

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra fyzické geografie a geoekologie



Bakalářská práce

**PROSTOROVÝ PATTERN STROMŮ V EKOTONU HORNÍ  
HRANICE LESA**

**SPATIAL PATTERN OF TREES WITHIN TREELINE ECOTONE**

**Šárka Zákravská**

**Praha 2011**

**Vedoucí bakalářské práce: Mgr. Václav Treml, Ph.D.**

## Zadání bakalářské práce

**Název práce: Srovnání prostorové struktury ekotonu alpské hranice lesa v úsecích se vzestupnou a stagnující tendencí**

### Cíle práce

1. Zpracovat rešerši na téma: (a) změny polohy horní hranice lesa v Evropě, (b) prostorová struktura ustupujících a expandujících plošek, (c) prostorový pattern stromů na horní hranici lesa, (d) metody popisu prostorového pattern;
2. Popsat specifika horní hranice lesa v Krkonoších;
3. Srovnat odlišnosti v prostorovém uspořádání stromů v úsecích se vzestupnou a stagnující tendencí horní hranice lesa v Krkonoších;

### Použité pracovní metody, zájmové území, datové zdroje

*Metody: (1) rešerše; (2) vektorizace stromů na předem vymezených plochách, kde došlo ke vzestupu nebo stágnaci horní hranice lesa v období 1936-1964 (podklad: historické ortorektifikované letecké snímky); stanovení následujících charakteristik pro každý strom: plošný pokryv, nadmořská výška; a pro každou plochu: hustota stromů, pokryv stromů, počet stromů, uspořádání stromů pomocí Ripley K-funkce a metody nejbližšího souseda; (3) vyhodnocení pomocí analýzy variance, zda se dané charakteristiky liší na plochách se stagnující nebo vzestupnou tendencí.*

Datum zadání: 31.10. 2010

Jméno studenta: Šárka Zákřavská

Podpis studenta:..........

Jméno vedoucího práce: Václav Tremel

Podpis vedoucího práce: ..........

## **Prostorový pattern stromů v ekotonu horní hranice lesa**

### **Abstrakt**

Bakalářská práce se věnuje pohybu horní hranice lesa a zvláště její prostorové mozaice. Součástí práce je popis základních charakteristik a hypotéz vzniku horní hranice lesa, současný pohyb horní hranice lesa ve vybraných evropských pohořích a jeho možná vysvětlení. Cílem praktické části bakalářské práce bylo zjistit, zda má typ prostorové mozaiky vliv na posun horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek, konkrétně na území západních Krkonoš. K tomu byly použity ortorektifikované letecké snímky z let 1936 a 1964. Prostorová mozaika byla počítána pomocí analýzy Ripley K-funkce a metody nejbližšího souseda na 110 vymezených čtvercích (o velikosti strany 30 m) v expandující části ekotonu a na 110 čtvercích ve stagnující části ekotonu. Výsledky nenaznačují, že by nějaký typ prostorové mozaiky přispíval k posunu horní hranice lesa, neboť na většině ploch ve stagnující i expandující části ekotonu se nacházela stejná prostorová mozaika.

**Klíčová slova:** horní hranice lesa, ekoton, prostorová mozaika, Krkonoše

## **Spatial pattern of trees within treeline ecotone**

### **Abstract**

The main part of my bachelor thesis is focused on treeline advance and on its spatial pattern especially. The theoretic part is consisted of a description of basic properties, hypothesis of treeline formation, current treeline movements in chosen European mountains and their potential explanations. The aim of the practical part was to discover whether the type of spatial pattern affects treeline dynamics. Namely, the western part of the Giant Mountains was taken as a surveyed territory. Ortorectified aerial photographs from years 1936 and 1964 were used when doing comparison. Spatial pattern was counted by "Ripley's K-function" and by the method of "Average Nearest Neighbour" on 110 defined squares (size 30 m) in the expanding part of the ecotone and on 110 defined squares in its stagnation part. Results don't indicate that some type of spatial pattern support treeline advance. The same spatial pattern was found both in major parts of stagnation and the expanding part of the ecotone.

**Key words:** treeline, ecoton, spatial pattern, Giant Mountains

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a pramenů uvedených v přehledu literatury.

V Praze dne:

Podpis:

## **Poděkování**

Děkuji panu Mgr. Václavu Tremlovi, Ph.D., vedoucímu této práce, za trpělivé vedení této práce, podmětne rady a připomínky.

