998); NIINEMETS, KULL (1998), ČATER, LEVANIČ (2013), limitovány světlomilné dřeviny, které jsou tím vyloučeny z růstu ve stinných podmínkách. Morfologická, a v této souvislosti především fyziologická, plasticita listů je tak velká, že z tohoto důvodu dokonce někteří autoři (např. KOIKE ET AL. 2001) považují modely postavené a principu „*big leaf*“, jakožto formy vyjádření vlastností korunové vrstvy, za přespříliš zjednodušený přístup. BALANDIER ET AL. (2007) uvádí, že nejlepšími indikátory, které souvisejí s morfologií listoví a pomocí



nichž se dají s nejvyšší přesností určit světelné podmínky, jsou průměrná celková plocha listů (LA) a úhlení listů; díky těmto dvěma charakteristikám lze velmi přesně usuzovat na světelné podmínky, v nichž buk roste. V kontrastu s tím FALSTER A WESTOBY (2003)<sup>2</sup> uvádějí, že více než samotné úhlení listů ovlivňuje záchyt světla a tím potenciální asimilaci a uhlíkový zisk samostínění. Jak strmější úhlení listů, tak nárůst samostínění snižují záchyt světelného záření a tím potenciální asimilaci a uhlíkový zisk; vodorovnější úhlení listů má za následek vyšší záchyt světla během dne a tím potenciálně vyšší možnosti uhlíkového zisku (FALSTER, WESTOBY 2003<sup>2</sup>). I tato skutečnost může být zásadní z pohledu fyziologické odezvy na jednorázové uvolnění horní porostní clony, jak bylo dříve popsáno a diskutováno.

Rozlišení na slunný a stinný typ listoví má svůj základ již hluboko v jejich orgánové ontogenezi, neboť první rozlišení na slunné a stinné pletivo nastává již v listových primordiích, a to počátkem srpna (ESCHRICH ET AL. 1989). Primordia budoucích listů se slunným typem pletiva totiž v dané fázi vykazují pět, zatímco primordia budoucích stinných listů vykazují čtyři vrstvy meristemických buněk mezofylu (ESCHRICH ET AL. 1989).

Morfologické parametry listů mohou být také ovlivněny nadmořskou výškou i genotypem, jak na příkladu u pabuku (*Nothofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst.) prokázali HOVENDEN A SCHOOR (2003). Nicméně autoři zjistili, že tyto rozdíly nebyly v případě vlivu nadmořské výšky (která byla zkoumána v širokém rozpětí 0 – 1200 m n.m.) natolik zásadní (jedinci z rozpětí 0 – 600 m n.m. se odlišovali parametry listů od jedinců rostoucích v rozmezí 600 – 1200 m n.m.) a tento vliv dokázal překrýt vliv výsadby ve skleníku nebo mimo něj; ovšem vliv genotypu nebyl negován ani při výsadbě do skleníku nebo mimo něj.

Nárůst plochy listoví s poklesem světelných podmínek prokázali u buku JARČUŠKA A BARNA (2011)<sup>2</sup> také pomocí LAR (poměrem listové plochy – tj. celková plocha listoví/celková nadzemní biomasa), neboť prokázali vysokou korelaci se světlem ( $R^2 = 79\%$ ) při vysoce signifikantním vztahu ( $p < 0,0001$ ). Průběh vývoje byl takový, že do cca 40 % světelného požitku volné plochy nastává strmý pokles LAR, následný vývoj je již mírným poklesem s asymptotickým průběhem. REICH ET AL. (1998), POORTER A NAGEL (2000), KING (2003), FOWNES A HARRINGTON (2004) prokázali nárůst LAR především díky nárůstu SLA; tedy že primární příčina schopnosti zvýšit plochu listoví v zástinu vzhledem k celkové biomase jedince tkví v tom, že jedinci dokáží zvyšovat plochu listů vytvořenou z jednotky biomasy listoví (neboli opačně plošná jednotka listu je vytvořená z menšího množství biomasy – tj. menší LMA). Adaptace na úrovni LAR je tedy realizována hlavně skrze adaptace na úrovni listů samotných (tj. na úrovni LMA, resp. SLA). Úzkou vazbu mezi LAR a SLA potvrzují i poznatky KUNSTLERA ET AL. (2005), který u buku zjistil nejen zřetelně vyšší hodnoty SLA oproti dubu pýřitému v celém světelném gradientu, ale ve světelných podmínkách pod 20 % světelného požitku volné plochy se rozdíl ještě zvyšoval s tím, že buk ve velmi nízkých světelných podmínkách vykazoval silný asymptotický nárůst SLA podél osy y (až k hodnotám přes 500 cm<sup>2</sup>/g), zatímco dub tento asymptotický nárůst neprokázal. Přitom KUNSTLER ET AL. (2005) zjistil v otázce LAR výrazný rozdíl mezi oběma druhy – zatímco LAR u buku se navyšovalo se snižujícím světelným požitkem, jak uvádí POORTER, NAGEL (2000), KING (2003), FOWNES A HARRINGTON (2004), právě i díky schopnosti asymptotického nárůstu SLA; LAR u dubu, podle KUNSTLERA ET AL. (2005), se světelnými podmínkami klesalo – plocha listoví vzhledem k celkové biomase dubu se tedy v zástinu snižovala, právě i proto, že dub není schopen takových adaptačních změn na úrovni listu – tedy změn na úrovni SLA, resp. LMA (jak je níže detailně rozvedeno na základě poznatků GROSSE ET AL. 1996 a hlavně PONTONA ET AL. 2004). Dub navíc není schopen ani takových změn na úrovni redukce své celkové biomasy v důsledku omezených možností redukce svého celkového růstu, na rozdíl od buku, který je těchto růstových adaptací schopen ve vysoké míře (viz výše, tj. kap. 7.1).





To dokládá i skutečnost, že adaptabilita SLA, tedy rychlost poklesu hodnoty SLA s nárůstem světelných podmínek byla u buku signifikantně vyšší, než u dubu, který se změnami světelných podmínek takovou schopnost změn na úrovni SLA neprokázal (KUNSTLER ET AL. 2005).

ČATER, SIMONČIČ (2010) došli (bez ohledu na výškové úrovně) k obdobným hodnotám SLA jako v této disertaci, když v clonné seči zjistili průměrné SLA  $276 \text{ cm}^2/\text{g}$  a na volné ploše  $138 \text{ cm}^2/\text{g}$ ; což jsou hodnoty obdobné s hodnotami v této disertaci, neboť v horní třetině koruny na náseku a holině bylo zjištěno SLA ve výši 148, resp.  $136 \text{ cm}^2/\text{g}$ , v clonné seči v horní třetině koruny  $231 \text{ cm}^2/\text{g}$ . Tyto hodnoty také korespondují s hodnotami uváděnými CURTEM ET AL. (2005), který uvádí ze tří vertikálních úrovní koruny v clonné seči (při 11% světelném požitku volné plochy) průměrnou hodnotu SLA cca  $350 \text{ cm}^2/\text{g}$  u buků dva roky po výsadbě; v této disertaci bylo v clonné seči zjištěno jako průměr ze všech tří vertikálních vrstev koruny  $SLA = 344 \text{ cm}^2/\text{g}$ . CURT ET AL. (2005) zároveň zjistil jednoznačný pokles SLA s nárůstem světelného požitku; na volné ploše (100 % světelného požitku) bylo SLA okolo  $150 \text{ cm}^2/\text{g}$ . V této disertaci byla na holině průměrná hodnota SLA ze všech tří vertikálních vrstev koruny  $212 \text{ cm}^2/\text{g}$ , avšak u osmiletých jedinců, kde se ve spodní vertikální vrstvě koruny již vyskytuje vliv stínění sousedních jedinců, na rozdíl od dvouleté výsadby hodnocené CURTEM ET AL. (2005). Při uvážení pouze horních dvou třetin koruny, kde se zástin sousedních jedinců projevuje v omezené míře je hodnota SLA rovna cca  $165 \text{ cm}^2/\text{g}$ , tedy shodně jako hodnota uváděná CURTEM ET AL. (2005). Zároveň to dokazuje skutečnost, že ve spodní vertikální úrovni koruny se na hodnotu SLA, resp. LMA projevuje hustota výsadby, tedy stínění sousedních jedinců. To je zcela v souladu s tím, že SLA, resp. LMA jsou v plné závislosti na světelných podmínkách, neboť sousední jedinci svým bočním zástiněm snižují světelné podmínky ve spodní části koruny, tím se následně zvyšuje hodnota SLA (resp. snižuje hodnota LMA). Proto jedinci ve zcela totožných světelných podmínkách z pohledu světelné dotace, která dopadá na úroveň jejich vrcholu, ale rostoucí v různé hustotě mladého porostu (tj. náletu, nárostu, kultury, mlaziny, tyčkoviny) budou vykazovat shodné hodnoty SLA, resp. LMA, ale i další morfologické parametry listů v horní části koruny (neovlivněné zástiněm okolních jedinců). Avšak ve spodní části koruny již budou morfologické a anatomické parametry listů odvislé také od samotné hustoty mladých bukových jedinců (resp. světelných podmínek modifikovaných touto hustotou) navzájem lišit. To vše v důsledku tzv. kumulovaného LAI (který narůstá od vrcholu k bázi koruny), jak to podrobně popsali LARSON (1991) a ELLSWORTH A REICH (1993), a to tím, že dochází ke změnám světelné dotace v důsledku různé transmise (světlo prochází korunovou vrstvou a jeho množství ubývá; podle ELLSWORHA A REICHA 1993 dochází k průsečíku grafu kumulovaného LAI a transmise v cca 60 % výšky koruny); jak to také zcela plyne z Lambert–Beerova zákona (např. LARCHER 1988; NIINEMETS, KULL 1995). To je v souladu se zjištěním této disertace, neboť to byla právě jen nejvyšší korunová vrstva (v případě LMA také prostřední), která vykazovala signifikantní rozdíly morfologických a anatomických charakteristik listů v souladu se světelným gradientem sledovaných obnovních prvků (s nárůstem světelného gradientu od clonné seče po holinu). Ve spodní a zpravidla i prostřední vertikální úrovni koruny již existující signifikantní rozdíly s tímto gradientem nekorespondovaly (navzdory srovnatelnému sponu), neboť byly ovlivněny světelnými podmínkami modifikovanými samotnými jedinci (resp. průchodem jejich korunovou vrstvou). Jedinci se přitom navíc i liší v parametrech svých korun v důsledku různého laterálního růstu, dimenzí větví a především celkové biomasy větví (viz kap. 7.2), které pak různě intenzivně vyplňují dostupný prostor mezi jedinci a v různé míře umožňují průstup světla do nižších úrovní koruny.

Skutečnost že se světelné podmínky odrážejí do celého komplexu od morfologických změn na úrovni bukového jedince, přes úroveň morfologických a anatomických změn rostlinných



orgánů (až po úroveň fyziologickou, resp. biochemickou, jak je uvedeno níže) dokazuje signifikantní vztah mezi SLA a tloušťkovým přírůstem jedince, a to s vysokou korelací ( $R^2 = 50 \%$ ), jak to prokázal CURT ET AL. (2005). Je z toho zároveň zjevná výše popsaná a diskutovaná senzitivita parametrů listů i tloušťkového růstu na světelné podmínky i působení světelných podmínek na jedince jako celek; zároveň je patrné, že jedinci se těmito podmínkám přizpůsobují adaptacemi na všech úrovních.

PETRITAN ET AL. (2009) shodně potvrdila vliv světla na SLA, a to nejen u buku (s vysokou korelací  $R^2 = 79 \%$ ), ale také u klenu a jasanu ( $R^2 = 81 \%$ , resp.  $74 \%$ ); přičemž u všech dřevin se projevil vysoce signifikantní vztah zjištěných regresních modelů ( $p < 0,01$ ). Buk vykazoval nejvyšší hodnotu SLA v celém šetřeném světelném gradientu 0 – 60 % ISF a pod hodnotami 5 % ISF výrazný asymptotický nárůst podél osy  $y$  až k hodnotám přes  $550 \text{ cm}^2/\text{g}$ . PETRITAN ET AL. (2009) tak došla k velmi podobnému výsledku korelace SLA se světlem, jako to uvádí také BAUDET A MESSIER (1998) pro buk velkolistý, kdy jimi nalezený vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) regresní model vykazoval korelaci  $R^2 = 77 \%$ .

ARANDA ET AL. (2001) zjistil nárůst hodnoty LMA během dvou let měření u pětiletých, resp. šestiletých podsadeb buku pod různě otevřenou clonou borovice lesní. V obou letech zaznamenal signifikantní vztah mezi světelným požitkem a hodnotou LMA, a to s korelací  $R^2 = 31$ , resp.  $36 \%$ ; což se shoduje se zjištěními této disertační práce. Autor na konci července nenašel signifikantní rozdíly mezi dvěma variantami clonné seče s vyšší intenzitou clony a dále pak mezi variantami s nižší intenzitou clony, ale clony s vyšší a nižší intenzitou se mezi sebou signifikantně lišily, ačkoliv autor svůj výzkum realizoval v relativně úzkém gradientu světelných podmínek. Jím uváděné průměrné hodnoty LMA koncem července v rámci čtyřech variant clonné seče činily 4,42, resp. 4,00, resp. 4,90, resp. 5,27  $\text{mg}/\text{cm}^2$ , v této disertační práci byla průměrná hodnota LMA v clonné seči od cca 2 do 4  $\text{mg}/\text{cm}^2$  ve výškovém gradientu od báze koruny po její vrchol, horní třetina koruny tak vykazovala obdobné hodnoty, jako uvádí ARANDA ET AL. (2001). Významné je dále jeho zjištění o tom, že výsledkům LMA odpovídaly také výsledky statistických analýz hustoty průduchů, neboť obě více cloněné plochy vykazovaly nižší hustotu průduchů, zatímco jedna ze dvou méně cloněných ploch vykazovala zřetelně nejvyšší hustotu průduchů. ARANDA ET AL. (2001) také v jednom ze dvou ročníků měření zjistil signifikantní vliv světla na tloušťku listů; s nárůstem světla narůstala tloušťka listů.

NIINEMENTS A KULL (1998) prokázali u buku lesního vliv světelných podmínek na LMA s vysokou signifikancí ( $p < 0,001$ ) a s pozitivní korelací ( $R^2 = 85 \%$ ). Signifikantní pozitivní korelaci autoři prokázali u všech pěti zkoumaných dřevin. Buku projevilo nejvyšší adaptabilitu LMA v nízkých světelných podmínkách formou nejvyššího snížení hodnoty LMA (obdobnou schopnost prokázala pouze lípa srdčitá) oproti osice, jasanu a lísce (*Corylus avellana* L.). Lípa však vykazovala ještě vyšší korelaci ( $R^2 = 92 \%$ ) a konkávním průběhem křivky proložení polynomem druhého stupně a již od světelného požitku cca 50 % vykazovala asymptotický průběh a prakticky plnou saturaci své potenciálně možné hodnoty LMA. Výsledné pořadí druhů dřevin podle jejich schopnosti adaptovat LMA daným světelným podmínkám sestavili autoři takto: osika – jasan – líska = lípa – buk; ve směru od nejméně k nejvíce adaptabilnímu druhu. Od tohoto pořadí autoři také usuzují na pořadí stínšášenlivosti sledovaných druhů. Dokazují tak nejen výsledky této disertační práce o vysoké adaptabilitě buku v oblasti morfologie a anatomie listů, ale také potvrzují výsledky této práce o růstové a morfologické plasticitě na úrovni celého jedince a tím schopnosti pro růst v zástínu, jak tím buk naplnil obecné definice stínšášejší dřeviny.

PARELLE ET AL. (2006) prokázal vysokou signifikanci ( $p < 0,001$ ) světelných podmínek na LMA v širokém světelném gradientu od cca 3 – 100 % světelného požitku volné plochy, a to nejen u



bukové přirozené obnovy, ale také mladých výsad na konci prvního vegetačního období po výsadbě. V obou případech byl zjištěn nárůst LMA s nárůstem světla. Přirozená obnova přitom vykazovala strmější nárůst lineárního modelu oproti modelu umělé obnovy (směrnice přímkou 0,59 vs. 0,39). PETRITAN ET AL. (2010) zjistila u přirozené obnovy buku, klenu a jasanu vysoce signifikantní vliv světla ( $p < 0,001$ ) na LMA, s vysokou korelací  $R^2 = 83\%$ . K obdobným výsledkům dospěl u buku také LINNERT (2009), který zjistil dva vysoce signifikantní ( $p < 0,00001$ ) regresní modely vlivu světla na SLA, a to v jednom případě pro SLA listů celé koruny ( $R^2 = 75\%$ ) a v druhém případě pouze pro nejvyšší vrstvu, tedy listy z horní pětiny jedince ( $R^2 = 79\%$ ). Ačkoliv rozdíl obou korelací není veliký, potvrzuje to zjištění této disertace o tom, že listy z nejvyšší korunové vrstvy korelují v otázce svých morfologických, anatomických, ale i fyziologických (resp. biochemických) vlastností se světelným požitkem panujícím na úrovni jejich terminálním pupenů nejvíce. Adaptace listů v nižších částech koruny jsou totiž již ovlivněny průchodem světla mezi mladými jedinci a jejich korunovou vrstvou. V nižších vrstvách koruny jsou listy adaptovány ke světelným podmínkám panujícím v dané části koruny a tyto světelné podmínky jsou v důsledku průchodu korunovou vrstvou mladých jedinců odlišné, než v horní úrovni těchto jedinců. Tato skutečnost byla v této disertaci prokázána výrazněji, než jak to uvádí LINNERT (2009).

V rámci vertikálního profilu koruny, bez ohledu na konkrétní světelné podmínky, ve kterých daný jedincem rostl (ale s ohledem na to, že ve výškovém profilu koruny světelného požitku ve směru od báze koruny k jejímu vrcholu přibývá) zjistil BARTELINK (1997), že u buků ve věku 8 – 59 let hodnota SLA negativně korelovala s výškovou úrovní v rámci koruny. Zatímco na vrcholu listy vykazovali hodnotu SLA 80 – 120 cm<sup>2</sup>/g; na bázi koruny to bylo 300 – 340 cm<sup>2</sup>/g; v této disertaci vykazoval buk v horní třetině koruny 136 – 231 cm<sup>2</sup>/g a ve spodní třetině 307 – 452 cm<sup>2</sup>/g (při zahrnutí všech obnovních variant). Autor zároveň uvádí, že u mladších jedinců byly rozdíly v SLA v rámci vertikálního profilu koruny méně zřetelné než u jedinců starších. Navzdory tomu se však v této disertaci projevil změny LMA (u mladých jedinců ve věku osm let) velmi zřetelně, a to na všech obnovních variantách. V případě clony, náseku i holé seče se totiž signifikantně lišily všechny tři vertikální úrovně navzájem, pouze v případě kotlíku nebyl rozdíl mezi prostřední a nejnižší úrovní. Autor zároveň uvádí, že i samostatně stojící buk (výška 2m) vykazoval výše popsaný trend poklesu SLA s nárůstem výšky v koruně, avšak rozdíly byly méně zřetelné (od 180 cm<sup>2</sup>/g na bázi koruny po 100 cm<sup>2</sup>/g na jejím vrcholu); je tedy zřejmé, že adaptace listů jsou natolik senzitivní, že se projevují i v důsledku samostínění. V porovnání k tomuto volně rostoucímu jedinci od BARTELINKA (1997) byla v této disertaci na holině zjištěna průměrná hodnota SLA 136 cm<sup>2</sup>/g na vrcholu a 307 cm<sup>2</sup>/g ve spodní třetině. Zatímco tedy horní hodnota je srovnatelná, výrazně vyšší hodnota ve spodní třetině oproti bázi koruny, jak to uvádí BARTELINK (1997) pro samostatně rostoucího jedince, je v této disertaci způsobena růstem v zápoji a stíněním okolních jedinců, na rozdíl od solitérního růstu jedince hodnoceného BARTELINKEM (1997). Senzitivita na světelné podmínky a adaptabilita SLA, resp. LMA listů buku je tedy značná. Pokles hodnoty SLA (tj. nárůst LMA) v rámci vertikálního profilu koruny odspodu nahoru, tak, jak to bylo zaznamenáno v této disertační práci, zjistil také KOIKE ET AL. (2001) u celkem sedmi listnatých druhů Japonska (rod *Fagus* spp. však nebyl zastoupen), nejvýrazněji u lípy (*Tilia japonica* (Miq.) Simonk.), jasanu (*Fraxinus mandshurica* var. *japonica* Rupr.) a jilmu (*Ulmus davidiana* var. *japonica* (Rehd.) Nakai); zároveň u všech sledovaných listnáčů, a třech jmenovitě uvedených zejména, zjistil nárůst tloušťky listů s vertikálním profilem koruny. Totéž prokázal také NIINEMETS ET AL. (1999) u lípy srdčité, a to vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) vliv výšky v rámci vertikálního profilu koruny na hodnotu LMA a tloušťku listu. Také ELLSWORTH A REICH (1993) prokázali u javoru (*Acer saccharum*) signifikantní nárůst LMA s nárůstem výšky ve vertikálním profilu koruny,



přičemž v rámci mocné korunové vrstvy (cca 1 – 17 m) vylíšili cca 4 signifikantně odlišné vrstvy; LMA setrvale narůstala v rámci vertikálního profilu korunové vrstvy odspodu nahoru. I z těchto důvodů například RUSHTON (1975 IN PONTON ET AL. 2004) či BARANSKI (1975 IN PONRON ET AL. 2004) uvádějí, že morfologické charakteristiky listů, typické a deterministické pro daný druh, se v rámci koruny jedince vyskytují nejvýrazněji v té části, která je nejvíce exponovaná světlu. Také ESCHRICHT ET AL. (1989) uvádí, že listy (stejně tak ale i pupeny) konkrétního stromu vykazují značnou variabilitu velikosti a hmotnosti v závislosti na pozici v rámci stromu. LARCHER (1988) obecně hovoří o nárůstu plochy listové čepele s poklesem světelných podmínek.

Stejně jako v této disertaci, i BALANDIER ET AL. (2007) u buku prokázal vysoce signifikantní ( $p < 0,0001$ ) vliv světla na LMA a signifikantní nárůst LMA s nárůstem světelných podmínek. VAN HEES (1997) prokázal u buku (a také u dubu letního) signifikantní vliv světla na hodnotu SLA listů, a to tak, že s nárůstem světla signifikantně klesala hodnota SLA. Z výsledků VAN HEESE (1997) zároveň vyplývá, že světlo má na hodnotu SLA vyšší vliv, než stres suchem, neboť při stejném světelném požitku se nelišila hodnota SLA mezi jedinci dobře vodou zásobenými a jedinci ve stresu v důsledku sucha. Světlo je tedy významný faktor adaptací rostlinných orgánů, konkrétně jednoho z nejdůležitějších fyziologických orgánů – listu, a to na úrovni morfologické, i anatomické. S nárůstem světelných podmínek listy vykazují vyšší hmotnost na jednotku plochy, související se změnami na úrovni anatomie listů, tedy změnou samotné tloušťky listů, nárůstem tloušťky pokožky listů, kutikuly i mezofylu (VAN HEES 1997). Tyto adaptace neprobíhají pouze u buku, popřípadě listnatých dřevin, ale také u jehličnanů. Například BOUCHER ET AL. (2001) prokázal u vejmutovky nárůst LMA s nárůstem světelných podmínek a stejně jako mnoho výše citovaných autorů, také pokles LAR (tj. podíl hmotnosti biomasy listoví/celková hmotnost nadzemní biomasy jedince), totéž u vejmutovky a dalších pěti dřevin (z toho čtyř listnatých) potvrdil FOWNES A HARRINGTON (2004). Ke stejnému poznatku o změnách SLA dospěl GRONINGER ET AL. (1996) u vejmutovky i dalších třech druhů severoamerických dřevin (další druh borovice a dva listnáče). Vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) vliv světla na SLA douglasky prokázal také CHEN (1997). Také ROBAKOWSKI ET AL. (2004) prokázal u jedle bělokoré nárůst LMA jehlic se světelnými podmínkami; vysoce signifikantní rozdíl ( $p < 0,0001$ ) zjistil mezi dvěma podsadbami pod smrkovou (Op 17 ± 4 %) a pod modřínovou horní porostní clonou (Op 45 ± 7 %). Také STENBERG ET AL. (1999) zjistil pokles SLA s nárůstem světelných podmínek u smrku ztepilého, a to s vysokou korelací  $R^2 = 81$  %. Poznatky posledně dvou jmenovaných autorů potvrzují GRASSI A BAGNARESI (2001), kteří u smrku i jedle zjistili signifikantní vazbu světla a LMA, a to při pozitivní korelaci s  $R^2 = 66$ , resp. 58 %. Také NIINEMETS (1997)<sup>1</sup> zjistil pozitivní korelaci ( $R^2 = 27$  %;  $p < 0,01$ ) LMA a světelného požitku u jehlic smrku z posledního roku. Děje se tak podle autora skrze nárůst tloušťky ( $p < 0,001$ ) a tím hmotnosti vzhledem k celkové ploše jehlice. Toto zjištění u smrku ostatně potvrdili NIINEMETS A KULL (1995), neboť zjistili vysoce signifikantní negativní korelaci ( $p < 0,00001$ ;  $R^2 = 83$  %) mezi nárůstem světla a poklesem poměru šířka jehlice/tloušťka jehlice; dále prokázali vysoce signifikantní pozitivní korelaci nárůstu tloušťky jehlice s nárůstem světelných podmínek ( $p < 0,00001$ ;  $R^2 = 73$  %). Je tedy zřejmé, že i u jehličnanů se změny na úrovni LMA dějí prostřednictvím tloušťky jehlic.

Ačkoliv v této disertaci tloušťka listů buku nebyla přímo měřena, je z výsledků změn plochy listů, hmotnosti a především dynamiky změn LMA zřejmé, že právě LMA (prostřednictvím tloušťky listů a tím především prostřednictvím anatomické stavby listů) mění svoji hodnotu vzhledem ke světelným podmínkám nejvýrazněji. Je na změny světla nejvíce senzitivním parametrem listu a zároveň změna LMA je se změnami světelných podmínek nejstrmější (nejvíce progresivní). Pokud byl totiž v této práci zjištěn s nárůstem světla nárůst celkové hmotnosti a souběžný pokles plochy



listů znamená to, že nárůst LMA (a tím do značné míry i tloušťky listu) bude progresivnější, než pokles plochy listu. To potvrzuje také zjištění NIINEMETS ET AL. (1999) u lípy srdčité o tom, že výška v rámci vertikálního profilu koruny měla vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) vliv na hodnotu LMA a tloušťku listu. V případě LMA však byla autorem zjištěna podstatně vyšší hodnota směrnice oproti tloušťce. Stejný výsledek byl zjištěn i v případě vlivu světelného požitku nad jedincem ( $p < 0,001$ ), což dokazuje, že LMA se chová vůči oběma faktorům senzitivněji než samotná tloušťka listu (navíc světelný požitek a LMA vykazovaly korelaci  $R^2 = 53 \%$ , zatímco s tloušťkou listu to bylo  $R^2 = 25 \%$ ), a také to, že LMA se nemění pouze skrze samotnou tloušťku listu, ale také právě v důsledku vnitřní anatomické stavby. To ostatně autoři dokázali také prokázáním vysoce signifikantního vlivu světla i vertikální pozice v rámci výškového profilu koruny (v obou případech  $p < 0,001$ ) na hustotu listů ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ). Zároveň autoři prokázali výlučný vliv světla na změny LMA (ať již horní (i) světelné dotace, nebo (ii) vertikální pozice listu v rámci koruny, neboť ta modifikuje světelnou dotaci v důsledku průchodu světla korunou – tedy obojí je proměnná faktoru světla), neboť LMA nebylo signifikantně ovlivněno srážkami (ale pouze dvěma výše uvedenými proměnnými, jejichž souhrnný vliv představoval korelaci  $R^2 = 73 \%$ ). Naopak tloušťka listu byla srážkami signifikantně ovlivněna ( $p < 0,001$ ). Nicméně v kontrastu s tím PROVENDIER A BALANDIER (2008) u buku přeci jen zjistili závislost LMA nejen na světle, ale také na dostupnosti vody a dusíku. Avšak níže uvedené poznatky JARČUŠKY (2011), stejně jako výše uvedené zjištění VAN HEESE (1997) o neprůkazném vlivu sucha na hodnotu SLA, spíše podporují zjištění NIINEMETS ET AL. (1999) o výlučném vlivu světla na LMA, resp. SLA.

Nárůst LMA se světelným požitkem v širokém spektru světelných podmínek potvrdil pro lípu srdčitou, navíc ve srovnání s osikou, jasanem a lískou, také NIINEMETS ET AL. (1998); přičemž v celém širokém světelném spektru se projevovala vyšší hodnota LMA od světlomilných k nejnižší LMA u nejméně stínásnejících druhů. Nárůst LMA se světelným požitkem potvrdil také NIINEMETS (1997)<sup>2</sup> u klenu, střemchy obecné (*Padus avium* Mill.), osiky a dubu letního, přičemž u všech dřevin se jednalo o vysoce signifikantní vliv ( $p < 0,001$ ); korelace u klenu představovala  $R^2 = 74 \%$ .

JARČUŠKA (2011) potvrdil u buku poznatky NIINEMETS ET AL. (1999) o lípě v tom, že LMA je primárně ovlivněno především světelnými podmínkami. Při zkoumání vlivu světelných podmínek (samostatně přímé a difuzní složky záření) a fáze ontogenetického vývoje (nálet oproti nárostu) a typu prýtu zjistil, že vysoce signifikantní vliv na LMA má pouze světlo ( $R^2 = 78 \%$ , resp.  $55 \%$  pro difuzní, resp. přímou složku záření) a že zahrnutí všech ostatních faktorů vede pouze k nepatrnému navýšení celkové korelace ( $R^2 = 80 \%$ , resp.  $68 \%$ ). Z celé řady autorem zkoumaných veličin prokázala nejvyšší plasticitu právě LMA. Velmi významné je zjištění autora v otázce vysoce signifikantního ( $p < 0,001$ ) vlivu světla na průměrnou hmotnost listové větve (mLW), která s difuzní (ISF) i přímou složkou záření (DSF) velmi vysoce korelovala ( $R^2 = 72 \%$ , resp.  $46 \%$ ). Z poznatků popsaných a diskutovaných v části věnující se morfologickému a kvalitativnímu vývoji v závislosti na světle (kap. 7.2) je zjevné, že se světlem narůstá dimenze větví, tj. jejich tloušťka, délka, celková biomasa do větví alokovaná (BARTELINK 1997; VAN HEES 1997; BAUDET MESSIER 1998; CURT ET AL. 2005; AMMER, MOSANDL 2007; KINT ET AL. 2010, ČATER, SIMONČIČ 2010) a zároveň podle zjištění JARČUŠKY (2011) narůstá průměrná hmotnost biomasy listové větve (mLW), i hmotnost biomasy listové na délkovou jednotku větve (LWL). Tato skutečnost se shoduje s poznatkem této disertace, neboť kromě nárůstu LMA se v této práci prokázal i signifikantní nárůst průměrné hmotnosti listů. Pokud se celkový počet listů (který je však podle JARČUŠKY (2011) také signifikantně ovlivněn světelnými podmínkami, avšak vykazuje výrazně nižší korelaci s ISF, resp. DSF, tj.  $R^2 = 21$ , resp.  $3 \%$ ) se nemění tak výrazně jako výše popsaná průměrná hmotnost listové





větve ( $R^2 = 72 \%$ , resp.  $46 \%$ ), je zřejmé, že se tato průměrná hmotnost listové větve mění především v důsledku změny průměrné hmotnosti listu.

V části diskuse věnující se výsledkům výškového a tloušťkového růstu v závislosti na světle (kap. 7.1) byla konstatována nejen signifikantní pozitivní korelace světla s výškovým a tloušťkovým růstem, ale zároveň vysoká senzitivita zvláště tloušťkového růstu na světelné podmínky. Skutečnost, že se adaptace k růstu ve stínu odehrává na úrovni celého jedince a jedná se o komplexní soubor změn, adaptací a uzpůsobení jedince na všech jeho úrovních, dokazuje také fakt, že následně existují mezi těmito jednotlivými úrovněmi prokazatelné vazby a souvislosti. Například KAZDA ET AL. (2004) u buku prokázal signifikantní vztah mezi celkovou plochou listoví (LA) a tloušťkou kořenového krčku ( $R^2 = 75 \%$ ), stejně jako signifikantní vztah mezi potenciální fotosyntézou ( $A_{pot}$ ) a tloušťkou kořenového krčku ( $R^2 = 57 \%$ ); obě veličiny také signifikantně korelovaly s celkovou výškou ( $R^2 = 79 \%$ , resp.  $57 \%$ ). Totožné signifikantní vazby navíc prokázal také u dubu zimního (v uvedeném pořadí pro tloušťku  $R^2 = 70 \%$ , resp.  $78 \%$  a pro výšku  $R^2 = 47 \%$ , resp.  $45 \%$ ). To ostatně u buku v plném rozsahu potvrdil také BALANDIER ET AL. (2007), který uvádí, že roční tloušťkový přírůstek závisí na množství listového zachytňovacího aparátu; množství světla zachyceného tímto listovým aparátem je pak dáno součinem celkové plochy listoví (LA), fotosynteticky aktivní radiací dopadající nad vrchol jedince a indexem siluovitosti listoví (odvozené od úhlu listů) – STAR (maximální hodnota 1 by znamenala, že mezi listy neexistuje vzájemný překryv a že všechny listy jsou postaveny kolmo na směr dopadajícího záření); přitom vyšší podíl horizontálně orientovaných listů u buku rostoucích v zástínu prokázali PLANCHAIS A PONTAILLER (1999). Souvislosti a provázanost adaptací na úrovni listoví s celkovým růstem a dynamikou tloušťkového i výškového růstu je tedy vyšší, než se může obecně zdát.

Otázkám samotných morfologických parametrů listů, jako je délka, šířka a plocha listů, se věnuje také řada autorů, ačkoliv nejsou tak častým předmětem zájmu, jako právě LMA, resp. SLA. Například JARČUŠKA (2011) se nezabýval přímo parametry listů buku jako takovými, ale vývojem indexu šířka listu/délka listu (LSh). Tento index byl podle autora signifikantně ( $p < 0,05$ ) ovlivněn světlem pouze v případě přímé složky záření (DSF), a to jen ve velmi malé míře (korelace  $R^2 = 6 \%$ ). Jelikož v této disertaci se jako senzitivnější parametr projevila právě šířka listu, podporují změny na úrovni indexu závěry této disertace o tom, že oba parametry (tedy délka i šířka) se mění s různou intenzitou, resp. senzitivitou vůči změnám světla. Ačkoliv jak bylo v této disertaci prokázáno, světlo má signifikantní vliv na oba tyto parametry. Ovšem právě proto, že rozdíl v reakci na světlo není v případě změny délky a šířky listů tak výrazný (jako např. v případě plochy a hmotnosti, tj. LMA), hodnotí JARČUŠKA (2011) LSh jako nejméně plastický index ze všech jím hodnocených indexů listu; na rozdíl od LMA, u kterého zjistil naopak nejvyšší plasticitu.

PONTON ET AL. (2004) se zabýval vlivem světla na morfologii listů dubu letního a zimního, a to mj. s cílem zjistit, zda se vliv světla může na morfologické adaptace listů dvouletých semenáčků podepsat natolik výrazně, že by byly překryty diagnostické znaky pro determinaci obou druhů podle listů. S ohledem na dvouleté semenáčky, které zkoumal, lze jeho zjištěné adaptace přičíst výlučně změnám horní světelné dotace a nelze uvažovat změny v důsledku vertikálního profilu koruny – proto lze jeho výsledky diskutovat v porovnání s výsledky této disertace, které byly prokázány v případě změny listů v horní třetině koruny. PONTON ET AL. (2004) u obou dubů shodně zjistil závěry uvedené v této disertaci pro buk, neboť uvádí, že z celé řady jím zjišťovaných veličin listů to byly právě morfologické veličiny, které byly zřetelně ovlivněny světelnými podmínkami. U všech veličin zjišťovaných v této disertaci (tj. délka, šířka, plocha a průměrná hmotnost čepele a LMA) zjistil vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) vliv světla. Zatímco v této disertaci bylo zjištěno, že buk mění více svojí šířku čepele než délku a že změnou šířky také narůstá celková plocha výrazněji,



než změnou délky; PONTON ET AL. (2004) u dubů naopak zjistil, že hlavním adaptačním parametrem listů na světlo je délka jejich čepele, která je ovlivněna světelnými podmínkami nejsilněji. Délka čepele listů navíc vysoce signifikantně ( $p < 0,001$ ) pozitivně korelovala s ostatními parametry čepele, a to se šířkou, hmotností a plochou ( $R^2 = 59\%$ , resp.  $55\%$ , resp.  $79\%$ ) a dokonce i obvodem ( $R^2 = 79\%$ ), s LMA korelovala negativně a velmi slabě ( $R^2 = 2\%$ ;  $p < 0,05$ ). Korelace s LMA je dána významným zjištěním rozdílnosti chování dubů a buků (jak ostatně již v případě LAR bylo výše uvedeno a diskutováno; LAR se u dubu, na rozdíl od buku, se světelnými podmínkami snižuje, jak zjistil u dubu pýřitého KUNSTLER ET AL. 2005). Na rozdíl od buku, duby prokázaly pozitivní korelaci mezi nárůstem délky, šířky, plochy na jedné straně a nárůstem hmotnosti na straně druhé, zatímco u buku byl v horní třetině koruny prokázán opačný trend (tj. navzdory nárůstu plochy a tím délky a šířky byl zjištěn pokles hmotnosti), což svědčí o výrazné redukci tloušťky a změně anatomie listů u buku, na rozdíl od dubů. Autor také prokázal setrvalý pokles LMA s poklesem světelných podmínek, tedy shodně jako u buku v této disertaci. Avšak u vývoje parametrů délka, šířka a plocha čepele (a právě i v otázce hmotnosti) zjistil nejvyšší hodnoty jmenovaných parametrů ve středním zástínu, nižší hodnoty vykazovaly čepele listů v hlubokém, i slabé zástínu a nejmenší hodnoty vykazovaly při plném oslunění. Tedy jinak, než tomu bylo v této disertaci u buku, kde buk setrvale navyšoval plochu, délku a šířku (a snižoval hmotnost) s poklesem světelných podmínek. Projevuje se zde tedy zřetelně rozdílnost ve stínasáňlivosti dubů a buku, tedy ve schopnosti se na růst ve stínu adaptovat. Zatímco buk listy v horní části koruny adaptuje v otázce plochy, délky a šířky čepele stále stejným mechanismem v celém gradientu světla, a navíc umí snižovat výrazně tloušťku negativní korelací hmotnosti a plochy, u dubu nastává již dříve změna chování na úrovni parametrů plochy listů (tj. plochy, délky a šířky čepele). A to, když silnější zástín je za hranicemi jeho listových adaptačních schopností. Navíc duby neredukují celkovou hmotnost čepele a pravděpodobně dokážou velmi omezeně redukovat její tloušťku, neboť hmotnost v důsledku nárůstu plochy narůstá také. Samotný setrvalý pokles LMA u dubů (což potvrdil i VAN HEES 1997) s poklesem světla znamená, že plocha v zástínu narůstá výrazněji, než hmotnost listů (navzdory nárůstu obojího). A znamená také, že k jisté redukci tloušťky dochází (společně se změnami anatomickými). V porovnání s bukem však v nesrovnatelně menší míře, protože buk vykazuje ve stínu pokles hmotnosti navzdory nárůstu jejich plochy. To v plném rozsahu potvrzuje již výše uvedené poznatky KUNSTLERA ET AL. (2005) o tom, že rychlost poklesu hodnoty SLA s nárůstem světelných podmínek byla u buku signifikantně vyšší, než u dubu, který se změnami světelných podmínek takovou schopnost změny na úrovni SLA neprokával. PONTON ET AL. (2004) také zjistil, že dub letní vykazoval celkově nepatrně vyšší rozsah hodnot parametrů (tj. adaptace) v rámci světelného gradientu, než dub zimní a zároveň, že navzdory vlivu světla na dimenzi listů obou druhů, nedochází vlivem světla k ovlivnění nebo setření deterministických charakteristik, které jsou pro jeden či druhý druh dubu určující.

V souladu s tím také GROSS ET AL. (1996) již po třech letech od výsadby zjistil v zástínu (50 % světelného požitku volné plochy) nárůst plochy listu dubu zimního i letního, stejně jako změny na úrovni anatomických a fyziologických vlastností listů (méně průduchů na jednotku plochy; nižší stomatální konduktanci a nižší maximum fotosyntézy (bod  $I_s$ ); více chlorofylu na jednotku hmotnosti sušiny a také nárůst poměru chlorofylů/karotenoidů). Autor u stíněných jedinců obou dubů zjistil nárůst průměrné plochy listu o více jak 60 %, nárůst průměrné hmotnosti o 25 % a pokles LMA o téměř 23 %. Tato zjištění v plném rozsahu potvrzují výše popsání a diktované poznatky PONTONA ET AL. (2004) o tom, že u dubů dochází s nárůstem zástínu nejen k nárůstu průměrné plochy listů, ale na rozdíl od buku, také k nárůstu jejich průměrné hmotnosti. Zároveň je tedy GROSSEM ET AL. (1996) potvrzen pokles LMA s poklesem světla (jako u PONTONA ET AL. 2004,



ale i VAN HEESE 1997 a KUNSTLERA ET AL. 2005), tedy nárůst plochy listové čepele dubů je výraznější, než nárůst jejich hmotnosti, což dokazuje změny na úrovni tloušťky listů, ale i jejich anatomické stavby.

NIINEMETS (1997) prokázal vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) lineární regresní vztahy mezi světelným požitkem a LMA čtyř různých druhů dřevin s různými nároky na světlo, a to s vysokou korelací vztahů ( $R^2 = 69 - 83 \%$ ); z toho důvodu NIINEMETS (1997) vyslovuje názor, že LMA je natolik senzitivní a vypovídající veličina, že může představovat ještě přesnější způsob dlouhodobého odhadu (resp. nepřímého měření) světelného klimatu, než další nepřímé metody měření světelných podmínek, například hemisférickým snímkem. A to z toho důvodu, že v LMA je integrován celý komplex světelných podmínek skrze fyziologický efekt kvality a kvantity světla i světelných extrémních hodnot (píků).

Na základě výše popsaného souboru poznatků lze konstatovat, že na hmotnost a LMA listů buku má primární vliv světlo a obě tyto veličiny se mění především v závislosti na světelných podmínkách konkrétního listu, ať již tyto světelné podmínky závisejí na obnovní seči, nebo na pozici listu v koruně. V případě plochy listů (tj. celková plocha, délka a šířka), je mechanismus změn listů z horní části koruny ovlivněn světelným požitkem obnovní seče (resp. horní světelnou dotací), ale ve vertikálním profilu koruny listy vykazují jiný mechanismus změn. Znamená to, že buď je ve vertikálním profilu koruny plocha listů určována jiným, nejspíše vnitřním mechanismem, nebo je účinek světla na plochu listů ve vertikálním profilu jiný, než na horní listy. Vysvětlení lze spatřovat nejspíše v tom, že horní listy mají pro jedince klíčový význam z pohledu zachytu nejvíce světla a největší asimilace – proto při poklesu horní světelné dotace buk adaptuje listy nárůstem plochy listů. Naopak spodní listy nemají pro jedince takový klíčový význam a investice do jejich plochy by znamenala velký energetický výdaj. Navíc s ohledem na poznatky POORTERA ET AL. (2006) o energetické návratnosti („*playback time*“) listů může být redukce plochy listů ve spodní části koruny (po redukci hmotnosti a LMA) dalším krokem, jak snížit energetický výdaj do konkrétního listu a jak zkrátit dobu návratnosti energetického výdaje do listu.

V otázce adaptací jehlic je zřejmé, že jehličnany adaptují své jehlice opačně v otázce šířky, než je tomu u šířky listů listnáčů. U smrku i jedle byl totiž shodně zjištěn nárůst šířky s nárůstem světelných podmínek (STENBERG ET AL. 1999; ROBAKOWSKI ET AL. 2004). Ve shodě se zjištěním u buku a dalších listnatých dřevin, dochází i u obou jehličnanů k signifikantnímu nárůstu tloušťky jehlic se světelným požitkem (STENBERG ET AL. 1999; ROBAKOWSKI ET AL. 2004). S nárůstem světla narůstá šířka jehlic smrku poněkud více než tloušťka, neboť poměr tloušťka/šířka jehlic s nárůstem světelných podmínek pozvolna klesá (STENBERG ET AL. 1999). Délka jehlice není světlem signifikantně ovlivněna ani u smrku, ani u jedle (STENBERG ET AL. 1999; ROBAKOWSKI ET AL. 2004), na rozdíl od ovlivnění délky listů u listnatých dřevin, jak je výše uvedeno (např. PONTON ET AL. 2004; JARČUŠKA 2011). V důsledku opačného vývoje šířky jehlic byl u jedle prokázán i opačný trend vývoje plochy jehlic, tedy signifikantní nárůst plochy jehlic se světlem (ROBAKOWSKI ET AL. 2004), oproti signifikantnímu poklesu u listů buku (a podle LARCHERA 1988 obecně u všech listnatých dřevin, což dokládá např. PONTON ET AL. 2004; GROSS ET AL. 1996). Hlavně díky totožnému vývoji tloušťky jehlic byl i u smrku a jedle zjištěn signifikantní pokles SLA s nárůstem světelných podmínek (resp. nárůst LMA se světlem), jak to bylo zaznamenáno u buku v této disertaci a jak to u listnatých dřevin popsala celá řada výše citovaných autorů (např. VAN HEES 1997; NIINEMETS ET AL. 1998, 1999; ARANDA ET AL. 2001; KUNSTLER ET AL. 2005; ČATER ET AL. 2013 atd.).



