

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



Změna druhové a prostorové
struktury horského temperátního
lesa podél gradientu nadmořské
výšky v Národním parku Ordesa,
Pyreneje, Španělsko

Petra Šťastná

Bakalářská práce

2000

Vedoucí práce: Miroslav Šrůtek, Jan Lepš

Bakalářská práce

Šťastná, P., 2000: Změna druhové a prostorové struktury horského temperátního lesa podél gradientu nadmořské výšky v Národním parku Ordesa, Pyreneje, Španělsko [Species and Spatial Changes of Mountain Temperate Forest along the Altitudinal Gradient in the Ordesa National Park, Pyrenees, Spain] – 54 pp., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Species and spatial structures of a natural forest were studied in the Ordesa National Park in Pyrenees, Spain. Changes in the forest community along altitudinal gradient were examined. The *K*-function analysis, redundancy analyses, multiple regression, and other statistical methods were used.

Tato práce je součástí projektu financovaného grantem SGA číslo 98/9, jehož řešitelem byla P. Šťastná.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze s použitím citované literatury.

České Budějovice, 14. 5. 2000

Petra Šťastná



Ordesa 1998

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svému školiteli M. Šrůtkovi za poskytnutí tématu této práce, organizaci a uskutečnění cesty do Španělska, za vedení k samostatnému řešení problémů a poskytnutí cenných rad. Svému druhému školiteli Šuspovi J. Lepšovi za poskytnutí pomoci, nápadů a množství podpory při statistickém vyhodnocování dat. Dále děkuji Jirkovi (Doly) Doležalovi za pomoc při řešení nejasností a práci v terénu, Luděkovi Berecovi za napsání programu pro zpracování prostorové statistiky a pomoc s programem L^AT_EX a Matlab, Jirkovi Součkovi za pomoc se sběrem dat v terénu a zpřesnění lesnické metodiky, Otovi Rauchovi, který mě vedl při zpracovávání půdních sond, paní Albrechtové z Botanického ústavu AV ČR v Průhonicích, Luce Šablatureové a Zbyňkovi Pyro za pomocnou ruku v terénu a Petru Znachorovi za grafickou úpravu této práce a prezentačních fólií.

Velký dík patří profesorovi T. Harovi, hlavnímu sponzorovi celé práce. Nakonec bych ráda poděkovala Národnímu parku Ordesa, za umožnění vytyčení trvalé plochy a našemu průvodci Dr. Villarovi z ústavu Instituto Pirensico de Ecologia, Jaca.

Obsah

Poděkování	4
Obsah	5
1 Úvod	6
2 Popis lokality	8
3 Materiál a metody	10
3.1 Sběr dat	10
3.2 Analýza dat	11
4 Prostorová struktura populací a společenstev	14
4.1 Indexy agregace a segregace	14
4.2 K -funkce	15
4.3 K_{12} -funkce: vztah mezi dvěma typy jedinců	17
4.4 K_{mm} -funkce: rozmístění znaků v rámci populace	18
5 Výsledky	20
5.1 Dendrometrická analýza	20
5.2 Analýza RDA (Redundancy analysis)	22
5.3 Prostorová struktura, vnitro- a mezidruhové vztahy	26
6 Diskuse	37
7 Závěr	42
Literatura	43
A Příloha	47
A.1 Půdní poměry na horském severním svahu (Ordesa, Pyreneje, Španělsko)	47
A.2 Chemický rozbor půdy	48
A.3 Pohoří Pyreneje	49
A.4 Klimatické poměry centrálních Pyrenejí	50
A.5 Obrazová příloha	50

1 Úvod

Les představuje nejsložitější fytoocenózy zemského povrchu; jako soubor rostlinných organismů je pevně svázán se svým prostředím. Specifickými vlastnostmi rostlinných organismů, které jej především vytvářejí, je dlouhodobost individuálního vývoje stromů, mohutnost jejich růstu, druhově podmíněná rozmanitost jejich biologických vlastností a především pak jejich těsný společný růst na velké ploše. Složité ekologické vztahy se vytvářejí mezi souborem rostlin a prostředím, ale i mezi jednotlivými rostlinami uvnitř porostů (Vinš, 1956). Tyto vztahy se neustále mění, vyvíjejí, tak jako se neustále mění prostředí. Pro pochopení života lesa a pro poznání biologických a ekologických vlastností stromů je tedy nezbytně nutné chápat lesní porosty v jejich dynamice, v jejich neustálém vývoji (Svoboda, 1952).

Bohatá literatura o pralesích svědčí o zájmu, jaký lesníci tomuto přírodnímu vzoru své činnosti v minulosti věnovali (Vinš, 1956). V současné době se přirozené porosty stále těší velkému zájmu vědců. K poznatkům dynamiky lesa pak vede dlouhodobé sledování a studium porostních změn v čase. Např. Bernadzki et al. (1998) uvádějí sledování pěti trvalých ploch v Národním parku Białowieża po dobu 62 let, kdy byly monitorovány změny v druhovém složení a stanovištní struktuře lesa.

Dokumentace porostní struktury a morfologie dřevin bývá základním vstupem studia studia dynamiky porostu (Doležal, 1998; Kubota a Hara, 1996; Vacek a Lepš, 1987). Získaná data mohou být využita k rozšíření znalostí o lesním porostu a jednotlivých faktorech, které na les působí. Mnoho dalších autorů vytvořilo matematické a ekologické modely dynamiky lesa, které vycházejí ze studia sukcese a prostorového uspořádání během jednotlivých vývojových fází a generují taktéž prostorová data (Shugart a West, 1977; Pacala et al., 1996). Nejstarší práce analyzovaly strukturu lesních i nelesních porostů pomocí tzv. indexů agregace a segregace (Clark a Evans, 1954; Hopkins, 1954; Lloyd, 1967; Pielou, 1977). Informaci o prostorové struktuře populací a společenstev však shrnuly do jediného čísla. Podstatně více informací o prostorovém rozmístění a vzájemných vztazích jedinců přináší Ripleyho K-funkce (Ripley, 1977). Tu ve svém studiu používá např. Szwagrzyk a Czerwczak (1993) ke studiu prostorové struktury dlouhověkých porostů v Polsku a České republice, Duncan (1991) ke studiu vnitrodruhových a mezidruhových vztahů na smíšeném stanovišti s *Dacrycarpus dacridioides* a *Dacridium cupressinum*. Kenkel (1993) ji využil k popisu struktury a vztahů nelesního společenstva – prostorového uspořádání dvou populací klonální rostliny *Aralia nudicaulis* pro důkaz prostorové inhibice mezi dvěma sousedícími rametami.

Na lesní porost působí mnoho environmentálních vlivů, které ovlivňují nebo narušují jeho vývoj. Šrůtek a Lepš (1994) zkoumali variabilitu prostorové a věkové struktury populace *Larix olgensis* podél měnicího se gradientu nadmořské výšky v Severní Korei, Rydgren et al. (1998) experimentálně velkoplošně narušovali dlouhověký porost *Picea abies* v Norsku manipulací půdní hloubky a sledovali regeneraci narušených ploch. Donnegan a Rebertus (1999) studovali poměr a mechanismy sukcese subalpínského porostu v Colorado na dvou vodních předělech po stejném požáru. Vacek a Lepš (1987) a Vacek a Lepš

(1996) hledají mutualistické vnitrodruhové vztahy v populacích smrčín v Krkonoších díky nepříznivému faktoru znečištění ovzduší.

Velký vliv na lesní ekosystém měl a má lidský faktor. Člověk do porostu zasahuje nejen těžbou dřeva, ale využívá jej též pro lesní pastvu. Na mnoha místech byl po desetiletí les využíván jako pastva a úkryt pro dobytek. Lesní porost, který je intenzivně spásán dobyt看em, ovceci nebo vysokou, nemůže dostatečně zmlazovat. Silně narušená je i bylinná vegetace. Skot zvyšuje expozici substrátu a vytváří tak současně nové niky pro uchycení semenáčů. Vlivem spásání však omezuje jejich růst. Dřeviny tak dosahují jen malých velikostí s charakteristicky vyvinutým tvarem (Peterken, 1996).

Buk zaujímá ústřední pozici ve výskytu a ekologii evropských lesů. Mladé stromy snáší dobře zastínění, rostou na velké škále různých půdních typů (od kyselých po alkalické) a snáší vlhké i suché stanoviště, což mu umožňuje masivní rozšíření v mírném pásmu střední Evropy. Na druhé straně je buk citlivý k jarním mrazům, jeho schopnost přizpůsobení klesá se zvyšující se nadmořskou výškou a kontinentálním klimatem. Jedle je podobně jako buk spojována s mírným klimatem a v centrální Evropě rozhodně patří s bukem mezi dva často spolu dominující druhy ve středních nadmořských výškách. Jedle je schopná růst na vlhčích i suchých místech, vydrží více mrazu a krátké vegetační období, takže má tendenci převládat v zóně nad výskytem buku v centrální Evropě a v Pyrenejích (Peterken, 1996).

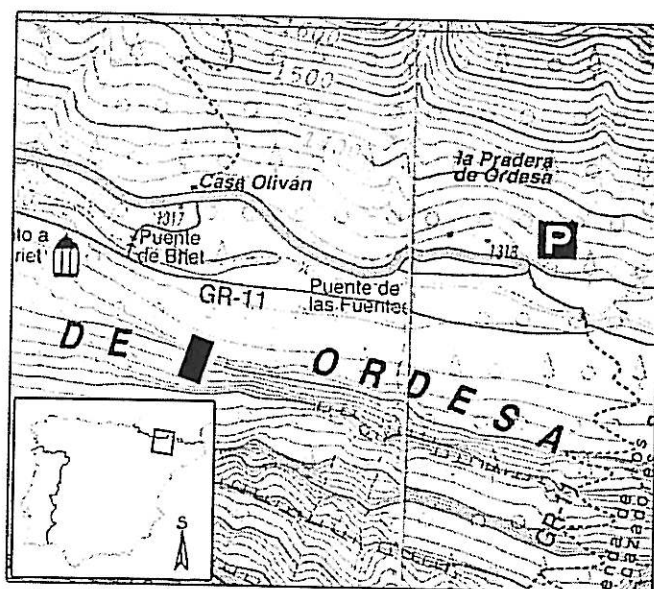
Předložená studie je součástí projektu dlouhodobého výzkumu dynamiky temperátního a boreálního lesa severní polokoule organizovaného profesorem T. Harou z Hokkaido University v Sapporu (Japonsko). Jsem proto povinna držet se určitých pravidel, které tento projekt vyžaduje. Studie vychází z měření prostorového uspořádání dřevin a jejich biometrických charakteristik. Svými výsledky by měla přispět k dlouhodobému sledování růstových změn, regenerace a vzájemných vztahů v lesním společenstvu. Je prvním zpracováním dat z trvalé plochy horského temperátního lesa v Národním parku Ordesa ve španělských Pyrenejích.

Dílčím cílem této studie bylo:

1. Zachytit a popsat stav nově vytyčené trvalé plochy, jako základ pro další studium v budoucnosti.
2. Popsat prostorovou strukturu porostu.
3. Popsat změny ve struktuře porostu na gradientu nadmořské výšky.

2 Popis lokality

Analyzovaná lokalita se nachází v Národním parku Ordesa–Monte Perdido, ve španělské části centrálních Pyrenejí (obr. 2.1). Národní park Ordesa–Monte Perdido leží na španělsko-francouzské hranici v oblasti Aragonu, asi 6 km od vesnice Torla. Masív Punta Acuta o Punta Diazas (2237 m n. m.) spadá svým severním svahem do údolí Ordesa (1200 m n. m.) Z morfologického hlediska je tento svah v horní části členěný skalními výchozy a stupni a místy je tvořen nezpevněnou sutí. V dolní části má charakter zpevněné suti. Maximální výškové rozpětí z údolí Ordesa po vrchol činí 910 m.



Obrázek 2.1: Geografická poloha studijní plochy (černý obdélník).

Hranice lesa na severním svahu je členitá. Probíhá v nadmořské výšce zhruba kolem 1800–1900 m n. m. Díky mírnějšímu sklonu dosahuje místy i vyšších výšek. Geologické podloží tvoří vápenec. Svah je pokryt z velké části smíšeným jedlo-bukovým horským temperátním lesem. Přibližná průměrná roční teplota je 11°C a průměrné roční srážky jsou 1400 mm.

V lesní části severního svahu, západním směrem od nejvyššího bodu masívu, byla v roce 1998 založena trvalá plocha o rozměrech 70×200 m. Báze plochy se nachází v nadmořské výšce 1350 m n. m., její horní hranice pak ve výšce 1435 m n. m. Na 200 m délky tak svah dosáhne převýšení 85 m. Průměrný sklon plochy je $15,3^{\circ}$. V dolní části má svah charakter mírně skloněné plošiny, se zvyšující se nadmořskou výškou sklon stoupá a přibývá množství skeletu. Dominantní dřeviny analyzovaného lesního porostu jsou *Fagus sylvatica* L. a *Abies alba* MILL. Ve spodní části bylo nalezeno několik jedinců *Sorbus aucuparia* L. a *Pinus sylvestris* L. V horní části na velmi skeletnatých místech se vyskytlo i několik zástupců

Acer pseudoplatanus L. *Buxus sempervirens* L. tvoří významnou složku keřového patra na celé analyzované ploše.

Půdní charakteristiku studované plochy přibližují profily tří půdních sond (viz Příloha), které byly odebrány v její horní, dolní a střední části. V minulosti byla studovaná oblast ovlivněna lesní pastvou dobytka. V porostu se nacházejí staré borovice (nejnižší dosahují 22 metrů), buky a jedle. Jejich stáří by přiblížila budoucí letokruhová analýza. Pastvina byla v minulosti zřejmě porostlá pouze těmito soliterními jedinci, zredukováním pastvy došlo k postupnému zalesnění oblasti. Zejména jedlí, která počtem převažuje nad bukem. Nálet jedle možná přibližně odpovídá konci intenzivní pastvy.

Pro bližší přiblížení měnicího se reliéfu byla analyzovaná plocha rozdělena na tři části:

Plocha 1 Nadmořská výška 1350–1380,5 m n. m., rozměry 70×70 m, nejnižší část studijní plochy. Charakteristika: nejmenší sklon (v průměru 10,6°), nejmenší množství skeletu (průměrně 16%), nejhlubší půdní profil.

Plocha 2 Nadmořská výška 1380,5–1407,1 m n. m., rozměry 70×70 m střední část analyzované plochy. Charakteristika: strmější s průměrným sklonem 16,7°, průměrné množství skeletu 28,2%. V této části byla zaznamenána největší hustota stromů, velký počet nárostových a náletových jedinců a velká mortalita. Vliv sutě ještě není tak patrný jako v horní části plochy.

Plocha 3 Nadmořská výška 1407,1–1426,2 m n. m., rozměry 70×60 m, horní část studijní plochy. Charakteristika: největší průměrný sklon 19,2°, nejmělkčí půdní profil, zásaditý substrát je nejvíce obnažen (největší procento skeletu 47,9 %). Porost roste na suťovém svahu, kde nestabilní substrát a v zimě pravděpodobně i laviny ovlivňují tvar a zakřivení kmene. I když jedle je zde svou početností opět dominantní, zvýšilo se též zastoupení buku, který má zřejmě flexibilnější kmen a lepší kořenový systém; jedle porůstá vyvýšená místa (hřebeny) po stranách suťového žlabu. Zimostráz je zde početně nejméně zastoupen.

3 Materiál a metody

Studijní plocha v Národním parku Ordesa (centrální Pyreneje, Španělsko) byla založena v říjnu roku 1998. Byl vybrán smíšený jedlo-bukový porost. Tento lesní typ je charakteristický pro severně orientované svahy dané oblasti.

V rámci dlouhodobého mezinárodního projektu sledování růstových změn, regenerace a vzájemných vztahů druhů a jedinců, jsou požadované vlastnosti trvalých ploch následující:

1. Tvar: obdélník, umístěný podél výškového gradientu
2. Velikost: minimálně 1,4 ha
3. Druhové složení: smíšený porost minimálně dvou dominantních druhů (např. *Fagus-Abies*, *Picea-Betula*, *Picea-Fagus*)
4. Orientace svahu: různá (v rámci budoucího hodnocení je předpokládána také srovnávací analýza porostu na svazích obdobné orientace)

Dlouhodobým cílem projektu je sledování změn výše uvedených vlastností porostu a vztahu mezi dominantními rostlinnými životními formami lesa (stromy a keře) podél gradientu nadmořské výšky a zeměpisné šířky.

Metodika založení plochy a postižení charakteristik jednotlivých dřevin odpovídá práci (Doležal, 1998), která je spolu s touto prací součástí projektu studia přirozených porostů v horských oblastech Evropy a Dálného východu.

3.1 Sběr dat

Celá plocha 70×200 m byla rozdělena na čtverce 10×10 m pomocí úhломěrného hranolu a dvou ocelových pásem. Čtverce byly v každém rohu natrvalo označeny pomocí PVC kolíků. Pro každý čtverec bylo zjištěno několik charakteristik: nadmořská výška – pomocí výškoměru (Thommen, Švýcarsko), sklon – pomocí výškoměru (Suunto, Finsko) a množství skeletu – odhadnuté jako procento vizuální pokryvnosti. Ve všech čtvercích byly pořadovým číslem natrvalo označeny všechny dřeviny vyšší než dva metry. Poloha jednotlivých stromů ve čtverci byla určena pomocí os x a y , které představovala dvě ocelová pásma položená po stranách jednotlivých čtverců.

U označených stromů byl změřen jejich obvod ve výčetní výšce (1,3 m od paty stromu) s přesností na 1 mm, dále výška stromu a výška nasazení koruny (jen u živých stromů) pomocí výškoměru (Suunto, Finsko) s přesností na 0,5 m. Výška stromu byla měřena od paty kmene ke konci terminálního vrcholu kmene. Pro sledování růstu stromů hrají rozměry koruny důležitou roli. Z těchto důvodů se u všech stromů změřila výška koruny nasazení. Názory autorů se různí, v našem případě byla u jehličnanů lokalizována v místě s minimálně třemi zelenými větvemi v přeslenu. Pro listnaté stromy se za začátek koruny uvažovalo výrazné rozvětvení (vidlice nebo počátek olistění).

Dále byl u každého stromu zaznamenán druh a ohodnocen stav jedince podle lesnické stupnice (Konšel, 1931): 1 – stromy předrůstavé (vrcholem končícím nad korunovým zápojem), 2a – stromy úrovně hlavní (s dokonalou korunou v korunovém zápoji), 2b – stromy úrovně vedlejší (s korunou stíněnou v korunovém zápoji), 3 – stromy vzrůstavé ustupující (s vrcholem pod korunovým zápojem), 4 – stromy zastíněné životaschopné, 5 – stromy uhynulé. Uhynulé stromy byly dále rozděleny na: k – komín (stojící suchý strom s ulomeným vrcholem) a p – padlý strom. U uhynulých stojících a padlých jedinců byl ještě upřesněn stav rozpadu, spíše pro orientaci, než ke statistickému hodnocení: s – suchý bez hniloby, t – tvrdá hniloba, m – měkká hniloba. Někteří odumřelí jedinci se již rozpadli na několik částí. U takových byly postihnuty a popsány všechny části.

