

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Variabilita vegetace dubohabrových lesů na jemné škále
Small-scale vegetation variability of oak-hornbeam forests

MARTIN MACEK

Bakalářská práce

Praha 2009

Vedoucí práce: Mgr. MARTIN KOPECKÝ

8/2009
1113126

Každým kopcem, tiše.
Každým živým stromem. Každým listem.
Všemi svahy potůčkem.
 starými lesy, novými semenáčky
 chmýřím vysokých trav.

Gary Snyder: Na vlně (úryvek)

Obsah

Abstrakt.....	4
Abstract	4
1. Úvod.....	5
2. Literární přehled.....	7
2.2. Faktory určující prostorové uspořádání vegetace bylinného patra na jemné škále .7	
2.2.1. Abiotické faktory.....	8
2.2.1.a. Variabilita prostředí.....	8
2.2.1.b. Světlo jako limitující zdroj, možnosti měření	9
2.2.1.c. Vliv půdních vlastností.....	11
2.2.2. Biotické faktory	12
2.2.2.a. Rostlinné interakce	12
2.2.2.b. Interakce s živočichy	14
2.2.2.c. Antropogenní vlivy	15
3. Případová studie	17
3.1. Charakteristika území	17
3.1.1. Geologie, geomorfologie.....	17
3.1.2. Pedologie.....	17
3.1.3. Klimatické poměry.....	17
3.1.4. Fytogeografické charakteristika	17
3.1.5. Vegetace	18
3.1.6. Historie a současný vliv člověka na lesní vegetaci	18
3.2. Metodika	19
3.2.1. Výběr ploch	19
3.2.2. Sběr dat.....	20
3.2.3. Zpracování a vyhodnocení digitálního obrazu.....	21
3.2.4. Zpracování vegetačních dat.....	22
3.3. Výsledky	22
3.3.1. Vegetace pokusných ploch.....	22
3.3.2. Vliv světla na vegetaci	24
3.3.4. Prostorová autokorelace.....	25
3.4. Diskuze.....	27
4. Závěr.....	29
6. Literatura	30
7. Přílohy	35
7.1. Příloha 1: Nastavení parametrů programu GLA	35
7.2. Příloha 2: Hodnoty světelných podmínek a druhová bohatost snímků.	35

Abstrakt

Práce si klade za cíl prozkoumat a shrnout poznatky o procesech, které určují variabilitu lesní vegetace na jemné škále. Zvolené prostorové měřítko není obvyklé pro fytoecologické studie, práce proto musí ve zvýšené míře přihlídnout i k jevům významným jen na malé ploše. Na literární rešerši navazuje praktická část, ověřující a kvantifikující význam některých diskutovaných jevů v rešeršní části. Jde zejména o vliv světelných podmínek stanoviště na složení vegetace a vliv schopnosti šíření druhů na malé vzdálenosti. Pozorování a měření byla provedena na pěti lokalitách Českého krasu, základní zrno bylo 1 m, páry pozorování byly ve vzdálenostech 1 - 27 m. Studie prokázala, že dostupnost světelného záření je jedním z hlavních ekologických parametrů ovlivňujících vegetaci dubohabřin na jemné škále.

Klíčová slova: autokorelace, bylinné patro, druhová diverzita, hemisférická fotografie, jemná škála, mnohorozměrná analýza, prostorové pattern, světlo

Abstract

Aim of this study was to explore and summarize general knowledge on processes forming forest-floor vegetation fine-scale spatial variability. The fine-scale employed in this study is not common in phytosociology, thus it's inevitable to focus on phenomenon significant only for this scale of observation e.g. direct biological interactions between individuals and fine-scale environmental heterogeneity. Relate to bibliographic search we made a field study. With the basal grain of 1 m² we've examined the relative importance of light condition and plant-species diffusion ability on vegetation structure. The study took place in Oak-Hornbeam woodland of Český kras, situated in central Bohemia. Forty 1 m² relevés per 20×20 m plot were set down, species abundance and hemispherical photography were taken for each relevé. We proved significant effect of light condition on species diversity and spatial pattern.

Keywords: autocorrelation, fine-scale, spatial pattern, herb layer, hemispherical photography, light, multi-scale ordination, oak-hornbeam forests, species richness

1. Úvod

Posuzujeme-li variabilitu vegetace v prostoru a čase, musíme určit základní parametry škály na které zkoumání provádíme. Zásadní význam na výsledky a jejich interpretaci má zrno (*grain*), definované plochou jednotlivého vzorku a rozsah (*extend*) tj. maximální vzdálenost sledovaných ploch (Turner 1989, Palmer & White 1994). Intenzita, tedy celkové množství vzorků, má vliv především na dosaženou míru spolehlivosti statistických testů. Určitý vliv může mít i konkrétní tvar studované plochy a způsob rozmístění ploch v prostoru. Význam má i časové měřítko, zejména u dynamických systémů.

Volba měřítka by se měla provádět *ad hoc*, dle účelu studie. Pro fytoocenologii se nejčastěji používá plocha fytoocenologických snímků v lesním prostředí 100 až 400 m², pro nelesní společenstva zpravidla 4 až 25 m². (Chytrý & Otýpková 2006, Reed et al. 1993). Takové zrno je vhodné pro fytoocenologii, poskytuje ucelený obraz společenstva při přiměřené časové náročnosti snímkování. Větší plocha snímků by byla časově náročnější na zpracování, ač by informaci o složení společenstva výrazně neovlivnila, nebo by dokonce mohlo dojít k zahrnutí ekologicky odlišného stanoviště. Vegetační složení menších ploch bude více náhodné, což není pro fytoocenologii žádoucí.

Prostředí je proměnlivé na všech škálách pozorování, každý faktor má však specifickou variabilitu na různých škálách pozorování. Na jemné škále se na struktuře vegetace podílí zejména přímé biotické interakce – tj. kompetice o zdroje, které jsou variabilní v prostoru i na malých škálách a fyzické vlastnosti rostlin (velikost, růstová forma, způsob šíření). Podle některých autorů je vegetace na malé škále méně prediktabilní, protože se více projevují stochastické složky prostředí (Reed et al. 1993).

Pro určení ekologické valence druhu je vhodnější použít právě menšího měřítka, nebo alespoň data transformovat na variabilitu prostředí na malé škále (Palmer & Dixon 1990). Při větším zrnu bude pozorována širší valence druhu a nižší abundance v optimu druhu.

Zcela zásadní je volba měřítka pro indexy diverzity a jejich interpretaci. Zejména β -diverzita je velmi citlivá na volbu zrna, které rozhoduje o tom jakou část variability zanedbáme a jaké gradienty prostředí bude index reflektovat. Průběh křivky závislosti druhové diverzity na ploše je také ovlivněn velikostí ploch a jejich vzdálenostmi

a množstvím (Palmer & White 1994). Na jemné škále se výrazně projevuje vliv velikosti jedinců, ovlivňující počet jedinců na ploše. Mezi diverzitou různě velkých, vzájemně se překrývajících ploch existuje pozitivní korelace, jak vyplývá z Palmerových dat i z předpokladů Zobela (2000).

Záměrem této práce je zjistit, jaké hlavní faktory prostředí ovlivňují variabilitu vegetace na jemné škále a jakou měrou přispívají k heterogenitě vegetace. Základní nulové hypotézy, jsem formuloval takto: 1) Prostorové pattern vegetace definovaného biotopu je na jemné škále náhodné. Takto definovaná hypotéza je snadno testovatelná, její zamítnutí ale mnoho nových poznatků o vegetaci nepřináší. Zajímavější je proto následující hypotéza: 2) Variabilita vegetace je způsobena pouze faktory prostředí, vliv disperze se na jemné škále neprojevuje. Problém této formulace spočívá ve vzájemných vazbách mezi prostředím a vegetací, vlivy nelze jednoznačně rozlišit ani pokud bereme vliv dřevin pouze jako environmentální faktor. Pro testování by navíc bylo nutné zahrnout *veškerou* variabilitu prostředí, což není z pochopitelných příčin možné.

2. Literární přehled

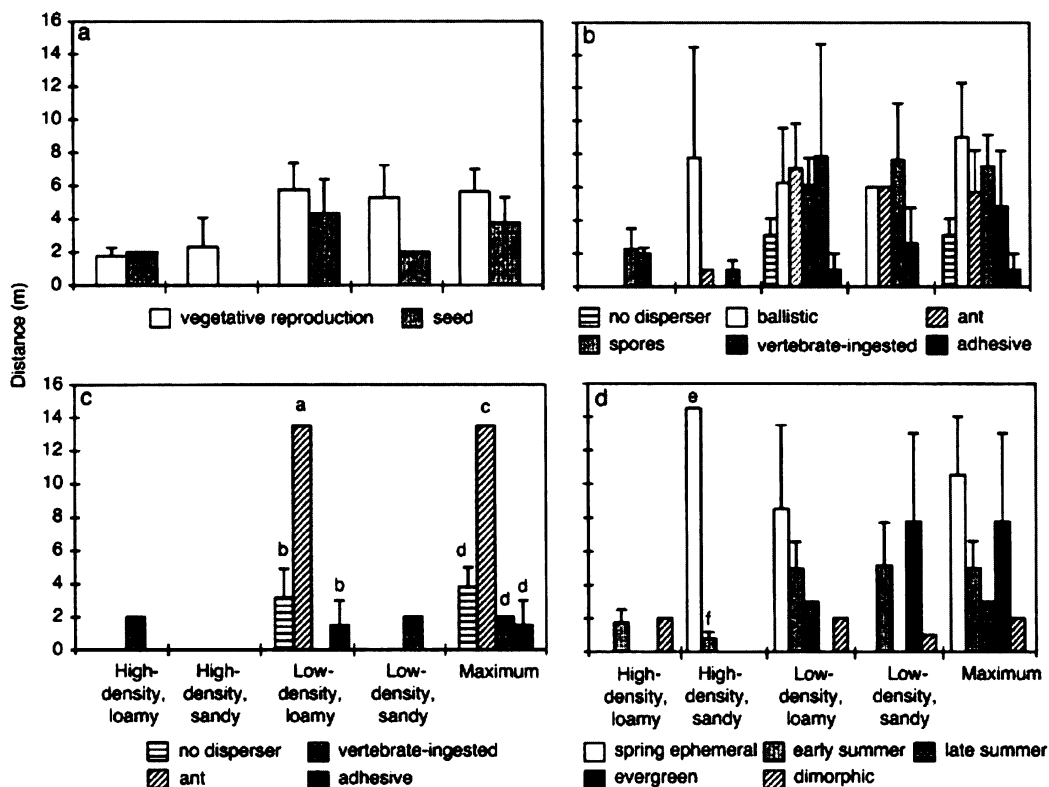
2.2. Faktory určující prostorové uspořádání vegetace bylinného patra na jemné škále

Na malých prostorových škálách se uplatňují dva protichůdné procesy při formování vegetačního pattern. Jednak jedinci rostlin fyzicky interagují s prostředím na prostorovém měřítku odpovídajícím velikosti jejich kořenového systému a nadzemní části. Lze tudíž teoreticky očekávat, že jejich rozmístění v prostoru bude silně korelováno s konkrétními vlastnostmi prostředí a množstvím zdrojů v daném místě. Naproti tomu se projevuje různá schopnost šíření druhů v prostoru (Zobel et al. 2000), důležitá zejména při kolonizaci po disturbanci (Fraterrigo et al. 2006). Ta, spolu s přímými konkurenčními vztahy mezi jedinci bezprostředně sousedícími, může v důsledku způsobovat, že rostliny budou chybět v místech, kde by potenciálně mohly růst. Při disperzi v prostoru se ale naopak mohou rostliny šířit i do míst, které pro ně nejsou optimální (*mass effect*) a korelace s prostředím tak bude menší, než očekávaná (Reed et al. 1993). Dostupnost zdrojů není navíc v čase stálá, což může také vést k odchylkám mezi pozorovanými a skutečnými nároky rostlin. Důsledkem těchto procesů je nenáhodné *pattern* vegetace, je však obtížné rozhodnout, jakou měrou k němu přispívají jednotlivé mechanismy. Protože autokorelace ovlivňuje výsledky studií závislosti vegetace a prostředí, je třeba s jejím vlivem počítat při interpretaci výsledků (Legendre & Legendre 1998).

