

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Marie Pospíšková**

**Procesy v lesní vegetaci termofytika  
v posledních desetiletích**

Processes in the forest vegetation of thermophyticum  
in the past decades

Bakalářská práce

Školitel Mgr. MgA. Radim Hédl Ph.D.

Praha 2011

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 9.5.2011

Marie Pospíšková

## Obsah

Obsah.....	3
Abstrakt, Klíčová slova .....	4
Abstract, Key words .....	4
1. Úvod.....	1
2. Vymezení termofytika.....	2
3. Změny ve vegetaci.....	5
3.1. Druhové složení.....	5
3.2. Diverzita .....	6
3.3. Prostorová struktura .....	7
4. Procesy ovlivňující vegetaci.....	8
4.1. Hospodaření.....	8
4.1.1. Lesnické hospodaření a jeho změna .....	9
4.1.1.1. Dříve a nyní .....	10
4.1.1.2. Pařezina .....	11
4.1.1.3. Pastevní les .....	13
4.1.1.4. Vysoký les .....	15
4.1.2. Ostatní typy hospodaření (nelesnické) .....	16
4.2. Velcí herbivoři.....	16
4.2.1. Vliv herbivorů na ekosystém.....	17
4.2.2. Zvěř v lese v historických dobách a dnes .....	19
4.3. Depozice vzduchem transportovaných látek .....	20
4.3.1. Vývoj znečištění v posledních desetiletích.....	20
4.3.2. Vliv na vegetaci – eutrofizace .....	21
4.3.3. Vliv na vegetaci – acidifikace .....	22
4.4. Invaze a expanze .....	23
5. Shrnutí .....	25
6. Použité zdroje .....	27

## **Abstrakt**

Lesy termofytika, zvláště jejich bylinné patro, jsou významné z ochranného i kulturního hlediska, protože představují ojedinělá společenstva dlouhodobě přímo i nepřímo ovlivňovaná člověkem. Od 19. století se způsob ovlivnění značně proměnil stejně jako celá společnost a vegetace na tuto změnu odpověděla změnou složení, diversity i prostorové struktury. Tato práce shrnuje nejdůležitější změny vegetace a hlavně procesy, které k nim vedly a jsou relevantní pro naše území. Protože podobný vývoj probíhá v celé Evropě, potažmo celé temperátní zóně, jsou zmíněny i odkazy na ostatní země, zvláště Velkou Británii, kde má historická ekologie bohatou tradici.

## **Abstract**

The thermophilous forests, especially their herb layer, are important from the conservational as well as from the cultural point of view because they represent unique communities directly and indirectly affected by man on the long term basis. Since the 19th century the way these communities are affected changed significantly, the same way as the whole society changed, and the vegetation responded by shift of species composition, diversity and also changes of the spatial structure. This thesis brings together the most relevant changes of vegetation and their causes. However, there is similar situation in the whole Europe, or more widely in the whole temperate zone, thus there are references also for other countries. Regarding historical ecology, one of the most studied countries is the Great Britain, which is mentioned the most often in this work.

## **Klíčová slova**

termofytikum, bylinné patro, změna vegetace, lesní hospodaření, pařezina, eutrofizace, invaze

## **Key words**

thermophyticum, herb layer, vegetation change, forest management, coppice, eutrophication, invasions

# 1. Úvod

V souvislosti s rozvojem průmyslu, dopravy i dalších odvětví lidské činnosti a se změnami ve společnosti a jejich potřebách z toho plynoucích došlo v posledních desetiletích k výrazné změně společenstev a ekosystémů. Nejen proto, že jsou tyto změny obvykle vnímány veřejností negativně, jako ohrožující biodiverzitu a přírodu vůbec, ale i z obecného vědeckého zájmu o jevy probíhající okolo nás, je toto téma široce studováno. Je snaha popsat tyto změny, zjistit jejich příčiny, rozsah i důsledky, porovnat je mezi různými společenstvy i navrhnout postupy k jejich zastavení nebo navrácení do původního stavu (vzhledem k negativnímu postoji k těmto změnám). Vegetace je pro studium změn prostředí velmi vhodná, protože její složení dobře odráží abiotické podmínky stanoviště a její studium je poměrně jednoduché. Navíc vegetace ovlivňuje ostatní části společenstev, dokonce dává ekosystémům celkovou strukturu.

V této práci se zaměřím na změny týkající se teplomilných nížinných lesů mírného pásma, zvláště na území České republiky, tedy na lesy termofytika. V rámci těchto lesů pak zvláště na bylinné patro, které představuje většinu diverzity těchto lesů a také se rychleji a nápadněji mění než patro stromové, protože je více studováno. Oblast termofytika byla vybrána s ohledem na její dlouhou historii osídlení i prozkoumání z hlediska botaniky a také s ohledem na moji navazující diplomovou práci. Čeští botanici vždy věnovali termofytiku velkou pozornost kvůli značnému výskytu vzácných druhů, zvláště české termofytikum je velmi dobře prozkoumáno. Z hlediska teplomilných lesů jsou zmiňovány (Chytrý, 2011) například práce Domina, Kliky, Mikyšky, Samka, Moravce a Blažkové. I dnes je tato oblast v centru zájmu, opět s ohledem na výskyt vzácných druhů, které vlivem změn prostředí postupně mizí. Nejčastěji popisované změny v termofytiku jsou mezofytizace, homogenizace a ztráta druhové diversity.

Tyto změny jsou obvykle vysvětlovány pomocí kombinace faktorů prostředí jako jsou změna hospodaření (lesnického i ostatního) a další historické důvody (např. kontinuita lesa), znečištění a atmosférické depozice dusíku a síry, nárůst populací zvěře, klimatické změny nebo invaze a expanze druhů. Výsledky jednotlivých studií mohou být často protichůdné, i přes to, že se snaží popsat a vysvětlit stejnou změnu nebo účinky stejného faktoru. Jsou proto stále ještě třeba další příklady, stejně tak jako další souhrnné práce.

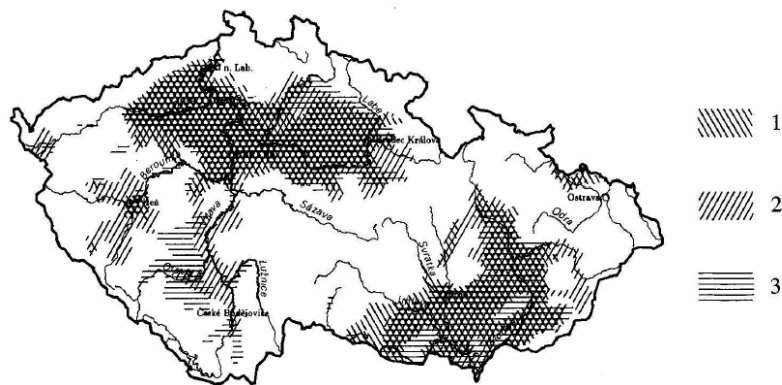
## 2. Vymezení termofytika

Termofytikum je pro studium vývoje lesní vegetace zajímavým prostředím. Přibližně se překrývá s nejdéle a nejintenzivněji osídlenými oblastmi České republiky, je zde řada botanicky významných, známých a v minulosti zkoumaných lokalit (např. Karlické údolí v Českém Krasu, Slatinná louka u Velenky, Libický luh, Milovická obora nebo Váté písky u Bzence). K oblasti termofytika máme také značné množství historických podkladů a informací. V této kapitole se pokusím tuto oblast vymezit a stručně charakterizovat, je ale vhodné mít na paměti, že hranice oblasti se mění, ukázkou může být přírodní památka Pitkovická stráň u Prahy, která postupně přechází do mezofytika (Kubíková, 2007).

Termofytikum je termín zavedený v české botanice pro teplé nížiny a pahorkatiny. Podle Skalického (1988) se v rámci temperátního pásma jedná o oblast extrazonální teplomilné vegetace, která má charakter převážně vegetace submeridionálního pásma (to přibližně odpovídá pásmu submediteránnímu v dnešním pojetí, Hrouda, osobní sdělení). Toto území se v České republice téměř překrývá s rozšířením vápnatých spraší, jemných úlomkovitých hornin vznikajících na okraji zalednění působením větrné eroze a dalších procesů během glaciálu. Do termofytika patří oblasti osídlené (a převážně odlesněné) již od neolitu, ve kterých se zachovaly stepní půdy (např. černozemě vzniklé na spraši) a nelesní vegetace a flóra. Dnes převažují polní kultury (řepařská, případně kukuřičná oblast), ale vyskytují se i stepi, bazofilní slatiny (zastupující rašeliniště, která se zde nevyskytují) a slaniska. Z lesních fytoocenóz jsou podle Skalického (1988) význačné šipákové a jiné teplomilné doubravy, důležitá je absence klimaxových bučin. Diferenčními druhy vůči mezofytiku jsou např. *Adonis vernalis*, *Buglossoides purpureocaerulea*, *Loranthus europaeus*, *Quercus pubescens*, *Viburnum lantana*. Geograficky je termofytikum členěno na České termofytikum a Panonské termofytikum. České termofytikum zahrnuje například Doupovskou pahorkatinu, Lounsko-labské středohoří, Dolní Povltaví, Český kras, nebo Východní Polabí. Z panonské části termofytika zmíním Znojensko-brněnskou pahorkatinu, Mikulovskou pahorkatinu, nebo Jihomoravskou pahorkatinu. Termín termofytikum přejali také někteří zoologové, obzvláště ti zabývající se bezobratlými živočichy (Ložek, 2000; Porhajašová et al., 2008; Růžička & Zacharda, 2010), ale stejně jako botanici ho používají spíše v člancích regionálního významu (v databázi článků Web of Science přineslo 29. 4. 2011 hledání hesla „thermophyticum“ v poli „topic“ ve všech člancích pouze jediný výsledný článek, týž den v databázi Science Direct výsledků pět).

Do termofytika patří lesní vegetační stupeň 1 a převážná část stupně 2 podle Zlatníka (Skalický, 1988). Charakteristickými lesními společenstvy v termofytiku jsou teplomilné doubravy. Hlavní dřeviny jsou dub zimní, dub letní, dub pýřitý a příměs buku lesního a habru obecného. Teplomilné doubravy jsou ve fytoocenologické klasifikaci na území ČR rozdělovány na svazy *Quercetalia pubescenti-petraeae*, *Aceri tatarici-Quercion* a *Quercion petraeae* (Chytrý, 2011). *Quercetalia pubescenti-petraeae* jsou bazofilní doubravy s obvykle dominujícím dubem pýřitým a velmi bohatým keřovým a bylinným patrem, kde se vyskytují např. druhy *Cornus mas*, *Brachypodium pinnatum*, *Aster amellus*, *Carex humilis*, *Clematis recta*, *Dictamnus albus*, *Lathyrus pannonicus*. Svaz *Aceri tatarici-Quercion* jsou panonské teplomilné doubravy na spraši a písku, kde otevřenému stromovému patru dominuje *Quercus robur* a v druhově bohatém podrostu najdeme např. *Iris variegata*, *Melica picta*, *Succisa pratensis*, *Pulmonaria officinalis* agg., *Betonica officinalis*, *Dianthus superbis*, *Convallaria majalis*, v keřovém patře pak *Acer campestre*, *Cornus sanguinea*. Svaz *Quercion petraeae* jsou středoevropské teplomilné doubravy dominované většinou dubem zimním, v poměrně bohatém podrostu najdeme např. *Potentilla alba*, *Serratula tinctoria*, *Anemone nemorosa*, *Trifolium alpestre*, *Hieracium lachenalii*, *Genista pilosa*, *Carex humilis*, ale chybí některé submediteránní druhy (nebo jsou velmi vzácné). Kromě doubrav jsou v termofytiku také velmi rozšířeny habřiny s mezofilnějšími druhy v podrostu, kyselé doubravy a lužní lesy.