## OBSAH

<b>1. Úvod</b> .....	<b>7</b>
1. 1 Základní informace o horní hranici lesa .....	8
1. 2 Současné a nedávné změny na horní hranici lesa v Evropě .....	12
1. 3 Prostorový pattern stromů na horní hranici lesa .....	23
1. 4 Krajině-ekologický pohled na expanzi, ústup plošek a ekotonů.....	27
<b>2. Specifika horní hranice lesa v Krkonoších</b> .....	<b>30</b>
<b>3. Metodika</b> .....	<b>32</b>
<b>4. Výsledky</b> .....	<b>34</b>
<b>5. Diskuze</b> .....	<b>38</b>
<b>6. Závěr</b> .....	<b>40</b>
<b>7. Seznam použité literatury</b> .....	<b>41</b>
<b>8. Přílohy</b> .....	<b>46</b>

## 1. Úvod

Horní hranice lesa je nejdůležitější vegetační linie v horských oblastech, která rozděluje pohoří na dvě základní oblasti – oblast horskou a oblast alpinskou. Na této linii dochází k výrazné změně geografických a ekologických faktorů, které působí na růst rostlin (Jeník 1961). Horní hranice lesa je obecně chápána jako přechodová zóna mezi uzavřeným subalpinským/montánním lesem a alpským stupněm, kde dominují trávy (Holtmeier 2003). Za obecnou příčinu formování horní hranice lesa je považováno limitní rozšíření vzrostlých stromů nízkou teplotou (Körner & Paulsen 2004), proto má současné oteplování velký vliv na posun horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek (např. Devi et al. 2007, Shiyatov et al. 2005). Studium horní hranice lesa je vhodné pro získání prvních výsledků odezvy současné klimatické změny v regionálním i místním měřítku, ale měli by se používat pouze hranice lesa bez orografických a antropogenní vlivů (Holtmeier & Broll 2005). Pokud dojde k posunu horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek, může tím dojít k ovlivnění regionálního a lokálního klimatu, koloběhu uhlíku, pedogeneze, distribuce rostlinných společenstev, populací živočichů a celkové biodiverzity. Ve vysokých pohořích může mít posun horní hranice lesa stabilizační funkci před lavinami, erozí a dalšími svahovými pohyby, a tím snižovat nebezpečí pro lidi žijící v údolích (Holtmeier & Broll 2007). Posun horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek však není celosvětový fenoménem (Holtmeier & Broll 2007), protože horní hranici lesa ovlivňují další environmentální faktory, mezi které patří topografie, půdní vlastnosti, nebo lidské či biotické ovlivnění. Stromy na horní hranici lesa odpovídají na měnící se podmínky změnou růstu, růstových forem, změnou regenerace a prostorové mozaiky (Holtmeier & Broll 2005). Prostorová mozaika popisuje jakým způsobem jsou stromy uspořádány, různé typy prostorové mozaiky mohou různě ovlivňovat dynamiku hranice lesa. Porozumění prostorové mozaice a její dynamice umožňuje hodnocení krajinných změn v minulosti a odhadovat, jak budou rostlinná společenstva reagovat na budoucí změny (Young & León 2007).

Cílem předkládané bakalářské práce je zpracovat rešerši týkající se dynamiky a prostorové struktury ekotonu horní hranice lesa. Dalším cílem je pak srovnat odlišnosti v prostorovém uspořádání stromů v úsecích se vzestupnou a stagnující tendencí horní hranice lesa v Krkonoších.

V první části bakalářské práce bude popsána základní charakteristika horní hranice lesa a její současné a nedávné pohyby ve vybraných evropských pohořích. Dále se budu zabývat expanzí a ústupem plošek a ekotonů z krajině-ekologického hlediska, prostorovou strukturou na horní hranici lesa a specifiky horní hranice lesa v Krkonoších. V praktické části práce srovnávám parametry prostorové mozaiky stromů v úsecích hranice lesa se vzestupnou a stagnující tendencí v západních Krkonoších.

## 1.1 Základní informace o horní hranici lesa

### *Pojem horní hranice lesa*

Pojem „hranice lesa“ se používá pro charakteristiku přechodu lesa do bezlesí v důsledku environmentálního gradientu, kterým je teplota, množství srážek, dostupnost živin (Körner 1999). Holtmeier a Broll (2005) rozlišují čtyři typy hranice lesa: orografickou, edafickou, antropogenní a klimatickou. Orografická hranice lesa se obvykle vyskytuje v horských oblastech, kde se často nachází strmé skalní stěny, kamenná moře, suťové kuželi a laviny, které mohou limitovat růst lesa v relativně nízké nadmořské výšce, zatímco osamoceně se stromy mohou vyskytovat ve vyšších polohách chráněných od těchto destruktivních činitelů. Edafická hranice je často špatně rozlišitelná od orografické hranice, nachází se například na nestabilních a pohybujících se svazích, nebo v místech s nedostatkem půdní vlhkosti a živin. Zvláště v Evropě se často setkáváme s antropogenní hranicí lesa, která vznikla následkem činností člověka. V Alpách se odhaduje snížení oproti potenciální klimatické hranici je v průměru o 150-300m (Holtmeier & Broll 2005). Antropogenní hranice lesa vzniká hlavně odlesňováním a poškozováním lesních porostů. Může vzniknout i nepřímým důsledkem, jakým je například vytváření hladkých travnatých ploch nad horní hranicí lesa, na kterých dochází ke vzniku a rozvoji lavin (Plesník 1971).