Průkazný, ale poměrně slabý vliv dostupnosti světla a minerálního dusíku a mocnosti půdního profilu na jemné škále (5 - 20 m) zjistil např. Frelich v boreálních lesích S. Ameriky (Frelich et al. 2003). V prostředí borového lesa pak vymezil klastrovou analýzou tři skupiny druhů, podle typu preferovaného mikrohabitatu. Podle jiné studie (Reed et al. 1993) korelují z půdní vlastnosti se složením vegetace i na velmi malých škálách (od 0,0156 m²). To se týká koncentrace hliníku, železa, manganu, draslíku a půdního pH. Na větších plochách (4 m²) se průkazně projeví další půdní vlastnosti: koncentrace fosforu, síry, sodíku a také i vliv kompetice dřevin.

Prostorovou autokorelaci výskytu rostlin tedy může způsobovat autokorelace dostupnosti limitujících zdrojů, ale i způsob šíření v prostoru a historie lokality (Miller et al. 2002, Fraterrigo et al. 2005). Na relativně větší vzdálenosti jsou v prostoru autokorelovány guildy šířící se vegetativně a druhy fenologicky časnější.

Z hlediska šíření semeny je posloupnost následující: autochorní > myrmekochorní > endozoochorní > ektozoochorní (viz Obr. 1). Na malých škálách je tedy schopnost šíření druhů v prostoru opačná k schopnosti šíření na větší vzdálenosti (Jaquemyn et al. 2001, Miller et al. 2002). Rozdíly v prostorové autokorelaci, které Miller pozoroval mezi druhy jarního a letního aspektu byly nejspíš způsobené rozdíly v prostorové autokorelaci světla v průběhu roku.



Obr. 1. Autokorelace na stanovištích podle a) guildu a) reprodukčních; b) dle zp. šíření; c) zp. šíření jen u druhů primárně se rozmnožujících semeny; d) fenologických. Převzato z *Miller et al. 2002*.

2.2.1. Abiotické faktory

2.2.1.a. Variabilita prostředí

Role variability prostředí na jemné škále na vegetaci není dosud důsledně objasněna. Obecně se předpokládá, že heterogenní prostředí generuje více ekologických nik, což má pozitivní vliv na druhovou diverzitu stanoviště (Richard et al. 2000). Některé studie (Fraterrigo et al. 2005, 2006) se zabývaly srovnáním variability prostředí na jemné škále v nově vzniklých lesích a v lesích původních.

Výsledky obou studií si vzájemně částečně odporovaly v otázce vlivu předchozího land-use na variabilitu půdních vlastností, přesto prokázaly, že rostlinné společenstvo je schopné reagovat na změnu dostupnosti živin na jemné škále.

2.2.1.b. Světlo jako limitující zdroj, možnosti měření

Dostupnost světla je jedním z limitujících faktorů určujících složení vegetace bylinného patra lesní vegetace. Světlo jako jediný primární zdroj energie fotoautotrofních rostlin přímo ovlivňuje rychlost fotosyntézy rostlin a růstovou rychlost rostlin, nepřímo pak působí modifikací dalších vlastností stanoviště (vlhkost, teplota, půdní vlastnosti).

Množství světla procházejícího vegetací se mění v čase i v prostoru. Elektromagnetické záření vyzařované Sluncem dopadá na povrch atmosféry Země s poměrně stabilním energetickým obsahem $1368 \text{ J}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, toto množství se nazývá solární konstantou. Na povrch Země dopadá přibližně 43 % z celkového množství záření. Fotosynteticky aktivní radiace je ta část spektra, která je využitelná pro rostliny ve fotosyntéze, označuje se jako PAR. Jedná se o záření o vlnové délce 400 - 700 nm. Protože rozsah vlnových délek PAR se blíží rozsahu viditelného záření tj. „světla“ (360 až 760 nm), používám v této práci méně přesný termín „světlo“ pro PAR. Množství a kvalitativní složení dopadající energie na zemský povrch závisí na úhlu, pod kterým dopadá a na fyzikálních vlastnostech atmosféry. Proto se světelné podmínky proměňují v čase v závislosti na roční i denní době. K dalším změnám dochází při průchodu záření porostem. Listy absorbují zejména modrou část spektra, nejvíce záření prochází v zelené části spektra, které leží v minimu absorpce fotosyntetickými pigmenty (Procházka 2003).

Vliv světla na druhové složení vegetace zkoumal Härdtle (2003), který zjistil, že se liší v různých společenstvech. Největší vliv měla dostupnost světla v doubravách, naopak neprůkazná byla v bučinách. To je v souladu se zjištěním Ellenberga (1996), který postuloval dostupnost světla jako limitující faktor v dubohabrových lesích. Rozdíly vlivu světla v různých biotopech lze vysvětlit rozdílnou mírou kořenové kompetice dřevin (Coomes & Grubb 2000). Světlo bylo limitujícím faktorem zejména na živinami bohatých a vlhkých stanovištích. V porostech buku (*Fagus sylvatica*) je vegetace vystavena silné kořenové kompetici (Slavíková 1958), prostorové pattern vegetace tedy neodpovídá pouze dostupnosti světla.

Část záření dopadá na povrch lesního podrostu přímo mezerami v zápoji korun. Toto záření se označuje jako přímé. Záření rozptýlené v atmosféře, zejména oblačností, a záření odražené od povrchů listů je označováno jako záření difúzní. Přímé záření dopadá na povrch v podobě slunečních skvrn, jejich rozmístění, velikost a tvar se mění v průběhu dne v závislosti na poloze Slunce na obloze. Canham (1990) zjistil, že distribuce trvání světelných skvrn má odmocninové rozložení a průměrná doba trvání je u listnatých opadavých lesů zhruba 6,7 min, přičemž přímé záření v průběhu vegetační sezóny tvořilo 67 +/- 13 % PAR za vegetační sezónu. Tento poměr označuje jako *Gap light Index (GLI)*. Bohužel provedl jen 10 měření pro opadavé lesy, takže nelze tyto data považovat za reprezentativní. Nejsnazším způsobem, jak změřit tyto charakteristiky je využití hemisférické fotografie a následné analýzy digitalizovaného obrazu (Guevara-Escobar et al. 2005). Program GLA (Frazer et al. 1999) vypočítá z hemisférické fotografie množství přímého a difúzního záření, procentuální otevřenost stromového zápoje (*Canopy Openness*) a indexy listové plochy (LAI). Výhodou této metody je její nenáročnost na vybavení a poměrně vysoká efektivita. V ČR tuto metodu použila např. Makovcová (2008), podle jejích výsledků by bylo vhodné využít pro ekologické interpretace jen výsek z fotografie o poloměru přibližně 30°, orientovaný k jihu. LAI je negativně korelován s hodnotou stromového zápoje, protože však dochází k překryvům mezi listy, není tato závislost lineární. Vzhledem k náročnosti jeho přímého měření (což je navíc metoda destruktivní), je možné využít pro jeho odhad také hemisférickou fotografii (Craig et al. 2007). Úskalím této metody je možnost podhodnocení indexu kvůli již zmíněnému překrývání listů a také jejich různému úhlu k vodorovné ploše, který se mění podle fyziologického stavu rostliny či síly větru.



Obr. 2. Hemisférická fotografie korunového zápoje, plocha č. 8, 5.9.2008.

Messier (1998) na základě předchozích studií předpokládá, že pro vyjádření světelných podmínek v ekologických studiích je dostačujícím ukazatelem poměr množství záření dopadající na jednotku plochy v podrostu k množství dopadající na plochu nad podrostem při zcela zatažené obloze. To označuje jako %PAR. Pokud je stromový zápoj rovnoměrný, bez výrazných mezer po odumřelých stromech, nebo pro studie na větším měřítku, kde se hodnoty průměrují, se dá tento ukazatel spolehlivě využít. Na stejném principu funguje odhad indexu listové plochy (LAI) pomocí přístroje Licor LAI-2000. Tento index ovšem není lineárně závislý na %PAR a pro charakterizaci dostupnosti světla v podrostu se hodí méně (Macfarlane et al. 2007).

Další nepřímou metodou vyjádření světelných podmínek je nepřímý výpočet z projekcí korun a topografických dat. Tuto metodu zkoumal Takashima (2006). V porovnání s hemisférickou fotografií poskytuje sice signifikantně, ale poměrně slabě korelované výsledky při značné časové náročnosti měření a zpracování. Plocha kolmé projekce korun nebyla signifikantně korelována s *Canopy Openness*, při započítání výšky jednotlivých dřevin pro index zastínění sice vyšla průkazná korelace s *Canopy Openness*, avšak korelační koeficient byl jen 0,54. Tento způsob měření využil např. Martens (1999) pro modelování světelných podmínek na kontinuu stromového zápoje lesních až travinných společenstev.

2.2.1.c. Vliv půdních vlastností

Půda je složitý systém, interagující se všemi složkami prostředí. Při pedogenezi se uplatňuje vliv matečné horniny, topografie terénu, klima i biota. Jednotlivé vlivy jsou navíc vzájemně propojeny sítí interakcí, proto je třeba být velmi obezřetný při hledání kauzality. Na variabilitě na malém měřítku se příliš neuplatní změny horninového podloží a klimatu na půdu, naopak relativně větší význam má topografie terénu, skeletovitost půdy a biotické faktory, které výsledně ovlivňují fyzikálně-chemické vlastnosti půdy.

Dostupnost zdrojů v půdě není stálá v čase ani v prostoru (Farley & Fitter 1999). Změny v dostupnosti dusičnanů byly podle zmíněných autorů průkazné od vzdálenosti 20cm.

Vliv topografie terénu na vegetaci prokázal Reed (1993) na všech studovaných škálách (0,0156 až 256 m²). Topografie terénu ovlivňuje akumulaci organického

opadu a vlhkost půd, což se projeví i rozdílným chemickým složením půdy. S topografií úzce souvisí i hloubka půdního profilu. Frehlich (2003) ve své práci v borových lesích rozdělil druhy bylinného patra do tří skupin klastrovou analýzou. Skupina dominovaná *Aster macrophyllus* signifikantně preferovala hlubší půdy. Bryofyty a lišejníky se naopak konkurenci cévnatých rostlin mohou vyhnout kolonizací kamenů a kmenů, což zvláště v dubohabrových lesích jsou téměř jediné mikrohabitaty, kde se tyto nalézají s vyšší pokryvností.