Buxus sempervirens tvoří formu jak keřovou, tak i stromovou. V rámci sjednocení byli všichni zástupci počítáni jako keře, protože se touto formou projevovala většina jedinců. Kromě výšky, obvodu, který byl měřen ve výšce 10 cm od krčku kořenového systému, a souřadnic ve čtverci, byly měřeny dva na sebe kolmé průměry koruny (první jdoucí po vrstevnici a druhý kolmo na něj). Stav a charakteristika zimostrázu byly hodnoceny s použitím termínu: zdravý, suchý. Poslední keřovou charakteristikou bylo zjišťování počtu kmínků tvořících jeden shluk, který se pak počítal jako jeden jedinec.

V 25% základních čtverců (10×10 m) byly v pravidelné síti vytyčeny menší čtverce (5×5 m) v levém dolním rohu. Ty slouží k zachycení nárostových a náletových jedinců nižších než dva metry. U všech zaznamenaných jedinců byly měřeny pravoúhlé souřadnice (x, y), obvod největšího kmínku (keř byl většinou tvořen několika kmínky) ve výšce 10 cm od kořenového krčku, výška po terminální vrchol a dva na sebe kolmé průměry koruny. Jednalo-li se o strom byla zaznamenána ještě výška nasazení koruny. Byl-li to keř, byl spočítán počet kmínků.

V levém dolním okraji každého čtverce 5×5 m byla vytyčena ještě ploška o rozměrech 50×50 cm, v níž byly zaznamenány semenáče (nevětvící se rostlina menší než 5 cm) jednotlivých druhů dřevin a u každého byla změřena výška.

3.2 Analýza dat

Studijní plocha 70×200 m byla pro hodnocení prostorové struktury jedinců a jejich dendrometrický rozbor rozdělena do tří menších ploch (bližší charakteristika viz kapitola "Popis lokality"):

Plocha 1 – 1353,8-1376,7 m n. m., 70×70 m, nejnižší část

Plocha 2 – 1380,5-1403,3 m n. m., 70×70 m, střední část

Plocha 3 – 1407,1-1426,2 m n. m., 70×60 m, nejvyšší část

Druhové složení podél gradientu nadmořské výšky

Gradientová analýza vyjadřuje vztah mezi vegetací a faktory prostředí, který se odráží do rozmístění jednotlivých populací podél kontinuálně se měnícího gradientu (Lepš et al., 1985). Soubor dat byl pro každý čtverec 10×10 m rozdělen podle druhů stromů do kategorií: živý, umírající, suchý, padlý a komín. Jako vysvětlující proměnné byly sledovány

faktory prostředí: sklon, nadmořská výška a procento skeletu. Data byla zpracována pomocí lineární analýzy RDA (redundancy analysis) v programu *Canoco for Windows* (ter Braak a Šmilauer, 1998).

Dendrometrické rozbor

Naměřené hodnoty parametrů dřevin byly využity k dendrometrickému rozboru porostu (srovnej např. Philip (1994)) Tento rozbor pomáhá dokreslit celkový obraz o struktuře a částečně též o vývoji studovaného porostu (např. Kubota a Hara (1996), Kenkel et al. (1997) a Doležal (1998)).

Základem dendrometrické analýzy pro tuto studii je určení počtu živých a mrtvých jedinců jednotlivých druhů, maximální a průměrné DBH (diameter at breast height) (cm), maximální a průměrná výška (m) stromů, bazální plocha stromů (viz níže) a průměrný počet semenáčů a nárůstu.

Vývojovou fázi porostu přibližuje histogram absolutních četností jedinců druhů *Abies alba* a *Fagus sylvatica* v třídách DBH (po 10 cm) určený pro jednotlivé plochy, a histogram absolutních četností v těchto průměrových třídách pro živé stromy jednotlivých druhů: *Abies*, *Fagus*, *Pinus* a *Buxus*.

Korpeľ (1967), na základě vlastního rozsáhlého empirického materiálu a s využitím citací dalších autorů, rozlišuje tři hlavní vývojové fáze porostu: fáze dorůstání, optima a rozpadu, mezi nimiž existují další přechodná stádia.

Stádium dorůstání Běžný hmotový přírůst má zvyšující se tendenci, dřevní zásoba, výčetní základna a současně i počet životaschopných jedinců se zvyšují, podíl generace nástupu na běžném přírůstu převyšuje podíl starých generací.

Stádium optima Běžný objemový přírůst je vysoký při celkově mírně klesající tendenci; dřevní zásoba a výčetní základna kulminují, počet životaschopných jedinců klesá. Výškový přírůst výrazně stagnuje, takže se vytváří vyrovnaná porostní úroveň, která svým zástinem znemožňuje odrůstání nižších pater.

Stádium rozpadu Běžný objemový přírůst klesá a je převýšen odumíráním starých stromů o maximálních rozměrech dosažitelných na daném stanovišti. Dřevní zásoba, výčetní základna i počet stromů se nárazově snižují při celkově klesající tendenci. Na přírůstu převažuje dosud podíl generace dožívání a obnova stagnuje.

Podobně je patrovitost porostu vyjádřena histogramem absolutních četností výškových tříd (m).

Pro každý čtverec 10×10 m byla vypočtena bazální plocha všech stromů ≥ 2 m (Kubota a Hara, 1996). Bazální plocha je definována jako

$$F = \sum_{k=1}^N \frac{\pi}{4} DBH_k^2, \quad (3.1)$$

kde DBH_k je DBH k -tého stromu, a N je celkový počet všech stromů ve čtverci 10×10 m. Z bazální plochy stromů v jednotlivých čtvercích byl spočítán variační koeficient (CV) charakterizující rozvrstvení (patrovitost) porostu. Hodnota CV stoupá s nárůstem nové generace ve fázi dorůstání. Spočtené CV bazálních ploch pro jednotlivé čtverce byly otestovány testem mnohonásobné regrese (dále jen regresní analýza; např. Zar (1984)) ze statistického balíku Statistica (verze 6) na gradientu nadmořské výšky.

Byla studována závislost tvaru stromu na nadmořské výšce. Alometrie stromu se dá vyjádřit rovnicí

$$\log(\text{výška stromu}) = a + b \log(DBH) . \quad (3.2)$$

Přidá-li se do alometrické rovnice závislost na nadmořské výšce, dostaneme ji ve tvaru

$$\log(\text{výška stromu}) = a + b_1 \log(DBH) + b_2 \text{ nadmořská výška} . \quad (3.3)$$

Důkazem závislosti tvaru stromu na nadmořské výšce je hodnota regresního parciálního koeficientu b_2 průkazně odlišná od nuly.

Pro jedince dominantních druhů (*Abies*, *Fagus*) byla mnohorozměrnou regresí testována závislost maximální výšky stromu z každého čtverce 10×10 m na gradientu nadmořské výšky.

Podobně byla testována závislost dalších alometrických charakteristik stromů (výška a DBH – u všech stromů, index štíhlosti kmene a poměr výšky stromu k výšce koruny nasazení – pouze u živých stromů, mrtví jedinci nebyli zahrnuti, protože rozlámané stromy nebo komíny by výsledek zkreslovaly) na gradientech faktorů prostředí.

Štíhlostní koeficient (slenderness ratio, h/d ratio), respektive index štíhlosti kmene se vyjadřuje jako poměr výšky stromu k jeho výčetní tloušťce (Šebík a Polák, 1990). Pro celý porost se definuje h/d jako poměr střední výšky a střední výčetní tloušťky. Na stejném stanovišti tento index velmi úzce souvisí s věkem porostu. Koeficient h/d mladých stromů je kolem 150:1. S rostoucím věkem se snižuje až na 50:1, ochabuje výškový růst, tloušťkový však pokračuje. Menší poměr h/d než 80:1 znamená ve středním věku velkou sbíhavost (válcovitost kmene), větší než 100:1 pak dobrou plnodřevnost kmene. V hustějších a plně zakmeněných porostech je střední průměr menší, v důsledku korunové konkurence stromů zaostává tloušťkový přírůst za výškovým. Index štíhlosti se může použít i k ověření závislosti tvaru kmene na stanovišti. Jeho vztah k nadmořské výšce otestoval regresní analýzou Zar (1984), Šrůtek a Lepš (1994) a Doležal (1998).

4 Prostorová struktura populací a společenstev

Prostorové rozmístění jedinců je jednou z významných charakteristik rostlinných populací a společenstev. Jeho studium se těší velkému zájmu ekologů, zejména u lesních společenstev (Getis a Franklin, 1987; Lepš a Kindlmann, 1987), neboť podává informaci o historii stanoviště, populační dynamice a ekologických vztazích (Haase, 1995). Rozmístění individuů v prostoru může být (rovnoměrné) náhodné, jedinci mohou tvořit shluky, či být rozmístěni pravidelně. Tyto základní typy mohou být patrné na různých prostorových škálách a mohou se navzájem kombinovat (např. náhodně rozmístěné shluky). V určitých případech může být populace rozmístěna v přirozeně diskretních jednotkách prostředí (např. květy či listy tvoří přirozeně definovaný habitat pro populace některých druhů hmyzu), často se však s jedinci setkáme ve spojitém prostoru (např. stromy v lesním porostu). U společenstev se zajímáme o nezávislost či vzájemné ovlivňování jednotlivých populací.

4.1 Indexy agregace a segregace

První snahy o popis prostorové struktury populací a společenstev vyústily ve vytvoření prostorových indexů, čísel, která v sobě obsahují veškerou prostorovou informaci. Náhodné prostorové rozmístění jedinců vede k Poissonově distribuci jejich počtu v jednotkových plochách. Variance a střední hodnota Poissonova rozdělení si jsou rovny. Nejjednodušší metodou k posouzení náhodnosti se tedy zdá být použití poměru variance a střední hodnoty, nabývajícího v takovém případě teoretické hodnoty 1. Ve většině případů však nemáme důvod a priori předpokládat, že by jedinci měli být rozmístěni náhodně, proto je vhodnější tento poměr považovat spíše za deskriptivní charakteristiku než za testovací kritérium (Lepš, 1989). V ekologii se užívá větší množství obdobných deskriptivních statistik.

Pro jednotlivé populace se indexů agregace používá k rozhodování, zda je prostorové rozmístění jedinců v rámci populace náhodné nebo nenáhodné. Tyto indexy jsou založeny na rozložení vzdáleností mezi nejbližšími sousedy (Clark a Evans, 1954; Hopkins, 1954; Pielou, 1959) či na kvadrátových počtech (David a Moore, 1954; Lloyd, 1967). Nenáhodné rozmístění může být shlukovité nebo pravidelné. Shlukovité rozmístění individuů často odpovídá některému kontagióznímu rozdělení (negativní-binomické, Neymanovo apod.) (Lepš, 1989; Lepš a Kindlmann, 1987; Cressie, 1993).

Pro analýzu společenstev se používá indexů segregace, které kvantifikují vztah jednotlivých populací ve společenstvu obsažených (Pielou, 1961; Pielou, 1977). Otázkou je, zda jsou tyto elementární populace na sobě nezávislé nebo se ovlivňují pozitivním (atrakce) nebo negativním (inhibice) způsobem.

Indexy agregace a segregace je také možné dělit podle toho, zda se jejich hodnota mění, odebíráme-li náhodně individua z populace (např. index I , David a Moore (1954)), nebo nemění (např. index of patchiness, Lloyd (1967)). Rozhodnutí, který index zvolit, závisí zejména na situaci, kterou popisujeme.

Důkladný přehled indexů agregace a segregace a jejich klady a zápory podávají např. Pielou (1977) a Cressie (1993). Prakticky je ve svých pracích použili např. Vacek a Lepš (1987), Šrůtek a Lepš (1994), Fröhlich a Quednau (1994), Vacek a Lepš (1996) a Clark et al. (1998).

Hlavní nevýhodou těchto indexů je velká ztráta informace, kdy se prostor transformuje pouze do jednoho čísla, a nedává tak informaci o prostorových vztazích na různých prostorových škálách. Další nevýhodou je, že tyto indexy vypovídají pouze o směru odchylky od prostorové náhodnosti, ale neumožňují testovat vhodnost použití alternativních (tj. nenáhodných) modelů. Těmito nedostatky však netrpí Ripleyho K -funkce (Ripley, 1977; Penttinen et al., 1992; Cressie, 1993; Haase, 1995).

4.2 K -funkce

Analýza prostorových vztahů v populacích a společenstvech pomocí K -funkce (Ripley, 1977; Penttinen et al., 1992; Cressie, 1993; Haase, 1995) je ze statistického hlediska metodou druhého řádu (zabývá se páry individuí, nikoli jedinci samotnými). Cressie (1993) definuje K -funkci jako

$$K(r) \equiv \lambda^{-1} E(\text{počet dalších jedinců do vzdálenosti } r \text{ od libovolného jedince}), r > 0, \quad (4.1)$$

kde λ je střední hodnota počtu jedinců v jednotkové ploše a E je symbol pro střední hodnotu. Poloměr r okolí libovolného jedince definuje prostorovou škálu. Alternativní definici uvádí Penttinen et al. (1992):

$$K(r) \equiv \int_0^r g(u) 2\pi u du, r > 0, \quad (4.2)$$

kde $g(r)$ je tzv. párová korelační funkce, odrážející rozložení vzdáleností mezi páry individuí. K -funkce tedy může být interpretována následovně: $\lambda K(r)$ je střední hodnota počtu jedinců nacházejících se ve vzdálenosti menší nebo rovné r od náhodně zvoleného jedince. Jestliže jsou individua rozmístěna náhodně, tedy podle Poissonova prostorového rozdělení, pak platí $K(r) = \pi r^2$. Je-li rozmístění jedinců v prostoru shlukovité, bude hodnota K -funkce větší než πr^2 , je-li pravidelné, bude menší.

V literatuře bylo navrženo několik odhadů pro výpočet K -funkce z naměřených dat; pro přehled viz Cressie (1993). Pravděpodobně nejčastěji používaným odhadem je (Penttinen et al., 1992; Haase, 1995)

$$\hat{K}(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i \neq j} w_{ij}^{-1} I_r(u_{ij}). \quad (4.3)$$

Sčítání probíhá přes všechny uspořádané dvojice různých jedinců, přičemž n jedinců je rozmístěno v ploše o obsahu A . Funkce $I_r(u_{ij})$ nabývá hodnoty 1 pokud je euklidovská vzdálenost u_{ij} mezi jedinci i and j menší nebo rovna zkoumané prostorové škále r , $I_r(u_{ij}) = 0$ pokud $u_{ij} > r$. Jedinci v blízkosti okraje plochy mohou negativně ovlivnit hodnotu K -funkce, pokud mají stejný vliv na její výpočet jako jedinci uprostřed plochy. Jejich okolí totiž neleží celý uvnitř studované plochy. Tomu to jevu se říká tzv. efekt okraje plochy (edge

effect). Haase (1995) uvádí a porovnává tři hlavní metody zmírnění tohoto efektu: metodu nárazníkové zóny (Szwagrzyk a Czerwczak, 1993), metodu toroidálních okrajů (Upton a Fingleton, 1985), a metodu korekce vážením jedinců (Getis a Franklin, 1987; Haase, 1995). V posledním případě je váha bodů v blízkosti okraje plochy w_{ij} rovna zlomku délky kružnice s poloměrem u_{ij} , se středem v bodě i a procházející bodem j , který leží uvnitř studované plochy (Cressie, 1993; Haase, 1995). V této práci byla použita třetí metoda s podmínkami a váhami shrnutými v tabulce 4.1. Tyto vztahy lze použít pro obdélníkové plochy a hodnoty r do velikosti jedné poloviny kratší strany obdélníka. V literatuře byly odvozeny i váhy pro větší hodnoty r či kruhové plochy; pro příklady viz Diggle (1983) a Penttinen et al. (1992).

podmínka	váha
$u_{ij} \leq e_{\min}$	$w_{ij} = 1$
$u_{ij} > e_{\min}$ a $u_{ij} \leq e_{\max}$	$w_{ij} = 1 - \arccos(e_{\min}/u_{ij})/\pi$
$u_{ij} > e_{\max}$ a $u_{ij}^2 < e_1^2 + e_2^2$	$w_{ij} = 1 - [2 \arccos(e_1/u_{ij}) + 2 \arccos(e_2/u_{ij})]/(2\pi)$
$u_{ij} > e_{\max}$ a $u_{ij}^2 \geq e_1^2 + e_2^2$	$w_{ij} = 1 - [\arccos(e_1/u_{ij}) + \arccos(e_2/u_{ij}) + \pi/2]/(2\pi)$

Tabulka 4.1: Váha w_{ij} jako oprava pro efekt okraje plochy v odhadu K -funkce (4.3) v případě obdélníkové plochy; $e_{\min} = \min(e_1, e_2)$, $e_{\max} = \max(e_1, e_2)$, kde e_1 a e_2 jsou vzdálenosti bodu i od nejbližší vertikální a horizontální hrany plochy.

Nejčastěji testovanou nulovou hypotézou je v případě K -funkce hypotéza o náhodném prostorovém rozmístění jedinců v populaci. Pro zvolenou hladinu významnosti je třeba najít konfidenční obálku (množinu konfidenčních intervalů pro různé hodnoty r). Jednou z metod jejího získání je výpočet přibližného konstantního konfidenčního intervalu. Ten je definován jako $\pm 1.42\sqrt{A/(n-1)}$ a $\pm 1.68\sqrt{A/(n-1)}$ pro hladiny významnosti 0.05 a 0.01 (Getis a Franklin, 1987; Szwagrzyk a Czerwczak, 1993) a nezávisí na hodnotě r . Druhou možností, kterou používá většina autorů, je Monte Carlo metoda. Ta spočívá v simulaci náhodných rozmístění jedinců v ploše stejných parametrů jaké má sledovaná plocha. Simulovaná rozmístění jsou pak analyzována použitím K -funkce. Pro každou fixní hodnotu r a hladinu významnosti α jsou hodnoty K -funkce získané ze simulací seřazeny vzestupně a vybrány odhady $100(\alpha/2)\%$ a $100(1 - \alpha/2)\%$ kvantilů jako odhady dolní a horní meze konfidenčního intervalu. Čím více provedeme simulací, tím je odhad konfidenčního intervalu přesnější, avšak výpočet je pak časově mnohem náročnější. V literatuře se často doporučuje provést 19 (resp. 99) simulací; nejnižší a nejvyšší hodnota $K(r)$ pro každé r je pak odhadem dolní a horní meze 95% (resp. 99%) konfidenčního intervalu. V této práci je použita metoda Monte Carlo s počtem simulací (100) a hladinou významnosti (0.05) volenými nezávisle; odpovídající kvantily se dopočítají.

Nulová hypotéza však není omezena pouze na testování náhodnosti. Příklady testování shlukovitých či pravidelných rozmístění lze najít např. v Penttinen et al. (1992). Nejobtížnějším problémem je zde najít vhodný model, který by generoval předpokládané rozmístění, a který je nutný pro výpočet konfidenčních intervalů (neboť v tomto případě lze použít pouze metodu Monte Carlo). Přehled nejpoužívanějších modelů uvádí Cressie (1993).