Existence horní hranice lesa je primárně závislá na teplotním deficitu určujícím délku vegetační sezóny (Holtmeier 2003). Teplotní deficit je velice komplexní faktor, který není závislý pouze na klesající teplotě s rostoucí nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou, ale záleží také na větru, délce období se sněhovou pokrývkou, půdní vlhkosti a na sezónních teplotních rozdílech (Holtmeier & Broll 2005). Teplota půdy a vzduchu během vegetační sezóny, radiace, doba sněhové pokrývky ovlivňují růst, zrání a metabolické funkce stromu (Tranquillini 1979 in Wieser & Tausz 2007). Přejít lesa do bezlesí v důsledku rostoucí nadmořské výšky se označuje termínem alpínská nebo horní hranice lesa (Plesník 1971). Současní autoři preferují termín horní hranice lesa více než alpínská, protože pojem alpínská neodpovídá environmentálním podmínkám ve vysokých horách v tropických oblastech (Holtmeier 2003).

Horní hranice lesa, tak jako každá přírodní hranice, je ve skutečnosti přechodem k pásnu, které je ohraničeno dvěma vlastními hranicemi (Armand 1992 in Körner 1998), toto pásmo se nazývá ekoton. Dolní hranici ekotonu přechodu lesa do bezlesí můžeme v horském reliéfu vymezit jako linii, na které se začíná rozpadat souvislý les (často označována jako horní hranice lesa). Horní hranice ekotonu přechodu lesa do bezlesí se nachází buď na horní hranici výskytu stromových druhů (Körner 1999) nebo na horní hranici výskytu různě definovaných stromů, tj. dřevin se vzpřímeným růstem (Jeník & Lokvenc 1962).



### *Hypotézy vysvětlující vznik horní hranice lesa*

Körner (1998) popisuje 5 různých hypotéz, které vysvětlují vznik horní hranice lesa na základě mnoha faktorů. Jedná se o stresovou, disturbanční, reprodukční hypotézu, hypotézu omezených zdrojů a hypotézu růstového omezení. Stresová hypotéza předpokládá, že opakované poškození mrazem, mrazovým vysoušením a fototoxickým účinkem po mrazovém vysoušení zabraňuje růstu stromů ve vyšších nadmořských výškách (Körner 1998). Náhlý a hluboký propad teplot pod nulu může být příčinou vnitrobuněčného promrzání a částečného mechanického poškození buněčných membrán rostlin (Holtmeier 2003). Mrazové vysychání je výsledkem postupné ztráty vody transpirací. Ztráta transpirací nemůže být nahrazována kvůli zmrzlé půdě a částečně zmrzlým pletivům (Herrick & Friedland 1991). Vlivem zvětšování teplotních rozdílů (v důsledku zvýšené insolace na konci zimy) mezi povrchem jehličí a okolním vzduchem dochází u rostlin k větším ztrátám vody (Tranquillini 1966 in Plesník 1971). Nebezpečí zapříčiněné mrazovým vysycháním je časté na slunných místech a místech s nízkou sněhovou pokrývkou (Holtmeier 2003), obzvláště pak pro mladé stromky (Larcher 1963, Marchand & Chabot 1978 in Körner 1998).

Disturbanční hypotéza předpokládá, že omezení růstu stromů na horní hranici lesa je způsobeno mechanickým poškozením. Mechanická poškození jsou způsobena větrem, ledovými krystalky, sněhovými závějemi, lavinami, okusem býložravci a houbovými patogeny.

Reprodukční hypotéza se zaměřuje na problémy s opylením, rozptylem a klíčením semen (Körner 1998). Nižší produkce a klíčivost semen je známa u stromů nacházejících se blízko limitu svého výskytu (Tranquillini 1979 in Trembl 2007). Horní limit produkce životaschopných semen je obvykle níže než fyziologický limit růstu stromů. Klíčení je ovlivněno mnoha faktory (teplotou, půdní vlhkostí, půdní kyselostí, vzdušnou vlhkostí, osvětlením, zeminou) a také závisí na specifických vlastnostech semen. Podmínky pro klíčení nemusí být nezbytně vhodné pro růst semenáčků (Holtmeier 2003). Mnoho semenáčků podlehne poškozením způsobeným klimatickými činiteli (Noble & Alexander 1977 in Holtmeier 2003), neuspějí v boji o živiny, světlo a vláhu s travinami nebo konkurenčními keři nebo jsou poničeny dobyt看em či divokou zvěří (Holtmeier 2003). Semenáčky a mladé stromky rostoucí ve shlucích jsou lépe chráněné před klimatickými stresovými faktory, ale asi po určité době (cca 10 let) začínají být znevýhodněné díky soupeření o vodu, živiny a světlo. Naopak stromky rostoucí pomalu a samostatně se často mohou stát obětí sněhových plísni (Holtmeier 2003).