Oblast termofytika se téměř překrývá se starosídelní oblastí. Tento termín je někdy (např. Ložek, 2007; Skalický, 1988) používán k popisu území trvale osídleného od neolitu (Obrázek 1) (zároveň v něm leží i nejvýznamnější paleolitické lokality, jako jsou Přezletice u Prahy, Bečov u Mostu, Beroun nebo Stránská skála u Brna). Neolitičtí zemědělci se nejdříve usazovali v oblasti spraši, protože jsou velmi úrodné (Bogucki & Grygiel, 1993). Termofytikum se s oblastí spraši také značně překrývá. Výskyt těchto tří jevů (termofytikum, starosídelní oblast, spraše) v podobném prostoru pravděpodobně není náhodný. Pokud se soustředíme jen na tyto tři jevy, zdá se, že výskyt spraše podmiňuje druhé dva, které se zcela jistě silně ovlivňují navzájem. Osídlení udrželo a rozšířilo plochy bezlesí, které jsou typické pro dnešní termofytikum. Hospodářství a ostatní lidské aktivity navíc pravděpodobně alespoň lokálně rozšiřují hranici termofytika (Kubíková et al., 2007). Je tedy zřejmé, že v oblasti termofytika v žádném případě nenalezneme lesy neovlivněné již od pradávna nějakou formou lidské činnosti, a to buď přímo (hospodařením) nebo nepřímo (např. snížením a následným vyhubením populací velkých šelem, dnes hlavně vzdušnými depozicemi sloučenin dusíku a dalších látek).



Obrázek 1: Postup osídlování krajiny (1 - území osídlené v neolitu čili starosídlní oblast, 2 - území osídlení v mladší době bronzové, 3 - území osídlené v 9. století). Originál Vašátko (1992).

Termín termofytikum je používán až na pár výjimek (Hrouda, 1999) jen pro území České republiky, nicméně srovnatelná stanoviště s odpovídajícími společenstvy najdeme i v jiných částech Evropy, případně světa. Nadřazeným termínem pro lesy termofytika jsou „nížinné lesy“ z anglického termínu „lowland woodland“ (Stewart, 2001) nebo „thermophilous woodland“ (Hédl et al., 2010). V překladových člancích se sice občas zaměňují, ale i když všechny lesy termofytika jsou nížinné, neznamená to, že všechny nížinné lesy v České republice leží v termofytiku, a proto tyto termíny rozhodně nejsou ekvivalentní. Často bývá také studované společenstvo označeno jen jako „temperate forest“ (Rooney, 2008) případně „temperate deciduous forest“ (Decocq et al., 2005), což je podstatně širší pojem, pod který lze ale zařadit i lesy českého termofytika. Kromě slov „woodland“ a „forest“ (které jsou dnes ekvivalentní, ačkoliv někteří autoři je rozlišují např. podle míry zápoje stromového patra) se pro určitá lesní společenstva výjimečně používá ještě pojem „savanna“ (Rackham, 2008), kterým citovaný autor označuje nejrozvolněnější lesní porost s dobře vyvinutým podrostem, tedy z hospodářského hlediska pastevní les. Důležité je z jaké země autor pochází, protože z celkem pochopitelných důvodů se stejné slovo používá k popisu podobných a přesto různých ekosystémů v různých částech světa v závislosti na tom, jaká společenstva jsou v dané oblasti „na výběr“.

Z výše uvedeného je zřejmé, že následující kapitoly se budou týkat poměrně úzce prostorově vymezené oblasti. O to je však termofytikum zajímavější, protože je hojně zkoumáno a popisováno nejen dnes, ale i v minulosti, a svým způsobem je poměrně ohrožené lidskou činností (protože se nachází v nejhustěji osídlených a nejintenzivněji využívaných oblastech) i nečinností (protože jeho dnešní podobu člověk ovlivnil velkou měrou v minulosti).



### **3. Změny ve vegetaci**

Vegetace je dobře charakterizována třemi proměnnými – druhovým složením, diverzitou a prostorovou strukturou. Tyto vlastnosti mají prostorové a časové hledisko, časové hledisko je označováno jako dynamika vegetace. Diverzita se lépe popisuje na bylinném patře, které je zvláště v evropských lesích druhově mnohem bohatší než patro stromové. Prostorová struktura bývá studována na patře stromovém a pro diverzitu a druhové složení bylinného patra se někdy používá jako vysvětlující proměnná (např. Hédler et al., 2010). V této kapitole se proto zaměřím hlavně na změny druhového složení a na změny alfa a beta diverzity (zavedení pojmů viz Whittaker, 1960) nastalé v teplomilných nížinných lesích v posledních desetiletích. Možným příčinám těchto změn je věnována kapitola následující.

Změny vegetace v rozmezí několika desetiletí, kterými se budu dále zabývat, se obvykle označují jako dlouhodobé. Je několik možností, jak je zjistit. Stále častěji využívanou metodou je opakování historických snímků (např. Hédler et al., 2010; Keith et al., 2009) nebo opakované snímkování trvalých ploch (což např. (Bakker et al., 1996) považuje za jediný vhodný přístup), kterých je ovšem méně než starých záznamů typu fytoecologických snímků. Dalším možným přístupem je sbírání dat z literatury (například flóry daného území) a jejich porovnání s minulým vydáním, starší literaturou atp. (McCollin, 2000). Možné je získat data i ze starých leteckých snímků (např. Cousins, 2001) nebo historických map (např. Carranza et al., 2003), ta však nejsou dostatečně podrobná, aby mohla sloužit k porovnání současné a minulé diverzity podrostu lesa, mohou ale být s výhodou použita pro zjištění strukturní změny. Jiným přístupem jsou chronosekvence, kdy zaměníme variabilitu v průběhu sukcese za variabilitu prostorovou. Všechny tyto přístupy mají své metodické problémy, blíže například (Roleček et al., 2007; Veverková, 2010), kterým se nelze zcela vyhnout. Je proto třeba posuzovat získané výsledky s ohledem na tyto problémy, což ale neznamená, že nemá smysl se jimi zabývat vůbec.

#### **3.1. Druhové složení**

Vegetace je tvořena rostlinnými společenstvy, což jsou abstraktní jednotky popsané pomocí kvalitativního a kvantitativního výskytu rostlinných taxonů, zpravidla druhů, vyskytujících se pospolu (Hédler, 2005). Jednotlivé druhy mají více či méně specifické požadavky na podmínky prostředí, čili dané podmínky indikují. Z toho je pak možné odvodit a monitorovat podmínky výskytu konkrétních společenstev, hodnotit změnu podmínek na stanovišti a podobně. Samozřejmě je možné podmínky (alespoň některé jako třeba pH půdy) i měřit fyzikálními a

chemickými metodami, to má však řadu nevýhod (je to obtížné, nákladné, změří se jen podmínky v okamžik měření a ne dlouhodobé) a nevyovídá tak dobře o podmínkách jak je vnímají rostliny, proto se ve studiích hodnotících vegetaci vyskytuje jen někdy a obvykle jen jako doplňující informace (Hédl, 2005). Ve střední Evropě se nejčastěji používají Ellenbergovy indikační hodnoty (Ellenberg et al., 1991 v Hermy et al., 1999), které rozdělují více než 2700 druhů rostlin na ordinální škály o devíti až dvanácti členech pro sedm nejdůležitějších ekologických faktorů (světlo, teplota, kontinentalita, vlhkost, půdní reakce, trofické podmínky a salinita). Rostliny však mohou indikovat i daleko komplexnější podmínky, třeba dlouhodobou kontinuitu lesního prostředí (např. Hermy et al., 1999).

Změnou podmínek prostředí se postupně (různou rychlostí, změna může být i skoková atp.) mění druhového složení a vegetace přechází od jednoho společenstva k druhému. To se může dít během sledu přirozených sukcesních fází následujících po disturbanci nebo z nějaké jiné, často antropogenní, příčiny (viz kapitola 4. Procesy ovlivňující vegetaci). Nejčastěji sledovanou změnou v teplých nížinných lesích je posun společenstev od teplomilných doubrav k mezickým společenstvům, která jsou vlhčí, stinnější (a tedy také chladnější) a úživnější. Tzv. mezofytizace je pozorována nejen v termofytiku v České republice (Hédl et al., 2010), ale i na Slovensku (Roleček, 2005) a jinde v Evropě (Thimonier et al., 1992; Hülber et al., 2009; Reinds et al., 2009) a pravděpodobně v celém mírném pásu severní polokoule (Busch et al., 2001). Tento posun se projevuje i ve stromovém patře, např. výměnou dubu letního *Quercus robur* za jasan ztepilý *Fraxinus excelsior* (von Oheimb & Brunet, 2007).

### **3.2. Diverzita**

Biologická diverzita je variabilita ve složení společenstev organismů a ve vazbě na podmínky prostředí, ve kterých žijí. Zahrnuje diverzitu uvnitř druhů (genetická diverzita), mezi druhy (druhová diverzita) i mezi společenstvy (ekologická diverzita). Podle jiných definic je biodiverzita synonymem pro druhovou rozmanitost a relativní druhovou bohatost v prostoru a čase. Nebo jednoduše rozmanitost a bohatost druhů na dané studované jednotce (Magurran, 2004). Biodiverzita v tomto smyslu může být rozdělena na dvě složky druhovou bohatost a vyrovnanost. Druhová bohatost je počet druhů v dané jednotce (lese, zemi, kontinentu...). Vyrovnanost se vztahuje k celému společenstvu a vyjadřuje variabilitu početností u jednotlivých druhů. Obě složky lze vyjádřit také pomocí různých indexů, například Shannonův nebo Simpsonův index (viz např. Magurran, 2004). Výše uvedené bývá pojmenováváno alfa diverzita. Beta diverzita pak popisuje změnu alfa diverzity mezi

prostorově omezenými jednotkami. Stejný přístup může být použit i pro změnu diverzity v čase, ta bývá ale označována jako turnover. Rozdíl mezi alfa a beta diverzitou je závislý na měřítku pohledu (Whittaker, 1972), zvláště z hlediska změny vegetace.

Ačkoliv jsou i studie, kde druhová bohatost vzrostla (např. Thimonier et al., 1994), obecně bývá v teplomilných nížinných lesích spíše pozorován její pokles. (např. Maskell et al., 2010). Druhovou bohatost mohou ovlivnit také invaze nebo expanze. Invaze/expanze bývají obvykle zmiňovány jako hlavní příčina homogenizace vegetace, která také bývá spojovaná se ztrátou druhové bohatosti nebo posunem k novým rostlinným společenstvům. Jak ale ukazují Keith et al. (2009) k homogenizaci může dojít nezávisle na druhové bohatosti (dokonce i na změně druhového složení (Hédl, 2010)). Ve zmíněné studii nedošlo ani k invazi nových druhů. McKinney & Lockwood (1999) však dokonce definují homogenizaci jako proces výměny místních druhů za druhy introdukované, protože na jev homogenizace pohlížejí pouze na globální úrovni, což je ale podle mého názoru jen jedna z možností. Stejného pohledu na termín homogenizace se drží ve svém přehledovém článku i Olden (2006), který si ale uvědomuje dvě různá pojetí pojmu homogenizace (na globální a regionální úrovni) a snaží se je oddělit (Rooney et al., 2007). Na regionální úrovni totiž invaze nebo expanze nemusí vést k homogenizaci, ale mohou beta diverzitu dokonce i zvýšit. Právě z toho důvodu Rooney et al. (2007) poukazují na nebezpečí spojené s používáním míry homogenizace k posouzení kvality společenstva z ochrannářského hlediska, protože nárůst nebo stagnace beta diverzity nemusí nutně znamenat úspěch při ochraně původních druhů. K homogenizaci vlivem invazních druhů nedošlo ani v případě popisovaném v práci Naaf & Wulf, (2010). Při opakování fytoocenologických snímků listnatých lesů v severním Německu zjistili, že došlo k mírné homogenizaci ploch, kterou však nemohli vysvětlit invazemi, ale byla způsobena šířením generalistů na úkor specialistů.