Dřeviny jsou v lesním ekosystému dominantními činiteli, mohou výrazně ovlivnit toky látek a energie. Je tedy nesnadné oddělit vliv biotických a abiotických podmínek stanoviště. Kořenovým systémem, propojeným s vlákny mykorhizních hub, z půdy odebírají vodu a rozpuštěné minerální látky. Příjem prvků kořeny je selektivní a liší se u jednotlivých druhů dřevin. Nadzemní část rostlin ovlivňuje vzdušné proudění a světelné podmínky, čímž dochází k ovlivnění teploty a vlhkosti půdy. Při intercepci dešťových srážek korunou stromů dochází ke stékání vody po kmenech, což vede například k odvápnění půdy na bázi kmene (Falkengren-Grerup 1989, Matschonat & Falkengren-Grerup 2000). Tím vznikají kyselejší mikrohabitaty, kde se mohou uplatnit i subacidofilní druhy, jako například *Luzula luzuloides* či acidofilní *Deschampsia flexuosa* (Ellenberg 1996, Falkengren-Grerup 1989). Rozklad opadu a dřevní hmoty uzavírá koloběh živin na stanovišti. Nerovnoměrné kvalitativní a kvantitativní vlastnosti opadu, kořenů a padlých kmenů způsobuje další heterogenitu půdních vlastností.

2.2.2. Biotické faktory

2.2.2.a. Rostlinné interakce

Kromě výše zmíněného působení rostlin na půdu existují i další biotické faktory působící na variabilitu vegetace. Mezidruhové interakce se tradičně dělí na vztahy konkurenční, mutualistické, predační (vč. herbivorie a parazitace), amensalistické, komensalistické a neutrální. Zastoupení těchto vztahů výrazně formuje dynamiku společenstva. Nejčastějším vztahem mezi rostlinami je bezesporu konkurence, další vztahy přesto nejsou zanedbatelné.

V lesním prostředí rostliny konkurují zejména o světlo, živiny a vodu. Byliny jsou v kompetici o světlo oproti dřevinám znevýhodněné, mohou si jen pasivně vybírat příznivější místa v lesním porostu, nebo se konkurenci vyhnout fenologicky či fyziologickými adaptacemi zvýšit účinnost fotosyntézy při nízké ozáření. Dřeviny

jsou vystaveny konkurenci o světlo zejména v juvenilním období. Je známo, že dub letní (*Quercus robur*) snáší zastínění poměrně špatně a v zapojeném porostu pak nedochází k přirozenému zmlazení. Naopak buk lesní (*Fagus sylvatica*) je tolerantní k vysokému zastínění. To vede ke kompetitivnímu vyloučení dubu v místech kde není buk limitován jinými faktory, zejména vysýcháním půdy (Ellenberg 1996). Kompetice o živiny je významná na chudých silikátových substrátech, kompetice o vodu na vysýchavých stanovištích. Jak již bylo zmíněno, v porostech buku dochází k silné kořenové kompetici, což vede k tomu, že pozorované *pattern* vegetace bylinného patra neodráží světelné podmínky mikrohabitatu (Bruelheide & Udelhoven 2005). Přesto Reed (1993) ve své práci vliv konkurence jednotlivých dřevin na druhové složení neprokázal. To mohlo být způsobeno tím, že použil nepřímý index stromové konkurence, sčítající průměry kmenů v okruhu 8 metrů, který nemusí dostatečně vystihovat variabilitu míry konkurence v prostoru, zvláště kořenové kompetice.

Habr obecný (*Carpinus betulus*) snáší velmi dobře i vyšší zastínění, na rozdíl od dubu je však více náchylný k vodnímu stresu. Díky toleranci zastínění může habr odolat i konkurenci buku, pokud nedojde k konkurenčnímu vyloučení kořenovou kompeticí. Javor babyka (*Acer campestre*) a jeřáb břek (*Sorbus torminalis*) snášejí střední míru zastínění a dobře snášejí sucho, mají větší nároky na teplotní poměry stanoviště (Ellenberg 1996).

Bylinné patro dubohabrových lesů je poměrně bohaté, což je zřejmě dáno i menší silou kompetice dřevin.

Z parazitických a hemiparazitických druhů rostlin se v dubohabrových lesích vyskytují černýš hajní (*Melampyrum nemorosum*) a hlístník hnízdák (*Neottia nidus-avis*), na vlhčích místech pak i podbílek šupinatý (*Lathraea squamaria*), v korunách dubů může růst ochmet evropský (*Loranthus europeus*). Holoparazitické rostliny nemají funkční fotosyntetický aparát, jejich abundance v prostoru tudíž není přímo závislá na světle.

V místech s vyšší produktivitou prostředí narůstá kompetice o prostor. To vede na jemné škále k pozorovanému zploštění či dokonce unimoditě závislosti druhové bohatosti na světle (Oksanen 1996). Na větších škálách se tento jev nemusí projevovat.

2.2.2.b. Interakce s živočichy

Disturbance mají zásadní vliv na dynamiku společenstva, střední míra disturbancí umožňuje koexistenci druhů konkurenčně slabších se silnějšími kompetitory (Rejmánek et al. 2004). Disturbanci mohou působit vnější abiotické faktory (vichřice vyvracející stromy, námraza lámající větve, povodně, zásah bleskem a v našich podmínkách méně časté požáry) nebo může být disturbance způsobena predací (herbivorie) či dalšími projevy živočichů a v neposlední řadě také člověkem. Herbivorie větších obratlovců je málo selektivní a ovlivnění vegetace může být značné. Pastva lesních obratlovců znevýhodňuje rostliny bez účinných adaptací proti herbivorům, jako je otrnění či nepoživatelnost. Vzhledem k preferenci dřevin a jejich omezené schopnosti regenerace způsobuje pastva potlačení zmlazení dřevin. Při střední míře intenzity pastvy lze očekávat nejvyšší prostorovou variabilitu vegetace (Ollf et al. 1999).

Prase divoké (*Sus scrofa*) působí časté disturbance rytím, což vede k redukcí bylinného patra. (Singer 1984). Vzniklé disturbanční plošky pak mohou kolonizovat druhy, které se jinak v konkurenci ostatních lesních druhů neuplatní.

Menší fytofágové, zvláště hmyz, si potravu vybírají selektivně a nedojde-li k výraznému přemnožení, odpovídá jejich působení spíše stresu a na vzniku prostorové variability vegetace se spíše nepodílí.

Mutualistické vztahy se uplatňují mezi rostlinami a mykorrhizními houbami, mezi rostlinami a jejich opylovači a při zochorním šíření diaspor. Přítomnost mykorrhizní houby může výrazně snížit mortalitu a zvýšit růstovou rychlost rostlin. Mykorrhiza také snižuje kompetici tím, že propojuje rostliny sítí hyf, může tak docházet k situacím, kdy jsou semenáčky zásobovány živinami i organickými látkami. Mykorrhiza také může ovlivnit variabilitu na jemné škále tím, že podstatně rozšíří rádius, ze kterého rostlina čerpá živiny. (Gryndler et al. 2004).

Způsob šíření semen je klíčový z hlediska schopnosti druhu kolonizovat prostředí. Druhy, které se šíří myrmekochorně mají výhodu při šíření na malé vzdálenosti. Úspěšnější strategií byla jen autochorie. Naopak druhy, které jsou šířeny obratlovcem (endo i ektozochorně) jsou úspěšnější při kolonizaci krajiny, zatímco při kolonizaci prostředí na malé vzdálenosti dosahují mnohem nižší vzdálenosti autokorelace. (Miller et al. 2002). Konkrétní vzdálenosti, které Miller v práci uvádí mohou odrážet i variabilitu podmínek prostředí a bylo by je vhodné tohoto vlivu zbavit.

Vzhledem k existenci *trade-off* mezi schopností šířit se generativně na velké a na malé vzdálenosti je pro rostliny s adaptacemi na dálkové šíření výhodné doplnit strategii o vegetativní šíření. Rostliny s vegetativním šířením obecně lépe kolonizují mozaiku mikrohabitatů.

2.2.2.c. Antropogenní vlivy

Lidské zásahy v krajině jsou jevem, který je neoddiskutovatelný, změny půdních vlastností a druhové skladby přetrvávají velmi dlouho, mohou být rozpoznány i po tisíciletích (Dupouey et al. 2002, Dambrine et al. 2007, Flinn et al. 2007). Člověk na vegetaci působí především disturbancemi různé intenzity, ale i šířením druhů, ať již úmyslně či nikoliv a ovlivněním koloběhů látek a energie na globální i lokální úrovni.

Dubohabrové lesy se na našem území vyskytují v planárním až suprakolinním stupni. Jejich rozšíření odpovídá osídlení krajiny od neolitu, které až na výjimky trvá dodnes (Löv & Míchal 2001). Většina rozlohy, kde tvoří dubohabřiny potenciální přirozenou vegetaci je přeměněna na zemědělskou půdu a sekundární, zpravidla jehličnaté, lesy. Fragmenty lesů s druhovým složením blízkým přirozenému stavu byly vystaveny v minulosti různě intenzivnímu hospodaření. Časté bylo tzv. výmladkové hospodářství, kdy byly stromy káceny s periodicitou řádově 10 - 25 let. Dřeviny regenerovaly z pařezů, vznikaly tak typické polykormony. Tento typ hospodaření zvýhodňoval především habr, který snadno regeneruje. Porosty byly prosvětlenější, což umožnilo i generativní zmlazení dubu. Ten pak v lese tvořil tzv. výstavky, tedy stromy, které vyrostly přímo ze semene a které se ponechávaly dorůst vyššího věku do pokácení. Tyto lesy pak poskytovaly mozaiku stinných a světlých míst, kde se na jemné škále střídaly druhy sciofilní a heliofilní. Člověk lesy také ovlivňoval lesní pastvou a hrabáním steliva. Lesní pastva omezovala zmlazení dřevin, což dále přispívalo k většímu prosvětlení porostu. Pokud byla pastva intenzivní a dlouhodobá, vytvořily se rozvolněné, parkovité formace pastvin, s převahou trnitých křovin. Ty už neposkytovaly vhodné prostředí pro lesní druhy rostlin (Ellenberg 1996). Hrabáním steliva docházelo k ochuzení půdy o živiny, což na živinami chudých substrátech mohlo mít nepříznivý vliv na druhovou diverzitu. Vliv na variabilitu vegetace, není zcela zřejmý. Na bazických substrátech nemusel být vliv výrazný.

Mnohé studie se zabývaly vztahem druhové diverzity a stářím nově vzniklých lesů, vysazených člověkem v porovnání s lesy kontinuálními (Jacquemin et al. 2001,

Hermy & Verheyen 2007). Druhová bohatost podle těchto studií roste se stářím a velikostí lesa, a klesá s jeho izolovaností, což odpovídá předpokladům teorie ostrovní biogeografie (McArthur & Wilson 1967). V průběhu sukcese nově vzniklých lesů se mění poměry mezi druhy s dobrou a špatnou schopností šíření na větší vzdálenosti. Druhy šířící se semeny na větší vzdálenosti se zpravidla hůře šíří na malé vzdálenosti, pokud svou strategii nekombinují s vegetativním šířením (Miller et al. 2002). Je proto možné se domnívat, že zmíněný mechanismus povede k změnám v prostorové variabilitě v průběhu sekundární sukcese. Alternativní vysvětlení počítá se změnou fyzických podmínek prostředí v průběhu sukcese, což může být vliv výraznější, jak vyplývá z práce Fraterrigo (2005).

Vliv historického hospodaření na variabilitu prostředí není dostatečně prozkoumán, Fraterrigo (2005) prokázala, že způsob předchozího hospodaření v lesích ovlivňuje variabilitu živin na různých škálách. V lesích, kde docházelo k těžbě dřevní hmoty byly hodnoty koncentrace dusíku a uhlíku v půdě uniformější než v lesích neovlivněných těžbou. Naopak lesy na bývalých pastvinách se vyznačovaly vyšší variabilitou dostupného fosforu na jemné škále. Prostorová variabilita vegetace byla vyšší v lese bez antropogenních disturbancí, po odečtení vlivu dostupnosti zdrojů již nebyl rozdíl průkazný. To naznačuje, že rozdíly ve variabilitě vegetace na jemné škále mezi původními lesy a lesy dříve obhospodařovanými plynou především z různé prostorové variability dostupnosti zdrojů. V hospodářských lesích je stromové patro zpravidla stejnověké a monokulturní. To vede k homogenizaci lesního prostředí, která spolu s omezenou schopností kolonizace lesních druhů přispívá k nízké variabilitě a diverzitě vegetace antropogenně ovlivněných lesů na jemné i střední škále (Vellend et al. 2007).