Hypotéza omezených zdrojů předpokládá, že nedostatek uhlíku nebo živin zamezuje růstu stromů. Uhlík získaný fotosyntézou je částečně spotřebován na dýchání a zbytek nestačí pro úspěšný růst a reprodukci (Körner 1998). Ve studii provedené Susiluotem et al. (2010) ve východní části finského Laponska se zjištěné výsledky výškového a šířkového přírůstku shodovaly s

hypotézou omezených zdrojů. A dále bylo zjištěno, že populace borovice lesní na horní hranici lesa na severních svazích a ve vyšších polohách mají vyšší koncentraci uhlovodíků než na jižních svazích a v nižších místech. Sveinbjörnsson (2000) se domnívá, že vyšší zásoba nestrukturálních cukrů ve stromech na horní hranici lesa je strategie stromu pro přežití extrémních klimatických událostí, které způsobují částečnou ztrátu biomasy (např. opad listí) a je nutné mít v pletivech neustále dostatečnou zásobu stavebních cukrů.

Hypotéza růstového omezení předpokládá, že syntetické procesy, které zabudovávají cukry a aminokyseliny do rostlinného těla nejsou za nízkých teplot dostatečně funkční pro růst rostliny, obnovu pletiv a doplňování odumřelých částí těla (Körner 1998). Dochází k tomu, že rostlina není schopná tvořit nové stavební struktury za nízkých teplot. Tato hypotéza se v současné době zdá za nejpravděpodobnější vysvětlení vzniku horní hranice lesa. (Körner 1999). Dříve se uvádělo, že limitující teplota výskytu stromů se kryje s izotermou 10°C nejteplejšího měsíce, to však bylo pomocí měření na mnoha dalších místech vyvráceno. Körner (1998) uvádí, že zjištěná průměrná teplota vzduchu pro horní hranici lesa ve světě se nachází v rozmezí 5,5 -7,5 °C (na jižní polokouli je vyšší než na severní). Körner & Paulsen (2004) dochází k relativně úzce vymezenému indikátoru polohy horní hranice lesa. Tím je teplota půdy (v hloubce 10 cm pod povrchem, ve vegetačním období) v rozmezí 6,7°C ± 0,8 SD. Půdní teplota (v kořenové zóně) byla vybrána z následujících důvodů: růst kořenů je velice citlivý na teplotu, půdní teplota měřená v hloubce 10 cm (pod uzavřenou stromovou korunou) odpovídá zhruba denním průměrným teplotám vzduchu v koruně stromu. V této hloubce je teplotní variace dostatečně chráněná v hodinovém rozlišení a velká část kořenové biomasy se nachází právě v této hloubce. V hloubce 10cm pod povrchem se změny v teplotě vzduchu projevují se zpožděním 3-4 hodin se sníženou amplitudou (Körner & Paulsen 2004).

Výše uvedené rozdílné hypotézy se nemusí vzájemně vylučovat, ale mohou platit pro různé typy hranice lesa, v závislosti na odlišném typu přechodu zapojeného lesa do bezlesí (přechod prudký, postupný, ostrůvkovitý, a nebo se skládající se z klečových porostů, Harsch & Bader 2011).

### *Co ovlivňuje polohu horní hranice lesa*

V globálním měřítku polohu horní hranice lesa nejvíce ovlivňují teplotní podmínky, které mají vliv na růst stromů, vývoj a přežívání semenáčků. V regionálním a lokálním měřítku se často více uplatňují další charakteristiky daného místa (Körner 2007), mezi které (podle Holtmeiera 2003) patří topografie, ekoklima, půda, druhy vyskytujících se stromů, historie místa a současné dopady lidské činnosti a biotických vlivů.

Tabulka č.1: Faktory ovlivňující polohu horní hranice lesa (Holtmeier 2003)

<b>Topografie</b> - sklonitost - expozice - charakter terénu (konvexní, konkávní,..)	<b>Ekoklima</b> - sluneční záření a teplota - délka vegetační sezóny - doba pokrytí sněhovou pokrývkou	<b>Půda</b> - fyzikální, chemické a biologické vlastnosti - hloubka půdy - množství živin - vlhkost - teplota	<b>Stromové druhy</b> - ekologické vlastnosti - ekologické požadavky - stupeň sukcese - způsob rozmnožování - způsob šíření semen
---	---	--	--

<b>Současné biotické ovlivnění</b> - okus zvěří - pastva - sešlap - hmyzí škůdci - ohrožení plísňemi	<b>Současné lidské ovlivnění</b> - požáry - využívání lesa - pastevectví - turismus	<b>Historie místa</b> - antropogenní ovlivnění - kalamity hmyzích škůdců - přírodní požáry - klimatické ovlivnění, změny klimatu
---	---	--