## 7.4 Biochemické a fyziologické adaptace listů

V předložené disertační práci byly biochemické (fyziologické) změny na úrovni listů nejvíce zřetelné v případě obsahu dusíku (N). Jak v horní třetině koruny, tak v prostřední třetině i při souhrnném hodnocení koruny jako celku se projevil signifikantní nárůst hmotnosti N na jednotu hmotnosti sušiny listů (dále jen  $N_m$ ) s poklesem porostního světla. V případě holé seče se projevil signifikantní nárůst  $N_m$  s poklesem v rámci vertikálního profilu koruny (tj. opět s poklesem světla). Tyto změny tedy signifikantně negativně korelovaly s gradientem světla.

KAZDA ET AL. (2004) zjistil u buku v prvním roce (roce výsadby) neprokazatelný vliv světla na obsah  $N_m$  v listech, ale v následujících letech se již světelné podmínky signifikantně projeví. Výrazný a prokazatelný vliv světla na obsah  $N_m$  v listech zjistil také u dubu zimního, ale v případě kleny překvapivě prokázal signifikantní vliv světla na obsah  $N_m$  pouze v jediném roce (ze šesti let hodnocení po výsadbě). Při hodnocení obsahu  $N_m$  v listech všech tří dřevin souhrnně, tedy bez rozdílu druhu, tak autor zjistil signifikantní vliv světla na obsah  $N_m$  v listech ve třech letech ze šesti hodnocených let. Obsah  $N_m$  v listech buku byl, s výjimkou prvního roku po výsadbě, vždy signifikantně vyšší než u kleny, ale nebyl nikdy signifikantně vyšší, než u dubu (ačkoliv ve čtyřech letech vyšší průměrné hodnoty vykazoval). Stejně jako v této disertaci, i KAZDA ET AL. (2004) prokázal u buku, a také dubu, signifikantní pokles obsahu  $N_m$  v listech s nárůstem porostního světla.

NIINEMETS A KULL (1998) dospěl ke shodnému zjištění vývoje obsahu N v listech buku, a to poklesu obsahu  $N_m$  v listech s nárůstem světelných podmínek. V kontrastu s tímto zjištěním však u osiky zjistili přesně opačný trend, a to nárůst  $N_m$  s nárůstem světla a u dalších třech druhů zjistili vývoj této biochemické veličiny bez signifikantního vlivu světla. V rámci dalších analýz (analýza kovariance při hlavním efektu druhu dřeviny), zkoumající rozdíl mezi různými dřevinami byl obsah  $N_m$  v listech signifikantně vyšší u buku a lípy srdčité, než u lísky, jasanu a osiky; jasan vykazoval signifikantně nejnižší  $N_m$  v listech.

PARELLE ET AL. (2006) se u listů buku zabýval obsahem N nejen vzhledem k hmotnosti sušiny ( $N_m$ ), ale také vzhledem k ploše ( $N_a$  – tj. hmotnost N/plocha čepele) a zjistil výrazně vyšší signifikanci vztahu světla a obsahu  $N_a$ , než obsahu  $N_m$ . Zatímco na všech plochách přirozené obnovy byl zjištěn vysoce signifikantní vliv ( $p < 0,001$ ) světla na obsah  $N_a$  a tentýž výsledek byl zjištěn i při souhrnném hodnocení, v případě obsahu  $N_m$  byl signifikantní vliv ( $p < 0,05$ ) prokázán na jediné ploše z pěti, a také při souhrnném hodnocení. Zřetelně vyšší vliv světla tedy autor prokázal pro obsah  $N_a$ , než pro  $N_m$  (což doložili také další autoři, jak je uvedeno níže). Navzdory tomu u ročních výsadeb byl vysoce signifikantní vliv světla prokázán shodně u obsahu  $N_a$ , i  $N_m$ . Avšak zatímco v případě přirozené obnovy signifikantně narůstal obsah  $N_a$ , i  $N_m$  (první z obou mnohem výrazněji), v případě umělé obnovy obsah  $N_a$  signifikantně narůstal, zatímco obsah  $N_m$  signifikantně klesal. Zároveň nárůst obsahu  $N_a$  nebyl u umělé obnovy s nárůstem světla tak progresivní, jako v případě přirozené obnovy. Ve srovnání se hodnotami v této disertaci, kde se u osmiletých jedinců pohybovala koncentrace  $N_m$  průměrně mezi 17,6 – 23,9 mg/g (tj. 1,76 – 2,39 %), uvádí PARELLE ET AL. (2006) u bukového náletu v průměru koncentraci 2,5 %, zatímco u ročních výsadeb cca 3,3 %. Navzdory celkově nižším koncentracím  $N_m$  (které jsou dány také rozdílným věkem, neboť jak uvádí PETRITAN ET AL. 2012, věk se u buku signifikantně projevuje na obsah  $N_m$ ) u jedinců umělé obnovy buku v této disertaci, oproti hodnotám PARELLEHO ET AL. (2006) u umělé obnovy buku, byl trend poklesu obsahu  $N_m$  s nárůstem porostního světla shodně zjištěn v této disertaci, i ve studii PARELLEHO ET AL. (2006).

Jak bylo dále v této disertaci zjištěno a výše podrobně diskutováno s poznatky dalších autorů, buk výrazným způsobem adaptuje LMA v závislosti na světelných podmínkách. Z tohoto



důvodu je významná práce NIINEMETS (1997)<sup>2</sup>, kde je vývoj obsahu  $N_m$  i  $N_a$  vztažen na nezávisle proměnnou LMA (tj. v konečném důsledku pak jde obsah  $N_m$  [ $\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1}$ ];  $N_a$  [ $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2}$ ]). Avšak podobně jako PARELLE ET AL. (2006), i v případě výsledků NIINEMETS (1997)<sup>2</sup> vztažených k LMA se obsah  $N_a$  projevil s výrazně vyšší korelací, než v případě  $N_m$ . Zatímco obsah  $N_a$  signifikantně pozitivně koreloval s nárůstem LMA (a LMA narůstá s nárůstem světla, jak je v této disertaci prokázáno a výše detailně diskutováno), obsah  $N_m$  se s nárůstem LMA signifikantně neměnil ani u jedné ze čtyř NIINEMETSEM (1997)<sup>2</sup> zkoumaných dřev; korelace mezi obsahem  $N_a$  byla v rozmezí  $R^2 = 35 - 84$  %. Významná je ta skutečnost, že směrnice lineárního modelu závislosti  $N_m$  vs. LMA (tedy to, jak strmě křivka modelu narůstá) koreluje s nároky dané dřeviny na světlo – čím více stínásnášenlivá dřevina je, tím pozvolnější nárůst  $N_m$  s nárůstem LMA. NIINEMETS (1997)<sup>2</sup> také prokázal vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) vztah mezi obsahem chlorofylu a + b (na jednotku hmotnosti) a obsahem  $N_m$ . Znamená to, že narůstá-li s poklesem světelných podmínek obsah  $N_m$ , jak bylo v této disertaci signifikantně prokázáno, narůstá nejen obsahem  $N_m$ , ale také koncentrace chlorofylu a + b, a to vysoce signifikantně ( $p < 0,001$ ), jak NIINEMETS (1997)<sup>2</sup> prokázal shodně u mléče, střešmchy, osiky i dubu letního. Čím je nárůst obsahu chlorofylu/hmotnost s nárůstem obsahu  $N_m$  strmější, tím více je daná dřevina stínásnášenlivá. Nárůst obsahu  $N_m$  s nárůstem zástinu je pomalejší než nárůst obsahu chlorofylu a + b, jak dokázal NIINEMETS (1997)<sup>2</sup>, proto poměr  $N_m/\text{chlorofyl}_m$  s nárůstem zástinu klesá. Čím více je dřevina stínásnější, tím nižších hodnot poměru obsahu  $N_m/\text{chlorofyl}_m$  v nízkých světelných podmínkách dosahuje, neboli, tím více chlorofylu a + b v zástinu obsahuje – což je typické pro stínásnášenlivé dřeviny. Z popsaných změn zároveň vyplývá, že u stínásnějších dřevin je podíl obsahu  $N_m$  vázaný v chlorofylu vyšší, než je tomu u slunných dřevin (NIINEMETS 1997<sup>2</sup>). NIINEMETS (1999) zjistil souvislost mezi  $N_m$  a  $C_m$ . Přitom  $C_m$  pozitivně koreluje s nárůstem světla, jak to PARELLE ET AL. (2006) zjistil u buku, PETRITAN ET AL. (2010) u klenu a jasanu, a také právě NIINEMETS (1999) u lípy srdčité, lísky a jasanu.

Z popsaných souvislostí je zřejmé, že obsah  $N_m$  v listech, který se v předložené disertaci projevil jako biochemická vlastnost nejméně výrazněji korelující se světelnými podmínkami, má zásadní dopad na celý řetězec fyziologických procesů a vlastností. Pokles poměru  $N_m/\text{chlorofyl}_m$  s poklesem světla u dalších dvou dřevin, a to u lípy srdčité a lísky, prokázala práce NIINEMETS ET AL. (1998). Potvrdil to také KOIKE ET AL. (2001), když na základě analýzy sedmi listnatých dřevin došel ke zjištění, že s nárůstem alokace  $N_m$  do chlorofylu narůstá adaptace ke stínu; setrvalý pokles poměr  $N_m/\text{chlorofyl}_m$  s poklesem světla KOIKE ET AL. (2001) zaznamenal u všech sedmi druhů. Nejenže obsah  $N$  v listech je významná biochemická vlastnost korelující s vlastnostmi fyziologickými, ale poznatky NIINEMETS ET AL. (1999) dokládají také široké propojení otázek biochemických vlastností listů s morfologickými a anatomickými vlastnostmi listů, které byly výše již detailně diskutovány a v rámci výsledků této disertace byly široce prokázány. Jak bylo prokázáno a diskutováno, se světelnými podmínkami signifikantně narůstá LMA, zvyšuje se hmotnost listů; NIINEMETS ET AL. (1999) navíc u lípy srdčité a osiky prokázal vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) nárůst tloušťky i hustoty se světlem, což zcela odpovídá změnám na úrovni LMA, i hmotnosti a dokazuje to, že LMA se mění také v důsledku atomických změn listů. Těsnou korelací LMA a  $N_a$  zjistila také PETRITAN ET AL. (2010), a to vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) kladnou korelací mezi LMA a  $N_a$  u buku ( $R^2 = 96$  %), jasanu ( $R^2 = 86$  %) a klenu ( $R^2 = 72$  %). Navíc však NIINEMETS ET AL. (1998) prokázal u lípy signifikantní pokles obsahu  $N_m$  se zvyšující se hustotou listu. Narůstá-li tedy signifikantně hustota listů se světlem, znamená to, že je tím potvrzen výsledek této práce, i poznatků dalších autorů, o snižující se obsahu  $N_m$  s nárůstem světla (a potvrzuje to také nárůst  $N_a$  s nárůstem LMA). ČATER (2010) prokázal signifikantní rozdíly obsahu  $N_a$  u listů buku na třech z pěti výzkumných ploch, a to vždy navzájem mezi porostní mezerou, okrajem mezery a jedinci pod





porostní clonou; na zbylých dvou plochách nebyl signifikantní rozdíl obsahu  $N_a$  mezi porostní mezerou a porostním okrajem. Autor propojil poznatek o obsahu  $N_a$  a fyziologických procesů tím, když prokázal podobný výsledek v otázce maximální intenzity asimilace ( $A_{max}$ ). Na třech plochách, kde byl vzájemný signifikantní rozdíl obsahu  $N_a$  mezi porostní mezerou, okrajem a podúrovni byl také vzájemný signifikantní rozdíl maximální intenzity asimilace ( $A_{max}$ ), (ČATER 2010). Zároveň jak ukazuje další autorova práce (ČATER, LEVANIČ 2013) při totožném designu a podmínkách výzkumu, mezi porostní mezerou, okrajem a porostní podúrovni je také signifikantní rozdíl ve výši kompenzačního bodu fotosyntézy ( $I_k$  – kompenzační intenzita světla, při kterém fotosyntéza váže právě tolik  $CO_2$ , kolik je ho uvolňováno dýcháním; tj. asimilace se rovná respiraci;  $\mu mol * m^{-2} * s^{-1}$ ). Také KOIKE ET AL. (2001) prokázal spolu se změnami na úrovni obsahu N (vyjádřeného v jeho případě poměrem  $N_m/chlorofyl_m$ ) ke změnám maximální intenzity fotosyntézy; mezi slunnými a stinnými listy byl tedy nejen rozdíl v obsahu  $N_m/chlorofyl_m$  (a změny na úrovni anatomie a morfologie listů), ale slunné listy také vykazovaly ve vysokých světelných úrovních vyšší maximum asimilace (bod  $I_s$ ). Pravděpodobně nejzřetelnější prokázání souvislostí mezi anatomickými vlastnostmi listů, jejich chemických složením a fyziologickými procesy přinesli FOWNES A HARRINGTON (2004). V rámci souhrnného hodnocení šesti jimi zkoumaných severoamerických druhů dřevin prokázali vysoce signifikantní ( $p < 0,001$ ) vliv obsahu  $N_m$  i SLA na maximální intenzitu fotosyntézy ( $A_{max, mass}$ , tj. na saturační bod  $I_s$  na jednotku hmotnosti biomasy;  $nmol * g^{-1} * s^{-1}$ ).

Stejně jako např. PARELLE ET AL. (2006), také PETRITAN ET AL. (2010) zjistila vyšší korelaci obsahu  $N_a$  než obsahu  $N_m$  se světelnými podmínkami, a to u souhrnného hodnocení tří dřevin – buku, kleny, jasanu. Zatímco světlo (ISF) nemělo signifikantní vliv  $N_m$ , v případě vlivu ISF na  $N_a$  byl tento vztah signifikantní ( $p < 0,01$ ) při korelaci  $R^2 = 79\%$  u buku; a  $60\%$ , resp.  $63\%$  u jasanu a kleny (PETRITAN ET AL. 2010). I přesto však buk prokázal oproti kleny a jasanu vyšší míru stínsnášenlivosti (jak lze konstatovat na základě z poznatků NIINEMETS 1997<sup>2</sup> o nárůstu  $N_m$  v zástinu), neboť ve stejných podmínkách vykazoval signifikantně vyšší obsah  $N_m$ , než klen i jasan, mezi kterými nebyl signifikantní rozdíl (PETRITAN ET AL. 2010). Z výsledků PETRITAN ET AL. (2010) zároveň vyplývá, že vývoj obsahu  $N_m$  a obsahu  $N_a$  jsou vzájemně inverzní, neboť buk vykazoval signifikantně nižší  $N_a$  oproti kleny i jasanu; prokázané signifikantní regresní modely měly navíc totožný průběh u všech tří dřevin a vykazovaly nárůst  $N_a$  s nárůstem porostního světla. Buk přitom vykazoval vysokou korelaci  $N_a$  se světelnými podmínkami, a to  $R^2 = 79\%$  (jasan a klen  $60\%$ , resp.  $63\%$ ). Jestliže je z výsledků PETRITAN ET AL. (2010) zřejmé, že obsah  $N_a$  má opačný trend než obsah  $N_m$  (což v případě vývoje  $N_m$  potvrzují i poznatky NIINEMETS A KULL 1998), nekorespondují výsledky PARELLEHO ET AL. (2006), hovořící u bukového náletu o souběžném nárůstu  $N_a$  i nárůstu  $N_m$  (ačkoliv v druhém případě jen velmi pozvolném nárůstu) s tímto poznáním. Ve shodě s těmito poznatky byly naopak výsledky PARELLEHO ET AL. (2006) v případě umělé obnovy, kde se pokles obsahu  $N_m$  s nárůstem porostního světla projevil.

BALANDIER ET AL. (2007) u buku také prokázal signifikantní vliv světla na obsah N v listech, a to jak u obsahu  $N_m$  tak i  $N_a$ ; v obou případech autor dospěl k signifikantnímu vlivu světla na obsah N. Avšak z výsledků autora při hodnocení v jednotlivých rozpětích světelných podmínek zároveň vyplývá, že obsah  $N_a$  koreluje se změnami světelných podmínek výrazně citlivěji, než obsah  $N_m$ , čímž se zcela shoduje se zjištěním PARELLE ET AL. (2006) a PETRITAN ET AL. (2010). V rozporu se zjištěním této práce, i výsledků jiných autorů, BALANDIER ET AL. (2007) zjistil v nízkých světelných úrovních signifikantně nižší obsah  $N_m$ , než při středních a vyšších světelných podmínkách. Mezi středními a vyššími světelnými podmínkami nebyl signifikantní rozdíl a střední světelné podmínky vykazovaly o něco vyšší průměrnou hodnotu, než vyšší světelné podmínky; obsah  $N_m$  tak s gradientem světla příliš nekoreloval. Naopak vývoj obsahu  $N_a$  vykazoval během čtyř let měření



signifikantní nárůst s nárůstem světla, a to s korelací v rozpětí  $R^2 = 38 - 84 \%$  (BALANDIER ET AL. 2007). Možnou příčinou by mohly být vliv obsahu N v půdě, jak to dokazují poznatky FOWNESE A HARRINGTONA (2004) u šesti severoamerických druhů. Ačkoliv z jejich poznatků plyne, že v zástinu (15 % světelného požitku) všech šest druhů vykazovalo vyšší obsah  $N_m$  oproti vyššímu světelnému požitku (60 %), z toho čtyři druhy signifikantně; jiná situace nastala v případě hnojení (150 kg N/ha) půdy, kdy byl u dvou druhů dřevin zjištěn opačný trend – tj. vyšší obsah  $N_m$  v listech byl při vyšším světelném požitku. Zároveň z jejich výsledků plyne, že vyšší obsah N v půdě způsobil u všech šesti druhů vyšší obsah  $N_m$  v listech, a to jak v zástinu, tak při vyšším světelném požitku; z toho u pěti dřevin signifikantně. To u smrku ztepilého prokázal také STENBERG ET AL. (1999), když zjistil u jedinců s přihnojením a závlahou vyšší obsah  $N_a$  a zároveň vyšší směrnici lineárního regresního modelu závislosti na světle (tedy strmější nárůst  $N_a$  s nárůstem světla u jedinců se závlahou a přihnojením, než u jedinců na kontrolní ploše). Tento poznatek se doplňuje se zjištěními PETRITAN ET AL. (2012), která prokázala signifikantní vliv kombinace faktorů „stanoviště“ a „přítomnost či absence buřeně“ na obsah  $N_m$  v listech čtyř- a pětiletých buků (u douglasky zjistila signifikantní vliv samostatně působícího faktoru „stanoviště“).

Vertikální úroveň se signifikantně projevila na obsahu  $N_m$  pouze v rámci holé seče. Přitom signifikantně se od horní a střední korunové vrstvy odlišovala pouze spodní korunová vrstva, mezi horní a střední vrstvou nebyl signifikantní rozdíl, ačkoliv pokles průměrné hodnoty  $N_m$  s poklesem výšky byl přítomen i mezi horní a střední korunovou vrstvou. Shodně jako v této disertaci i PETRITAN ET AL. (2010) rozdělila vertikální profil koruny, a to v jejím případě na 4 vrstvy, mezi kterými však v otázce obsahu  $N_m$  nenašla žádný signifikantní rozdíl, a to ani u buku, ani u klenu či jasanu. Jelikož se v jejím případě jednalo o přirozenou obnovu jmenovaných dřevin pod horní clonou mateřského porostu, je její výsledek stejný, jako v této disertaci u podsadeb, tedy v ekologických podmínkách clonné seče. Autorka zároveň konstatuje, že variabilitě morfologických, anatomických a fyziologických (biochemických) parametrů listů v rámci vertikálního profilu koruny je ze strany autorů věnována malá pozornost, a to i z toho důvodu, že v rámci samotné koruny je složitá otázka kvantifikace světelných podmínek. Z poznatků KOIKE ET AL. (2001) u sedmi druhů listnáčů vyplývá, že u všech druhů došlo s poklesem v rámci vertikálního profilu koruny k poklesu poměru  $N_m/\text{chlorofyl}_m$ . KOIKE ET AL. (2001) však k těmto rozdílům došel v rámci vysokého vertikálního profilu korunové vrstvy, a to v rozpětí od cca 1 – 20 m. Toto zjištění ukazuje, že změny v rámci vertikálního profilu koruny, které se dějí v důsledku změn světelného požitku v rámci koruny, jsou analogické ke změnám v důsledku různé intenzity světla dopadajícího k vrcholu jedinců. To ostatně potvrzují poznatky o vlivu komulovaného LAI na světelné podmínky a průběh transmise světla, jak to popsali LARSON (1991) a ELLSWORTH A REICH (1993), a jak to plyne z Lambert–Beerova zákona (např. NIINEMETS, KULL 1995), (viz výše).

V rámci gradientu světla daného jednotlivými obnovními sečemi (tj. snižováním světelného požitku od holiny k clonné seči), tak i v rámci světelného gradientu vertikálního profilu koruny (tj. snižování od terminálního prýtu k bázi koruny) je mechanismus působení světla na obsah  $N_m$  totožný, což ukazuje nejen tato disertace, ale dokazuje to i studie LE ROUXE AT EL. (2001). Ten podrobné měření světelných úrovní v rámci koruny provedl (konkrétně v rámci koruny *Prunus persica* (L.) Batsch). Zřetelně to u javoru (*Acer saccharum*) prokázal u obsahu  $N_a$  také ELLSWORTH A REICH (1993), který v rámci vertikálního profilu korunové vrstvy (v širokém rozpětí 2 – 17 m) zjistil nárůst obsahu  $N_a$  s výškou v rámci koruny (pozitivní korelaci); pro  $N_m$  zjistili obecně menší korelaci se světlem. Avšak na základě intervalů spolehlivosti lze v rámci i tak mocné korunové vrstvy, jako měli ELLSWORTH A REICH (1993) vylišit přibližně 4 vertikální úrovně, které se vzájemně signifikantně liší obsahem  $N_a$ . Při uvážení skutečnosti, že většina autorů se shoduje v opačném trendu  $N_a$  a  $N_m$



(alespoň u buku resp. u stísnášejších dřevin), lze zjištění ELLSWORTH A REICH (1993) uvažovat ve shodě se zjištěním této disertace o postupném nárůstu  $N_m$  se snižováním výšky v rámci vertikálního profilu koruny, jak to bylo prokázáno na holé seči. To potvrzují poznatky KOIKE ET AL. (2001) o vývoji  $N_m$ /chlorofyl $_m$ , uvážíme-li vztah mezi vývojem  $N_m$ /chlorofyl $_m$  a  $N_m$  tak, jak to prokázal a popsal NIINEMETS (1997)<sup>2</sup>.

Také u jehličnanů byl zaznamenán podobný vliv světelných podmínek na obsah  $N_m$ , jako u listnáčů. NIINEMETS (1997)<sup>1</sup> zjistil u smrku ztepilého signifikantní pokles  $N_m$  s nárůstem světla (s korelací  $R^2 = 19\%$ ). Zároveň prokázal vysoce signifikantní nárůst  $N_a$  s nárůstem LMA (s korelací  $R^2 = 57 - 73\%$ ). Uvážíme-li obecně popsaný nárůst LMA se světelnými podmínkami, svědčí to také o nárůstu obsahu  $N_a$  s nárůstem světelných podmínek, což opět dokládá opačný trend vývoje  $N_a$  a  $N_m$ . Zároveň je z výsledků NIINEMETS (1997)<sup>1</sup> patrná vyšší korelace  $N_a$  se sledovanými veličinami (nezávisle proměnnými) než v případě  $N_m$  a tím také vyšší vhodnost metodického přístupu sledování obsahu  $N_a$ . NIINEMETS (1997)<sup>1</sup> také prokázal signifikantně vyšší obsah  $N_m$  smrkových semenáčků vzešlých toho roku, oproti semenáčkům jednoletým a dvouletým; naopak obsah  $N_a$  toho-ročních a jednoletých semenáčků byl signifikantně nižší, než dvouletých semenáčků. Vyšší vhodnost  $N_a$  oproti  $N_m$  tak, jak je to výše uvedeno, zjistili u smrku ztepilého a jedle bělokoré také GRASSI A BAGNARESI (2001) a potvrzují zcela to také výše popsané poznatky PARALLEHO ET AL. (2006), PETRITAN ET AL. (2010), i ELLSWORTH A REICHA (1993). ROBAKOWSKI ET AL. (2004) zjistil vliv světla na obsah  $N_m$  i  $N_a$  mezi dvěma různě cloněnými jedlovými podsadbami. V případě obsahu  $N_a$  byl prokázán vysoce signifikantní rozdíl mezi oběma podsadbami a nalezeny regresní modely v rámci každé podsadby, vypovídající o nárůstu obsahu  $N_a$  s nárůstem světla. V případě obsahu  $N_m$  byl výsledek nejednosečný, neboť obě podsadby se mezi sebou signifikantně lišily, avšak v rámci každé z nich nebyl vliv světla prokázán signifikantním regresním modelem. Navíc vyšší obsah  $N_m$  vykazovala, v rozporu s poznatky jiných autorů, méně cloněná podsadba (tj. s vyšším světelným požitkem), ačkoliv rozdíl v hodnotách mezi méně cloněnou a více cloněnou podsadbou nebyl výrazně velký (navzdory prokázané signifikanci). I z práce ROBAKOWSKIHO ET AL. (2004) tak vyplývá vyšší vhodnost zjišťování obsahu  $N_a$ , než obsahu  $N_m$ . Také STENBERG ET AL. (1999) zjistil u smrku ve věku 34 let nárůst  $N_a$  s nárůstem světla, přičemž signifikantní vliv světla na obsah  $N_a$  zaznamenal v rámci koruny jedince, zatímco signifikantní vliv horní světelné dotace (měřené nad jedincem) na obsah  $N_a$  jehlic celého jedince neprokázal. Změny ve vertikálním profilu koruny tedy zjistil obdobně, jako bylo prokázáno v této disertaci u buku rostoucího na holé seči, protože i v případě STENBERGA ET AL. (1999) šlo o výsadbu smrku na holé seči.

Obsah fosfor (P) a draslíku (K) na jednotku hmotnosti sušiny listů buků (dále jen  $P_m$ , resp.  $K_m$ ) prokázal v předložené disertaci relativně malou korelaci se světelnými podmínkami obnovních prvků. U  $P_m$  byl zaznamenán signifikantní pokles v rámci vertikálního profilu koruny u buků na holině. Také PETRITAN ET AL. (2012) zjistila u obou těchto makroelementů nižší korelaci obsahu v listech buků se zkoumanými stanovištními faktory, než v případě N. V případě  $P_m$  i  $K_m$  se shodně projeví jako signifikantní faktory věk a stanoviště (u této disertace byl vliv těchto faktorů vyrušen metodikou výzkumu), ostatní stanovištní faktory (související zčásti také se světelnou dotací), jako byla kompetice keřů a buřeně se (na rozdíl od  $N_m$ ) u  $P_m$  ani  $K_m$  neprokázaly jako faktory, které by na obsah těchto dvou makroelementů měly signifikantní vliv (PETRITAN ET AL. 2012). Z poznatků KAZDY ET AL. (2004) také vyplývá, že  $K_m$ ,  $Ca_m$  a  $Mg_m$  (obsahem P se autor nezabýval) nevykazuje takový rozdíl mezi dřevinami, jako například  $N_m$ . Jedinci buk, dub zimního a kleny mezi sebou totiž navzájem většinou nevykazovali signifikantní rozdílu obsahu těchto makroelementů (během čtyř let výzkumu). Z poznatků KAZDY ET AL. (2004) dále vyplývá, že obsah  $K_m$  signifikantně negativně koreloval s GFr, a to právě u buku, a také dubu (při vysoké korelaci



v rozmezí  $R^2 = 52 - 67 \%$ ); u kleny se vliv světelných podmínek na obsah  $K_m$  neprokázal. Negativní korelace, kterou autor u buku a dubu prokázal, odpovídá negativní korelaci s porostním světlem, která se slabě (v tab. 28 značeno modrou barvou šipky) ukázala v případě souhrnného hodnocení (tj. v rámci celého profilu koruny) obsahu  $K_m$  v této disertaci, ačkoliv zde se pouze ukázal jako nepatrně zvýšený obsah  $K_m$  u podsadby. V případě obsahu vápníku ( $Ca_m$ ) a hořčíku ( $Mg_m$ ) PETRITAN ET AL. (2012) zjistila signifikantní vliv kompetice buřeně na obsah obou těchto makroelementů; v případě  $Ca_m$  navíc měla signifikantní vliv také skutečnost, o jakého kompetitora se jednalo (bylinná buřeň vs. keře). U  $Ca_m$  i  $Mg_m$  navíc autorka prokázala signifikantní vliv věku a stanoviště, což byly faktory v této disertaci eliminované (metodikou výzkumu). Nicméně poznatky autorky o tom, že obsah  $Mg_m$  byl signifikantně nižší u čtyř- a pětiletých buků rostoucích bez konkurence buřeně (tj. na ploše ošetřené herbicidem nebo zbavené konkurence keřů) než na ploše pod kompetičním tlakem buřeně či keřového patra naznačuje, že snížené světelné podmínky zvyšují obsah  $Mg_m$ . To se signifikantně prokázalo v této disertaci, a to v rámci nárůstu obsahu  $Mg_m$  s poklesem výšky v rámci koruny u jedinců na holině, kde došlo k signifikantnímu nárůstu obsah  $Mg_m$  v každé ze tří vertikálních vrstev koruny ve směru odshora dolů. Naopak v případě obsahu  $Ca_m$  PETRITAN ET AL. (2012) zjistila opačný trend, a to signifikantní pokles obsahu  $Ca_m$  s výskytem konkurenční buřeně či keřovité vegetace (což při uvážení, že oba druhy těchto kompetitorů působí na čtyř- a pětileté výsadby mimo jiné i zástínem), se shoduje se zjištěním této disertace o signifikantním nárůstu obsahu  $Ca_m$  v rámci střední korunové vrstvy s nárůstem porostního světla obnovních sečí. Nicméně skutečnost, že se v této disertaci takto signifikantně odlišovala od ostatních pouze holá seč, naznačuje, že změny v obsahu  $Ca_m$  nejsou na světlo příliš senzitivní a projevíly se jedině při výrazném rozdílu světelných podmínek. Ostatně to dokládá také zjištění KAZDY ET AL. (2004), který ani v případě obsahu  $Ca_m$ , ani  $Mg_m$ , nenašel žádnou signifikantní korelaci s GFr, a to ani při samostatném hodnocení každé z dřevin buk, dub zimní, nebo klen, ani při souhrnném hodnocení.



## 8 VÝSLEDKY V

### 8.1 Výzkumné téma č. V

Poznámka: Jednotlivá hodnocení v této kapitole byla provedena podle bodů *i – xi*, detailně popsaných v metodice Výzkumného tématu č. V (kap. 3.7), (dále jen *Metodika*).

#### 8.1.1 Přírůst obnovně rozpracovaných porostů v závislosti na světové orientaci a výškové úrovni v rámci kmene v jednotlivých obnovních variantách (hodnocení dle bodů *i – iv*)

Tab. 32: Šířka letokruhu podle světové orientace a vertikální úrovně v rámci kmene.

obnovní varianta	světová orientace (osluněnost x zastínění v porostním okraji)	šířka letokruhu [mm] $\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)				varianta odběru
		báze (i)	půlka (ii)	přeslen (iii)	souhrnně (iv)	
clona	jih	A 1,84 $\pm$ 0,37	A 1,52 $\pm$ 0,32	A 1,51 $\pm$ 0,31	A 1,62 $\pm$ 0,36	sever-jih
	sever	A 1,85 $\pm$ 0,54	A 1,51 $\pm$ 0,38	A 1,59 $\pm$ 0,42	A 1,65 $\pm$ 0,46	
	západ	AB 2,04 $\pm$ 0,52	AB 1,84 $\pm$ 0,53	AB 1,89 $\pm$ 0,64	AB 1,92 $\pm$ 0,55	východ-západ
	východ	B 2,71 $\pm$ 0,62	B 1,99 $\pm$ 0,39	B 2,01 $\pm$ 0,41	B 2,24 $\pm$ 0,58	
kotlík	jih = světlo	A 0,94 $\pm$ 0,15	A 0,94 $\pm$ 0,19	A 0,99 $\pm$ 0,14	A 0,96 $\pm$ 0,15	severní okraj
	sever = stín	BC 1,50 $\pm$ 0,20	A 0,94 $\pm$ 0,13	A 1,07 $\pm$ 0,15	B 1,17 $\pm$ 0,29	východní okraj
	západ = světlo	B 1,33 $\pm$ 0,19	A 0,97 $\pm$ 0,10	A 1,12 $\pm$ 0,16	B 1,14 $\pm$ 0,21	
	východ = stín	C 1,91 $\pm$ 0,43	B 1,39 $\pm$ 0,14	B 1,54 $\pm$ 0,23	C 1,62 $\pm$ 0,36	
násek	jih = světlo	A 1,22 $\pm$ 0,15	NS 1,20 $\pm$ 0,13	NS 1,50 $\pm$ 0,18	A 1,31 $\pm$ 0,20	severní okraj
	sever = stín	AB 1,31 $\pm$ 0,23	NS 1,22 $\pm$ 0,11	NS 1,59 $\pm$ 0,16	AB 1,37 $\pm$ 0,23	
	západ = světlo	AB 1,51 $\pm$ 0,27	NS 1,27 $\pm$ 0,18	NS 1,42 $\pm$ 0,18	AB 1,40 $\pm$ 0,23	východní okraj
	východ = stín	B 1,73 $\pm$ 0,32	NS 1,33 $\pm$ 0,19	NS 1,64 $\pm$ 0,21	B 1,57 $\pm$ 0,30	
holina	jih = světlo	NS 1,30 $\pm$ 0,28	NS 1,25 $\pm$ 0,25	NS 1,59 $\pm$ 0,34	NS 1,38 $\pm$ 0,32	severní okraj
	sever = stín	NS 1,36 $\pm$ 0,35	NS 1,24 $\pm$ 0,26	NS 1,61 $\pm$ 0,29	NS 1,40 $\pm$ 0,33	
	západ = světlo	NS 1,69 $\pm$ 0,35	NS 1,07 $\pm$ 0,21	NS 1,29 $\pm$ 0,32	NS 1,35 $\pm$ 0,39	východní okraj
	východ = stín	NS 1,31 $\pm$ 0,24	NS 1,35 $\pm$ 0,31	NS 1,57 $\pm$ 0,29	NS 1,41 $\pm$ 0,30	

Pozn.: signifikantní rozdíly jsou značeny velkými písmeny (A, B, AB apod.); barva písmen je náhodná a má za cíl pouze sjednocení hodnocené skupiny; NS znamená nenalezení žádného statisticky významného rozdílu; i, ii, iii, iv znamenají variantu hodnocení, viz Metodika

#### 8.1.1.1 Clonná seč

##### 8.1.1.1.1 Báze (i), půlka (ii), přeslen (iii), souhrnně (iv)

V rámci clonné seče byl zjištěn stejný výsledek statistických analýz ve všech čtyřech úrovních hodnocení (viz Metodika body *i – iv*), tedy při porovnání přírůstu mezi světovými orientacemi v rámci kmene na úrovni (*i*) báze, (*ii*) půlky, (*iii*) přeslenu a při (*iv*) souhrnném hodnocení (tj. při zahrnutí všech tří výškových úrovní). Z výsledků vyplývá, že ve směru sever – jih nebyl signifikantní rozdíl ve výši přírůstu mezi severní a jižní expozicí kmene, a to shodně platí ve výškové úrovni báze, půlka, přeslen i při souhrnném hodnocení všech tří výškových úrovní. Stejně tak nebyl nalezen signifikantní rozdíl mezi výši přírůstu protějších světových stran ve směru západ





– východ, a to shodně ve všech čtyřech úrovních hodnocení (*i* – *iv*). Vždy se však prokázal signifikantně vyšší přírůst na východní expozici kmene oproti jižní.

### 8.1.1.2 *Kotlík*

#### 8.1.1.2.1 *Báze (i)*

Na severním okraji kotlíku byl prokázán signifikantní rozdíl mezi osluněnou stranou kmene (jižní strana) a zastíněnou (severní strana), přičemž zastíněná strana vykazovala signifikantně vyšší hodnotu přírůstu. Stejný výsledek byl také zjištěn na východním okraji kotlíku, kdy zastíněná strana (východní) vykazovala signifikantně vyšší přírůst než západní (světlo). Dále se na bázi projevil signifikantně vyšší přírůst západní strany kmene (tj. strana „světlo“ na východním okraji kotlíku) oproti jižní straně na severním okraji kotlíku (strana „světlo“ na severním okraji kotlíku).

#### 8.1.1.2.2 *Půlka (ii) a přeslen (iii)*

Statistické analýzy výškové úrovně půlka a přeslen přinesly v rámci obnovní varianty kotlík stejný výsledek. Na severním okraji nebyl prokázán signifikantní rozdíl ve výši přírůstu mezi osluněnou (jižní) a stíněnou (severní) stranou kmene, zatímco na východním okraji byl nalezen signifikantní rozdíl mezi západní stranou (ke kotlíku přiléhající stranou – světlo) a východní stranou (od kotlíku odvrácené – stín). Signifikantně vyšší byl přitom přírůst na východní straně, který byl zároveň statisticky významně vyšší než přírůst na severním okraji kotlíku (tj. jak na jižní, tak na severní straně kmene).

#### 8.1.1.2.3 *Souhrnně (iv)*

V případě souhrnného hodnocení byl v okolí kotlíku zjištěn signifikantně vyšší přírůst na odvrácených stranách kmene odvrácených od kotlíku, oproti stranám přiléhajícím ke kotlíku. Konkrétně na severním okraji kotlíku byl signifikantně vyšší přírůst zaznamenán na severní straně kmene, oproti jižní; na východním okraji kotlíku vykazovala východní strana kmene signifikantně vyšší přírůst, než západní. Zároveň bylo zjištěno, že východní strana kmene vykazovala signifikantně nejvyšší přírůst, než všechny tři zbylé světové expozice a naopak že jižní strana kmene vykazovala signifikantně nejnižší přírůst, než všechny tři zbylé expozice kmene.

### 8.1.1.3 *Násek*

#### 8.1.1.3.1 *Báze (i) a souhrnné hodnocení (iv)*

Statistické analýzy přinesly v případě náseku totožný výsledek ve dvou analýzách, a to při hodnocení přírůstu na bázi a při celkovém, souhrnném hodnocení. U obou uvedených hodnocení byl zjištěn statisticky nevýznamný rozdíl protějších stran na severním okraji náseku (porovnání jižní a severní expozice kmene), i na východním okraji náseku (porovnání západní a východní expozice kmene). Nejvyšší přírůst byl zjištěn na východní straně kmene, a to signifikantně vyšší než na jižní expozici, kde byl přírůst nejnižší.

#### 8.1.1.3.2 *Půlka (ii) a přeslen (iii)*

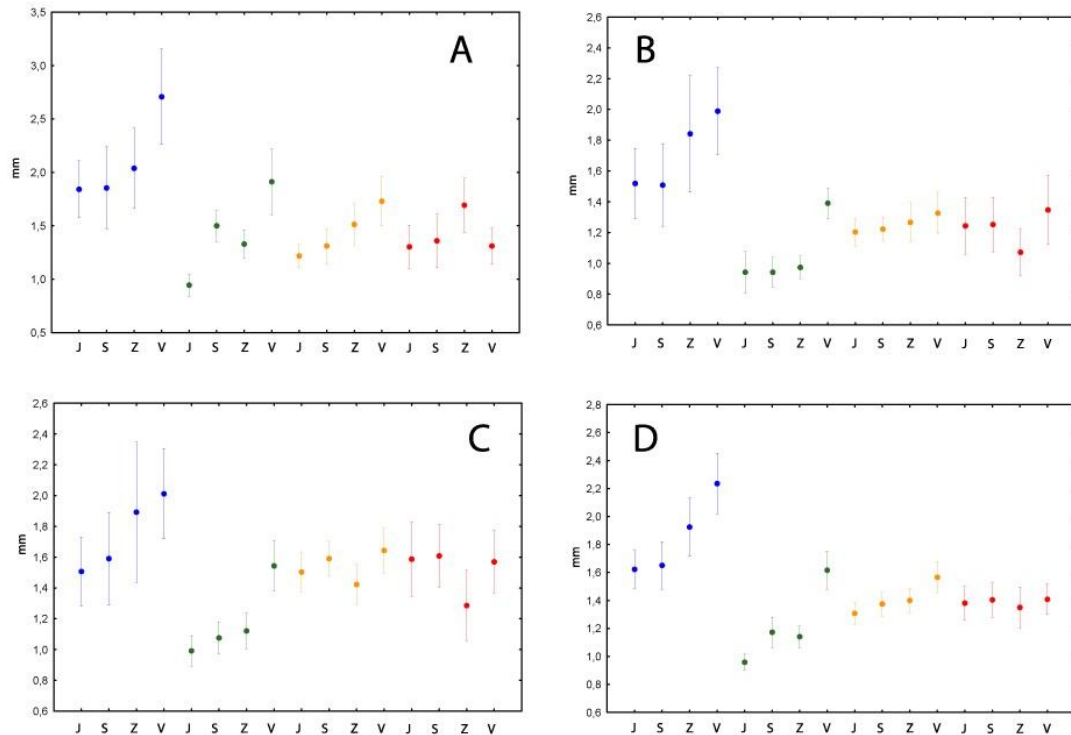
U statistických analýz výškových úrovní „půlka“ a „přeslen“ nebyl nalezen žádný statisticky významný rozdíl, ačkoliv trend byl totožný, jako u analýz báze a souhrnné analýzy (pořadí od nejnižší: jih, sever, západ, východ), jak ukazuje tab. 32, ze které je také zřejmé, že na obou okrajích vykazovaly vyšší hodnoty vždy odvrácené strany, oproti stranám k náseku přiléhajícím.



### 8.1.1.4 Holina

#### 8.1.1.4.1 Báze (i), půlka (ii), přeslen (iii), souhrnně (iv)

Žádný signifikantní rozdíl mezi expozicemi kmene a výší přírůstu nebyl zjištěn v rámci čtyř provedených analýz, hodnotících ve třech výškových úrovních a souhrnně přírůst stromů v okolí holé seče. V okolí holiny se v rámci uvedených hodnocení (i – iv) neprojevil ani žádný trend ve výši přírůstu.



Obr. 51: Hodnoty aritmetického průměru a intervaly spolehlivosti (na hladině významnosti 95 %) šířky letokruhu v období deseti let od vytvoření obnovní seče na stranách kmene podle světové orientace (J – jih; S – sever; Z – západ; V – východ). **A** – šířka letokruhu na bázi (i), tj. ve výčetní výšce; **B** – šířka letokruhu v polovině výšky stromu (ii); **C** – šířka letokruhu v přeslenu, tj. v místě nasazení živé koruny (iii); **D** – souhrnné hodnocení bez ohledu na výškovou úroveň (iv)  
MODRÁ – CLONA; ZELENÁ – KOTLÍK; ORANŽOVÁ – NÁSEK; ČERVENÁ – HOLINA

### 8.1.2 Porovnání mezi výší přírůstu na sledovaných obnovních sečích v závislosti na světové orientaci v rámci kmene (hodnocení dle bodu v)

Analýzy rozptylu, zkoumající mezi sledovanými obnovními variantami rozdíly ve výši jejich tloušťkového přírůstu (ve všech třech výškových úrovních souhrnně) na čtyřech světových stranách kmene přinesly zjištění signifikantních rozdílů, a to v rámci každé ze čtyř expozic.

V případě jížní orientace byl nejvyšší přírůst zjištěn v clonné seči, a to signifikantně vyšší oproti kotlíku a náseku. Signifikantně nejnižší byl zjištěn přírůst okolo kotlíku, a to v porovnání se všemi zbylými obnovními sečemi. Clonná seče vykazovala vyšší přírůst než holina, nikoliv však signifikantně, ačkoliv výsledek analýzy a testů mnohonásobného porovnání byl relativně blízko statistické významnosti (*Scheffého test* nenašel signifikanci; *Tuckeyův test* nenašel signifikanci relativně těsným výsledkem; *Fisherův test* signifikanci prokázal).



Tab. 33.: Šířka letokruhu podle světové orientace v rámci kmene bez ohledu na vertikální úroveň.

obnovní varianta	šířka letokruhu [mm]			
	$\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)			
	jih (světlo)	sever (stín)	západ (světlo)	východ (stín)
clona	A 1,62 $\pm$ 0,36	A 1,65 $\pm$ 0,46	A 1,92 $\pm$ 0,55	A 2,24 $\pm$ 0,58
kotlík	B 0,96 $\pm$ 0,15	B 1,17 $\pm$ 0,29	B 1,14 $\pm$ 0,21	B 1,62 $\pm$ 0,36
násek	C 1,31 $\pm$ 0,20	B 1,37 $\pm$ 0,23	C 1,40 $\pm$ 0,23	B 1,57 $\pm$ 0,30
holina	AC 1,38 $\pm$ 0,32	AB 1,40 $\pm$ 0,33	BC 1,35 $\pm$ 0,39	B 1,41 $\pm$ 0,30

Pozn.: signifikantní rozdíly jsou značeny velkými písmeny (A, B, AB apod.); barva písmen je náhodná a má za cíl pouze sjednocení hodnocené skupiny

Při porovnání přírůstu na severní straně kmene byl opět nejvyšší přírůst zjištěn v clonné seči, a to signifikantně vyšší než v okolí kotlíku a náseku, ale statisticky významný rozdíl se neprokázal oproti přírůstu v okolí holé seče. Ačkoliv kotlík vykazoval nejnížší přírůst, nebyl tento rozdíl signifikantní oproti náseku, ale ani holině.