3. Případová studie

3.1. Charakteristika území

Pro bakalářskou bylo vybráno území jihozápadního okraje CHKO Český kras. Nadmořská výška se v této oblasti pohybuje v rozmezí 350 až 499 m (vrch Bacín), a jedná se o nejvýše položenou část Českého krasu. Krajinný pokryv je tvořen mozaikou přírodě blízkých lesů a zemědělské půdy, zkoumané plochy náležely ke katastrálním územím Liteň, Všeradice, Vinařice a Měňany.

3.1.1. Geologie, geomorfologie

Lokalita se nachází v Hercynském systému, provincii Česká vysočina, brdské oblasti, celku Hořovické pahorkatiny, podcelku Karlštejnské vrchoviny. Horninové podloží tvoří vápence silurského a devonského stáří.

3.1.2. Pedologie

Půdy v této oblasti tvoří rendziny, jejichž vývoj je podmíněn podkladem karbonátových hornin – vápenců. Jedná se o mělké kamenité půdy, pod humusovým horizontem se většinou nalézá hrubě rozpadlá hornina. Půdní reakce je neutrální až slabě zásaditá. Obsah živin je zpravidla příznivý, avšak tyto silně skeletovité půdy trpí zvýšenou vysýchavostí (Tomášek, 2007).

Horizont nadložního humusu tvoří forma mull, podmínky na stanovišti jsou příznivé pro rychlou mineralizaci humusu, který se výrazněji neakumuluje.

3.1.3. Klimatické poměry

Jihozápadní část Českého krasu charakterizuje mírně teplé klima a spadá do klimatické oblasti MT11, vyznačující se dle Quitta průměrnými ročními hodnotami 140 - 160 dnů s prům. teplotou $> 10^{\circ}\text{C}$, 110 až 130 mrazovými dny, srážkový úhrn ve vegetačním období činí 350 - 400 mm, v zimním období 200 - 250 mm, sněhová pokrývka trvá 50 - 60 dní. Převládající směr větrů je západní. (Ložek in Mackovič, 2005)

3.1.4. Fytogeografické charakteristika

Studované území leží ve fytogeografickém obvodu České termofytikum, fytogeografický okres Český kras (Skalický in Hejný 1997).

3.1.5. Vegetace

Podle mapy potenciální přirozené vegetace (Neuhäuslová et al. 1997, 2001) dominují území černýšové dubohabřiny (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*). Dominantou stromového patra jsou *Quercus petraea*, *Quercus robur* a *Carpinus betulus*. Na jižně exponovaných svazích se vyskytoval i *Sorbus torminalis* a *Acer campestre*. Na severně orientovaných svazích se v porostu vyskytoval *Fagus sylvatica*. Keřové patro bylo zpravidla chudé, tvořené těmito druhy: *Cornus mas*, *Cornus sanguinea*, *Crataegus spp.* Bylinné patro je poměrně bohaté, z typických zástupců uvádím nejčastější byliny: *Hepatica nobilis*, *Galium odoratum*, *Galium aparine*, *Lathyrus vernus*, *Poa nemoralis*, *Poa angustifolia*, *Viola reichenbachiana* a *V. riviniana*, *Bromus benekenii*, *Fragaria vesca*, *Pyrethrum corymbosum*, *Carex montana*. Na teplejších, jižně orientovaných svazích se přidávají i teplomilnější druhy, např. *Melittis melissophyllum*. Zajímavá je i přítomnost (sub)acidofytů jako např. *Luzula luzuloides*, *Maianthemum bifolium* či *Hieracium laevigatum*, která je nejspíš vázána na lokálně odvápněné půdy. V bylinném patře se vyskytují i semenáčky všech přítomných dřevin.



Obr. 2. Dubohabřina, plocha č. 8, 5.9.2008. Polykormon habru v levé části snímku dokládá předchozí pařezinové hospodaření.

3.1.6. Historie a současný vliv člověka na lesní vegetaci

Člověk se v této oblasti vyskytuje trvale již od neolitu. Vrch Bacín, v jehož blízkosti se nalézají zkoumané plochy, je významnou archeologickou lokalitou, dokumentující dlouhodobou přítomnost člověka. Všechny zkoumané plochy ležely

v kontinuálních lesích, zaznamenaných v druhém vojenském mapování z roku 1846 (www.oldmaps.geolab.cz). Lesy jsou ovlivněné hospodařením, patrné jsou polykormony habru, dubu a výjimečně i buku, vzniklé pařezním. Od tohoto způsobu hospodaření se v minulém století upustilo. Dřevinná skladba je blízká potenciální vegetaci, dřívější hospodaření nejspíše zvýhodnilo habr, kterému vyhovuje kratší doba obmýtí při pařezení a dub, který v prosvětleném porostu zmlazoval z tzv. výstavků, tedy stromů ponechaných dorůst většího stáří jako vhodné stavební dříví. Na pokusných plochách nebyla patrná větší disturbance v uplynulých desetiletích. Lesy jsou trvale fragmentované, což může mít vliv na druhovou diverzitu jednotlivých lesů. Část území je dotčena těžbou vápence (velkolom Čertovy schody, lom Homolák), která způsobuje zvýšenou prašnost prostředí. (Ložek in Mackovič, 2005)

3.2. Metodika

3.2.1. Výběr ploch

Data jsem sbíral na pěti lokalitách, v plochách čtvercového tvaru o straně 20×20 m. Plochy byly vybrány stratifikovaně náhodně v programu ArcGIS 9.2. Z vrstvy podrobného vegetačního mapování jihozápadní části Českého krasu byly vybrány plochy s polopřirozenou lesní vegetací. Ty byly překryty sítí 20ha hexagonů. Ze středů hexagonů byly vybrány ty, pro které byla svažítost terénu nejvýše 10° a terén v jejich okolí byl relativně plochý (podle *Vector Ruggedness Measure*, Sappington et al. 2007). Program vygeneroval 20 ploch, vzhledem k časové náročnosti jsem zpracoval jen plochy uvedené v tabulce (Tab. 1).

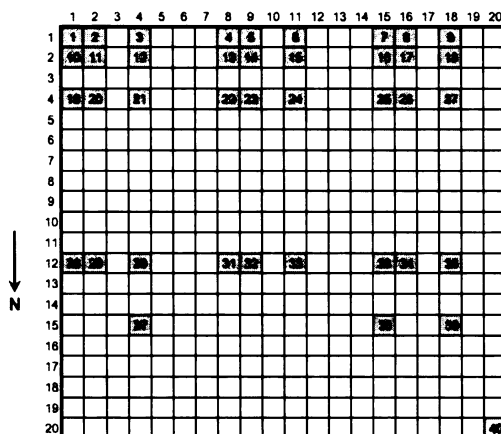
Tab. 1: Souřadnice zkoumaných ploch

číslo plochy	zeměpisná délka [°E]	zeměpisná šířka [°N]	orientace svahu	místní název
1	14.099710	49.881570	J	Vysoká skála
8	14.126029	49.896372	J	Mramor
10	14.123854	49.898268	S	Mramor
15	14.095308	49.901862	JV	Homolák
19	14.093872	49.916160	JZ	Měňanský průhon

Plochy jsem v terénu zaměřil zařízením GPS Garmin, pro vyšší přesnost jsem provedl průměrování pozice. Plochu jsem poté označil modrým pruhem ve výšce 1.5 m strom, který tvořil jihovýchodní roh čtverce. Strany plochy byly orientovány podle světových stran.

3.2.2. Sběr dat

Uvnitř plochy jsem zapsal fytoecnologické snímky čtvercového tvaru o ploše 1 m². Pro dosažení vyšší efektivity sběru dat jsem využil rozmístění snímků na ploše podle *Cyclic Sampling Design (CSD)*, který byl navržen tak, aby při co nejnižším počtu pozorování postihl proměnlivost prostředí v čase a prostoru (Clinger 1976, Fraterrigo et al 2005). K získání shodného intervalu spolehlivosti variability vegetace (tedy shodného nebo vyššího počtu párů pozorování ve vzdálenostní třídě s nejnižší frekvencí pozorování) s použitím *CSD* údajně postačí 40 % snímků vůči náhodnému rozmístění (Burrows et al. 2002). Pro účely této studie jsem zvolil 40 snímků (*relevé*) na plochu, což by mělo být dostačující pro zjištění variability vegetace na takto velké ploše (Obr. 3). Z porovnání histogramů vzdáleností dvojic pozorování pro náhodně vygenerované plochy a plochy podle *CSD* je patrné, že *CSD* poskytuje zhruba dvakrát více pozorování pro nejnižší vzdálenosti (Obr. 4).

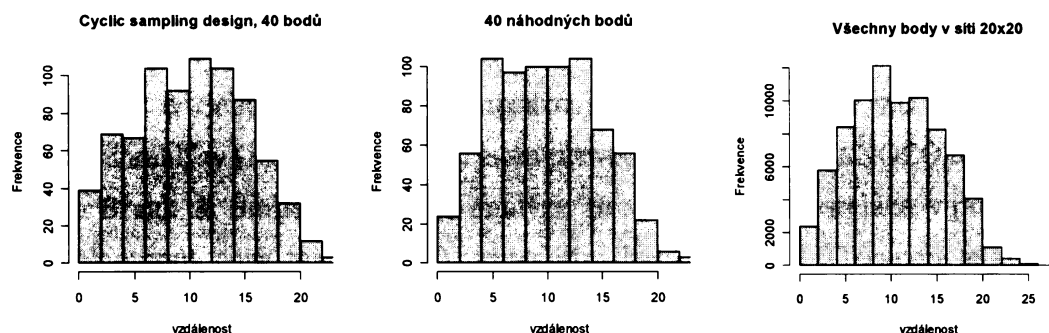


Obr. 3: Rozmístění fytoecnologických snímků na ploše podle *Cyclic Sampling Design*.

Pro každý rostlinný druh přítomný ve snímku jsem zaznamenal hodnotu frekvence výskytu v polích sítě, rozčleňující snímek na 25 stejných čtverečků o straně 0,2 m. Rozhodující bylo místo kořenění rostliny, ramety modulárních rostlin byly považovány za individua. Zaznamenáno bylo pouze bylinné patro včetně semenáčků dřevin.

Dále jsem stanovil mocnost vrstvy nadložního humusu v pěti bodech každého snímku – uprostřed a v rozích. Pro nízkou variabilitu této proměnné prostředí jsem ji však nezahrnul do dalších analýz.

Determinace druhů a nomenklatura odpovídá Klíči ke květeně ČR (Kubát et al. 2004).



Obr. 4. Rozdělení vzdálenostních tříd pro dvojice snímků umístěných v pravoúhlé síti 20×20 metrů.

Ve středu každého fytoecologického snímku jsem pořídil hemisférickou fotografii korunového zápoje. Fotografie byly pořízeny digitálním fotoaparátem Canon EOS 350D s objektivem Sigma 8 mm. Při focení jsem fotoaparát umístil vodorovně na stativu ve výšce 1 m, spodní strana fotografie byla orientovaná k severu. Aby byla obloha rovnoměrně projasněna, byly snímky pořízeny v době, kdy bylo Slunce nízko nad horizontem. Expozici jsem nastavil manuálně, pro všech 40 snímků na ploše shodně. Časový interval pro pořízení všech fotografií na jedné ploše byl maximálně 20 minut. Fotografie jsem pořídil pro plochy 1, 8, 10 a 15.