Mezi topografické faktory patří tvar reliéfu, charakter terénu, sklonitost a expozice. Tvar reliéfu se projevuje skrze modifikaci teplotních poměrů, edafických podmínek, či umožňuje vyšší frekvenci výskytu určitých disturbancí (Tremel 2007). Masivnost a výška pohoří významně ovlivňují výšku horní hranice lesa, neboť masa pohoří vyzdvižená do výšky se rychleji ohřívá a chladne, díky tomu dochází k rychlejšímu střídání teplot (Plesník 1971). Doba trvání sněhové pokrývky a výška sněhu záleží na charakteru terénu (konkávní, konvexní terén), na konkávních místech se drží více sněhu a díky tomu je tam vyšší půdní vlhkost (Holtmeier 2003). V závětrných polohách se uplatňuje mechanická síla sněhových závějí, plazivého sněhu a sněhových lavin, která svým působením snižuje polohu horní hranice lesa (Jeník 1961). Příkladem ovlivnění polohy horní hranice lesa sklonem mohou být strmé svahy, na kterých dochází častěji k rychlým svahovým procesům (mury, sesuvy, sněhové laviny) a tím zabraňují uchycení lesa (Holtmeier 2003). Orientace svahů vůči slunečnímu záření nemá obecně jednoznačný vliv na polohu horní hranice lesa (Paulsen & Körner 2001). Obecně se udává, že horní hranice lesa na severní polokouli leží nejvýše na jižních a jihozápadních svazích (Plesník 1971). Na slunci exponovaných místech není jen tepleji, ale také větší sucho, proto může být v některých klimaticky sušších regionech horní hranice lesa výše na zastíněných místech. Rozdíl v poloze horní hranice lesa mezi zastíněnými a slunnými místy stoupá s rostoucí nadmořskou výškou, největších rozdílů dosahuje v subtropických horstvech (Holtmeier 2003). Největší rozdíly v osvětlení mezi severním a jižním svahem připadají ve středoevropských podmínkách na měsíce mimo vegetační období, čímž ztrácí jejich vliv na významu (Plesník 1971).

Ke klimatickým faktorům ovlivňujícím polohu horní hranice lesa patří působení větru, srážek a slunečního záření. Se stoupající nadmořskou výškou se zvyšuje síla a frekvence výskytu větrů. Mechanické a fyziologické účinky větrů se více projevují výše nad povrchem, a tím brání růstu stromu do výšky. Vítr ovlivňuje výšku a tvar stromu. Rostoucí srážky a oblačnost horní hranici lesa

snižují (Holtmeier 2003), díky tomu se hranice lesa obecně nachází v nižších nadmořských výškách blízko pobřeží v porovnání s vnitrozemím (Sveinbjörnsson 2000). Tuhé srážky ve formě sněhu vytváří souvislou a mocnou sněhovou pokrývku, která chrání v zimě rostliny před poškozením nepříznivým klimatem (Holtmeier 2003), ale v případě vysoké vlhkosti spolu s konstantní teplotou kolem nuly se vytváří pod sněhovou pokrývkou ideální podmínky pro parazitické sněhové plísně jako *Heripitrichia spp.* a *Phacidium spp.*, které napadají oslabené stromy. Velké nebezpečí je zvláště v zimách s mimořádně dlouhou dobou sněhové pokrývky (Aulitzky & Turner 1982 in Wieser & Tausz 2007).

Významným faktorem ovlivňujícím polohu horní hranice lesa je půda se svými fyzikálními, chemickými a biologickými vlastnostmi, hloubkou, množstvím živin, vlhkostí a teplotou (Holtmeier 2003). Nedostatek jemnozrnné půdy je často limitující pro uchycení a růst stromů. Nedostatečné množství živin a minerálů může nastat v důsledku vyluhování, díky periodickému přísunu vody z tající vysoké sněhové pokrývky (Holtmeier 2003). S rostoucí nadmořskou výškou se půda stává minerálně chudší a kyselejší (Plesník 1971). Nízká půdní teplota zkracuje vegetační období, zabraňuje fotosyntéze, kořenové respiraci, růstu kořenů, rozkládání, příjmu živin, klíčení a růstu semenáčků, atd. (např. Aulitzky 1961, Spomer & Salisbury 1968, Havranek 1972 in Holtmeier 2003). Půdní teplota je ovlivněna mnoha faktory: pórovitostí, objemovou hmotností, obsahem humusu, půdní vlhkostí, teplotními podmínkami, druhem a strukturou krajinného pokryvu, radiací, větrem, pohybem vody v půdě, výškou a trváním sněhové pokrývky (Holtmeier 2003). Průměrná půdní teplota se snižuje s rostoucí nadmořskou výškou, ale méně než teplota vzduchu (Holtmeier 2003). Extrémně vysoké půdní teploty v ekotonu horní hranice lesa mohou negativně ovlivnit klíčení, uchycování semen a rozklad odumřelé biomasy. Na jihozápadních svazích pokrytých tmavým a suchým humusem může teplota krátkodobě dosáhnout až 80°C (Holtmeier 2003).