Pro prezentaci a interpretaci výsledků je vhodnější K -funkci transformovat na tzv. L -funkci,

$$L(r) = \sqrt{K(r)/\pi} - r. \quad (4.4)$$

Výhodou této transformace je, že střední hodnota L -funkce je 0, nezávisle na r (za předpokladu platnosti nulové hypotézy o náhodnosti rozmístění), a také variance jejího odhadu $\hat{L}(r)$ je pro všechny hodnoty r přibližně konstantní (Penttinen et al., 1992). Analogicky se transformují meze konfidenčních intervalů. Pokud hodnota L -funkce pro některé r přesáhne horní hranici konfidenčního intervalu, zamítáme nulovou hypotézu a předpokládáme shlukovité rozmístění na této prostorové škále. Pokud hodnota L -funkce klesne pod dolní mez, opět zamítáme nulovou hypotézu a předpokládáme pravidelnější rozmístění jedinců v populaci. Pokud je hodnota L -funkce uvnitř konfidenčního intervalu, nemáme důvod zamítnout nulovou hypotézu (na dané hladině významnosti) o náhodnosti rozložení na prostorové škále charakterizované hodnotou r .

Ke zpracování dat o prostorové struktuře jednotlivých rostlinných populací použili K -funkci např. Vacek a Lepš (1996), Szwagrzyk a Czerwczak (1993), Wiegand et al. (1998) a Doležal (1998).

V této práci je K -funkce použita k následujícím analýzám. Pro plochu 1–3 (viz kapitola "Popis lokality") je zjišťováno prostorového rozmístění všech stromů a dále stromů v kategoriích živý či mrtvý. Za rozdělením dřevin do kategorií podle druhů a velikosti DBH je snaha o popsání vývojových stádií porostu, a dále snaha testovat hypotézu o změně prvotního shlukovitého rozmístění směrem k náhodnému, u stárnoucího porostu až k pravidelnému (Lepš a Kindlmann, 1987; Martens et al., 1997; Doležal, 1998).

Pro tři hlavní dřeviny byly vymezeny čtyři třídy podle velikosti DBH (cm):

<i>Abies alba</i>	DBH < 10	10 ≤ DBH < 30	30 ≤ DBH < 50	DBH ≥ 50
<i>Fagus sylvatica</i>	DBH < 10	10 ≤ DBH < 30	30 ≤ DBH < 50	DBH ≥ 50
<i>Buzus sempervirens</i>	DBH < 10	DBH ≥ 10		

4.3 K_{12} -funkce: vztah mezi dvěma typy jedinců

Na vzájemné vztahy mezi jednotlivými typy jedinců (druhy, velikostními třídami apod.) lze také usuzovat z jejich vzájemného prostorového rozmístění. Tyto vztahy mohou být pozitivní, negativní nebo neutrální. Při pozitivním vztahu lze předpokládat jistou toleranci (asociaci) mezi typy, při negativním vztahu jakousi inhibici společného výskytu (segregaci), např. projev konkurence. Neutrální stav vypovídá o vzájemné nezávislosti a neovlivňování se.

Tyto vztahy lze testovat tzv. K_{12} -funkcí. Jde o K -funkci rozšířenou pro případ dvou proměnných, která charakterizuje míru přitažlivosti nebo nesnášenlivosti skupiny jedinců jednoho typu od skupiny jedinců druhého typu (Ripley, 1976). Je definována např. v Cressie (1993), přičemž jeden z jejích odhadů je analogií odhadu K -funkce,

$$\hat{K}_{12}(r) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} w_{ij}^{-1} I_r(u_{ij}), \quad (4.5)$$

kde n_1 a n_2 jsou počty jedinců jednotlivých typů, a sumace probíhá pouze mezi smíšenými páry. Princip testování hypotéz a prezentace výsledků je podobný jako u K -funkce, přičemž základní nulovou hypotézou je zde hypotéza o nezávislém vzájemném rozmístění obou typů. Je-li $L_{12}(r) > 0$, pak se individua obou typů vzájemně odpuzují, mají vzájemný negativní vztah. Naopak, je-li $L_{12}(r) < 0$, pak se jedinci obou typů vzájemně přitahují, mají pozitivní vztah. Testování nulové hypotézy o vzájemné nezávislosti jednotlivých typů se opět provede pomocí Monte Carlo simulací a opět se vytvoří (95%) konfidenční obálka kolem hodnoty $L_{12}(r) = 0$, střední hodnoty L_{12} -funkce za předpokladu platnosti nulové hypotézy. Princip Monte Carlo simulací nyní spočívá v generování náhodných posunů prostorových rozmístění jednotlivých typů. Za předpokladu nulové hypotézy o nezávislosti platí $L_{12}(r) = L_{21}(r)$ – prohodíme jednotlivé typy – obecně však toto neplatí pro odhady, $\hat{L}_{12}(r) \neq \hat{L}_{21}(r)$. Proto Lotwick a Silverman (1982) za určitých podmínek doporučují jako odhad hodnoty $L_{12}(r) = L_{21}(r)$ použít jejich konvexní kombinaci

$$\tilde{K}_{12}(r) = \frac{n_1 \hat{K}_{12}(r) + n_2 \hat{K}_{21}(r)}{n_1 + n_2}. \quad (4.6)$$

V této práci je použita tato kombinace.

K_{12} -funkci ve svých studiích použili např. Wiegand et al. (1998) a Doležal (1998).

V této práci jsou pomocí K_{12} -funkce hodnoceny jak vnitrodruhové vztahy (malí versus velcí jedinci, živí versus mrtví jedinci), tak mezidruhové vztahy (*Abies* versus *Fagus*, vztah jednoho druhu k ostatním dvěma zbývajícím, malí jedinci jednotlivých druhů versus *Buxus*, a mezidruhové vztahy podle velikostních tříd DBH).

4.4 K_{mm} -funkce: rozmístění znaků v rámci populace

Protože stromy místem svého stanoviště ovlivňují rozvoj a přežívání svých nejbližších sousedů, není a priori přijatelné považovat jejich charakteristiky za nezávislé náhodné proměnné. Vhodným matematickým modelem, který popisuje měřené charakteristiky jednotlivých individuí, je tzv. znakový bodový proces (marked point process; Penttinen et al. (1992), Cressie (1993)). Tento proces, který předpokládá data v podobě prostorových souřadnic jednotlivých individuí a znaků na nich měřených (kladná čísla), je možné analyzovat pomocí tzv. znakové K -funkce.

Znaková K -funkce nebo též K_{mm} -funkce zkoumá prostorové rozmístění znaků měřených na jedincích v rámci (ne nutně náhodně rozmístěné) populace. Jako příklad je možné uvést rozmístění mrtvých stromů (kategorické znaky) či DBH (spojité znaky) v rámci lesního porostu. Přesnou definici K_{mm} -funkce lze nalézt v pracích Penttinen et al. (1992) a Cressie (1993). Zde je uveden pouze její odhad, který je rozšířením odhadu základní K -funkce,

$$\hat{K}_{mm}(r) = \frac{A}{n^2} \frac{1}{\hat{\mu}} \sum_{i \neq j} w_{ij}^{-1} I_r(u_{ij}) m_i m_j, \quad (4.7)$$

kde m_i je hodnota znaku jedince i . Pro populaci, kde všichni jedinci mají zkoumaný znak totožný, platí $K_{mm}(r) = K(r)$. Pro prezentaci výsledků se i zde používá L_{mm} -funkce, analogická L -funkci. Základní nulovou hypotézou je hypotéza o náhodném rozmístění

znaků v rámci populace. Konfidenční obálka se opět určí Monte Carlo metodou, přičemž v rámci jednotlivých simulací se jedincům populace, fixovaným v prostoru, náhodně přiřazují znaky, generované z empirické distribuce znaků skutečných. Pokud hodnota $\hat{L}_{mm}(r)$ odhadu L_{mm} -funkce překročí horní mez konfidenčního intervalu na určité prostorové škále r , hypotézu zamítáme a předpokládáme, že znaky jsou pozitivně korelované na této škále. Pokud klesne pod dolní mez, znaky jsou korelované negativně. Pokud hodnota $\hat{L}_{mm}(r)$ zůstává uvnitř konfidenčního intervalu, nulovou hypotézu nemůžeme zamítnout.

Znakovou K -funkci použili ve svých pracích např. Stoyan (1984), Stoyan (1987), a Penttinen et al. (1992).

V této práci je K_{mm} -funkce použita pro studium rozmístění DBH v rámci všech živých stromů a všech stromů jednotlivých druhů na jednotlivých plochách, a pro studium rozmístění mrtvých jedinců ze všech stromů jednotlivých ploch.

5 Výsledky

5.1 Dendrometrická analýza

Na studované ploše o velikosti 14000 m² (1,4 ha) bylo označeno celkem 2734 stromů, z nichž 2215 jsou živí jedinci. Průměrná výška stromů je 12,12 m a výčetní průměr 15,02 cm. Z toho je 1509 jedinců (55,2%) druhu *Abies alba*, 799 (29,2%) *Fagus sylvatica*, 374 (13,68%) *Buxus sempervirens*, 27 (0,99%) *Pinus sylvatica*, 15 (0,55%) *Acer pseudoplatanus* a 4 (0,14%) *Sorbus aucuparia*. Díky chybě při sběru dat nebylo určeno 6 (0,22%) stromů. Kruhová výčetní plocha všech stromů je 74,91 m². Kruhová výčetní plocha jedle je 31,39 m², buku 37,2 m², zimostrázu 1,15 m². K zachycení strukturních změn na gradientu nadmořské výšky (835 m) byly určeny základní parametry porostu pro jednotlivé plochy 1, 2, 3. Jejich přehled uvádí tabulka 5.1.

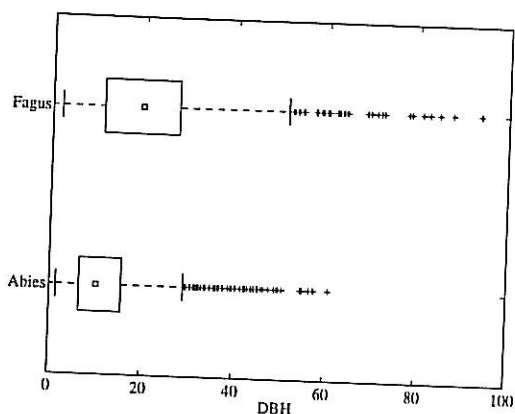
	plocha 1	plocha 2	plocha 3
Celkem stromů	856	1019	860
Živé stromy	686	801	728
Mrtvé stromy	170 (19,86%)	218 (21,41%)	132 (15,35%)
Poměr <i>Abies/Fagus</i> (%)	58/20	58/26	50/42
Počet <i>Abies</i> živý	368	452	378
Počet <i>Fagus</i> živý	145	196	278
Počet <i>Buxus</i> živý	160	143	62
Maximální výška stromů (m)	34	33	36
Průměrná výška stromů (m)	11,38	10,07	10,78
Maximální DBH (cm)	84,77	97,4	81,33
Průměrná DBH (cm)	14,95	13,54	12,91
Bazální plocha (m ²)	27,05	27,45	20,23
Nárost (průměrný počet/25 m ²)	0,02	1,72	0,03
Průměrný index štíhlosti kmene	86,5	89,18	92,7
Semenáče (průměrný počet/0,25 m ²)	2,2	0,11	0

Tabulka 5.1: Základní charakteristiky studijní plochy.

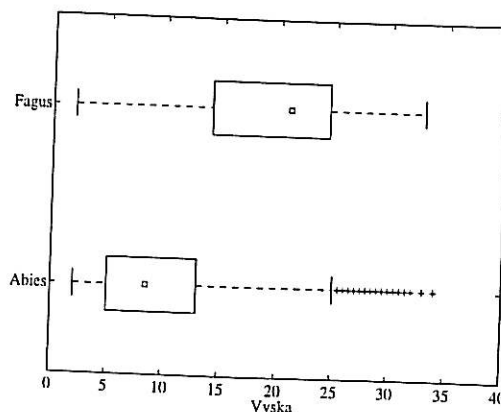
Alometrické vztahy dřevin v závislosti na gradientu nadmořské výšky

Jako vysvětlující proměnná byla k hodnocení alometrických vztahů použita nadmořská výška, popřípadě vzdálenost stromu od dolního okraje plochy. Ostatní sledované faktory prostředí byly s nadmořskou výškou v silné lineární vazbě (skelet: $R^2 = 0,431$, sklon: $R^2 = 0,757$).

Pomocí regresní analýzy byla zkoumána závislost výšky a DBH živých stromů (v rámci celé studijní plochy o rozloze 1,4 ha) na nadmořské výšce ($N = 1854$). Neprůkazný výsle-



Obrázek 5.1: Box graf pro DBH druhů *Abies alba* a *Fagus sempervirens*.



Obrázek 5.2: Box graf pro výšku druhů *Abies alba* a *Fagus sempervirens*.

dek neumožňuje zamítnout hypotézu, že se výška korunového zápoje ve vyšších nadmořských výškách výrazně neliší od výšky v nižších nadmořských výškách. Závislost maximální výšky nejvyššího stromu jedle a buku z každého čtverce v závislosti na nadmořské výšce vyšla průkazná pouze u jedle: výška stromu se snižuje s rostoucí nadmořskou výškou ($R^2 = 0,207$; $N = 138$; $p = 0,00$). U buku vyšla průkazná závislost maximální výšky s přibývajícím skeletem ($R^2 = 0,068$; $N = 132$; $p = 0,032$), což však spíše odráží skutečnost, že ve čtvercích s vyšším množstvím skeletu se vyskytovalo i více buku (viz poměr *Abies/Fagus* na ploše 3 v tabulce 5.1), je v nich tedy větší pravděpodobnost výskytu buku s vyšší výškou.

Velký rozsah hodnot DBH (obr. 5.1) a výšek (obr. 5.2) je dán heterogenitou porostu. Heterogenitu každého čtverce 10×10 m vyjadřuje variační koeficient bazální plochy DBH vypočtené pro každý čtverec 10×10 m. Závislost těchto variačních koeficientů na proměnlivých prostředí vyšla neprůkazně ($N = 140$; $p = 0,38$). Ze statistického hlediska se porost nemění podle sledovaného gradientu, jeho proměnlivost spíše závisí na vývojové fázi porostu. Rozsah gradientu nadmořské výšky není příliš velký a nezasahuje horní hranici lesa.

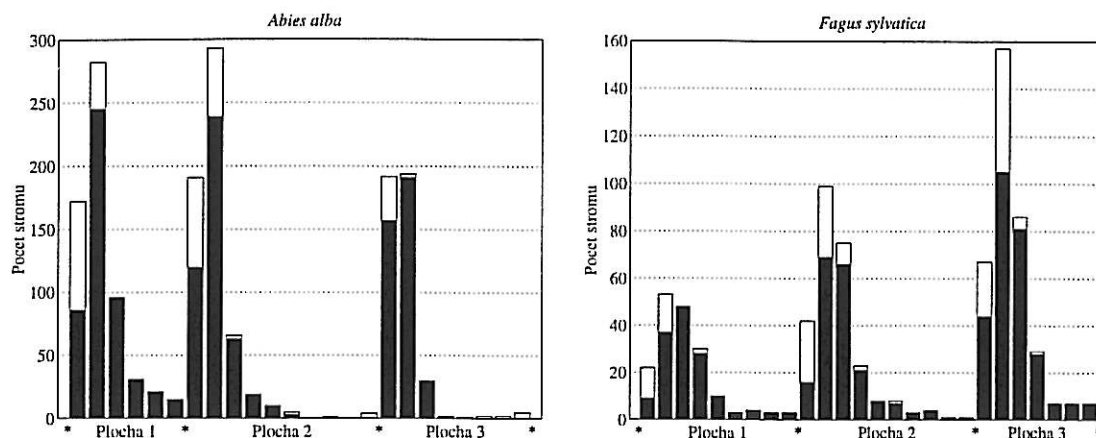
Z dalších alometrických vztahů byl u živých stromů testován vztah poměru výšky stromu a výšky koruny nasazení na vzdálenosti od dolní hranice plochy. Výsledek tohoto testu u jehličnatých stromů je průkazný, ($R^2 = 0,036$; $N = 1218$; $p < 0,000$). S větší vzdáleností od dolního okraje plochy tedy roste poměr výšky stromu a výšky koruny nasazení. Ve vyšších nadmořských výškách jehličnaté stromy nasazují korunu v nižší výšce stromu. Pro listnaté stromy test vyšel neprůkazný ($N = 637$).

Závislost indexu štíhlosti kmene vypočteného pro živé stromy ($N = 1854$) na gradientu nadmořské výšky a vzdálenosti od báze studijní plochy je neprůkazná.

Vztah výšky a výčetního průměru (DBH) u všech živých stromů ($N = 1854$) je vyjádřen pomocí alometrické rovnice (3.2),

$$\log(\text{výška stromu}) = 0,159 + 0,883 \log(\text{DBH}) . \quad (5.1)$$

Výška stromu průkazně závisí na výčetním průměru ($R^2 = 0,830$; $p < 0,000$). Přidáme-



Obrázek 5.3: Histogram absolutních četností tříd DBH (po 10 cm) pro druhy *Abies alba* a *Fagus sylvatica*. Černě jsou vyznačeni živí jedinci, bíle jedinci odumřelí.

li do alometrické rovnice nadmořskou výšku, získáme vztah (3.3). Tato závislost ovšem nevyšla jako průkazná. Hypotéza o nezměněné výšce stromu při stejném výčetním průměru ve vyšších nadmořských výškách v porovnání s nižšími, tak nemohla být zamítnuta.

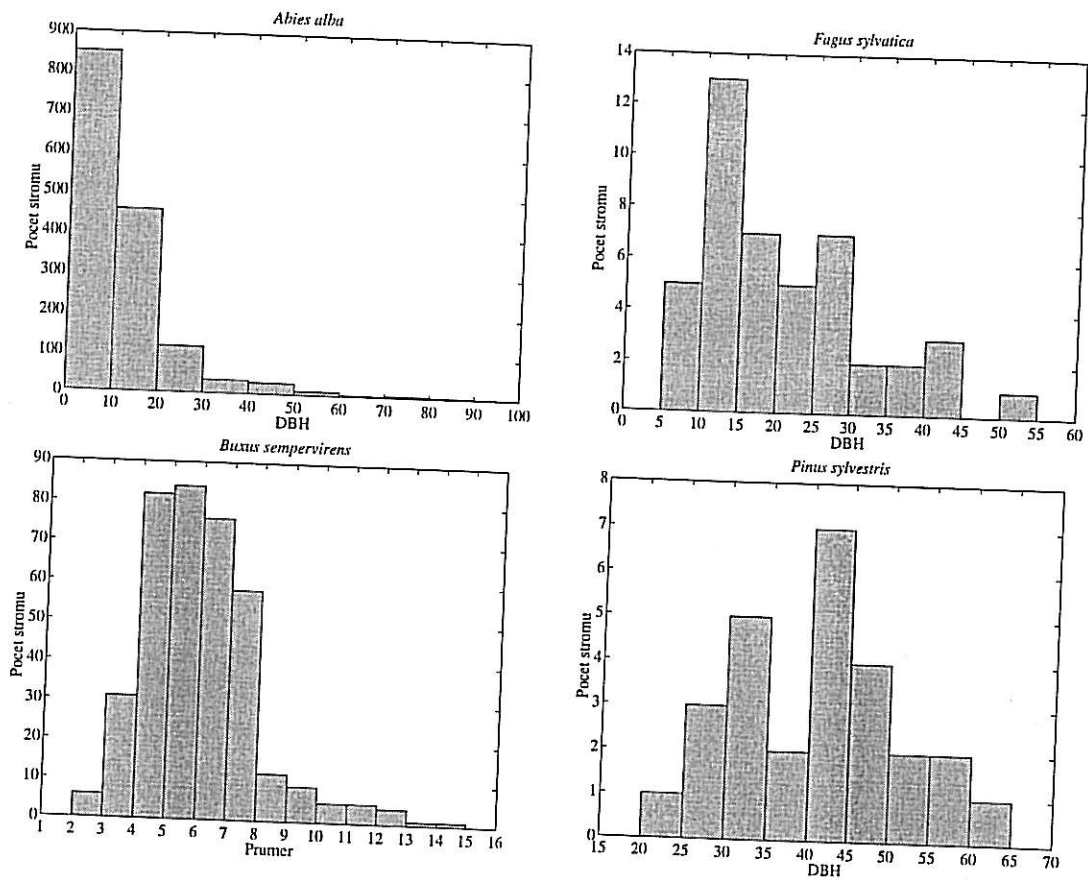
Vývojové fáze lesního porostu

Bez informací o historii obhospodařování a vývoji porostu není snadné posoudit jeho současnou vývojovou fázi. Po ukončení pastvy zřejmě zbylo pár buků a jedlí, které přežívají do současnosti, zbylý porost se nachází v poměrně mladém vývojovém stadiu. Vývoj všech tří ploch je velmi podobný jen s malými lokálními odchylkami. Z analýzy dat je patrné, že stoupající nadmořská výška nemá negativní vliv na vývojové fáze porostu. V této studii nemají ani další faktory prostředí (sklon, množství skeletu) vliv na vývoj porostu. Obecně je však známo, že právě sklon může být na obdobných svazích jeden ze zásadních faktorů (pohyb půdy apod.).