3.2.3. Zpracování a vyhodnocení digitálního obrazu

Před analýzou jsem fotografie upravil v programu Adobe Photoshop 7.0 CE. Velikost obrazu jsem upravil na čtverec o rozměrech 3072×3072 pixelů, jemuž byla vepsána kružnice okraje projekce hemisférické fotografie. S použitím funkce „práh“ jsem barevné fotografie převedl na bitovou grafiku. Úroveň prahu pro rozdělení na černé a bílé body byla shodná pro všechny snímky z jedné plochy, hodnota jsem stanovil na základě posouzení minima histogramu a následné vizuální kontroly obrazu. Soubory jsem uložil ve formátu .jpg s minimální kompresí. Takto upravené fotografie jsem analyzoval programem Gap Ligh Analyzer 2.0 (Frazer et al. 1999). Parametry nastavení uvádím v příloze č. 1. Pro další analýzy byly použity hodnoty „% *Cnpy open*“ (otevřenost stromového zápoje, *Canopy Openness*), „*LAI4*“ (index listové plochy v úhlu 45°), „*LAI5*“ (index listové plochy v úhlu 60°), „% *Trans Direct*“ (množství přímé radiace), „% *Trans Diffuse*“ (množství difúzního záření) a „% *Trans*

Total“ (celková radiace). Hodnoty označené % udávají relativní množství záření, procházející vegetací k bylinnému patru. Hodnoty uvádím v příloze č. 2.

3.2.4. Zpracování vegetačních dat

Data jsem do databázového formátu zapsal v programu TURBOWEG 2.07 (Hennekens & Schaminée 2001) a upravoval v programu Juice 7.0 (Tichý 2002). Ordinační analýzy (RDA, PCA, DCA) jsem provedl v programu CANOCO for Windows 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002), analýzu prostorové autokorelace v programu R (R development core team 2008), s využitím balíku *vegan* (Oksanen et al 2009). Autokorelaci světla v prostoru jsem testoval Mantelovým testem s 1000 permutacemi. K vyjádření a testování autokorelace vegetačního složení jsem použil metodu *multi-scale ordination* (MSO, Wagner 2004). Tato metoda srovnává autokorelaci vegetačního složení vyjádřenou pomocí nepřímé ordinace (v mém případě PCA) a autokorelaci vegetačního složení po odfiltrování vlivu prostředí (tj. světla) pomocí přímé ordinace (v mém případě RDA). Frekvenci výskytu druhů ve snímku jsem převedl na procentuální zastoupení, pro analýzy jsem data odmocninově transformoval.

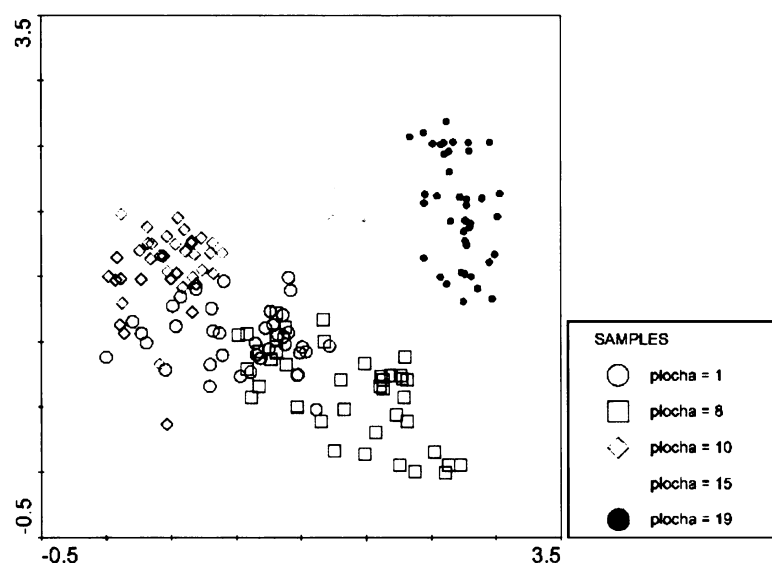
Protože je druhová bohatost na jemné škále ovlivněna velikostí lokálního species-poolu (Zobel 2000) a vliv světla na vegetaci nemusí být stejný na odlišných stanovištích (Coomes 2000), bylo třeba posuzovat plochy jednotlivě. Pro detailnější analýzy jsem vybral plochu č. 1.

3.3. Výsledky

3.3.1. Vegetace pokusných ploch

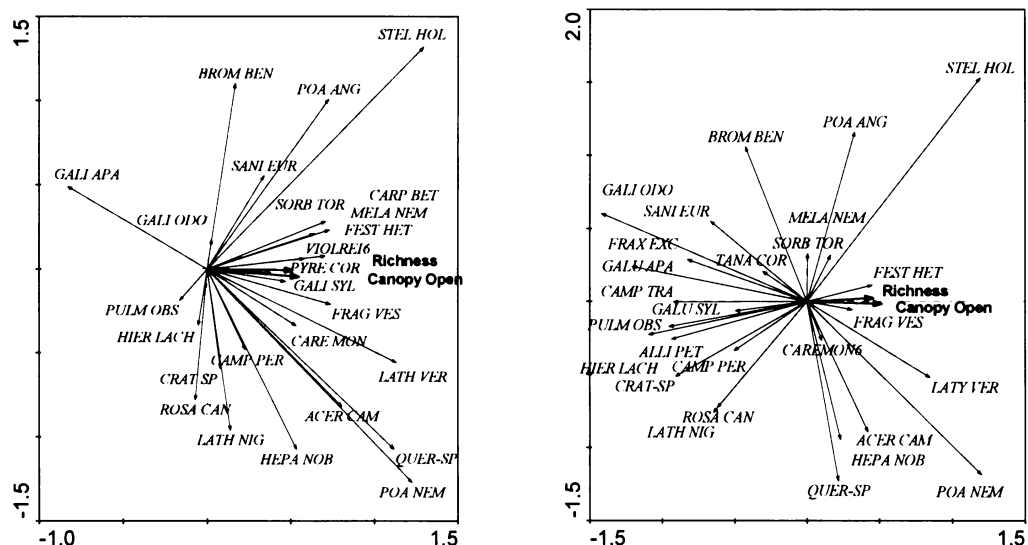
Celkem jsem zaznamenal 84 druhů cévnatých rostlin, nejméně 31 na ploše č. 1 a nejvíce 47 na ploše č. 8. Na relevé (1 m²) připadalo průměrně 9,7 druhu, minimální počet druhů byl 3, maximální 21.

Vegetační rozdíly mezi plochami jsou dobře patrné při použití DCA analýzy (Obr. 5). Nejpodobnější si byly plochy 1 a 8, které se sice nalézaly v prostorově izolovaných lesích, oba snímky však měly jižní expozici. Variabilita vegetace na stanovišti je sice menší, než variabilita mezi stanovišti, přesto je dobře patrná.



Obr. 5. DCA analýza všech fytoecologických snímků. Rozdělení do ploch je znázorněno symboly. Vytvořeno programem CANOCO.

Pro další analýzy jsem použil plochu 1. Provedl jsem nepřímou lineární gradientovou analýzu (PCA), protože délka gradientu na 1. DCA ose byla menší než 3 (Obr. 6). První PCA osa postihovala 35,7 % variability, druhá 20,3 % a třetí 8,5 %. Data byla pro druhý graf standardizována přes snímky, aby se odstranil vliv stoupající celkové abundance rostlin, rostoucí zejména s množstvím dopadajícího záření. Odlišné ekologické nároky rostlin se projevily i na malém měřítku. První osa je silně korelovaná s hodnotou *Canopy Openness* (korelační koeficient 0.93). Druhá osa je korelována se světelným požitkem a odhadovanými faktory pomocí ellenbergových indikačních hodnot mnohem méně (korelační koeficient 0.55, Ellenberg. indikační hodnoty nejsou v grafu zobrazeny). Pro tuto osu však mohou být významné jiné vlivy, např. disturbance, či hloubka půdy. Acidofilní druhy zaujaly v tomto zobrazení velmi blízké postavení. Vztahy rostlin k faktorům prostředí mohou být zkráceny zejména časnějšími druhy, které většinu vývojového cyklu prodělají za odlišných světelných podmínek na stanovišti.

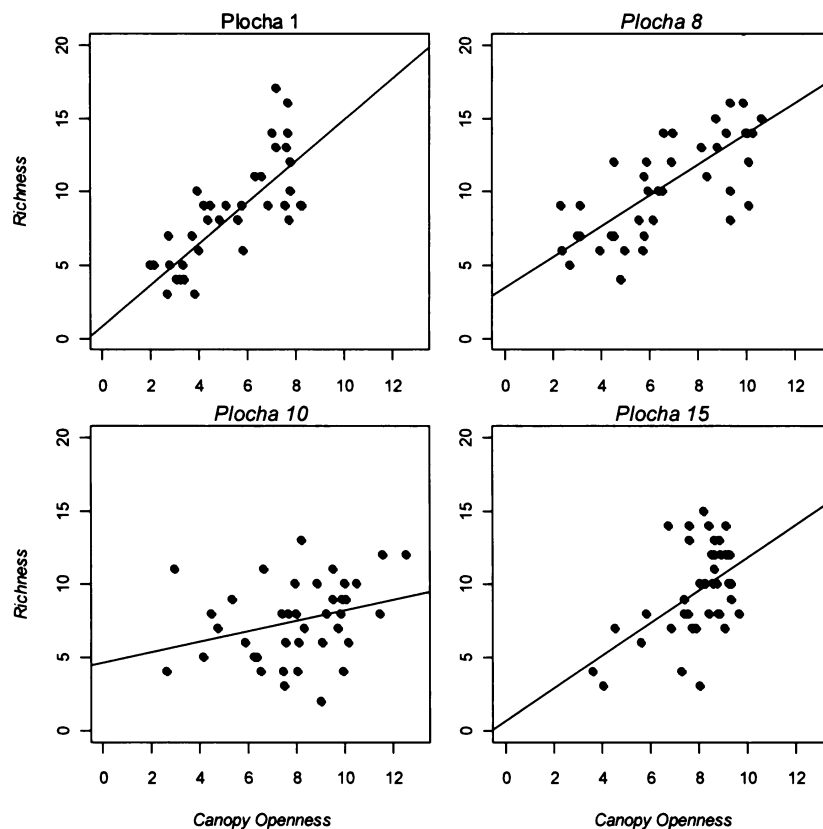


Obr. 6. PCA, Plocha 1. Modré šipky značí druhy, červené šipky pasivně promítnuté vektory *Canopy Openness* a druhovou diverzitu. Levý graf bez standardizace, pravý standardizován přes snímky.

3.3.2. Vliv světla na vegetaci

Vliv různých ukazatelů světelných podmínek stanoviště jsem testoval pomocí RDA analýzy programem CANOCO. Do analýzy byly zahrnuty hodnoty získané analýzou hemisférické fotografie programem Gap Light Analyzer (*Canopy Openness*, *Diffuse Light*, *Direct Light*, *Total Light*, *LAI 4*, *LAI 5*). Byla provedena automatická *forward-selection*, signifikance byla testována Monte-Carlo permutačním testem při 999 náhodných pokusech. Celková vysvětlená variabilita pro plochu č. 1 byla 44%. Nejvyšší procento variability (31 %, $p < 0,001$) vysvětlila proměnná *Canopy Openness*. Další část variability vysvětlilo difúzní záření (4 %, $p = 0,026$) a LAI5 (4 %, $p = 0,01$). Také u plochy 8 vysvětlila nejvíce variability proměnná *Canopy Openness* (19 %, $p < 0,001$). Pro další analýzy vlivu světla na vegetaci jsem proto používal ukazatele *Canopy Openness*, tedy podíl nezastíněné oblohy korunami stromů vyjádřený v procentech.