## **1.2 Současné a nedávné změny na horní hranici lesa v Evropě**

Jelikož poloha horní hranice lesa je zejména teplotně limitována (Körner 1999), je možné předpokládat, že se vzrůstem či poklesem teplot bude docházet i k příslušné reakci polohy hranice lesa. Od počátku 19. století je pozorován posun mnoha ekotonů horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek a zeměpisných šířek (např. Camarero & Gutiérrez 2004). Současně se vzrůstající polohou horní hranice lesa je pozorováno zvýšení růstu teplot v ekotonu hranice lesa (např. Motta & Nola 2001, Paulsen et al. 2000). Klimaticky řízené posuny horní hranice lesa jsou modifikovány regionálními a lokálními rozdílnostmi. Měnicí se topografie, zpětný vliv historických disturbancí přírodního a antropogenního charakteru mohou převažovat nad vlivem pomalu vzrůstající průměrné teploty (Holtmeier & Broll 2007).

Podstatným faktorem ovlivňujícím pozici hranice lesa je kompetice stromových druhů tvořících hranici lesa s dominantními travami nebo křovinami nad hranicí lesa (Dullinger et al. 2005). Proto často při oteplení dochází k malému nebo žádnému posunu směrem vzhůru, protože právě konkurenční tlak neumožňuje generativní zmlazování nad hranicí lesa (Slatyer & Noble 1992 in Treml 2007). Rozdíly jsou i v reakci různých stromových druhů horní hranice lesa na klimatické změny (Holtmeier & Broll 2007). Reakce na klimatické změny jsou často protichůdné - vzestup hranice lesa je zapříčiněn vyššími teplotami a naopak pokles vyššími srážkami nebo suchem, (Wilmking et al. 2004). V některých oblastech je ekoton hranice lesa více citlivý na změnu vlhkostních podmínek než na oteplování (např. Lloyd & Graumlich 1997, Daniels & Veblen 2004). Navíc odpověď horní hranice lesa na rostoucí teplotu se může projevat postupným zaplňováním mezer mezi existujícími stromy a stromovými skupinami nebo zvětšením hustoty stromových porostů. Posun horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek s sebou přináší větší expozici větrným podmínkám a následkem toho mrazovému vysoušení, abrazi sněhovými a ledovými krystaly, lámání větví atd. (Holtmeier & Broll 2007). Expanze horní hranice lesa je také ovlivněna lokálním reliéfem - na strmých svazích hranice lesa moc nestoupá (ani stoupat nemůže), naopak na mírnějších svazích se tempo růstu zvyšuje (Holtmeier & Broll 2005). Na pohybu hranice lesa se významně podepsaly imisní spady v druhé polovině 20. století, které vedly k přímému ústupu lesa (Zientarski 1995 in Treml 2007), tak i k poklesu růstu stromů na hranici lesa (Sander et al. 1995).

V Evropě se horní hranice lesa nachází nejvýše v Pyrenejích (2700 m n. m.) a nejniže na severním skandinávském pobřeží (Sveinbjörnsson 2000). Lidské zásahy do ekotonu hranice lesa jsou zřetelné téměř ve všech evropských pohořích. Antropogenní zásahy začaly snižovat hranici lesa ve Švýcarsku před 4000 -5000 lety (Tinner & Theurillat 2003), ve francouzských Alpách před 6000 až 3000 lety (Carcaillet 1998) a v jihozápadních Alpách před 2000 lety (Edouard et al. 1991, Tessier et al. 1993 in Motta & Nola 2001). Od začátku průmyslové revoluce (okolo roku 1850) dochází ve Švýcarsku k útlumu pastevectví a stromy postupně rekolonizují otevřené plochy (Bätzing 1991 in Vittoz et al. 2008). V minulém století došlo vlivem různých společenských změn k výraznému zalesňování v mnoha pohořích - např. ve Švýcarsku se rozloha lesů zvýšila o 30 % (Brändli 2000 in Gehrig-Fasel et al. 2007), na studovaném území v povodí Černé Oravy (region Orava, Polsko) došlo od začátku sledovaného období (r. 1823) téměř ke zdvojnásobení rozlohy lesa (Kozak 2003). Podobné informace jsou známé i z mnoha dalších evropských pohoří. Nicméně je velmi těžké určit hlavní příčinu expanze ekotonu hranice lesa, neboť ústup pastevectví a začátek oteplování klimatu proběhl přibližně ve stejné době (viz např. Motta & Nola 2001).