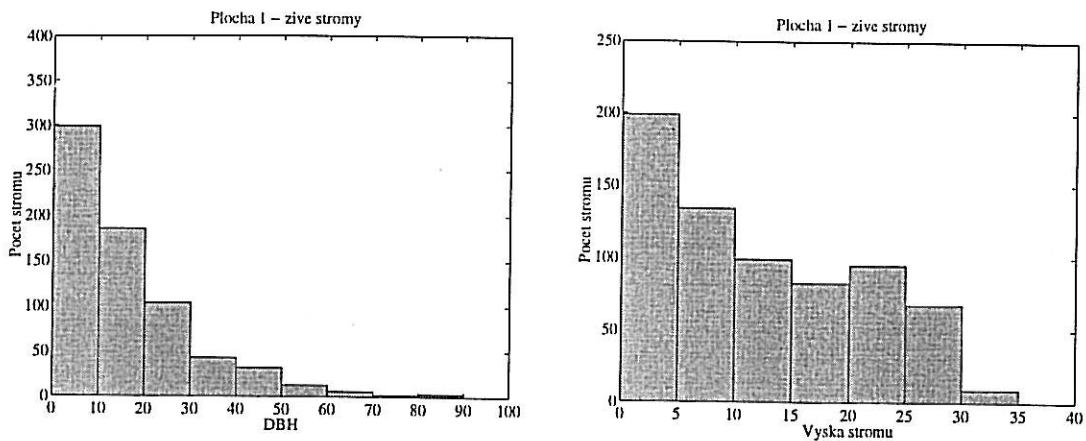
Všechny tři plochy ukazují na dobrou regeneraci porostu s převahou jedinců s DBH do 10 cm a velkým počtem jedinců do 20 cm.

5.2 Analýza RDA (Redundancy analysis)

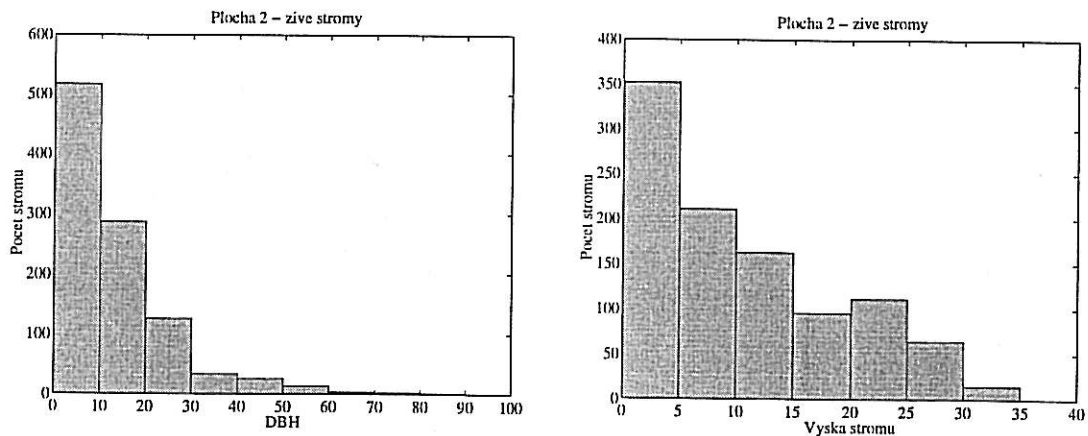
Pomocí testu "forward selection" byly jako vysvětlující proměnné vybrány nadmořská výška a skelet (obr. 5.8). Analýza vyšla průkazně ($p = 0,005$), vlastní číslo (eigenvalue) pro první kanonickou osu (vysvětlená variabilita touto analýzou) je 0,079. Zastoupení buku (živý, suchý, komín) je pozitivně korelované s nadmořskou výškou a skeletem. Borovice je s oběma proměnnými korelovaná negativně. Na analyzované ploše se vyskytovala pouze ve spodní a částečně i střední části plochy. Podobně zimostřez a suchá jedle jsou negativně vztahované k výskytu suchého a padlého buku. Jedle v kategorii komín a javor se nejvíce blíží druhé kanonické ose (nevysvětlená variabilita).



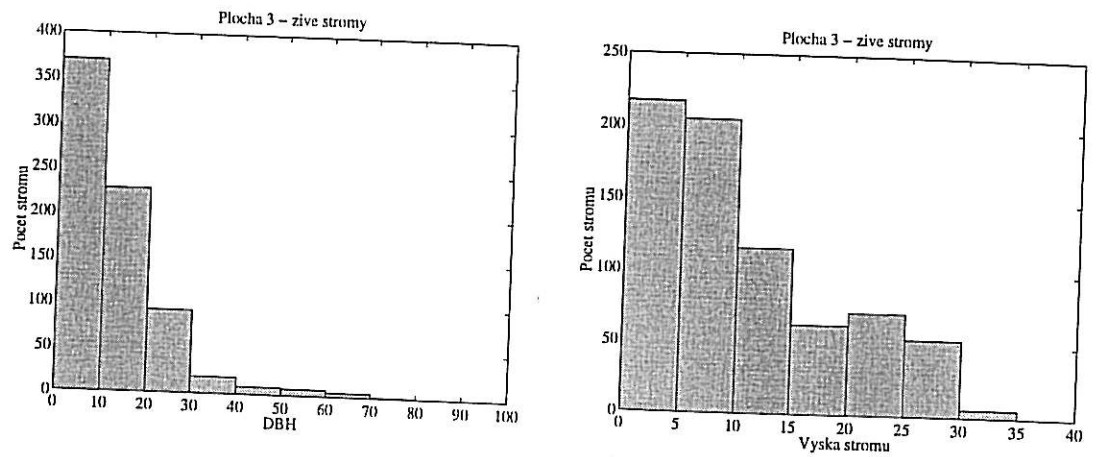
Obrázek 5.4: Histogram absolutních četností v třídách DBH (cm) u druhů *Abies alba*, *Fagus sylvatica* a *Pinus sylvestris*, a průměru (cm) u *Buxus sempervirens*.



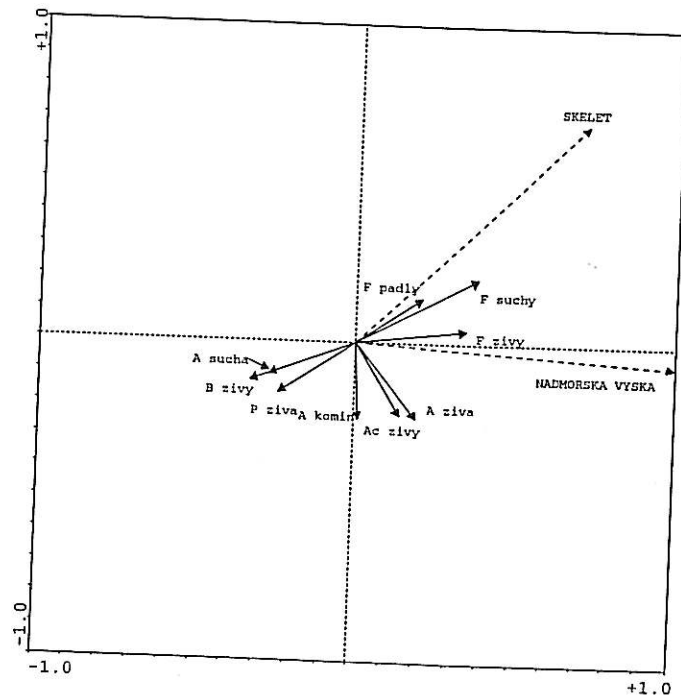
Obrázek 5.5: Histogram absolutních četností velikostních kategorií živých stromů všech druhů na ploše 1 (nejnižší část analyzované plochy). Převažuje jedle nad bukem, a určuje tak především vývoj porostu. Patrovitost této části plochy je ochuzená o střední vrstvu. Nejnižší vrstva zde dominuje: převažují stromy s výškou do 5 m, hojně zastoupeni jsou i jedinci vysokí od 5 m do 10 m, zhruba polovinu tvoří jedinci 10–30 m vysokí. Bazální plocha je přibližně stejně velká ($27,05\text{ m}^2$) jako u plochy 2. Tato plocha také obsahuje nejmenší počet mrtvých stromů (19,86%).



Obrázek 5.6: Histogram absolutních četností velikostních kategorií živých stromů všech druhů na ploše 2 (střední část analyzované plochy). Zde je podobná situace jako na ploše 1. Jedle převažuje nad bukem v poměru 2:1. Stádium nástupu nové generace dominuje, jedinci s DBH do 10 cm tvoří polovinu všech jedinců. Charakteristická je velká hustota malých stromů (převažují jedinci s výškou do 5 a 10 m, méně do 15 m). Bazální plocha je sice největší ($27,45\text{ m}^2$), ale výrazně se neliší od plochy 1. Tato plocha obsahuje největší počet uhynulých (21,41%).



Obrázek 5.7: Histogram absolutních četností velikostních kategorií živých stromů všech druhů na ploše 3 (nejvyšší část studijní plochy). Poměr jedle a buku je téměř 1:1, přesto je průběh histogramu podobný jako v plochách 1 a 2. Je zde nejmenší počet mrtvých stromů (15,35%). Bazální plocha je také nejmenší (20,23 m²).



Obrázek 5.8: Výsledky analýzy RDA, charakterizované společným vynesemím druhů (rozdělených do kategorií) a charakteristik prostředí.

DBH (cm)	<i>Abies alba</i> (%)	<i>Fagus sylvatica</i> (%)
do 10	56,36	28,32
10,1–20	30,2	32,3
20,1–30	7,75	23,6
30,1–40	2,25	7,58
40,1–50	1,92	2,98
50,1–60	0,66	2,48
60,1–70	0,20	1,49
70,1–80	0,33	0,62
80,1–90	0,13	0,5
90 a více	0,13	0,12

Tabulka 5.2: Procentuální zastoupení *Abies alba* a *Fagus sylvatica* v kategoriích DBH (cm).

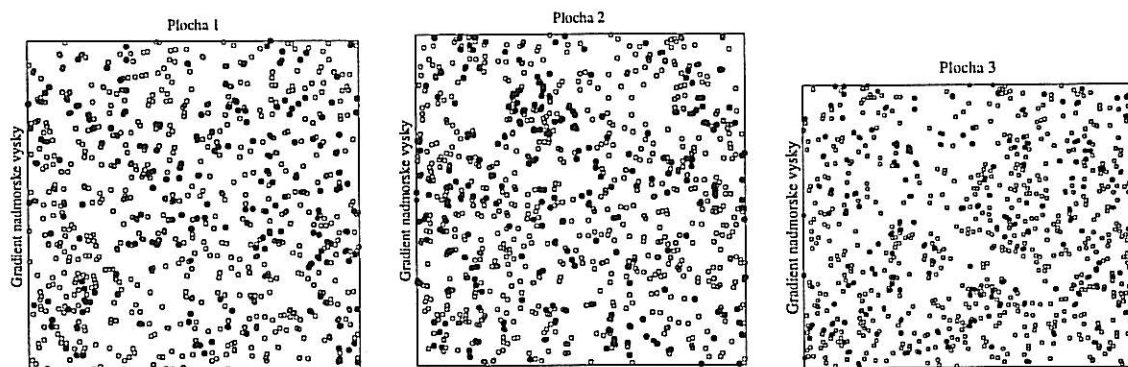
5.3 Prostorová struktura, vnitro- a mezidruhové vztahy

Prostorové rozmístění a vzájemné vztahy lokalizovaných stromů závisí do značné míry na vývojovém stupni celého porostu. Obrázek 5.9 ukazuje prostorové rozmístění jedinců všech zkoumaných druhů na jednotlivých plochách. V dalším textu se pod pojmem náhodné rozmístění se rozumí rovnoměrně náhodné rozmístění.

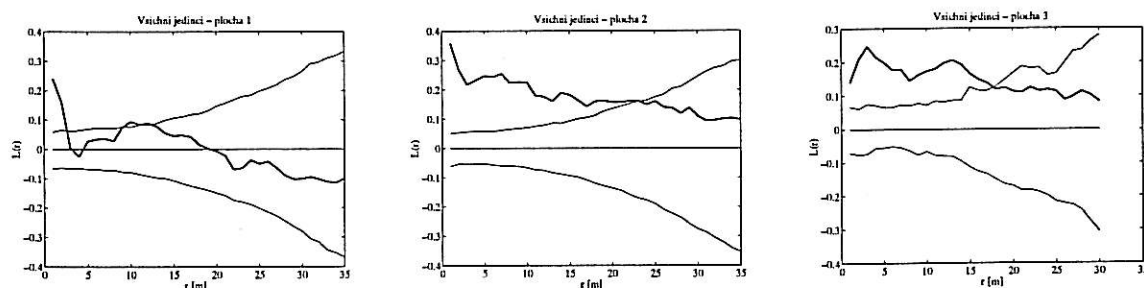
Obrázek 5.10 uvádí *L*-funkci vypočtenou pro všechny stromy na jednotlivých plochách. Plochy 2 a 3 ukazují na značnou míru shlukovitosti (náhodně rozmístěné shluky o velikosti do cca 20 m). Tendenci ke spíše náhodnému rozmístění ukazuje plocha 1, kde lze sledovat shluky pouze na nejmenších prostorových škálách. Prostorová struktura porostu v dolní a horní části je tedy odlišná. Příčinou může být historický vývoj vlivu člověka na danou lokalitu, sklon a skelet.

Vezmeme-li v úvahu pouze živé jedince (obr. 5.11), jejich rozmístění se v rámci jednotlivých ploch výrazně neliší od rozmístění všech jedinců. Výjimkou je plocha 3, kde se shlukovitost živých stromů projevuje téměř na všech prostorových škálách. Naopak, uhynulí jedinci mají na plochách 1 a 2 na měřítkách do 15 m spíše shlukovité rozmístění, na ploše 3 jsou pak rozmístěni téměř výhradně náhodně (obr. 5.12). Obrázek 5.13 je výsledkem testu hypotézy o náhodném rozmístění DBH mezi živými stromy. Na žádné ze studovaných ploch a na žádné prostorové škále není možné tuto hypotézu zamítnout (s nevýznamnou výjimkou na ploše 3). Pro plochy 1 a 2 lze totéž konstatovat pro rozmístění mrtvých stromů v rámci všech jedinců, v ploše 3 jsou však mrtvé stromy rozmístěny pravidelněji (obr. 5.14).

Analýza živých stromů jednotlivých druhů v samostatných třídách podle velikosti průměru či DBH (obrázky 5.15–5.17) ukazují na všeobecný trend rozmístění jedinců s rostoucím s věkem od shlukovitého přes náhodné (začátek zředování, konkurence) až téměř k pravidelnému. Podíváme-li se blíže na jednotlivé druhy, pak jedle s DBH < 10 cm tvoří v ploše 1 náhodně rozmístěné shluky velikostí do cca 20 m, s víceméně náhodným rozmístěním jedinců uvnitř těchto shluků (obr. 5.17). Na ploše 2 je rozmístěna shlukovitě na všech



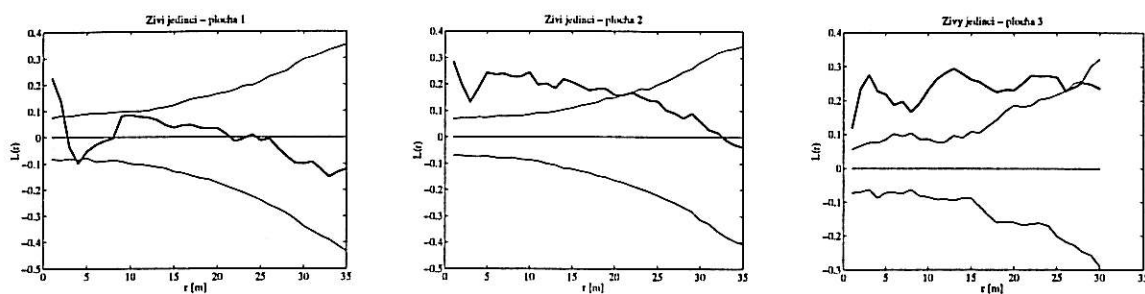
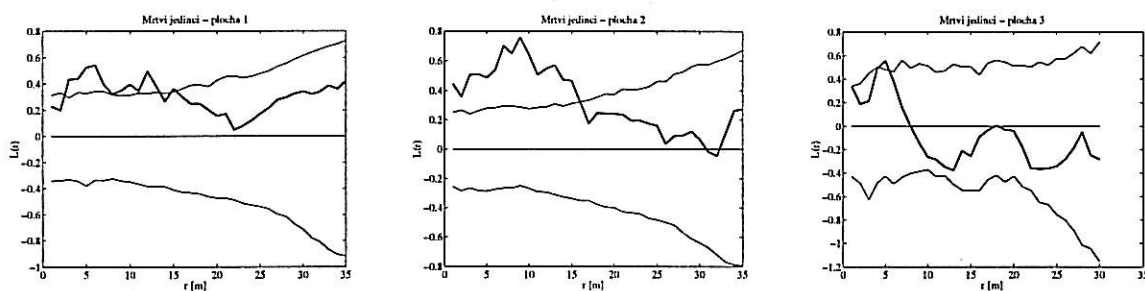
Obrázek 5.9: Prostorové rozmístění všech stromů na jednotlivých plochách. Prázdná kolečka symbolizují živé stromy, plná kolečka mrtvé stromy.



Obrázek 5.10: L -funkce všech stromů pro jednotlivé plochy.