### **3.3. Prostorová struktura**

Jak již bylo řečeno, prostorová struktura bývá studována převážně na stromovém, případně keřovém patře. Pozorován může být pokles pokryvnosti stromového patra, nárůst pokryvnosti keřového patra a nárůst množství mrtvého dřeva (Amar et al., 2010). Jiné studie naopak popisují zvýšení pokryvnosti stromového patra na úkor pokryvnosti patra keřového (L. Baeten et al., 2009). Pokryvnost vyšších pater sledují i studie zaměřené převážně na bylinné patro, protože zástin je důležitá podmínka prostředí. Spolu s mezofytizací zmíněnou výše zástin obvykle roste (např. Hédl et al., 2010).

## 4. Procesy ovlivňující vegetaci

K výše zmíněným změnám vegetace vedou různé faktory (podmínky prostředí v nejširším slova smyslu) a jejich změny. Některé faktory působí univerzálně, většina však pravděpodobně funguje různě v různých ekosystémech, tedy na nižších úrovních rozlišení (Levin, 1992). Proto se omezím na ty, které bývají nejčastěji uvažovány v souvislosti s lesy teplých nížin mírného pásma, zejména na našem území a šířeji ve střední Evropě.

Kromě níže zmíněných však stojí za to alespoň připomenout klimatickou změnu, které jsem se z prostorových důvodů nevěnovala. Bývá zmiňována především okrajově (např. Rackham, 2008), pravděpodobně proto, že její vliv se těžko prokazuje (respektive je snazší vysvětlit změny vegetace jinými procesy).

Ve Velké Británii je hodně diskutované téma kontinuity lesa. Termínem *ancient forest* je označován les, který byl lesem „od nepaměti“, a je porovnáván se „současnými“ lesy. Rozdíly ve složení vegetace, v její struktuře i diversitě jsou signifikantní (např. Rackham, 2008). Starobylé lesy bývají druhově mnohem bohatší, navíc v jejich bylinném patře nalezneme druhy speciálně vázané na les s dlouhou kontinuitou (např. *Anemone nemorosa*), nicméně toto téma nemá příliš význam zkoumat v podmínkách střední Evropy, kde starobylému lesu odpovídá cca 30 % rozlohy lesa (oproti 2 procentům ve Velké Británii) (Peterken, 1993)

### 4.1. Hospodaření

Hospodaření v lesích se podílí na jejich dynamice. Lesy, které by nebyly nijak hospodářsky ovlivněny člověkem, ve střední Evropě nejsou, avšak pojem *prales* se nepoužívá jednotně. Někteří (Walter & Breckle, 2002) považují za *prales* Bělověžský *prales* ve východním Polsku, jiní třeba lužní lesy v okolí Lanžhota (Peterken, 1993), ale i v těchto oblastech je les ovlivněn lidskou činností v minulosti (i když třeba extenzivní) (Jones, 1945). Shrnutí náplně pojmu *prales* v české literatuře nabízí (Vrška & Hort, 2003), kteří doporučují používat *prales* pro člověkem víceméně neovlivněný les, kde dřevinná skladba i prostorová struktura odpovídají stanovištním poměrům a kde v případě, že v minulosti člověk zasahoval, tyto zásahy již nejsou patrné.

Během 19. a zejména ve 2. polovině 20. století se hospodaření poměrně rychle a dramaticky proměnilo (Rackham, 2008). Tato proměna souvisí se změnou struktury společnosti, jejich sociálních a ekonomických potřeb. Změna hospodaření nejen v lesích je v současné době

jedním z nejdiskutovanějších faktorů, které mění podmínky stanovišť a následně jejich vegetaci a další biotu. Rok 2011 je dokonce vyhlášen radou OSN jako Mezinárodní rok lesů.

Hospodaření v lese můžeme rozdělit podle vlivu na ekosystém na “lesnické”, jehož hlavním cílem je získání palivového nebo stavebního dřeva, a “nelesnické”, jako např. hrabání steliva nebo smolaření. Je patrné, že první typ je významný i dnes (dřevo jako surovina má stále ekonomický význam), zatímco druhý typ se stal spíše okrajovým. Speciálním způsobem hospodaření je myslivost, o které se zmíním v kapitole 4.2. Podle doby, ve které se daný typ hospodaření nejvíce používal, lze dělit hospodaření jiným způsobem – na tradiční a moderní, případně ještě přírodě blízké (prosazované v poslední době) (Hédl et al., 2011). Tradiční formy hospodaření se používají podle archeologických dokladů už tisíce let (např. Haneca & Beeckman, 2005), u nás minimálně od 14. století, kdy o tom existují písemné doklady (viz Szabó 2010a). Pařeziny a pastevní lesy ale byly většinou už v 19. století převedeny na vysoký les a s tím byly i opuštěny ostatní formy tradičního hospodaření, například hrabání steliva, zejména v termofytiku však někde vydržely až do meziválečného období. Od 19. století tak začaly převládat moderní způsoby hospodaření založené převážně na plantážním hospodaření, na malých plochách pak speciální režimy (obory, chráněná území – nejstarší rezervace u nás jsou Žofín a Hojná Voda založené roku 1838). V posledních letech se kromě ekologicky motivovaného přírodě blízkého začínají objevovat snahy o znovuzavedení tradičního hospodaření (web 1), zvláště v lesích soukromých vlastníků a státem spravovaných rezervacích.

#### **4.1.1. Lesnické hospodaření a jeho změna**

Cílem lesnického hospodaření je zajištění setrvalého zdroje dřeva, které se odedávna využívá hlavně jako zdroj tepelné energie a ke stavebním účelům. Výsledkem různých požadavků na kvalitu dřeva, jeho množství, druh z hlediska dřeviny a další vlastnosti je určitý hospodářský tvar lesa (v současném lesnictví se používá termín tvar lesa). V zásadě lze rozlišit tři základní možnosti: pařezinu (výmladkový les, tvar lesa nízký), pastevní les a vysoký les. Pařezina slouží převážně k získání palivového dřeva, oproti tomu vysoký les k získání stavebního dřeva a dřevní hmoty k průmyslovým účelům (celulóza k výrobě papíru apod.). Jejich kombinací vzniká další tradiční hospodářský tvar - les střední neboli pařezina s výstavky (jednokmennými, zpravidla vyššími a staršími stromy než výmladky). Pastevní les slouží nejen k pastvě domácích nebo polodivokých zvířat, ale i k získání zimní píce nebo dřeva. Tyto typy lesa byly různě zastoupeny v různých dobách i v různých oblastech, což odráží různé požadavky (průběžně se měnící) a podmínky prostředí. Socioekonomické, politické,

kulturní, přírodní a technologické faktory, které určují podobu krajiny včetně vegetačního pokryvu, se odborně označují jako “driving forces” čili hnací síly (Bürgi et al., 2004; Szabó, 2010b).

#### **4.1.1.1. Dříve a nyní**

Před rozšířením používání uhlí v druhé polovině 19. století bylo nejdůležitějším zdrojem tepelné energie dřevo. Ještě v roce 1847 připadalo 90 % všeho dříví vytěženého v Čechách na dříví palivové, ale už v roce 1900 stavební a jinak užitá dříví převažovalo (Nožička, 1957). V 15. století představoval prodej palivového dřeva přibližně čtvrtinu všech příjmů Mikulovského panství na jižní Moravě (Szabó, 2010a). Bohužel informace tohoto typu jsou zatím v literatuře málo zpracované.

V souvislosti se snížením poptávky po palivovém dřevě se nížinné lesy na našem území během posledních přibližně 200 let postupně změnilly z dřívě převládajících pařezin na dnes naprosto dominující vysoký les. Dalšími důvody pro tuto změnu byla snaha zajistit trvalý výnos a přesvědčení, že předchozí způsob hospodaření lesy plundruje a je zastaralý. Ačkoliv se to obvykle nezmiňuje, přechod na vysoký les usnadnil jistě i rozvoj průmyslu a dostupnost lepších nástrojů na kácení a zpracování dřeva, který umožnil zpracovat poměrně jednoduše i velké kmeny. Monokulturní plantáže holosečného hospodaření mohou být velmi výnosné, avšak objevily se i různé kalamity (v nížinách například sypavka na borovici) a proto se dnes postupně přechází k přírodě blízkému hospodaření (Tlapák & Hošek, 1984). Z hlediska tvaru lesa je podle *Zprávy o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky* (2009) u nás dnes 95,27 % porostní půdy (bez cest, pasek atp.) vysoký les, 0,25 % (což je asi 7 tis. ha) nízký les a 0,09 % střední les (pařezina s výstavky) (web 2). Tato čísla jsou pro celou Českou republiku, nikoliv pouze pro nížinné oblasti, lze však předpokládat, že nízké a střední lesy se vyskytují stejně jako v minulosti převážně právě v nížinách, protože podle výsledků Národní inventarizace lesů je největší podíl nízkých a středních lesů v Jihomoravském, Zlínském a Ústeckém kraji (web 3). Nicméně z výše uvedených čísel je evidentní, že nízký a střední les zabírají naprosto zanedbatelnou plochu lesů v České republice (méně než půl procenta). Navíc naprostá většina z nich je přestárlá, již v minulosti postupně převáděná na vysoký les tzv. vyjednocováním, které vyvrcholilo v 60. letech 20. století (web 2). Fakt, že pařeziny již nejsou obhospodařovány odpovídajícím způsobem také ztěžuje jejich identifikaci, proto je třeba považovat výše zmíněná čísla za přibližná. Dnes jde pouze o strukturální typy, nikoli pařeziny ve smyslu hospodaření. Nicméně jsou doklady (viz např. Novák & Tlapák, 1974; Szabó, 2010b) o zachování a udržování pařezin za účelem získání dřeva až do 40. let 20.

století. Pařezinové hospodářství není v Zákoně č. 289/1995 Sb. o lesích standardně povoleno, protože zákon zakazuje těžbu mýtní úmyslnou (tzn. prováděnou za účelem obnovy porostu) v porostech mladších než 80 let (a typická doba obmýetí pařezin je okolo 20–30 let, ve středověku dokonce 7 let). Z tohoto zákazu je ale možná výjimka.

Za zmínku stojí, že situace ve střední Evropě je jiná než v Evropě jižní a jihovýchodní, kde jsou pařeziny zastoupeny mnohem hojněji než u nás (web 5). V jižní Francii a v severní Itálii jsou běžně k vidění pařeziny s krátkým obmýetím složené z kaštanovníku, topolu nebo habru. Ve Francii nízký a střední les představuje 49 % plochy všeho lesa, v Itálii dokonce 59 % (Peterken, 1993, sekund.). Pařeziny se dokonce nově zakládají (web 5), protože stoupá spotřeba palivového dřeva jako obnovitelného zdroje energie (web 4).

Pastevní les je lesním zákonem bez výjimky zakázán. Zákon č. 289/1995 Sb. doslova zakazuje v lese pást dobytek, umožňovat výběh hospodářským zvířatům a průhon dobytka lesními porosty a to i majiteli nebo nájemci lesa.

#### **4.1.1.2. Pařezina**

Pařezina (angl. coppice, něm. Niederwald) slouží hlavně k pravidelné produkci palivového dřeva. Před rozšířením uhlí od 19. století byla proto nejrozšířenějším typem lesa v nížinách, kde bylo husté osídlení a zároveň většina půdy sloužila zemědělství. Tento typ hospodaření byl pravděpodobně zaveden již před několika tisíciletími (Haneca & Beeckman, 2005; Peterken, 1993; Rackham, 1977). Z českého území existují písemné doklady o pařezině ze 14. století (Szabó, 2010b). Dnes se pařezina v České republice podle statistických záznamů vyskytuje na 0,25 % plochy lesa (Zpráva o stavu lesa, 2009) a je tvořena hlavně všemi druhy dubu včetně nepůvodního ceru, habrem, oběma druhy lip, akátem, topolem, olší, břízou, vrbou, jilmem, jírovcem, někdy i bukem (web 6). Jedná se však o pařeziny většinou přestárlé, z hlediska pařezinového způsobu hospodaření v současné době nefukční.