Případný posun horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek, může výrazně zasáhnout do koloběhu uhlíku. K ovlivnění uhlíkové bilance v ekosystému tundry bude pravděpodobně docházet

například na hranici tundry ve Skandinávii, kde dochází k expanzi křovitých porostů (Oechel et al. 2000). Expanze keřů do alpínské tundry ve Skandinávii je obecně připisována oteplování klimatu (Forbes et al. 2009), jehož aktuální růst je v Arktidě výrazně rychlejší než celosvětový průměr (Serreze et al. 2000). Expanze keřů může ovlivňovat uhlíkovou bilanci v ekosystému tundry. Více uhlíku se bude odbourávat zvýšeným růstem keřů a kolonizací dřívě bez-křovinných oblastí (Oechel et al. 2000). Ke ztrátám uhlíku z půdy může také dojít vlivem zvýšené mikrobiální aktivity v půdě, výsledkem těchto procesů bude rychlejší koloběh uhlíku v půdě (Mack et al. 2004).

V následujícím textu je uveden výtah z případových studií zabývajících se změnou polohy horní hranice lesa ve vybraných evropských pohořích, souhrné informace jsou uvedeny v tabulce č. 2.

Tabulka č. 2: Změna polohy horní hranice lesa v Evropě

Pohoří	Studované území	Metody a data výzkumu	Změna polohy	Autoři článku
Alpy	povodí Val Masino, provincie Sondrio, Lombardie, Itálie	mapování změn krajinného pokryvu, teplotní analýza	+ 199 m/49 let	Díaz-Varela et al. 2010
Alpy	lokalita Ginals a Grächen, jižní Švýcarsko	dendrochronologie, klimatická data	expanze	Vittoz et al. 2008
Alpy	údolí Varaita, JZ regionu Piedmont, Itálie	dendrochronologie, GPS, statistická analýza	expanze	Motta & Nola 2001
Alpy	Údolí Valtellina, NP Stelvio, Centrální italské Alpy, Itálie	dendrochronologie, využití území, statistická analýza	expanze	Lingua et al. 2008
Alpy	Švýcarské Alpy	GEOSTAT, letecké snímky	průměrná expanze 38 m/13 let	Gehrig-Fasel et al. 2007
Pyreneje	pohoří Montseny, Španělsko	klimatická data, letecké snímky	+ 70 m/55 let	Peñuelas & Boada 2003
Pyreneje	lokalita Ordesa, Tessó a Estany de la Pera, Španělsko	dendrochronologické metody, klimatická data	snížení nebo nulový výškový posun	Camarero & Guitiérrez 2004
Pyreneje	Katalánské Pyreneje, Španělsko, Andorra	GIS, letecké snímky, demografická analýza věku stromů, vegetační pokrytí	malá expanze nebo nulový výškový posun	Ninot et al. 2008
Pyreneje	juv. hřbet Pyrenejí, Katalánsko, Španělsko	letecké snímky, statistická analýza	expanze	Améztegui et al. 2010
Skandinávské pohoří	regiony Vågå, Gudmedalen, Geiranger, Bergdalen, Norsko	bitempolární letecké snímky, klimatická data, využití půdy, dendrochronologické metody, ekologické mapování, statistická analýza	malá expanze nebo nulový výškový posun	Rössler et al. 2008

Pohoří	Studované území	Metody a data výzkumu	Změna polohy	Autoři článku
Skandinávské pohoří	lokality: Doyre – j. Norsko, Abisko - s. Švédsko, Joatka – s. Norsko	topografie místa, růstový habitat, současné pasení	expanze	Hofgaard et al. 2009
Skandinávské pohoří	území Torneträsk, severní Švédsko	mikrosatelitní analýza, GPS	expanze	Truong et al. 2006
Skandinávské pohoří	kraje Jämtland a Dalarna, jižní Skandy, Švédsko	klimatická data a monitoring předchozích autorů	průměrná expanze 70-90 m/92 let	Kullman & Öberg 2009
Západní Karpaty	povodí Černé Oravy, severovýchodní část regionu Orava, Polsko	historické mapy, satelitní snímky	expanze	Kozak 2003
Západní Karpaty	hora Velký Gábeľ, Nízké Tatry, Slovensko	statistická analýza dat vegetační kompozice a environmentálních faktorů	expanze	Doležal & Šrůtek 2000
Východní Karpaty	Chornohora, Ukrajinské Karpaty	historické topografické mapy, satelitní snímky	průměrná expanze 47 m/68 let	Sitko & Troll 2008
Ural	východní svah Polárního Uralu, Rusko	dendrochronologie, historické snímky	+ 20-60 m/století	Devi et al. 2007
Ural	pánev řeky Sob, Polární Ural, Rusko	mapování vegetační kompozice a struktury, GIS	+ 35-80 m/90 let	Shiyatov et al. 2005