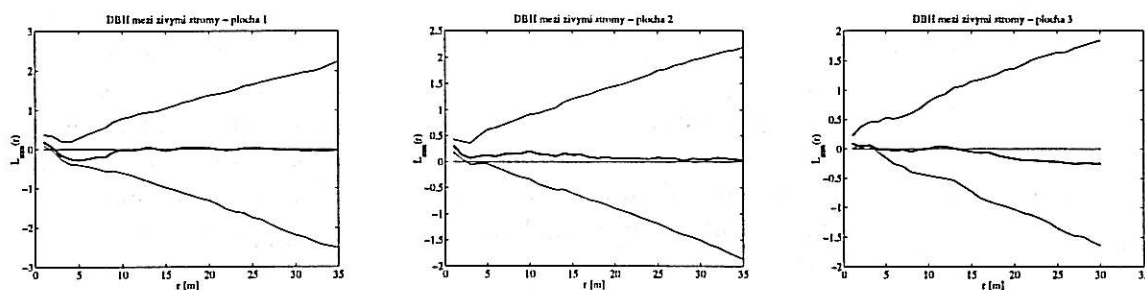
prostorových škálách a na ploše 3 tvoří shluky do vzdálenosti asi 15 m. Jedle s $DBH \geq 10$ cm jsou již rozmístěny náhodně, slabší jedinci již uhynuly. Pouze v ploše 3 tvoří jedinci s DBH 10–30 cm náhodné shluky na škálách 7–17 m zřejmě vlivem heterogenity terénu (skeletu; rozmístění jedle na hřebenech viz kapitola “Popis lokality”). Stromy s $DBH \geq 30$ cm se blíží rozmístěním na malém měřítku až k pravidelnému.

Buk s $DBH < 10$ cm tvoří na ploše 1 náhodně rozmístěné malé shluky (cca do 7 m) s náhodným rozmístěním jedinců uvnitř shluků 5.16. Na ploše 2 tvoří velké náhodné shluky do přibližné vzdálenosti asi 23 m. Větší volné plochy možná vznikly v minulosti díky pastvě. Na ploše 3 je distribuce silně shlukovitá, což je zřejmě dáno skeletem. V ploše 1 jsou jedinci s DBH 10–30 cm rozmístěny v pravidelných shlucích. Jedná se o vývojově starší, ještě však ne příliš zředěné shluky. V ploše 2 jsou stromy rozmístěny silně shlukovitě a na třetí ploše v náhodných shlucích do vzdálenosti asi 25 m. Shluky jsou zřejmě dány kohortami jednotlivých DBH tříd: objevila se příhodná plocha, semena nalétla a vyrostla ve shlucích. Zde ještě díky nízkému věku nedošlo k výraznému zředění hustoty jedinců, (malá velikost, malá konkurence). Třída s DBH 30–50 cm tvoří v ploše 1 a 2 různé velké náhodně rozmístěné shluky, v ploše 3 jsou jedinci rozmístěni náhodně, na všech prostorových škálách dochází k prořidnutí díky vlastnostem prostředí a pokročilejší fázi vývoje. Podobně jako stromy s $DBH \geq 50$ cm, jejichž rozmístění má na nejnižších měřítkách tendenci k pravidelnosti.

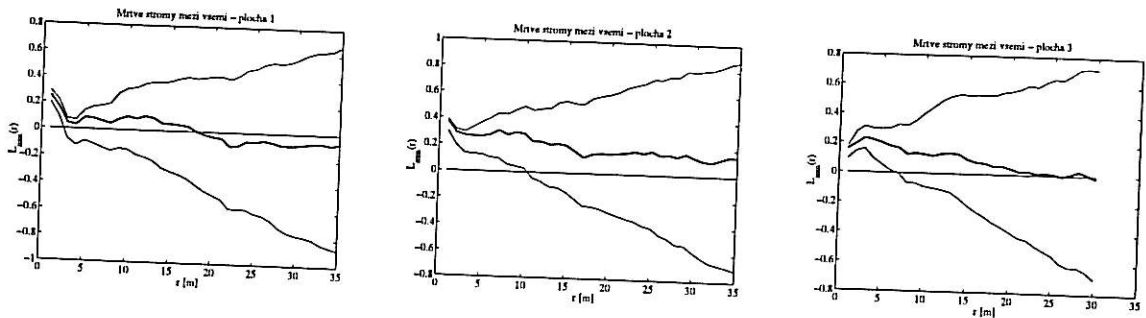
Obrázek 5.11: L -funkce živých stromů pro jednotlivé plochy.Obrázek 5.12: L -funkce mrtvých stromů pro jednotlivé plochy.

Zimostráz byl díky malému rozsahu průměru rozdělen pouze na dvě třídy (obr. 5.15). Ve skupině s DBH do 10 cm převažuje rozmístění shlukovité a rozmístění třídy s $DBH \geq 10$ cm směřuje k náhodnému, kromě plochy 3, kde je i zde silně shlukovité (zřejmě zkresleno malým počtem jedinců).

Obrázek 5.18 ukazuje, že rozmístění charakteristiky DBH (a průměru u zimostrázu) v rámci jednotlivých druhů je téměř výhradně náhodné. U buku směřuje na malých škálách k pravidelnému rozmístění (do cca 7 m).

Obrázek 5.13: L_{mm} -funkce: test náhodnosti rozložení DBH (cm) v rámci živých stromů na jednotlivých plochách.

Vnitrodruhové vztahy mezi živými malými jedinci (DBH do 20 cm) a živými velkými jedinci (DBH nad 20 cm) ilustruje obrázek 5.19. U jedle je patrná silná konkurence nejvíce na ploše 2. Domnívám se, že u jedle je tato nucená pravidelnost dána větší konkurencí mezi



Obrázek 5.14: L_{mm} -funkce: test náhodnosti rozložení mrtvých stromů v rámci všech stromů na jednotlivých plochách.

jedinci a dalekým doletem semen. U buku se na ploše 1 ukazuje pozitivní vztah (na menším měřítku), jde zřejmě o přirozenou shlukovitost, buk má oproti jedli těžké plody (bukvice); plocha 1 má totiž malý sklon, proto lze očekávat častější výskyt v blízkosti rodičovských jedinců. Ve větší vzdálenosti je vztah nezávislý.

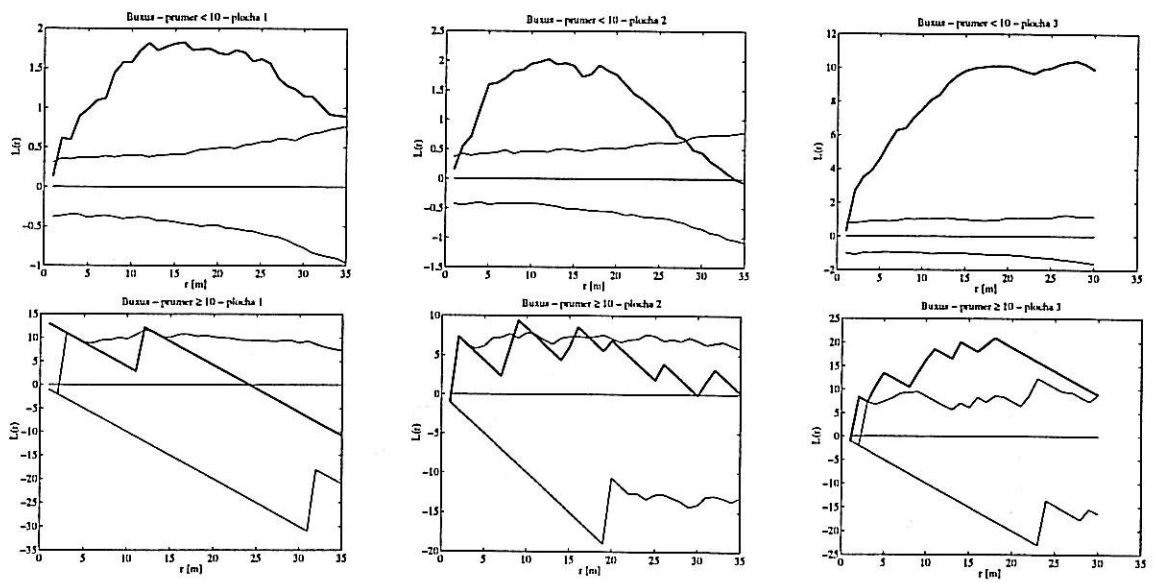
Pozitivní vztah živých a mrtvých stromů v rámci druhů (obr. 5.20) na malých vzdálenostech, je dobrým důkazem o přirozeném zředování porostu.

Vztah jedle vůči buku a zimostrázu se mění na ploše 1 přes pozitivní na malých vzdálenostech přes negativní, na vzdálenostech cca 5 m–23 m, až po nezávislý na nejvyšších prostorových škálách (obr. 5.21). Na ploše 2 se na malých vzdálenostech projevuje pozitivní vztah, který pak zhruba od tří metrů přechází v neutrální. Vztah buk versus jedle se zimostrázem je vztah více méně neutrální, s výjimkou nejmenšího měřítka ploch 1 a 2, kde je pozitivní. U vztahu zimostráz versus zbývající druhy je to podobné.

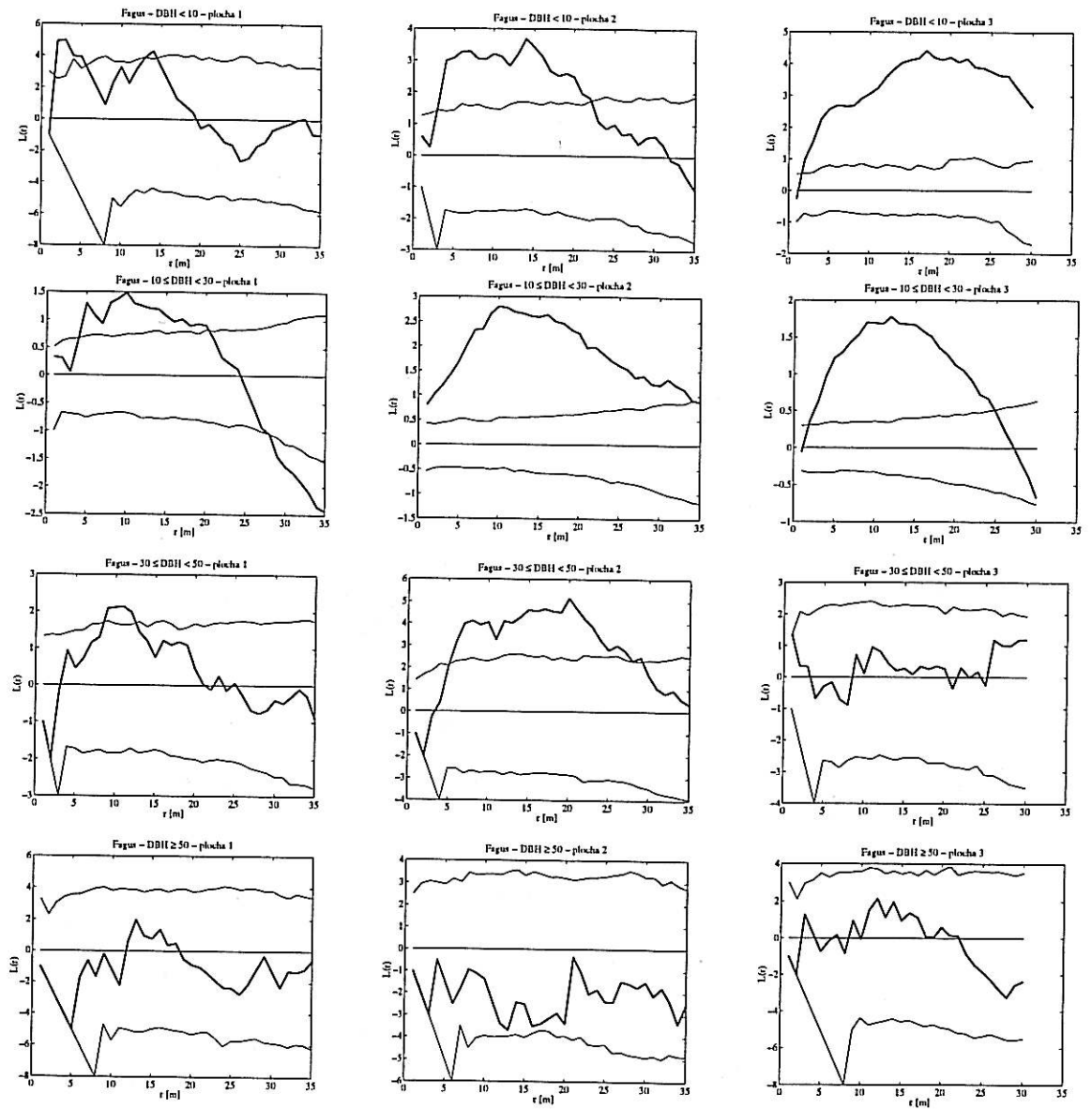
Podíváme-li se detailněji na stromové druhy *Abies* a *Fagus* (obr. 5.22), můžeme konstatovat, že se jejich vztah výrazně neliší od vztahu na obrázku 5.21. Ve druhé ploše je vztah na malém měřítku pozitivní, což je zřejmě opět dáno velkou shlukovitostí. Na zbylých dvou plochách je vztah spíše neutrální až negativní.

Jedinci *Abies alba* s $DBH < 20$ cm s *Buxus sempervirens* si na plochách 1 a 2 výrazně konkurují (obr. 5.23). Na ploše 3, kde zastoupení zimostrázu není tak výrazné jako na zbývajících plochách, je tento vztah víceméně nezávislý. Veškeré závěry jsou zatím pouhými spekulacemi. Jedna z nich je, že generace jedle obsazovala volná místa v jiné době, než je obsazoval zimostráz. Jejich vztah se jeví jako negativní, nerostou ve vzájemné blízkosti. Druhy *Fagus sylvatica* s *Buxus sempervirens* se ovlivňují pozitivně (plocha 1 a 2), což je asi dáno společnou dobou náletu a nárůstu na ploše. Buk obsazoval volná místa, která existovala ve stejném čase jako zimostráz. Asi by bylo zajímavé v budoucnu testovat vztah nárůstu jedle a nárůstu buku.

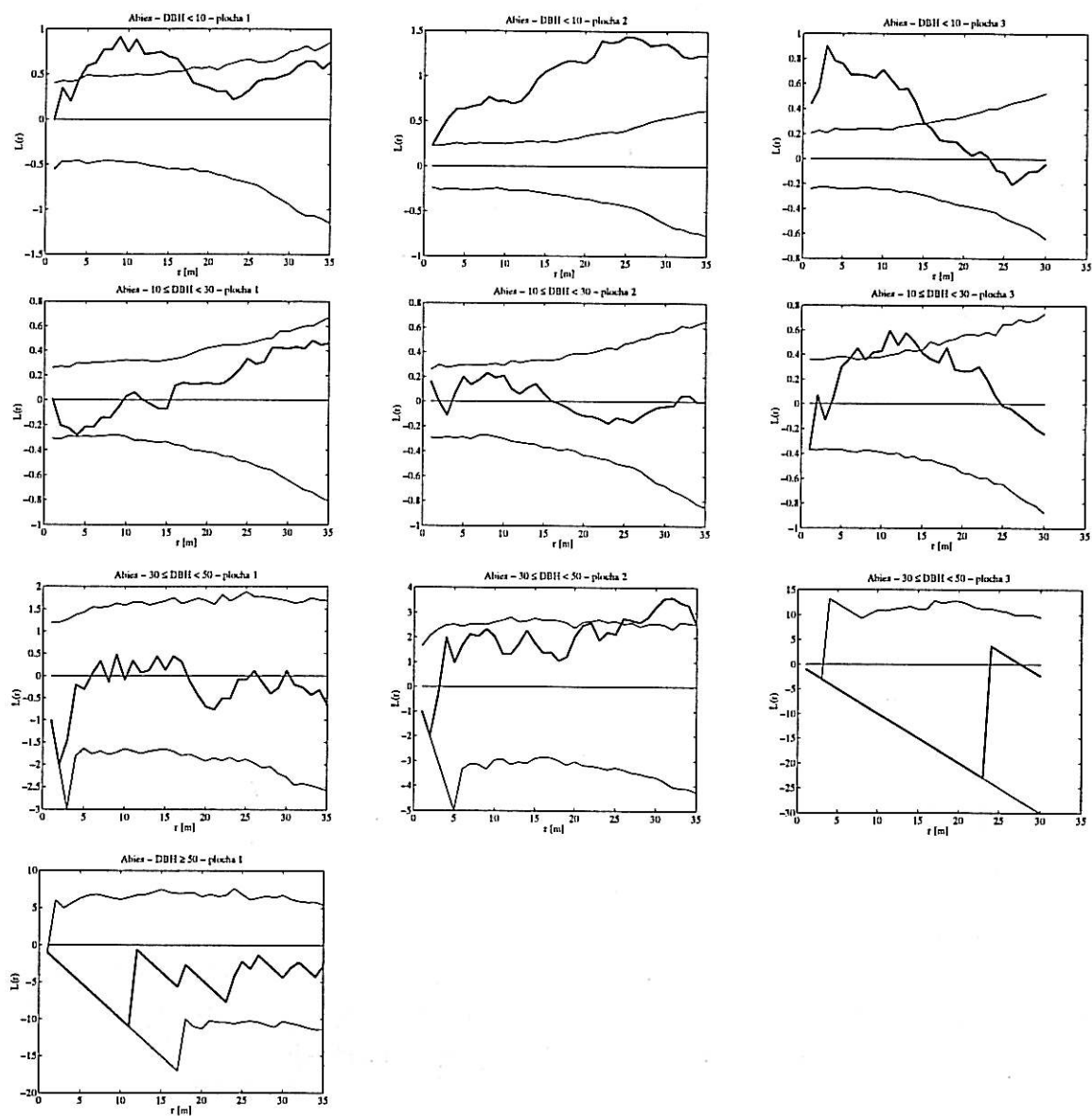
Malá jedle (DBH do 20 cm) s velkými jedinci buku (DBH nad 20 cm) na sebe nemají výrazný vliv (obr. 5.24). Semenáčům a nárůstu jedle nevadí zastínění (v ranných fázích ontogeneze ho naopak vyžadují), kromě plochy 2, která je charakteristická pozitivním vztahem na velkých škálách. Podobně se chová i malý buk ve vztahu k velkým jedlím.