Stromy se v pařezině obnovují vegetativně výmladky, které vyrůstají ze sekundárních meristémů buď z pařezu nebo z kořenového systému. Doba obmýetí bývala v době kolem 17.-19. století obvykle 10–20 let, ve středověku běžně jen 7 let, ale později (v první polovině 20. století) i třeba 40 let. Obmýetí se prodlužovalo během historie, viz Szabó, 2009). Ten samý strom může být ořezán mnohokrát a věk jedinců může být možná i víc než několik set let. Tímto způsobem se získá velké množství tenkých kmínků, které jsou většinou použity na topení. Nehodí se však příliš pro stavební účely, proto byla pařezina často kombinována s výstavky, kde pařezy s výmladky doplňovalo větší či menší množství jednokmenných

stromů zvaných výstavky (Szabó, 2010b) Pařezina s výstavky (v lesnické terminologii střední les, Obrázek 2) sloužila stejně jako pařezina, výstavky však byly ponechány v delší době obmýtí (často řádově delší), aby mohly dorůst velikosti žádané pro stavební účely. Tyto stromy vznikly buď generativně nebo vybráním a ponecháním jednoho výmladku z polykormonu. Pařeziny mohly sloužit i k pastvě, ale až když výmladky byly dostatečně vysoké (cca 3 až 7 let po smýcení), aby je pasoucí se zvířata nezničila (Peterken, 1993).



Obrázek 2: Pařezina s výstavky (označen šipkou), Itálie, Toskánsko, oblast Pistoia

Větší lesy obhospodařované výmladkovým způsobem byly složeny z mozaiky různě starých oddělení. Pokud je doba obmýtí 20 let, byl les zpravidla rozdělen na díly v počtu násobků 20, z nichž se každý rok jeden díl (zde dvacetina) smýtí. Velikost dílů pochopitelně záleží na velikosti lesa, typu vlastnictví či přírodních podmínkách, bývala ale přibližně stejná jako velikost dnešních oddělení (tedy hektary až desítky hektarů). Často docházelo k úpravám podle momentální potřeby, takže systém nemusel být takto jednoduchý (Peterken, 1993).

Tímto uspořádáním vzniká mozaika různě světlých stanovišť, která se rychle obměňuje. Rozdíl je nejen v tom, že mladý výmladkový porost propouští více světla než starší zapojený, ale také se liší roční doba, kdy je světla nejvíce. V prvních letech po osekání je nejvíce světla v létě, později stejně jako ve vysokém lese už na jaře než vyrostou listy. Zvýšené množství světla po prosekání vyhovuje světlomilným rostlinám (např. prvosence vyšší, *Primula elatior*), které více kvetou i častěji klíčí (Van Calster et al., 2008), naopak stínomilnějším rostlinám vyhovuje starší pařezina. Rychlý a cyklický průběh změn světelných, půdních a



dalších podmínek prostředí umožňuje soužití mnoha různých skupin rostlin, jako např. rostliny jarního aspektu, stínomilné rostliny, rostliny se silnou semennou bankou (Van Calster et al., 2007). Zastoupení druhů v podrostu se mění nejvíce v prvních letech po vytěžení (Ash & Barkham, 1976), důvodem může být třeba to, že velmi světlomilné druhy mizí (přežívají v semenné bance nebo oddencích atp.). Rozdíl světelných podmínek je i na malé škále – pod stromy a mimo ně. Naproti tomu ve vysokém lese jsou světelné podmínky homogennější. Doba obmýtí je mnohem delší a les je celkově stinnější. Vysoké lesy jsou také živinami bohatší než pařeziny, protože nedochází k odnímání biomasy tak často a intenzivně (Hölscher et al., 2001) (toto historicky souvisí také s nelesním hospodařením, konkrétně hrabáním opadu, a současně také s nepřímým lidským vlivem, zejména dusíkatými spady, viz dále). V pařezinách je oproti tomu hospodařením urychlen koloběh živin. I přesto, že je celkové množství minerálních živin v ekosystému menší, jsou v lépe dostupných formách než živiny ve vysokém lese (Hölscher et al., 2001).

Pařezení pravděpodobně pozitivně selektovalo ty druhy stromového patra, které byly schopné rychle obrazit. Obzvláště to platí pro duby (*Quercus robur* a *Quercus petraea*), které rychle regenerují a pokud je obmýtí dostatečně dlouhé (přibližně 20 let) nebo jsou některé duby ponechány jako výstavky, poskytují i žaludy, kterými se krmila domácí prasata (Haneca & Beeckman, 2005; Szabó, 2010a). Naopak jehličnany kromě tisu jsou pro pařeziny nepoužitelné, protože nejsou schopné druhotně zmlazovat z pařezů, ale ve vysokém lese jsou dnes často upřednostňovány, protože mají pro lesní hospodáře jiné, dnes vyhledávané kvality (například rychlý a přímý růst).

#### **4.1.1.3. Pastevní les**

Pastevní les (angl. wood-pasture, něm. Hutewald) může být ztotožňován s lesní pastvou, tyto dva pojmy však neoznačují stejný hospodářský režim. Pastevní les je kombinací pastviny (travního porostu) a solitérních nebo skupinově rostoucích stromů. Tyto stromy mohou být staré i několik set let a působením pastvy obtížně zmlazují. Slouží nejen jako stín pro dobytek, ale i k získávání dřeva (nejen palivového, ale i třeba prutů pro košíkářství) a také letniny, což je listí a větve na krmení dobytka. Letnina má větší výživovou hodnotu než tráva a navíc se snáze ručně sklízí, proto to byl v minulosti důležitý zdroj píce. Po zkrmení zbude palivové dřevo. Stromy určené k získání letniny nebo prutů jsou osekávány hlavovým řezem asi v 1 až 3 metrech (angl. pollarding, něm. Schneitelung) nebo jsou ponechány některé hlavní větve, které pak bohatě obráží (angl. shredding, Obrázek 3), někdy se využívá i pařezení (angl. coppicing, viz výše), ale to je v pastevním lese značně nevýhodné, protože stromy často

nedokáží pořádně zmladit. Právě kvůli zamezení vstupu dobytka byly pařeziny v prvních letech po těžbě pečlivě oploceny. Tyto tři typy (pollarding, shredding a coppicing) však tvoří v podstatě kontinuum (Sádlo et al., 2008).



Obrázek 3: Shredding na vrbě živě v Měsci, okres Slaný

Dnes se u nás pastevní lesy nevyskytují, protože pastva v lese (což je automaticky vztahováno i na případný pastevní les) je zakázána již od poloviny 18. století Tereziánským lesním řádem z roku 1754 a její zákaz trvá i podle současného lesního zákona. Pastva v lese v menší míře však probíhala dlouho po jejím zákazu, postupně však zmizela spolu s nárůstem hrabání steliva kvůli stále častějšímu celoročnímu ustájení domácích zvířat (“zemědělská revoluce” na konci 18. a počátku 19. století) (Bürgi, 1999). Bývalé pastevní lesy dnes můžeme identifikovat podle kombinace nápadně starých stromů a až o několik generací mladších jedinců, které vyplnily volný prostor po převodu pozemku na vysoký les. Je však vždy třeba ověřit v historických pramenech, jestli se nejedná o bývalý střední les, který má podobnou věkovou a prostorovou strukturu. Jedna z možností vidět bývalý pastevní les je rezervace Soutok (Moravy a Dyje), kde se navíc v rámci ochrannářských opatření mezi stromy stále seče, čímž se zachovává prostorová struktura (i když pastva a seč mají na společenstvo jiný vliv, viz např. Schlaghamersky et al. (2007) nebo Jacquemyn et al. (2011)). Pastevní lesy jsou stále relativně běžnou součástí lesního hospodaření v jižní a jihovýchodní Evropě. Tamní pastevní lesy jsou narozdíl od středoevropských stále funkční. Jejich problémem je ale naopak přílišná pastva, takže nezmlazují a stárnou (Bergmeier et al., 2010).

Co se týče stromového patra, je pastevní les málo proměnlivý v čase (ve srovnání s pařezinou). Protože zmlazení je kvůli působení dobytka obtížné až nemožné, stromy mohou být staré i stovky let. Zároveň bývají rozmístěny poměrně řídké, takže je podrost značně kontrastní – pod stromy stinný, jinde velmi osluněný. Na staré stromy pastevních lesů je vázána řada živočichů, obzvláště bezobratlých, kteří se vyvíjí v mrtvém osluněném dřevě (např. tesařík obrovský, *Cerambyx cerdo*) nebo v dutinách, které vznikají v ořezávaných nebo před povětrnostními podmínkami nechráněných stromech (např. páchník hnědý, *Osmoderma eremita*). Tyto druhy se mohou vyskytovat i v pařezinách s výstavky. Z obratlovců vyskytujících se typicky v pastevních lesích (případně v pařezinách) jmenujme dudka chocholatého (*Upupa epops*), skřivana lesního (*Lullula arborea*) a plcha zahradního (*Eliomys quercinus*) (Konvička et al., 2006).

Na podrost kromě různého zastínění stromy působí také pasoucí se zvířata - hovězí dobytek, kozy, ovce, koně, prasata a husy (Bergmeier, 2010). Podle Sádla a kol. () krávy a ovce spásají hlavně bylinný podrost, bez velkého výběru. Hovězí dobytek navíc pľdu a podrost rozdupává, nerad se dere do houřtin. Kozy naproti tomu spásají i dřeviny, kam až dosáhnou nebo vylezou, proderou se i hustším křovím a podrost rychle ničí (zvláště dřeviny v něm). Navíc si kozy vybírají jen některé druhy rostlin. Prasata v lese plošně a hluboko ryjí (Pistoia, 2009), proto byla mnohde pastva prasat zakazována už ve středověku (i když podle zdrojů uvedených Nožičkou (1957) naopak bývaly šetřeny před těžbou duby, protože poskytovaly pastvu prasatům). Prasata mohou mít i pozitivní vliv na les tím, že obracejí pľdu, pohřbívají i vynášejí semena a tak ovlivňují jejich klíčení a podobně. Působením zvířat vzniká mozaika různě živinami bohatých míst na malém měřítku.

Vlivem pastvy se v podrostu šíří druhy, které pasoucí se zvířata opomíjí. Mohou to být druhy jedovaté, pichlavé nebo jinak nechutné. Zároveň s nimi mají výhodu druhy rostlin, které snadno regenerují jako jsou například trávy. Zmlazení stromů je omezeno na semenáčky přežívající v zápoji zmíněných rostlin nebo v hromadách větví (Bakker et al., 2004).

#### **4.1.1.4. Vysoký les**

Vysoký les se skládá z jednotlivých stromů, které mají generativní původ (ze síje semen, ze sazenic nebo z přirozeného zmlazení náletem). Vyznačuje se zpravidla dlouhým produkčním obdobím. K vysokému lesu se počítá i nepravá kmenovina, což je pařezina, která se nesmýtí v běžném cyklu, ale nechá se růst déle a z každého polykormonu se ponechá jen jeden nebo

několik málo kmenů (web 6). Les obhospodařovaný přírodě blízkým způsobem má v současném pojetí také tvar vysokého lesa.

Dříve se vysoký les vyskytoval hlavně v horách a příhraničních oblastech, v hustě osídlené nížině byl výjimečný. Dnes je u nás naopak téměř výhradním typem lesnického hospodaření. Jeho obnova u nás dnes probíhá téměř výhradně sadbou (web 5), ale například v Gruzii, Slovinsku nebo Rakousku je většina lesů obnovována samovolně, přirozeně (web 5).

Dřevo pocházející z vysokého lesa bývalo používáno hlavně ve stavebnictví (nejen na stavbu budov, ale i výdřevy dolů a podobně). Důležitým využitím byla také výroba šindele, někdy se toto dřevo používalo i k pálení dřevěného uhlí nebo popela (Nožička, 1957) Dnes se získané dřevo používá i jako palivové a k ostatním účelům, ke kterým dříve sloužilo dřevo z pařezin. Je ovšem nutno připomenout, že palivového dřeva již zdaleka není třeba takové množství.