Porovnání přírůstu na západní straně kmene přineslo zjištění signifikantně nejvyššího přírůstu v clonné seči, oproti všem zbylým obnovním variantám; v okolí kotlíku byl nalezen nejnížší přírůst, a to vzhledem k náseku (a již uvedené clonné seči) signifikantně. Mezi holou sečí a kotlíkem, stejně jako mezi holou sečí a násekem se statisticky významný rozdíl neprokázal.

Přírůst na východní straně kmene byl výrazně nejvyšší v clonné seči, a to signifikantně v porovnání ke všem zbylým obnovním sečím. V přírůstu na východní straně kmene okolo kotlíku, náseku a holiny nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl. Východní expozice byla jedinou, kde v porovnání s násekem a holinou vykazoval kotlík vyšší hodnotu přírůstu (ačkoliv ne statisticky významně).

### 8.1.3 Porovnání přírůstu mezi osluněnou (přivrácenou) a stíněnou (odvrácenou) stranou kmene v okolí násečných a holosečných obnovních prvků a vybraných světových orientací v clonných sečích (hodnocení dle bodu vi)

Tab. 34: Šířka letokruhu podle orientace vůči násečnému či holosečnému obnovnímu prvku a srovnání se šířkou letokruhu vybraných světových orientací v clonné seči; bez ohledu na vertikální úroveň.

obnovní varianta	šířka letokruhu [mm]	
	$\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)	
	světlo (jih + západ)	stín (sever + východ)
kotlík	1,05 $\pm$ 0,20 <i>a</i>	1,39 $\pm$ 0,39 <i>b</i>
násek	1,35 $\pm$ 0,22 <i>ns</i>	1,47 $\pm$ 0,28 <i>ns</i>
holina	1,37 $\pm$ 0,35 <i>ns</i>	1,41 $\pm$ 0,31 <i>ns</i>
clona	sever + jih	východ + západ
	1,64 $\pm$ 0,41 <i>a</i>	2,08 $\pm$ 0,58 <i>b</i>
	jih + západ	sever + východ
	1,77 $\pm$ 0,49 <i>ns</i>	1,94 $\pm$ 0,60 <i>ns</i>
	sever + západ	východ + jih
	1,79 $\pm$ 0,52 <i>ns</i>	1,93 $\pm$ 0,57 <i>ns</i>

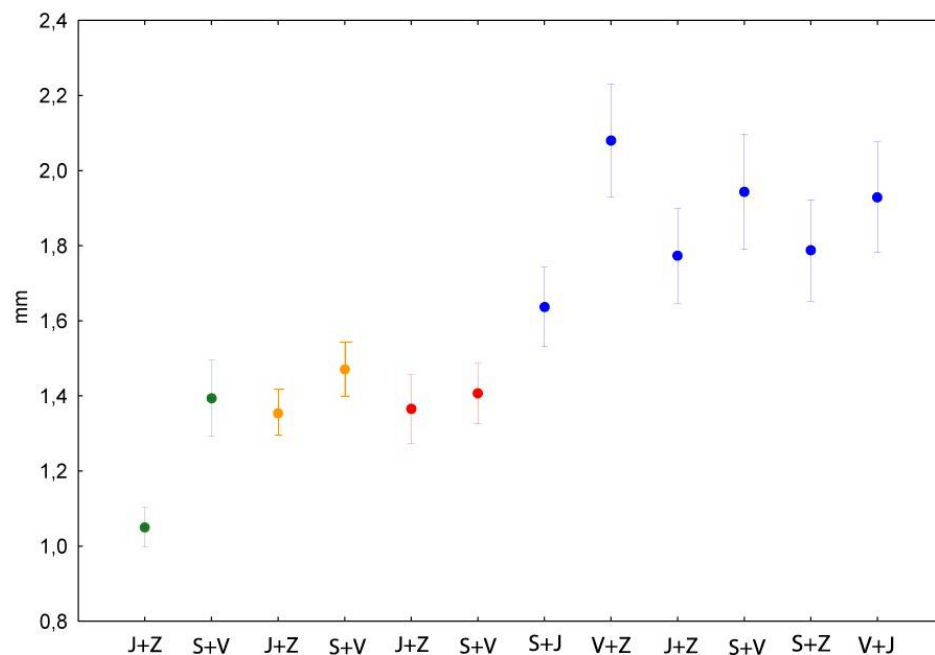
Pozn.: signifikantní rozdíly jsou značeny malými písmeny (*a*, *b*); barva písmen je náhodná a má za cíl pouze sjednocení hodnocené skupiny – řádku; *ns* znamená nenalezení žádného statisticky významného rozdílu

Analýzy rozptylu, zkoumající u násečných a holosečných obnovních postupů rozdíly mezi stranami kmene směřujícími k obnovním prvkům a stranami směřujícími od nich, přinesly zjištění statisticky významného rozdílu pouze v okolí kotlíku. V okolí kotlíku byl zjištěn signifikantně vyšší přírůst na stranách odvrácených od kotlíku (tj. souborně východní a severní expozice kmene).



V případě náseku a holiny nebyl zjištěn žádný statisticky významný rozdíl. U clonné seče byl prokázán signifikantně vyšší přírůst ve směru východ – západ, oproti směru sever – jih. Ani kombinace světových stran jih + západ porovnávána s orientací sever + východ (tj. analogické orientace, jako v případě holosečných a násečných prvků při rozlišení směrů „světla“ proti „stínu“) nepřinesla zjištění statisticky významného rozdílu.

Jak je zřejmé z výsledku předchozích analýz (body *i – v*), nalezené signifikantní rozdíly (tj. u kotlíku i u clonné seče) souvisí hlavně s výrazně vyšším přírůstem na východní straně kmene, který je zvláště patrný v případě kotlíku.



Obr. 52: Hodnoty aritmetického průměru a intervaly spolehlivosti (na hladině významnosti 95 %) šířky letokruhu v období deseti let od vytvoření obnovní seče. J+Z jsou v případě kotlíku, náseku a holiny strany kmene přivrácené k obnovnímu prvku (strana kmene „světlo“); S+V jsou strany odvrácené (strana kmene „stín“). V případě clonné seče jde o kombinace různých světových stran v rámci kmene.

ZELENÁ – KOTLÍK; ORANŽOVÁ – NÁSEK; ČERVENÁ – HOLINA; MODRÁ – CLONNÁ SEČ

#### 8.1.4 Porovnání přírůstu na severním a východním okraji násečných a holosečných prvků a srovnání s přírůstem v clonných sečích (hodnocení podle bodů *vii* a *viii*)

Při statistickém hodnocení, porovnávající přírůst na severním a východním okraji násečných a holosečných obnovních prvků (v případě bodu *vii* souhrnně, v případě bodu *viii* každého násečného či holosečného prvku zvlášť) a přírůst v clonné seči byly zjištěny statisticky významné rozdíly v obou hodnocených bodech.

Přírůst v okolí násečných a holosečných prvků (bez ohledu na jejich přesné určení – bod *vii*) se signifikantně lišil v závislosti na tom, zda se jednalo o severní okraj, či východní okraj. Na východním okraji byl prokázán signifikantně vyšší přírůst stromů než u stromů na severním okraji. Tloušťkový přírůst v clonné seči byl vždy signifikantně vyšší, než na obou okrajích násečných a holosečných prvků, přičemž tloušťkový přírůst ve směru východ – západ v clonné seči byl signifikantně vyšší, než přírůst v clonné seči ve směru sever – jih.

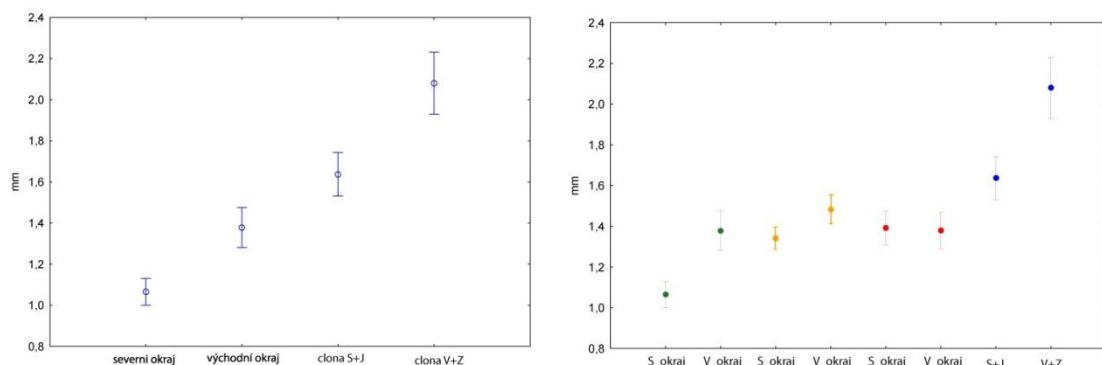


Tab. 35: Šířka letokruhu podle okraje v okolí násečných či holosečných obnovních prvků a srovnání se šířkou letokruhu vybraných světových orientací v clonné seči; bez ohledu na vertikální úroveň.

obnovní varianta	šířka letokruhu [mm] $\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)		bod hodnocení		
severní okraj K + N + H (sever – jih)	A	1,27 $\pm$ 0,30	vii K, N, H souhrnně		
východní okraj K + N + H (východ – západ)	B	1,41 $\pm$ 0,34			
clona sever – jih	C	1,64 $\pm$ 0,41			
clona východ – západ	D	2,08 $\pm$ 0,58			
	sever – jih (severní okraj u K, N, H)		východ – západ (východní okraj u K, N, H)		
kotlík	A	1,07 $\pm$ 0,25 <i>a</i>	A	1,38 $\pm$ 0,38 <i>b</i>	viii K, N, H zvlášť
násek	B	1,34 $\pm$ 0,22 <i>ns</i>	A	1,48 $\pm$ 0,28 <i>ns</i>	
holina	B	1,39 $\pm$ 0,32 <i>ns</i>	A	1,38 $\pm$ 0,34 <i>ns</i>	
clona	C	1,64 $\pm$ 0,41 <i>a</i>	B	2,08 $\pm$ 0,58 <i>b</i>	

Pozn.: K – kotlík; N – násek; H – holá seč; signifikantní rozdíly v rámci sloupce jsou značeny velkými písmeny (A, B apod.), signifikantní rozdíly v rámci řádku jsou značeny malými písmeny (*a*, *b*); barva písmen je náhodná a má za cíl pouze sjednocení hodnocené skupiny; *ns* znamená nenalezení žádného statisticky významného rozdílu

Při analýze přírůstu na severním a východním okraji kotlíku, oproti náseku, oproti holině, či oproti clonné seči (bod *viii*) se ukázalo, že signifikantní rozdíl mezi přírůstem na severním a východním okraji násečných a holosečných obnovních sečí byl pouze v případě kotlíku. A to natolik výrazný, že se hlavní měrou podílel na signifikanci rozdílu mezi severním okrajem a východním okrajem v bodě *vii* (viz výše). Východní okraj náseku sice také vykazuje vyšší přírůst než severní okraj, nikoliv však signifikantně; v případě holiny je výše přírůstu na obou okrajích prakticky identická.



Obr. 53: Hodnoty aritmetického průměru a intervaly spolehlivosti (na hladině významnosti 95 %) šířky letokruhu v období deseti let od vytvoření obnovní seči.

Vlevo hodnoty na severním okraji (tj. severní a jižní expozice kmene dohromady) a východním okraji (tj. východní a západní expozice kmene dohromady) násečných a holosečných obnovních prvků (kotlík, násek, holina dohromady) v porovnání s analogickými světovými orientacemi v clonné seči.

Vpravo hodnoty na severním okraji a východním okraji každého násečného či holosečného obnovního prvku samostatně a analogických světových orientací v clonné seči; severní okraj zahrnuje severní a jižní expozici kmene; východní okraj integruje východní a západní expozici kmene.

vpravo: ZELENÁ – KOTLÍK; ORANŽOVÁ – NÁSEK; ČERVENÁ – HOLINA; MODRÁ – CLONNÁ SEČ

Přírůst na severním okraji sečí byl signifikantně nejnižší v okolí kotlíku, statisticky nevýznamný rozdíl a podobná výše přírůstu byl na severních okrajích náseků a holin; výše přírůstu na severních okrajích všech tří jmenovaných obnovních variant byl signifikantně nižší, než v clonné seči (ve stejném směru světových stran sever – jih). Na východním okraji se přírůst v okolí kotlíku vyrovnává přírůstu v okolí náseku a holiny (navzájem statisticky nevýznamné





rozdíly); přírůst ve všech třech případech je signifikantně nižší, než na ploše clonné seče (ve stejném směru světových stran východ – západ).

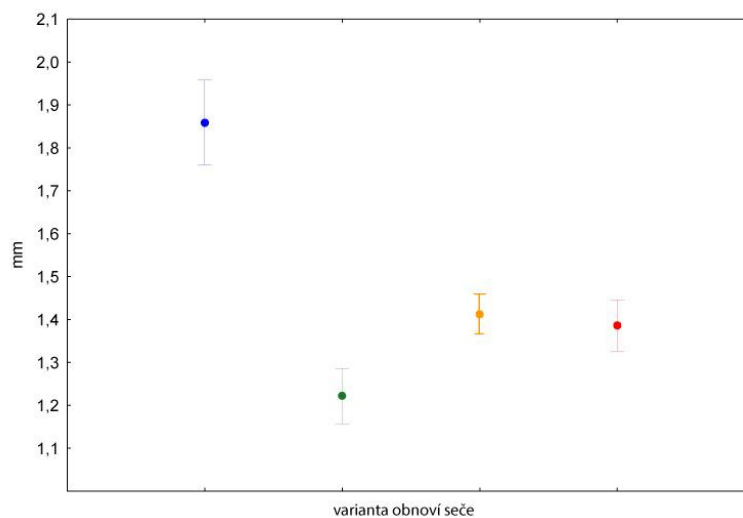
### 8.1.5 Porovnání přírůstu mezi jednotlivými obnovními sečemi (bod hodnocení ix)

Tab. 36: Šířka letokruhu v závislosti na obnovní variantě v období deseti let od vytvoření obnovní seče, celkové hodnocení (bez ohledu na světové orientace i vertikální úrovně v rámci kmene).

	šířka letokruhu [mm]		signifikance
	$\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)		
clona	1,86 $\pm$ 0,55		A
kotlík	1,22 $\pm$ 0,36		B
násek	1,41 $\pm$ 0,26		C
holina	1,39 $\pm$ 0,33		C

Pozn.: signifikantní rozdíly jsou značeny velkými písmeny (A, B, C)

Statistická testování přírůstu mezi jednotlivými obnovními sečemi, kdy byly všechny světové orientace i výškové úrovně v rámci kmenů hodnoceny souhrnně (bod ix), přinesla zjištění signifikantních rozdílů. Signifikantně nejvyšší přírůst oproti všem ostatním obnovním sečím vykazala clonná seč; signifikantně nejnižší přírůst v porovnání k ostatním sečím byl prokázán u kotlíku. Mezi přírůstem v okolí náseku a holiny nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl, přírůst v okolí těchto dvou obnovních variant byl téměř totožný a v obou případech byl signifikantně nižší než v clonné seči a signifikantně vyšší než u kotlíku.



Obr. 54: Hodnoty aritmetického průměru a intervaly spolehlivosti (na hladině významnosti 95 %) šířky letokruhu v období deseti let od vytvoření obnovní seče; souhrnné (tzv. celkové) hodnocení integrující všechny analyzované světové orientace a všechny výškové úrovně v rámci kmene. MODRÁ – CLONNÁ SEČ; ZELENÁ – KOTLÍK; ORANŽOVÁ – NÁSEK; ČERVENÁ – HOLNÁ SEČ

### 8.1.6 Porovnání přírůstu jednotlivých výškových úrovní kmene na různých obnovních sečích (hodnocení podle bodů x a xi)

Statistické analýzy, provedené za účelem zjištění rozdílů mezi výší přírůstu na bázi, v půlce a v místě nasazení živé koruny (přeslenu) bez ohledu na světovou orientaci na kmeni, přinesly prokázání signifikantního rozdílů v rámci každé ze čtyř sledovaných obnovních sečí (bod x).

V clonné seči byl signifikantně nejvyšší přírůst na bázi, oproti přírůstu v půlce a v přeslenu; přírůst v půlce a přeslenu byl téměř totožný. V okolí kotlíku byl také signifikantně nejvyšší přírůst na bázi, ale zatímco zjištěný rozdíl mezi bází a půlkou byl v testech mnohonásobného porovnání

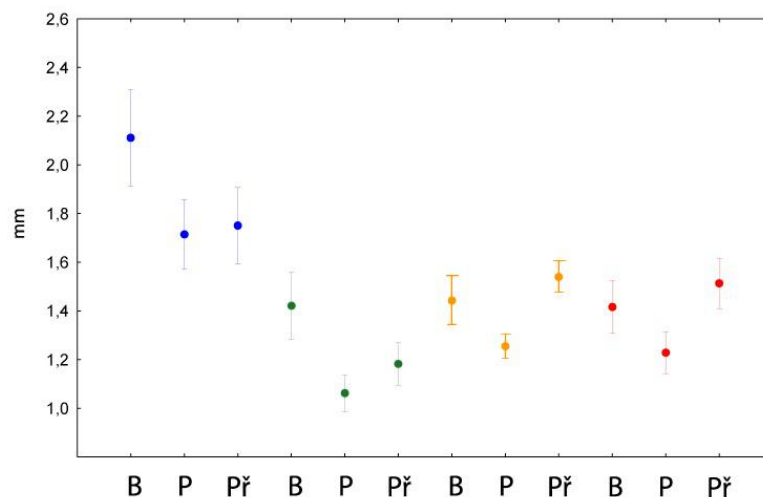


jednoznačný, v případě signifikance mezi bázi a přeslenem byl výsledek testování na hranici statistické významnosti (*Tuckeyův test* našel těsnou signifikanci při  $p = 0,0499$ ; *Scheffého test signifikanci* neprokázal, *Fisherův test* ji prokázal). V okolí náseku byl nejvyšší přírůst v přeslenu, avšak nelišil se statisticky od výše přírůstu na bázi; signifikantně nejnižší přírůst byl zjištěn v půlce kmene oproti oběma dalším úrovním. V okolí holé seče se také prokázal nejvyšší přírůst v přeslenu, který byl signifikantně vyšší než přírůst v půlce, ale statisticky se nelišil od přírůstu na bázi. Mezi přírůstem na bázi a v půlce signifikantní rozdíl nebyl.

Tab. 37: Šířka letokruhu dle sledovaných obnovních variant v závislosti na vertikální úrovni v rámci kmene; bez ohledu na světové orientace.

obnovní varianta	šířka letokruhu [mm]		
	$\mu$ (aritmetický průměr) $\pm \sigma$ (směrodatná odchylka)		
	báze	půlka	přeslen
clona	A 2,11 $\pm$ 0,62 a	A 1,71 $\pm$ 0,45 b	A 1,75 $\pm$ 0,49 b
kotlík	B 1,42 $\pm$ 0,44 a	B 1,06 $\pm$ 0,24 b	B 1,18 $\pm$ 0,27 b
násek	B 1,44 $\pm$ 0,31 a	C 1,25 $\pm$ 0,16 b	A 1,54 $\pm$ 0,19 a
holina	B 1,42 $\pm$ 0,34 a	BC 1,23 $\pm$ 0,27 ab	A 1,51 $\pm$ 0,32 ac

Pozn.: signifikantní rozdíly v rámci sloupce jsou značeny velkými písmeny (A, B apod.), signifikantní rozdíly v rámci řádku jsou značeny malými písmeny (a, b apod.); barva písmen je náhodná a má za cíl pouze sjednocení hodnocené skupiny



Obr. 55: Hodnoty aritmetického průměru a intervaly spolehlivosti (na hladině významnosti 95 %) šířky letokruhu v období deseti let od vytvoření obnovní seč v jednotlivých výškových úrovních v rámci kmene. **B** – vertikální úroveň „báze“, tj. ve výčetní výšce; **P** – vertikální úroveň „půlka“, tj. v polovině výšky stromu (H); **Př** – vertikální úroveň „přeslen“, tj. v místě nasazení živé koruny. MODRÁ – CLONNÁ SEČ; ZELENÁ – KOTLÍK; ORANŽOVÁ – NÁSEK; ČERVENÁ – HOLÁ SEČ

Statistická porovnání čtyř sledovaných obnovních sečí a výše přírůstu na konkrétní výškové úrovni kmene (bod xi) prokázala signifikantní rozdíly mezi sledovanými obnovními prvky v každé ze tří výškových úrovní kmene.

V případě báze byl signifikantně nejvyšší přírůst zjištěn v clonné seči, a to vzhledem ke všem zbylým obnovním variantám, které se mezi sebou navzájem statisticky nelišily a vykazovaly navíc téměř totožnou výši přírůstu.

V půlce výšky kmene byl opět signifikantně nejvyšší přírůst v clonné seči, tento statistický rozdíl byl opět oproti všem zbylým variantám, tedy kotlíku, náseku i holině. Nejnižší přírůst v půlce byl v okolí kotlíku, a to signifikantně nižší nejen vůči clonné seči, ale také vůči náseku; kotlík měl zároveň zřetelně nižší přírůst oproti holině a navzdory neprokázané signifikanci byly



výsledky testů mnohonásobného porovnání blízko hranici statistické významnosti (*Fisherův test* signifikanci dokonce našel).

Ve výškové úrovni nasazení živé koruny, přeslenu, byl nalezen signifikantně nejnižší přírůst v okolí kotlíku; clonná seč, násek a holina nebyly statisticky rozdílné, avšak zatímco přírůst v okolí náseku a holiny byl téměř shodný, clonná seč vykazovala vyšší hodnoty přírůstu, nikoliv však signifikantně.

Z uvedených výsledků bodů  $x$  a  $x_i$  je zřejmé, že jedinci v clonné seči a kotlíku realizují nejvyšší přírůst na bázi, čímž především v případě clonné seče, kde je téměř totožný přírůst v půlce i přeslenu, dochází k tvorbě spádnějších kmenů. Naopak jedinci v okolí náseku a holiny realizují výrazný přírůst v přeslenu, resp. obecně v horní partii kmene, čímž dochází k tvorbě plnodřevnějších kmenů.

#### 8.1.7 Souhrnné hodnocení přírůstové reakce obnovně rozpracovaných, stejnorodých a stejnověkových smrkových porostů

Zřetelně nejvyšší přírůst byl zaznamenán v clonné seči, a to statisticky významně oproti ostatním obnovním sečím. V rámci clonné seče byl přírůst alokovan hlavně na bázi kmene, resp. obecně do spodní partie kmene, v porovnání se signifikantně nižší alokací přírůstu do půlky a přeslenu, tedy obecně do horních částí kmene. Přírůst v horních částech kmene je sice vyšší nebo srovnatelný s přírůstem okolo náseku či holiny (u kterých je naopak patrná výrazná alokace přírůstu do horních částí kmene), to ale jen z toho důvodu, že celkový přírůst clonné seče je výrazně vyšší než v ostatních obnovních variantách. Jeho pokles v horní části kmene v clonné seči se pak přibližuje hodnotám zvýšeného přírůstu v horních partiích kmene v okolí náseku a holiny. Kromě zřetelné alokace přírůstu do spodní části kmene byl v clonné seči zřetelný vyšší přírůst ve směru východ – západ (signifikantně), oproti směru sever – jih (což platilo v celém výškovém profilu kmene). V rámci směru východ – západ pak byl zřejmý vyšší přírůst na východní straně kmene, oproti západní straně, ačkoliv tento rozdíl nebyl nikdy statisticky významný. Byl však zřetelný v rámci celého výškového profilu kmene, nejvíce pak právě na bázi.

V okolí kotlíku byl zjištěn signifikantně nejnižší přírůst oproti ostatním obnovním variantám. Celkově malá přírůstová reakce pak byla alokována zřetelně do spodní části kmene (báze), kde byla signifikantně vyšší, než v obou horních úrovních. Výše přírůstu na bázi se v okolí kotlíku vyrovnala přírůstu na bázi v okolí náseku a holiny, ovšem právě násek a holina, na rozdíl od kotlíku (i clony), neukládají nejvíce svého přírůstu do spodní části kmene, ale do horní partie. Zvýšený přírůst je u kotlíku zřetelný především na východním okraji a v rámci tohoto okraje pak na odvrácené straně (východní straně kmene), což bylo patrné a signifikantní nejen na bázi, ale také v půlce i přeslenu. Obdobná reakce, ale výrazně nižší intenzity (související i s celkově menším světlostním přírůstem na severním okraji), byla zjištěna na severním okraji kotlíku, kde odvrácená (severní) strana kmene vykazovala celkově vyšší alokaci přírůstu (signifikantně); tento zvýšený přírůst odvrácené strany se však v případě severního okraje alokoval do báze kmene, kde byl statisticky vyšší než na jižní straně. Výrazná alokace do východní strany kmene (na východním okraji kotlíku) je zřetelná i tím, že navzdory signifikantně nižšímu celkovému přírůstu v okolí kotlíku než v okolí náseku a holiny, byl přírůst na východní straně kmene v okolí kotlíku srovnatelný (dokonce vyšší, ačkoliv ne statisticky), než přírůst na východní straně kmene v okolí náseku a holiny. Ze souhrnného pohledu je tedy přírůstová reakce kolem kotlíku celkově malá, alokována na odvrácenou (stíněnou) stranu kmenů, na východním okraji výrazně větší než na severním okraji; přírůst je primárně vždy směřován do spodní části kmene (báze).



Násek a holina prokázaly po stránce růstové reakce na obnovní seče velmi podobnou odezvu (výši světlostního přírůstu) a zároveň jejich podobnost spočívala i v tom, že se obě podobně odlišovaly v otázce alokace přírůstu od clonné seče, nebo kotlíku. Celkovou výši svého přírůstu byly obě tyto seče téměř identické; zároveň měly obě signifikantně nižší celkový přírůst než clona a signifikantně vyšší celkový přírůst než kotlík. Ani jedna ze sečí neprokázala rozdíly ve výši přírůstu na severním nebo východním okraji, neprokázaly se ani rozdíly mezi osluněnými (přivrácenými) a stíněnými (odvrácenými) stranami kmenů, přičemž u holiny existovala obecně větší unifikace (shoda hodnot) a minimální rozdíly v rámci hodnocených hledisek, než u náseku. To se projevilo i při hodnocení vlivu expozice kmene na výši přírůstu v jednotlivých výškových úrovních i v souhrnném hodnocení, kde holá seč nevykázala žádné signifikantní rozdíly, i zjištěné hodnoty přírůstu byly velmi podobné, navíc bez jakýchkoliv zřetelných trendů. Naopak u náseku se v tomto hodnocení rozdíly projevily, byť signifikantní pouze na úrovni báze a v souhrnném hodnocení. Ovšem i na úrovni půlky a přeslenu vykazoval přírůst obdobný trend jako u báze, navzdory statistické neprůkaznosti. Uvedený trend byl navíc totožný s trendem zjištěným v případě kotlíku, kde byl ovšem podstatně výraznější a navíc ještě ve všech výškových úrovních statisticky významný. Konkrétně byl okolo náseku v úrovni báze kmene a při souhrnném hodnocení nejvyšší přírůst na východní straně (tedy odvrácená strana na východním okraji) a nejnižší na jižní straně (osluněná strana na severním okraji), přičemž mezi oběma byl signifikantní rozdíl. V půlce byl tento trend dodržen bez signifikance rozdílů; v přeslenu byl trend obdobný v tom, že východní strana kmene stále vykazovala nejvyšší hodnotu přírůstu, avšak nikoliv signifikantně.

V otázce alokace přírůstu v rámci výškového profilu kmene byl v okolí náseku a holiny zjištěn také velmi obdobný vývoj, a to výrazná alokace přírůstu do horní partie kmene (resp. přeslenu), která byla u obou sečí signifikantně vyšší než přírůst v půlce kmene a vyšší (nikoliv signifikantně) i než přírůst na bázi. Tím se násek i holá seč výrazně odlišovaly od clonné seče, i kotlíku. Zároveň výše přírůstu v každé ze tří výškových úrovní stromů, rostoucích okolo náseku a holiny, byl v případě obou sečí téměř identický. Souhrnně lze tedy konstatovat, že v okolí holiny i na náseku existoval zřetelný trend alokace přírůstu do horní partie kmene, který nebyl v případě holé seče již dále modifikován jakýmkoliv dalšími vlivy (světová orientace v rámci kmene; severní oproti východnímu okraji holiny; stíněná *versus* osluněná část kmene apod.); zatímco u náseku byl na jeho východním okraji přírůst mírně modifikován alokací přírůstu na východní stranu kmene (odvrácenou stranu), a to hlavně ve výškové úrovni báze. Podobně, ale ve zřetelně menší míře, byla patrná větší alokace přírůstu na odvrácenou stranu kmene (sever) i na severním okraji, opět především ve výškové úrovni báze. V okolí náseku a holiny dochází formou alokace přírůstu k tvorbě více plnodřevných kmenů; v okolí kotlíku a zvláště v clonné seči směřuje alokace přírůstu k tvorbě spádnějších kmenů.

Přírůst v přeslenu byl u jedinců mateřského porostu v okolí náseku o 6,9 % vyšší a okolo holiny o 6,3 % vyšší, než na bázi; naopak v případě kotlíku byl v přeslenu o téměř 16,9 % menší než na bázi. V clonné seči byl přírůst v přeslenu o 17,1 % menší než na bázi. V clonné seči byl průměrný celkový (tj. bez ohledu na vertikální úrovně či orientace na kmeni) přírůst tloušťky jednoho stromu mateřského porostu za období 10 let po vytvoření seče o 32, resp. 34 % vyšší než průměrný celkový přírůst tloušťky jednoho stromu okolo náseku, resp. holiny za stejné časové období; a o cca 52,5 % vyšší než přírůst v okolí kotlíku. Násek a holina vykazaly oproti kotlíku zvýšení tloušťkového přírůstu o 15,6 %, resp. 14 %.



## 9 DISKUSE – VÝZKUMNÉ TÉMA Č. V

V prvé řadě je nutné konstatovat, že dendrochronologie je relativně mladá, dynamicky se rozvíjející věda a její zaměření jde směrem k výzkumu velmi široké škály vlivů a faktorů ovlivňující tloušťkový růst stromů (resp. tloušťku letokruhu). A tím zpětně k možnosti detekce těchto faktorů v čase na základě dendrochronologických analýz. O široké škále vlivů, jejichž detekce je dnes na základě dendrochronologických analýz možná, se lze přesvědčit v dendrochronologických monografiích (např. FRITTS 1976, SCHWEINGRUBER, FRITZ 1993, SCHWEINGRUBER 1996, VAGANOV ET AL. 2006). Ovšem jak uvádí SCHWEINGRUBER (1996), intenzivní dendrochronologický výzkum, který by se zabýval otázkami pěstebními (zvláště pak především probírkovými, ale i obnovními), prozatím chybí a začíná se teprve formovat. Tomu zcela odpovídá i naprosto marginální množství studií, které by se touto otázkou intenzivně zabývaly.

FRITTS (1976) a SCHWEINGRUBER (1996) definují dendrochronologickou senzitivitu jako stupeň reakce stromů na faktory prostředí; změny na úrovni faktorů prostředí se promítají do různé šířky letokruhů. Naopak nedostatek variability tlouštěk letokruhů při různě působících faktorech prostředí označuje FRITTS (1976) jako opak senzitivity – netečnost (*complacency*). Senzitivita je odvislá od dřevinného druhu (SCHWEINGRUBER 1996) a zároveň závisí na věku – s nárůstem věku poněkud klesá (BRÄKER 1981 IN SCHWEINGRUBER 1996). Senzitivita se odráží v nárůstu nebo poklesu tloušťky letokruhů, případně ve fluktuaci hustoty (SCHWEINGRUBER 1996).

Smrk je dřevinou, která dokáže výrazně reagovat na uvolnění, a to i ve velmi vysokém věku. Dendrochronologické analýzy FERLINA (2002) v pralesovitých rezervacích Slovinska ukazují, že smrk po uvolnění zvyšoval svůj tloušťkový přírůst (tj. tloušťku letokruhů) průměrně 3,2 krát (jedle dokonce 5,7 krát); této reakce výrazné přírůstové reakce na uvolnění je schopen ve vysokém věku, protože průměrný věk uvolněných jedinců smrku byl 153 let (při maximu dokonce 338 let). V této disertační práci smrk výše popsané vlastnosti plně projevil především v clonné seči, kde právě v důsledku uvolnění mohou ponechaní jedinci reagovat světlostním přírůstem a tento svůj přírůstový potenciál projevit.

V případě smrku rostoucího v hospodářském lese dospěl REMEŠ (2006) k obdobným poznatkům a zjistil, že snížené zakmenění se projevilo výraznějším uvolněním a rozvojem korun a akcelerací světlostního přírůstu. Pouze malá část stromů zkoumaného porostu ve věku 120 let přitom byla po kulminaci průměrného objemového přírůstu (tedy ve stádiu mýtní zralosti), a to u konkrétních obnovních variant v rozmezí 9 – 30 %, přičemž se jednalo především o stromy světlomilných druhů (tj. porostní příměs borovice lesní a modřínu opadavého) případně podúrovňové stromy (stromových tříd 3,4 a 5 podle Krafta, či Konšela) stinných dřevin – smrku ztepilého a jedle bělokoré.

Teplota a zásobení vodou mají přímý vliv na kambiální aktivitu, z toho plyne klíčový vliv na tvorbu letokruhu (VAGANOV ET AL. 2006). FRANCESCHINI ET AL. (2010) u smrku prokázal změny na úrovni hustoty letokruhů smrku v průběhu 20. století, jejichž změnu zvláště v posledních dekádách tohoto období dává do souvislosti s globální změnou klimatu. SANDER ET AL. (1995) zjistil u smrku v Krkonoších pokles tloušťky letokruhů i maximální hustoty letního dřeva v důsledku imisní zátěže, zároveň prokázal v důsledku imisí zkrácení délky období růstu během posledních dvou desetiletí. KROUPOVÁ (2012) provedla dendrochronologické analýzy růstu smrku v oblasti Orlických, Jizerských hor a Krkonoš a prokázala nejen odraz vývoje imisní zátěže v tloušťce letokruhů (korespondující s vývojem imisní zátěže v čase), ale zároveň také zřetelně prokázala senzitivitu tloušťky letokruhů smrku na teplotu a teplotní extrémy; hlavní roli přitom podle





autorky hrály teploty v zimním období (KROUPOVÁ 2012). DROBYSHEV ET AL. (2010) u buku v jižním Švédsku prokázal signifikantní vliv semenných let na tloušťku letokruhu, zároveň zjistil, že vliv i velmi silné úrody bukovic na tloušťku letokruhu je krátkodobý a týká se pouze tloušťkového přírůstu daného roku, neprojevuje se v letech následujících. Délka slunečního svitu ovlivňuje velikost tracheid a tím hustoty dřeva – děje se tak skrze ovlivnění kambia, které vytváří buď jarní, nebo letní dřevo – při řízených experimentech byla znovu obnovena tvorba jarního dřeva tehdy, pokud byl jedinec vystaven opět dlouhé době slunečního svitu, zatímco zkrácení délky expozice na světlo vede k tvorbě letního dřeva (VAGANOV ET AL. 2006). LÉBOURGEOIS (2007) prokázal u jedle a smrku vysokou senzitivitu tloušťky letokruhu na zimní mrazy, stejně jako na výrazná sucha, a to u obou dřevin, přičemž v obou případech (stres tuhými mrazy i suchem) byla zjištěna vyšší variabilita v tloušťce letokruhů u jedle, než u smrku. Zároveň autor neprokázal ovlivnění výše popsaného klimatického impulsu v letokruhových řadách působením stanovištních faktorů (nadmořská výška, svažitost, orientace apod.). Pro smrk jsou podle autora z pohledu tvorby jarního i letního dřeva zvláště významné podmínky zásobení vodou během letního období daného roku (resp. jejich deficit). Naopak pro jedli a její tvorbu jarního dřeva jsou zvláště významné zimní teploty a teploty počátkem léta, stejně jako zásobení vodou konce předchozího vegetačního období (srpen až říjen), zatímco tvorbu letního dřeva u jedle ovlivňují hlavně podmínky vodního zásobení v období časného léta daného roku (LÉBOURGEOIS 2007). S vodním zásobením, resp. s výskytem výrazné suché periody, a z toho vzešlého stresu, souvisí také významný fenomén, kterým je tvorba falešných letokruhů. Falešné letokruhy jsou tvořeny malými, tlustostěnnými buňkami a nacházejí se na počátku letního dřeva, avšak po jejich výskytu přichází zóna větších, tenkostěnných buněk. K tvorbě falešných letokruhů dochází v důsledku výrazně suché periody, když před, i po této periodě docházelo k normálnímu zásobení vodou. Zvláště významný je však výskyt deštivé periody po tomto období, který iniciuje tvorbu vrstvy větších buněk. Pokud se totiž takováto deštivější perioda nedostaví, růst ustává v tzv. „předletní“ suché periodě a takovýto „falešný“ letokruh se vyznačuje anatomickými vlastnostmi standardního ročního letokruhu, kterému tím plně odpovídá a který tím také reprezentuje (VAGANOV ET AL. 2006).

BERQVIST (1998) u smrku prokázal, že podíl letního dřeva vysvětluje 84 % variability hustoty dřeva. Tloušťka letokruhů může u smrku zároveň vhodně posloužit jako indikátor vitality a jako prekurzor mortality, jak to na mortalitním modelu smrku prokázali BIGLER A BUGMANN (2003). Variabilita tlouštěk letokruhů se mění v závislosti na zásobení vodou (resp. na suchu). Mění se v závislosti na variabilitě v ročním rozložení srážkového úhrnu (to je příznačné hlavně pro nižší oblasti s nižším celkovým srážkovým úhrnem, proto tam narůstá variabilita mezi jednotlivými letokruhy v rámci letokruhových řad). Variabilita tlouštěk letokruhů v letokruhové řadě pak narůstá s podílem extrémních let, kdy byl srážkový úhrn limitujícím faktorem růstu. S celkovým poklesem srážkového úhrnu (úhrnem typickým pro danou oblast, nikoliv krátkodobým extrémem) narůstá korelace tloušťky letokruhu z různých částí kmene, snižuje se také variabilita mezi jednotlivými stromy (avšak taková silná korelace se náhle zhroutí na samotné hranici ekologické valence, resp. například v důsledku zcela extrémního vodního deficitu). Naopak, s nárůstem optima ekologických podmínek narůstá variabilita na úrovni velikosti buněk a tloušťky buněčných stěn v rámci širokého letokruhu (VAGANOV ET AL. 2006). Tloušťku letokruhů dřevin obecně ovlivňují také genetické predispozice a konkrétní stanovištní podmínky (HORÁČEK ET AL. 1999); SPLECHTNA ET AL. (2000) uvádí u jedle plstnatoplodé (v gradientu cca 600 – 2000 m n.m.) signifikantní negativní korelaci nadmořské výšky a tloušťky letokruhu (i tloušťky jarního a letního dřeva samostatně), hustoty letního dřeva i celkové maximální hustoty dřeva – v předložené



disertaci však byla maximální snaha eliminovat tyto vlivy maximální možnou měrou již samotným designem výzkumu (totožný stanovištní typ; odpovídající nadmořská výška; shodná pásma ohrožení lesních porostů; plošně malé území, kde bylo šetření realizováno eliminující rozdíl podnebných podmínek; původ a způsob založení porostů i jejich věk atd.). Vliv sociálního (cenotického) postavení jedince (vyjádřeného například Kraftovou stupnicí) hraje významnou roli v otázce tloušťkového přírůstu (SCHWEINGRUBER 1996; REMEŠ 2006). Čím více podobná je sociální pozice dvou konkrétních jedinců při shodných podmínkách, tím podobnější je jejich tloušťkový přírůst – v extrémních případech, při praktické absenci kompetice, je u velmi starých stromů prokazována až extrémní shoda letokruhových řad, jak to bylo například zjištěno v případě 4000 let starých jedinců *Pinus longaeva* v Kalifornii i 500 let starých modřínů (*Larix decidua* Mill.) v Alpách. V takových případech je nejen nízká míra kompetice, ale předpokládá se navíc i vysoká míra kooperace (SCHWEINGRUBER 1996).

Příslušnost ke konkrétní třídě Kraftovy stupnice, tedy sociální postavení jedince, má zásadní vliv na tloušťku letokruhu již velmi mladých porostů, jak to u borovice lesní prokázal THIEL (1993 IN SCHWEINGRUBER 1996); ačkoliv klimatický signál se na průběhu letokruhové křivky projevoval totožně ve všech pěti třídách Kraftovy stupnice, pořadí od nejvyšší tloušťky letokruhu k nejnižší bylo vždy zachováno stejně, a to sestupně od stromové třídy 1 k třídě 5; s nárůstem letokruhových křivek se zvyšoval rozdíl mezi jednotlivými stromovými třídami (tj. jejich rozdíl v tloušťce letokruhu).

SPIECKER (1991 IN SCHWEINGRUBER 1996) prokázal, že ačkoliv se klimatický impuls projevuje napříč všemi sociálními třídami, mají nadúrovňoví jedinci vždy vyšší míru přírůstu než úrovňoví a ti než podúrovňoví, přitom v rámci všech tří jmenovaných skupin měl vyšší tloušťkový přírůst smrk, než jedle (ovšem chybí přesná charakteristika světelných podmínek, ve kterých se tak stalo, stejně jako bližší specifikace tloušťkových tříd jedinců). REMEŠ (2006) zjistil, že nejtlustší stromy, tedy zároveň stromy nadúrovňové a úrovňové, vykazovaly po uvolnění nejvyšší běžný objemový přírůst, přičemž závislost mezi výčetní tloušťkou stromů a běžným objemovým přírůstem byla trvale rostoucí.

Jak bylo v této disertaci často uváděno, změny na úrovni různého tloušťkového přírůstu (tj. různé tloušťky letokruhu), stejně jako celková výše průměrného tloušťkového přírůstu (bez ohledu na výškové úrovně a orientaci v rámci kmene) jsou limitovány také celkovou dostupnou energií jedince, kterou může do tloušťkového růstu investovat. Z poznatků FRITTS (1976) například vyplývá (ačkoliv pro listnaté dřeviny), že do tloušťkového přírůstu jedinci investují necelých 36 % své celkově dostupné glukózy.

Nejvyšší celkový světlostní přírůst byl v této disertaci prokázán v clonné seči, což je v souladu s široce známými poznatky, jak je například konkrétně jmenuje SCHWEINGRUBER (1996), a to, že celkový přírůst jedince je dán především (i) sociální pozicí stromů (která následně ovlivňuje světelnou pozici, a tím uhlíkovou bilanci jehlic či listů – viz detailně řešená otázka slunných a stinných pletiv listoví v kap. 7.3), která je právě v případě jedinců rostoucích v clonné seči výrazně lepší, než u jedinců v okolí holosečných a násečných obnovních prvků, kteří stále rostou v zapojeném porostu. S tím souvisí i další faktor, který SCHWEINGRUBER (1996) jmenuje, a to že dalším faktorem přírůstu je (ii) porostní struktura. Jako příklad autor uvádí právě rozdíl mezi hustým jehličnatým porostem, který znemožňuje pronikání světla k nižším větvím s důsledky v délce živé koruny a především objemu asimilačního aparátu. To doplňuje také FRITTS (1976), když doslova uvádí, že právě rozvoj korun vede k dosažení „luxusu“ příznivých růstových podmínek a v důsledku toho k markantnímu nárůstu tloušťky letokruhů, která je přímo úměrná míře rozvoje koruny. Lze konstatovat, že výše uvedené faktory popisované FRITTS (1976) a



SCHWEINGRUBEREM (1996), které zřetelně zvyšují šířku letokruhů (tj. tloušťkový přírůst) jsou v rámci čtyřech sledovaných obnovních sečí charakteristické právě pro clonnou seč. Tím lze potvrdit výsledek této disertace o tom, že v clonné seči dochází k nejvyššímu celkovému světlostnímu přírůstu (tj. při souhrnném hodnocení všech vertikálních úrovní i orientací v rámci kmene) v porovnání se světlostním přírůstem v okolí třech obnovních sečí násečného či holosečného charakteru.