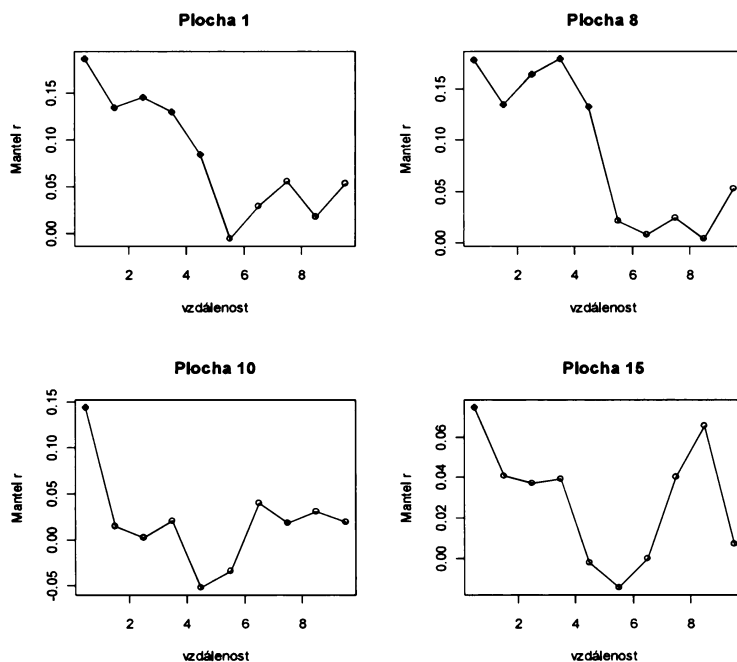
Vliv světla na druhovou diverzitu na ploše 1 m² byl prokazatelně pozitivní ($p < 0,001$) na třech ze čtyř zkoumaných ploch (Obr. 7). Pro plochu č. 10 byla korelace slabší, p -hodnota byla 0,061. To může být způsobeno odlišnou vegetací s účastí buku, který může potlačovat růst bylin kořenovou kompeticí. Tato plocha navíc vykazuje prokazatelně nejmenší průměrnou druhovou diverzitu na jemné škále.



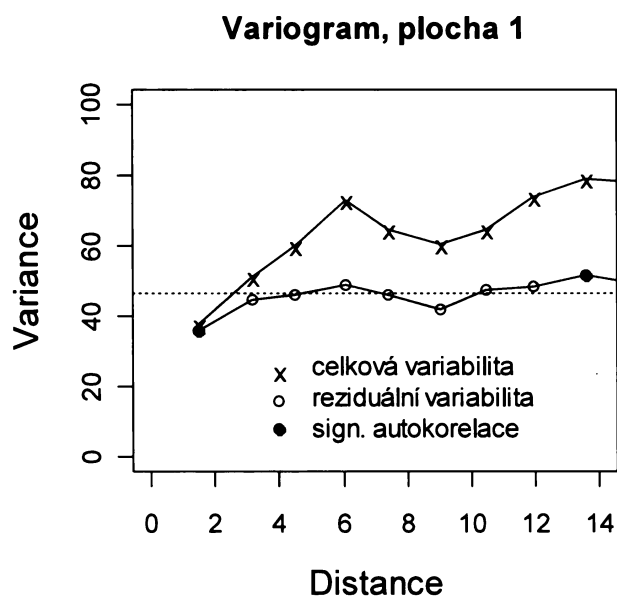
Obr. 7. Závislost druhové diverzity na CO . Červeně jsou vyznačeny regresní přímky. Korelační koeficienty pro plochy 1, 8, 10, 15 jsou postupně: 0.776 ($p < 0.001$); 0.723 ($p < 0.001$); 0.299 ($p = 0.061$); 0.514 ($p < 0,001$).

3.3.4. Prostorová autokorelace

Prostorová autokorelace světelných podmínek byla průkazná (0,463, $p = 0,001$). Průkazná prostorová závislost pro světlo je do 5 metrů u ploch 1 a 8, 1 metr pro plochy 10 a 15 (Obr. 8). Autokorelaci vegetace jsem testoval z PCA a po odfiltrování vlivu světlo pomocí RDA pro plochu 1 (Obr. 9). Složení vegetace je na jemné škále průkazně korelováno do 5 metrů, po odečtení vlivu světla jen do 1.5 metru.



Obr. 8. Korelogramy prostorové autokorelace pro CO podle jednotlivých ploch. Na ose x je vynesena vzdálenost (vzdálnostní třídy po 1 m), na ose y je vynesena hodnota statistiky Mantel r. Černě značené body jsou signifikantně autokorelované ($p < 0,05$).



Obr. 9. Variogram, plocha 1. Zrno nastavené na 1,5 m. Červenou čarou je vyznačena celková variance, modře reziduální po odečtení vlivu světla. Plné kruhy značí průkaznou autokorelaci ($p < 0,05$). Přerušovaná linie vyznačuje sill.

3.4. Diskuze

Podle předpokladů se ukázalo, že dostupnost světla je jedním z hlavních ekologických gradientů prostředí dubohabrových lesů na jemné škále, ovlivňující druhové složení a diverzitu bylinného patra. To odpovídá zjištěním Ellenberga (1996). Nárůst počtu druhů s hodnotou *Canopy Openness* byl průkazný pro tři ze čtyř ploch. Hodnoty *Canopy Openness* se pohybovaly v rozmezí 2 až 14 %, extrapolace pro vyšší otevřenost stanoviště by byla minimálně problematická. Pravděpodobně by se projevil efekt vyšší konkurence heliofilních druhů a efekt počtu jedinců na plochu, který je zvláště významný pro takto malé zrno pozorování (Palmer & White 1994). Na severně orientovaném svahu závislost vegetace na světle nebyla příliš silná, zda se jednalo o vliv silnější kořenové kompetice buku, či změny jiných faktorů prostředí nelze z této studie vyvodit, ač se právě pro vegetaci bučin předpokládá jako limitující právě silnější kořenová kompetice buku (Slavíková 1958, Coomes 2000). Autokorelace světelných podmínek se mezi stanovišti lišila, což bylo způsobeno různou strukturou stromového patra. Prostorová autokorelace po odfiltrování vlivu světla byla průkazná jen na vzdálenost do 1,5 m namísto původních 5m, zdá se tedy, že šíření v prostoru není na studovaných plochách faktorem, který by výrazně ovlivňoval vegetační pattern na jemné škále. Vzhledem k tomu, že studované území bylo tvořeno kontinuálními lesy a plochy byly vybrány v místech, kde v posledních desetiletí neproběhla žádná větší disturbance, není tento výsledek tolik překvapivý. Druhy totiž měly dostatek času pro disperzi a jejich současné pattern tak odráží dostupnost zdrojů v prostředí. Optimální by bylo znát i další parametry prostředí, zejména půdní pH, dostupnost živin a vlhkost. Pak by bylo možné lépe stanovit jak relativní význam proměnných prostředí pro vegetaci, tak autokorelaci způsobenou šířením rostlin. Z ordinačních diagramů vyplývá, že druhy jsou schopné na jemné škále reagovat i na další parametry prostředí, například na mikrohabitaty v nižším půdním pH, ovšem bez znalosti o jeho reálné distribuci nelze tuto predikci přímo testovat. Úskalím této práce je roční proměnlivost světelných podmínek a proměny vegetace s ní související. Data o vegetaci a světle byla sbírána v pozdním létě. Prostorová distribuce fenologicky časnějších druhů může odrážet pattern světelných podmínek na jaře. Jarní geofyty sice nebyly zahrnuty, protože jejich nadzemní části nebyly na ploše identifikované, ale řada hemikryptofytů a terofytů přetrvala do pozdního léta a byla zahrnuta do relevé. Pro analýzy by tedy bylo vhodnější tyto druhy vypustit, rozhodnutí které druhy konkrétně vypustit by bylo nutně arbitrární.

Druhou možností by bylo pořízení hemisférických fotografií a zjištění abundance jarních druhů na začátku vegetační sezóny.

Součástí práce bylo testování parametrů světelných podmínek získaných analýzou hemisférických fotografií programem GLA. Nejvyšší procento variability vysvětlil index *Canopy Openness*. To je v rozporu s apriorním předpokladem, že relativně důležitější by pro vegetaci měl být index *Trans Total*, který počítá celkové množství světla, dopadající na jednotku plochy za vegetační sezónu, na základě sluneční dráhy a poměru přímého a difúzního záření. Práce některých autorů totiž ukazují, že lesní rostliny jsou schopny využít energii přímého záření během krátkých časových úseků (Chazdon 1986). Podle této práce účinnost fotosyntézy maximální pro kratší expozici přímému záření. Je tedy pravděpodobné, že pro lesní rostliny je důležitější množství difúzního záření, na které jsou lépe adaptované. Například také podle Makovcové (2008) vysvětluje nejvíce variability hodnota difúzního záření z výřezu fotografie orientovaného k jihu.

4. Závěr

Z výsledků literární rešerše i případové studie vyplývá, že struktura vegetace není na jemné škále náhodná. Podařilo se potvrdit zásadní roli světla jako jednoho z hlavních ekologických faktorů. Vliv způsobu disperze má podle literatury vliv na míru a vzdálenost autokorelace, pro testování této hypotézy je však nutné počítat s rušivým vlivem míry variability prostředí, která se mění s časem. Moje výsledky naznačují, že po odfiltrování vlivu dostupnosti světla je míra autokorelace vegetačního složení minimální. Míru dostupnosti světla na stanovišti určují především dřeviny. Ty také způsobují další heterogenitu prostředí kořenovou kompeticí, nepřímo pak i stokem srážek po kmeni a opadem organické hmoty. Působení těchto faktorů interaguje s topografií terénu a půdními vlastnostmi. Vliv chemicko-fyzikálních vlastností půd je poměrně dobře zdokumentován v dostupné literatuře. Mnohem hůře kvantifikovatelný a tudíž i hůře zdokumentovaný je vliv dalších biotických interakcí na variabilitu vegetace. Ani v této práci jim nebyla věnována patřičná pozornost právě z těchto důvodů. Hypotézu, že prostorové uspořádání vegetace na jemné škále je náhodné, se podařilo vyvrátit. Dostupnost světla vysvětlovala až 44 % variability (plocha 1). Zbývající variabilita může být způsobena jak proměnnými prostředí, tak i omezenou schopností disperze rostlin a náhodnými procesy. Pro kvantifikaci významu dalších faktorů by bylo třeba doplnit výzkum analýzami půdních vlastností. Vliv disperze na jemné škále je omezený, na zkoumaných plochách byl méně významný, než vliv dostupnosti světla.

Výsledky této práce, zabývající se variabilitou vegetace dubohabřin na jemné škále, nejsou s ohledem na možné interakce s různými biotickými i abiotickými podmínkami snadno generalizovatelné pro jiné biotopy. Pro takovou generalizaci by bylo nutné rozšířit množství pokusných ploch o dané vegetační typy, aby se postihly i případné další faktory, které v dubohabrových lesích nemusely být významné.