#### **4.1.2. Ostatní typy hospodaření (nelesnické)**

Nelesnické hospodaření mohlo být poměrně volně kombinováno s lesnickým. Zmínit je možné hrabání steliva, kosení lesní trávy, pálení dřevěného uhlí, pálení popela, smolaření, včelařství, řezání větví a vršků stromů k označení výčepu piva, loupání stromů (k získání lýka i kůry, zvláště dubové), sběr lesních plodů a hub, sběr klestí, česání lesního chmele atp. (Nožička, 1957; Szabó 2010b).

Hrabání steliva bylo významné zvláště v oblastech a dobách, kde byl nedostatek jiné podestýlky pro domácí zvířata. Spočívalo ve vyhrabání opadu a stařiny podrostu, čímž se z lesa odneslo nezanedbatelné množství biomasy a docházelo tak k výraznému ochuzení úživnosti společenstva. Zároveň se změnila struktura, mikroklima a vodní režim povrchu (což způsobilo například větší vysoušení v suchém období), zvýšila se fluktuace teplot, změnilo se pH půdy atd. (shrnuto v Sayer, 2006). Pro produkci dřeva představovalo ochuzení problém, proto bylo hrabání steliva postupně omezováno až bylo zakázáno spolu s lesní pastvou v polovině 18. století, nicméně v některých oblastech probíhalo ještě relativně nedávno (do 50. až 70. let) (Konvička et al., 2006). Dnes se hrabání steliva v našich zemích neprovádí.

---

## **4.2. Velcí herbivoři**

Přežvýkaví kopytníci mají jako největší herbivoři v našich lesích velký vliv na jejich dynamiku, druhové složení, podrost a další charakteristiky, záleží ovšem na jejich početnosti, distribuci a druhu. Tyto všechny aspekty se během doby proměnily. Kromě přežvýkavců je důležité i prase divoké, v některých územích mohou hrát významnou roli i hlodavci (např.

bobr) nebo zajícovci. Ostatní zvířata (např. šelmy), mají v rámci celého ekosystému také nezastupitelnou roli, nicméně se domnívám, že z hlediska celkového pohledu na lesní vegetaci je alespoň v současných podmínkách (jejich omezený výskyt a náhrada myslivci) mohu zanedbat.

#### **4.2.1. Vliv herbivorů na ekosystém**

Vliv volně se vyskytující zvěře na les je podobný jako u výše zmíněné pastvy jako hospodářské činnosti. Herbivoři okusují semenáčky a výmladky, žerou podrost, narušují vrchní vrstvu půdy a tím mohou způsobovat erozi, ale také ovlivňovat klíčení semen. Výsledkem je často změna zmlazování stromového a keřového patra, případně ochuzení lesního podrostu. Protože pastva kopytníků je selektivní, dochází také k značnému posunu ve složení lesa (ať už bylinného podrostu nebo semenáčků) (Rackham, 2008).

Podle potravních preferencí (a tedy vlivu na vegetaci) tvoří kopytníci gradient spásači – okusovači, uprostřed stojí potravní oportunisté. Uvedené dělení je převzato podle Bodmera (1990). Každá z těchto strategií pochopitelně ovlivňuje porost jinak. Spásači (angl. grazers, něm. Weidegänger) se živí hlavně travinami, takže jejich potrava má vysoký podíl celulózy, přičemž z výživového hlediska je stejnorodější. Do této skupiny bývá řazen muflon (*Ovis orientalis musimon*) nebo ovce, typickými spásači jsou turovití savci včetně domestikovaných plemen nebo i kůň. Okusovači (angl. browsers, něm. Verbiss) upřednostňují listy dvouděložných rostlin, větvičky dřevin a podobné části, které mají vyšší výživovou hodnotu než tráva a jsou různorodější. Tato strategie je mezi lesními kopytníky častější než spásání (Bodmer, 1990), mezi okusovače patří srnec (*Capreolus capreolus*), los (*Alces alces*), jelenec běloocasý (*Odocoileus virginianus*) a další. Potravní oportunisté jsou pak například jelen (*Cervus elaphus*) nebo daněk (*Dama dama*); složení jejich potravy často záleží na roční době.

Rostliny se samozřejmě spásání a okusu snaží vyhnout nebo se s ním nějak vyrovnat. Podle toho můžeme rozdělit rostliny na rezistentní a tolerantní k pastvě. Rostliny rezistentní se snaží, aby si je zvířata vůbec nevybírala (obsahují jedovaté látky a podobně) nebo se snaží snížit množství spasené biomasy (mají trny, ostny nebo tvrdé listy). Tyto vlastnosti zvyšující resistenci se často objevují nebo se jejich podíl dokonce násobí při zvýšeném tlaku pastvy (např. Takada et al., 2001), avšak tato obrana je energeticky náročná. Z toho vyplývá, že tlak kopytníků způsobuje změny ve složení vegetace (rostliny, které nemají žádnou takovou obranu jsou kompetičně relativně silnější, pokud pastva nepůsobí). Rostliny k pastvě tolerantní jsou typicky trávy, listnaté dřeviny a mnoho druhů pozdního léta (v porovnání s

jarními rostlinami) (Cote et al., 2004). Tyto reagují na pastvu a okus například rychlejším růstem, změnou růstu (rostou kompaktněji, jsou nižší atp.). D. Kuijper et al. (2010) dokonce pozoroval, že druhy k okusu tolerantní a zvěři preferované zmlazují více, pokud je více kopytníků. Nejohroženější okusem jsou pomalu rostoucí rostliny, například druhy stinných lesů, a malé druhy, obzvláště jednoletky, které mohou být zkonsumovány rychle a nemají možnost se obnovit (Augustine & DeCalesta, 2003). Kopytníci se navíc často zaměřují na kvetoucí nebo plodící rostliny (např. Augustine & Frelich 1998).

Protože kopytníci se pasou selektivně, mění složení společenstva a kompetiční vztahy v něm. Směr této změny závisí na tom, jestli si vybírají dominanty nebo nikoliv. Přesto obvykle dojde nakonec k poklesu diversity s tím, do jaké míry převáží tolerantní a rezistentní druhy. Při určité intenzitě pastvy nebo při specifické situaci se může diverzita oproti původnímu stavu zvýšit, např. tak, že pastva brzdí sukcesí ve smyslu zarůstání dřevinami (Hédler et al., 2010). Na lesních světlinách je přednostně vypásán ostružiník *Rubus fruticosus*, tamní dominanta (Kirby & Woodell, 1998), což zvyšuje počet druhů na stanovišti. Ovlivněním kompetice se mění i cykly dusíku a uhlíku, vodní režim, tvorba půdy a další procesy na stanovišti (shrnutí v Hobbs, 1996). Na příliš spásaných stanovištích se snižuje úživnost i akumulace biomasy v podrostu i dřevě (Ammer, 1996). Zvěř se pase v lese zvláště na jaře, v době, kdy podrost nabízí velké množství rostlin a ještě není v dostatečné míře dostupná zelená biomasa na polích atp. Kromě jarních rostlin jsou obzvláště dotčeny druhy, které mají vyšší obsah živin v listech a proto jsou zvěři preferovány (Swift, 1948). Taverna et al. (2005) pozoroval pokles výskytu stálezelených rostlin v podrostu a připisuje to spásání kopytníky stejně jako Cote et al. (2004). Pokud se v lese vyskytují světliny nebo paseky s novou výsadbou, kopytníci (zvláště srnec) dávají přednost pastvě na těchto místech (Kuijper et al., 2009).

Kopytníci působí jako vektor pro semena spásaných i nespásaných (exozoochorie) rostlin. Na rozmnožování rostlin působí i rozrušování a odhalování vrchní vrstvy půdy, kde následně některé druhy lépe klíčí. Většinou se však jedná o druhy ruderalní, např. *Lapsana communis*, *Sonchus oleraceus* nebo *Senecio jacobea*, jak ukazují ve své studii z Milovického lesa Chytrý & Danihelka, 1993).

Vliv kopytníků se neomezuje jen na vegetaci, ale mají značný vliv i na hmyz (Benes et al., 2006; Gómez & González-Megías, 2007), ostatní bezobratlé (Spitzer et al., 2008; Stewart, 2001), ptáky (Fuller, 2001) a malé savce (Flowerdew & Ellwood, 2001).

#### 4.2.2. Zvěř v lese v historických dobách a dnes

Zvěř byla v nížinných lesích ve středověku lokalizována především v oborách a i tam jí bylo méně než dnes ve volné krajině (Rackham, 2008). V Evropě, v severní Americe i v Asii stavy kopytníků v posledních 100 až 200 letech stoupají (R. Fuller & Gill, 2001). V České republice podle myslivecké statistiky činily stavy jelena lesního v roce 2006 158 % stavů v roce 1970, stavy srnce obecného ve stejném roce 153 % stavů v roce 1970. U introdukovaných druhů sudokopytníků je nárůst ještě výraznější – stavy muflona v roce 2006 činily 264 % stavů v roce 1970, daňka 414 % a jelena siky dokonce 855 % tehdejších stavů (Čermák & Mrkva, 2007). Skutečné stavy zvěře jsou ale pravděpodobně ještě vyšší než ty deklarované myslivci.

V počátcích ekologie se studovalo, jak jsou populace herbivorů regulovány predátory a které podmínky prostředí jim nejvíce vyhovují. Během 20. století ovšem přišel obrat, populace kopytníků výrazně vzrostly a dnes je ve většině Evropských zemí i v severní Americe vysoká zvěř považována za přemnoženou a vědci, ochranáři a někteří lesníci se soustředí na její omezení vzhledem k převládajícímu názoru, že vliv přemnožené spárkaté zvěře na ostatní složky společenstev je spíše negativní (Cote et al., 2004).

Nárůst populace kopytníků je způsoben mnoha faktory. Současné hospodaření v lese vytváří více potravy i úkrytů, významné jsou změny v polním hospodaření, které představuje další velký zdroj potravy zvláště v zimním období kromě výrazného příkrmování a dalšího mysliveckého hospodaření. Druhou důležitou změnou je omezené lovení (navíc preferující samce – pro trofeje a protože se tím podporuje růst populace) a vyhubení nebo alespoň omezení přirozených predátorů. Mírné zimy posledních cca 15 let (web 7) navíc umožňují přežití více jedincům. Je možné, že zvýšení počtu kopytníků souvisí i se snížením extenzivní pastvy dobytka v lesích (Fuller & Gill, 2001).

Zvyšování stavu populací lesních kopytníků představuje mimo environmentálního vlivu také problém ekonomický, jak shrnuli Cote et al. (2004). Kromě ničení sazenic, nutnosti ochranných (často velmi drahých) opatření jako jsou např. repelenty, ohradníky nebo individuální ochrana stromků, zvěř snižuje výtěžnost lesa a kvalitu získaného dřeva, kupříkladu strháváním kůry nebo ukusováním vrcholových pupenů. Nepříjemné je, že zvěř se stahuje do částí lesa, které jí nabízejí lepší podmínky, což jsou často ty, které chráníme jako přírodní rezervace. Problémy se netýkají jen lesa, ale i zemědělství, kde působí zvěř značné škody (u nás např. Mikulka et al. 2006), a dopravy, kde dochází k vážným dopravním nehodám zaviněným srážkou se zvěří. Kopytníci jsou také přenašeči a rezervoáry chorob,

kteře mohou ohrozit dobytek nebo i člověka (např. lymeská borelióza nebo tuberkulóza (Clifton-Hadley & Wilesmith, 1991)).