Jak bylo uvedeno v kapitole 2. *Rozbor problematiky*, sledované obnovní seče se výrazně liší z pohledu svého mikroklimatu (viz například poznatky ÖRLANDER 1993; GROOT, CARLSON 1996; AUSSENAC 2000, AGESTAM ET AL. 2003). Ačkoliv jsou takové poznatky v drtivé většině studií vztahovány na působení na přirozenou či umělou obnovu, tedy na počáteční růstové fáze budoucího porostu, působí také na obnovovaný porost, ale tento vliv bývá jen málokdy uvažován. Zvláště poznatky ÖRLANDER (1993); GROOT, CARLSON (1996) A AGESTAM ET AL. (2003) o vzniku či absenci pozdních mrazů na holé seči v porovnání s méně cloněnou a více cloněnou clonnou sečí dokazuje, že clonná seč může mít buď tlumící, nebo dokonce zcela eliminující mikrostaništní vliv na výskyt pozdních mrazů. Přitom KRASOWSKI ET AL. (1993 in SCHWEINGRUBER 1996) prokázal, že na výši přírůstu může mít vliv mimo jiné výskyt pozdních mrazů, stejně jako již zmíněné poznatky o negativním vlivu teploty v zimním období na tloušťku letokruhů (LEBOURGEOIS 2007; KROUPOVÁ 2012). To lze v případě obnovních sečí, porovnávaných v rámci této disertace jednoznačně předpokládat především na holé seči, případně náseku. Naopak jeho výskyt je vysoce eliminovaný zvláště v clonné seči, jak to prokázal právě ÖRLANDER (1993); GROOT, CARLSON (1996); AGESTAM ET AL. (2003). Skutečnost, že se pozdní mrazy vyskytují právě v rámci holé seče (popř. náseku), jak dokládá AGESTAM ET AL. (2003), pak může znamenat, že dochází k mikroklimatickému působení holé seče na okolní porost, a to minimálně na jeho přiléhající část. Porostní stěna kolem holé seče a náseku, která je charakteristická absencí porostního pláště je otevřená po vtékání studeného vzduchu (PETRÍK ET AL. 1986). Při uvážení skutečnosti, že v rámci této disertace byli analyzováni jedinci rostoucí v okolí násečných a holosečných obnovních prvků ve vzdálenosti 5 – 8 m, je vliv mikroklimatu násečného či holosečného obnovního prvku v takto bezprostřední vzdálenosti vysoce pravděpodobný. Zároveň je podle SCHWEINGRUBERA (1996) i KROUPOVÉ (2012) významný také vliv teplotní amplitudy (tj. výkyv vysokých a nízkých teplot a doba trvání teplotních extrémů); existuje prokazatelný vliv teplotní amplitudy dne a noci, stejně jako sezónního cyklu; tyto skutečnosti ovlivňují tloušťku letokruhu prostřednictvím působení na kompletní fyziologii jedince (SCHWEINGRUBER 1996). Tyto faktory totiž působí na celkovou plochu bělového dřeva a dělivá pletiva, proto se dřeviny vyvíjejí v souladu s danými stanovištními vlivy, jako jsou právě například pozdní mrazy či extremita mrazů (SCHWEINGRUBER 1996).

GRYC ET AL. (2012) u smrku při řízeném experimentu stresu suchem prokázal signifikantní vliv sucha na zkrácení délky kambiální aktivity a nižší celkový počet vytvořených buněk, což v konečném důsledku vedlo k užšímu letokruhu; zároveň zjistil pomalejší proces lignifikace. Podstatná je však také skutečnost, že jeden z testovaných klonů smrku výraznější změny na úrovni kambiální aktivity neprokázal, což poukazuje na to, že genetické dispozice hrají vliv na schopnost odolávat suchu, což se v konečném důsledku může projevit ve vyšší tloušťce letokruhu, navzdory nedostatku vody. Nicméně přesto platí, že počet buněk vytvořených kambiem během každého dne v období nejvyšší produkce buněk byl vždy vyšší u jedinců bez stresu suchem, než u jedinců suchem uměle stresovaných.

RYBNÍČEK ET AL. (2012) prokázal signifikantní vliv srážkového úhrnu na tloušťku letokruhu smrku (v oblasti, kde byl realizován výzkum této disertační práce), přičemž konkrétní signifikantní pozitivní korelaci prokázal mezi tloušťkou letokruhu a měsíčním srážkovým úhrnem července



předchozího roku, a dále mezi srážkovým úhrnem za období červen až září aktuálního roku. Autor dále prokázal signifikantní negativní korelaci mezi tloušťkou letokruhu a průměrnou měsíční teplotou v červenci a září předchozího roku a signifikantní pozitivní korelaci mezi průměrnou měsíční teplotou října předchozího roku, dále byla prokázána negativní korelace mezi průměrnou měsíční teplotou za období červen až září předchozího roku. Soubor těchto poznatků obecně potvrzuje skutečnost, že tloušťka letokruhu pozitivně koreluje s letním srážkovým úhrnem a negativně koreluje s letními teplotami (RYBNÍČEK ET AL. 2012). Velmi podobný mechanismus přitom prokázal DROBYSHEV ET AL. (2010) u buku, a to zjištěním, že tloušťka letokruhu negativně koreluje s letními teplotami předešlého roku a pozitivně koreluje s říjnovou teplotou předešlého roku. Tyto skutečnosti jsou patrné také ve výsledcích této disertační práce – zvláště celkově vyšší přírůst v clonné seči, kde dochází k příznivému efektu tlumení letních teplot a z tohoto pohledu k příznivějšímu mikroklimatu, zvláště oproti holé seči i náseku. Ovšem i příznivé mikroklima clonné seče z pohledu vlhkostních poměrů, kde je v důsledku snížení teploty a redukce pohybu vzduchu snížen potenciál evaporace, jak to detailně popisují například PETRÍK ET AL. (1986), AUSSENAC (2000), AGESTAM ET AL. (2003).

Tloušťka letokruhu se snižuje úměrně s poklesem celkového srážkového úhrnu (VAGANOV ET AL. 2006). Srážky ve všech svých formách (déšť, sníh i horizontální srážky) jsou určujícím faktorem růstu; stejně jako v případě teploty existuje i v případě srážek vztah mezi růstem a jejich průběhem během dne, i v rámci ročního cyklu (SCHWEINGRUBER 1996). Clonná seč tak oproti zapojenému porostu představuje snížení intercese a tím zvýšení přísunu srážek, a to zvláště v podmínkách vyšších poloh (kde byl výzkum této disertace realizován), neboť v těchto oblastech je častější výskyt mlh, který celkovou intercesi ještě dále snižuje (POLENO, VACEK 2007). Ačkoliv v blízkém okolí násečných a holosečných obnovních prvků, tak jak to bylo předmětem výzkumu v této disertaci (tj. pruh 5 – 8 m od porostní stěny) je oproti plně zapojenému porostu také zvýšený přísun srážek okrajovým efektem (POLENO, VACEK 2009); navíc kořeny jedinců z vymezeného pruhu dle poznatků TASKINENA ET AL. (2003), MÜLLERA A WAGNERA (2003), či PETRITAN ET AL. (2011) dosahují právě až k porostní stěně či dokonce na plochu násečných a holosečných obnovních prvků. Signifikantně vyšší celkový přírůst (bez ohledu na vertikální úroveň a orientaci v rámci kmene) na východním okraji kotlíku oproti severnímu okraji, ale i podobný trend u náseku, navzdory statistické neprůkaznosti, jak bylo zjištěno v této disertaci, tak může právě souviset s vyšším úhrnem srážek na východním okraji násečných obnovních prvků, a to z důvodu převládajícího západního směru větru. Souvislosti mezi směrem proudění větru a přísunem srážek uvádí také MITSCHERLICH (1975 IN SCHWEINGRUBER 1996), když zjistil, že při dešti o nízkém srážkovém úhrnu dopadá na návětrné straně na zem pod korunu o padesát procent více srážky, než na závětrné straně. To zároveň odpovídá poznatkům RYBNÍČKA ET AL. (2012) o negativní korelaci letních teplot s přírůstem – zatímco na severních okrajích je v letních měsících vyšší teplota v důsledku slunečního svitu z jihu (a letní teplota negativně koreluje s tloušťkou letokruhu), na východních okrajích je naopak vyšší srážkový úhrn díky srážkové činnosti přicházející převážně ze západního sektoru (přitom letní srážkový úhrn pozitivně koreluje s tloušťkovým přírůstem). Avšak tento popsaný mechanismus se již neprojevil v případě holé seče, kde je teplotní režim a pravděpodobně i srážkový úhrn daný prouděním vzduchu v důsledku velké plochy holé seče jiný a popsané rozdíly smazává. Právě zvýšený srážkový přísun na východním porostním okraji při západním proudění vzduchu uvádí také POLENO A VACEK (2009). Jednoznačný vliv srážkového úhrnu na výši objemového (tloušťkového) přírůstu prokázal také SPIECKER (1991 IN SCHWEINGRUBER 1996); suchý rok dle jeho zjištění způsoboval výraznou redukci přírůstu na všech stanovištích. Clonná seč přináší ve svém pěstebně-ekologickém důsledku podobný efekt na ponechané



jedince, jak to SCHWEINGRUBER (1996) a MÄKINEN ET AL. (2006) popisuje v případě probírky (ostatně POLENO VACEK 2009 proto obecně hovoří o efektu prosvětlování porostu či prosvětlovacích zásazích). Konkrétně dochází k náhlé změně na úrovni přísunu sluneční energie a dostupnosti vody, mění se režim teplotní i režim proudění vzduchu v porostu – tyto změny se následně zřetelně projeví v podobě prudkého nárůstu tloušťky letokruhů. Naopak postupné uzavírání porostního zápoje (které může nastat pouze v případě dočasně otevřeného zápoje v případě probírek, nikoliv v případě trvale otevřeného zápoje, jak je to typické pro clonné seče) dochází k víceméně postupné redukci přírůstové reakce.

Pozitivní efekt clonné seče, tedy reakce formou světlostního přírůstu, je charakteristická pro stinné a polostinné dřeviny, již méně pro dřeviny slunné. To lze vysvětlit skutečností, že po clonosečně provedeném těžebním zásahu mají ponechaní jedinci více uvolněnou korunu a tím lepší podmínky fotosyntézy. Běžný přírůst proto neklesá úměrně ke sníženému zakmenění, ale pomaleji. Vznikající rozdíl mezi skutečným běžným přírůstem a předpokládaným přírůstem, který by byl úměrný k zakmenění porostu, se označuje jako světlostní přírůst (POLENO, VACEK 2009). Například FREIST (1961 IN POLENO, VACEK 2009) uvádí, že sníží-li se výčetní kruhová základna o 60 %, sníží se objemový přírůst jen o 31 %. Principem tzv. prosvětlovacích zásahů (tj. probírek, ale i clonných či výběrných sečí souborně) je redistribuce přírůstu z malých dimenzí stromů na velké a tím využití skutečnosti, že menší počet stromů je schopen produkovat stejné množství objemového přírůstu (MÄKINEN, ISOMÄKI 2004); nebo dokonce i nepatrně více (POLENO, VACEK ET AL. 2009); v případně více snížené hustoty porostu sice menší objemový přírůst, ale větší, než odpovídá redukci hustoty. Jelikož se i dnes v praxi často předpokládá proporcionální pokles běžného přírůstu s poklesem zakmenění, dochází tak k vědomému podceňování běžného přírůstu v clonných sečích, a tím se clonných sečím ubírá cenný argument jejich produkční přednosti. Dále je třeba konstatovat, že celkovou produkci je vždy nutné hodnotit jako součet celkových běžných přírůstů za celou dobu obmýtí. Snížené zakmenění, stejně jako otevřenost porostního zápoje se totiž následně vyvíjejí dynamicky (tj. porostní zápoj se uzavírá a zakmenění narůstá), a proto je třeba sledovat jejich okamžitý vliv na celkový běžný přírůst (POLENO VACEK 2009); zároveň to znamená, že zvyšování celkového běžného přírůstu je možné dosáhnout cyklickým snižováním zakmenění (resp. prací s porostním zápojem) a touto cestou opakovaně navyšovat celkovou produkci porostu. Taková reakce, ač v této disertaci nebyla přímo hodnocena, byla na souboru hodnocených letokruhových řad zjištěná. Tento jev platí jak o porostech stejnověkých, tak nestejnověkých, neboť jak prokázal LÄHDE ET AL. (2010) přímo v porostech smrku ztepilého – s poklesem výčetní kruhové základny narůstá přírůst výčetní kruhové základny a narůstá také průměrný roční tloušťkový přírůst stromů, a to s vysokou mírou korelace (pro nárůst kruhové základny  $R^2 = 92 \%$ , resp.  $52 \%$  a pro tloušťkový přírůst  $R^2 = 56 \%$ , resp.  $51 \%$  pro nestejnověké, resp. stejnověké porosty; pro jedince s dimenzí nad 18 cm DBH). Poznatky o vysoké korelaci výčetní kruhové základny a přírůstu potvrzuje v probírkách MÄKINEN ET AL. (2006) zjištěním, že v probírkách provedených s ohledem na kritérium výčetní kruhové základny bylo dosahováno nejvyššího přírůstu (oproti probírkám s jiným pěstebním kritériem). FRANKLIN ET AL. (2009) navíc uvádí analogickou intenzitu změny mezi přírůstem a mortalitou po probírce; růstová reakce v podobě náhlého navýšení přírůstu po zásahu je stejně výrazná, jako intenzita poklesu v rámci pravděpodobnostního modelu mortality. Autorem sestavený obecný model (pro pět druhů temperátních a boreálních druhů) ukazuje nejvyšší míru průměrného přírůstu stromu a zároveň nejvyšší redukci pravděpodobnosti mortality při zakmenění 0,68.

Také výsledky BERQVISTA (1998) z cca 55-leté smrkové podúrovně pod porostní clonou břízy dokazují, že nejen míra uvolnění v rámci úrovně, v níž se jedinec nachází a kdy je uvolňován





například probírkou či v rámci clonné seče, ale i míra uvolnění horní clony, pod kterou jedinec roste v případě jeho podúrovňového postavení, ovlivňuje tloušťku jeho letokruhu, tj. výši tloušťkového přírůstu.

Otevření porotu nemusí však nutně znamenat zákonité zvýšení přírůstu ponechaných stromů. MATYSSEK (1991 IN SCHWEINGRUBER 1996) ve Švýcarsku provedl podrobnou ekofyziologickou studii reakce bukového porostu na technologicky nesprávně provedenou harvesterovou probírkou v kombinaci s předchozím poškozením porostu vichřicí – v důsledku zhutnění hlinité půdy došlo k chřadnutí konkrétních stromů a rozvratu celého porostu, přírůst mnoha stromů byl v lepším případě silně redukován v důsledku stresu suchem, neboť kvůli silnému zhutnění došlo k výraznému snížení propustnosti půdy, umocněné navíc zvýšením evaporace v důsledku rozvrácení porostu (zvýšení teploty a rychlosti proudění vzduchu); zároveň však bylo pravděpodobné, že i u stojících stromů došlo k výraznějšímu poškození kořenového systému působením vichřice a tím ke snížení schopnosti příjmu vody. Obecně lze však říci, že dlouhodobě negativní účinek otevření porostního zápoje na přírůst se dostaví pouze v případě nevhodného realizace takového pěstební opatření (BUTOR A SCHWAGER 1986 IN SCHWEINGRUBER 1996 za typický případ uvádějí skutečnost, že až jedna třetina ponechaných jedinců v porostech po probírkách je poškozena – tato mechanická poškození se pak stávají vstupní branou pro houbové patogeny). Negativní vliv zhutnění půdy po nevhodně provedené harvesterové probírce, která se ve smrkovém porostu projevila poklesem přírůstu po probírce, uvádí také WÄSTERLUND (1988 IN SCHWEINGRUBER 1996); z jeho zjištění zároveň vyplývá, že samotné zhutnění půdy má výrazně negativnější vliv na tloušťkový přírůst, než mechanické poškození kmene.

Poznatky o nejvyšším přírůstu na bázi v případě clonné seče a kotlíku potvrzují také zjištění LÄSSIGA (1991 IN SCHWEINGRUBER 1996). Ten při analýze šesti osmdesátiletých soliterně rostoucích smrků zjistil také vyšší přírůst jedinců na bázi než ve vyšších částech kmene, ačkoliv rozdíly nebyly tak výrazné – což lze dávat do souvislosti s tím, že celoživotní průběh růstu soliterního jedince je jiný, než u jedinců rostoucích v porostech (před obnovním rozpracováním v plně zapojených porostech). Soliterně rostoucí jedinec si optimální schéma alokace přírůstu z pohledu své mechanické stability (tedy tvorbu spádného kmene) vytváří po celý svůj život. V porovnání s tím jedinci uvolněním obnovním rozpracováním porostů clonnou sečí nebo kotlíkem se intenzivnější alokací přírůstu na bázi kmene pravděpodobně snaží dosáhnout („dohnat“) takových optimálních proporcí intenzivnější alokací přírůstu na bázi v kratším čase; tj. přeměnit dosavadní plnodřevný kmen na spádný intenzivní alokací přírůstu tam, kde jej byl nedostatek a naopak nižší alokací přírůstu tam, kde jej byl přebytek. Zároveň z poznatků LÄSSIGA (1991 IN SCHWEINGRUBER 1996) vyplývá, že z tohoto schématu alokace přírůstu se vymyká nemladší část kmene (tj. nejvyšší část), neboť tam je zpočátku přírůst intenzivní a maxima tloušťky letokruhu (kulminace) je ve výšce nad cca 10 m dosaženo cca 10. letokruhem od dřene (zatímco ve výšce cca pěti metrů 20. letokruhem a výčetní tloušťce cca 30. letokruhem od dřene), poté následuje pokles tloušťky letokruhů a alokace přírůstu je od té doby již výrazněji ovlivněna celkovým schématem. Výše uvedené navíc umocňuje i skutečnost, že obecně průměr tracheid od dřene směrem ke kůře klesá (SCHWEINGRUBER 1996). Zkreslení tloušťky letokruhů u dřene uvádějí také KRAUSE A ECKSTEIN (1992 IN SCHWEINGRUBER 1996), a to mj. i přímo v případě dendrochronologických analýz v rámci výškového profilu u smrku v Německu, kdy od výšky 22 m dochází k lineárnímu progresivnímu nárůstu tloušťky letokruhů. Proto je při podobných dendrochronologických analýzách, sledující alokací přírůstu do různých vertikálních úrovní kmene v závislosti na pěstebních opatřeních, nutné uvažovat takovou část kmene, která je již dostatečně „stará“, resp. vyznačuje se dostatečným počtem letokruhů, neboť počátek letokruhové řady je vždy ovlivněn intenzivním



počátečním přírůstem (tj. velkou tloušťkou letokruhů). V tomto smyslu lze konstatovat, že právě báze koruny, jak byla uvažována v této disertaci, je pro podobné účely zcela optimální výškovou úrovní, protože nabízí nejen představu o vývoji té části kmene, kde začíná výraznější snižování hodnoty dříví v důsledku nárůstu sukatosti (tedy vhodné místo z pohledu dřevoprodukčního, resp. ekonomiky lesního hospodaření), ale zároveň je to část kmene, disponující bohatě dlouhou letokruhovou řadou bez rizika ovlivnění výsledků letokruhových analýz dalšími vnitřními mechanismy alokace přírůstu; naopak v horní polovině délky živé koruny je již třeba s postupně narůstajícím rizikem takového ovlivnění počítat.

Vliv jednotlivých obnovních sečí na změny alokace tloušťkového přírůstu v rámci vertikálního profilu kmene se zdá zcela zásadní. Jak uvádí SCHWEINGRUBER (1996), obecně jsou vztahy růstu v rámci různých částí kmene konstantní v průběhu let, tj. nižší přírůst v nižších částech kmene a vyšší přírůst ve vyšších částech kmene. Nicméně působením faktorů a událostí, které mají zásadní vliv na růst, může dojít ke změnám v rámci naprosto celého kmene (SCHWEINGRUBER 1996). Potvrzují to konkrétní zjištění o přesunu přírůstu z horní části kmene do spodní KRAUSEHO A ECKSTEINA (1992 in SCHWEINGRUBER 1996), kteří provedli dendrochronologické analýzy v rámci osmi různých výšek na kmeni (od 1 m do 15 m), i jejich dalších dendrochronologické analýzy, kdy analyzovali schéma alokace přírůstu ve vertikálním profilu smrku i buku (0 – 22 m). Z jejich výsledků vyplývá, že standardní růst jedinců v porostu se podobá růstu jedinců, jaký byl v této disertaci zjištěn okolo náseku a zvláště holiny – tj. nejvyšší přírůst je v místě nasazení živé koruny, menší na bázi a nejmenší v pŕlce. Je tedy zjevné, že schéma, jakým alokují svůj přírůst do báze jedinci v clonné seči a okolo kotlíku (tedy signifikantně nejvyšší přírůst na bázi) je výraznou a zcela specifickou růstovou reakcí.

Různá odezva na působení rozličných ekologických faktorů v rámci výškového profilu kmene může být zaznamenána i ve zcela výjimečných případech, jako je například radioaktivního ozáření. MUSAEV (1996 in VAGANOV ET AL. 2006) zaznamenal v okolí Černobylu po jaderném neštěstí vyšší intenzitu kambiální aktivity a produkci buněk v horních částech kmene.

V předložené disertační práci se prokázal signifikantně vyšší přírůst na straně kmene odvrácené od kotlíku, stejně tak se prokázal signifikantně vyšší přírůst jedinců ve směru západ – východ v clonné seči, přičemž přírůst na východní straně kmene byl nejvyšší (signifikantně vyšší byl proti severní i jižní straně, zatímco rozdíl nebyl signifikantní oproti západní straně). Avšak také na náseku, navzdory statisticky neprůkaznému rozdílu, byl zaznamenán tentýž trend jako v okolí kotlíku, a to vyšší přírůst na odvrácené straně kmene, oproti straně kmene přivrácené k náseku. Tyto výsledky lze dát do souvislosti s tvorbou reakčního dřeva, resp. se zvyšováním mechanické stability jedinců. Silné, konstantní působení větru ovlivňuje výškový růst a především tloušťkový přírůst; jehličnaté stromy vytvářejí tlakové dřevo na závětrné straně (SCHWEINGRUBER 1996). Jak uvádí GANDELOVÁ ET AL. (2012) reakční dřevo je reakcí kmene na namáhání a vzniká v důsledku ohýbání kmene vlivem větru (ale i sněhu a hmotnosti koruny při křivosti kmene). U jehličnanů se reakční dřevo vytváří na závětrné straně kmene stromů v místě tlaku – nazývá se dřevem tlakovým (FRITTS 1976; GANDELOVÁ ET AL. 2012). Skutečnost, že se nárůst šířky letokruhů v důsledku tvorby tlakového dřeva projevil v okolí kotlíku nejvíce na bázi kmene, je v souladu s poznatky o tom, že tvorba tlakového dřeva tvořeného v důsledku působení větru je výraznější právě v bazální části kmene; s nárůstem výšky v rámci kmene se tloušťka letokruhů tlakového dřeva lehce zmenšuje (KLÍRA 1981 in GANDELOVÁ ET AL. 2012; SCHWEINGRUBER 1996). Tlakové dřevo má širší letokruhy ve kterých je 3 – 4 krát vyšší podíl letního dřeva, má vyšší hustotu, tvrdost, tlakovou a ohybovou pevnost, v důsledku vyššího podílu ligninu, odlišná je rovněž anatomická struktura dřeva (GANDELOVÁ ET AL. 2012); počet buněk, vytvářených za závětrné straně – tj. na straně



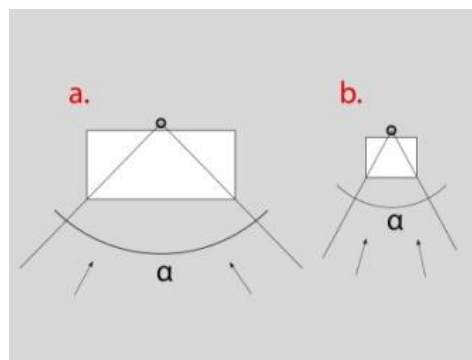
tlakového dřeva, je vyšší (SCHWEINGRUBER 1996). Avšak reakce stromu na dřevní anatomické úrovni neznámá nutně jen tvorbu tlakového dřeva, ale při nižší intenzitě působení faktoru (tj. boční síly větru) dochází k tvorbě excentrického kmene (tj. zvýšení tloušťky letokruhu na odvrácené straně) bez tvorby tlakového dřeva. Jde v takovém případě o to, že množství buněk na odvrácené straně (vůči straně, ze které namáhání větrem působí) je větší, než na straně přivrácené (SCHWEINGRUBER 1996).

Kvalita i kvantita větrného proudění ovlivňuje růst; variabilita větrného proudění v průběhu dne i celého roku ovlivňuje tvar koruny i kmene, přitom samotné proudění je, mimo jiné, ovlivněno také právě samotnými stromy a lesním porostem (tj. např. porostní strukturou či typem obnovní seče) – laminární typ proudění je v lesních porostech modifikováno směrem k proudění turbulentnímu; proto větrné proudění v lesních porostech je heterogennější a je docela odlišné od proudění mimo lesní porosty (SCHWEINGRUBER 1996). V předložené disertaci se signifikantně nejvyšší tvorba dřeva projevila na východní straně kmene na východním okraji kotlíku a na východní straně kmene v clonné seči (ačkoliv ne signifikantně vůči západní straně kmene), a dále také na východní straně kmene na východním okraji náseku (avšak nikoliv signifikantně vůči západní straně kmene). Tato skutečnost naznačuje, že největší míra působení větru přichází ze západního sektoru. Ten je v našich podmínkách nejen obecně považován za převažující směr působení (bořivého) větru, ale naznačují to i dlouhodobá měření. Dokládají to například záznamy směru větru z období let 1961 – 2010 ze stanice Tuřany (cca 63 km vzdušnou čarou na jihovýchod od oblasti výzkumných ploch), za kterých vyplývá, že více jak 48 % větrného proudění v intervalu rychlostí 11 – 15 m/s přichází ze sektoru západ nebo severozápad (za období 50 let celkem 548 takových událostí); totéž platí i o ojedinělém působení větru s rychlostí nad 21 m/s (FUKSOVÁ 2012). (Pozn.: Avšak v kategorii rychlosti větru 16 – 20 m/s je nejčastější směr větru, podle uvedeného padesátiletého měření, z jihu a jihovýchodu (ale takových událostí bylo za celé období pouze 26), (FUKSOVÁ 2012). Potvrzují i poznatky BEDNÁŘE (2009), který provedl analýzu významných větrných událostí s intenzitou mohutná vichřice a vyšší a jejich dopadu na výši nahodilé těžby přímo na území realizace výzkumu této disertační práce. Na základě podkladů ze stanic Přibyslav a Svratouch zjistil, že v období let 1997 až 2008 se bořivý vítr s intenzitou mohutné vichřice či orkánu (tj. s rychlostí přes 28,5 m/s; tedy nejvyšší dva stupně Beaufortovy stupnice – 11° a 12°) se na daném území vyskytl osmkrát, z toho šestkrát právě ze sektoru západ až severozápad (resp. 270° – 310°), zatímco dvakrát ze směru jihovýchod až jih (150° a 180°). Výše popsané potvrzuje skutečnost, že intenzivní působení větru lze objektivně skutečně předpokládat ze západního sektoru, což potvrzuje nejen signifikantně vyšší tvorba tlakového dřeva (resp. vyšší tloušťky letokruhů) na východní straně kmene na východním okraji kotlíku, a také na východní straně kmene u jedinců v clonné seči a na východní straně náseku (i když u clony a náseku nikoliv signifikantně oproti západní straně). Zároveň západní proudění (spolu s vlivem teploty na severním okraji, jak bylo výše již podrobně popsáno) vysvětluje i vyšší celkový přírůst na východním okraji násečných sečí, než na jejich severním okraji, a to v důsledku příznivějšího přísunu srážek na východní okraj násečných obnovních prvků (kotlík, násek). To se signifikantně prokázalo v případě kotlíku a méně výrazně (a nikoliv signifikantně) i v případě náseku. Zvýšená tvorba tlakového dřeva, ani vyšší celkový přírůst se však neprojevily na východním okraji holé seče.

Autor předložené disertace si v souvislosti se zjištěným mechanismem tvorby tlakového dřeva v okolí násečných a holosečných obnovních sečí dovoluje vyslovit myšlenku (která je však pouze hypotézou a nikoliv robustně podloženým výsledkem této práce), že tento jev může souviset s délkou porostní stěny násečného či holosečného obnovního prvku. Zatímco u kotlíku byl zřetelná (signifikantní) tvorba tlakového dřeva; v okolí náseku tento trend nebyl signifikantní, ačkoliv zvláště na východním okraji jej lze nalézt; v okolí holé seče se neprojevila tvorba tlakového



dřeva vůbec. Tvorba tlakového dřeva tak klesala s nárůstem výměry násečného či holosečného obnovního prvku a tím také s délkou jejich porostních stěn. Přitom čím je porostní stěna kratší, tím je vymezený sektor, ze kterého proniká větrné proudění do porostu užší a k výraznému mechanickému namáhání jedinců dochází ze stejného, specifického směru. Takový specificky vymezený směr větru a jeho mechanického působení pak u jedinců namáhaných dlouhodobě z téhož směru vede k tvorbě tlakového dřeva nebo vyššímu tloušťkovému přírůstu na odvrácené straně kmene, jak to vše popisuje SCHWEINGRUBER (1996), jakožto obrany před tímto směrem působení větru. Naopak při dlouhé porostní stěně vniká do porostu i vítr, jehož směr může být i téměř rovnoběžný s porostní stěnou (má k takovému průniku do porostu dostatečně dlouhý prostor) a na jedince proto působí vítr z širokého sektoru (obr. 56). K namáhání ze stejného směru dochází v takovém případě jen zřídka, vítr totiž stromy intenzivně namáhá často z mnoha různých směrů. Takovéto různorodé mechanické namáhání (namáhání při různých směrech větru) pak u jedinců nevede k tvorbě tlakového dřeva vůči jednomu, úzce vymezenému směru působení (a jak uvádí GANDELOVÁ ET AL. 2012, může sice vést v případě vícesměrného namáhání k tvorbě souvislého mezikruží; nicméně jak uvádí SCHWEINGRUBER 1996, méně intenzivní namáhání, nevede k tvorbě tlakového dřeva; analogicky totéž může nastat při vícesměrném namáhání). Celý popsaný mechanismus může také způsobovat, že při proudění ze západního sektoru je vyšší přísun srážek i na severním okraji náseku a hlavně holiny, a proto u nich nebyl zaznamenán signifikantní rozdíl v celkové výši přírůstu mezi severním a východním okrajem, jak se to bylo signifikantně prokázáno mezi severním a východním okrajem kotlíku.



Obr. 56: Potenciální směry průniku větru do porostu v závislosti na velikosti násečných, či holých sečí (a. – násek; b. – kotlík).



## 10 DOPORUČENÍ PRO PRAXI – I. ČÁST

### 10.1 Vazba výčetní kruhové základny a porostního světla

#### 10.1.1 Stručný nástin problematiky

Znalosti porostních strukturních charakteristik a jejich vlivu na světelné podmínky v porostní podúrovni jsou klíčové pro porozumění růstu a procesu obnovy v lesních ekosystémech (LIEFFERS ET AL. 1999). Světelné podmínky v porostní podúrovni jsou v úzké vazbě s výčetní kruhovou základnou porostu (G), (JENKINS, CHAMBERS 1989; MITCHELL, POPOVICH 1997). Celá řada autorů se proto zabývala otázkou vazeb a jejich vyjádření mezi taxačními veličinami porostu (nejčastěji výčetní kruhovou základnou nebo porostní zásobou) a světelnými podmínkami v porostní podúrovni, a to pro porosty různých dřevin, popřípadě porostních směsí, i různé porostní struktury a textury. CHRIMES A NILSON (2005) zjistili v nestejnověkém porostu smrku ztepilého signifikantní vazbu ( $p < 0,05$ ) mezi světelnou charakteristikou z analýzy hemisférické fotografie Op (resp. charakteristikou otevřenosti porostního zápoje) a výčetní kruhovou základnou (G) porostu, a to při korelaci  $R^2 = 40 \%$  (při lineálním proložení). GREIS A KELLOMÄKI (1981) uvádějí u stejnověkého dospělého porostu smrku ztepilého (105 let) signifikantní vazbu ( $p < 0,001$ ) mezi difúzní složkou záření z hemisférické fotografie, vyjádřenou světelnou charakteristikou ISF a G, přičemž jimi zjištěná korelace dosahovala vysoké hodnoty přes 97 %. V totožných podmínkách jako tato disertace, konkrétně ve stejnorodé smrkové monokultuře (věk 110 let) zjistil JALOVIAR ET AL. (2013) vysoce signifikantní ( $p < 0,01$ ) vazbu mezi výčetní kruhovou základnou a veličinami Op a ISF ( $R^2 = 51$  resp. 55 %), avšak nikoliv se zbylými dvěma vyšetřenými světelnými charakteristikami DSF a TSF. STANCIOIU A O'HARA (2006) hledali tutéž vazbu ve strukturně bohatých porostech porostní směsi jedle bělokorá, buk lesní a smrk ztepilý, a to konkrétně mezi hodnotou relativního světelného požitku (PACL – poměr hustoty světelného toku PPFD změřený světelnými senzory nad a pod porostem) vůči G a dospěli k signifikantnímu exponenciálnímu modelu, ve kterém docházelo k výraznému poklesu hodnoty PACL s nárůstem G do hodnoty cca 40 – 50 m<sup>2</sup>/ha, poté byl pokles porostního světla s nárůstem G již pozvolnější, až se intenzita porostního světla kolem 95 m<sup>2</sup>/ha hodnoty kruhové základny začala asymptoticky přibližovat nule. Také VALLADARES A GUZMÁN (2006) zjistili signifikantní vztah mezi G a světelnými veličinami přímého a difúzního záření (veličin DSF a ISF z hemisférické fotografie) ve strukturně bohatém porostu dubu cesmínovitého (*Quercus ilex* L.). MITCHELL A POPOVICH (1997) zkoumali vazbu mezi G a pokryvností porostního zápoje (tedy inverzní hodnotou k hodnotě GFr), a to v porostech borovice těžké (*Pinus ponderosa* Dougl.). Došli k nalezení signifikantního ( $p < 0,05$ ) polynomiálního modelu o vysoké korelaci  $R^2 = 84 \%$  u souborného hodnocení všech porostů bez ohledu na jejich růstovou fázi; při samostatném hodnocení mladých růstových fází lesa (po růstovou fázi tyčoviny) našli signifikantní model s korelací  $R^2 = 82 \%$  a při samostatném hodnocení kmenovin vykazoval nalezený signifikantní model korelaci 87 %.

#### 10.1.2 Aplikace výstupů předložené disertační práce o porostním světle – metodika

Vztah mezi výčetní kruhovou základnou obnovně rozpracovaného stejnověkého a stejnorodého smrkového porostu a světelnými podmínkami jeho porostní podúrovně byl v předložené disertační práci řešen na výzkumných plochách pro měření růstové dynamiky smrku ztepilého, a to na ploše U Drtiče a U Tornádové (výzkumná plocha Nad OM nebyla do tohoto hodnocení zahrnuta z důvodů její malé výměry). Na ploše U Drtiče byly pro tento účel hodnoceny v rámci existující sítě 3 x 3 m větší celky, a to čtverce o





velikosti 9 x 9 m (zahrnující celkem 9 ploch výzkumné sítě 3 x 3 metrů); na ploše U Tornádové (z důvodů celkových rozměrů plochy 12 x 21 m) čtverce 12 x 12 m (zahrnují 16 ploch sítě 3 x 3 m). V těchto čtvercích byla spočtena dílčí výčetní kruhová základna a světelné charakteristiky GFr, Op, DSF, ISF a TSF, spočtené z hodnot všech zahrnutých bodů sítě (devíti res. šestnácti) a to jako (i) aritmetický průměr hodnot a (ii) jako medián hodnot. Dále byly do hodnocení zahrnuty všechny výzkumné plochy s podsadbami buku lesního, kde byla spočtena G pro celou plochu a také světelné charakteristiky (*i* – aritmetický průměr; *ii* – medián) ze všech hemisférických snímků pořízených na výzkumné ploše. Finální soubor dat měl tedy podobu 97 hodnot G a k ní vztažených hodnot pěti světelných charakteristik (GFr, Op, DSF, ISF, TSF), vypočítaných jako aritmetický průměr, a dále pěti světelných charakteristik, vypočítaných jako medián. Hodnoty G v souboru představovaly rozpětí od cca 13 do více jak 84 m<sup>2</sup>/ha. Následně byla provedena statistická testování dat, přičemž pro snadnou uchopitelnost výsledků a jednoduché praktické budoucí použití bylo voleno vždy lineární proložení (které však zároveň oproti polynomickému či exponenciálnímu nevykazovalo výrazně nižší korelaci). Z výsledků statistických analýz bylo zjištěno, že u všech světelných veličin byla těsnější (být nepatrně) korelace mezi G a světelnými charakteristikami vypočítaných jako aritmetický průměr změřených hodnot, proto jsou dále uváděny jejich nalezené regresní modely.

### 10.1.3 Aplikace výstupů předložené disertační práce o porostním světle do pěstební praxe

Možnosti uplatnění poznatků o intenzitě porostního světla při obnovním rozpracování stejnorodých smrkových porostů skrze stanovení výčetní kruhové základny obnovovaného porostu G (m<sup>2</sup>/ha) uvádí tab. 38. Na základě uvedených regresních modelů je možné nejen dovození hodnoty výčetní kruhové základny při snaze dosáhnout stanovenou úroveň porostního světla v porostní podúrovni, ale je naopak také možné odvození úrovně porostního světla v porostní podúrovni při konkrétní hodnotě výčetní kruhové základny porostu.

Tab.38: Regresní modely a výsledky statistických analýz vazby výčetní kruhové základny G (m<sup>2</sup>/ha) stejnorodých vyspělých kmenovin smrku ztepilého a veličin porostního světla v jejich podúrovni.

charakteristika porostního světla	proměnná x/y	regresní model	R <sup>2</sup> (%)	p	r <sub>s</sub>
GFr	G/GFr	y = 29,0831 – 0,1523*x	24,9	0,0000	-0,5401
	GFr/G	y = 82,5161 – 1,632*x			
Op	G/Op	y = 29,3315 – 0,1551*x	25,5	0,0000	-0,5491
	Op/G	y = 83,0428 – 1,6471*x			
DSF	G/DSF	y = 0,2552 – 0,0012*x	9,8	0,0020	-0,2364
	DSF/G	y = 62,1565 – 78,6946*x			
ISF	G/ISF	y = 0,3299 – 0,0019*x	32,6	0,0000	-0,6182
	ISF/G	y = 89,0129 – 174,4774*x			
TSF	G/TSF	y = 0,2649 – 0,0013*x	12,3	0,0005	-0,2819
	TSF/G	y = 65,465 – 92,6757*x			

Pozn.: signifikantní hodnoty p a r<sub>s</sub> jsou značeny červeně; veličiny GFr a Op dosahují na volné ploše hodnoty 100; veličiny DSF, ISF, TSF dosahují na volné ploše hodnoty 1

Těsnost korelace byla snížena začleněním ploch pro výzkum růstové dynamiky smrku ztepilého, neboť dané výzkumné téma vyžadovalo realizaci na plochách s vysokým, i strmým gradientem světelných podmínek, a šlo proto o plochy v okolí porostních mezer s kombinací nepravidelné clonné seče. Strmý gradient porostního světla na uvedených plochách však negativně ovlivňuje závislost a hledání regresních vztahů mezi G obnovovaného porostu a světelnými podmínkami porostní podúrovně. Proto lze konstatovat, že uplatnění regresních modelů při tvorbě clonných sečí s převážně homogenní clonou na celé ploše clonné seče přinese vyšší těsnost vztahu mezi kruhovou základnou a porostním světlem (zvláště v případě vztahů s veličinami otevřenosti porostního zápoje – GFr, Op a difuzní složkou záření – ISF). To dokazuje skutečnost, že při analýze pouze clonných sečí nad podsadbami buku (19 hodnot) byla zjištěná



vysoká korelace při  $R^2 = 73,1 \%$ , resp.  $74,1 \%$ , resp.  $68,9 \%$ , resp.  $77,8 \%$ , resp.  $72,0 \%$  (v pořadí GFr, Op, DSF, ISF, TSF); dokazují to i studie dalších autorů (např. GREIS, KELLOMÄKI 1981; CHRIMES, NILSON 2005; STANCIOIU, O'HARA 2006; JALOVIAK ET AL. 2013 apod.).

## 10.2 Předstih růstové dynamiky umělé obnovy buku lesního před růstovou dynamikou přirozené obnovy smrku ztepilého

### 10.2.1 Aplikace výstupů o dynamice výškového růstu buku a smrku – metodika

Statistická šetření relativního výškového růstu ( $RHG = TI/H$ ; kde TI je délka výškového přírůstu za poslední vegetační období a H je celková výška jedince) přinesla v případě přirozené obnovy smrku (v rozmezí výšky 10 – 431 cm), stejně jako v případě umělé obnovy buku lesního (ve věku 5 – 20 let) prokázání signifikantních regresních modelů světla a RHG. U obou sledovaných dřevin byla zjištěna signifikantní vazba mezi RHG s každou ze studovaných veličin porostního světla, resp. otevřenosti porostního zápoje. Regresní modely RHG v závislosti na uvedených světelných charakteristikách v případě smrku zobrazuje tabulka 10; v případě buku tabulka 21. Pro porovnání výškové růstové dynamiky obou dřevin byla hledána rovnost jejich regresních modelů RHG a příslušné světelné veličiny (tj. 5 dvojic regresních modelů), resp. průsečík modelů a jeho pozice na ose x. Porovnána pak byla také celková růstová dynamika, a to na obou intervalech nezávisle proměnné – před a za průsečíkem. Nalezená výsledná hodnota x dané světelné veličiny, při které se regresní modely RHG smrku a buku protnuly, byla přepočítána pomocí regresních modelů světelných veličin a G (tab. 38) na hodnotu G obnovovaného stejnorodého smrkového porostu.

### 10.2.2 Aplikace výstupů o dynamice výškového růstu buku a smrku do pěstební praxe

Výsledky zobrazuje tabulka 39. Obrázek 57 znázorňuje průběh regresních modelů RHG obou dřevin s nezávisle proměnnou TSF, tj. s relativním množstvím celkového dopadajícího záření. Průběhy modelů v rámci všech světelných veličin byly téměř identické, stejně jako hodnota x průsečíků a z toho odvozená hodnota G stejnorodých vyspělých kmenovin smrku ztepilého (viz tab. 39).