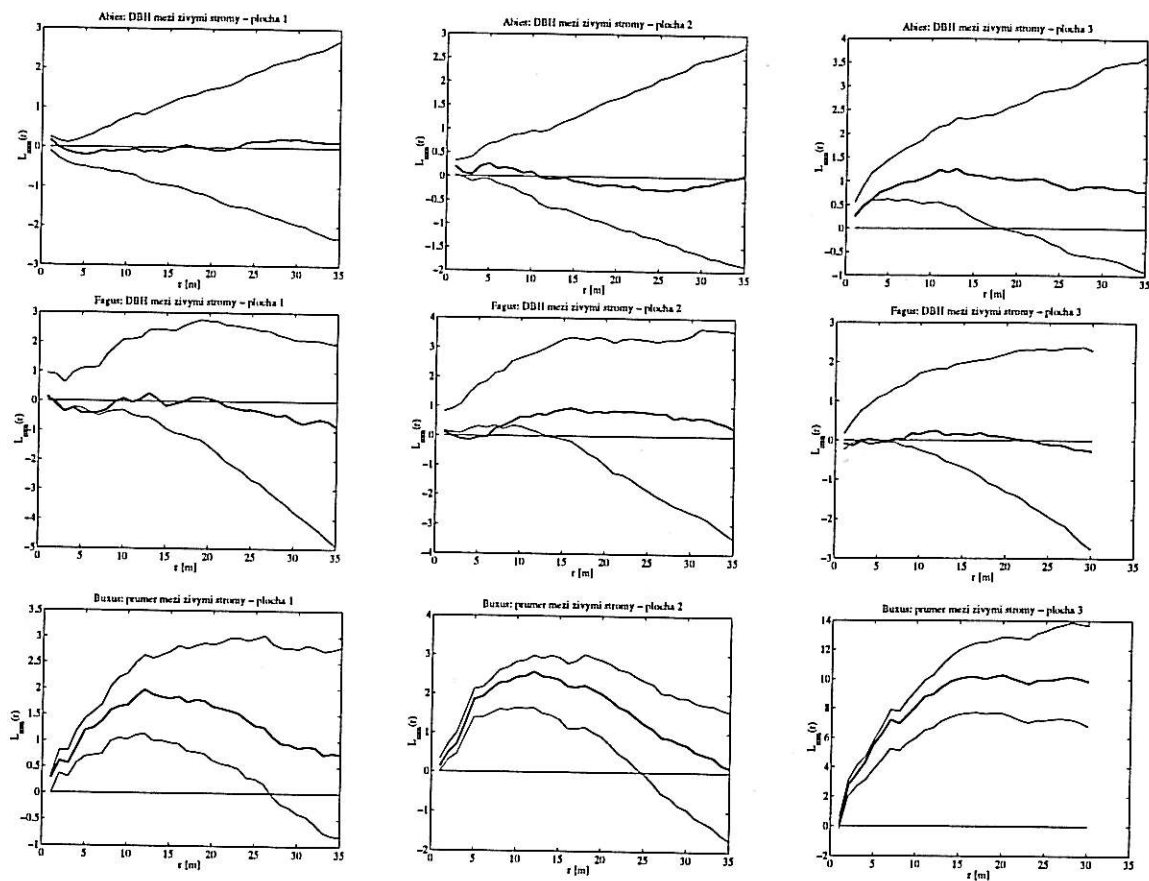
Obrázek 5.15: L -funkce: rozmístění *Buxus sempervirens* podle kategorií změřených průměrů (cm).



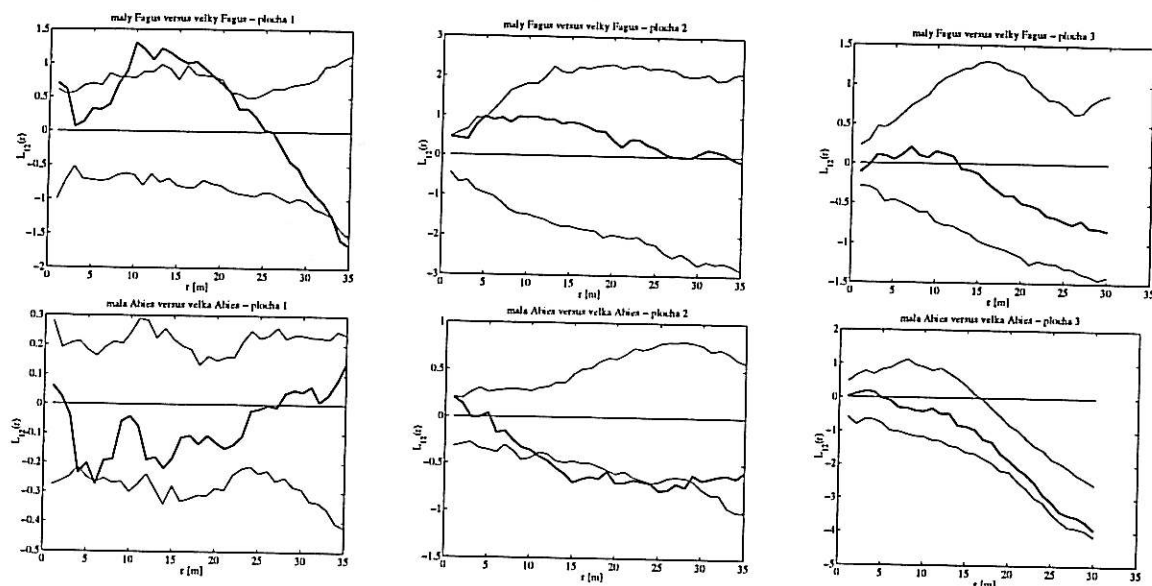
Obrázek 5.16: L -funkce: rozmístění *Fagus sylvatica* podle kategorií DBH (cm).



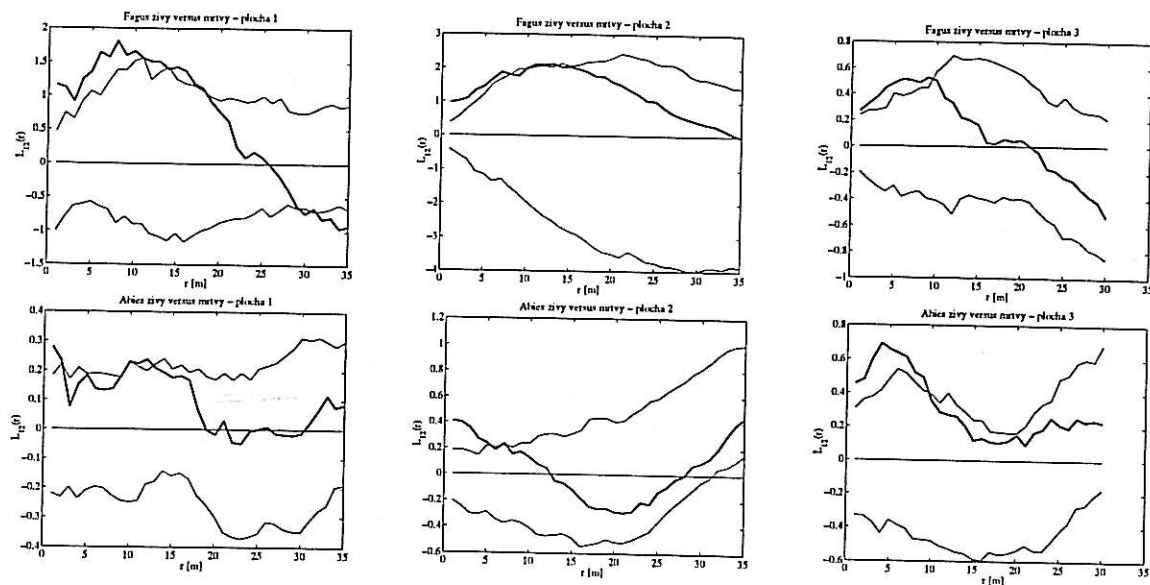
Obrázek 5.17: L -funkce: rozmístění *Abies alba* podle kategorií DBH (cm).



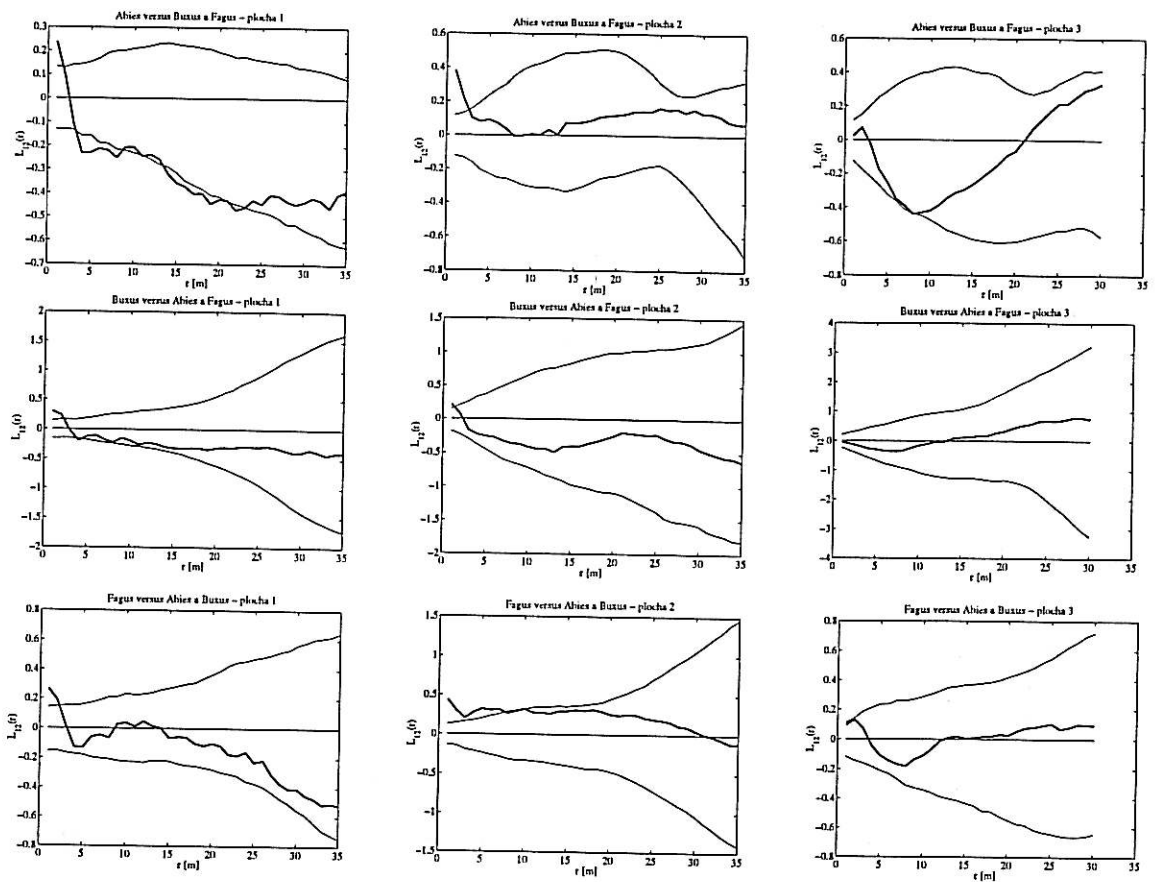
Obrázek 5.18: L_{mm} -funkce: test náhodnosti rozložení DBH (cm) a průměru (u *B. sempervirens*) v rámci druhů na jednotlivých plochách.



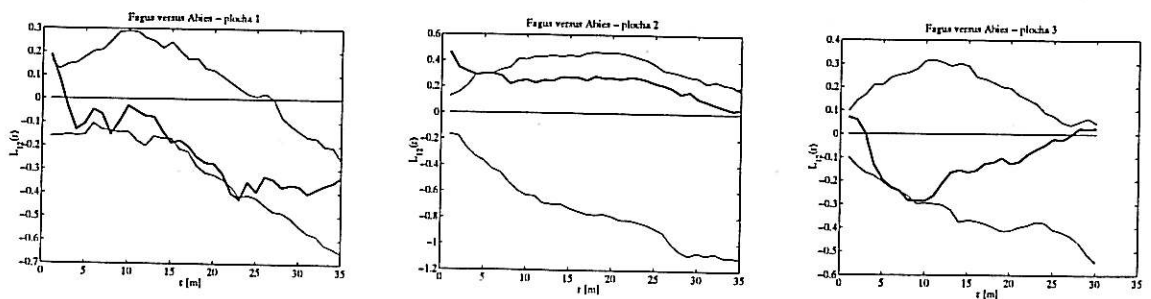
Obrázek 5.19: L_{12} -funkce: vnitrodruhové vztahy, malí (DBH do 20 cm) versus velcí jedinci (DBH nad 20 cm).



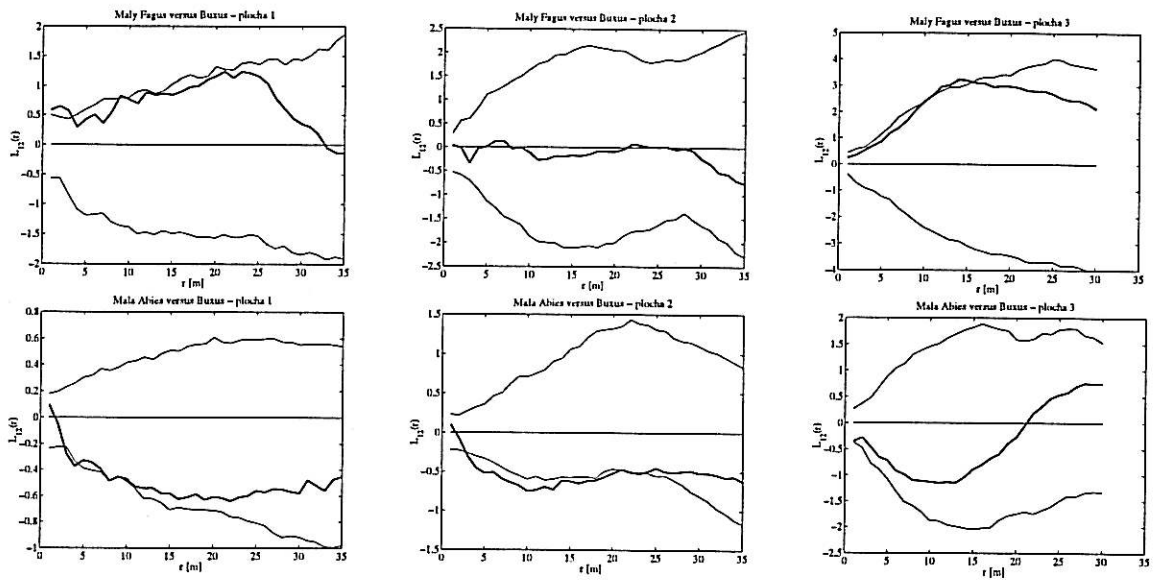
Obrázek 5.20: L_{12} -funkce: vnitrodruhové vztahy, živí versus mrtví jedinci.



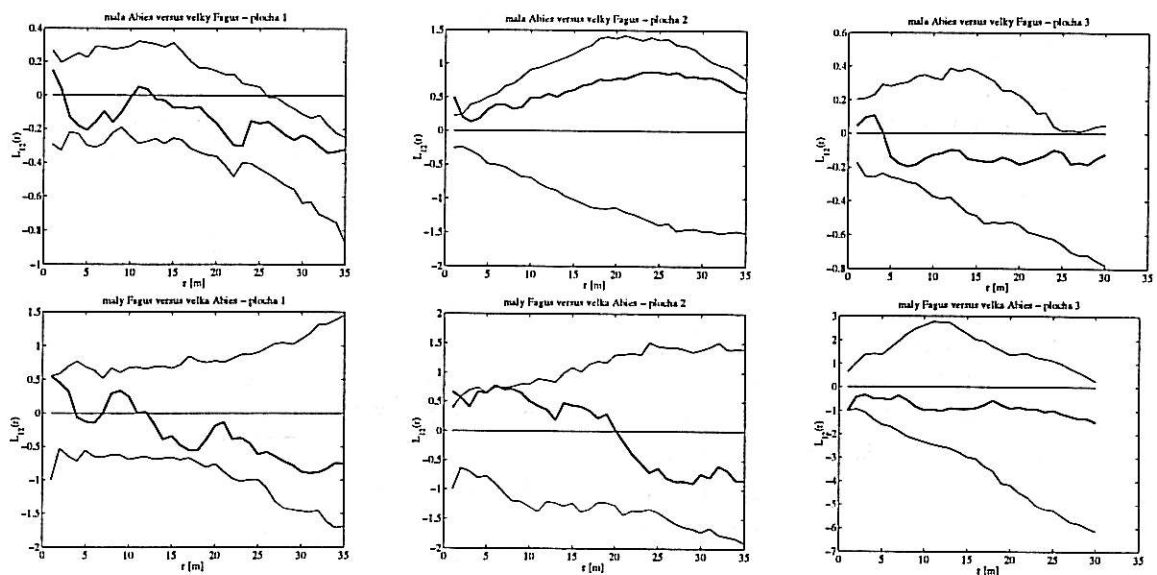
Obrázek 5.21: L_{12} -funkce: mezidruhové vztahy, jeden druh vůči dvěma zbývajícím.



Obrázek 5.22: L_{12} -funkce: mezidruhové vztahy, *Abies* versus *Fagus*.



Obrázek 5.23: L_{12} -funkce: mezidruhové vztahy, malí jedinci (DBH do 20 cm) jednotlivých druhů versus *Buxus sempervirens*.



Obrázek 5.24: L_{12} -funkce: mezidruhové vztahy podle velikostních tříd DBH (cm).

6 Diskuse

Přirozený lesní ekosystém je charakteristický výraznou horizontální i vertikální členitostí jeho dominantní složky, stromového patra. Horizontální struktura je určena prostorovým rozmístěním jedinců ve spojitém porostu. Rozlišujeme tři základní typy uspořádání: shlukovité, náhodné a pravidelné (Lepš, 1989). Vertikální struktura lesa je dána výškovým rozvrstvením korunového zápoje. V případě přirozeného porostu často dochází až k typické patrovitosti porostu. Vývoj lesního porostu, lze studovat na základě změn horizontální a vertikální struktury (Vacek a Lepš, 1996). Vzhledem k dlouhověkosti stromů a pomalým změnám často pouze odvozujeme dynamiku porostu nebo jeho historii ze stavu zachyceného během jednoho sledování.

Přirozený lesní porost je svou strukturou mozaika různě velkých stejnověkových stanovišť, které se postupně vyvíjejí a přecházejí ze současné fáze v jinou (Packham et al., 1992), neboli strukturální vlastnosti porostu se mění v prostoru a čase (Kubota a Hara, 1996). Proto je prostorové rozmístění jedinců důležitou populační charakteristikou (Vacek a Lepš, 1996). Prostorové rozmístění odráží i stupeň vývoje stromového porostu (Kenkel, 1988; Kenkel et al., 1997). Například shlukovité uspořádání ve fázi obnovy odráží převažující výskyt nárostu na světlinách vzniklých padlými stromy zápojového patra. Prostorová analýza nám na základě vypočtené velikosti shluku napoví jaká je průměrná velikost světliny. Takto získané výsledky lze použít i v praxi pro určení velikosti umělé lesní mýtiny, optimální pro přirozenou regeneraci lesa (Dahir a Lorimer, 1996).

Analýza prostorového rozmístění je také jednou z možností jak nepřímo studovat vliv stromové kompetice na vývoj lesního porostu (Szwagrzyk a Czerwczak, 1993; Lepš a Kindlmann, 1987). V mnoha případech také může odrážet vnitrodruhové a mezidruhové vztahy (Vacek a Lepš, 1996; Kenkel et al., 1997, a další). Důležitý vliv na populační dynamiku mají i faktory prostředí, které mohou ovlivňovat prostorovou strukturu, ale i vývoj a alometrické vztahy organismů (Satō a Iwasa, 1993; Vacek a Lepš, 1987; Šrůtek a Lepš, 1994). Základní procesy ale nemohou být jednoznačně určeny z jednoho pozorování (Lepš, 1990). Teprve až určité změny v čase poukazují na jisté procesy charakteristické pro studovanou lokalitu (srov. Kenkel et al. (1997)).

V mém případě mohu porovnávat některé své výsledky s prací J. Doležala, který používal podobné metody studia a analýzy dat. Doležal (1996, 1998) zpracoval výsledky ze dvou studijních ploch: z bukového a smrkového porostu na jihovýchodním svahu Velkého Gápeľa v Nízkých Tatrách (1996–1998) a z boreálního březo-smrkového porostu lokality Hyypiökivalo nedaleko finského Rovaniemi (1998). Ke srovnání jsou použity i poznatky jiných autorů získané z literatury.