6. Literatura

- BEGON M., TOWNSEND C. R. & HARPER J. L. (2006): Ecology: from individuals to ecosystem. *Wiley-Blackwell 2006: 738 pp.*
- BRUELHEIDE H., UDELHOVEN P. (2005): Correspondence of the fine-scale spatial variation in soil chemistry and the herb layer vegetation in beech forests. *Forest Ecology and Management 210:205-223*
- BURROWS S. N., GOWER S. T, CLAYTON M. K., MACKAY D. S., AHL D. E., NORMAN J. M. & DIAK G. (2002): Application of geostatistics to characterize leaf area index (LAI): from flux tower to landscape scales using a cyclic sampling design. *Ecosystems 5:667-679*
- CANHAM C. D., DENSLOW J. S., PLATT W. J., RUNCLE J. R., SPIES T. A. & WHITE P. S. (1990): Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research 20:620-631*
- CLINGER W. & VAN NESS J. W. (1976): On unequally spaced time points in time series. *Annals of Statistics 4:736-745*
- COOMES D.A. & GRUBB P.J. (2000): Impacts of root competition in forest and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological monographs 70:171-207*
- CRAIG M., ARNDT S. K., LIVESLEY S. J., EDGAR A. C., WHITE D. A., ADAMS M. A. & EAMUS D. (2007): Estimation of leaf area index in eucalypt forest with vertical foliage, using cover and fullframe fisheye photography. *Forest Ecology and Management 242:756-763*
- ELLENBERG H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. *Ulmer, Stuttgart. 1096 pp.*
- FALKENGREN-GRERUP U. (1989): Effect of stemflow on beech forest soils and vegetation in southern Sweden. *Journal of Applied Ecology 26:341-352*
- FARLEY R. A. & FITTER A. H. (1999): Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *Journal of Ecology 87:688-696*
- FRATERRIGO J. M., TURNER M. G., PEARSON S. M. & DIXON P. (2005): Effects of past land use on spatial heterogeneity of soil nutrients in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs 75:215-230*

- FRATERRIGO J. M., TURNER M. G. & PEARSON S. M. (2006): Interactions between past land use, life-history traits and understory spatial heterogeneity. *Landscape Ecology* 21:777-790
- FRAZER G. W. CANHAM C. D. & LERTZMAN K. P. (1999): Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation.
<http://www.rem.sfu.ca/forestry/publications/downloads/gaplightanalyzer.htm> (12.1.2009)
- FREHLICH L. E., MACHADO J-L. & REICH P. B. (2003): Fine-scale environmental variation and structure of understorey plant communities in two old-growth pine forests. *Journal of Ecology* 91:283-293
- GRYNDLER M, BALÁŽ M, HRŠELOVÁ H., JANSÁ J. & VOSÁTKA M. (2004): Mykorhizní symbióza; o soužití hub s kořeny rostlin. *Academia, Praha*, 368 pp.
- GUEVARA-ESCOBAR A., TELLEZ J. & GONZALES-SOSA E. (2005): Use of digital photography for analysis of canopy closure. *Agroforestry Systems* 65:175-185
- HÄRDTLE W, VON OHEIMB G., WESTPHAL CH. (2003): The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management* 182:327-338
- HENNEKENS S. M. & SCHAMINÉE J. H. J. (2001): TURBOVEG, a comprehensive data basemanagement systemfor vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12:589-591
- HERMY M. & VERHEYEN K. (2007): Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research* 22:361-371
- CHAZDON R. L. & PEARCY R. W. (1986): Photosynthetic Responses to Light Variation in Rainforest Species. II. Carbon Gain and Photosynthetic Efficiency during Lightflecks. *Oecologia* 4:524-531
- CHYTRÝ M. & OTÝPKOVÁ Z. (2003): Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *Journal of Vegetation Science* 14:563-570
- JACQUEMYN H, BUTAYE J. & HERMY M. (2001) Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of biogeography* 28:801-812

- KARST J., GILBERT B. & LECHOWICZ M. J. (2005): Fern community assembly: the roles of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology* 86:2473-2486
- KEMBEL S. W. & DALE M. R. T. (2006): Within-stand spatial structure and relation of boreal canopy and understorey vegetation. *Journal of Vegetation Science* 17:783-790
- KUBÁT K. [ED.] (2002): Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha. 927 pp.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L. (1998): Numerical ecology. *Elsevier, Amsterdam*. 853 pp.
- LOŽEK V., KUBÍKOVÁ J., ŠPRYŇAR P. ET AL. (2005): Střední Čechy. IN: MACKOVČIN P. & SEDLÁČEK M. [EDS]: Chráněná území ČR, svazek XIII. *AOPK ČR a EkoCentrum Brno, Praha*, 904 pp.
- MACARTHUR R. H. & WILSON E. O. (1967): The theory of island biogeography. *Princeton University Press, Princeton*. 203pp.
- MACFARLANE C., ARNDT S. K., LIVESLEY S. J., EDGAR A. C., WHITE D. A., ADAMS M. A. & EAMUS D. (2007): Estimation of leaf area index in eucalypt forest with vertical foliage, using cover and fullframe fisheye photography. *Forest Ecology and Management* 242:756-763
- MARTENS S. N., BRESHEARS D. D., MEYER C. W. (2000): Spatial distributions of understory light along the grassland:forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling* 126:79-93
- MATSCHONAT G. & FALKENGREN-GRERUP U. (2000): Recovery of soil pH, cation-exchange capacity and the saturation of exchange sites from stemflow-induced soil acidification in shree swedish beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Scandinavian Journal of Forest Research* 15:39-48
- MILLER T. F., MLADENOFF D. J. & CLAYTON M. K. (2002): Old-growth northern hardwood forests: spatial autocorrelation and patterns of understory vegetation. *Ecological Monographs* 72:487-503
- NEUHÄUSLOVÁ Z., MORAVEC J., CHYTRÝ M., SÁDLO J., RYBNÍČEK K., KOLBEK J. & JIRÁSEK J. (1997): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky 1:500 000. *Botanický ústav AV ČR, Průhonice*.
- NEUHÄUSLOVÁ Z., BLÁŽKOVÁ D., GRULICH V., HUSOVÁ M., CHYTRÝ M., JENÍK J., JIRÁSEK J., KOLBEK J., KROPÁČ Z., LOŽEK V., MORAVEC J., PRACH K.,

- RYBNÍČEK K., RYBNÍČKOVÁ E. & SÁDLO J (2001): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. *Academia, Praha*. 341 pp.
- OKSANEN J. (1996): Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology* 84:293-295
- OKSANEN J., KINDT R., LEGENDRE P., O'HARA B., SIMPSON G. L., SOLYMOS P. STEVENS M. H. H. & WAGNER H. (2009): vegan: Community Ecology Package. R package version 1.16-14 <http://vegan.r-forge.r-project.org/>
- OLFF H., VERA F. W. M., BOKDAM J., BAKKER E. S., GLEICHMAN J. M., DE MAEYER K., & SMIT R. (1999): Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology* 1:127-137
- PALMER M. W. & DIXON P. M. (1990): Small-scale environmental heterogeneity and analysis of species distributions along gradients. *Journal of Vegetation Science* 1:57-65
- PALMER M. W. & WHITE P. S. (1994): Scale dependence and the species-area relationship. *American Naturalist* 144:717-740
- PROCHÁZKA S., MACHÁČKOVÁ I, KREKULE J, ŠEBÁNEK J ET AL (2003): Fyziologie rostlin. *Academia, Praha*, 484 pp.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008): R: a language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- REJMÁNEK M., REJMÁNKOVÁ E. & HOLZNER W. (2004): Species diversity of plant communities on calcareous screes: the role of intermediate disturbance. *Preslia* 76:207-222
- RICHARD M., BERNHARDT T. & BELL G. (2000): Environmental heterogeneity and the spatial structure of fern species diversity in one hectare of old-growth forest. *Ecography* 23:231-245.
- REED R. A. PEET R. K., PALMER M. W. & WHITE P. S. (1993): Scale dependence of vegetation-environmental correlations: a case study of a North Carolina piedmont woodland. *Journal of Vegetation Science* 4:329-340
- SAPPINGTON M., LONGSHORE K. M & THOMPSON D. B. (2007): Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: a case study using bighorn sheep in the Mojave desert. *Journal of Wildlife Management* 71:1419-1426
- SINGER F. J., SWANK W. T. & CLEBSCH E. E. C. (1984): Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *Journal of Wildlife Management* 48:464-473

- SKALICKÝ V. (1997): Regionálně fytogeografické členění. In: HEJNÝ S. & SLAVÍK B. [eds.] *Květena České republiky 1, Academia, Praha. 103-121 pp.*
- SLAVÍKOVÁ J. (1958): Einfluss der Buche (*Fagus sylvatica L.*) als Edifikator auf die Entwicklung der Krautschicht in den Buchenphytozönosen. *Preslia 30:19-42*
- TAKASHIMA A., KUME A. & YOSHIDA S. (2006): Methods for estimating understory light conditions using crown projection maps and topographic data. *Ecological Research 21:560-569*
- TER BRAAK C. J. F. & ŠMILAUER P. (2002): CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide. Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). *Biometris, Wageningen & České Budějovice.*
- TICHÝ L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science 13:451-453*
- TOMÁŠEK M. (2007): Půdy české republiky. *Česká geologická služba, Praha. 68 pp.*
- TURNER, M.G. (1989): Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecological Systems 20:171-197*
- VELLEND M., VERHEYEN K., FLINN K. M., JACQUEMYN H., KOLB A., VAN CALSTER H., PETERKEN G., GRAAE B. J., BELLEMARE J., HONNAY O., BRUNET J., WULF M., GERHARDT F. & HERMY M. (2007): Homogenization of forest plant communities and weakening of species-environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology 95(3):565-573*
- MAKOVCOVÁ P. (2008): Relativní význam světla jako determinanty druhového složení dubových lesů. Bakalářská práce, Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta, Brno. 49 pp.
- WAGNER, H.H. (2004): Direct multi-scale ordination with canonical correspondence analysis. *Ecology 85: 342-351*
- ZOBEL M., OTSUS M., LIIRA J., MOORA M., MOLS T. (2000): Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology 81:3274-3282*

7. Přílohy

7.1. Příloha 1: Nastavení parametrů programu GLA

```
--- IMAGE ---
Initial Cursor Point: 0.00 degrees.
Projection Distortion: Polar

--- SITE ---
Latitude: 49:5253 North
Longitude: 14:559 East
Elevation: 450
Slope: 0
Aspect: 0
Topographic Mask: No

--- RESOLUTION ---
Solar Time Step: 2 mins
Growing Season Start: 4:1
Growing Season End: 9:30
Azimuth Regions: 36
Zenith Regions: 9

--- RADIATION ---
Data Source: Modelled
Solar Constant: 1367
Output Units: Mols m-2 d-1
Cloudiness Index (kt): 0.5
BeamFraction: 0.5
SpectralFraction: 0.5
Sky Brightness Dist.: UOC Model
Clear-Sky Trans.: 0.65
```