### **4.3. Depozice vzduchem transportovaných látek**

Lidskou činností je uvolňováno do atmosféry velké množství chemických látek, které mohou působit na vegetaci buď přímo, nebo prostřednictvím změn abiotického prostředí. Zvláště důležité jsou sloučeniny dusíku (hlavně  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_x$ ) a síry ( $\text{SO}_2$ ), které způsobují acidifikaci a dusík také eutrofizaci prostředí. Některé látky mohou působit ještě v atmosféře, většina však má na ekosystémy vliv až po dopadu na povrch (depozici). Depozice může být suchá (popílek, prach) nebo mokrá (spad látek spolu se srážkami – horizontálními i vertikálními). Mokrá depozice je významnější v oblastech vzdálenějších zdrojům znečištění a také se lépe měří.

#### **4.3.1. Vývoj znečištění v posledních desetiletích**

Okolo poloviny 20. století vzniklo několik monitorovacích programů sledujících a modelujících emise a depozice všemožných látek znečišťujících životní prostředí a ohrožujících lidské zdraví. Jedním z nich je EMEP (European Monitoring and Evaluation Programme, web 8) shromažďující a publikující data o atmosferickém znečištění v rámci Úmluvy o dálkovém znečišťování ovzduší, který vznikl v roce 1979, ze kterého jsem čerpala většinu následujících dat.

Emise síry v posledních desetiletích výrazně poklesly. V České republice se na emisích  $\text{SO}_2$  podílelo hlavně spalování hnědého uhlí s vysokým obsahem síry v tepelných elektrárnách, které byly částečně omezeny a začaly se používat účinnější filtry. Mezi lety 1980 až 2001 tak poklesl objem vypouštěného oxidu siřičitého o 90 %, stejný trend má i depozice síry. V roce 2001 se pH dešťové vody zvýšilo na 4,8 z 3,7 v roce 1980.

Vývoj emisí oxidů dusíku v letech 1980 až 2001 se podle zprávy EMEP (Lövbld et al., 2004) liší v jednotlivých Evropských zemích. V některých emise poklesly až o 50 % (Německo, Švýcarsko), v jižní Evropě spíše zůstaly nezměněny nebo dokonce rostly. Pokud poklesly, mohou za to obvykle zdroje jako elektrárny, průmysl a domácnosti, naopak emise z dopravy v mnoha zemích spíše rostou (např. v České republice (Bartnicki & Lövbld, 2004)). Uvolňování amoniaku do atmosféry souvisí hlavně se zemědělstvím, na eutrofizaci má ovšem přibližně stejný vliv jako všechny zdroje oxidů dusíku dohromady. Podle Thimoniera et al. (1992) je amoniak nejdůležitější zdroj eutrofizace krajiny. Pokles  $\text{NO}_x$  i  $\text{NH}_4$  v atmosféře je



různý v různých zemích, obvykle odpovídá emisím. Země střední Evropy (včetně České republiky) mají v těchto letech pokles nejvyšší – o 20 % obsahu  $\text{NH}_4$  a o 50 % obsahu  $\text{NO}_2$ . Klesající tendence je patrná i z novějších dat (do roku 2008) (*Statistická ročenka životního prostředí České republiky 2009*, 2009), ale Hruška & Cienciala (2001) míní, že v České republice již byly vyčerpány všechny možnosti výrazného snížení těchto emisí, a pokles proto bude v příštích desetiletích stagnovat.

Atmosféra je samozřejmě znečištěna mnoha dalšími látkami pocházejícími z průmyslu a jiných lidských činností, které se ukládají do půdy a mohou potenciálně ovlivňovat vegetaci. Mezi tyto látky patří například těžké kovy (zvláště rtuť, olovo a kadmium) a obtížně rozložitelné organické látky (jako jsou polychlorované bifenyly a další). Bohužel jejich vliv na vegetaci nížinných temperátních lesů, její složení a diverzitu není příliš zpracován v literatuře, přestože se ví, že se v rostlinách ukládají a že toto ukládání má je ovlivněno i ostatními znečišťujícími látkami (například přes pH) (např. Escarré et al., 2010). Emise těchto látek také podle zprávy EMEP klesají.

#### **4.3.2. Vliv na vegetaci – eutrofizace**

Mnoho studií (viz kapitola o změnách vegetace, např. McCollin, 2000; Thimonier et al., 1992) z posledních desetiletí popisujících změny vegetace dochází k závěru, že v podrostu temperátních lesů přibývá druhů eutrofních, dusíkem bohatých stanovišť (např. *Galeopsis tetrahit*, *Rubus idaeus*, *Aegopodium podagraria*). Tento posun ve vegetaci je pozorovaný zvláště na místech, kde je dusík limitujícím faktorem a je proto přičítán hlavně atmosférickým depozicím (shrnutí např. v Bobbink et al., 2010). Jsou i jiná vysvětlení kupříkladu lesnická probírka (Thimonier et al., 1992) nebo celková změna hospodaření v lese související s menší intenzitou odnímání biomasy a tedy hromadění živin (viz kapitola 4.1 Hospodaření).

Podle dostupné evidence Bobbink et al. (2010) soudí, že roční hranice depozic dusíku zapříčiňující změny ve vegetaci je menší než 20 kg/ha, pro citlivá společenstva dokonce může být až 10-15 kg/ha. Přitom depozice pro jednotlivá místa jsou mnohem vyšší, např. Hruška & Cienciala (2001) uvádí pro stanici sítě GEOMON v Orlických horách v roce 1998 depozici dusíku 22,3 kg/ha na volné ploše a 47,3 kg/ha pod korunami smrků. Je ovšem třeba uvést, že se v rámci dané sítě jedná o extrémní případ.

Dusík pochází hlavně ze zemědělství (hnojení a hospodářských zvířat (Ferm, 1998)), průmyslového spalování a z dopravy (výfukové plyny) a jeho emise se prudce zvýšily okolo roku 1950 a od té doby stagnují, ačkoliv se proměňuje zastoupení jednotlivých znečišťovatelů (v posledních letech například stoupá vliv dopravy). Přibližně od roku 1970 je také mnohem větší užití dusíkatých hnojiv v zemědělství, což odráží i pozorování eutrofnější vegetace na okraji lesa oproti jeho středu (i když je možné i že atmosferická depozice je také větší na okraji) (Thimonier et al., 1992).

Co se týče vlivu depozice dusíku na lesní podrost, Gilliam (2006) shrnul tento průběh: prvotní nárůst pokryvnosti, pokles druhové bohatosti ztrátou druhů schopných žít i na méně dusíkem bohatých stanovištích, pokles druhové vyrovnanosti (evenness) kvůli několika nitrofilním dominantám, ztráta biodiverzity. Tento průběh vznikne podle Gilliama (2006) ovlivněním šesti základních procesů závislých také na dusíku – kompetice, herbivorie, mykorrhiza, patogeny, invaze, žízalí společenstva. Kromě posunu spektra bylinných druhů společenstva může vlivem depozice dusíku docházet i k homogenizaci vegetace (Hülber et al., 2009) například vlivem homogenizace mozaiky dostupnosti dusíku v půdě (Hutchings, John, & Wijesinghe, 2003), nebo ke snížení celkového počtu druhů. Zvláště ohrožená jsou živinami chudá společenstva, kde se vyskytují druhy adaptované na stres z nedostatku živin, ale neschopné konkurovat ostatním při zvýšení úživnosti stanoviště (Maskell et al. 2010). Listnaté lesy (i lesy obecně) díky své prostorové struktuře získávají z atmosféry větší množství dusíku než nelesní vegetace (Hruška & Cienciala, 2001).

#### **4.3.3. Vliv na vegetaci – acidifikace**

Acidifikace způsobená dusíkem i sírou je v nížinných lesích méně pozorována, je však možné, že do určité míry je zvláště na bohatých půdách schopných účinně pufovat změny pH jen zmírněna depozicí dusíku a zastíněna reakcí rostlin na zvýšenou úživnost (Thimonier et al., 1992). Větší pozornost je věnována okyselení půd v horských oblastech, zvláště na polsko-německo-českých hranicích, kde obrovské množství polutantů (zvláště oxidu siřičitého) vypouštěných z tepelných elektráren vyvolalo masivní úhyn lesů (McNeill, 2000). Existují však studie ukazující, že acidifikace probíhá i v nížinách. Baeten et al. (2009) pozoroval nejen změny ve vegetaci, které je možné přičíst právě acidifikaci sledovaného území mezi lety 1954 až 2000, ale i měřil pH půdy, které signifikantně pokleslo.

Kromě atmosferických depozic může být nižší pH způsobeno i složením stromového patra (van Dobben & de Vries, 2009), stárnutím lesa nebo lesním hospodařením (Durak, 2010).

#### **4.4. Invaze a expanze**

Složení společenstev a druhovou bohatost i diverzitu mohou značně ovlivnit invazní i expanzní rostliny. Oba termíny označují druhy intenzivně se šířící do nových stanovišť nebo oblastí, rozdíl mezi nimi je v původu. Invazní rostliny pochází z jiné části světa a do oblasti, kterou invadují se museli dostat a úspěšně se tam uchytit. Proto počet invazních rostlin roste s pohybem osob a materiálu po celé zeměkouli. Expanzní rostliny jsou naopak domácí, které se začali intenzivně šířit v oblasti svého přirozeného výskytu. Důvodem pro jejich šíření mohou být například změněné abiotické podmínky.

Počet druhů klesá s nadmořskou výškou, případně roste do středních poloh a pak prudce klesá (Rahbek, 1995). S nadmořskou výškou klesá také počet invazních druhů, ale mnohem rychleji, takže jsou nížinná společenstva více invadovaná (Chytrý & Pyšek, 2008). Nížinné oblasti temperátní zóny by měly být jedno z nejvíce invadovaných území světa (Chytrý & Pyšek, 2008). Také v České republice je více invazních i původních, druhů v nížinách. Tato závislost platí i v rámci jednoho biotopu. Neofytní invazní rostliny nejsou vázány na určité biotopy, ale spíše korelují s nadmořskou výškou, ve které se vyskytují (Chytrý et al., 2008). To, že se archeofyty přednostně vyskytují v hustě osídlených a zemědělsky intenzivně využívaných oblastech, není překvapivé, protože archeofyty většinou domigrovaly a etablovaly se během rozšiřování zemědělství od neolitu.

Zakladatel studia invazních organismů (Elton, 2000) říká, že druhově bohatá stanoviště jsou odolnější invazi. S ním však polemizuje Chytrý et al. (2008), který zjistil, že společenstva v České republice, která mají hodně původních druhů, mají i více neofytů a archeofytů. Podle Chytrého jsou obecně málo invadovaná stanoviště živinově chudá, málo narušovaná a ta která mají dostupnost limitujících zdrojů v čase vyrovnanou, takže například rašeliniště nebo vřesoviště. Toto zjištění podporují i např. Stohlgren et al. (1999). Řešení mohou nabídnout Herben et al. (2004), kteří zjistili, že korelace velikosti území a počtu invazních druhů je záporná na malých územích, ale kladná nebo není přítomna na velkých územích.

Významnou roli na změnu podrostu mohou hrát i invaze případně expanze ostatních organismů, nejen rostlinných druhů. Příkladem může být plzák portugalský (*Arion lusitanicus*) nebo grafióza jilmu (von Oheimb & Brunet, 2007).

## **5. Shrnutí**

Téma procesů působících na dynamiku lesní vegetace a téma dynamiky samotné je velmi obsáhlé a těžko uchopitelné. Z části proto, že je velmi kontroverzní, střetávají se nad ním ekologičtí aktivisté, vědci, lesní hospodáři, myslivci, politici, ekonomové i široká veřejnost, a z části proto, že je velmi komplexní. Postihuje nejen geobotaniku jakožto vědu o vegetaci, ale také ostatní botanické obory (při studiu vlivu polutantů je třeba vědět o fyziologii), zemědělství a lesnictví (přeci jen je jednou z hlavních funkcí lesa funkce produkční), zoologii (jedná se o celý komplexní ekosystém), pedologii, chemii, fyziku (zvláště meteorologii), historii (písemnou i archeologii) a částečně se dotýká i ostatních společenských věd, především v případě, že je třeba aplikovat zjištěné poznatky do ochrany přírody, hospodaření nebo využít v ostatních celospolečenských zájmech. Přesto jsem se pokusila ho stručně shrnout a tato práce mi bude sloužit jako základ pro mojí diplomovou práci. V té se budu zabývat opakováním historických fytoecologických snímků, jejich srovnáním se současným stavem a pokusím se využít i ostatní zdroje informací, které mi pomohou určit procesy probíhající v lesích termofytika.