**Uměle obnovený buk svojí dynamikou výškového růstu převyšuje dynamiku výškového růstu přirozené obnovy smrku při výčetní kruhové základně vyšší, než cca 39 – 41 m<sup>2</sup>/ha; tedy při světelném požitku menším než je cca 25 – 30 % světla volné plochy. Při nižší hodnotě výčetní kruhové základny, resp. vyšším světelném požitku, má převahu v otázce dynamiky výškového růstu přirozená obnova smrku.**

Tato zjištění odpovídají i pracím dalších autorů, zvláště pak obdobně zaměřené studii STANCIOIU A O'HARY (2006) v rumunských Karpatech. Ti prokázali, že při světelných podmínkách menších než 20 – 35 % volné plochy (PAFL), resp. nad hranicí výčetní kruhové základny  $G >$  cca 35 m<sup>2</sup>/ha, vykazují buk a jedle vyšší dynamiku výškového růstu, než smrk; naprostá růstová dominance smrku nad bukem a jedlí nastává podle STANCIOIU A O'HARY (2006) při  $G <$  cca 15 m<sup>2</sup>/ha. Hodnoty G od STANCIOIU A O'HARY (2006) jsou pro horní porostní úroveň nikoliv stejnorodého smrku, ale pro porostní skladbu jedle, buk, smrk; zvláště zastoupení buku znamenalo při daném světelném požitku v porostní podúrovni menší G horní porostní úrovně. Také CAMERON A HANDS (2010), v podmínkách převodu na výběrný les ve Skotsku, uvádějí v případě smrku ztepilého za výčetní kruhovou základnu redukující růst smrku  $G = 32$  m<sup>2</sup>/ha – ovšem pro redukci růstu jedinců větších dimenzí rostoucích v porostní podúrovni, a to až do výčetní tloušťky 8 cm (tedy růstovou fází tyčkovin; této růstové fáze jedinci smrku ztepilého v této disertaci nedosahovali; přitom s nárůstem dimenze narůstá u dřevin nárok na světlo). SCHÜTZ (2002) tuto hranici redukce růstu smrku zjistil na úrovni  $G = 33$  m<sup>2</sup>/ha, avšak ve výběrných lesích, tedy pro ještě větší dimenzi jedinců než CAMERON A HANDS (2010), resp. veškeré tloušťkové třídy nedosahující horní porostní úrovně. Také JALOVIAK ET AL. (2013) uvádí v Oravských Beskydách (850



– 900 m n.m.) nejmenší růstovou dynamiku (roční přírůst) smrku oproti buku a jedli do 30, resp. 35 % světelného požitku volné plochy (ISF, resp. TSF), dokonce při růstové dominanci buku nad jedlí pod uvedenou světelnou hranicí. PAGE ET AL. (2001) u smrku sitky ve Skotsku zjistila, že výčetní kruhová základna obnovovaného porostu, kdy je přírůst bočních prýtů přirozené obnovy menší než přírůst terminálu (tj. poměr přírůst terminálu/přírůst laterální je větší než 1), je při  $G < 32 \text{ m}^2/\text{ha}$ . Zároveň výsledky této disertace potvrzují poznatky VON LÜPKEHO (1998) v Německu, když konstatuje, že buk je kompetičně silným druhem vůči ostatním listnáčům zvláště ve světelných podmínkách pod 30 % světelného požitku volné plochy. Také COLLET ET AL. (2008) v severovýchodní Francii zjistila nejvyšší výšku přirozené obnovy tvořenou bukem a klenem také právě při 30 % světelného požitku (PACL), přitom v těchto podmínkách oba druhy dominovaly nad ostatními listnáči (10 ostatních druhů). (Pozn.: Avšak světelné podmínky růstového optima buku oproti jasanu a klenu, které výrazně senzitivněji reagují na trofnost stanoviště, se na živných stanovištích nižších poloh mohou snižovat k hodnotě okolo 20 % světelného požitku (ISF), jak dokazuje PETRITAN ET AL. (2009), či dokonce i k 15 % ISF (PETRITAN ET AL. 2007)). V souladu s VON LÜPKEM (1998) a COLLET ET AL. (2008) se v této disertaci prokázalo, že právě v takových světelných podmínkách je buk kompetičně silným i vůči smrku, což potvrzují také poznatky LÖFA ET AL. (2007) z jižního Švédska o růstu uměle obnoveného buku a smrku, který do cca 30 % světelného požitku (PACL) zjistil progresivní nárůst výšky buku, a poté pozvolný, asymptotický nárůst jeho výšky; zatímco u smrku zprvu pozvolný a od 30 % progresivní nárůst výšky. Také podle studie GREISE A KELLOMÄKIHO (1981) ve Finsku je hranice, pod kterou smrk ztepilý vytváří deštníkovitý (deskovitý) tvar koruny, resp. kdy je laterální přírůst je vyšší než výškový přírůst a ztrácí se tak výšková dynamika růstu, 30 % difuzní složky záření volné plochy (ISF). Také RUMPF A PETERSEN (2008) v Německu potvrzují, navzdory úzkému vymezení jejich studie (tj. 3 – 23 % ISF), zjištění této práce, když v uvedeném rozpětí pod 23 % ISF našli vyšší růstovou dynamiku přirozené obnovy buku, oproti přirozené obnově smrku. Tato zjištění jsou v souladu i s fyziologickými poznatky; např. GRASSI A BAGNARESI (2001) zjistili průsečík regresních modelů maximální rychlost transportu elektronů pro regeneraci RuBP (tj.  $J_{\max}/\text{plocha}$ ;  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ; jedna z veličin limitace fotosyntézy – BENEŠOVÁ 2014) smrku ztepilého a jedle bělokoré při cca 22 % (PPFD) světelného požitku volné plochy. Přitom do hodnoty průsečíku má vyšší  $J_{\max}$  jedle (a tím vyšší potenciál fotosyntézy) jako dřevina s vyšší stínšášenlivostí, poté smrk. Uvážíme-li obecně vyšší stínšášenlivost jedle oproti buku (např. MATIC ET AL. 2000, ČATER, LEVANIČ 2013) je průsečík  $J_{\max}$  buku a smrku v intervalu blízko nad 22 % světla zřejmý. Ale i další autoři, zvláště MADSEN (1994), EMBORG (1998), AMMER (2003), COLLET A CHENOST (2006), AMMER ET AL. (2008)<sup>2</sup> hovoří o vysokém růstovém potenciálu buku při světelných podmínkách do cca 30 – 40 % světelného požitku volné plochy. Zjištění této disertace o absenci vysoce progresivní růstové dynamiky ve vyšších světelných podmínkách u buku potvrzují např. VON LÜPKE (1998), EMBORG (1998), PETRITAN ET AL. (2007, 2009) a KUNSTLER ET AL. (2005) při porovnání růstové dynamiky buku a dalších druhů na velkých plochách, popř. ve vysokých světelných podmínkách.

Pozn.: ČATER A LEVANIČ (2013) našli okolo hodnoty 26 % ISF průsečík regresních modelů  $A_{\max}$  (maximální intenzita asimilace;  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) a  $\Phi$  (kvantový výtěžek, indikující vyšší efektivitu asimilace) jedle a buku; jedle do této hodnoty vykazovaly vyšší parametry obou veličin než buk, poté naopak. To zvláště s přihlédnutím k poznatkům STANCIOIU A O'HARY (2006) a GRASSIHO A BAGNARESIHO (2001) naznačuje, že při hodnotách v intervalu cca (20) 25 – 30 (35) % světelného požitku volné plochy pravděpodobně dochází k průsečíku růstové dynamiky a fyziologických pochodů všech tří dřevin hercynské směsi – buku, smrku, i jedle. Přitom do tohoto světelného rozpětí dominuje jedle, poté buk a nakonec smrk, zatímco nad uvedeným světelným rozpětím se dominance jmenovaných dřevin zcela převrací. Dominance růstu buku a jedle nad smrkem je pod uvedeným světelným rozpětím vždy zjevná, ale dominance mezi jedlí a bukem se může lišit na základě konkrétních podmínek, ať již ve prospěch dominance jedle (STANCIOIU, O'HARA 2006; ČATER, LEVANIČ 2013), či ve prospěch buku (JALOVÍAR ET AL. 2013).



Tab. 39: Regresní modely relativního výškového růstu (RHG) a světelných veličin u buku i smrku a hodnota  $x$  průsečíku dané dvojice modelů;

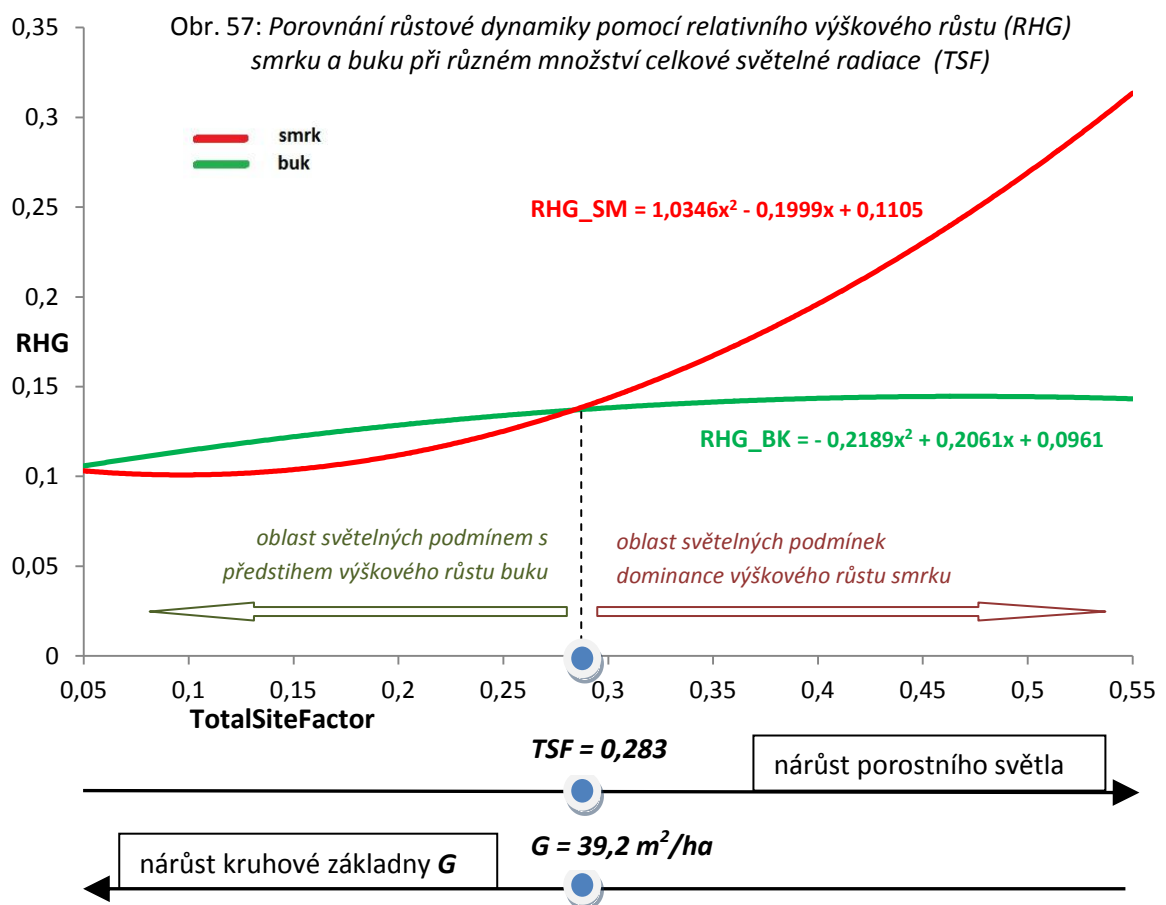
s přepočtem na výčetní kruhovou základnu  $G$  (podle regresních modelů v tab. 38).

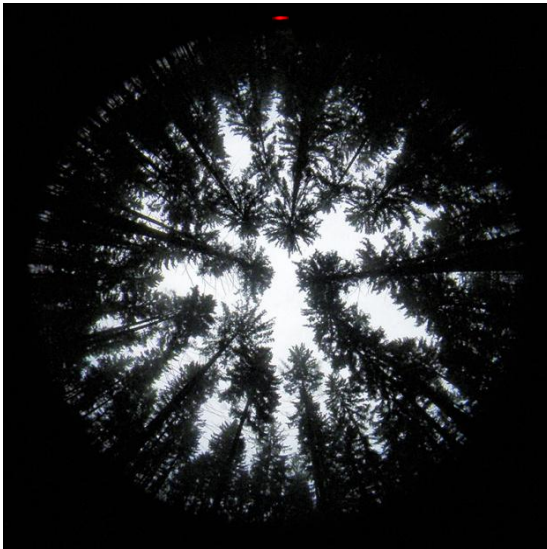
veličina světla	dřevina	regresní model RHG s danou světelnou veličinou	průsečík modelů při $x$ :	$G$ (m <sup>2</sup> /ha) odpovídající hodnotě $x$ průsečíku
GFr	smrk	$RHG = 0,1904 - 0,0151 * x + 0,0005 * x^2$	25,5	40,9
	buk	$RHG = 0,0725 + 0,0031 * x - 0,000032 * x^2$		
Op	smrk	$RHG = 0,1911 - 0,015 * x + 0,0005 * x^2$	25,1	41,7
	buk	$RHG = 0,0721 + 0,0031 * x - 0,000032 * x^2$		
DSF	smrk	$RHG = 0,1104 - 0,1592 * x + 0,8724 * x^2$	0,292	39,2
	buk	$RHG = 0,1024 + 0,1799 * x - 0,1951 * x^2$		
ISF	smrk	$RHG = 0,1813 - 1,1899 * x + 3,5281 * x^2$	0,289	38,6
	buk	$RHG = 0,0689 + 0,3038 * x - 0,2932 * x^2$		
TSF*	smrk	$RHG = 0,1105 - 0,1999 * x + 1,0346 * x^2$	0,283	39,2
	buk	$RHG = 0,0961 + 0,2061 * x - 0,2189 * x^2$		

Pozn.: veličiny GFr a Op dosahují na volné ploše hodnoty 100; veličiny DSF, ISF, TSF dosahují na volné ploše hodnoty 1.

\* zobrazený průběh regresních modelů, viz obr. 57

Regresní modely smrku zahrnují přirozenou obnovu v rozmezí 10 – 431 cm, regresní modely buku zahrnují umělou obnovu ve věku 5 – 20 let od založení sadbou. Z důvodu, že jde o modely polynomů druhého stupně, byl průsečík modelů v případě všech sledovaných světelných veličin ještě okolo hodnoty cca 5 %, resp. 0,05. S ohledem na velmi nízkou hodnotu, jakou takové světelné podmínky představují pro růst a přežití dřeviny, nebyl tento průsečík uvažován za biologicky opodstatněný.





Obr. 58: Zobrazení přibližné podoby stavu porostního zápoje stejnorodého a stejnověkého smrkového porostu, odpovídající bodu zvratu předstihu výškového růstu buku oproti smrku rostoucích v porostní podúrovni. Konkrétní hodnoty tohoto hemisférického snímku jsou:  $GFr = 28,1$ ;  $Op = 28,4$ ;  $DSF = 0,271$ ;  $ISF = 0,316$ ;  $TSF = 0,277$ , oproti exaktním hodnotám průsečíků regresních modelů, jak jsou uvedeny v tabulce 39.

## 11 SOUHRN; DOPORUČENÍ PRO PRAXI – II. ČÁST

- Smrk ztepilý vykazuje značnou schopnost morfologických adaptací na dané světelné podmínky. Svůj růst dokáže adaptovat v závislosti na konkrétních světelných podmínkách, a to alokací přírůstu do výškového růstu v podmínkách dostatku porostního světla pro dosažení co nejvýhodnější výškové (sociální) pozice, zatímco v podmínkách velmi nízkého světelného požitku dokáže téměř zcela redukovat výškový růst a dostupný přírůst biomasy alokovat do laterálního růstu při současné redukci délky živé koruny. Morfologické adaptace se tak odehrávají právě na úrovni přesunu přírůstu mezi výškovým růstem, laterálním růstem a souběžnými změnami délky živé koruny (viz modifikace na úrovni RHG, ADR, RCL, TK, SZ, SK, Cl, Š (1,2), SR, TI – viz kap. 4.1). Morfologické adaptace smrku jsou natolik výrazné, že podle srovnání některých autorů dosahují až úrovně morfologických adaptací jedle bělokoré – rozdíl ve stínasáňenlivosti obou druhů tak leží především v adaptacích fyziologických. Pěstebními opatřeními a prací s porostním zápojem lze proto účinně ovlivňovat růstovou dynamiku přirozené obnovy smrku při zachování jeho životaschopnosti. Za hranici světelných podmínek, od kterých smrk začíná přednostně investovat přírůst do výškového růstu, lze považovat bod progresivního nárůstu výškového růstu, a to nad cca 30 % světelného požitku volné plochy (str. 235)
- Samotná hustota přirozené obnovy smrku je přímo ovlivněna světlem jen v malé míře. Na hustotě se výrazně podílejí, a to již záhy od růstové fáze náletu, vztahy intraspecifické kompetice; tyto kompetiční vztahy zcela převáží nad vlivem světla při horní výšce přirozené obnovy nad 70 (100) cm (viz str. 117). To dokládá také skutečnost, že dimenze a souběžně hustota již se světlem korelují podstatně výrazněji (viz RI – str. 123). Vliv porostního světla je spíše v rovině nepřímého vlivu prostřednictvím působení na ostatní ekologické faktory, jako je vlhkost a celkové stanovištní mikroklima, což také potvrzují poznatky dalších autorů.
- Výškový a ještě více tloušťkový růst buku je prokazatelně ovlivněn světelnými podmínkami; růst pozitivně koreluje s porostním světlem. Jednoznačný vliv se ukázal nejen na celkovou výšku (H) a výčetní tloušťku (DBH), ale také na relativní výškový i relativní tloušťkový přírůst (RHG, resp. RRG). (viz kap. 6.1)
- Morfologická kvalita buku je prokazatelně ovlivněna porostním světlem. S nárůstem porostního světla klesá morfologická kvalita jedinců nejen z pohledu hodnocení podle kvalitativní stupnice, ale tento jev je prokazatelný také po stránce přímých morfologických změn, jako jsou změny úhlu nasazení větvení.





- Zatímco změny na úrovni alokace biomasy do větví či kmene, stejně jako morfologické změny na úrovni délky a tloušťky větve přímo souvisí s morfologickou kvalitou jedince (a světlem jsou ovlivněny právě prostřednictvím výrazného vlivu na morfologickou kvalitu jedince), změny na úrovni úhlu nasazení jsou porostním světlem ovlivněny přímo, a to bez ohledu na konkrétní morfologickou kvalitu jedince. Proto jedinci buku, dosahující navzdory vyšším světelným podmínkám, ve kterých rostou, relativně vysoké morfologické kvality, mají v důsledku nižšího úhlu nasazení větvení (tím narůstajícímu riziku vzniku tlakových vidlic a ohrožení apikální dominance) vyšší predispozice k poklesu své kvality, než stejně kvalitní jedinci rostoucí při nižším světelném požitku (viz kap. 6.3.2).
- Podíl jednotlivých kvalitativních tříd buku v rámci čtyř druhů obnovních prvků – clonná seč, kotlík, násek, holá seč, se zřetelně lišil, a to po celé sledované věkové rozpětí bukových výsadeb, tj. 5 – 20 let od založení. Kvalita buku na jednotlivých obnovních prvcích klesá v tomto pořadí obnovních sečí: clonná seč – kotlík – násek – holá seč ve směru od nejvyšší kvality k nejnižší kvalitě (viz str. 154).
- Štíhlostní kvocient buku je prokazatelně ovlivněn světelnými podmínkami. S nárůstem porostního světla klesá hodnota štíhlostního kvocientu (viz str. 155). Štíhlostní kvocient signifikantně pozitivně koreluje s morfologickou kvalitou buku. S poklesem štíhlostního kvocientu klesá morfologická kvalita buku (viz str. 156).
- Pro dosažení nadprůměrné kvality buku (tj. kvalitativních tříd 1 a 2), je nutné dodržení hodnoty štíhlostního kvocientu nad hodnotou 170. Pro dosažení hodnoty štíhlostního kvocientu 170 a vyšší, je nutné použití takových obnovních prvků, které vytvářejí porostní světlo menší než cca 45 % (max. 55 %) světelného požitku volné plochy (str. 153 a 156). Tyto světelné podmínky vždy převyšují obnovní seče: (i) násek a (ii) holina (viz kap. 6.1.1 a 6.1.2). Násek a zvláště holá seč nedávají (přinejmenším při uvážení zde zkoumaných a v současné době uplatňovaných hektarových počtů sazenic), na základě zjištěného vývoje morfologické kvality v prvních 20 letech od založení, předpoklad dosažení budoucích kvalitních porostů buku lesního. Přínos takovýchto porostů bude v budoucnu v rovině funkce zpevňující, meliorační a semenného zdroje a funkce pro posílení biodiverzity a dalších, tzv. mimoprodukčních funkcí.
- Jednorázové uvolnění bukových podsadeb domýtnou fází clonné seče přináší ve dvou následujících letech po uvolnění signifikantně vyšší tloušťkový přírůst během prvního a druhého vegetačního období (ve druhém roce je navíc ještě akcelerován a signifikantně vyšší, než v prvním roce po uvolnění). Výškový přírůst zůstává během dvou let po uvolnění totožný, jako přírůst před domýtnou fází clonné seče, i jako výškový přírůst u stejně starých jedinců rostoucích stále pod horní porostní clonou (v podsadbě). Jednorázové otevření horního porostního zápoje s sebou dále přináší výrazný pokles morfologické kvality, a to již v prvním roce a ještě výrazněji ve druhém roce po jednorázovém uvolnění. Tento kvalitativní pokles opět koreluje se změnou štíhlostního kvocientu – při konstantním výškovém růstu a naopak akceleraci tloušťkového růstu dochází ke snižování štíhlostního kvocientu během obou let následujících po jednorázovém uvolnění horní porostní clony. (viz kap. 6.1.8)
- Buk lesní prokázal v plném rozsahu schopnosti vysoce stínsnášející dřeviny. Nejen v otázce celkových, somatických morfologických adaptací; nižší dynamikou růstu ve vyšších světelných podmínkách; prosperitou i při nízkých světelných podmínkách, ale také schopnostmi morfologických a anatomických adaptací orgánů – listů. Morfologické a anatomické adaptace listů na světelné podmínky jsou u buku výrazné – s poklesem světelného požitku obnovní seče narůstá plocha čepele, a to prostřednictvím nárůstu délky i šířky čepele – ovšem nárůstem šířky výrazněji, než nárůstem délky. Dále se u buku v zástinu snižuje hmotnost listů a klesá také specifická hmotnost listů (LMA). Zvláště změny na úrovni LMA jsou velmi výrazné a dokazují značné anatomické adaptace; buk se tímto řadí mezi listnáče s nejvyšší stínsnášenlivostí. Také pokles hmotnosti listů v zástinu, navzdory nárůstu plochy listů, buk řadí k vysoce stínsnášejícím listnatým



dřevinám (tento vývoj u světlomilných druhů, jako jsou duby, nenastává). Adaptační senzitivita listů buku na světelné podmínky je natolik výrazná, že ji ovlivňují nejen podmínky horní světelné dotace, utvářené typicky druhem obnovní seče, ale také světelné podmínky modifikované průchodem světla korunou vrstvou samotných bukových jedinců. To dokládají zjištěné signifikantní rozdíly v rámci vertikálního profilu koruny, prokázané v rámci všech sledovaných parametrů listů, a to na všech čtyřech sledovaných obnovních sečích. (viz kap. 6.2.1) Fyziologické (biochemické) adaptace se projevily především v otázce obsahu dusíku (N). Ačkoliv i u vápníku (Ca) a slabě také u fosforu (P) a draslíku (K) byly sledovány signifikantní změny korelující s gradientem světelných podmínek obnovních sečí; případně byly zjištěny signifikantní změny v rámci vertikálního profilu koruny (P a především Mg). Tato otázka by si tedy v budoucnu zasloužila další podrobný výzkum – s ohledem na výrazné změny hmotnosti listů se světelným gradientem, by bylo vhodné zaměření výzkumu také na obsahu makroelementů na jednotku plochy (popř. ve vztahu k specifické hmotnosti – LMA, či specifické ploše – SLA). (kap. 6.2.2)

- V rámci hodnocení vlivu čtyř zkoumaných obnovních sečí na obnovovaný porost z pohledu světlostního přírůstu, byla signifikantně nejvyšší celková hodnota světlostního přírůstu zaznamenána v clonné seči, a to signifikantně oproti kotlíku, náseku, i holé seči. Kotlík vykazoval zřetelně nejnižší celkovou míru světlostního přírůstu, a to signifikantně oproti všem třem obnovním sečím. Světlostní přírůst v okolí náseku i holiny byl v otázce celkové výše téměř totožný, a byl v obou případech signifikantně vyšší než u kotlíku a signifikantně nižší než v clonné seči. (viz kap. 8.1.5)
- Jedinci mateřského porostu smrku rostoucí v clonné seči projevili schopnost opakované reakce, tj. opakované iniciace světlostního přírůstu na uvolňovací fázi clonné seče, a to i při relativně malé intenzitě takové uvolňovací seče (viz str. 100).
- Použití clonné seče ( $G = \text{cca } 25 - 40 \text{ m}^2/\text{ha}$ ) iniciuje u smrkových jedinců mateřského porostu rostoucích na ploše clony, za období 10 let po vytvoření seče, o cca 33 % vyšší průměrný celkový tloušťkový přírůst jednoho stromu, než je tomu u stromů v okolí náseku a holiny za stejné časové období; a o 52,5 % vyšší přírůst, než je tomu u stromů v okolí kotlíku. Násek a holina vykazují oproti kotlíku zvýšení celkového tloušťkového přírůstu o cca 14 – 15 %.
- Alokace přírůstu je v případě clonné seče primárně směřována do bazální části kmene; naopak v případě náseku a holiny do oblasti počátku živé koruny. Z toho důvodu je rozdíl mezi hodnotovým přírůstem v clonných sečích oproti náseku a holině ještě vyšší, než celkový tloušťkový (popř. objemový) přírůst, jak je uvedeno v předchozím bodě (viz kap. 8.1.6).
- Celkový světlostní přírůst okolo kotlíku je malý. Tento malý světlostní přírůst je investován do báze (resp. báze vykazuje zcela totožný přírůst, jako v případě náseku a holiny), ale z důvodu menšího celkového přírůstu pak jedinci v okolí kotlíku neinvestují do zvýšeného přírůstu horní části kmene, jak se to děje v okolí náseku a holiny. To ve svém důsledku (spolu s výraznými změnami na úrovni alokace přírůstu na stranu kmen odvrácenou od kotlíku – viz níže), vede k tomu, že kotlík alokací svého světlostního přírůstu zvyšuje svojí mechanickou stabilitu, zatímco násek i holina svojí výraznou alokací přírůstu do horní části kmene (a tím zvyšování plnodřevnosti kmenů a jejich těžiště) kontinuálně snižují svojí mechanickou stabilitu (viz kap. 8.1.6). Lze konstatovat, že alokací přírůstu (nejsou uvažovány možné změny na úrovni kořenů) jedinci okolo náseku a holiny navyšují v čase mechanickou stabilitu porostních stěn v okolí náseků a hlavně holin.
- Tloušťkový přírůst v místě nasazení živé koruny je u jedinců mateřského porostu v okolí náseku a holiny o 6,9, resp. 6,3 % vyšší, než na bázi; naopak u stromů okolo kotlíku je o 16,9 % menší než na bázi; v případě jedinců z clonné seče je přírůst na počátku živé koruny o 17,1 % menší než na jejich bázi. V okolí náseku a holiny dochází formou alokace přírůstu k tvorbě více plnodřevných kmenů; v okolí kotlíku a zvláště v clonné seči směřuje alokace přírůstu k tvorbě spádnějších kmenů.



- Jedinci mateřského porostu rostoucí v rámci clonné seče a v okolí kotlíku zvyšují svojí mechanickou stabilitu. Nejenže svůj přírůstek alokují signifikantně nejvíce do bazální části, ale zároveň vykazují změny alokace přírůstu v rámci obvodu kmene. Konkrétně v clonné seči vykazují vyšší míru k alokaci biomasy do konkrétních světových stran (především ve směru východ – západ; přičemž ve všech výškových úrovních výrazněji ve prospěch východní strany kmene). Jedinci v okolí kotlíků alokují svůj přírůstek více na odvrácenou stranu od kotlíku (zvláště výrazně na východní stranu kmene na východním okraji kotlíku; ale také na severní stranu kmene na severním okraji). Naopak u jedinců v okolí holiny nebyly zjištěny žádné změny alokace v rámci obvodu kmene, a to ani s ohledem na světové orientace v rámci kmene, ani s ohledem na strany kmene směřující k obnovní seči nebo naopak odvrácené od obnovní seče; u náseku se zvýšená alokace na odvrácenou stranu kmene projevila (nikoliv signifikantně), stalo se tak více na bázi kmene, na východní straně kmene při východním okraji náseku.

Hlavní přínosy (+) a úskalí (-) jednotlivých obnovních sečí z pohledu hodnocených hledisek a zvláště cílů PŘEMĚN porostní druhové skladby:

KOTLÍK:

- + vysoká morfologická kvalita vnášeného buku
- + příznivý úhel nasazení větvení u buku, podporující udržení aktuální morfologické kvality buku
- + příznivá hodnota štíhlostního kvocientu buku z pohledu jeho kvality, menší tloušťkový růst oproti náseku a holině
- + v porovnání k náseku a holině je alokace přírůstu smrkového obnovovaného porostu v okolí kotlíku taková, že nesnižuje mechanickou stabilitu obnovovaného porostu
- malý (nejnižší) světlostní přírůstek smrkového obnovovaného porostu v okolí kotlíku

NÁSEK a HOLINA (ještě výrazněji u holiny než u náseku je značeno\*):

- + vyšší světlostní přírůstek smrkového obnovovaného porostu v okolí náseku v porovnání s kotlíkem
- + vysoký výškový růst vneseného buku\*
- nízká morfologická kvalita vneseného buku\*
- světelné podmínky výhodné pro rychlý růst přirozené obnovy smrku z bočního náletu – riziko růstového převýšení a uzavření vnášeného buku
- nepříznivá hodnota štíhlostního kvocientu buku z pohledu jeho kvality, vysoká intenzita tloušťkového růstu\*
- nepříznivý úhel nasazení větví u buku, zvyšující riziko setrvalého poklesu morfologické kvality vnášeného buku i u těch jedinců, kteří aktuálně vykazují vyšší kvalitu
- alokace světlostního přírůstu u smrkového obnovovaného porostu v okolí náseku a holiny snižuje mechanickou stabilitu okolního obnovovaného porostu\*
- nižší světlostní přírůstek smrkového obnovovaného porostu v okolí náseku a holiny v porovnání se světlostním přírůstem v clonné seči

CLONNÁ SEČ:

- + vysoká morfologická kvalita vnášeného buku
- + příznivý úhel nasazení větvení u buku, podporující udržení aktuální morfologické kvality buku
- + příznivá hodnota štíhlostního kvocientu buku z pohledu jeho kvality, nejmenší tloušťkový růst
- + nejvyšší světlostní přírůstek obnovovaného porostu v clonné seči oproti obnovovanému porostu v okolí násečných a holosečných obnovních prvků (o cca 33 – 53 % vyšší)
- + nejvyšší hodnotový přírůstek, který je ještě vyšší než samotný světlostní přírůstek z důvodu alokace přírůstu do nejcennějších sortimentů



- + světelné podmínky výhodné pro výškový růst buku, zajišťující nižší růstovou dynamiku přirozené obnovy smrku oproti dynamice vneseného buku
- + alokace světlostního přírůstu zvyšující mechanickou stability obnoveně rozpracovaných porostů
- nejmenší výškový růst buku
- při jednorázovém uvolnění (tj. při jednorázové souběžné uvolňovací a domýtné fázi clonné seče) výrazné snížení morfologické kvality vneseného buku

## 12 CONCLUSIONS

- Norway spruce showed clear morphological plasticity as an adaptation to a certain light environment. It can adapt its growth as a response to light, mainly by the allocation of the increment into intensive height growth in case of light sufficiency. This strategy leads to an advantageous (social) position within completion achievement. However, in low light levels it can reduce its height growth and the energy is allocated to the lateral increment, which coincides with live crown length reduction. The morphological adaptations are created mainly by trade-offs between height growth, lateral growth and parallel adaptations of live crown length (proved by changes within RHG, ADR, RCL etc.). The morphological adaptations of Norway spruce are so considerable that they have been compared to the morphological adaptations of Silver fir by several authors – the differences between them lies in their different abilities for physiological adaptations. This is a reason why it is possible to effectively influence the growth dynamic of Norway spruce natural regeneration by silviculture tools and interventions to various canopy opening dealing with a control of spruce growth dynamic on the one hand and maintenance of its vitality on the other hand. The light conditions where spruce starts to invest primary into height increment, and so height growth starts to be progressive, could be stated as ca. 30% of above-canopy light.
- The direct influence of light only slightly affected the density of Norway spruce natural regeneration. The density was affected more by (i) intra-specific competition, which was clear from very initial growing stage (i.e. from small dimensions of Norway spruce natural regeneration). The influence of competition prevailed and the effect of light diminished when the upper height of regeneration was 70 (100) cm. This can also be proved by the regeneration index (RI), because RI included both density and height of regeneration and significantly correlated with light. The influence of light was rather indirect through the effect on other site factors like (ii) soil moisture and microclimate, which is in agreement with the findings of other authors.
- Both height growth and particularly diameter growth of European beech were significantly and positively correlated with light. This was clear for total height and DBH, as well as for relative height growth (RHG) and relative radial growth (RRG).
- European beech morphological quality is significantly influenced by the light levels. With increasing of light the morphological quality decreased. This was evident, not only within the evaluation of the quality through the morphological quality scale approach, but it was also proved by the right morphological modifications, like the changes of the branch angle.
- Different biomass allocation trade-offs between branches and stem, as well as the morphological modifications within branch length and base diameter, mainly correlated with the morphological quality class of European beech (there was indirect influence of light to these morphological features of particular European beech tree through the influence of light to its morphological quality). Whereas, changes within branch angle were influenced by light directly, regardless of the quality classes. This means that European beech trees growing in higher light levels (and achieving despite that higher morphological quality) due to the smaller branch angle are more exposed to future quality decrease than the beeches of the same quality growing under lower light conditions



(the dispositions to quality decrease lies in the higher probability of forking and in the danger of apical dominance due to higher branch angle).

- The percentages of certain European beech quality classes observed within four regeneration fellings: shelterwood cut, gap cut, small clear-cut and clear-cut were distinctly different through the entire range of examined ages (5 – 20 years). The morphological quality on particular regeneration fellings decreased in the following order (i.e. from the highest quality to the lowest): shelterwood cut – gap cut – small clearing – clearing.
- The height-diameter ratio (HDR) of European beech was significantly influenced by light. A clear negative correlation was found; with increasing light coinciding with a decrease in height-diameter ratio. A significant positive correlation between HDR and morphological quality was observed; where a HDR decrease corresponded with a parallel decrease in quality.
- For the top quality achievement (that means the plantations consist of European beech trees of quality classes 1 and 2) it is necessary to maintain HDR above a value of 170. To keep HDR above 170, it is essential to keep regeneration felling below 45 % (maximally 55 %) of above-canopy light. This light level is always exceeded at both of the examined clearings (at the smaller one and at the bigger one). Small clear-cut and mainly clear-cut do not contribute to high quality European beech stands in the future. This is shown in findings about the quality development of young European beech stands up to 20 years after artificial regeneration (this is especially clear within the stands, where up to ca. 10.000 seedlings/hectare are planted – that is commonly applied today). The future contribution of such a stand will lie mainly in soil properties and mechanical stability improving functions, as well as in the function of future seed production or biodiversity improvement and other ecological and non-productive functions.
- European beech planted beneath the canopy of Norway spruce showed a rapid response when the overstorey was removed. Such total canopy removal caused significantly higher diameter increment in the next two growing seasons after the releasing; moreover the diameter increment was accelerated during these two years, when the increment in the second growing season was significantly higher compared to the first season. Height increment was the same during the two growing seasons after releasing, as it had been before releasing, and was the same as in the same-aged underplantings that were still growing beneath the overstorey shelter. In addition, total overstorey canopy removal caused a considerable decrease in the morphological quality. This decrease was conspicuous in the first growing season and accelerated during the second growing season. The morphological quality development was also strongly correlated with HDR development. This is because after releasing, the height increment was constant, whereas the diameter increment was significantly higher. The consequence was the overall decrease of HDR after the sudden overstorey canopy removal.
- European beech proved to be a strongly shade-tolerant tree species. This was shown by morphological adaptations such as lower height growth dynamic under high light conditions and high vitality under low light conditions. The strong shade tolerance was also proved by the ability for substantial morphological and anatomical adaptations of organs – leaves. Both morphological and anatomical adaptations of European beech leaf laminae were found to be considerable – with decreasing light of regeneration felling increasing the mean leaf area due to an increase in the length and width increments. Note that the increase in the increment of width was more noticeable than the increase in the length increment (this mechanism differs from the analogous mechanism described in literature about oaks that get larger leaf area through an increase in the leaf length increment). In addition, beech growing under shade conditions had lower mean weight and specific weight – leaf mass per area (LMA). LMA adaptations were considerable and could be understood as anatomical adaptations. From that point of view, European beech could be labelled as one of the most shade-tolerant broad-leaved tree species (even more than lime). The same could be stated about the modifications of both mean leaf weight and mean leaf area. Despite the





mean area increment under shade conditions, the mean leaf weight was decreasing (this is not possible to see in the case of non-shade-tolerant tree species, like oaks). The leaf sensitivity for adaptations due to light is so substantial that it is influenced not only by the light conditions created by certain regeneration felling (i.e. by the light levels coming to the terminal leader of a particular tree). However, the leaf adaptations are created by light conditions determined by the transmission of light through the crown layer of young European beech plantations. This state was proved by significant differences within the crown vertical profile for all examined leaf morphological and anatomical features found within all four observed regeneration fellings. The physiological (biochemical) leaf adaptations were found mainly in case of nitrogen (N) content. However, significant changes were seen also in case of calcium (Ca) content and also in case of phosphorus (P) and potassium (K) content (but not so evidently), and these adaptations correlated with light gradient of observed regeneration fellings (increasing from shelterwood cut to clear-cut). Furthermore, there were proved significant differences between macroelements contents within the crown profile (in case of P content and notably in case of magnesium – Mg content), which correlated with changes of light due to transmission. This issue should be analysed in the future through further research. Regarding the considerable changes of leaf weight due to light, it would be more suitable to focus on the chemical components content per leaf area (or to operate with LMA or specific leaf area – SLA).

- A separate topic of this research involved focussing on the reaction of the light increment (increment due to increased light) of the mature Norway spruce stand to different types of regeneration fellings. A considerably higher total light increment was found in the shelterwood cut, and this light increment was significantly higher than the light increment of trees growing near the gap cut, small clearing and clearings. The smallest light increment, compared to the other tree regeneration fellings, was found near the gap cut. The total light increment was almost the same at both of the clearings (small clear-cut and clear-cut) and it was significantly smaller than the shelterwood cut and significantly higher than the gap cut.
- The remaining mature Norway spruce trees growing within the shelterwood cut showed the ability to produce the light increment repeatedly as a consequence of canopy opening operations, despite relatively small intensity of such releasing fellings.
- The application of the shelterwood cut (residual basal area after the cut:  $G = 25 - 40 \text{ m}^2/\text{ha}$ ) produced a mean total diameter increment, for one mature tree during the period of 10 years, that was ca. 33% higher than one tree growing near the small clear-cut or the clear-cut, and that was ca. 53% higher than a tree growing near the gap cut. The small clear-cut and clear-cut produced mean total diameter increments that were ca. 14 – 15% higher than the gap cut.
- The light increment was allocated into the lower part of stem in the Norway spruce trees growing within the shelterwood cut. Whereas, in the case of trees growing around both of the clearings, the increment was allocated into the upper part of stem, especially in the part where the live crown begins. As a consequence, there is an even higher difference in the value increment between the shelterwood cut and both of the clearings. The value increment is even higher than the total mean diameter increment (as it is described in the previous paragraph) to the benefit of the shelterwood cut.
- The total light increment around the gap cut is small and it is allocated into the basal part of the stem (in fact, the total light increment allocated into the basal part of the trunk was similar at the gap cut and both of the clearings). However, due to the smaller total increment, Norway spruce trees growing around the gap cut allocated much less increment to the upper part of the stem in comparison with both of the clearings. As a consequence (together with other findings like the allocation of increment to the part of trunk that is turned away from the gap cut – see below), the Norway spruce trees growing around the gap cut improved their mechanical stability by their increment allocation. By contrast, Norway spruce trees growing around both clear-cuts made



their mechanical stability worse due to their increment allocation to the upper part of the trunks (and so were creating full-boled stems with a higher situated centre of gravity). It could be stated that Norway spruces growing around both types of clearings gradually decrease their mechanical stability (and the stability of stand walls) by their way of increment allocation within the vertical profile of the stem (potential adaptations within the root system are not considered).

- The light increment in the part of stem where the live crown is beginning is 6.9% and 6.3% higher than the light increment in the stem base of Norway spruce trees growing around the small clear-cut and clear-cut, respectively. Whereas, in the case of trees growing around the gap cut, the increment is 16.9% smaller in the part of stem where the live crown is beginning compared to the stem base. Finally, in the case of trees growing within the shelterwood cut, the increment in the part of stem where the live crown is beginning is 17.1% smaller than the increment of the stem base (DBH). So, near both of the clearings the increment allocations lead to more full-boled stems, whereas near the gap cut and within the shelterwood cut the increment allocations lead to more tapering stems.
- The mature Norway spruce trees growing within the shelterwood cut and around the gap cut are improving their mechanical stability in time. This occurs not only through their maximal allocation to the basal part of the stem, but as a result of the adaptations of light increment within the trunk circumference. Mature trees growing within the shelterwood cut allocated their light increment to certain sides (mainly within west-east direction); this trend was evident within whole vertical stem profile, where the allocation was in favour of the eastern part of the stem. Norway spruce trees growing around the gap cut, allocated their light increment to the part of stem that was turned away from the gap cut. This was especially noticeable in the case of the eastern part of the trunk on the eastern edge of the gap cut; although the weaker display on the northern part of the stem on the northern edge of the gap cut was also clear. However, in the case of trees growing around the clearing, no significant changes in increment allocation within the trunk circumference were found. So there were no adaptations regarding whether sides turned towards or away from the clearings and also no adaptations regarding the different cardinal points. However, around the small clearing a very slight non-significant trend occurred when the increment allocated to the side turned away from the small clearing was slightly higher; note that this was more noticeable on the stem basis on the eastern edge of the small clearing.

The main advantages (+) and disadvantages (-) of particular regeneration fellings from the viewpoints of evaluated objects and from the viewpoint of fulfilling the stands conversion targets:

GAP FELLING:

- + high morphological quality of artificially regenerated European beech
- + favourable development of branch angle of European beech trees supporting maintenance of present morphological quality
- + favourable value of height-diameter ratio from morphological quality of European beech viewpoint, lower diameter increment compared to small clear-cut and clear-cut
- + in comparison with small clear-cut and clear-cut, the light increment allocation of mature Norway spruce trees around the gap cut does not make the mechanical stability worse
- small (the smallest) light increment of mature Norway spruce trees growing around the gap cut

SMALL CLEAR-CUT AND CLEAR-CUT:

(\* labels cases where particular state is more considerable for clear-cut)

- + higher light increment of mature Norway spruce trees growing around both of the clearings in comparison with the gap cut
- + high height growth dynamic of artificially regenerated European beech\*
- low morphological quality of artificially regenerated European beech\*



- light conditions are favourable for height growth of nature regeneration of Norway spruce seeded from an adjacent mature stand
- unfavourable value of height-diameter ratio of European beech from morphological quality viewpoint; high diameter growth\*
- unfavourable angle of European beech branches, that makes the risk of future quality decrease higher, even in the case of individuals that show higher quality at present
- light increment allocation within mature Norway spruce trees around both of the clearings makes their mechanical stability worse\*
- lower light increment of mature Norway spruce trees growing around both of the clearings compared to the trees growing within the shelterwood cut

SHELTERWOOD FELLING:

- + high morphological quality of artificially regenerated European beech
- + favourable development of branch angle of European beech, supporting maintenance of present morphological quality
- + favourable value of height-diameter ratio of European beech from morphological quality viewpoint, the lowest diameter increment
- + the highest light increment of mature Norway spruce trees growing within the shelterwood cut compared to the light increment of trees growing around the gap cut and both of the clearings (within the shelterwood cut it is 33 – 53% higher)
- + the highest value increment of mature Norway spruce trees, that is even higher than the total diameter (volume) light increment, due to increment allocation to the most valuable part of the stem
- + the light climate is favourable for height growth dynamic of artificially regenerated European beech compared to the height growth dynamic of Norway spruce nature regeneration
- + the light increment allocations lead to making the mechanical stability of regenerated mature Norway spruce stands higher
- the lowest height growth of European beech
- if rapid releasing of European beech underplantings is created by total overstorey canopy removal in one operation step, the considerable decrease of morphological quality will arrive



### 13 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- AAS, G., RIEDMILLER, A., 2005. Kapesní atlas - stromy. Praha: Slovart. 255 s., ISBN: 80-7209-687-7.
- ACKERLY, D. D., BAZZAZ, F. A. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* 76, 1134-1146.
- ACKZELL, L., 1994. Natural regeneration on planted clear-cuts in boreal Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 9. 245-250
- ADAMS, T., ACKLAND, G., MARION, G., EDWARDS, C., 2011. Understanding plantation transformation using a size-structured spatial population model. *Forest Ecology and Management* 261, 799-809.
- AERTS, R., 1995. The advantages of being evergreen. *Trends Ecol. Evol.* 10, 402-407.
- AGESTAM, E., EKO, P.M., NILSSON, U., WELANDER, N.T., 2003. The effects of shelterwood density and site preparation on natural regeneration of *Fagus sylvatica* in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 176, 61-73.
- ALDHOUS, J.R., 1981. Beech in Wessex-a Perspective on Present Health and Silviculture. *Forestry* 54, 197-210.
- AMACHER, G.S., OLLIKAINEN, M., KOSKELA, E.A., 2009. Economics of Forest Resources. MIT Press, Cambridge, MA In: ROESSIGER, J., GRIESS, V.C., KNOKE, T., 2011. May risk aversion lead to near-natural forestry? A simulation study. *Forestry* 84 (5), 527-537.
- AMBROŽ, L., 2011. Měření rizika ve financích. 1.vyd., Praha: Ekopress, 232 s., ISBN 978-80-86929-76-7.
- AMMER, C., 2003. Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Annals of Forest Science* 60, 163-171.
- AMMER, C., BICKEL, E., KÖLLING, C., 2008<sup>1</sup>. Converting Norway spruce stands with beech – a review of arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science* 125 (1), 3-26.
- AMMER, C., MOSAND, R., EL KATEB, H., 2002. Direct seeding of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands – effects of canopy density and fine root biomass on seed germination. *Forest Ecology and Management*, 159: 59-72.
- AMMER, C., STIMM, B., MOSANDL, R., 2008<sup>2</sup>. Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedlings growth. *Tree Physiology* 28 (5), 721-728.
- AMMER, CH., MOSANDL, R., 2007. Which grow better under the canopy of Norway spruce - European beech planted or sown seedlings? *Forestry* 80, 385-395.
- ANCELIN, P., COURBAUD, B., FOURCAUD, T., 2004. Development of an individual tree-based mechanical model to predict wind damage within forest stands. *Forest Ecology and Management* 203, 101-121.
- ANDERSON, M.C. 1964. Studies of the woodland light climate I. The photographic computation of light condition. *Journal of Ecology* 52: 27-41.
- ANDERSON, M.C. 1971. Radiation and crop structure, pp. 77-90. In: *Plant Photosynthetic Production, Manual of Methods*. SESTAK, Z., CATSKY, J., JARVIS, P.G. (eds.). Junk: The Hague.
- ANDERSON, M.L., 1960. Norway spruce-silver fir-beech mixed selection forest: is it possible to reproduce this in Scotland? *Scott. For.* 14, 87-93 In: KERR, G., MORGAN, G., BLYTH, J., STOKES, V., 2010. Transformation from even-aged plantations to an irregular forest: the world's longest running trial area at Glentress, Scotland. *Forestry* 83 (3), 329-344.
- ANDERSSON, E., 1965. Cone and seed studies in Norway spruce (*Picea abies* L. KARST.). *Stud. Forest Suec.* 23. In: TJOELKER, M.G., BORATYŃSKI, A., BUGAŁA, W., 2007. Biology and ecology of Norway spruce. Dordrecht: Springer. ISBN: 13978-90-481-7209-2. 469 p.
- ANDREASSEN, K., ØYEN, B.H., 2002. Economic consequences of three silvicultural methods in mature coastal spruce forests of central Norway. *Forestry* 75, 483-488.