7.2. Příloha 2: Hodnoty světelných podmínek a druhová bohatost snímků.

plocha	snímek	%Cnpy Open	LAI 4	LAI 5	%Trans Dir	%Trans Dif	%Trans Tot	Richness
01	1	7.03	3	2.78	8.87	9.97	9.42	14
01	2	7.15	2.96	2.76	8.62	10.05	9.33	17
01	3	6.87	3.03	2.82	9.35	9.46	9.41	9
01	4	7.74	2.99	2.69	10.61	11.4	11.01	10
01	5	8.27	2.99	2.65	14.49	12.45	13.47	9
01	6	7.65	3.01	2.77	12.46	11.5	11.98	16
01	7	2.76	4.21	3.88	5.36	3.75	4.55	7
01	8	3.05	4.17	3.71	5.64	4.17	4.91	4
01	9	3.99	3.96	3.45	7.02	5.81	6.41	6
01	10	7.67	2.89	2.68	10.17	10.92	10.54	14
01	11	7.61	2.96	2.71	8.52	10.99	9.75	13
01	12	7.72	2.85	2.7	8.74	11.08	9.91	8
01	13	7.55	3.04	2.75	11.03	11.24	11.14	9
01	14	8.22	3.03	2.67	13.52	12.48	13	9
01	15	6.57	3.37	2.88	14.96	9.59	12.27	11
01	16	1.98	4.81	4.21	3.15	2.71	2.93	5
01	17	2.14	4.59	4.12	4.17	2.93	3.55	5
01	18	3.83	4.04	3.55	6.1	5.72	5.91	3
01	19	7.78	2.9	2.69	13.06	11.22	12.14	12
01	20	7.76	2.95	2.68	14.18	11.28	12.73	10
01	21	5.82	3.23	3.01	8.22	8.26	8.24	6
01	22	6.32	3.1	2.93	13.11	8.98	11.05	11
01	23	4.84	3.48	3.23	8.67	6.5	7.59	8
01	24	3.94	4.02	3.4	5.87	5.49	5.68	10
01	25	2.7	4.35	3.91	2.8	3.78	3.29	3
01	26	2.66	4.5	3.98	2.02	3.93	2.98	3

plocha	snimek	%Cnpy Open	LAI 4	LAI 5	%Trans Dir	%Trans Dif	%Trans Tot	Richness
01	27	3.8	3.97	3.55	4.67	5.68	5.18	3
01	28	4.46	3.7	3.32	7.52	6.44	6.98	9
01	29	5.75	3.53	3.09	8.11	8.61	8.36	9
01	30	4.34	3.7	3.33	4.69	6.1	5.39	8
01	31	3.71	3.91	3.56	5.16	5.32	5.24	7
01	32	4.19	3.71	3.44	6	5.9	5.95	9
01	33	5.6	3.39	3.16	6.88	8.38	7.63	8
01	34	3.33	4.01	3.64	3.05	4.72	3.89	5
01	35	3.23	4.02	3.7	3.7	4.51	4.1	4
01	36	3.04	4.14	3.8	4.16	4.38	4.27	4
01	37	7.16	3.16	3.01	10.8	11.3	11.05	13
01	38	5.11	3.74	3.48	11.61	8.19	9.9	9
01	39	2.77	4.2	3.96	4.15	3.9	4.03	5
01	40	3.38	4.63	3.88	2.01	5.39	3.7	4
10	1	6.27	3.28	2.97	7.18	7.8	7.49	5
10	2	6.65	3.15	2.83	7.43	8.68	8.05	11
10	3	4.14	3.97	3.48	3.58	4.74	4.16	5
10	4	10.45	2.59	2.34	24.32	13.76	19.04	10
10	5	9.95	2.65	2.4	26.21	13.53	19.87	4
10	6	12.54	2.47	2.12	25.77	17.39	21.58	12
10	7	7.46	3.29	2.73	15.09	9.92	12.51	4
10	8	8.33	3.07	2.57	16.45	10.05	13.25	7
10	9	11.42	2.58	2.22	16.1	14.33	15.21	8
10	10	7.94	2.83	2.69	5.12	10.23	7.67	10
10	11	8.19	2.75	2.61	4.67	10.92	7.79	13
10	12	4.73	3.59	3.31	4.22	5.7	4.96	7
10	13	9.49	2.65	2.41	15.06	12.89	13.97	9
10	14	9.99	2.59	2.38	14.69	13.3	13.99	10
10	15	11.54	2.58	2.22	26.29	16.38	21.33	12
10	16	6.36	3.48	2.89	13.83	8.14	10.98	5
10	17	5.86	3.65	3.01	8.94	6.69	7.82	6
10	18	10.12	2.67	2.36	15.07	12.94	14.01	6
10	19	9.21	2.66	2.54	7.03	13.37	10.2	8
10	20	9.05	2.71	2.53	5.13	13.02	9.08	6
10	21	8.03	2.89	2.61	4.98	11.25	8.12	4
10	22	8.87	2.71	2.53	8.2	12.69	10.45	10
10	23	9.71	2.65	2.43	13.66	13.29	13.47	7
10	24	8	2.86	2.66	4.62	10.63	7.63	8
10	25	7.39	3.13	2.81	5.17	8.93	7.05	8
10	26	9.8	2.75	2.44	9.51	12.86	11.19	8
10	27	4.47	3.68	3.37	5.66	5.99	5.82	8
10	28	6.54	3.02	2.95	7.42	9.18	8.3	4
10	29	7.48	2.85	2.79	7.8	10.43	9.11	3
10	30	8.07	2.76	2.69	8.58	11.08	9.83	6
10	31	7.67	2.79	2.71	8.55	10.43	9.49	8
10	32	7.53	2.83	2.71	9.01	10.17	9.59	6
10	33	10.03	2.67	2.43	11.03	14.78	12.9	9
10	34	9.85	2.72	2.48	11.82	14.72	13.27	9
10	35	9.52	2.78	2.52	12.23	14.41	13.32	11
10	36	2.93	4.37	3.85	4.26	3.95	4.11	11
10	37	8.99	2.71	2.61	10.62	13.49	12.05	2
10	38	7.63	2.88	2.73	9.94	11.21	10.57	8
10	39	5.32	3.55	3.1	4.95	7.35	6.15	9
10	40	2.65	4.33	3.99	2.62	3.33	2.98	4
08	1	5.78	3.33	3	6	7.8	6.9	7
08	2	5.72	3.35	3.03	6.07	7.91	6.99	6
08	3	4.97	3.77	3.19	6.98	6.86	6.92	6
08	4	4.45	3.87	3.27	6.36	5.46	5.91	7
08	5	4.54	3.92	3.26	5.14	5.49	5.32	7
08	6	5.54	3.58	3.05	4.47	6.5	5.49	8
08	7	8.75	2.79	2.55	8.8	11.32	10.06	15
08	8	9.17	2.75	2.49	9.96	11.83	10.89	14
08	9	9.97	2.54	2.4	14.56	13.04	13.8	14
08	10	6.14	3.25	2.96	7.41	8.46	7.94	8
08	11	5.88	3.26	2.99	6.33	8.16	7.25	12
08	12	2.31	4.7	4.07	3.57	2.93	3.25	9
08	13	2.35	4.86	4.04	3.73	2.66	3.2	6
08	14	4.8	3.77	3.32	8.08	5.35	6.72	4
08	15	6.38	3.32	2.89	6.34	7.85	7.1	10
08	16	9.9	2.56	2.39	13.01	12.95	12.98	16

plocha	snimek	%Cnpy Open	LAI 4	LAI 5	%Trans Dir	%Trans Dif	%Trans Tot	Richness
08	17	9.9	2.56	2.39	13.01	12.95	12.98	21
08	18	10.66	2.45	2.31	15.01	14.08	14.54	15
08	19	6.59	3.29	2.95	9.83	9.5	9.67	14
08	20	5.95	3.38	3.04	8.4	8.5	8.45	10
08	21	3.11	4.32	3.72	4.53	3.8	4.17	7
08	22	3.93	4.23	3.63	7.43	4.09	5.76	6
08	23	5.77	3.46	3.08	8.73	7.06	7.89	11
08	24	6.92	3.17	2.81	9.68	8.84	9.26	12
08	25	10.05	2.7	2.4	14.31	13.27	13.79	14
08	26	10.27	2.66	2.36	14.88	13.54	14.21	14
08	27	10.09	2.61	2.4	19.88	13.2	16.54	12
08	28	3.02	4.44	3.86	5.66	3.39	4.53	7
08	29	3.13	4.51	3.75	5.58	3.62	4.6	9
08	30	4.55	3.66	3.33	7.24	5.68	6.46	12
08	31	6.55	3.25	2.87	9.47	8.71	9.09	10
08	32	6.98	3.17	2.83	9.12	9.36	9.24	14
08	33	8.17	3.04	2.63	12.47	11.19	11.83	13
08	34	8.79	2.89	2.51	20.93	11.78	16.35	13
08	35	9.35	2.79	2.46	21	12.31	16.65	10
08	36	10.12	2.62	2.37	19.85	13.78	16.81	9
08	37	2.71	4.49	3.92	3.86	3.2	3.53	5
08	38	8.38	2.86	2.56	12.46	11.09	11.77	11
08	39	9.33	2.68	2.48	14.8	12.3	13.55	16
08	40	9.36	2.62	2.42	14.46	12.46	13.46	8
15	1	9.08	2.86	2.48	12.76	12.33	12.55	7
15	2	8.8	2.82	2.51	13.5	11.86	12.68	8
15	3	7.91	2.96	2.67	10.57	10.87	10.72	7
15	4	7.4	3.07	2.72	10.59	10.02	10.3	9
15	5	9.13	2.91	2.54	11.65	13.12	12.39	12
15	6	5.6	3.54	3.06	7.23	6.53	6.88	6
15	7	9.12	2.85	2.48	15.8	12.16	13.98	14
15	8	9.29	2.73	2.51	16.84	12.17	14.51	12
15	9	9.34	2.69	2.6	14.33	11.84	13.08	9
15	10	9.66	2.71	2.42	14.14	13.09	13.61	8
15	11	7.72	3.06	2.65	10.93	10.11	10.52	7
15	12	4.03	3.91	3.43	4.54	5.3	4.92	3
15	13	7.38	3.03	2.72	8.98	9.65	9.31	8
15	14	8.65	3.12	2.62	8.55	12.48	10.52	11
15	15	7.61	3.12	2.67	12.54	10.2	11.37	13
15	16	8.87	2.83	2.53	14.9	11.8	13.35	13
15	17	9.22	2.75	2.53	14.34	12.31	13.33	10
15	18	8.92	2.79	2.68	11.69	11.45	11.57	12
15	19	8.86	2.89	2.47	19.62	11.63	15.62	8
15	20	8.44	2.99	2.53	16.13	11.14	13.63	8
15	21	8.02	2.97	2.7	13.62	10.39	12.01	3
15	22	9.34	2.95	2.44	15.39	12.91	14.15	10
15	23	8.77	3.09	2.55	15.16	12.51	13.84	10
15	24	6.75	3.16	2.81	14.94	8.64	11.79	14
15	25	7.59	3.07	2.71	12.88	10.21	11.55	14
15	26	8.65	2.84	2.59	15.57	11.7	13.63	13
15	27	8.65	2.8	2.56	12.74	11.41	12.07	12
15	28	4.54	3.73	3.34	6.07	5.32	5.69	7
15	29	3.64	4.32	3.66	2.58	3.94	3.26	4
15	30	5.81	3.44	3.09	6.27	6.85	6.56	8
15	31	6.88	3.19	2.94	6.16	8.27	7.21	7
15	32	7.56	3	2.83	8.82	9.3	9.06	8
15	33	8.03	2.94	2.69	12.39	9.76	11.08	10
15	34	8.42	2.94	2.59	9.04	10.82	9.93	14
15	35	8.6	2.98	2.6	8.82	10.97	9.9	10
15	36	8.54	2.95	2.61	11.16	10.89	11.03	12
15	37	7.31	3.12	2.73	7.22	9.27	8.25	4
15	38	8.24	3	2.62	11.25	10.52	10.88	10
15	39	8.23	2.97	2.57	11.34	10.4	10.87	15
15	40	9.23	2.76	2.46	17.73	11.78	14.76	12