Ačkolí výška lesního porostu je určena genetickými vlastnostmi růstu hlavních dřevin, jejich maximální hodnoty bývají silně ovlivněny podmínkami stanoviště: korunová výška se zvyšuje s hloubkou, vlhkostí a výživností půdy, snižuje se se sklonem a nadmořskou výškou (Peterken, 1996). Rozpětí výškového gradientu na studované ploše Ordesa představuje 85 m. Závislost alometrických vztahů jedinců na gradientu nadmořské výšky vyšla neprůkazně. Vzhledem k malému výškovému rozpětí studijní plochy neměly klimatické faktory úzce svázané s nadmořskou výškou (především vzdušná teplota, jež klesá o cca

0,6°C na každých 1000 výškových metrů) zřejmě výrazný vliv na alometrii dřevin. Naproti tomu Doležal (1998) – plocha v Nízkých Tatrách s výškovým rozdílem dolní a horní části 200 m – a (Šrůtek a Lepš, 1994) – plocha v severní Koreji s převýšením 130 m – uvádějí, že klimatické faktory alometrii porostu výrazně ovlivňovaly. Do studijní plochy také nebyla zahrnuta horní hranice lesa pro nepřístupnost skalnatého terénu v horní části údolí Ordesa. Obecně je známo, že lesní porosty na horní hranici lesa vykazují odlišnou strukturu a vývoj pro nepřízeň klimatických podmínek (Vacek a Lepš, 1987; Doležal, 1998). Studium horní hranice lesa v horském údolí Ordesa by jistě prozradilo zajímavé vztahy, odlišnou strukturu porostu a alometrii jedinců.

Výsledky půdních sond ukazují na odlišný vývoj půd v horní a dolní části plochy (viz Příloha). Tento vývoj se řídí poměrem eroze a akumulace, který se odráží do vlastností půdního profilu. Daleko nejvyvinutější mocnost půdního profilu a zvláště pak humusových horizontů ukazuje sonda číslo 3, která je umístěna na bázi plochy (1363 m n. m.). Celkově nejkyselější pH vypovídá o vysoké produkci organických kyselin díky intenzivnímu rozkladu organického opadu, kořenům (produkce kyseliny uhličitě) a dýchání mikroorganismů. S vysokým obsahem organické hmoty souvisí i příznivé vlhkostní podmínky. Nejvyšší procento obsažených živin (N, C, Ca, Mg, K) je dáno nejintenzivnějším rozkladem organického opadu a prvky vyplavenými z horní části svahu (každoroční jarní tání a srážky, které přinášejí organický materiál i prvky z horní části s prudším sklonem). Vlhkostně nejpříznivější se tedy jeví sonda 3. Její vývoj směřuje k vytváření hnědých půd. Pravděpodobně vlivem eroze je bržděn vývoj půdního profilu u sondy číslo 1 (1415 m n. m.) na vrcholu studované plochy. V důsledku mělkého půdního profilu je zásoba půdní vody nízká, s nízkým profilem souvisí nejnížší produkce organických kyselin. Velké procento exponovaného skeletu, vypovídá o erozi a vymývání; hodnota pH sondy číslo 1 je neutrální až mírně alkalické. Naměřené hodnoty u sondy 2 (1400 m n. m.) leží svým rozsahem mezi sondou 1 a 3 (Šály, 1978).

Dolní a horní část plochy se sice odlišuje množstvím půdní vlhkosti, ale tento rozdíl není tak velký, aby se například změnila druhová skladba dřevin. Pro svahy bohaté na srážky je charakteristický bukojedlový porost, naopak vlhkostně chudá místa jsou porostlá borovicí, která snáší sušší podmínky (protější jižní svahy v údolí Ordesa byly porostlé borovicemi).

Podíváme-li se na změny druhové skladby ve vztahu k nadmořské výšce a množství půdního skeletu, je zde jistý a očekávaný trend. Buk a jedle patří mezi stínomilné dřeviny (Svoboda, 1952), což jim umožňuje a regeneraci v zástinu starého porostu. Buk přibývá s narůstajícím skeletem, jehož množství s nadmořskou výškou přibývá. Borovice, jako světломilná dřevina, je na analyzované ploše zastoupena pouze starými jedinci, s přibývajícím nadmořskou výškou její zastoupení klesá. Na stanovišti se zřejmě uchytila v době, kdy byly příhodnější světlené podmínky. Pravděpodobně, vzhledem k pastevectví v minulosti, byl porost v dolní části plochy rozvolněný. Jeřáb, charakteristická průkopní dřevina pro bezlesé prostředí, byl na studované ploše řídko zastoupen a převažovali odumřelí jedinci. Zastoupení zimostřázu se stoupající nadmořskou výškou klesá. Ovšem i stinné dřeviny mají svoje slabiny. Příliš suchá nebo mokrá stanoviště, či živinami chudá, mělká, nebo skalnatá, dávají šanci konkurenčně slabším druhům. Na tomto analyzované ploše byl v několika jedincích zastoupen javor (na velice skalnatém podkladu).

O současném stavu vývoje studovaného lesa v Ordese nám vypovídají porostní charakteristiky, z nichž je patrné, že celkově není vývoj porostu výrazně limitovaný. Vliv nadmořské výšky nebrání vzniku zapojeného porostu (srov. Doležal (1998)), ve kterém lze sledovat jednotlivá stádia vývojového cyklu počínaje regenerací dorůstáním, fází optima a rozpadem lesa (Korpel, 1967; Korpel, 1989). Celkově menší podíl starých jedinců buku, jedle a borovice a převaha jedinců menších až středních velikostí svědčí o relativně mladém porostu na studovaném svahu a to převážně v jeho střední a nižší části. Vysoká hustota stromů (1958 jedinců/ha) a podíl odumřelých jedinců (368 jedinců/ha) a jejich shlukovité uspořádání ukazuje na vývojově mladý porost, ve kterém dochází ke změně velikostní, věkové i horizontální struktury vlivem samozředování. Zvýšená mortalita mezi mladými jedinci byla patrná především v nižší nadmořské výšce. Lesní porost v této části, snadněji dostupný pro méně strmý sklon, mohl být v minulosti silně ovlivněn pastvou. Obecně je známo, že vysoký výskyt zimozrázu je charakteristický pro porosty v minulosti ovlivněné pastvou (Mitchell a Cole, 1998). Na této lokalitě ustala pastva zhruba před 50–60 lety (Villar, osobní sdělení), ale do jakých konkrétních výšek a jak intenzivní byla, se mi nepodařilo zjistit. Zbytky starých jedinců buku a borovice a převaha mladé kohorty jedle by toho mohli být také důkazem. V tomto ohledu nám zamýšlená věková analýza stromů v budoucnu pomůže říci více o minulém vývoji porostu, zřejmě i o nedávné historii pastvy v údolí Ordese.

Ve většině přirozených porostů je druhová a věková skladba stromů i lokální mikrostanoviště heterogenního typu (Duncan, 1991). Patrovitost porostu je patrná z výskytu jak zápojových stromů tak i nové generace nárostu. V současné době se studovaný porost nachází ve stádiu pozdního rozpadu, s pokročilým nárostem nové generace a přežívajícími stromy z minulého vývojového cyklu. Podíváme-li se na dominantní druhy, má jedle i buk dominantní převahu živých jedinců ve třídě s DBH od 10–20 cm, což ukazuje na dobu trvání nárostu nové generace. U jedle je nejpočetnější velikostní třída s DBH do 10 cm, také však s největší mortalitou. Podobně i buk má největší počet uhynulých stromů v této velikostní třídě DBH. V obou případech dochází ke zvýšené mortalitě v nižší části svahu. V horní třetině plochy je největší zastoupení uhynulých jedinců u buku v kategorii DBH 10–20 cm. Studovaný porost svým vývojem dospěl do stadia snižování hustoty mladých stromů díky konkurenci, především o světlo. Obecně, konkurenční schopnost jedince se zvyšuje s jeho věkem a velikostí (srov. Kenkel (1988)). Jedle s DBH větším než 30 cm jsou na ploše zastoupeny velmi málo, v horní části plochy je nenajdeme vůbec, nebo pouze jako odumřelé. Naopak buk byl v kategoriích DBH větších než 30 cm zastoupen početněji a s minimální mortalitou. Toto druhové velikostní rozdělení odpovídá odlišné ekologii jedle a buku k lokálním stanovištním podmínkám. Jedle dominovala v mírnějších podmínkách dolní části svahu charakterizovaného menším sklonem, hlubším půdním horizontem a vyšší úživností, kde hlavním limitujícím faktorem růstu byla konkurence o světlo v hustém porostu. Buk získal převahu nad jedlí v opačných podmínkách, na strmém nestabilním svahu v horní části plochy. Ta byla značně ovlivněna blízkostí skalní stěny. Například zcela patrný byl výskyt buku v kamenitém žlabu pravděpodobně nejvíce ovlivněném kamením a sněhovými lavinami, zatímco mladý jedlový nálet porůstal postranní úbočí. Dospělé buky v této části lokality měly výrazně ohnuté kmeny ve výšce 2–3 m, což odpovídá zhruba výšce sněhové pokrývky (Payette et al., 1985). V horní části plochy dochází v zimě pravděpo-

dobně k hromadění sněhu padajícího ze skalní stěny. Následně na jaře voda tajícího sněhu vede k odnosu půdy. Mělký půdní profil výrazně přispívá k převaze buku, jež má hlubší kořenový systém než jedle (Oliver a Larson, 1990). Také pružnější kmen lépe odoláváající sněhovým lavinám je jedním z možných vysvětlení. Na základě analýzy stanovištních poměrů lze předpokládat, že převážně jedle v dolní a buk v horní části porostu nejsou výsledkem přirozené zonace, ale lokálního rozdílu v hloubce půdy a vlivu sněhu. Co se týče výškové zonace v údolí Ordesa, smíšený porost (*Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris*) pokrýval větší část od úpatí (cca 1200 m) do nadmořské výšky zhruba 1600 m n. m., kde začíná strmá skalní stěna, která končí po pár výškových metrech v subalpinském pásu s převahou *Pinus uncinata* (srov. Garcia-Gonzales a Cuartas (1996)). *Abies alba* vystupovala výše než buk, ve skalním pásu porůstala plochy s mírnějším sklonem.

Současné stadium vývoje je tvořeno vzájemně propojenými, velikostně odlišnými jedinci a skupinami s určitým prostorovým uspořádáním. Pouze DBH charakteristika buku je na velmi krátkých vzdálenostech rozmístěna víceméně pravidelně. Na celé lokalitě se projevuje tendence ke shlukovitosti – převažuje zastoupení mladých jedinců (srov. Oliver a Larson (1990), Doležal (1998)), které lze sledovat ve fázi pokročilého rozpadu a počátku dorůstání. Všeobecný trend dynamiky prostorového uspořádání nejenom lesního společenstva udávaný mnoha autory je změna od shlukovitého přes náhodné k pravidelnému rozmístění (Busing, 1998; Kenkel, 1988; Szwagrzyk a Czerwczak, 1993, a další). Shlukovitost rozmístění je dobře patrná z výsledků analýzy všech jedinců s DBH do 10 cm, u buku až do DBH 30 cm. Kenkel (1988) soudí, že vzdálenost určitého stromu k nejbližšímu sousednímu jedinci má velký vliv na růstový poměr, tedy na velikost a vývin stromu. Mortalita slabších jedinců v důsledku konkurence o základní zdroje (živiny, světlo a vodu) umožňuje větší prostor a využití zdrojů kompetentně silnějším jedincům. Rozmístění v čase se s vyšším počtem "kompetitorů" mění v náhodné až pravidelné. Jedle má v kategorii s DBH 10–30 cm rozmístění téměř náhodné, což by ukazovalo zmíněnou konkurenci a počátek vymírání. Postupné vymírání vede k rozmístění v optimálních vzdálenostech určených vlastnostmi lokality a vytváří pravidelné rozložení jedinců (stádium optima) (Kenkel, 1988). Náhodné rozmístění v kombinaci s heterogenním prostředím však nemusí vždy vést k pravidelnému rozdělení. V horní části plochy převládalo shlukovité rozmístění na velkých škálách cca 5–18 m mezi jedinci v kategorii DBH: 10–30 cm. Velká heterogenita stanoviště (skelet, faktory prostředí, možná i laviny) zřejmě nedovolují vytvoření pravidelného rozmístění.

Mortalita všech stromů může být rozdělena mezi úmrtnost mladých jedinců, vliv samozředování a úmrtnost jedinců korunového zápoje vlivem stárnutí. V počátku je mortalita v nové kohortě vysoká, pak začíná exponenciálně klesat spolu se zvyšujícím se věkem a velikostí kohorty. Narůstá opět po dosažení určitého vysokého věku a velikosti (Peterken, 1996). Výsledek velké shlukovitosti uhynulých jedinců je ovlivněn převážným úmrtím mladých stromů s DBH do 20 cm v hustších částech porostu. Kenkel et al. (1997) popisuje odchylku od náhodného vymírání ve věku 20–30 let u porostu *Pinus banksiana*, kterou považuje za hranici pro samozředování. V tomto vývojovém stadiu je podobně jako v případě Ordesy největší mortalita stromů zapříčiněna konkurencí mezi mladými jedinci (viz obr. 5.20, který ukazuje pozitivní vztah mezi živými a uhynulými jedinci). Úmrtí stárnutím je uspišeno vnějšími faktory a chorobami. Z vnějších faktorů to je především působení větru. Jedince staré, poškozené chorobami nebo intenzivně exponované

vyvrací (kořenující mělce) a nebo láme (silně kořenicí dřeviny). Tak vznikají nové volné plochy pro budoucí sukcesi, které posléze obsadí nová generace víceméně stejnověké skupiny (Packham et al., 1992; Svoboda, 1952). Sledování mortality populace nejméně deset a více let vede k odhalení některých charakteristických nepravidelností (Peterken, 1996).

Busing (1998) ukazuje, že se mladí jedinci buku vyskytují převážně v blízkosti rodičovských stromů. Vysvětluje to jako vegetativní způsob regenerace. Druh *Fagus sylvatica* je dominantní i na analyzované ploše a vykazuje určitou slukovitost v její spodní plochy. Domnívám se, že shlukovitost nemusí být vysvětlena pouze vegetativní regenerací. Velikost plodu (bukvice) určuje míru a vzdálenost přenosu od mateřského jedince. Náhodné rozdělení ve vyšších partiích plochy je nejspíše díky velkému sklonu a s tím souvisejícím splachem během deště a tání sněhu. Možný podíl na tomto rozmístění má konzumace druhem *Sus scrofa* (divočák). (Zástupce tohoto druhu byl na vlastní oči spatřen při této bohulibé činnosti v horní části plochy). Jedle ve všech částech plochy nevykazovala jiný než nezávislý vztah mezi mladými a velkými jedinci. Nezávislá distribuce mezi rozdílnými druhy dominovala na celé ploše, pozitivní vztah se projevoval pouze na krátké vzdálenosti. Malí jedinci buku projevovali spíše pozitivní vztah k zimostrázu, kdežto jedle naopak směřovala k negativnímu.

7 Závěr

Cílem této práce bylo charakterizovat změny v zastoupení druhů dřevin a jejich vzájemném uspořádání a změny alometrických vztahů dřevin podél gradientu nadmořské výšky. Tyto změny byly zkoumány zejména pomocí analýzy *K*-funkce, RDA analýzy a testu mnohonásobné regrese. Na základě prostorového rozmístění jedinců lze usuzovat na následující vnitrodruhové a mezidruhové vztahy.

1. Změna alometrických vztahů dřevin z této plochy není statisticky závislá na gradientu nadmořské výšky. Studovaný gradient je zřejmě příliš krátký, horní hranice lesa nebyla do analýzy dat zahrnuta.
2. Druhová skladba dřevin se na gradientu nadmořské výšky mění, nejedná se však o zonaci druhů, ale je to zapříčiněno heterogenitou prostředí. Buk je více rozšířen v horní části plochy, kde je velké množství skeletu. Borovice a zimostráz s přibývající nadmořskou výškou ustupují.
3. Vývojová fáze porostu je charakterizována velkým počtem mladých jedinců a přežívajícími starými stromy z minulého vývojového cyklu. Ovlivněna je také pastevec tvím v minulých letech.
4. Prostorová struktura se liší v dolní a horní části plochy, což je zřejmě dáno heterogenitou prostředí a vlivem pastvy. Rozmístění stromů podle tříd DBH přechází od shlukovitého, přes náhodné a má tendenci k pravidelnému rozmístění. Mezi stromovými druhy je víceméně nezávislý vztah. Mezi malými a velkými jedinci je nezávislý vztah, na některých plochách má u určitých skupin díky heterogenitě prostředí a má tendenci k pozitivnímu nebo negativnímu vztahu.
5. Půdní profil a naměřené charakteristiky sondy číslo 1 v horní části plochy jsou odlišné od sondy číslo 3 v dolní části plochy.

Literatura

- Bernadzki, E., L. Bolibok, B. Brzeziecki, J. Zajączkowski a H. Żybura. 1998. Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, northeastern Poland. *Journal of Vegetation Science* 9:229-238.
- Busing, R. T. 1998. Composition, structure and diversity of cove forest stands in the Great Smoky Mountains: a patch dynamics perspective. *Journal of Vegetation Science* 9:881-890.
- Clark, J. S., E. Macklin a L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forest. *Ecological Monographs* 68:213-235.
- Clark, P. J. a F. C. Evans. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35:23-30.
- Cressie, N. A. C. 1993. *Statistics for spatial data*. J. Wiley & Sons, New York.
- Dahir, S. E. a C. G. Lorimer. 1996. Variation in canopy gap formation among developmental stages of northern hardwood stands. *Canadian Journal of Forest Research* 26:1875-1892.
- David, F. N. a P. G. Moore. 1954. Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany* 18:47-53.
- Diggle, P. J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London.
- Doležal, J. 1998. Druhá a prostorová struktura temperátního a boreálního lesa. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Biologická fakulta. Magisterská práce.
- Donnegan, J. A. a A. J. Rebertus. 1999. Rates and mechanisms of subalpine forest succession along an environmental gradient. *Ecology* 80:1370-1348.
- Duncan, R. P. 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *Journal of Ecology* 79:1073-1084.
- Fröhlich, M. a H. D. Quednau. 1994. Statistical analysis of the distribution pattern of natural regeneration in forests. *Forest Ecology and Management* 73:45-57.
- Garcia-Gonzales, R. a P. Cuartas. 1996. Trophic utilization of a montane/subalpine forest by chamois (*Rupicapra pyrenaica*) in the Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 88:15-23.
- Getis, A. a J. Franklin. 1987. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. *Ecology* 68:473-477.
- Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's *K*-function: introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6:575-582.