- ANGELSTAM, P.K., 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9, 593-602.
- ANGERMEIER, P.L., 2000. The natural imperative for biological conservation. *Conservation Biology* 14, 373-381.
- ANIĆ, I., MIKAC, S., 2008. Structure, texture and regeneration of Dinaric beech-fir virgin forest of Čorkova Uvala. *Šumarski list* 132 (11-12), 505-515.
- ARANDA, I., BERGASA, L.F., GIL, L., PARDOS, J.A., 2001. Effects of relative irradiance on the leaf structure of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted in the understory of a *Pinus sylvestris* L. stand after thinning. *Annals of Forest Science* 58, 673-680.
- ASSMANN, E., 1961. WALDERTRAGSKUNDE. In: POLANSKÝ, B., 1966. Pěstění lesů. Státní zemědělské nakladatelství. 514 s.
- AUGUSTO, L., RANGER, J., 2001. Impact of tree species on soil solutions in acidic conditions. *Annals of Forest Science* (58), 47-58.
- AUSSENAC, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57, 287-301.
- BALANDIER, P., SINOQUET, H., FRAK, E., GIULIANI, R., VANDAME, M., DESCAMPS, S., COLL, L., ADAM, B., PREVOSTO, B., CURT, T., 2007. Six-year time course of light-use efficiency, carbon gain and growth of beech saplings (*Fagus sylvatica*) planted under a Scots pine (*Pinus sylvestris*) shelterwood. *Tree Physiology* 27, 1073-1082.
- BALCAR, V., KACÁLEK, D., 2003. Výzkum optimálního prostorového uspořádání bukových výsadeb při přeměnách porostů náhradních dřevin v Jizerských horách. *Zprávy lesnického výzkumu* 48 (2-3), 53-61.
- BALCAR, V., KACÁLEK, D., 2006. K vývoji bukových výsadeb při přeměnách smrkových monokultur v Jizerských horách. In: JURÁSEK, A., NOVÁK, J., SLODIČÁK, M. (eds.): Stabilizace funkcí lesa. VÚLHM VS Opočno, 125-132.
- BALCAR, V., SLODIČÁK, M., KACÁLEK, D., NAVRÁTIL, P., 2007. Metodika postupů přeměn porostů náhradních dřevin v imisních oblastech. Recenzovaný metodika, *Lesnický průvodce* 3/2007, ISBN 978-80-86461-84-6.
- BALCAR, V., ŠPULÁK, O., 2006. Poškození dřevin pozdním mrazem a krycí efekt lesních porostů při obnově lesa v Jizerských horách. In: JURÁSEK, A., NOVÁK, J., SLODIČÁK, M. (eds.), 2006. Stabilizace funkcí lesa. VÚLHM VS Opočno, 399-407.
- BARANSKI, M., 1975. An analysis of variation within white oak (*Quercus alba* L.). *North Carolina Agric. Exp. Sta. Tech. Bull.* 236, 176 s.
- BARTELINK, H., 1997. Allometric relationships for biomass and beech leaf area (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 62, 39-50.
- BARTEMUCCI, P., MESSIER, C., CANHAM, C.D., 2006. Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Can. J. For. Res.* 36 (9), 2065-2079.
- BARTOŠ, J., SOUČEK, J., 2010. Vliv hektarového počtu na kvalitu tyčkovin buku lesního. *Zprávy lesnického výzkumu* 55, 33-36.
- BATTAGLIA, M. A.; MOU, P.; PALIK, B.; MITCHELL, R. J., 2002. The effect of spatially variable overstory on the understory light environment of an open-canopied longleaf pine forest. *Can. J. Forest Res.* 32, 1984-1991.
- BEAUDET, M., MESSIER, C., 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 1007-1015.
- BEDNÁŘ, P., ČERNÝ, J., 2014. The influence of regeneration fellings on the development of artificially regenerated beech (*Fagus sylvatica* L.) plantations. *Acta Univ. Agr. Silv. Mendel. Brun.*, 62 (5): 859-867.
- BEDNÁŘ, P., VANĚK, P., KREJZA, J., 2012. Vliv velikosti holosečného obnovního prvku na vývoj bukových kultur. *Zprávy les. výzkumu*, 57 (4): 337-343.
- BEDNÁŘ, P., 2009. Diferenciace postupů přestaveb smrkových monokultur na Žďársku s ohledem na působení abiotických činitelů. Diplomová práce, Mendelu Brno, 126 s.





- BEDNÁŘ, P., 2011. Pěstění lesů v Ardenách aneb exkurze Pro Silva Wallonie. Lesnická práce 10/2011, 678-679.
- BEDNÁŘ, P., VRŠKA, T., JANDA, L., 2012. Nepasečné hospodaření ve Slovinsku. Lesnická práce 91 (12), 837-839.
- BENECKE, U., 1996. Ecological silviculture: the application of age-old methods. N.Z. For. 41 (2), 27-33.
- BENEŠOVÁ, M., 2014. Odlišná reakce inbredních a hybridních genotypů kukuřice na sucho: analýza listového proteomu a fotosyntetických procesů. Disertační práce. Přírodovědecká fakulta UK. 173 s.
- BENGTSOON, 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.
- BENS, O., WAHL, N., A., FISCHER, H., HÜTTL, R., F., 2007. Water infiltration and hydraulic conductivity in sandy cambisols: impacts of forest transformation on soil hydrological properties. Eur J Forest Res 126: 101-109
- BEQUET, R., 2011. Environmental determinants of the temporal and spatial variability in leaf area index of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., and *Pinus sylvestris* L.. Antwerpen: Universiteit of Antwerpen, 105 s.
- BERGQUIST, J., KULLBERG, Y., ÖRLANDER, G., 2001. Effects of shelterwood and soil scarification on deer browsing on planted Norway spruce *Picea abies* L. (Karst) seedlings. Forestry 74 (4), 359-367.
- BERQVIST, G., 1998. Wood density trans in Norway spruce understory: effects of growth rate and birch shelterwood density. Annals of Forest Science 55: 809-821.
- BIGLER, C., BUGMANN, H., 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. Can. J. For. Res.33: 210-221.
- BLENNOW, K. 1995. Sky view factors from high-resolution scanned fish-eye lens photographic negatives. J. Atmos. Ocean. Tech. 12, 1357-1362.
- BOBIEC, A., 1998. The mosaic diversity of field layer vegetation in the natural and exploited forests of Bialowieza. Plant Ecology 136, 175-187.
- BOHN, U., GOLLUB, G., HETTWER, C., 2000. Map of the natural vegetation of Europe. Scale 1:2500000, 153 s. in BRADSHAW, R.H.W., KITO, N., GIESECKE, T., 2010. Factors influencing the Holocene history of *Fagus*. Forest Ecology and Management 259, 2204-2212.
- BOLSTAD, P.V., GOWER, S.T., 1990. Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. Tree Physiology 7 (1-4), 115-124.
- BOLTE, A., RAHMANN, T., KUHR, M., POGODA, P., MURACH, D., VAN GADOW, K., 2004. Relationships between tree dimension and coarse root biomass in mixed stands of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). Plant and Soil 264, 1-11.
- BOLTE, A., VILLANUEVA, I., 2006. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). European Journal of Forest Research 125, 15-26.
- BONCINA, A., 2011. History, current status and future prospects of uneven-aged forest management in the Dinaric region: an overview. Forestry 84 (5), 467-478.
- BONCINA, A., DEVJAK, T., 2002. Treatment of selection forests in forest management planning. Gozd. Vestn. 60, 317-334.
- BONCINA, A., DIACI, J., CENCIC, L., 2002. Comparison of the two main types of selection forests in Slovenia: distribution, site conditions, stand structure, regeneration and management. Forestry 75 (4), 365-373.
- BOTTERO, A., GARBARINO, M., DUKIĆ, V., GOVEDAR, Z., LINGUA, E., NAGEL, T.A., MOTTA, R., 2011. Gap-Phase Dynamics in the Old-Growth Forest of Lom, Bosnia and Herzegovina. Silva Fennica 45 (5), 875-887.
- BOUCHER, J.F., BERNIER, P.Y., MUNSON, A.D., 2001. Radiation and soil temperature interactions in the growth and physiology of eastern white pine (*Pinus strobus* L.) seedlings. Plant and soil 236, 165-174.
- BRADSHAW, R., GEMMERL, P., BJÖRKMAN, L., 1994. Development of nature-based silviculture models in southern Sweden: the scientific background. For. Landsc. Res. 1, 95-110.



- BRADSHAW, R.H.W., KITO, N., GIESECKE, T., 2010. Factors influencing the Holocene history of *Fagus*. *Forest Ecology and Management* 259, 2204-2212.
- BRÄKER, U., O., 1981. Der Alterstrend bei Jahrringdichten und Jahrringbreiten von Nadelhölzern und Landschaft, Birmendorf. 21 – 24. in: SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- BRAVO, F., HANN, D., W., MAQUIRE, D., A., 2001. Impacts of competitors species composition on predicting diameter growth and survival rates of Douglas-fir tree in southwestern Oregon. *Can. J. For. Res.* 31: 2237-2247.
- BREMER, K., 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10 (3), 295-304.
- BROTONS, L., MONKKONEN, M., HUHTA, E., NIKULA, A., RAJASARKKA, A., 2003. Effects of landscape structure and forest reserve location on old-growth forest bird species in Northern Finland. *Landscape Ecology* 18, 377-393.
- BRÜCHERT, F., BECKER, G., SPECK, T., 2000. The mechanics of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.): mechanical properties of standing trees from different thinning regimes. *Forest Ecology and Management* 135, 45-62.
- BRÜCHERT, F., GARDINER, B., 2006. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, *Pinaceae*). *American Journal of Botany* 93 (10), 1512-1521.
- BRUSA, A., BUNKER, D.E., 2014. Increasing the precision of canopy closure estimates from hemispherical photography: Blue channel analysis and under-exposure. *Agricultural and Forest Meteorology* 195-196, 102-107.
- BUCKLEY, P, ITO, S., MCLACHLAN, S., 2002. Temperate woodlands. In: JONÁŠOVÁ, M., VAN HESS, A., PRACH, K., 2006. *Rehabilitation of monotonous exotic coniferous plantations: A case study of spontaneous establishment of different tree species*. *Ecological Engineering* 28, 141-148.
- BURGER, H., 1953. Fichten im gleichalterigen Hochwald. *Mitt. Schw. Anst. Forstl. Versuchsw.* 29 (1), 38-130. In: TJOELKER, M.G., BORATYŃSKI, A., BUGAŁA, W., 2007. *Biology and ecology of Norway spruce*. Dordrecht: Springer. ISBN: 13978-90-481-7209-2. 469 p.
- BUTORA, A., SCHWAGER, G, 1986. Holzerteschäden Durchforstungsbeständen. *Ber. Eid.Forsch. anst. Wald Schenee Landsch.* 288: 51 s. in SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- CADISH, G., GILLER, K.E., 1997. *Driven by Nature – Plant Liter Quality and Decomposition*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK, 405 pp.
- CAMERON, A., D., IVES, J., D., 1997. The use of hemispherical photography techniques to determine the association between canopy openness and regeneration of Scots pine and downy birch in Ballochbuie native pinewood, north-eas Scotland. *Scott. For.* 51 (3): 144-149.
- CAMERON, A.D., HANDS, M.O.R., 2010. Developing a sustainable irregular structure: an evaluation of three inventories at 6-year intervals in an irregular mixed-species stand in Scotland. *Forestry* 83 (5), 469-475.
- CAMPIOLI, M., VINCKE, C., JONARD, M., KINT, V., DEMARÉE, G., PONETTE, Q., 2010. Current status and predicted impact of climate change on forest production and biogeochemistry in the temperate oceanic European zone: review and prospects for Belgium as a case study. *Journal of Forest Research* 17 (1), 1-18.
- CANHAM, C.D., 1988. Growth and canopy architecture of shade tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69, 786-795.
- CANHAM, C.D., 1989. Different responses to gaps among shade tolerant tree species. *Ecology* 70, 548-550.
- CANHAM, C.D., DENSLOW, J.S., PLATT, W.J., RUNKLE, J.R., SPIES, T.A., WHITE, P.S., 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20, 620-631.
- CACQUET, B., BARIGAH, T., COCHARD, H., MONTPIED, P., COLLET, C., 2009. Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening. *Tree Physiology* 29 (11), 1395-1405.



- CAQUET, B., MONTPIED, P., DREYER, E., EPRON, D., COLLET, C., 2010. Response to canopy opening does not act as a filter to *Fagus sylvatica* and *Acer* sp. advance regeneration in a mixed temperate forest. *Annals of Forest Science* 67, 105.
- CARTER, G.A., SMITH, W.K., 1985. Influence of shoot structure on light interception and photosynthesis in conifers. *Plant Physiology* 79, 1038-1043.
- CARTER, R.E., KLINKA, K., 1992: Variation in shade tolerance of Douglas fir, western hemlock, and western red cedar in coastal British Columbia. *Forest Ecology and Management* 55, 87-105.
- ČATER, M., 2010. Shoot morphology and leaf gas exchange of *Fagus sylvatica* as a function of light in Slovenian natural beech forests. *Dendrobiology* 64: 3-11.
- ČATER, M., LEVANIČ, T., 2013. Response of *Fagus sylvatica* L., and *Abies alba* L. in different silvicultural systems of high Dinaric karst. *Forest Ecology and Management* 289, 278-288.
- ČATER, M., SCHMID, I., KAZDA, M., 2013. Instantaneous and potential radiation effect on underplanted European beech below Norway spruce canopy. *Eur. J. Forest Res.* 132, 23-32.
- ČATER, M., SIMONČIČ, P., 2010. Root distribution of under-planted European beech (*Fagus sylvatica* L.) below the canopy of a mature Norway spruce stand as a function of light. *Eur. J. Forest Res.* 129, 531-539.
- CESCATTI, A., 1998. Effects of needle clumping in shoots and crowns on the radiative regime of a Norway spruce canopy. *Annals of Forest Science* 55, 89-102.
- CHANG, S.J., 1981. Determination of the optimal growing stock and cutting cycle for an un-even-aged stand. *For. Sci.* 27, 739-744.
- CHAZDON, R.L.; FIELD, C.B. 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* 73, 525-532.
- CHEN, H.Y.H., 1997. Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia: survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1383-1393.
- CHEN, H.Y.H., KLINKA, K., 1997. Light availability and photosynthesis of *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in the open and forest understory. *Tree Physiology* 17, 23-29.
- CHEN, H.Y.H., KLINKA, K., KAYAHARA, G.J., 1996. Effects of light on growth, crown architecture and specific leaf area for naturally established *Pinus contorta* var. *latifolia* and *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* saplings. *Canadian Journal of Forest Research* 26, 1149-1157.
- CHEN, J., FRANKLIN, J.F., 1997. Growing season microclimate variability within an old-growth Douglas-fir forest. *Clim. Res.* 8, 21-34.
- CHEN, J., FRANKLIN, J.F., SPIES, T.A., 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 63, 219-237.
- CHEN, J.M., RICH, P.M., GOWER, S.T., NORMAN, J.M., PLUMMER, S., 1997. Leaf area index of boreal forests: Theory, techniques, and measurements. *Journal of Geophysical Research*, 102, 29429-29443.
- CHIRICI, G., WINTER, S., MCROBERTS, R., 2011. Contribution of National Forest Inventories for Forest Biodiversity Assessment. Springer Verlag, London, 206 p.
- CHMELAŘ, J., 1959. Půirozená obnova jedle (*Abies alba* Mill.) v pralesové rezervaci "Mionš" v Moravskoslezských Beskydech. *Lesnictví* 5 (2), 225-238.
- CHMELAŘ, J., 1981. Dendrologie s ekologií lesních dřevin. 1. část: Jehličnany, Praha: Státní pedagogické nakladatelství. 91 s., ISBN: 17-358-83.
- CHRIMES, D., NILSON, K., 2005. Overstorey density influence on the height of *Picea abies* regeneration in northern Sweden. *Forestry* 78 (4), 433-442.
- CHROUST, L., 1997. Ekologie výchovy lesních porostů; smrk obecný - borovice lesní - dub letní - porostní prostředí - růst stromů - produkce porostu. VÚHLM Opočno. ISBN 80-238-0889-3
- CLARK, J.S., BECKAGE, B., CAMILL, P., CLEVELAND, B., HILLE RIS LAMBERS, J., ET AL., 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86, 1-16.
- CLAVEAU, Y., MESSIER, C., COMEAU, P.G., COATES, K.D., 2002. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 458-468.



- COATES, K.D., 2000. Conifer seedlings response to northern temperate forest gaps. *Forest Ecology and Management* 127, 249-269.
- COATES, K.D., 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 155, 387-398.
- COATES, K.D., BURTON, P.J., 1999. Growth of planted tree seedlings in response to ambient light levels in northwestern interior cedar-hemlock forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 29 (9), 1374-1382.
- COLAK, A.H., ROTHERHAM, I.D., CALIKOGLU, M., 2003. Combining "naturalness concepts" with close-to-nature silviculture. *Forstwiss. Centralbl.* 122, 421-431.
- COLL, L., BALANDIER, P., PICON-COCHARD, C., PREVOSTO, B., CURT, T., 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science* 60, 593-600.
- COLLET, C., CHENOST, C., 2006. Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. *Forestry* 79 (5), 489-502.
- COLLET, C., LANTER, O., PARDOS, M., 2001. Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of Forest Science* 58, 127-134.
- COLLET, C., LE MOGUEDEC, G., 2007. Individual seedling mortality as a function of size, growth and competition in naturally regenerated beech seedlings. *Forestry* 80 (4), 359-370.
- COLLET, C., PIBOULE, A., LEROY, O., FROCHOT, H., 2008. Advance *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standarts forest. *Forestry* 81 (2), 135-150.
- COMITA, L.S., URIARTE, M., THOMPSON, J., JONCHEERE, I., CANHAM, C.D., ZIMMERMAN, J.K., 2009. Abiotic and biotic drivers of seedling survival in a hurricane-impacted tropical forest. *J. Ecol.* 97 (6): 1346-1359.
- CUBBAGE, F., MACDONAGH, P., SAWINSKI, J., RUBILAR, R., DONOSO, P., FERREIRA ET AL., 2007. Timber investment returns for selected plantations and native forests in South America and the Southern United States. *New For.* 33, 237-255.
- CULEK, M., 1996. Biogeografické členění České republiky [1. díl], Praha, Enigma, ISBN 80-85368-80-3, 347 s.
- CURT, T., COLL, L., PRÉVOSTO, B., BALANDIER, P., KUNSTLER, G., 2005. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Annals of Forest Science* 62, 51-60.
- CURT, T., PRÉVOSTO, B., 2003. Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodlands. *Plant and Soil* 255, 265-279.
- CUTINI, A., 1996. The influence of drought and thinning on leaf area index estimates from canopy transmittance method. *Ann. Sci. For.* 53, 595-603.
- DAI, X., 1996. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden. *Forest Ecology and Management* 84, 187-197.
- DALTON, C.T., MESSINA, M.G., 1995. Water relations and growth of loblolly pine seedlings planted under a shelterwood and in clear cut. *Tree physiology* 15, 19-26.
- DAVIS, W.C., 1990. The role of released advance growth in the development of spruce-fir stands in eastern Main. Ph.D. dissertation. Yale University, New Haven CT, 104 s.
- DELAGRANGE, S., MESSIER, C., LECHOWICZ, M.J., DIZENGREMEL, P., 2004. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of size and light availability. *Tree Physiology* 24, 775-784.
- DENK, T., GRIMM, G.W., 2009. The biogeographic history of beech trees. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158, 83-100.
- DIACI, J., 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management* 161, 27-38.
- DIACI, J., FIRM, D., 2011. Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *Forest Ecology and Management* 262, 931-939.



- DIEMONT, S.A.W., MARTIN, J.F., LEVY-TACHER, S.I., NIGH, R.B., LOPEZ, P.R., GOLICHER, J.D., 2006. Lacandon Maya forest management: restoration of soil fertility using native tree species. *Ecological Engineering* 28 (3), 205-212.
- DOBROWOLSKA, D., 2008. Growth and development of silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration of the species in the Karkonosze mountains. *Journal of Forest Science* 54 (9), 398-408.
- DOHRENBUSCH, A., JAEHNE, S., BREDEMEIER, M., LAMERSDORF, N., 2002. Growth and fructification of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) forest ecosystem under changed nutrient and water input. *Annals of Forest Science* 59, 359-368.
- DONAUBAUER, E., 1994. Forstschäden und Forstschutz – Situation und Tendenzen. In: Österreichischer Forstverein (Ed.), Österreichs Wald – Vom Urwald zur Waldwirtschaft. Autorengemeinschaft Österreichs Wald, Wien, 269-287.
- DOUGLASS, A.E., 1941: Notes of the Technique of Tree-Ring Analysis I, II. *Tree-Ring Bulletin* 7, 8. In: DRÁPELA, K., ZACH J., 2000: Dendrometrie (Dendrochronologie). Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně. 149 s.
- DOVČIAK, M., HRIVNÁK, R., UJHÁZY, K., GÖMÖRY, D., 2008. Seed rain and environmental controls on invasion of *Picea abies* into grassland. *Plant Ecology* 194, 135-148.
- DRÁPELA, K., ZACH J., 2000: Dendrometrie (Dendrochronologie). Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně. 149 s.
- DROBYSHEV, I., OVERGAARD, R., SYAGIN, I., NIKLASSON, M., HICKLER, T., KARLSSON, M., SYKES, M., T., 2010. Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 259: 2160-2171.
- DRÖBER, L., VON LÜPKE, B., 2005. Canopy gaps in two virgin beech forest reserves in Slovakia. *Journal of Forest Science* 51 (10), 446-457.
- DUBE, P., FORTIN, M.J., CANHAM, C.D., MARCEAU, D.J., 2001. Quantifying gap dynamics at the patch mosaic level using a spatially-explicit model of a northern hardwood forest ecosystem. *Ecol. Modell.* 142 (1-2): 39-60.
- DUBIAKOVÁ, E., 2009. Metody mnohonásobného porovnávání pro jednoduché třídění. MU Brno, Přírodovědecká fakulta, Diplomová práce, 71 s.
- DUBOURDIER, J., 1991. L'intérêt de la conversion des taillis sous futaie en futaie et ses limites. *Rev. For. Fr.* 43, 147-161. In: SCHÜTZ, J.P., 2002. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* 75 (4), 329-337.
- DUC, P., 2000. Zustand, Entwicklung und Pflege des Nachwuchses in Plenterwäldern des Val-de-Travers (Neuenburger Jura). Diss. ETH, Nr. 13584, Zürich, 224+93 pp.
- DUCHESNEAU, R., LESAGE, I., MESSIER, CH., MORIN, H., 2001. Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. *Forest Ecology and Management* 140, 215-225.
- DUPONT, S., BRUNET, Y., 2008. Impact of forest edge shape on tree stability: a large-eddy simulation study. *Forestry* 81 (3), 299-315.
- DYAKOWSKA, J., 1959. Podręcznik palynologii. Wyd. Geolog., Warszawa. In: TJOELKER, M.G., BORATYŃSKI, A., BUGAŁA, W., 2007. Biology and ecology of Norway spruce. Dordrecht: Springer. ISBN: 13978-90-481-7209-2. 469 p.
- ELLENBERG, H., 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen, 2<sup>nd</sup> Edition. Stuttgart, Ulmer. In HANEWINKEL, M., 2001. Economic aspects of the transformation from even-aged pure stands of Norway spruce to uneven-aged mixed stands of Norway spruce and beech. *Forest Ecology and Management* 151, 181-193.
- ELLENBERG, H., 1988. Vegetation Ecology of Central Europe. Cambridge University Press.
- ELLENBERG, H., 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Ulmer, Stuttgart. In HANEWINKEL, M., 2001. Economic aspects of the transformation from even-aged pure stands of Norway spruce to uneven-aged mixed stands of Norway spruce and beech. *Forest Ecology and Management* 151, 181-193.
- ELLSWORTH, D.S., REICH, P.B., 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and leaf traits in deciduous forest. *Oecologia* 96: 169-178.





- ELMER, M., LA FRANCE, M., FÖRSTER, G., ROTH, M., 2004. Changes in the decomposer community when converting spruce monocultures to mixed spruce/beech stands. *Plant and Soil* 264, 97-109.
- EMBORG, J., 1998. Understorey light conditions and natural regeneration with respect to structural dynamics of a near natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 106, 83-95.
- EMBORG, J., 2007. Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior*, a dendro-ecological study of natural growth patterns and competition. *Ecological Bulletins* 52, 53-67.
- ENGLUND, S.R., O'BRIEN, J.J., CLARK, D.B., 2000. Evaluation of digital and film hemispherical photography for predicting understorey light in a Bornean tropical rain forest. *Agric. Forest Meteorol.* 97, 129-139.
- EREMIN, V.M., 1977. Osobnosti anatomickešhogo stroenija nehotorych sosnowykh v sviazi s uslovijami proizrastania. *Lesn. Zh.* 3, 14-19. In: TJOELKER, M.G., BORATYŃSKI, A., BUGAŁA, W., 2007. *Biology and ecology of Norway spruce*. Dordrecht: Springer. ISBN: 13978-90-481-7209-2. 469 p.
- ESCHRICH, W., BURCHARDT, R., ESSIAMAHA, S., 1989. The induction of sun and shade leaves of the European beech (*Fagus sylvatica* L.): anatomical studies. *Trees* 3, 1-10.
- EVANS, G.C., COOMBE, D.E., 1959. Hemispherical and woodland canopy photography and the light climate. *Journal of Ecology* 47, 103-113.
- FALSTER, D.S., WESTOBY, M., 2003<sup>1</sup>. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (7), 337-343.
- FALSTER, D.S., WESTOBY, M., 2003<sup>2</sup>. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158, 509-525.
- FALUSI, M., CALAMASSI, R., 1996. Geographic variation and bud dormancy in beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 53, 967-979.
- FANTA, J., 1982. Natuurlijke verjonging van het bos op droge zandgronden. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos – en landschapsbouw "De Dorschkamp". Rapport no 301, Wageningen, the Netherlands. in VAN HEES, A.F.M., 1997. Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus pedunculata*) and beech (*Fagus sylvatica*) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. Sci. For.* 54, 9-18.
- FANTA, J., 1997. Rehabilitating degraded forests in Central Europe into self-sustaining forest ecosystems. *Ecol. Eng.* 8, 289-297.
- FARMER, R.E., 1997. *Seed ecophysiology of temperate and boreal zone forest trees*. St. Lucie Press, Delray Beach, FL, USA.
- FERLIN, F., 2002. The growth potential of understorey silver fir and Norway spruce for uneven-aged forest management in Slovenia. *Forestry* 75 (4), 375-383.
- FILIPIAK, M., ISZKUŁO, G., KORYBO, J., 2005. Relation between photosynthetic photon flux density (PPFD) and growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings in a forest stand dominated by spruce [*Picea abies* (L.) KARST.] in the Sudety mts. (SW Poland). *Polish Journal of Ecology* 53 (2), 177-184.
- FILIPIAK, M., KOMISAREK, J., NOWIŃSKI, M., 2003. Natural regeneration of the European silver fir in the Sudety Mountains on soils with different particle size distribution. *Dendrobiology* 50, 11-15.
- FINZI, A.C., CANHAM, C.D., 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology Management* 131 (1-3), 153-165.
- FOLEY, J.A., DE FRIES, R., ASNER, G.P., BARFORD, C., BONAN, G., CARPENTER, S.R., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570-574.
- FONTES, L., BONTEMPS, J.D., BUGMANN, H., VAN OIJEN, M., GRACIA, C., KRAMER, K., LINDNER, M., RÖTZER, T., SKOVSGAARD, J.P., 2010. Models for supporting forest management in a changing environment. *Forest Systems* 19, 8-29.
- FOSTER, D.R., 1988. Species and stand response to catastrophic wind in central New England, U.S.A. *Journal of Ecology* 76, 135-151.



- FOWNES, J.H., HARRINGTON, R.A., 2004. Seedlings response to gaps: separating effects of light and nitrogen. *Forest Ecology and Management* 203 (1-3), 297-310.
- FRANCESCHINI, T., BONTEMPS, J.,D., GELHAYE, P., RITTIE, D., HERVE, J., C., GEGOUT, J., C., LEBAN, J., M., 2010. Decreasing trend and fluctuations in the mean ring density of Norway spruce through the twentieth century. *Annals of Forest Science* 60: 816-826
- FRANKLIN, J.F., SPIES, T.A., VAN PELT, R., CAREY, A.B., THORNBURGH D.A., BERG, D.R., LINDENMAYER, D.C., HARMON, M.E., KEETON, W.S., SHAW, D.C., BIBLE, K., CHEN, J., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155, 399-423.
- FRANKLIN, O., AOKI, K., SEIDL, R., 2009. A generic model of thinning and stand density effects on forest growth, mortality and net increment. *Annals of Forest Science* 66: 815-826
- FRANZEN, J., GROSS, K., BONZON, M., WAGNER, E., 1989. Light-quality and –quantity effects on monoterpene-mediated photo-bleaching of conifer needles. *Annals of Forest Science* 46, 565-567.
- FRAZER, G. W., TROFYMOW, J. A., LERTZMAN, K. P., 1997. A method for estimating canopy openness, effective leaf area index, and photosynthetically active photon flux density using hemispherical photography and computerized image analysis techniques. *K.P. Nat. Res. Canada, Can. For. Serv. Pacific For. Cent. Inf. Re BC-X-373*, 75 p.
- FREHNER, M., 2002. Untersuchungen über den Einfluss unterschiedlicher Kleinstandorte und der Pflanztechnik auf Fichtenpflanzungen in subalpinen Lawinenschutzwäldern. Zürich, Schweizerischer Vorstverein, 227 s.
- FREIST, H., 1961. Der Lichtungszuwachs der Rotbuche und seine Anwendung im Forsbetrieb. Diss. Un. München. in POLENO, Z., VACEK, S., ET AL., 2009. Pěstování lesů III. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 951 s., ISBN: 978-80-87154-34-2.
- FRIČ, J., ET AL., 1958. Velké vzory našeho lesnictví. Československá akademie zemědělských věd ve Státním zemědělském nakladatelství, 272 s.
- FRITTS, H., C., 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic press, London. 567 s. ISBN: 0-12-268450-8
- FRITZ, Ö., 2009. Ecology and conservation of bryophytes and lichens on *Fagus sylvatica*. Ph.D. thesis, No. 2009: 10, Faculty of Forest Sciences, Swedish University of Agricultural Sciences.
- FUKSOVÁ, M., 2012: Větrné poměry Brna a okolí. Bakalářská práce, Přírodovědecká Fakulta, Masarykova univerzita, 59 s.
- GÁLHIDY, L., MIHÓK, B., HAGYÓ, A., RAJKAI, K., STANDOVÁR, T., 2006. Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understory vegetation of a Hungarian beech forest. *Plant Ecology* 183, 133-145.
- GAMBORG, C., LARSEN, J.B., 2003. 'Back to nature' - a sustainable future for forestry? *Forest Ecology and Management* 179, 559-571.
- GANDELOVÁ, L., HORÁČEK, P., ŠLEZINGEROVÁ, J., 2004. *Nauka o dřevě*. Brno: MZLU, 176 s., ISBN: 80-7157577-1.
- GANDELOVÁ, L., HORÁČEK, P., ŠLEZINGEROVÁ, J., 2012. *Nauka o Dřevě*. Mendelova univerzita v Brně. 176 s.
- GARDINER, B., BYRNE, K., HALE, S., KAMIMURA, K., MITCHELL, S.J., PELTOLA, H., RUEL, J.C., 2008. A review of mechanistic modelling of wind damage risk to forests. *Forestry* 81 (3), 447-463.
- GARDINER, B., PELTOLA, H., KELLOMÄKI, S., 2000. Comparison of two models for predicting the critical wind speeds required to damage coniferous trees. *Ecological Modelling* 129 (1), 1-23.
- GARDINER, B., QUINE, CH.P., 2000. Management of forests to reduce the risk of abiotic damage – a review with particular reference to the effects of strong winds. *Forest Ecology and Management* 135 (1-3), 261-277.
- GARDINER, B.A., STACEY, G.R., BELCHER, R.E., WOOD, C.J., 1997. Field and wind tunnel assessments of the implications of respacing and thinning for tree stability. *Forestry* 70 (3), 233-252.
- GARDINER, E.S., STANTURF, J.A., SCHWEITZER, C.J., 2004. An afforestation system for restoring bottomland hardwood forests: biomass accumulation of nuttall oak seedlings interplanted beneath eastern cottonwood. *Restor. Ecol.* 12, 525-532.



- GARRIGUES, S., SHABANOV, N.V., SWANSON, K., MORISSETTE, J.T., BARET, F., MYNENI, R.B., 2008. Intercomparison and sensitivity analysis of Leaf Area Index retrievals from LAI-2000, AccuPAR, and digital hemispherical photography over croplands. *Agricultural and Forest Meteorology* 148, 1193-1209.
- GÄUMANN, E., 1935. Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Laufe eines Jahres. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 44, 157-334. In: ESCHRICH, W., BURCHARDT, R., ESSIAMAH, S., 1989. The induction of sun and shade leaves of the European beech (*Fagus sylvatica* L.): anatomical studies. *Trees* 3, 1-10.
- GAYER, K., 1886. Der gemischte Wald, seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst- und Gruppenwirtschaft. Berlin, 168 s. In: SOUČEK, J., 2006. Pro Silva Bohemica - Deset let přestavby pasečného lesa. Brno: MZLU, 76 s., ISBN: 978-80-87154-13-7.
- GEßLER, A., KEITEL, C., KREUZWIESSER, J., MATYSSEK, R., SEILER, W., RENNEBERG, H., 2007. Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21, 1-11.
- GIESECKE, T., HICKLER, T., KUNKEL, T., SYKES, M.T., BRADSHAW, R.H.W., 2007. Towards an understanding of the Holocene distribution of *Fagus sylvatica* L. *Journal of Biogeography* 34, 118-131. In: BRADSHAW, R.H.W., KITO, N., GIESECKE, T., 2010. Factors influencing the Holocene history of *Fagus*. *Forest Ecology and Management* 259, 2204-2212.
- GIVNISH, T.J., 1988. Adaptation to Sun and Shade: A Whole-plant Perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15, 63-92.
- GOECKEL, H.A., 1994. Soziale qualitative Entwicklungen sowie Z-Baumhäufigkeiten in Eichen-Jungbeständen. Die Entwicklung eines neuen Pflanzschemas „die Truppflanzung“. Dissertation. Göttingen, Göttinger Forstwissenschaften, 168 s.
- GOMEZ, J.M., 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26 (5), 573-584.
- GÖMÖRY, D., HYNEK, V., PAULE, L., 1998. Delineation of seed zones for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Czech Republic based on isozyme gene markers. *Annals of Forest Science* 55, 425-436.
- GÖTZ, V., 1994. Umwandlung reiner Fichte in Laubwald durch Naturverjüngung. *Allgemeine Forstztg* 10, 511-514.
- GRANBERG, H.B., OTTOSSON-LOFVENIUS, M., ODIN, H., 1993. Radiative and aerodynamic effects of an open pine shelterwood on calm, clear nights. *Agricultural and Forest Meteorology* 63, 171-188.
- GRASSI, G., BAGNARESI, U., 2001. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* sapling along a natural light gradient. *Tree Physiology* 21, 959-967.
- GRASSI, G., GIANNINI, R., 2005. Influence of light and competition on crown and shoot morphological parameters of Norway spruce and silver fir saplings. *Annals of Forest Science* 62, 262-274.
- GRASSI, G., MINOTTA, G., GIANNINI, R., BAGNARESI, U., 2003. The structural dynamics of managed uneven-aged conifer stands in the Italian eastern Alps. *Forest Ecology and Management* 185, 225-237.
- GRASSI, G., MINOTTA, G., TONON, G., BAGNARESI, U., 2004. Dynamics of Norway spruce and Silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 141-149.
- GRAVEL, D., CANHAM, C.D., BEAUDET, M., MESSIER, C., 2010. Shade tolerance, canopy gaps and mechanism of coexistence of forest trees. *Oikos* 119, 475-486.
- GRAYSON, A.J., 2002. Progress towards continuous cover woodland: Ipsden estate. *Forestry* 75, 257-271.
- GREEN, S., RAY, D., 2009. Potential impacts of drought and disease on forestry in Scotland. *Forestry Commission Research Note 004*. Forestry Commission, Edinburgh.
- GREENE, D.F., KNEESHAW, D.D., MESSIER, C., LIEFFERS, V., CORMIER, D., DOUCET, R., COATES, K.D., GROOT, A., GROVER, G., CALOGEROPOULOS, C., 2002. Modelling silvicultural alternatives for conifer regeneration in boreal mixedwood stands (aspen/white spruce/balsam fir), *For. Chron.* 78, 281-295.



- GREIS, I., KELLOMÄKI, S., 1981. Crown structure and stem growth of Norway spruce undergrowth under varying shading. *Silva Fennica* 15, 306-322.
- GRONINGER, J.W., SEILER, J.R., PETERSON, J.A., KREH, R.E., 1996. Growth and photosynthetic responses of four Virginia Piedmont tree species to shade. *Tree Physiology* 16, 773-778.
- GROOT, A., CARLSON, D., W., 1996. Influence of shelter on night temperatures on night temperatures, frost damage, and bud break of white spruce seedlings. *Can. J. For. Res.* 26: 1531-1538.
- GROSS, K., HOMLICH, A., WEINREICH, A., WAGNER, E., 1996. Effect of shade on stomatal conductance, net photosynthesis, photochemical efficiency and growth of oak saplings. *Annals of Forest Science* 53, 279-290.
- GRUBB, P.J., 1977. The maintenance of species- richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52, 107-145.
- GRYC, V., HACURA, J., VAVRČÍK, H., URBAN, J., GEBAUER, R., 2012. Monitoring of xylem formation in *Picea abies* under drought stress influence. *Dendrobiology* 67: 15-24.
- GSPALTL, M., BAUERLE, W., BINKLEY, D., STERBA, H., 2013. Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *Forest Ecology and Management* 288, 49-59.
- HAIGHT, R.G., MONSERUD, R.A., 1990. Optimizing any-aged management of mixed-species stands: II. Effects of decision criteria. *For. Sci.* 36, 125-144.
- HALME, P., KOTIAHO, J.S., YLISIRNIO, A.L., HOTTOLA, J., JUNNINEN, K., KOUKI, J., LINDGREN, M., MÖNKKÖNEN, M., PENTTILÄ, R., RENVALL, P., SIITONEN, J., SIMILÄ, M., 2009. Perennial polypores as indicators of annual and red-listed polypores. *Ecological indicators* 9, 256-266.
- HANEWINKEL, M., 2001. Economic aspects of the transformation from even-aged pure stands of Norway spruce to uneven-aged mixed stands of Norway spruce and beech. *Forest Ecology and Management* 151, 181-193.
- HANEWINKEL, M., ET AL., 2013. *Nature Climate Change* 3, 204-207.
- HANEWINKEL, M., HUMMEL, S., ALBRECHT, A., 2011. Assessing natural hazards in forestry for risk management: a review. *Eur. J. For. Res.* 130, 329-351.
- HANNAH, L., CARR, J.L., LANKERANI, A., 1995. Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biodiv. Conserv.* 4, 128-155.
- HANNAH, P.R., 1988. The shelterwood method in northeastern forest types: a literature review. *North. J. Appl. For.* 5, 70-77.
- HARCOMBE, P.A., 1987. Tree life tables: simple birds, growth, and death data encapsulate life histories and ecological roles. *Bioscience* 37, 557-568.
- HARRINGTON C.A., 1999. Forests planted for ecosystem restoration or conservation, *New For.* 17, 175-190.
- HART, C., 1995. Alternative silvicultural systems to clear cutting in Britain: a review. *Forestry Commission Bulletin* 115. HMSO, London.
- HASENAUER, H., KINDERMAN, G., 2002. Methods for assessing regeneration establishment and height growth in uneven-aged mixed species stands. *Forestry* 75 (4), 385-394.
- HAWKE, M.F., WEDDERBURN, M.E., 1994. Microclimate changes under *Pinus radiata* agroforestry regimes in New Zealand. *Agri. For. Meteorol.* 71, 133-145.
- HEINRICH, S., SCHMIDT, W., 2009. Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *Forest Ecology and Management* 258 (5), 667-678.
- HEINZE, M., TOMCZYK, S., NICKE, A., 2001. Comparison of beech (*Fagus sylvatica* L.) in so-called Green Eyes with neighbouring spruce stands (*Picea abies* L. KARST.) in the Thuringian Vogtland country concerning soil quality, tree root density and tree growth. *Ger. J. For. Sci.* 120, 139-153.
- HEITZ, R., 1998. Umbau von Fichtenrinbeständen in naturnahe Mischwälder – Auswirkungen auf bodenchemischen Zustand und Bioelementhaushalt. PhD Thesis, München, 307 pp.
- HEJNOWICZ, A., OBARSKA, E., 1995. Structure and development of vegetative buds, from the lower crown of *Picea abies*. *Annals of Forest Science* 52, 433-447.



- HELSTRÖM, E., 2001. Conflict Cultures – Qualitative Comparative Analysis of Environmental Conflicts in Forestry, *Silva Fennica*, The Finnish Society of Forest Science, The Finnish Forest Research Institute, 109 s.
- HERBST, M., ESCHENBACH, CH., KAPPEN, L., 1999. Water use in neighbouring stands of beech (*Fagus sylvatica* L.) and black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). *Annals of Forest Science* 56, 107-120.
- HERING, S., 1993. Waldbau im SO<sub>2</sub> - Immissionsschadgebiet der sächsischen Mittelgebirge. *Allgemeine Forstzeitschrift München* 48, 1300-1303.
- HERING, S., IRRGANG, S., 2005. Conversion of substitute tree species stands and pure spruce stands in the Ore Mountains in Saxony. *Journal of Forest Science* 51, 519-525.
- HEYWOOD, V.H., WATSON, R.T., 1995. Global biodiversity assessment. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- HILDEBRANDT, P., KNOKE, T., 2009. Optimizing the shares of native tree species in forest plantations with biased financial parameters. *Ecol. Econ.* 68, 2825-2833.
- HILL, R. 1924. A lens for whole sky photographs. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 50, 227-235.
- HILTON, G.M., PACKHAM, J.R., 1997. A sixteen-year record of regional and temporal variation in the fruiting of beech (*Fagus sylvatica* L.) in England (1980-1995). *Forestry* 70 (1), 7-16.
- HILTON, G.M., PACKHAM, J.R., 2003. Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800-2001). *Forestry* 76 (3), 319-328.
- HOBZA, P., MAUER, O., POP, M., 2008. Current use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) for artificial regeneration of forests in the air-polluted areas. *Journal of Forest Science* 54 (4), 139-149.
- HOFGAARD, A., 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science* 4 (5), 601-608.
- HOLGÉN, P., BOSTEDT, G., 2004. Should planting of broadleaved species be encouraged at the expense of spruce? An economic approach to a current southern Swedish forestry issue. *J. For. Econ.* 10, 123-134.
- HORÁČEK, P., 2014. Výzva (nejen) pro lesníky – využití dřeva dřevozpracujícím průmyslem. In: 18 let převodu lesa věkových tříd na les trvale tvořivý. ČLS – Pro Silva Bohemica.
- HOVENDEN, M.J., VANDER SCHOOR, J.K., 2003. Nature vs nurture in the leaf morphology of Southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). *New Phytologist* 131, 585-594.
- HULLEN, M., HÜSING, F., KRÜGER, R., MEDERAKE, R., 1994. Waldbehandlung im National park Harz. *Forst und Holz* 49, 547-552.
- HUMPHREY, J.W., 2005. Benefits to biodiversity from developing old-growth conditions in British upland spruce plantations: a review and recommendations. *Forestry* 78 (1), 33-53.
- HUNTER, M.L. JR, 1996. Benchmarks for managing ecosystems: are human activities natural? *Conserv. Biol.* 10, 695-697.
- HUNTER, M.L., JR. 1990. Wildlife, Forests, and Forestry. Principles of Managing Forests for Biological Diversity. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 370 s.
- HUNTLEY, B., BARTLEIN, P.J., PRENTICE, I.C., 1989<sup>1</sup>. Climatic control of the disturbance and abundance of beech (*Fagus* L.) in Europe and North America. *Journal of Biogeography* 16, 551-560.
- HUNTLEY, B., WEBB, T., 1989<sup>2</sup>. Migration – species response to climatic variations caused by changes in the earths orbit. *Journal of Biogeography* 16, 5-19.
- HUNZIKER, U., BRANG, P., 2005. Microsite patterns of conifer seedlings establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management* 210, 67-79.
- JAĎUŠ, J., PITTNER, J., SNOPKOVÁ, Z., 2014. Vplyv klimatických a svetelných faktorov na klíčenie a prežívanie semenáčikov jedle bielej (*Abies alba* Mill.) a smreka obyčajného (*Picea abies* L. KARST.) vo výberkovom lese. *Zprávy lesnického výzkumu* 59 (3), 167-174.
- JAKOBSEN, M.K., EMBORG, J., 2000. Transformation of spruce monocultures to mixed stands with heterogeneous structure on nutrient poor soils in Denmark. In: KLIMO, E., HAGER, H., KULHAVÝ, J. (Eds.), *Spruce Monocultures in Central Europe - Problems and Prospects*, 208, 53-56.