## **6. Poděkování**

Děkuji především svému školiteli Radimu Hédlovi za trpělivou pomoc a podrobné komentáře ke vznikající práci. Dále děkuji Markétě Pospíškové a Janu Smyčkovi za přečtení a korekturu textu a i všem ostatním, kteří mi pomohli se sháněním literatury, cennými radami i milým slovem.

## 7. Použité zdroje

### Literatura

Amar, A., Smith, K. W., Butler, S., Lindsell, J. a, Hewson, C. M., Fuller, R. J., et al. (2010). Recent patterns of change in vegetation structure and tree composition of British broadleaved woodland: evidence from large-scale surveys. *Forestry*, 83(4), 345-356. doi: 10.1093/forestry/cpq017.

Ammer, C. (1996). Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest ecology and management*, 88(1-2), 43-53. Elsevier.

Anon, 2009. *Statistická ročenka životního prostředí České republiky 2009* Cenia., Ministerstvo životního prostředí.

Ash, J. E., & Barkham, J. P. (1976). Changes and Variability in the Field Layer of a Coppiced Woodland in Norfolk, England. *The Journal of Ecology*, 64(2), 697. doi: 10.2307/2258779.

Augustine, D. J., & DeCalesta, D. (2003). Defining deer overabundance and threats to forest communities: from individual plants to land- scape structure. *Ecoscience*, (10), 472–86.

Augustine, D. J., & Frelich, L. E. (1998). Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. *Conservation Biology*, 12(5), 995–1004. Wiley Online Library.

Baeten, L., Bauwens, B., De Schrijver, A., De Keersmaeker, L., Van Calster, H., Vandekerckhove, K., et al. (2009). Herb layer changes (1954-2000) related to the conversion of coppice-with-standards forest and soil acidification. *Applied Vegetation Science*, 12(2), 187–197. Wiley Online Library.

Bakker, E. S., Olf, H., Vandenberghe, C., De Maeyer, K., Smit, R., Gleichman, J., et al. (2004). Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, 41(3), 571-582.

Bakker, J. P., Olf, H., Willems, J. H., & Zobel, M. (1996). Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7(2), 147-156. doi: 10.2307/3236314.

Bartnicki, J., & Lövblad, G. (2004). *EMEP Assessment Part II National Contributions. Assessment*. Oslo. Retrieved from <http://www.emep.int/assessment/final.html>.

Benes, Jiri, Cizek, O., Dovala, J., & Konvicka, Martin. (2006). Intensive game keeping, coppicing and butterflies: The story of Milovicky Wood, Czech Republic. *Forest Ecology and Management*, 237(1-3), 353-365. Elsevier Science Bv. doi: 10.1016/j.foreco.2006.09.058.

- Bergmeier, E., Petermann, J., & Schröder, E. (2010). Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: diversity, threats and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 19(11), 2995-3014. doi: 10.1007/s10531-010-9872-3.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., et al. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological applications*, 20(1), 30-59. Ecological Soc Amer.
- Bodmer, R. (1990). Ungulate frugivores and the browser-grazer continuum. *Oikos*, 57(3), 319-325.
- Bogucki, P., & Grygiel, R. (1993). The First Farmers of Central Europe: A Survey Article. *Journal of Field Archaeology*, 20(4), 399-426.
- Busch, G., Lammel, G., Beese, F., Feichter, J., Dentener, Fj, & Roelofs, G. (2001). Forest ecosystems and the changing patterns of nitrogen input and acid deposition today and in the future based on a scenario. *Environmental science and pollution research*, 8(2), 95-102. Ecomed Publishers.
- Bürgi, M. (1999). A case study of forest change in the Swiss lowlands. *Landscape ecology*, 14(6), 567–576. Springer.
- Bürgi, M., Hersperger, A. M., & Schneeberger, N. (2004). Driving forces of landscape change – current and new directions. *Landscape Ecology*, 19(8), 857-868. doi: 10.1007/s10980-004-0245-8.
- Carranza, M. L., Ricotta, C., Fortini, P., & Blasi, C. (2003). Quantifying landscape change with actual vs. potential natural vegetation maps. *Phytocoenologia*, 33(4), 591-601. doi: 10.1127/0340-269X/2003/0033-0591.
- Chytrý, M., & Danihelka, J. (1993). Long-term changes in the field layer of oak and oak-hornbeam forests under the impact of deer and mouflon. *Folia Geobotanica*, 28(3), 225–245. Springer.
- Chytrý, Milan. (2011). Thermophilous oak forests in the Czech Republic: Syntaxonomical revision of the Quercetalia pubescenti-petreae. *Folia Geobotanica*, 32(3), 221-258.
- Chytrý, Milan, Jarosik, V., Pyšek, P., Hájek, O., Knollová, I., Tichý, L., et al. (2008). Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology*, 89(6), 1541-53.
- Chytrý, Milan, & Pyšek, P. (2008). Invaze nepuvodnich druhu v rostlinnych společenstvech. *Zprávy České botanické společnosti*, (3), 17-40.
- Clifton-Hadley, R., & Wilesmith, J. (1991). Tuberculosis in deer: a review. *Veterinary Record*, 129(1), 5-12. BMJ Publishing Group Limited. doi: 10.1136/vr.129.1.5.
- Cote, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., & Waller, D. M. (2004). Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 113-147. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725.



- Cousins, S. A. O. (2001). *Analysis of land-cover transitions based on 17th and 18th century cadastral maps and aerial photographs*. *Landscape Ecology* (Vol. 16, pp. 41-54-54). Springer Netherlands. doi: 10.1023/A:1008108704358.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Bardat, J., Wattez-Franger, A., Saguez, R., et al. (2005). Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest. *Annals of forest science*, 62(4), 313–323. doi: 10.1051/forest.
- Dobben, H. van, & Vries, W. de. (2009). Relation between forest vegetation, atmospheric deposition and site conditions at regional and European scales. *Environmental pollution (Barking, Essex : 1987)*, 158(3), 921-33. Elsevier Ltd. doi: 10.1016/j.envpol.2009.09.015.
- Durak, T. (2010). Long-term trends in vegetation changes of managed versus unmanaged Eastern Carpathian beech forests. *Forest Ecology and Management*, 260(8), 1333-1344. Elsevier B.V. doi: 10.1016/j.foreco.2010.07.026.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirt, V., Werner, W., & Paulissen, D. (1991). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18.
- Elton, C. S. (2000). *The ecology of invasions by animals and plants* (p. 181). University of Chicago Press.
- Escarré, J., Lefèbvre, C., Raboyeau, S., Dossantos, A., Gruber, W., Cleyet Marel, J. C., et al. (2010). Heavy Metal Concentration Survey in Soils and Plants of the Les Malines Mining District (Southern France): Implications for Soil Restoration. *Water, Air, & Soil Pollution*, 216(1-4), 485-504. Springer. doi: 10.1007/s11270-010-0547-1.
- Ferm, M. (1998). Atmospheric ammonia and ammonium transport in Europe and critical loads: a review. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 51(1), 5-17-17. Springer Netherlands. doi: 10.1023/A:1009780030477.
- Flowerdew, J. R., & Ellwood, S. A. (2001). Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry*, 74(3), 277-287. doi: 10.1093/forestry/74.3.277.
- Fuller, R. J. (2001). Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. *Forestry*, 74(3), 289-298. doi: 10.1093/forestry/74.3.289.
- Fuller, R., & Gill, R. (2001). Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry*, 74(3), 193. Inst Chartered Foresters.
- Gilliam, F. S. (2006). Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 94(6), 1176-1191. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01155.x.
- Gómez, J. M., & González-Megías, A. (2007). Long-term effects of ungulates on phytophagous insects. *Ecological Entomology*, 070130195410002-??? doi: 10.1111/j.1365-2311.2006.00859.x.
- Haneca, K., & Beeckman, H. (2005). Growth trends reveal the forest structure during Roman and Medieval times in Western Europe: a comparison between archaeological and actual oak

ring series (*Quercus robur* and *Quercus petraea*). *Annals of forest science*, 62(8), 797–805. doi: 10.1051/forest.

Herben, T., Mandak, B., Bimova, K., & Munzbergova, Z. (2004). Invasibility and species richness of a community: A neutral model and a survey of published data. *Ecology*, 85(12), 3223–3233. Ecological Soc Amer.

Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L. G., Grashof-Bokdam, C., & Lawesson, J. (1999). An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91(1), 9–22. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00045-2.

Hobbs, N. (1996). Modification of ecosystems by ungulates. *The Journal of Wildlife Management*, 60(4), 695–713. JSTOR.

Hrouda, P. (1999). Hlívy a houževnaté houby České a Slovenské republiky. In L. Jankovský, R. Krejčíř, & V. Antonín (Eds.), *Houby a les* (pp. 245–246). Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita.

Hruška, J., & Cienciala, E. (Eds.). (2001). *Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd - limitující faktor současného lesnictví*. Česká geologická služba.

Hutchings, M. J., John, E. A., & Wijesinghe, D. K. (2003). Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology*, 84(9), 2322–2334. Eco Soc America.

Hédl, R. (2005). Sledování změn vegetace. In D. Vačkář (Ed.), *Ukazatele změn biodiverzity* (p. 171–194). Academia.

Hédl, R., Kopecký, M., & Komárek, J. (2010). Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions*, 16(2), 267–276. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00637.x.

Hédl, R., Szabó, P., Riedl, V., & Kopecký, M. (2011). Tradiční lesní hospodaření ve střední Evropě I. Formy a podoby. *Živa*, 59(2), 61–63.

Hölscher, D., Schade, E., & Leuschner, C. (2001). Effects of coppicing in temperate deciduous forests on ecosystem nutrient pools and soil fertility. *Basic and Applied Ecology*, (2), 155–164. Elsevier. Retrieved May 9, 2011, from <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1439179104700389>.

Hülber, K., Dirnböck, T., Kleinbauer, I., Willner, W., Dullinger, S., Karrer, G., et al. (2009). Long-term impacts of nitrogen and sulphur deposition on forest floor vegetation in the Northern limestone Alps, Austria. *Applied Vegetation Science*, 11(3), 395–404. doi: 10.3170/2008-7-18489.

Jacquemyn, H., Mechelen, C. V., Brys, R., & Honnay, O. (2011). Management effects on the vegetation and soil seed bank of calcareous grasslands: An 11-year experiment. *Biological Conservation*, 144(1), 416–422. Elsevier Sci Ltd. doi: 10.1016/j.biocon.2010.09.020.

Jones, E. (1945). The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. *New Phytologist*, 44(2), 130–148. JSTOR. Retrieved May 8, 2011, from <http://www.jstor.org/stable/2428813>.

Keith, S., Newton, A. C., Morecroft, M. D., Bealey, C. E., & Bullock, J. M. (2009). Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276(1672), 3539–44. doi: 10.1098/rspb.2009.0938.

Kirby, K. J., & Woodell, S. R. J. (1998). The distribution and growth of bramble (*Rubus fruticosus*) in British semi-natural woodland and their implications for nature conservation. *Practical Ecology Conservation*, (2), 31–41.

Konvička, M., Čížek, L., & Beneš, J. (2006). *Ohrožený hmyz nížinných lesů: ochrana a management* (2nd ed.). Olomouc: Sagittaria.

Kubíková, J., Adámek, M., & Špryňar, P. (2007). Hranice mezofytika a termofytika na jihovýchodním okraji Prahy na příkladu dvou izolovaných chráněných území – přírodní památka Pitkovická stráž a přírodní památka V hrobech. *Natura Pragensis*, 18, 183–198.