- Hopkins, B. 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Annals of Botany* 18:213–227.
- Kenkel, N. C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69:1017–1024.
- Kenkel, N. C. 1993. Modeling Markovian dependencies in populations of *Aralia nudicaulis*. *Ecology* 74:1700–1706.
- Kenkel, N. C., M. L. Hendrie a I. E. Bella. 1997. A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. *Journal of Vegetation Science* 8:241–254.
- Konšel, J. 1931. Stručný nástin tvorby a pěstění lesů v biologickém pojetí. Matice lesnická, Písek.
- Korpeľ, Š. 1967. Dobročský prales, jeho štruktúra, vývoj a produkčné pomery. Čsl. ochrana prírody č. 5, SUPSOP, Bratislava 5:321–355.
- Korpeľ, Š. 1989. Pralesy Slovenska. Veda, Bratislava.
- Kubota, Y. a T. Hara. 1996. Recruitment processes and species coexistence in a sub-boreal forest in Northern Japan. *Annals of Botany* 78:741–748.
- Lepš, J. 1989. Metody studia populací. Pages 230–302 in D. Dykyjová, ed. *Metody studia ekosystémů*. Academia, Praha.
- Lepš, J. 1990. Can underlying mechanisms be deduced from observed patterns? Pages 1–11 in F. Krahulec, A. D. Q. Agnew, S. Agnew a J. H. Willems, eds. *Spatial processes in plant communities*. Academia, Praha.
- Lepš, J. a P. Kindlmann. 1987. Models of the development of spatial pattern of an even-aged plant population over time. *Ecological Modelling* 39:45–57.
- Lepš, J., K. Prach a J. Slavíková. 1985. Vegetation analysis along the elevation gradient in the Nízke Tatry Mountains (Central Slovakia). *Preslia*, Praha 57:299–312.
- Lloyd, M. 1967. Mean crowding. *Journal of Animal Ecology* 36:1–30.
- Lotwick, H. W. a B. W. Silverman. 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society B* 44:406–413.
- Martens, S. N., D. D. Breshears, C. W. Meyer a F. J. Barnes. 1997. Scales of above-ground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. *Journal of Vegetation Science* 8:655–664.
- Mitchell, F. J. G. a E. Cole. 1998. Reconstruction of long-term successional dynamics of temperate woodland in Białowieża forest, Poland. *Journal of Ecology* 86:1042–1059.
- Oliver, C. D. a B. C. Larson. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, New York.

- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander, Jr., R. K. Kobe a E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66:1–43.
- Packham, J. R., D. J. L. Harding, G. M. Hilton a R. A. Stuttard. 1992. *Functional ecology of woodlands and forests*. Chapman & Hall, London.
- Payette, S., L. Fillion, L. Gauthier a Y. Boutin. 1985. Secular climate changes in old-growth tree-line vegetation of northern Quebec. *Nature* 315:135–138.
- Penttinen, A., D. Stoyan a H. M. Henttonen. 1992. Marked point processes in forest statistics. *Forest Science* 38:806–824.
- Peterken, G. F. 1996. *Natural woodland*. Cambridge University Press.
- Philip, M. S. 1994. *Measuring trees and forest*. 2 edn, CAB International, Wallingford.
- Pielou, E. C. 1959. The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations. *Journal of Ecology* 47:607–613.
- Pielou, E. C. 1961. Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest neighbor relations. *Journal of Ecology* 49:255–269.
- Pielou, E. C. 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Ripley, B. D. 1976. The second-order analysis of stationary processes. *Journal of Applied Probability* 13:255–266.
- Ripley, B. D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society B* 39:172–192.
- Rydgren, K., G. Hestmark a R. H. Økland. 1998. Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 9:763–776.
- Satō, K. a Y. Iwasa. 1993. Modeling of wave regeneration in subalpine *Abies* forest: population dynamics with spatial structure. *Ecology* 74:1538–1550.
- Shugart, H. H. a D. C. West. 1977. Development of an Appalachian deciduous forest model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight. *Journal of Environmental Management* 5:161–179.
- Stoyan, D. 1984. On correlations of marked point processes. *Mathematische Nachrichten* 116:197–207.
- Stoyan, D. 1987. Statistical analysis of spatial point processes: A soft-core model and cross-correlations of marks. *Biometrical Journal* 29:971–980.
- Svoboda, P. 1952. *Nauka o lese*. Přírodovědecké nakladatelství, Praha.

- Szwagrzyk, J. a M. Czerwczak. 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 4:469–476.
- ter Braak, C. J. F. a P. Šmilauer. 1998. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows. Software for canonical community ordination (version 4). Centre for Biometry, Wageningen.
- Upton, G. a B. Fingleton. 1985. Spatial data analysis by example. Vol. 1. Point pattern and quantitative data. John Wiley, New York.
- Vacek, S. a J. Lepš. 1987. Changes in the horizontal structure in a spruce forest over a 9-year period of pollutant exposure in the Krkonoše mountains, Czechoslovakia. *Forest Ecology and Management* 22:291–295.
- Vacek, S. a J. Lepš. 1996. Spatial dynamics of forest decline: the role of neighbouring trees. *Journal of Vegetation Science* 7:789–798.
- Vinš, B. 1956. Studium struktury a vývoje porostů. Výzkumný ústav lesního hospodářství, Zbraslav–Strnady.
- Šály, R. 1978. Pôda základ lesnej produkcie. Bratislava.
- Šebík, L. a L. Polák. 1990. Nauka o produkci dřeva. Příroda, Bratislava.
- Šrůtek, M. a J. Lepš. 1994. Variation in structure of *Larix olgensis* stands along the altitudinal gradient on Paektu-san, Changbai-shan, North Korea. *Arctic and Alpine Research* 26:166–173.
- Wiegand, T., K. A. Moloney a S. J. Milton. 1998. Population dynamics, disturbance, and pattern evolution: identifying the fundamental scales of organization in a model ecosystem. *American Naturalist* 152:321–337.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. 2 edn, Prentice–Hall, New York.

A Příloha

A.1 Půdní poměry na horském severním svahu (Ordesa, Pyreneje, Španělsko)

Zkratky půdních horizontů

- L nerozložený opad (litr)
- F částečně rozložený opad, který lze identifikovat; podíl amorfni hmoty se pohybuje od 10 do 70% (fermentační vrstva)
- A_h vrchní humózní horizont
- A povrchový humusový horizont
- B metamorfovaný horizont (horizont zvětrávání)
- C_N substrátový horizont, na humus chudý, s podstatně nezvětralou horninou

Půdní sonda č. 1

Sonda byla umístěna na horní hranici plochy v nadmořské výšce 1415 m n. m.

Substrátem jsou renzinové svahoviny středně až silně skeletovité.

Průměrné pH: 7,5

Reakce pH je neutrální až mírně alkalická.

Průměrné množství skeletu: 21%

Prokořenění do 20 cm

Jednotlivé kořeny zasahují až k mateční hornině.

horizont	barva	mocnost v cm	skelet v %	průměrné pH
L		3		
F		0		
A _h	tmavě hnědý	3-18	22,9	6,7
B ₁	rezivohnědý	18-38	14,1	7,4
B ₂	světle žlutorezivý	38-54	13,2	7,8
C _N	rezivožlutý	54+	30,6	7,9

Půdní sonda č. 2

Sonda ve střední části plochy v nadmořské výšce 1400 m n. m.

Substrátem jsou renzinové svahoviny středně až silně skeletovité.

Průměrné pH: 6,7; průměrné množství skeletu: 25,16%

Půdní reakce byla slabě kyselá až slabě alkalická, s největší aciditou v humusovém horizontu. Jemné prokořenění do 20 cm

Jednotlivé kořeny zasahují do hloubky 40 cm

horizont	barva	mocnost v cm	skelet v %	průměrné pH
L		0-2		
F		2-3	31,2	5,8
A _h	hnědý	3-4	26,1	6,1
A ₂	tmavě hnědý	4-10	19,2	5,6
A ₃	hnědý	10-20	18,2	5,5
B ₁	světle hnědý	20-28	15,8	7,2
B ₂	žlutohnědý	28-30	19,2	7,7
B ₃	hněhožlutý	30-40	27,8	7,8
C _N	rezivožlutý	40 +	33,9	8,1

Půdní sonda č. 3

Sonda umístěna v dolní části plochy v nadmořské výšce 1363 m n. m.

Substrátem jsou renzinové svahoviny středně skeletovité.

Půdní reakce byla slabě kyselá až neutrální.

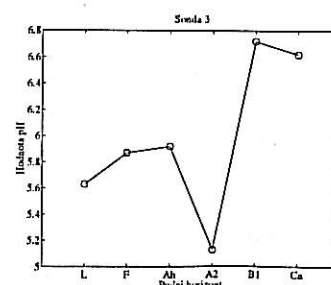
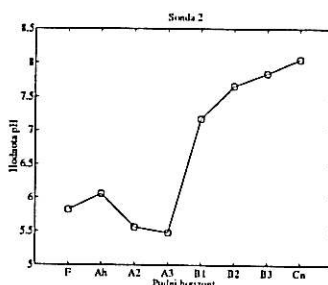
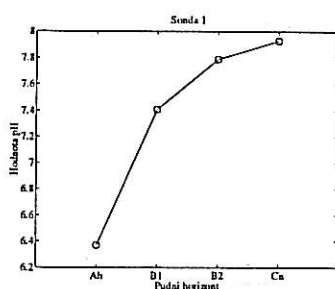
Průměrné pH: 5,98; průměrné množství skeletu: 12,67%

Intenzivní prokořenění do 37 cm

Jednotlivé kořeny jdou do hloubky 70 cm

B horizont narůstá, jeho vývoj směřuje ke vzniku hnědých půd.

horizont	barva	mocnost v cm	skelet v %	průměrné pH
L		0-3		5,6
F		3-6		5,9
A _h	tmavě hnědý	6-8		5,9
A ₂	hnědý	8-17	16,6	5,13
A ₁	světle hnědý	17-38	17,9	6,7
C _N	rezivožlutý	38+	5,9	6,6



Obrázek A.1: Změna pH v půdním profilu sond 1-3.

A.2 Chemický rozbor půdy

Množství extrahovatelného draslíku se pohybovalo od jednotek po stovky mg/g sušiny (draslík je vázán s výskytem organické hmoty, hořčíc a vápník s výskytem karbonátů).

vzorek	pH(KCl)	Ca [mg/g]	Mg [mg/g]	K [mg/g]	N [%]	C [%]	C/N
S1AH	6,4	5695,42	143,417	45,225	0,3439	5,2859	15,37
S1B1	6,8	2436,38	88,417	14,875	0,1086	1,3027	12,00
S1B2	7,0	1753,83	41,933	17,475	0,0625	0,6090	9,75
S1CN	7,5	5725,75	134,556	22,625	0,1158	2,4180	20,88
S2AH	5,7	8738,13	418,669	194,100	0,8763	16,2694	18,57
S2A2	5,4	6142,78	243,469	73,500	0,6438	11,6434	18,08
S2A3	4,7	3737,63	156,869	27,550	0,3302	5,3793	16,29
S2B1	6,6	3008,50	129,150	24,100	0,1234	1,7009	13,78
S2B2	7,1	3799,00	97,850	14,225	0,1155	1,4346	12,42
S2B3	7,3	4943,75	100,300	20,825	0,1151	1,5434	13,41
S2F	5,6	6166,13	309,992	206,225	1,0305	39,3398	38,18
S2CN	7,6	8157,25	133,567	21,950	0,0961	3,5356	36,80
S3AH	5,6	10444,63	710,200	418,575	1,6066	39,4476	24,55
S3B1	5,8	2281,92	126,138	9,863	0,1248	1,5288	12,25
S3CN	6,0	1470,50	123,225	11,275	0,0729	0,8804	12,07
S3L	5,4	10618,08	768,963	930,000	1,3481	46,5261	34,51
S3A1	4,7	5803,50	320,400	79,000	0,7975	12,5437	15,73
S3F	5,6	8572,00	595,625	342,600	1,6256	46,4199	28,56

Tabulka A.1: Chemický rozbor jednotlivých vrstev v sondách 1–3. Hmotnost jednotlivých prvků je přepočtená na gram sušiny.

Obsah oxidovatelného uhlíku se v půdních profilech pohyboval od desetin do desítek jednotek mg/g sušiny, s největším množstvím v sondě 3 na úpatí svahu. Vysoký výskyt uhlíku vypovídá o akumulacích procesech. Dusík se vyskytoval od desetin do jednotek mg/g sušiny podle převažujících procesů (stejně jako uhlík) eroze nebo akumulace.

A.3 Pohoří Pyreneje

Pyreneje (španělsky Pirineos, francousky Pyrénées) jako geografická jednotka tvoří přírodní hranici oddělující Iberský poloostrov od zbytku Evropy. Kromě několika málo míst, jako je oblast okupovaná semiautonomním knížectvím Andorra, probíhá španělsko-francouzská hranice podél hřebenů. Přibližně dvě třetiny hor leží na španělské straně. Pyreneje jsou dlouhé přibližně 435 km a pokrývají zhruba 55374 km². Maximální šířka horského systému je 129 km. Tvoří pravidelný řetězec, dělený na západní, střední a východní část. Západní část se táhne od Biskajského zálivu až k průsmyku Summort a směřuje do Cantabrijského pohoří severního Španělska. Vrcholy zde dosahují nejnižší nasmorské výšky (915–1220 m n. m.). Centrální Pyreneje se táhnou od Col de la Perche a zahrnují nejvyšší vrcholy celého horského systému, včetně Pico de Aneto (3404 m n. m.), Monte Perdido (3355 m n. m.) a Vignemale (3298 m n. m.). Vrcholky východních Pyrenejí se táhnou až k Mediteránu a dosahují nadmořské výšky 2135–2745 m n. m.

Pyreneje jsou starší než Alpy, vznikaly převážně během Paleozoické a Mesozoické éry. Východní část Pyrenejí je tvořena převážně z granitu a ruly, kdežto v západní polovině jsou nižší partie svahů tvořeny vápencem a vrcholy granitem.

Pyreneje tvoří klimatický přechod. Francouzské svahy jsou bohaté na četné srážky, zatímco španělské svahy jsou na déšť poměrně chudé. Vegetace je ale nejvíce rozvinutá v západní části, kde jsou nižší partie hor zalesněné. Na východě jsou hory téměř holé. Trvalá sněhová čára začíná průměrně kolem 1829 m. Malé ledovce se vyskytují v horních částech centrální sekce. Charakteristické pro francouzské Pyreneje (všeobecně jsou prudší než španělské) jsou jeskyně a vodopády.

Ekonomie východní části Pyrenejí je omezená na mediteránní typ zemědělství, v západní oblasti je rozvinut manufakturní průmysl, poháněný elektřinou z hydroelektráren vybudovaných na horských tocích. Jedinou průmyslovou činností je těžba železa, olova, zinku, manganu, uhlí a mramoru. V pyrenejské oblasti leží několik měst. Ve Španělsku jsou to Jaca a Ripoli a ve Francii slavné poutní místo Lourdes. Populace Pyrenejí je tvořena Andory, Catalny, Bérarny a Basqui. Celý komplex pohoří obsahuje mnoho termálních a studených minerálních pramenů, známé jsou například lázně Cauterets a Bagnères-de-Bigorre ve Francii.

(*Pyrenees, Encarta Online Encyclopedia 2000*, <http://encarta.msn.com>)

Národní park Ordesa–Monte Perdido je jedním z devíti španělských národních parků. Založen byl 16. srpna 1918, nejprve jako oblast údolí Ordesa, později byl rozšířen a dnes dosahuje velikosti 15908 ha.

A.4 Klimatické poměry centrálních Pyrenejí

Nadmořská výška: 600–3355 m n. m. (nejvyšší vrchol Monte Perdido). Nadmořská výška a topografie terénu významně ovlivňují lokální klima. Dva hlavní klimatické režimy jsou oceánský na severu a kontinentální na okraji mediteránní oblasti na jihu. Průměrná roční teplota je 5°C, průměrná zimní teplota v únoru je -1°C, průměrná letní teplota v červenci je 12°C. Množství srážek se pohybuje v rozsahu 900–2000 mm za rok. Průměrné roční srážky činí 1600 mm. Sezónní distribuce srážek je přibližně následující: zima 16%, jaro 30%, léto 22% a podzim 32%. Více informací lze najít na webové stránce http://www.wcmc.org.uk/protected_areas/data/wh/mtperdu.html.

A.5 Obrazová příloha

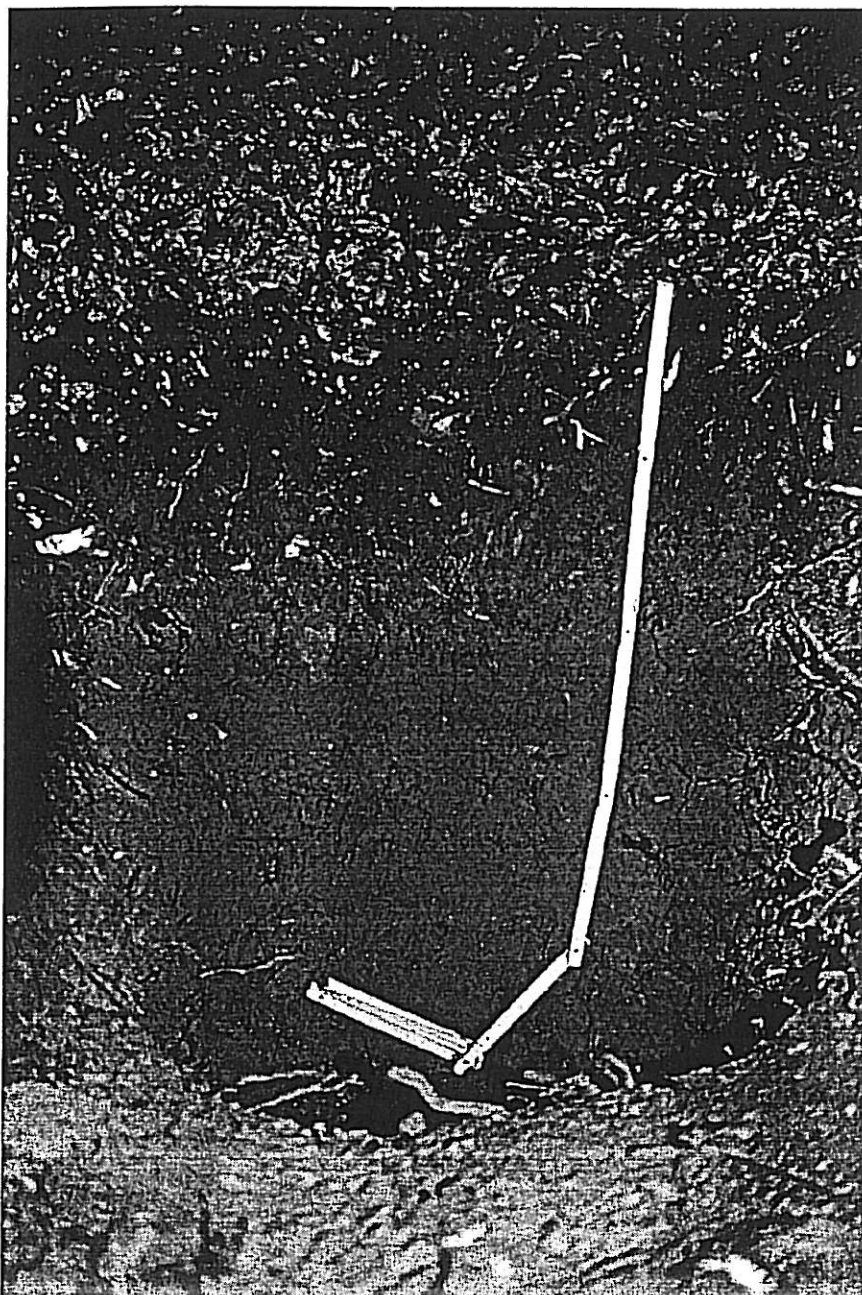
Text k následujícím obrázkům:

Obrázky 1 a 2 Porost v horní části studované plochy. Patrná je vrstevnatost porostu a velké množství skeletu.

Obrázek 3 Volná plocha vzniklá odumíráním jedinců korunového zápoje a vhodná pro uchycení náletu.

Obrázek 4 Podrost v dolní části plochy s malým sklonem a nízkou skeletovitostí.

Obrázek 5 Pohled na studovaný porost z protisvahu.



Obrázek A.2: Ukázka půdního profilu sondy číslo 3.