- JALAS, J., SUOMINEN, J. (EDS.) 1972-1999. Atlas Florae Europaeae: Distribution of Vascular Plants in Europe. The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas biologica Fennica Vanamo, Helsinki. in BRADSHAW, R.H.W., KITO, N., GIESECKE, T., 2010. Factors influencing the Holocene history of *Fagus*. Forest Ecology and Management 259, 2204-2212.
- JALOVIAR, P., SANIGA, M., KUCBEL, S., 2013. Importance of light conditions for the height growth of underplantings in Norway spruce stands in the Oravské Beskydy Mts. Beskydy 6 (1), 53-58.
- JAMES, K.R., HARITOS, N., ADES, P.K., 2006. Mechanical stability of trees under dynamic loads. American Journal of Botany 93 (10), 1522-1530.
- JARČUŠKA, B., 2009. Growth, survival, density, biomass allocation and morphological adaptations of natural regeneration of *Fagus sylvatica*. A review. Dendrobiology 61, 3-11.
- JARČUŠKA, B., 2010. Vplyv vybraných ekologických faktorov na prirodzenú obnovu buka. Dizertačná práca. ÚEL SAV, Zvolen; FEE TU, Zvolen, 150 s.
- JARČUŠKA, B., 2011. Morphological plasticity of leaves in natural regeneration of *Fagus sylvatica* L.: Effects of direct and diffuse light, ontogeny and shoot type. Polish Journal of Ecology 59 (2), 339-353.
- JARČUŠKA, B., BARNA, M., 2011<sup>1</sup>. Plasticity in above-ground biomass allocation in *Fagus sylvatica* L. saplings in response to light availability. Annals of Forest Research 54 (2), 151-160.
- JARČUŠKA, B., BARNA, M., 2011<sup>2</sup>. Influence of light availability on height growth of naturally regenerated beech with different growth histories. Austrian Journal of Forest Science 128 (1), 53-65.
- JARČUŠKA, B., DAY, M.E., 2013. The effect of age on height growth in even-sized saplings of *Fagus sylvatica* L. Trees 27, 1821-1825.
- JAWORSKI, A., KOLODZIEJ, Z., LAPKA, M., 2007. Mortality, recruitment, and increasing of trees in the *Fagus-Abies-Picea* stands of a primaval character in the lower mountain zone. Dendrobiology 57: 15-26
- JEANSSON, E., BERGMAN, F., ELFVING, B., FALEK, J., LUNQUIST, L., 1989. Natural regeneration of pine and spruce. Swed. Univ. Agric. Umea. 25 s.
- JELASKA, S.D., ANTONIC, O., BOZIC, M., KRIZAN, J., KUSAN, V., 2006. Responses of forest herbs to available understory light measured with hemispherical photographs in silver fir-beech forest in Croatia. Ecol. Modell. 194 (1-3): 209-218.
- JENKINS, M.,W., CHAMBERS, J.,L., 1989. Understorey light levels in mature hardwood stands after partial overstorey removal. Forest and Ecology Management 26: 247-256.
- JINKS, R.,L., WILLOUGHBY, I., BAKER, C., 2006. Direct seeding of ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.: The effects of sowing date, pre-emergent herbicides, cultivation, and protection on seedling emergence and survival. Forest Ecology and Management, 237: 373-386.
- JOBIDON, R., ROY,V., CYR, G., 2003. Net effect of competing vegetation on selected environmental conditions and performance of four spruce seedling stock sizes after eight years in Québec (Canada). Annals of Forest Science 60, 691-699.
- JOHANN, E., 2007. Traditional Forest management under the influence of science and industry: the story of the alpine cultural landscape. Forest Ecology and Management 249: 54-62.
- JOHNSON, P.S., DALE, C.D., DAVIDSON, K.R., 1986. Planting northern red oak in the Missouri Ozarks: A prescription, North. J. Appl. For. 3, 66-68.
- JONÁŠOVÁ, M., VAN HESS, A., PRACH, K., 2006. Rehabilitation of monotonous exotic coniferous plantations: A case study of spontaneous establishment of different tree species. Ecological Engineering 28, 141-148.
- JONCKHEERE, I., FLECK, S., NACKAERTS, K., MUYS, B., COPPIN, P., WEISS, M., BARET, F., 2004. Review of methods for in situ leaf area index determinativ. Part I: Theories, sensors and hemispherical photography. Agricultural and Forest Meteorology 121, 19-35.
- JONCKHEERE, I., NACKAERTS, K., MUYS, B., COPPIN, P., 2005. Assessment of automatic gap fraction estimation of forests from digital hemispherical photography. Agricultural and Forest Meteorology 132, 96-114.



- JONSSON, M.J., FOETZKI, A., KALBERER, M., LUNDSTRÖM, T., AMMANN, W., STÖCKLI, V., 2006. Root-soil rotation stiffness of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) growing on subalpine forested slopes. *Plant Soil* 285, 267-277.
- JÖNSSON, M.T., FRAVER, S., JONSSON, B.G., DYNESIUS, M., RYDGÅRD, M., ESSEN, P.A., 2007. Eighteen years of tree mortality and structural change in an experimentally fragmented Norway spruce forest. *Forest Ecology and Management* 242, 306-313.
- KAHN, M., PRETZSCH, H., 1997. Das Wuchsmodell SILVA – Parametrisierung der Version 2.1 für Rein- und Mischbestände aus Fichte- und Buche, *Allgemeine Forst und Jagdzeitschrift*. Frankfurt 168, 115-123.
- KALELA, E.K., 1951. Mönnikäiden ja kuusikoiden juurusuhteisa. *Acta For. Fenn.* 57 (2). in TJOELKER, M.G., BORATYŃSKI, A., BUGAŁA, W., 2007. *Biology and ecology of Norway spruce*. Dordrecht: Springer. ISBN: 13978-90-481-7209-2. 469 p.
- KANT, S., 1999. Sustainable management of uneven-aged private forests: a case study from Ontario, Canada. *Ecol. Econ.* 30, 131-146.
- KANTOR, P., 2003. Pěstění lesů I a II, studijní materiály LDF, MZLU v Brně. 250 s.
- KARLSSON, M., 2001. Natural regeneration of broadleaved tree species in southern Sweden. Ph.D. thesis, Faculty of Forest Sciences, Swedish University of Agricultural Sciences.
- KATHKE, S., BRUELHEIDE, H., 2010. Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. *Forest Ecology and Management* 259, 1597-1605.
- KATO, K., YAMAMOTO, S., 2002. Branch growth and allocation patterns of saplings of two *Abies* species under different canopy conditions in subalpine old-growth forest in central Japan. *Ecoscience* 9, 98-105.
- KAUTZ, G., TOPP, W., 1998. Sustainable forest management for improving soil quality. *Ger. J. For. Sci.* 117, 23-43.
- KAZDA, M., 1994. Sind Kalamitaten Anlaß, die Fichtenwirtschaft zu überdenken? *Osterreichische Forstzeitung* 1, 34-35.
- KAZDA, M., PICHLER, M., 1998. Priority assessment for conversion of Norway spruce forests through introduction of broadleaf species. *Forest Ecology and Management* 102, 245-258.
- KAZDA, M., SALZER, J., SCHMID, I., VON WRANGELL, P., 2004. Importance of mineral nutrition for photosynthesis and growth of *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* planted under Norway spruce canopy. *Plant and Soil* 264, 25-34.
- KELLOMAKI, S., OKER-BLOM, P., 1983. Canopy structure and light climate in a young scots pine stand. *Silva Fennica* 17, 1-17.
- KENDERES, K., KRÁL, K., VRŠKA, T., STANDOVÁR, T., 2009. Natural gap dynamics in a Central European mixed beech-spruce-fir old-growth forest. *Ecoscience* 16 (1), 39-47.
- KENDERES, K., MIHÓK, B., STANDOVÁR, T., 2008. Thirty years of gap dynamics in a central European beech forest reserve. *Forestry* 81 (1), 111-123.
- KENK, G., GUEHNE, S., 2001. Management of transformation in Central Europe. *Forest Ecology and Management* 151, 107-119.
- KERR, G., MASON, W.L., BOSWELL, R., POMMERENING, A., 2002. Monitoring the transformation of even-aged stands to continuous cover management. *Forestry Commission Information* (45), Forestry Commission, Edinburgh.
- KERR, G., MORGAN, G., BLYTH, J., STOKES, V., 2010. Transformation from even-aged plantations to an irregular forest: the world's longest running trial area at Glentrees, Scotland. *Forestry* 83 (3), 329-344.
- KIMMINS, J.P., 1997. *Forest ecology – a foundation for sustainable management*. Prentice Hall, Upper Saddle River, 3<sup>rd</sup> edition, p. 5968.
- KING, D.A., 2003. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Functional Ecology* 17, 482-488.
- KINT, V., HEIN, S., CAMPIOLI, M., MUYS, B., 2010. Modelling self-pruning and branch attributes for young *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. trees. *Forest Ecology and Management* 260 (11), 2023-2034.



- KLIMO, E., HAGER, H., KULHAVÝ, J., 2000. Spruce Monocultures in Central Europe - Problems and Prospects, EFI Proceedings 33, ISBN: 952-9844-76-X, 203 s.
- KLINKA, K., WANG, Q., KAYAHARA, G.J., CARTER, R.E., BLACKWELL, B.A., 1992. Light-growth response relationships in Pacific silver fir (*Abies amabilis*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). Canadian Journal of Forest Research 70, 1919-1930.
- KLÍR, J., 1981. Vady Dřeva. Praha. 232 s. in GANDELOVÁ, L., HORÁČEK, P., ŠLEZINGEROVÁ, J., 2012. Nauka o Dřevě. Mendelova univerzita v Brně. 176 s.
- KLOPCIC, M., BONCINA, A., 2010. Patterns of tree growth in a single tree selection silver fir-European beech forest. Journal of Forest Research 15, 21-30.
- KLOPCIC, M., POLJANEC, A., GARTNER, A., BONCINA, A., 2009. Factors related to natural disturbances in mountain Norway spruce (*Picea abies*) forests in the Julian Alps. Ecoscience 16 (1), 48-57.
- KNOKE, T., 2009. Zur finanziellen Attraktivität von Dauerwaldwirtschaft und Überführung: eine Literaturanalyse. Schweiz. Z. Forstwes. 160, 152-161.
- KNOKE, T., AMMER, C., STIMM, B., MOSANDL, R., 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. Eur. J. For. Res. 127, 89-101.
- KNOKE, T., HAHN, A., 2007. Baumartenvielfalt und Produktionsrisiken: Ein Forschungsein und ausblick. Schweiz. Z. Forstwes. 158, 312-322.
- KNOKE, T., MOOG, M., PLUSZYK, N., 2001. On the effect of volatile stumpage prices on the economic attractiveness of a silvicultural transformation strategy. For. Policy Econ. 2, 229-240.
- KNOKE, T., PLUSZYK, N., 2001. On economic consequences of transformation of a spruce (*Picea abies* L. Karst.) dominated stand from regular into irregular age structure. Forest Ecology and Management 151, 163-179.
- KNOKE, T., SEIFERT, T., 2008. Integrating selected ecological effects of mixed European beech-Norway spruce stands in bioeconomic modelling. Ecol. Model. 210, 487-498.
- KNOKE, T., STANG, S., REMLER, N., SEIFERT, T., 2006. Ranking the importance of quality variables for the price of high quality beech timber (*Fagus sylvatica* L.). Annals of Forest Science 63, 399-413.
- KNOKE, T., STIMM, B., AMMER, C., MOOG, M., 2005. Mixed forests reconsidered: a forest economics contribution on an ecological concept. Forest Ecology and Management 213, 102-116.
- KNOWLES, R.L., HORVATH, G.C., CARTER, M.A., HAWKE, M.F., 1999. Developing a canopy closure model to predict overstorey understorey relationships in *Pinus radiata* silvopastoral systems. Agrofor. Syst. 43 (1-3): 109-119.
- KOBE, R.K., 1996. Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. Ecol. Monogr. 66 (2), 181-201.
- KOBE, R.K., COATES, K.D., 1997. Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 27, 227-236.
- KOBE, R.K., PACALA, S.W., SILANDER, J.A., CANHAM, C.D., 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecol. Appl. 5 (2), 517-532.
- KOIKE, T., KITAO, M., MARUYAMA, Y., MORI, S., LEI, T., 2001. Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved tree within the vertical canopy profile. Tree Physiology 21: 951-958.
- KOCH, H.E., 1990. Waldumbau im Staatswald Oberfranken. AFZ 3, 62-65.
- KOCH, N.E., SKOVSGAARD, J.P., 1999. Sustainable management of planted forests: some comparisons between central Europe and the United States. New For. 17, 11-22.
- KOHYAMA, T., 1980. Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. Bot. Mag. Tokyo 936, 13-24.
- KOHYAMA, T., 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. Fuct. Ecol. 1, 399-404.
- KOHYAMA, T., 1991. A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. Funct. Ecol. 5, 83-90.
- KOLLER, D., WEBER, J., MALIK, J., 1994. Robust multiple car tracking with occlusion reasoning. In: European Conference of Computer Vision. Pp. 189-196.



- KÖLLING, C., KNOKE, T., SCHALL, P., AMMER, C., 2009. Überlegungen zum Risiko des Fichtenanbaus in Deutschland vor dem Hintergrund des Klimawandels. *Forstarchiv* 80, 42-54.
- KOLLMANN, J., SCHILL, H.-P., 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125 (2), 193-205.
- KONIAS, H., 1951. *Lesní hospodářství*. 2. vydání, Praha: Svaz českých zemědělců, 141 s.
- KONŔPKA, B., PAJŤK, J., ŠEBEŇ, V., LUKAC, M., 2011. Belowground biomass functions and expansion factors in high elevation Norway spruce. *Forestry* 84 (1), 41-48.
- KONŠEL, J., 1931. *Stručný nástin tvorby a pěstění lesů v biologickém ponětí*. Písek: Československá matice lesnická, 552 s.
- KORPEL, S., 1995. *Die Urwälder der Westkarpaten*. Fischer, Stuttgart, 310 p. (In German)
- KOŠULIČ, M., 2008. K „modernímu“ pěstování buku. *Lesu Zdar*, roč. 14, č. 2: 4-7.
- KOVÁŘ 1998: Pokusy a zkušenosti se zakládáním lesních porostu sítí v SRN; Zprávy lesnického výzkumu, 1998, č. 03-04
- KRAL, F., 1979. Spät- und postglaziale Waldgeschichte der Alpen auf Grund der bisherigen Pollenanalysen. *Veröffentlichungen des Institutes für Waldbau an der Universität für Bodenkultur*. Wien, Österr. Agrarverlag In: PARVIAINEN, J., 2005. Virgin and natural forests in the temperate zone of Europe. *For. Snow Landsc. Res.* 79, ½: 9-18.
- KRAL, F., 1994. Der Wald im Spiegel der Waldgeschichte. In: Österreichischer Forstverein (Ed.), Österreichs Wald - Vom Urwald zur Waldwirtschaft. Autorengemeinschaft Österreichs Wald. Wien, 9-48.
- KRASOWSKI, M., J., HERING, L., J., LETCHFORD, T., 1993. Winterfreezing injury and frost acclimation in planted coniferous seedlings. FRDA II. Canadian Forest Service. 36 s. in SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- KRAUSE, A., ECKSTEIN, D., 1992. Holzzuwachs an Ästen, Stamm und Wurzeln bei normaler und extremer Witterung. in SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- KREMER, B.K., 2006. *Stromy*. Praha: Euromedia Group. 288 s., ISBN: 80-242-1636-1.
- KŘÍSTEK, ET AL., 2002. *Ochrana lesů a přírodního prostředí*. Matice lesnická. 389 s.
- KROUPOVÁ, M., 2012. Dendroecological study of spruce growth in regions under long-term air pollution load. *Journal of Forest Science* 12: 536-548.
- KUBOTA, Y., KONNO, Y., HIURA, T., 1994. Stand structure and growth patterns of understorey trees in a coniferous forest, Taisetsuzan National Park, northern Japan. *Ecol. Res.* 9, 333-341.
- KUČERAVÁ, B., REMEŠ, J., 2012. Responses of *Abies alba* seedlings to different site conditions in *Picea abies* plantations. *Dendrobiology* 69, 49-58.
- KULLA, L., SITKOVÁ, Z., 2012. Rekonštrukcie nepôvodných smrekových lesov: poznatky, skúsenosti, odporúčania. *Národné lesnícké centrum Zvolen*, ISBN: 978-80-8093-160-5, 208 s.
- KUNSTLER, G., CURT, T., BOUCHAUD, M., LEPART, J., 2005. Growth, mortality, and the morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in a sub-Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1657-1668.
- KUNSTLER, G., CURT, T., LEPART, J., 2004. Spatial pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus pubescens* Mill.) seedlings in natural pine (*Pinus sylvestris* L.) woodlands. *European Journal of Forest Research* 123, 331-337.
- KUPFERCHMID, A.D., BUGMANN, H., 2005. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management* 205, 251-265.
- KUPKA, I., 1999. Reálné možnosti změn druhové skladby lesů ČR. *Lesnická práce* 68, 546-549.
- KÜPPERS, M., SCHNEIDER, H., 1993. Leaf gas exchange of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in lightflecks: effect of fleck length and leaf temperature in leaves grown in deep and partial shade. *Trees* 7, 160-168.
- KURTH, W., 1994. *Growth Grammar Interpreter GROGRA 2.4 - A software tool for the 3-dimensional interpretation of stochastic, sensitive growth grammars in the context of plant modelling*. Waldokosysteme Gottingen. 190 s.



- KUULUVAINEN, T., PUKKALA, T., 1989. Effects of Scots pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings. *Silva Fennica* 23, 159-167.
- LÄHDE, E, LAIHO, O., NOROKORPI, Y., 1999. Diversity-oriented silviculture in the boreal zone of Europe. *Forest Ecology and Management* 118: 223-243.
- LÄHDE, E., LAIHO, O., LIN, C.J., 2010. Silvicultural alternatives in an uneven-sized forest dominated by *Picea abies*. *Journal of Forest Research* 15, 14-20.
- LÄHDE, E., LAIHO, O., NOROKORPI, Y., 1999. Diversity-oriented silviculture in the boreal zone of Europe. *Forest Ecology and Management* 118, 223-243.
- LÄNNENPÄÄ, A., AAKALA, T., KAUKANEN, H., KUULUVAINEN, T., 2008. Tree mortality agents in Pristine Norway spruce forests in Northern Fennoscandia. *Silva Fennica* 42 (2), 151-163.
- LARCHER, W., 1988. Fyziologická ekologie rostlin. Academia Praha, 368 s.
- LARCHER, W., 2003. Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 4<sup>th</sup> edition, ISBN: 3-540-43516-6, 488 p.
- LARSEN, D.R., 1991. Projecting forest stand structures using stand dynamics principles: An adaptative approach. Disertační práce, University of Washington, 283 s.
- LARSEN, J.B., 1995. Ecological stability of forest and sustainable silviculture. *Forest Ecology and Management* 73, 85-96.
- LÄSSIG, R., 1991. Zum Wachstum von Fichtensolitären (*Picea abies* (L.) Karst.) in Südwestdeutschland. Dissertation, Un. Freiburg, 136 s. in SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. Tree Rings and Environment Dendroecology. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- LAŠTŮVKA, Z., KREJČOVÁ, P., 2000. Ekologie. Brno: Konvoj, 185 s., ISBN: 80-85615-93-2.
- LATALOWA, M., VAN DER KNAAP, W.O., 2006. Late quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Europe according to pollen data. *Quaternary Science Reviews* 25, 2780-2805.
- LE GOFF, N., OTTORINI, J.M., 2001. Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. *Annals of Forest Science* 58, 1-13.
- LE ROUXE, X., WALCROFT, A., S., DAUDET, A., F., SINOQUET, H., CHAVES, M., M., RODRIGUES, A., OSORIO, L., 2001. *Tree Physiology* 21: 377-386.
- LE TACON, F., 1983. La plantation en plein découvert: une des causes de la mauvaise forme du hêtre dans le nord-est de la France. *Revue Forest. Franç.* 35 (6), 452-461. In: TEISSIER DU CROS, E., THIEBAUT, B., 1988. Variability in beech: budding, height growth and tree form. *Annals of Forest Science* 45 (4), 398.
- LEBLANC, S.G., CHEN, J.M., FERNANDES, R., DEERING, D.W., CONLEY, A., 2005. Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 129, 187-207.
- LEBOURGEOIS, F., 2007. Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENOCOFOR). *Annals of Forest Science* 64: 333-343.
- LÉGARÉ, S., PARÉ, D., BERGERON, Y., 2004. The response of Black Norway spruce growth to an increased proportion of aspen in mixed stands. *Can. J. For. Res.* 34: 405-416.
- LEHTONEN, A., MAKIPAA, R., HEIKKINEN, J., SIEVANEN, R., LISKI, J., 2004. Biomass expansion factors (BEFs) for Scots pine, Norway spruce, and birch according to stand age for boreal forests. *Forest and Ecology Management* 188, 211-224.
- LEMOINE, D., JACQUEMIN, S., GRANIER, A., 2002. Beech (*Fagus sylvatica* L.) branches show acclimation of xylem anatomy and hydraulic properties to increased light after thinning. *Annals of Forest Science* 59, 761-766.
- LENDZION, J., LEUSCHNER, C., 2008. Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *Forest Ecology and Management* 256, 648-655.
- LEONHARDT, B., WAGNER, S., 2006. Qualitative Entwicklung von Buchen-Voranbauten unter Fichtenschirm. *Forst und Holz* 84, 454-457.
- LHOTSKÝ, J. ET AL., 1987. Degradace lesních půd a jejich meliorace. SZN. 285 s.





- LICHTENTHALER, H.K., AČ, A., MAREK, M.V., KALINA, J., URBAN, O., 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiol. Biochem.* 45, 577-588.
- LICHTENTHALER, H.K., BUSCHMANN, C., DÖLL, M., FIETZ, F.J., BACH, T., KOZEL, U., MEIER, D., RAHMSDORF, U., 1981. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis Research* 2, 115-141.
- LIECHTY, H.O., HOLMES, M.J., REED, D.D., MROZ, G.D., 1992. Changes in microclimate after stand conversion in two northern hardwoods stands. *For. Ecol. Manag.* 50, 253-264.
- LIEFFERS, V.J., MESSIER, C., STADT, K.J., GENDRON, F., COMEAU, P.G., 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 796-811.
- LIEFFERS, V.J., STADT, K.J., NAVRATIL, S., 1996. Age structure and growth of understory white spruce under aspen. *Canadian Journal of Forest Research* 26, 1002-1007.
- LIIRA, J., SEPP, T., 2009. Indicators of structural and habitat natural quality in boreo-nemoral forests along the management gradient. *Ann. Bot. Fenn.* 46, 308-325.
- LIN, C.J., LÄHDE, E., 2012. Norway spruce (*Picea abies* L.) regeneration and growth of understory trees under single-tree selection silviculture in Finland. *European Journal of Forest Research* 131, 683-691.
- LINDBLADH, M., BRADSHAW, R., 1998. The origin of present forest composition and pattern in southern Sweden. *Journal of Biogeography* 25 (3), 463-477.
- LINDNER, M., MAROSCHEK, M., NETHERER, S., KREMER, A., BARBATI, A., GARCIA-GONZALO, J., SEIDL, R., DELZON, S., CORONA, P., KOLSTRÖM, M., LEXER, M., J., MARCHETTI, M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259, 698-709.
- LINNERT, M., 2009. Wachstum und Qualität junger Buchen in einer unterschiedlich aufgelichteten Fichtenaltbestand. Dissertation. Göttingen, Göttinger Forstwissenschaften, 127 s.
- LÖF, M., BERGQUIST, J., BRUNET, J., KARLSSON, M., WELANDER, T., 2010. Conversion of Norway spruce stands to broadleaved woodland - regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecological Bulletins* 53, 165-173.
- LÖF, M., KARLSSON, M., SONESSON, K., WELANDER, T.N., COLLET, C., 2007. Growth and mortality in underplanted tree seedlings in response to variations in canopy closure of Norway spruce stands. *Forestry* 80 (4), 371-384.
- LÖF, M., PAULSSON, R., RYDBERG, D., WELANDER, N.T., 2005. The influence of different overstory removal on planted spruce and several broadleaved tree species: Survival, growth and pine wiivil damage during three years. *Annals of Forest Science* 62, 237-244.
- LÖF, M., THOMSEN, A., MADSEN, P., 2004. Sowing and transplanting of broadleaves (*Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., *Prunus Avium* L. and *Crataegus monogyna* Jacq.) for afforestation of farmland. *Forest Ecology nad Management*, 188: 113-123.
- LÖF, M., WELANDER, N.T., 2004. Influence of herbaceous competitors on early growth in direct seeded *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. *Annals of Forest Science* 61, 781-788.
- LOUBÈRE, M., SAINT-ANDRÉ, L., HERVÉ, J.CH., VESTØL, G.I., 2004. Relationship between stem size and branch basal diameter variability in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) from two regions of France. *Annals of Forest Science* 61, 525-535.
- LUNDQVIST, L., FRIDMAN, E., 1996. Influence of local stand basal area on density and growth of regeneration in uneven-aged *Picea abies* stands. *Scandinavian Journal of Forest Research* 11 (1-4), 364-369.
- LUNDSTROM, T., JONAS, T., STOCKLI, V., AMMAN, W., 2007. Anchorage of mature conifers: Resistive turning moment, root-soil plate geometry and root growth orientation. *Tree Physiology* 27, 1217-1227.
- LUSK, CH., 2004. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Functional Ecology* 18, 820-828.
- LYR, H., 1996. Effect of the root temperature on growth parameters of various European tree species. *Annals of Forest Science* 53, 317-323.



- MADSEN, M., LÖF, M., 2005. Reforestation in southern Scandinavia using direct seeding of oak (*Quercus robur* L.). *Forestry*, 78: 55-64.
- MADSEN, P., 1994. Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light intensity and soil water content. *Scandinavian Journal of Forest Research* 9, 316-322.
- MADSEN, P., 1995. Effects of soil water content, fertilization, light, weed competition and seedbed type on natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* 72, 95 -105.
- MADSEN, P., LÖF, M., 2005. Reforestation in southern Scandinavia using direct seeding of oak (*Quercus robur* L.). *Forestry* 78, 55-64.
- MAGRI, D., VENDRAMIN, G.G., COMPS, B., ET AL., 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171 (1), 199-221.
- MÄKINEN, H., ISOMÄKI, A., 2004. Thinning intensity and growth of Norway spruce stands in Finland. *Forestry* 77 (4), 349-364.
- MÄKINEN, H., ISOMÄKI, A., HONGISTO, T., 2006. Effects of half-systematic and systematic thinning on the increment of Scots pine and Norway spruce in Finland. *Forestry* 79, 1/2006: 103-121.
- MALCOLM, D.C., MASON, W.L., CLARKE, G.C., 2001. The transformation of conifer forests in Britain - regeneration, gap size and silvicultural systems. *Forest Ecology and Management* 151, 7-23.
- MALIK, M.S., NORSWORTHY, J.K., RILEY, M.B., BRIDGES, W., 2010. Temperature and light recruitments for wild radish (*Raphanus raphanistrum*) germination over a 12-month period following maturation. *Weed Sci.* 58 (2), 136-140.
- MAREK, M.V., ET AL., 2011. Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu. Praha: Academia, 253 s., ISBN: 978-80-904351-1-7.
- MARTIN, C.A., INGRAM, D.L., NELL, T.A., 1989. Supraoptimal root zone temperature alters growth and photosynthesis of holly and elm. *J. Arboric* 15, 272-276.
- MARTIN, T.A., DOUGHERTY, P.M., TOPA, M.A., MCKEAND, S.E., 2005. Strategies and case studies for incorporating ecophysiology into southern pine tree improvement programs. *Southern Journal of Applied Forestry* 29, 70-79.
- MARTÍNEZ-GARZA, C., HOWE, F., 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40 (3), 423-429.
- MASON, B., KERR, G., 2004. Transforming even-aged conifer stands to continuous cover management. *Forestry Commission Information, Note 40*, Forestry Commission, Edinburgh.
- MASON, B., KERR, G., SIMPSON, J., 1999. What is continuous cover forestry? *Forestry Commission Information Note 29*, Forestry Commission, Edinburgh, pp. 8.
- MASON, W., L., 2002. Are irregular stands more windfirm? *Forestry* (4) 75: 347-355.
- MATIĆ, S., ANIĆ, I., BARIČEVIĆ, D., 2000. The Possibility of Converting Spruce Monocultures into Autochthonous Stands in Croatia. In: KLIMO, E., HAGER, H., KULHAVÝ, J. (eds.), 2000. *Spruce Monocultures in Central Europe - Problems and Prospects*. EFI Proceedings, No. 33, 35-42.
- MATTHEWS, J., D., 1999. *Silvicultural Systems*. Oxford University Press. 284 s.
- MATYSSEK, R., CERMAK, J., KUČERA, J., 1991: Ursacheneuengrenzung eines lokalen Buchensterbens mit einer Messmethode der Kronentranspiration. *Sch. Z. Forst.* 142: 809-828 in SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- MAUER, P., TRUHLÁŘ, J., 2005. Přeměny smrkových porostů podsadbami. *Lesnická práce*, roč. 84, č. 8.
- MCCLURE, J.W., LEE, T.D., LEAK, W.B., 2000. Gap capture in northern hardwoods: patterns of establishment and the height growth in four species. *Forest Ecology and Management* 127, 181-189.
- MESSIER, C., DOUCET, R., RUEL, J.C., CLAVEAU, Y., KELLY, C., LECHOWICZ, M.J., 1999<sup>2</sup>. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29 (6), 812-823.



- MESSIER, C., NIKINMAA, 2000. Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. *Ecoscience* 7, 345-356.
- MESSIER, C., PARENT, S., CHENGAOU, M., BEAULIEU, J., 1999<sup>1</sup>. Juvenile growth and crown morphological plasticity of eastern white pines (*Pinus strobus* L.) planted along a natural light gradient: Results after six years. *The Forestry Chronicle* 75 (2), 275-279.
- MICHEL, A., WINTER, S., 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA. *Forest Ecology and Management* 257, 1453-1464.
- MIKOLA J., BARDGETT, R.D., HEDLUND, K., 2002. Biodiversity, ecosystem functioning and soil decomposer food webs. In: LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P. (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. Oxford University Press, Oxford., 169-180.
- MITCHELL, J.E., POPOVICH, S.J., 1997. Effectiveness of basal area for estimating canopy cover of ponderosa pine. *Forest Ecology and Management* 95, 45-51.
- MITSCHERLICH, G., 1975. Wald, Wachstum und Umwelt. Eine Einführung in die ökologischen Grundfragen des Waldwachstums. Sauerländer. 352 s. in SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- MLINSEK, D., 1996. From clear-cutting to close-to-nature silviculture system. *IUFRO News*. 25 (4), 6-8.
- MÖHRING, B., 2004. Betriebswirtschaftliche Analyse des Waldumbaus. *Forst und Holz* 59, 523-530.
- MONTAGNINI F., EIBL B., GRANCE L., MAIOCCO D., NOZZI D., 1997. Enrichment planting in overexploited subtropical forests of the Paranaense region of Misiones, Argentina, *For. Ecol. Manage.* 99, 237-246.
- MONTEITH, J.L., 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 9 (3), 747-766.
- MOSANDL, R., KLEINERT, A., 1998. Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seed under old-growth pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *Forest Ecology and Management* 106, 35-44.
- MOSANDL, R., KÜSSNER, A., 1999. Conversion of pure pine and spruce forests into mixed forests in eastern Germany: some aspects of silvicultural strategy. In: OLSTHOORN, A.F.M., BARTELINK, H.H., GARDINER, J.J., PRETZCH, H., HEKHUIS, H.J., FRANC, A. (Eds.). *Management of Mixed-Species Forest: Silviculture and Economics*. IBN Science Contribution, Vol. 15, 208-218.
- MOUNTFORD, E.P., SAVILL, P.S., BEBBER, D.P., 2006. Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. *Forestry* 79 (4), 389-408.
- MŘÁČEK, Z. 1989. Pěstování buku. Státní zemědělské nakladatelství. 223 s.
- MÜLLER, K.H., 2004. Lückendynamik in Fichtenteinbeständen des Erzgebirges - Bestandesreaktion, Ressourcenverfügbarkeit und Empfehlungen zum Waldumbau. Tharandt: Dissertation thesis, 215 p.
- MÜLLER, K.H., WAGNER, S., 2003. Fine root dynamics in gaps of Norway spruce stands in the German Ore Mountains. *Forestry* 76 (2), 149-158.
- MURRAY, M.B., CANNELL, M.R.G., SMITH, R.J., 1989. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology* 26, 693-700.
- MUSAEV, E., K., 1996. Seasonal growth and anatomy of tree ring of Scots pine in the region of the Chernobyl disaster. *Lesovedenie* 1: 16-28 in VAGANOV, E.,A., HUGHES, M.,K., SHASHKIN, A.,V., 2006. *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings*. Springer, 354 s., ISSN: 0070-8356
- MUSCHE, S, SAMSON, R., NACHTERGALE, L., DE SCHRIJVER, A., LEMEUR, L., LUST, N. 2001. A comparison of optical and direct methods for monitoring the seasonal dynamics of leaf area index in deciduous forests. *Silva Fennica* 35(4), 373-384.
- MUSIL, I., 2007. Jehličnaté dřeviny. Praha: Academia. 352 s., ISBN: 978-80-200-1567-9.
- NAGEL, T.A., LEVANIĆ, T., DIACI, J., 2007. A dendroecological reconstruction of disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in Slovenia. *Annals of Forest Science* 64, 891-897.



- NAGEL, T.A., SVOBODA, M., DIACI, J., 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management* 226, 268-278.
- NÁROVCOVÁ, J., JURÁSEK, A., BARTOŠ, J., 2008. Růst krytokořenného sadebního materiálu buku lesního na živných stanovištích. *Zprávy lesnického výzkumu* 78, 64-69.
- NEČESANÝ, V., 1958. Jádru buku: struktura, vznik a vývoj. Bratislava: Vydavateľstvo slovenskej akadémie vied, 231 s.
- NICHOLS, J.D., BRISTOW, M., VANCLAY, J.K., 2006. Mixed-species plantations: prospects and challenges. *For. Ecol. Manage.* 233, 383-390.
- NICOLL, B.C., RAY, D., 1996. Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiology* 16, 891-898.
- NIINEMETS, Ü., 1996. Plant growth-form alters the relationship between foliar morphology and species shade-tolerance ranking in temperate woody taxa. *Vegetatio* 124, 145-153.
- NIINEMETS, Ü., 1997<sup>1</sup>. Acclimation to low irradiance in *Picea abies*: influences of past and present light climate on foliage structure and function. *Tree Physiology* 17 (11), 723-732.
- NIINEMETS, Ü., 1997<sup>2</sup>. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology* 11, 518-531.
- NIINEMETS, U., 1999. Energy requirement for foliage formation is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *New Phytology* 1999, 141: 459-470.
- NIINEMETS, Ü., KULL, O., 1995. Effects of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in needle morphology. *Tree Physiology* 15, 307-315.
- NIINEMETS, U., KULL, O., 1998. Stoichiometry of foliar carbon constituents varies along light gradients in temperate woody canopies: implications for foliage morphological plasticity. *Tree Physiology* 18: 467-479.
- NIINEMETS, Ü., LUKJANOVA, A., 2003. Needle longevity, shoot growth and branching frequency in relation to site fertility and within-canopy conditions in *Pinus sylvestris*. *Annals of Forest Science* 60, 195-208.
- NILSON, K., LUNDQVIST, L., 2001. Effect of stand structure and density on development of natural regeneration in two *Picea abies* stands in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16, 253-259.
- NILSSON, C. 2008. Windstorms in Sweden – variation and impacts. Ph.D. thesis, Dept. of Physical Geography and Ecosystem Analysis, Lund Univ.
- NINGRE, F., COLIN, F., 2007. Frost damage on the terminal shoot as a risk factor of fork incidence on common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 64, 79-86.
- NÖRR, R., 2003. Wurzeldeformationen – ein Risiko für Bestandestabilität. *Forschungsberichte, München*, 196 s. in AMMER, CH., BICKEL, E., KOLLING, C., 2008. Converting Norway spruce stands with beech- a review of arguments and techniques. *Aust. J. For. Sci.* 125: 3-26.
- NÖRR, R., 2004. Erfolg von Buchensaaten. *Allg. Forstzeitschr. Der Wald* 59, 1146-1149. In: AMMER, CH., MOSANDL, R., 2007. Which grow better under the canopy of Norway spruce - European beech planted or sown seedlings? *Forestry* 80, 385-395.
- NOVOTNÝ, G., HORÁK, K., 1968. Historický průzkum lesa. ÚHUL, pobočka Hradec Králové. 116 s.
- NOŽIČKA, J., 1957. Přehled vývoje našich lesů. SZN Praha, 459 s.
- NOŽIČKA, J., 1972. Původní výskyt smrku v českých zemích. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. 177 s.
- NYKÄNEN, M.L., PELTOLA, H., QUINE, CH., KELLOMÄKI, S., BROADGATE, M., 1997. Factors affecting snow damage of trees with particular reference to European conditions. *Silva Fennica* 31 (2), 193-213.
- O'CONNELL, B., KELTY, M.J., 1993. Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) saplings. *Tree Physiology* 14, 89-102.
- O'HARA, K.L., 2002. The historical development of uneven-aged silviculture in North America. *Forestry* 75, 339-346.



- O'HARA, K.L., GERSONDE, R.F., 2004. Stocking control concepts in uneven-aged silviculture. *Forestry* 77 (2), 131-143.
- O'HARA, K.L., HASENAUER, H., KINDERMANN, G., 2007. Sustainability in multi-aged stands: an analysis of long-term planter systems. *Forestry* 80 (2), 163-181.
- O'HARA, K.L., 1998. Silviculture for structural diversity: a new look at multiaged systems. *J. For.* 96, 4-10.
- O'HARA, K.L., 2001. The silviculture of transformation-a commentary. *Forest Ecology and Management* 151, 81-86.
- OLESKOG, G., LÖF, M., 2005. The ecological and silvicultural bases for underplanting beech (*Fagus sylvatica* L.) below Norway spruce shelterwoods (*Picea abies* L. Karst.). Univ. Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, Band 139.
- OLIVER, D.C., LARSON, B.C., 1996. Forest stand and dynamics. McGraw-Hill, 520 p.
- ÖRLANDER, G., 1993. Shading reduces both visible and invisible frost damage to Norway spruce seedlings in field. *Forestry* 66: 27-36.
- OSTROGOVIĆ, M.Z., SEVER, K., ANIĆ, I., 2010. Influence of Light on Natural Regeneration of Pedunculate Oak (*Quercus robur* L.) in the Maksimir Forest Park in Zagreb. *Šumarski list* 134 (3-4), 115-123.
- OTT, B., GOLDMANN, I., BARTSCH, N., 2003. Qualität von Buchenkulturen auf Windwurfflächen, *AFZ-DerWald* 5, 264-267
- OTTO, H.J., 1986. Standortliche Voraussetzungen, Ziele und Wald - bautechnik in Fichten-Buchen-Mischbeständen des Harzes. *Allg. Forst. u. J.-Ztg.* 157, 214-222.
- ÖVERGAARD, R., GEMMEL, P., KARLSSON, M., 2007. Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry* 80 (5), 555-565.
- PÄÄTALO, M.L., 2000. Risk of snow damage in unmanaged and managed stands of Scots Pine, Norway spruce and Birch. *Scandinavian Journal of Forest Research* 15 (5), 115-126.
- PACALA, S.W., CANHAM, CH.D., SILANDER, J.A.JR., KOBE, R.K., 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24 (11), 2172-2183.
- PACALA, S.W., CANHAM, S.D., SAPONARA, J., SILANDER, J.A., KOBE, R.K., RIBBENS, E., 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecol. Monogr.* 66 (1), 1-43.
- PAGE, L.M., CAMERON, A.,D., CLARKE, G.,C., 2001. INFLUENCE OF OVERSTOREY BASAL AREA ON DENSITY AND GROWTH OF ADVANCE REGENERATION OF SITKA SPRUCE IN VARIABLY THINNED STANDS. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 151: 25-35.
- PAGE, L.M., CAMERON, A.D., CLARKE, G.C., 2001. Influence of overstorey basal area on density and growth of advance regeneration of Sitka spruce in variably thinned stands. *Forest Ecology and Management* 151, 25-35.
- PAILLET, Y., BERGÈS, L., HJÄLTÉN, J. ET AL., 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology* 24 (1), 101-112.
- PAILLET, Y., BERGÈS, L., HJÄLTÉN, J., ÓDOR, P., AVON, C., ET AL., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24 (1), 101-112.
- PALÁTOVÁ, E., 2004. Effect of increased nitrogen depositions and drought stress on the development of young Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. stands. *Dendrobiology* 51, 41-45.
- PAQUETTE, A., BOUCHARD, A., COGLIASTRO, A., 2006. Successful under-planting of red oak and black cherry in early-successional deciduous shelterwoods of North America. *Ann. For. Sci.* 63, 823-831.
- PARENT, S., MESSIER, C., 1995. Effects of light gradient on height growth and crown morphology of balsam fir natural regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* 25, 878-885.
- PAŘEZ, J., CHROUST, L., 1988. Modely výchovy lesních porostů. In: *Lesnický průvodce č. 4/1988. Jíloviště-Strnady, VÚLHM* 1988. 83 s.





- PARVIAINEN, J., 2005. Virgin and natural forests in the temperate zone of Europe. For. Snow Landsc. Res. 79, ½: 9-18.
- PARVIAINEN, J., BUCKING, K., VANDEKERKHOVE, K., SCHUCK, A., PAIVINEN, R., 2000. Strict forest reserves in Europe: efforts to enhance biodiversity and research on forests left for free development in Europe (EU-COST-Action E4). Forestry 73, 107-118.
- PARVIAINEN, J., BOZZANO, M., ESTREGUIL, C., KOSKELA, J., LIER, M., VOGT, P., OSTAPOWICZ, K., 2007. Maintenance, conservation and appropriate enhancement of biological diversity in forest ecosystems, 45-72 In: KÖHL, M., RAMETSTEINER, E., (Eds.). State of Europe's forests 2007-MCPFE report on sustainable forest management in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Liaison Unit, Warsaw.
- PEET, R.K., CHRISTENSEN, N.L., 1987. Competition and tree death. Bioscience 7, 586-595.
- PEICHL, M., ARAIN, M.A., 2007. Allometry and partitioning of above- and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests. Forest Ecology and Management 253 (1-3), 68-80.
- PEJCHAL, M., 2004. Architektura kořenového systému stromů. In: Kořenový systém – základ stromu. Sborník referátů z conference. 25.8.2004 Křtiny, Brno: MZLU, LDF – Ústav zakládání a pěstění lesů, ISBN: 80-239-3335-3, 21-36.
- PELLIKKA, P., JÄRVENPÄÄ, E., 2003. Forest stand characteristics and wind and snow induced forest damage in boreal forest. In: RUCK, B., Proc. of the Int. Conf. on Wind Effects on Trees, 269-276. Karlsruhe, Germany, 16-18 Sept., 2003.
- PELTOLA, H., KELLOMÄKI, S., HASSINEN, A., GRANANDER, M., 2000. Mechanical stability of Scots pine, Norway spruce and birch: an analysis of tree-pulling experiments in Finland. Forest Ecology and Management 135, 143-153.
- PELTOLA, H., KELLOMÄKI, S., VÄISÄNEN, H., IKONEN, V.P., 1999. A mechanic model for assessing the risk of wind and snow damage to single trees and stands of Scots pine, Norway spruce, and birch. Canadian Journal of Forest Research 29 (6), 647-661.
- PELTOLA, H., NYKÄNEN, M.L., KELLOMÄKI, S., 1997. Model computation on the critical combination of snow loading and windspeed for snow damage of Scots pine, Norway spruce and Birch sp. at the stand edge. Forest Ecology and Management 95 (3), 229-241.
- PELTOLA, H.M., 2006. Mechanical stability of trees under static loads. American Journal of Botany 93 (10), 1501-1511.
- PEŘINA, V., 1960. Přeměny borových monokultur na pleistocenních terasách. Praha: SZN, 210 s.
- PERLIN, J., 1988. A Forest Journey, Norton, NY. in BENGSSON, 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.
- PERNEGR, V., 2008. Praktické zkušenosti se zaváděním MZD v Brdech. Lesnická práce, roč. 84, č. 4.
- PERSSON, A., 1994. Stem cracks in Norway spruce in southern Scandinavia: causes and consequences. Annals of Forest Science 51, 315-327.
- PETERKEN, G.F., 1981. Woodland Conservation and Management. Springer. 383 s.
- PETERKEN, G.F., MOUNTFORD, E.P., 1996. Effects of drought on beech in Lady Park Wood, an undamaged mixed deciduous woodland. Forestry 69, 125-136.
- PETRÍK, M., HAVLÍČEK, V., UHRECKÝ, I., 1986. Lesnická bioklimatologia. Bratislava: Příroda, 352 s., ISBN: 64-044-86.
- PETRITAN, A.M., VON LÜPKE, B., PETRITAN, I.C., 2010. A comparative analysis of foliar chemical composition and leaf construction costs of beech (*Fagus sylvatica* L.), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings along a light gradient. Annals of Forest Science 67, 610.
- PETRITAN, A.M., VON LÜPKE, B., PETRITAN, I.C., 2007. Effects of shade on growth and mortality of maple (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) saplings. Forestry 80, 397-412.
- PETRITAN, A.M., VON LÜPKE, B., PETRITAN, I.C., 2009. Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica*), maple (*Acer pseudoplatanus*) and ash (*Fraxinus excelsior*) saplings. European Journal of Forest Research 128, 61-74.