Kuijper, D. P. J., Cromsigt, J. P. G. M., Churski, M., Adam, B., Jędrzejewska, B., & Jędrzejewski, W. (2009). Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1528–1535. doi: 10.1016/j.foreco.2009.07.010.

Kuijper, D., Jędrzejewska, Bogumiła, Brzeziecki, B., Churski, Marcin, Jędrzejewski, Włodzimierz, & Żybura, H. (2010). Fluctuating ungulate density shapes tree recruitment in natural stands of the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Vegetation Science*, 21(6), 1082–1098. doi: 10.1111/j.1654-1103.2010.01217.x.

Levin, S. a. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6), 1943. doi: 10.2307/1941447.

Ložek, V. (2000). Termofytikum-mezofytikum-oreofytikum a měkkýši. *Živa*, 48(4), 177–179.

Ložek, V. (2007). *Zrcadlo minulosti - Česká a slovenská krajina v kvartéru* (p. 198). Praha: Dokořán.

Lövblad, G., Tarrasón, L., Tørseth, K., & Dutchak, S. (2004). *EMEP Assessment Part I. European Perspective. The Norwegian Meteorological Institute, Oslo, Norway*. Oslo. Retrieved May 5, 2011, from <http://www.emep.int/assessment/final.html>.

Magurran, A. (2004). *Measuring biological diversity* (p. 256). Blackwell Science.

Maskell, L. C., Smart, S. M., Bullock, J. M., Thompson, K., & Stevens, C. J. (2010). Nitrogen deposition causes widespread loss of species richness in British habitats. *Global Change Biology*, 16(2), 671–679. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02022.x.

McCollin, D. (2000). The flora of a cultural landscape: environmental determinants of change revealed using archival sources. *Biological Conservation*, 92(2), 249–263. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00070-1.

- McKinney, M., & Lockwood, J. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, *14*(11), 450-453.
- McNeill, J. R. (2000). *Something new under the Sun: an environmental history of the twentieth-century world*. New York: W.W. Norton & Company.
- Mikulka, J., Charvát, A., & Štrobach, J. (2006). Problematika škod působených zvěří na zemědělských plodinách. In J. Dvořík, J. Kamler, & D. Vaca (Eds.), *Problematika škod působených zvěří na zemědělských plodinách* (pp. 29 - 33).
- Naaf, T., & Wulf, M. (2010). Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation*, *143*(4), 848-855. Elsevier Ltd. doi: 10.1016/j.biocon.2009.12.027.
- Novák, A., & Tlapák, J. (1974). Historie lesů v Chráněné krajinné oblasti Český Kras. *Bohemia Centralis*, *3*, 9-40.
- Nožička, J. (1957). *Přehled vývoje našich lesů*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství.
- Oheimb, G. von, & Brunet, J. (2007). Dalby Söderskog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest. *Acta Oecologica*, *31*(2), 229-242. doi: 10.1016/j.actao.2006.12.001.
- Olden, J. D. (2006). Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, *33*(12), 2027-2039. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x.
- Peterken, G. (1993). *Woodland conservation and management* (second.). London: Chapman & Hall.
- Porhajašová, J., Petřvalský, V., Šustek, Z., Urminská, J., Ondříšek, P., & Noskovič, J. (2008). Long-termed changes in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in a field treated by organic fertilizers. *Biologia*, *63*(6), 1184-1195. doi: 10.2478/s11756-008-0179-8.
- Rackham, O. (1977). Neolithic woodland management in Somerset levels: Garvin's Walton Heath, and Rowland's tracks. *Somerset Levels Papers*, (3), 65-71.
- Rackham, O. (2008). Ancient woodlands: modern threats. *The New phytologist*, *180*(3), 571-86. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02579.x.
- Rahbek, C. (1995). The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, *18*(2), 200-205. doi: 10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341.x.
- Reinds, G. J., Posch, M., & Vries, W. de. (2009). Modelling the long-term soil response to atmospheric deposition at intensively monitored forest plots in Europe. *Environmental pollution (Barking, Essex : 1987)*, *157*(4), 1258-69. Elsevier Ltd. doi: 10.1016/j.envpol.2008.11.046.

- Roleček, J. (2005). Vegetation types of dry-mesic oak forests in Slovakia. *Preslia*, 77, 241-261.
- Roleček, J., Chytrý, Milan, Hájek, M., Lvončík, S., & Tichý, L. (2007). Sampling design in large-scale vegetation studies: Do not sacrifice ecological thinking to statistical purism! *Folia Geobotanica*, 42, 199-208.
- Rooney, T. (2008). Comparison of co-occurrence structure of temperate forest herb-layer communities in 1949 and 2000. *Acta Oecologica*, 34(3), 354-360. Elsevier Masson SAS. doi: 10.1016/j.actao.2008.06.011.
- Rooney, T., Olden, J., Leach, M., & Rogers, D. (2007). Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation*, 134(3), 447-450. doi: 10.1016/j.biocon.2006.07.008.
- Růžička, V., & Zacharda, M. (2010). Variation and diversity of spider assemblages along a thermal gradient in scree slopes and adjacent cliffs. *Polish Journal Of Ecology*, 58(2), 361-369.
- Sayer, E. J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(1), 1-31. doi: 10.1017/S1464793105006846.
- Schlaghamersky, J., Sidova, A., & Pizl, V. (2007). From mowing to grazing: Does the change in grassland management affect soil annelid assemblages? *European Journal of Soil Biology*, 43, S72-S78. Elsevier France-Editions Scientifiques Medicales Elsevier. doi: 10.1016/j.ejsobi.2007.08.054.
- Skalický, V. (1988). Regionálně fytogeografické členění. In S. Hejný & B. Slavík (Eds.), *Květena České socialistické republiky* (p. 103–121). Praha: Academia.
- Spitzer, L., Konvicka, M., Benes, J., Tropek, R., Tuf, I., & Tufova, J. (2008). Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. *Biological Conservation*, 141(3), 827-837. doi: 10.1016/j.biocon.2008.01.005.
- Stewart, A. J. A. (2001). The impact of deer on lowland woodland invertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. *Forestry*, 74(3), 259-270. doi: 10.1093/forestry/74.3.259.
- Stohlgren, T. J., Barnett, D., Flather, C., Fuller, P., Peterjohn, B., Kartesz, J., et al. (2006). Species Richness and Patterns of Invasion in Plants, Birds, and Fishes in the United States\*. *Biological Invasions*, 8(3), 427-447. Springer. doi: 10.1007/s10530-005-6422-0.
- Stohlgren, T. J., Binkley, D., Chong, G., Kalkhan, M., Schell, L., Bull, K., et al. (1999). Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, 69(1), 25-46. Ecological Soc Amer.
- Swift, R. W. (1948). Deer Select Most Nutritious Forages. *The Journal of Wildlife Management*, 12(1), 109-110.

Szabó, P. (2009). Open woodland in Europe in the Mesolithic and in the Middle Ages: Can there be a connection? *Forest Ecology and Management*, 257(12), 2327-2330. doi: 10.1016/j.foreco.2009.03.035.

Szabó, P. (2010a). The end of common uses and traditional management in Central European woods. In I. Rotherham, M. Agnoletti, & C. Handley (Eds.), *End of Tradition? History of Commons and Commons Management* (Vol. 8). Landscape Archaeology and Ecology.

Szabó, P. (2010b). Driving forces of stability and change in woodland structure: A case-study from the Czech lowlands. *Forest Ecology and Management*, 259(3), 650-656. doi: 10.1016/j.foreco.2009.11.026.

Sádlo, J., Pokorný, P., Hájek, P., Dreslerová, D., & Cílek, V. (2008). *Krajina a revoluce, významné přelomy ve vývoji kulturní krajiny českých zemí*. Malá skála.

Takada, M., Asada, M., & Miyashita, T. (2001). Regional differences in the morphology of a shrub *Damnacanthus indicus*: An induced resistance to deer herbivory? *Ecological Research*, 16(4), 809-813. doi: 10.1046/j.1440-1703.2001.00436.x.

Taverna, K., Peet, R. K., & Phillips, L. C. (2005). Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. *Journal of Ecology*, 202-213. doi: 10.1111/j.1365-2745.2004.00965.x.

Thimonier, A., Dupouey, J., & Timbal, J. (1992). Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, 55(1-4), 149-167. doi: 10.1016/0378-1127(92)90098-T.

Thimonier, a, Dupouey, J. L., Bost, F., & Becker, M. (1994). Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist*, 126(3), 533-539. doi: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb04252.x.

Tlapák, J., & Hošek, E. (Eds.). (1984). *Vývoj lesnictví v českých zemích v první polovině 20. století*. Praha: Zemědělské muzeum.

Van Calster, Hans, Baeten, L., Deschrijver, A., Dekeersmaecker, L., Rogister, J., Verheyen, K, et al. (2007). Management driven changes (1967–2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 241(1-3), 258-271. doi: 10.1016/j.foreco.2007.01.007.

Van Calster, Hans, Baeten, Lander, Verheyen, Kris, De Keersmaecker, Luc, Dekeyser, S., Rogister, J. E., et al. (2008). Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understorey vegetation in a former coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 519-528. doi: 10.1016/j.foreco.2008.04.042.

Vašátko, J. (1992): *Historický vývoj kultivace krajiny. Atlas životního prostředí a zdraví obyvatelstva ČSFR*, Brno–Praha.

Veverková, A. (2010). *Sledování dlouhodobých změn lesní vegetace za použití historických fytocenologických snímků*. Main.

Vrška, T., & Hort, L. (2003). Terminologie pro lesy v chráněných územích. *Lesnická práce*, 82(11).

Walter, H., & Breckle, S.-W. (2002). *Walter's Vegetation of the earth: the ecological systems of the geo-biosphere*. Springer.

Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279-338.

Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213–251. JSTOR.

*Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2009*. (2009). . Praha: Ministerstvo zemědělství.

Čermák, P., & Mrkva, R. (2007). Škody zvěří – neřešený eskalující problém. In V. Pešková, J. Holuša, & J. Liška (Eds.), *Aktuální Problémy Ochrany Lesa* (pp. 39 - 45).

## Internetové zdroje

(web 1) <http://www.nizkyles.cz/> (cit. 2011-05-09)

(web 2)  
[http://www.uhul.cz/il/vysledky/cr/6\\_4\\_struktura\\_lesa.php?co=Cel%E1+%C8R&kde=.%2Fcr%2F](http://www.uhul.cz/il/vysledky/cr/6_4_struktura_lesa.php?co=Cel%E1+%C8R&kde=.%2Fcr%2F) (cit. 2011-04-14)

(web 3) [www.uhul.cz](http://www.uhul.cz) (cit. 2011-04-14)

(web 4)  
[http://www.sswm.info/sites/default/files/reference\\_attachments/SPINELLI%202006%20Short%20Rotation%20Coppice%20Production%20in%20Italy.pdf](http://www.sswm.info/sites/default/files/reference_attachments/SPINELLI%202006%20Short%20Rotation%20Coppice%20Production%20in%20Italy.pdf) (cit. 2011-05-05)

(web 5)  
[http://www.foresteurope.org/filestore/foresteurope/Publications/pdf/state\\_of\\_europes\\_forests\\_2007.pdf](http://www.foresteurope.org/filestore/foresteurope/Publications/pdf/state_of_europes_forests_2007.pdf) (cit. 2011-05-05)

(web 6) [http://www.uhul.cz/il/vysledky/zl/4\\_4\\_struktura\\_lesa.php](http://www.uhul.cz/il/vysledky/zl/4_4_struktura_lesa.php) (cit. 2011-04-15)

(web 7)  
[http://portal.chmi.cz/files/portal/docs/meteo/ok/klimazmena/files/cc\\_chap06.pdf](http://portal.chmi.cz/files/portal/docs/meteo/ok/klimazmena/files/cc_chap06.pdf) (cit. 2011-05-09)

(web 8) [http://www.emep.int/index\\_assessment.html](http://www.emep.int/index_assessment.html) (cit. 2011-05-07)