- PETRITAN, I.C., VON LÜPKE, B., PETRITAN, A.M., 2011. Fine roots of overstorey Norway spruce (*Picea abies*): distribution and influence on growth of underplanted beech (*Fagus sylvatica*) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) saplings. *Forest Systems* 20 (3), 407-419.
- PETRITAN, I.C., VON LÜPKE, B., PETRITAN, A.M., 2012. Response of planted beech (*Fagus sylvatica* L.) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) saplings to herbaceous and small shrubs control on clearcuts. *Journal of Forest Science* 17, 164-174.
- PETTY, J.A., SWAIN, C., 1985. Factors influencing stem breakage of conifers in high winds. *Forestry* 58 (1), 75-101.
- PICHLER, M., HAGER, H., KAZDA, M., 2001. Beitrag zur Lichtökologie und Wachstum junger Voranbaupflanzen (*Quercus petraea*, *Fagus sylvatica* und *Acer pseudoplatanus*). *Austrian Journal of Forest Science*, 84, 175-192.
- PLANCHAIS, I., PONTAILLER, J.Y., 1999. Validity of leaf areas and angles estimated in a beech forest from analysis of gap frequencies, using hemispherical photographs and a plant canopy analyser. *Annals of Forest Science* 56, 1-10.
- PLANCHAIS, I., SINOQUET, H., 1998. Foliage determinants of light interception in sunny and shaded branches of *Fagus sylvatica* (L.). *Agricultural and Forestry Meteorology* 89, 241-253.
- PLÍVA, K., 1987. Typologický klasifikační systém ÚHUL. Brandýs nad Labem: ÚHUL, 52 s.
- PLÍVA, K., 2000. Trvale udržitelné obhospodařování lesů podle souborů lesních typů. ÚHUL Brandýs nad Labem, 212 s.
- POLANSKÝ, B., ET AL., 1966. Pěstění lesů. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. 514 s., ISBN: 07-024-66.
- POLENO, Z. ET AL., 1994. Lesnický slovník naučný I a II. Písek: Matice lesnická, 670 s.
- POLENO, Z., 2001. Vliv přeměny smrkové monokultury na stav a vývoj lesní půdy a bylinné vegetace. *Zprávy lesnického výzkumu* 46 (1), 1-10.
- POLENO, Z., VACEK S., ET AL., 2007. Pěstování lesů I. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 315 s., ISBN: 978-80-87154-07-6.
- POLENO, Z., VACEK, S., ET AL., 2007. Pěstování lesů II. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 463 s., ISBN: 978-80-87154-09-0.
- POLENO, Z., VACEK, S., ET AL., 2009. Pěstování lesů III. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 951 s., ISBN: 978-80-87154-34-2.
- POMMERENING, A., MURPHY, S.T., 2004. A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry* 77 (1), 27-44.
- PONGE, J.F., ANDRE, J., ZACKRISSON, O., BERNIER, N., NILSSON, M.C., GALLET, C., 1998. The forest regeneration puzzle. *BioScience* 48, 523-530.
- PONGE, J.F., ARPIN, P., SONDAG, F., DELECOUR, F., 1997. Soil fauna and site assessment in beech stands of the Belgian Ardennes. *Can. J. For. Res.* 27, 2053-2064.
- PONTON, S., DUPOUEY, J.-L., DREYER, E., 2004. Leaf morphology as species indicator in seedlings of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: modulation by irradiance and growth flush. *Annals of Forest Science* 61, 73-80.
- POORE, A., KERR, G., 2009. Continuous cover silviculture at the Stourhead (Western) Estate, Wiltshire, UK, *Quart. J. For.* 103, 23-30.
- POORTER, H., NAGEL, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 595-607.
- POORTER, H., PEPIN, S., RIJKERS, T., DE JONG, Y., EVANS, J.R., KÖRNER, CH., 2006. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany* 57 (2), 355-371.
- POWERS, M.D., PREGITZER, K.S., PALIK, B.J., WEBSTER, CH.R., 2009. Water relations of pine seedlings in contrasting overstorey environments. *Forest Ecology and Management* 258 (7), 1442-1448.
- PRESCOTT, C., E., HOPE, G., D., BLEVINS, L., L., 2003. Effects of gap size on litter decomposition and soil nitrate concentrations in high elevation spruce-fir forest. *Can. J. For. Res.*, 33: 2210-2220.



- PRETZSCH, H., BLOCK, J., DIELER, J., DONG, P.H., KOHNLE, U., NAGEL, J., SPELLMANN, H., ZINGG, A., 2010. Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science* 67 (712), 1-12.
- 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 Biology* 7, 628-639.
- PRETZSCH, H., SCHÜTZE, G., 2009. Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research* 128, 183-204.
- PRETZSCH, H., 2003. Diversität und Produktivität von Wäldern. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 174: 88-98.
- PRÉVOSTO, B., CURT, T., 2004. Dimensional relationships of naturally established European beech trees beneath Scots pine and Silver birch canopy. *Forest Ecology and Management* 194, 335-348.
- PRICE, M., PRICE, C., 2006. Creaming the best, or creatively transforming? Might felling the biggest trees first be a win-win strategy? *For. Ecol. Manage.* 224, 297-303.
- PROCHÁZKA, S., MACHÁČKOVÁ, I., KREKULE, J., ŠEBÁNEK, J., 2003. Fyziologie rostlin. *Academia*. 484 s.
- PROVENDIER, D., BALANDIER, P., 2008. Compared effects of competition by grasses (*Graminoids*) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science* 65, 510.
- PRŮŠA, E., 1999. Trvale udržitelné obhospodařování lesů – I. *Lesnická práce* 74, č.2, 63-64.
- PRŮŠA, E., 1999. Trvale udržitelné obhospodařování lesů – II. *Lesnická práce* 74, č. 3, 114-115.
- PRŮŠA, E., 1999. Trvale udržitelné obhospodařování lesů – III. *Lesnická práce* 74, č. 4, 154-155.
- PRŮŠA, E., 2001. Pěstování lesů na typologických základech. *Lesnická práce*, 2001, 593 s. ISBN 80-86386-10-4.
- PUHE, J., 2003. Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands - a review. *Forest Ecology and Management* 175, 253-273.
- PUKKALA, T., LÄHDE, E., LAIHO, S., 2010. Optimizing the structure and management of uneven-sized stands of Finland. *Forestry* 83, 129-142.
- QUITT, E., 1974. Klimatické oblasti Československa. 1. vyd., ČAV – GÚ, Brno, 73 s.
- RACKHAM, O., 1998. Savanna in Europe. In: KIRBY, K.J., WATKINS, C. (Eds.). *The Ecological History of European Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1-24.
- RANDUŠKA, D., VOREL, J., PLÍVA, K., 1986. *Fytocenológia a lesnická typológia*. Bratislava: Príroda. 344 s.,
- RANIUS, T., KINDVALL, O., KRUYIS, N., JOHNSON, B.G., 2003. Modelling dead wood in Norway spruce stands subject to different management regimes. *Forest Ecology and Management* 182 (1-3), 13-29.
- RANIUS, T., NIKLASSON, M., BERG, N., 2009. Development of tree hollows in pedunculated oak (*Quercus robur*). *Forest Ecology and Management* 257, 303-310.
- RATCLIFFE, P.R., PETERKEN, G.F., 1995. The potential for biodiversity in British upland spruce forests. *Forest Ecology and Management* 79, 153-160.
- REES, M., CONDIT, R., CRAWLEY, M., PACALA, S., TILMAN, D., 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293, 650-655.
- REICH, P.B., TJOELKER, M.G., WALTERS, M.B., VANDERKLEIN, D.W., BUSCHENA, C., 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12, 327-338.
- REISCH, J., 1974. *Waldschutz und Umwelt*. Springer, Berlin, 56 p. In: KAZDA, M., PICHLER, M., 1998. Priority assessment for conversion of Norway spruce forests through introduction of broadleaf species. *Forest Ecology and Management* 102, 245-258.
- REITER, I.M., HÄBERLE, K.H., NUNN, A.J., HEERDT, C., REITMAYER, H., GROTE, R., MATYSSEK, R., 2005. Competitive strategies in adult beech and spruce: space-related foliar carbon investment versus carbon gain. *Oecologia* 146, 337-349.



- REMEŠ, J., 2006. Transformation of even-aged spruce stands at the School Forest Enterprise Kostelec nad Černými lesy: Structure and final cutting of mature stand. *Journal of Forest Science* 52, 158-171.
- REMEŠ, J., ULRICHOVÁ, I., PODRÁZSKÝ, V., 2004. Využití podsadeb a meliorace půdy při umělé obnově bukem. *Lesnická práce* 83, 9/04.
- REYER, CH., LASCH, P., MOHREN, G.M.J., STERCK, F.J., 2010. Inter-specific competition in mixed forests of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and common beech (*Fagus sylvatica*) under climate change – a model-based analysis. *Annals of Forest Science* 67, 805 (1-11).
- REYNOLDS, P.E., FROCHOT, H., 2003. Photosynthetic acclimation of beech seedlings to full sunlight following a major windstorm event in France. *Forestry* 60 (7), 701-709.
- REYNOLDS, P.E., SIMPSON, J.A., LAUTENSCHLAGER, R.A., BELL, F.W., GORDON, A.M., BUCKLEY, D. A., GRESCH, A., 1997. Alternative conifer release treatments affect below and nearground microclimate. *For. Chron.* 73, 75-82.
- RHOADS, A.G., HAMBURG, S.P., FAHEY, T.J., SICCAMA T.G., KOBE, R.K., 2004. Comparing direct and indirect methods of assessing canopy structure in a northern hardwood forest. *Can. J. Forest Res.* 34, 584-591.
- RICARD, J.P., MESSIER, C., DELAGRANGE, S., BEAUDET, M., 2003. Do understory saplings respond to both light and below-ground competition: a field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Annals of Forest Science* 60, 749-756.
- RICH, P.M. 1989. A manual for analysis of hemispherical canopy photography. Manual LA-11733-M. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, N.M.
- RICH, P.M., CLARK, D.B., CLARK, D.A., OBERBAUER, S.F., 1993. Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 65, 107-127.
- RÍO, DEL 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.
- ROBAKOWSKI, P., WYKA, T., SAMARDAKIEWICZ, S., KIERZKOWSKI, D., 2004. Growth, photosynthesis, and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings under different canopies. *Forest Ecology and Management* 201, 211-227.
- ROBERGE, J.M., ANGELSTAM, P., VILLARD, M.A., 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests-deriving quantitative targets for conservation planning. *Biol. Conserv.* 141, 997-1012.
- RODWELL, J., PETTERSON, G., 1995. Creating new native woodlands. *For. Commun. Bull.* 112, 1-74.
- ROESSIGER, J., GRIESS, V.C., KNOKE, T., 2011. May risk aversion lead to near-natural forestry? A simulation study. *Forestry* 84 (5), 527-537.
- RÖHRING, E., BARTSCH, N., VON LÜPKE, B., 2006. Waldbau auf ökologischer Grundlage. Stutt., Verlag Eugen Ulmer, 479 s. in AMMER, CH., BICKEL, E., KOLLING, C., 2008. Converting Norway spruce stands with beech- a review of arguments and techniques. *Aust. J. For. Sci.* 125: 3-26.
- ROSNER, S., KLEIN, A., MÜLLER, U., KARLSSON, B., 2007. Hydraulic and mechanical properties of young Norway spruce clones related to growth and wood structure. *Tree Physiology* 27, 1165-1178.
- ROTHER, A., 1997. Einfluss des Baumartenanteils auf Durchwurzelung, Wasserhaushalt, Stoffhaushalt und Zuwachsleistung eines Fichten-Buchen-Michsbestandes am Höglwald. FF München, 213 s. in POLENO, Z., VACEK, S., ET AL., 2007. Pěstování lesů II. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 463 s., ISBN: 978-80-87154-09-0.
- ROTHER, A., BINKLEY, D., 2001. Nutritional interactions in mixed species forests: a synthesis. *Can. J. of For. Res.* 31: 1855-1870.
- ROTHER, A., MELLERT, K., 2004. Effects of forest management on nitrate concentration in seepage water of forests in Southern Bavaria, Germany. *Water, Air and Soil Pollution*, 156: 337-355.
- ROŽENBERGAR, D., MIKAC, S., ANIĆ, I., DIACI, J., 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech-fir forest reserves in South East Europe. *Forestry* 80 (4), 431-443.



- RUMPF, H., PETERSEN, R., 2008. Waldumbau mit Buche unter Berücksichtigung ihrer ökologischen Ansprüche. NW-FVA 240, 193-219.
- RUNKLE, J.R., 1990. Gap dynamics in an Ohio Acer-Fagus forest and speculations on the geography of disturbance. Canadian Journal of Forest Research 20 (5), 632-641.
- RUSHTON, B.S., 1978. *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: A multivariate approach to the hybrid problem . 1. Data acquisition, analysis and interpretation, *Watsonia* 12, 81-101. In: PONTON, S., DUPOUEY, J.-L., DREYER, E., 2004. Leaf morphology as species indicator in seedlings of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: modulation by irradiance and growth flush. *Annals of Forest Science* 61, 73-80.
- RYBNÍČEK, M., ČERMÁK, P., ŽID, T., KOLÁŘ, T., 2012. Growth response of *Picea abies* to climate in the central part of the Českomoravská Upland (Czech Republic). *Dendrobiology* 68: 21-30.
- ŠÁLY, R., 1978. Poda základ lesnej produkcie. *Príroda*. 234 s.
- ŠÁLY, R., KLIMO, E., 1980. Soils of spruce stands in the Slovak Socialist Republic. Stability of spruce forest ecosystems, 355-362.
- SAMPSON, D.A., SMITH, F.W., 1993. Influence of canopy structure on light penetration in lodgepole pine (*Pinus cordata* var. *latifolia*) forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 64, 63-79.
- SANDER, C., ECKSTEIN, D., KYNCL, J., DOBRÝ, J., 1995. The growth of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the Krkonoše- (Giant)Mountains as indicated by ring width and wood density. *Annals of Forest Science* 52: 401-410
- SCHAETZL, R.J., JOHNSON, D.L., BURNS, S.F., SMALL, T.W., 1989. Tree uprooting: review of terminology, process, and environmental implications. *Canadian Journal of Forest Research* 19 (1), 1-11.
- SCHAFFNER, G., GURTH, P., 1992. Untersuchungen über Naturverjüngung und Vorbau in immissionsgeschädigten Hochlagen des Sudschwarzwaldes. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 163, 31-39.
- SCHELHAAS, M.J., KRAMER, K., PELTOLA, H., VAN DER WERF, D.C., WIJDEVEN, S.M.J., 2007. Introducing tree interactions in wind damage simulation. *Ecological Modelling* 207 (2-4), 197-209.
- SCHELHASS, M.J., 2008. The wind stability of different silvicultural systems for Douglas-fir in the Netherlands: a model-based approach. *Forestry* 81 (3), 399-414.
- SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C., SCHULZE, E.D., 2005. *Forest diversity and function: temperate and boreal systems*. Springer, Berlin.
- SCHLEPPI, P., CONEDERA, M., SEDIVY, I., THIMONIER, A., 2007. Correcting non-linearity and slope effects in the estimation of the leaf area index of forests from hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology* 144, 236-242.
- SCHMIDT-VOGT, H., 1977. *Die Fichte – Ein Handbuch in zwei Bänden. Band I: Taxonomie- Verbreitung-Morphologie-Waldgesellschaften*. Paul Parey, Hamburg & Berlin.
- SCHMIDT-VOGT, H., 1987. *Die Fichte, Band I, 2. Aufl.* Hamburg-Berlin, Parey. 804 p.
- SCHRÖTER, D., WOLTERS, V., DE RUITER, P.C., 2003. C and N mineralisation in the decomposer food webs of a European forest transect. *Oikos* 102, 294–308.
- SCHULTE, J.B., BUONGIORNO, J., 1998. Effects of uneven-aged silviculture on the stand structure, species composition, and economic returns of loblolly pine stands. *For. Ecol. Manage* 111, 83-101.
- SCHÜTZ, J.P., 1997. *Sylviculture 2: La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne, 178 p. (in French). in SCHÜTZ, J.P., 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72 (4), 359-366.
- SCHÜTZ, J.P., 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72 (4), 359-366.
- SCHÜTZ, J.P., 2001. *Der Plenterwald und weitere Formen strukturierter und gemischter Wälder*. Parey, Berlin, 207 p. in SCHÜTZ, J.P., GÖTZ, M., SCHMID, W., MANDALLAZ, D., 2006. Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. *Eur. J. For. Res.* 125, 261-302.
- SCHÜTZ, J.P., 2002. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* 75 (4), 329-337.





- SCHÜTZ, J.P., GÖTZ, M., SCHMID, W., MANDALLAZ, D., 2006. Vulnerability of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forest stands to storms and consequences for silviculture. Eur. J. For. Res. 125, 261-302.
- SCHWANECKE, W., 1992. Standortsbedingte Möglichkeiten und Grenzen beim Umbau reiner Fichtenbestände zu Laub- (Nadel-)Mischwäldern im Ostharz. Forst und Holz 47, 87-90.
- SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. Tree Rings and Environment Dendroecology. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- SCHWEINGRUBER, F.H., 1993. Trees and wood dendrochronology: morphological, anatomical and tree ring analytical characteristics of trees frequently used in dendrochronology. Springer-Verlag, Berlin, 402 p.
- SCOTTI, I., PAGLIA, G., MAGNI, F., MORGANTE, M., 2006. Population genetics of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) at regional scale: sensitivity of different microsatellite motif classes in detecting differentiation. Annals of Forest Science 63, 485-491.
- ŠEBÍK, L., POLÁK, L., 1990. Náuka o produkci dřeva. Bratislava: Príroda, 322 s., ISBN: 80-07-00268-5.
- SEIDEL, D., FLECK, S., LEUSCHNER, CH., 2012. Analyzing forest canopies with ground-based laser scanning: A comparison with hemispherical photography. Agriculture and Forest Meteorology 154-155, 1-8.
- SEITSCHKE, O., 1991. Waldbauliche Möglichkeiten auf Kahlflächen unter besonderer Berücksichtigung der Vorwaldbaumarten. Forst und Holz 46, 351-355.
- SELLIER, D., BRUNET, Y., FOURCAUD, T., 2008. A numerical model of tree aerodynamic response to a turbulent airflow. Forestry 81 (3), 279-297.
- SELLIER, D., FOURCAUD, T., 2009. Crown structure and wood properties: Influence on tree sway and response to winds. American Journal of Botany 96 (5), 885-896.
- SHARON, R., DEGANI, G., WARBURG, M., 2001. Comparing the soil macro-fauna in two oak-wood forests: Does community structure differ under similar ambient conditions? Pedobiologia 45, 355-366.
- SHOROHOVA, E., FEDORCHUK, V., KUZNETSOVA, M., SHVEDOVA, O., 2008. Wind-induced successional changes in pristine boreal *Picea abies* forest stands: evidence from long-term permanent plot records. Forestry 81 (3), 335-359.
- SHOROHOVA, E., KUULUVAINEN, T., KANGUR, A., JÖGISTE, K., 2009. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. Annals of Forest Science 66 (201), 1-20.
- SIISKONEN, H., 2007. The conflict between traditional and scientific forest management in 20<sup>th</sup> century Finland. Forest Ecology and Management 249, 125-133.
- SIRY, J.P., CUBBAGE, F.W., SILLS, E.O. 2003. Global forests-area, management, and ownership. In: SILLS, E.O., ABT, A.L. (Eds). Forests in a Market Economy. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
- SKORNIK, S., SAJNA, N., KRAMBERGER, B., KALIGARIC, S., KALIGARIC, M., 2008. Last remnants of riparian wooded meadows along the middle Drava river (Slovenia), species composition is a response to light conditions and management. Folia Geobot. 43, 431-445.
- SKOVSGAARD, J.P., VANCLAY, J.K., 2013. Forest site productivity: a review of spatial and temporal variability in natural site conditions. Forestry 86, 305-315.
- SKUHRAVÝ, V., 2002. Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. Praha: Agrospoj, 196 s., ISBN: 80-7084-238-5. [in Czech].
- ŠLEZINGEROVÁ GANDELOVÁ 2002. Stavba dřeva. Brno: MZLU, 187 s., ISBN: 80-7157-137-7.
- SLODIČÁK, M., NOVÁK, J., 2006. Silvicultural measures to increase the mechanical stability of pure secondary Norway spruce stands before conversion. Forest Ecology and Management 224 (3), 252-257.
- SLODIČÁK, M., NOVÁK, J., 2007. Výchova lesních porostů hlavních hospodářských dřevin. Lesnický průvodce 4/2007, ISBN: 978-80-86461-89-2, 46 s.
- ŠMELKO, Š., 1982. Biometrické zákonitosti rastu a přírůstku lesných stromou a porastou. Príroda. 184 s. In: DRÁPELA, K., ZACH J., 2000: Dendrometrie (Dendrochronologie). Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně. 149 s.



- SMITH, D.A., LARSON, B.C., KELTY, M.J., ASHTON P.M.S., 1997. The practice of silviculture: Applied forest ecology. 9<sup>th</sup> Edition. New York: Wiley, 537 s.
- SOHNGEN, B., BROWN, S., 2006. The influence of conversion of forest types on carbon sequestration and other ecosystem services in the South Central United States. *Ecological Economics* 57 (4), 698-708.
- SOUČEK, J., 2006. Pro Silva Bohemica - Deset let přestavby pasečného lesa. Brno: MZLU, 76 s., ISBN: 978-80-87154-13-7.
- SOUČEK, J., TESAŘ, V., 2008. Metodika přestavby monokultur na stanovištích přirozených smíšených porostů. Jíloviště, Opočno: VÚLHM, 37 s., ISBN: 978-80-7417-000-3.
- SPATHELF, P., 2003. Reconstruction of crown length of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and Silver fir (*Abies alba* Mill.) - technique, establishment of sample methods and application in forest growth analysis. *Annals of Forest Science* 60, 833-842.
- SPATZ, H.CH., BRUECHERT, F., 2000. Basic biomechanics of self-supporting plats: wind loads and gravitational loads on a Norway spruce tree. *Forest Ecology and Management* 135, 33-44.
- SPELLMANN, H., 2005. Produziert der Waldbau am Markt vorbei? *AFZ-Der Wald*. 60, 454-459.
- SPELLMANN, H., WAGNER, S., 1993. Entscheidungshilfen für die Verjüngungsplanung in Fichtenbeständen zum Voranbau der Buche im Harz. *Forst und Holz* 48, 483-490.
- SPIECKER, H. 1991. Liming, nitrogen and phosphorous fertilization and the annual volume increment Of Norway spruce stands om long-term permanent plots in SW Germany. *Fertil.res.* 27: 87-93 in SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- SPIECKER, H., 2000. Growth of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under Changing Environmental Conditions in Europe. In: KLIMO, E., HAGER, H., KULHAVÝ, J. (Eds.), 2000. *Spruce Monocultures in Central Europe - Problems and Prospects*, EFI Proceedings 33, ISBN: 952-9844-76-X, 203 s.
- SPIECKER, H., HANSEN, J., KLIMO, E., SKOVSGAARD, J.P., STERBA, H., VON TEUFFEL, K., 2004. *Norway spruce Conversion-Options and Consequences*. Brill, Leiden.
- SPIITTEHOUSE, D.L., STEWART, R.B., 2003. Adaptation to climate change in forest management. *BC J. Ecosyst. Manage.* 4, 1-11.
- SPLECHTNA, B., E., DOBRÝ, J., KLINKA, K., 2000. Tree-ring characteristics of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) in relation to elevation and climatic fluctuations. *Annals of Forest Science* 57: 89-100
- ŠPULÁK, O., SOUČEK, J., 2010. Differences of air temperature in the interior and around the crown of young Norway spruce tree. *Opera Corcontica* 47 (1), 225-238.
- ŠPULÁK, O., SOUČEK, J., BARTOŠ, J., 2010. Růst a prosperita prosadeb buku a klenu v mladých porostech smrku ztepilého a smrku pichlavého. *Zprávy lesnického výzkumu* 55, 171-179.
- STANCIOIU, P.T., O'HARA, K.L., 2006. Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forest in Romania. *European Journal of Forest Research* 125, 151-162.
- STATSOFT, INC., 2007. *Statistica for Windows*. StatSoft, Tulsa, USA.
- STENBERG, P., KANGAS, T., SMOLANDER, H., LINDER, S., 1999. Shoot structure, canopy openness, and light interception in Norway spruce. *Plant, Cell and Environment* 22, 1133-1142.
- STERBA, H., 2004. Equilibrium curves and growth models to deal with forest in transition to uneven-aged structure - application in two sample stands. *Silva Fennica* 38, 413-423.
- STERBA, H., ZINGG, A., 2001. Target diameter harvesting - a strategy to convert even-aged forests. *Forest Ecology and Management* 151 (1-3), 95-10.
- STOKES, A., MATTHECK, C., 1996. Variation of wood strength in tree roots. *Journal of Experimental Botany* 47 (298), 693-699.
- SUDDERTH, E.A., ST. CLAIR, S.B., PLACELLA, S.A., SWARBRECK, S.M., CASTANHA, C., HERMAN, D.J., FISHER, M.L., KLEBER, M., SUDDERTH, E.B., TORN, M.S., FIRESTONE, M.K., ANDERSEN, G.L., ACKERLY, D.D., 2012. Annual grassland resource pools and fluxes: sensitivity to precipitation and dry periods on two contrasting soils. *Ecosphere* 3 (8), 1-24.



- SVOBODA P., 1955. Lesní dřeviny a jejich porosty (II.). Státní zemědělské nakladatelství. 573 s. In: MRÁČEK, Z. 1989. Pěstování buku. Státní zemědělské nakladatelství. 223 s.
- SZEWCZYK, J., SZWAGRZYK, J., 2010. Spatial and temporal variability of natural regeneration in a temperate old-growth forest. *Annals of Forest Science* 67 (202), 1-8.
- SZWAGRZYK, J., SZEWCZYK, J., BODZIARCZYK, J., 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecology and Management* 141 (3), 237-250.
- SZYMURA, T.H., 2005. Silver fir sapling bank in seminatural stand: Individuals architecture and vitality. *Forest Ecology and Management* 212, 101-108.
- TAHVONEN, O., PUKKALA, T., LAIHO, O., LÄHDE, E., NIINIMÄKI, S., 2010. Optimal management of uneven-aged Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management* 260, 106-115.
- TAKAHASHI, K., 1996. Plastic Response of Crown Architecture to Crowding in Understorey Trees of Two Co-dominating Conifers. *Annals of Botany* 77, 159-164.
- TARP, P., HELLES, F., HOLTEN-ANDERSEN, P., LARSEN, J.B., STRANGE, N., 2000. Modelling near-natural regimes for beech - an economic sensitivity analysis. *Forest Ecology and Management* 130, 187-198.
- TASKINEN, O., ILVESNIEMI, H., KUULUVAINEN, T., LEINONEN, K., 2003. Response of fine roots to an experimental gap in a boreal *Picea abies* forest. *Plant and Soil* 255, 503-512.
- TEISSIER DU CROS, E., THIEBAUT, B., 1988. Variability in beech: budding, height growth and tree form. *Annals of Forest Science* 45 (4), 398.
- TER STEEGE, H. 1997. WINPHOT 5.0 (Manual), A programme to Analyse Vegetation Indices, Light and Light Quality from Hemispherical Photographs. Tropenbos-Guyana Reports 97-3. Tropenbos-Guyana Programme/Utrecht University, 50 p.
- TESAŘ, V., 1996. Pěstování lesa v heslech. Brno: MZLU, 95 s. [in Czech].
- TESAŘ, V., 2006. Pro Silva Bohemica - Deset let přestavby pasečného lesa. Brno: MZLU, 76 s., ISBN: 978-80-87154-13-7.
- TESAŘ, V., ET AL., 2004. Dlouhodobá přestavba jehličnatého lesa na Hetlíně - kutnohorské hospodářství. Brno: Mendelova univerzita. 60 s., ISBN: 80-7157-848-7.
- TESAŘ, V., KLIMO, E., 2004. Pěstování smrku se zřetelem k setrvalému hospodaření v lese. *Lesu zdar* 63, 15-17.
- TEUFFEL, K. ET AL. 2004. Present distribution of secondary Norway spruce in Europe. In: SPIECKER, H. ET AL. (Ed.). Norway spruce conversion - options and consequences. European Forest Institute Research Report. Leiden, Boston, Brill. 164, 63-96.
- THIEL, J., 1993. Der einfluss von soziologischer Stellung Standraum auf Ausgewähltem Parameter der Stämme eines unbehaltenden 20jährigen Kiefernstammes. Diplomarbeit. TU Dresden, 110 s. in SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. Tree Rings and Environment Dendroecology. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- THIMONIER, A., SEDIVY, I., SCHLEPPI, P., 2010. Estimating leaf area index in different types of mature forest stands in Switzerland: a comparison of methods. *Eur. J. Forest Res.* 129: 543-562.
- TIERNEY, G., FABER-LANGENDOEN, D., MITCHELL, B.R., SHIVER, W.G., GIBBS, J.P., 2009. Monitoring and evaluating the ecological integrity of forest ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 7, 308-316.
- TINNER, W., LOTTER, A.F., 2006. Holocene expansion of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Central Europe: where are we after eight decades of debate? *Quaternary Science Reviews* 25, 526-549.
- TJOELKER, M.G., BORATYŃSKI, A., BUGAŁA, W., 2007. Biology and ecology of Norway spruce. Dordrecht: Springer. ISBN: 13978-90-481-7209-2. 469 p.
- TOWNSEND, C.R., BEGON, M., HARPER, J.L., 2010. Základy ekologie. Univerzita Palackého v Olomouci. 505 s.
- TRANQUILLINI, W., 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. Springer Berlin. In: AUSSENAC, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57, 287-301.



- TUCKER, G.F., HINCKLEY, T.M., LEVERENZ, J.W., JIANG, S.M., 1987. Adjustment of foliar morphology in the acclimation of understory Pacific silver fir following clearcutting. *Forest Ecology and Management* 21, 249-268.
- ULANOVA, N., 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135, 155-167.
- ULRICH, B., 1987. Stabilität, Flexibilität und Resilienz von Waldökosystemen unter dem Einfluss saurer Depositionen. *Forstarchiv* 58: 232-239.
- ÚRADNÍČEK, L., 2004. Dendrologie s ekologií lesních dřevin 1, 2, 3. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně.
- ÚRADNÍČEK, L., MADĚRA, P., ET AL., 2001. Dřeviny České republiky. Písek: Matice lesnická. 333 s. ISBN: 80-86271-09-9.
- URIARTE, M., CANHAM, C.D., THOMPSON, J., ZIMMERMAN, J.K., BROKAW, N., 2005. Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. *J. Ecology* 93 (2), 291-304.
- VACEK, S., 2006. Vztah lesního hospodářství a ochrany přírody. 26-35 In Hlavní problémy lesnictví, Sbor.ref.
- VAGANOV, E.A., HUGHES, M.K., SHASHKIN, A.V., 2006. Growth Dynamics of Conifer Tree Rings. Springer, 354 s., ISSN: 0070-8356
- VALINGER, E., FRIDMAN, J., 1999. Models to assess the risk of snow and wind damage in Pine, Spruce, and Birch forests in Sweden. *Environmental Management* 24 (2), 209-217.
- VALINGER, E., PETTERSSON, N., 1996. Wind and snow damage in a thinning and fertilization experiment in *Picea abies* in southern Sweden. *Forestry* 69 (1), 25-33.
- VALLADARES, F., CHICO, J.M., ARANDA, I., BALAGUER, L., DIZENGREMEL, P., MANRIQUE, E., DREYER, E., 2002. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees* 16, 395-403.
- VALLADARES, F., GUZMÁN, B., 2006. Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in an abandoned Holm oak woodland. *Annals of Forest Science* 63 (7), 749-761.
- VALLADARES, F., NIINEMETS, Ü., 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 237-257.
- VAN DER KNAAP, W.O., VAN LEEUWEN, J.F.N., FINSINGER, W., GOBET, E., PINI, R., SCHWEIZER, A., VALSECCHI, V., AMMANN, B., 2005. Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea* and *Quercus* since 15000 years in and across the Alps, based on pollen-percentage threshold values. *Quaternary Science Reviews* 24, 645-680.
- VAN GARDIGEN, P.R., JACKSON, G.E., HERNANDEZ-DAUMAS, S., RUSSELL, G., SHARP, L., 1999. Leaf area index estimates obtained for clumped canopies using hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 94, 243-257.
- VAN HEES, A.F.M., 1997. Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus pedunculata*) and beech (*Fagus sylvatica*) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. Sci. For.* 54, 9-18.
- VAN HEES, A.F.M., CLERKX, A.P.P.M., 2003. Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *Forest Ecology and Management* 176, 439-448.
- VANBERGEN, A.J., WOODCOCK, B.A., WATT, A.D., NIEMELA, J., 2005. Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. *Ecography* 28, 3-16.
- VANĚK, P., 2013. Přirozená obnova a produkční potenciál borovice vejmutovky (*Pinus strobus* L.) v oblasti Městských lesů Hradec Králové. Brno: Mendelova univerzita, dizertační práce 197 s. [in Czech].
- VAPAAVUORI, E.M., RIKALA, R., RYPPÖ, A., 1992. Effects of root temperature on growth and photosynthesis in conifer seedlings during shoot elongation. *Tree Physiology* 10, 217-230.
- VENCURIK, J., JALOVÍAR, P., SANIGA, M., KUCBEL, S., HUNČAGA, M., 2015. Vplyv svetla a kompetície na výškový rast a morfológiu korún podsadiet jedle bielej (*Abies alba* Mill.). In: HOUŠKOVÁ, K., ČERNÝ, J. (eds.). Proceedings of central European silviculture, 60-67.
- VICENA, I., 1964. Ochrana proti polomům. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. 178 s.
- VICENA, I., PAŘEZ, J., KONŮPKA, J., 1979. Ochrana lesa proti polomům. Praha, MLVH ČSR v SZN: 244 s.



- VIELLEDENT, G., COURBAUD, B., KUNSTLER, G., DHÔTE J.F. 2010. Mortality of silver fir and Norway spruce in the Western Alps - a semi-parametric approach combining size-dependent and growth-dependent mortality. *Annals of Forest Science* 67 (305), 1-11.
- VON LÜPKE, B., 1998. Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. *Forest Ecology and Management* 106, 19-26.
- VON LÜPKE, B., AMMER, C., BRUCIAMACCHIE, M., BRUNNER, A., CEITEL, J., ET AL., 2004. Chapter 5. Silvicultural strategies for conversion. In: SPIECKER, H., HANSEN, J., KLIMO, E., STERBA, H., SKOVSGAARD, J.P., VON TEUFFEL, K. (eds.). *Norway spruce conversion – Options and consequences*. EFI Research Report 18. Brill Academic Publishers, Leiden, Boston, MA, 121-164.
- VON LÜPKE, B., HAUSKELLER-BULLERJAHN, 2004. Beitrag Modellierung der Jungwuchsentwicklung am Beispiel von Traubeneichen-Buchen-Mischverjüngungen. *Allgemeine Forst Zeitung*, 175, 61-69. in LÖF, M., KARLSSON, M., SONESSON, K., WELANDER, T.N., COLLET, C., 2007. Growth and mortality in underplanted tree seedlings in response to variations in canopy closure of Norway spruce stands. *Forestry* 80 (4), 371-384.
- VRŠKA, T., 2006. *Pro Silva Bohemica - Deset let přestavby pasečného lesa*. Brno: MZLU, 76 s., ISBN: 978-80-87154-13-7.
- VRŠKA, T., HORT, L., ADAM, D., ODEHNALOVÁ, P., HORAL, D., 2002. Dynamika vývoje pralesovitých rezervací v České republice. Praha: Academia, Svazek I - Českomoravská vrchovina - Polom, Žákova hora. 341 s., ISBN: 80-200-0848-9.
- VRŠKA, T., HORT, L., ODEHNALOVÁ, P., ADAM, D., 1996. *Prales Žákova hora po 21 letech (1974 – 1995)*. Správa NP Podyjí, AOPK ČR, Aerofot Brno, Závěrečná zpráva výzkumu, 28 s. + přílohy.
- WAGNER, S., 1996. Übertragung strahlungsrelevanter Wetterinformation aus punktuellen PAR-Sensordaten in größere Versuchsflächenanlagen mit Hilfe hemisphärischer Fotos. *Allg Forst J. Ztg* 167, 34-40.
- WAGNER, S., 1998. Calibration of grey values of hemispherical photographs for image analysis. *Agricultural and Forest Meteorology* 90 (1/2), 103-117.
- WAGNER, S., 2001. Relative radiance measurements and zenith angle dependent segmentation in hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 107, 103-115.
- WAGNER, S., COLLET, C., MADSEN, P., NAKASHIZUKA, T., NYLAND, R.D., SAGHEB-TALEBI, K., 2010. Beech regeneration research: from ecological to silvicultural aspects. *Forest Ecology and Management* 259, 2172-2182.
- WAGNER, S., MADSEN, P., AMMER, CH., 2009. Evaluation of different approaches for modelling individual tree seedling height growth. *Trees* 23, 701-715.
- WALTERS, J.M., FOURNIER, R.A., SOUDANI, K., MEYER, E., 2003. Integrating clumping effects in forest canopy structure: an assessment through hemispherical photographs. *Can. J. Remote Sens.* 29, 388-410.
- WALTERS, M.B., REICH, P.B., 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* 77, 841-853.
- WALTERS, M.B., REICH, P.B., 1999. Research review low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143, 143-154.
- WALTERS, M.B., REICH, P.B., 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* 81, 1887-1901.
- WARDLE, D.A., 2002. *Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components*. Monogr. Pop. Biol. 34, Princeton University Press, Princeton, 392 pp.
- WÄSTERLUND, I., 1988. Damages and growth effects after selective mechanical cleaning. *Scand. J. For. Res.* 3, 1-18. in SCHWEINGRUBER, F., H., 1996. *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Paul Haupt Publisher Berne. 609 s., ISBN: 3-258-054558-4
- WATT, A.S., 1923. On the ecology of british beechwoods with special reference to their regeneration. *Ecology* 11, 1-48.





- WEETMAN, G., F., DALLAIRE, L., C., FOURNIER, R., 1995. Long-term effects of repeated N fertilization and straw application in a jack pine forest. 1. Twenty-two-year growth response. Canadian Journal of Forest Research 25 (12): 1978-1983.
- WELLANDER, N.T., OTTOSSON, B., 1998. The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. Forest Ecology and Management 107 (1-3), 117-126.
- WELLES, J.M., COHEN, S., 1996. Canopy structure measurement by gap fraction analysis using commercial instrumentation. Journal of Experimental Botany 47 (302), 1335-1342.
- WESELOWSKI, T., 2005. Virtual conservation: how the European Union is turning a blind eye to its vanishing primeval forests. Conservation Biology 19, 1349-1358.
- WICKSTRÖM, P., 2000. A solution method for uneven-aged management applied to Norway spruce. For. Sci. 46, 452-463.
- WILD, A., 1988. Licht als streßfaktor bei waldbäumen. Naturwiss. Rundsch. 41, 93-96. In: FRANZEN, J., GROSS, K., BONZON, M., WAGNER, E., 1989. Light-quality and -quantity effects on monoterpene-mediated photo-bleaching of conifer needles. Annals of Forest Science 46, 565-567.
- WILLIAMS, H., MESSIER, C., KNEESHAW, D.D., 1999. Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology of understory Douglas-fir and lodgepole pine. Canadian Journal of Forest Research 29, 222-231.
- WILLOUGHBY, I., JINKS, R.L., KERR, G., GOSLING, P.G., 2004. Factors affecting the success of direct seeding for lowland afforestation in the UK. Forestry 77, 467-482.
- WINTER, S., 2012. Forest naturalness assessment as a component of biodiversity monitoring and conservation management. Forestry 85 (2), 293-304.
- WINTER, S., MÖLLER, G., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. Forest Ecology and Management 255, 1251-1261.
- WOHLGEMUTH, T., KULL, P., WÜTHRICH, H., 2002. Disturbance of microsites and early tree regeneration after windstorm in Swiss mountain forests due to winter storm Vivian 1990. For. Snow Landsc. Res. 77, 17-47.
- WOLTERS, V., 2000. Invertebrate control of soil organic matter stability. Biol. Fertil. Soils 31, 1-19.
- WRIGHT, E.F., COATES, K.D., CANHAM, C.H., BARTEMUCCI, P., 1998. Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 28 (6), 871-886.
- XI, W., PEET, R.K., DECOSTER, J.K., URBAN, D.L., 2008. Tree damage risk factors associated with large, infrequent wind disturbances of Carolina forests. Forestry 81 (3), 317-334.
- XU, Y., FÖLSTER, H., 1992. Vergleichende Untersuchung über Durchwurzelungstiefe und Wurzelverteilung von Küstentanne und Fichte auf pseudovergleyten Böden. Forst und Holz 47, 560-565.
- YAMAMOTO, S.I., 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. Journal of Forest Research 5, 223-229.
- ZACH, J., DRÁPELA, K., SIMON, J., 1994: Dendrometrie (cvičení). Vysoká škola zemědělská Brno. 167 s.
- ZBÍRAL, J., 1994. Analýza rostlinného materiálu. Jednotné metodické postupy. Brno, SKZÚZ, 170 s.
- ZEIBIG, A., DIACI, J., WAGNER, S., 2005. Gap disturbance patterns of a *Fagus sylvatica* virgin forest remnant in the mountain vegetations belt of Slovenia. For. Snow Landsc. Res., 69-80.
- ZEIDLER, M., 2007. Populační variabilita smrku – přístupy a analýza. Lesnická práce 7/2007.
- ZEIDLER, M., 2010. Lexikon vad dřeva. Webový portál ČZU Praha.
- ZENG, H., GARCIA-GONZALO, J., PELTOLA, H., KELLOMÄKI, S., 2010. The effects of forest structure on the risk of wind damage at a landscape level in a boreal forest ecosystem. Annals of Forest Science 67 (111), 1-8.
- ZENG, H., PELTOLA, H., TALKKARI, A., VENÄLÄINEN, A., STRANDMAN, H., KELLOMÄKI, S., WANG, K., 2004. Influence of clear-cutting on the risk of wind damage at forest edges. Forest Ecology and Management 203, 77-88.
- ZENG, H., PUKKALA, T., PELTOLA, H., 2007. The use of heuristic optimization in risk management of wind damage in forest planning. Forest Ecology and Management 241 (1-3), 189-199.



- ZERBE, S., 1994. Zur Umwandlung von Nadelholzreinbeständen in Laubmischwälder. Forst Holz 17, 482-484.
- ZERBE, S., 2002. Restoration of natural broad-leaved woodland in Central Europe on sites with coniferous forest plantations. Forest Ecology and Management 167, 27-42.
- ZERBE, S., KEMPA, D., 2005. Waldumbau and Biodiversität. Unterschiedliche forstliche Entwicklungsziele und Auswirkungen auf die biologische Vielfalt. Naturschutz und Landschaftsplanung 37: 106-114.
- ZHONG, Z., MAKESCHIN, F., 2004. Comparison of soil nitrogen dynamics under beech, Norway spruce and Scots pine in central Germany. European Journal of Forest Research 123, 29-37.
- ZOTH, R., BLOCK, J., 1992. Untersuchungen an Wurzelballen sturmgeworfener Bäume in Rheinland-Pfalz. Forst und Holz 47, 566-571.
- ZPRÁVA; MZE ČR, 2012. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2012. Praha: Ministerstvo zemědělství, 132 s., ISBN: 978-80-7434-112-0.
- ZUMR, V., 1994. Lýkožrout smrkový – biologie, prevence a metody boje. Písek: Matice lesnická, 132 s., ISBN: 80-900043-2-9.



*Stromy, ti zpěvní věštcové,  
jsou plny divů, plny krás.  
Ať do stříbra je halí mráz,  
ať západ v mlhy nachové,  
ať v ptactva písni májové,  
ať vichrem se jich lupen třás.  
Stromy, ti zpěvní věštcové,  
jsou plny divů, plny krás.  
Již chápu, naši otcové  
proč ctili lípu, habr, vaz,  
a věřím, že je v chrámy zas  
vyklenou příští věkové.  
Stromy, ti zpěvní věštcové  
jsou plny divů, plny krás.*

[Jaroslav Vrchlický]



*Milý člověče!*

*Jsem dárcem tepla v tvém krbu  
za chladných nocí v zimě a dárcem  
přívětivého chládku v žáru letního  
slunce. Já jsem dal trámův tvému  
obydlí a desku tvému stolu. Ze mne  
je lože, ve kterém spáváš i kleč  
tvého rádla. Já jsem dodal topůrko  
do tvé sekery a branku do tvého  
plotu.*

*Ze mne je dřevo tvé kolébky i tvé  
rakve.*

*Jsem tím, čím pro blahobyt je chléb  
a pro krásu kvítko.*

*Slyš tedy moji prosbu:*

*Nepustoš mne!*

[Rudolf Těsnohlídek]