### Alpy

Díaz-Varela et al. (2010) prováděl výzkum horní hranice lesa v Centrálních Alpách v povodí řeky Val Masino, to se nachází v provincii Sondrio, v regionu Lombardie v Itálii. Průměrný roční úhrn srážek v povodí Val Masino je 1400 mm a průměrná roční teplota je 6,5°C. Horní hranici lesa tvoří hlavně borovice lesní (*Pinus sylvestris*), borovice kleč (*Pinus mugo*), smrk ztepilý (*Picea abies*) a modřín opadavý (*Larix decidua*). Pro výzkum bylo provedeno mapování změn krajinného pokryvu na základě stereoskopických leteckých snímků a teplotní analýza. Během mapování bylo zjištěno, že během let 1954-2003 došlo k posunu všech typů krajinného pokryvu (hustý les, roztroušený les, tundra a ostatní) do vyšších nadmořských výšek. Průměrný posun ekotonu horní hranice lesa za měřených 49 let byl 199 m. Vliv na posun horní hranice lesa má klimatické oteplování, změny ve využití půdy, ale i reliéf, hydrologické poměry a další charakteristiky daného místa (Díaz-Varela et al. 2009).

Vittoz et al (2008) prováděl výzkum horní hranice lesa v Centrálních Švýcarských Alpách na jihu Švýcarska (lokality Ginals a Grächen). Horní hranice lesa v lokalitě Ginals je antropogenního charakteru, zatímco v Grächen se nachází přírodní hranice lesa. Horní hranice lesa v těchto dvou lokalitách se nachází v nadmořské výšce 2100-2580 m n. m. a je tvořena hlavně borovicí limbou

(*Pinus cembra*) a modřínem opadavým (*Larix decidua*). Ve zkoumaném území vzrostla průměrná teplota vzduchu během 20. století ze 4,29°C na 5,24°C. Výzkum byl prováděn na základě porovnávání absolutního přírůstu letokruhů s klimatickými daty, která obsahovala průměrné měsíční teploty a celkové měsíční srážky. Na základě tohoto výzkumu bylo zjištěno, že horní hranice lesa v lokalitě Grächen od roku 1840 stoupala vzhůru a zvyšovala se hustota stromků na horní hranici lesa (Vittoz et al. 2008), což koresponduje se zvýšením teplot na konci Malé doby ledové okolo roku 1850 (Esper et al. 2002 in Vittoz et al. 2008). Poloha horní hranice lesa v lokalitě Ginals není v současnosti v rovnováze s klimatickými podmínkami (protože byla v minulosti ovlivněna lidskou činností), proto se očekává, že bude ještě stoupat. Během zkoumaného období (1750-2000) došlo i ke třem růstovým depresím, všechny byly v souladu s chladnými oscilacemi. První růstová deprese nastala v letech 1815-22 (Vittoz et al. 2008) po výbuchu sopky Tambory v Indonésii, která svou erupcí ochladila celou severní polokouli (Briffa et al. 1998 in Vittoz et al. 2008). Druhé zpomalení růstu nastalo okolo roku 1915 a třetí na konci 70. let 20. století (Vittoz et al. 2008).

Motta a Nola (2001) prováděli výzkum horní hranice lesa v údolí Varaita, na jihozápadě regionu Piedmont v Itálii. Horní hranice lesa ve studované oblasti patří k nejvýše položeným v Alpách a stále se posouvá výše, je tvořena hlavně borovicí limbou (*Pinus cembra*). Během výzkumu byla zjišťována přesná poloha a věk stromů na horní hranici lesa. Naměřená data byla poté statisticky zpracována. Výzkum ukazuje, že od konce 19. století dochází k rekolonizaci horní hranice lesa v důsledku snížením populace a antropogenního tlaku v horách v oblasti Piedmontu. V důsledku toho je velmi problematické odvodit definitivní příčinu posunu horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek, neboť začátek oteplování klimatu a začátek snižování antropogenní tlaku proběhl ve stejné době (Motta & Nola 2001) .

Lingua et al. (2008) prováděl výzkum dynamiky horní hranice lesa se zaměřením na její prostorovou strukturu v horní části údolí Valtellina (Národní park Stelvio - Centrální italské Alpy). Ve studované oblasti jsou průměrné roční srážky kolem 800 mm a průměrná roční teplota vzduchu 2,2°C. Les na horní hranici lesa je tvořen převážně borovicí limbou (*Pinus cembra*), v menším množství se vyskytuje modřín opadavý (*Larix decidua*), smrk ztepilý (*Picea abies*) a borovice kleč (*Pinus mugo*). Ve čtvercích (100x100 m) na horní hranici lesa byl ke každému stromu zjišťován: rostlinný druh, výška, šířka v 50 a 130 cm nad zemí, výška nejnižších větví a věk. Dále byly použity údaje o počtu pasoucích se domácích zvířat v oblasti horní hranice lesa, a na závěr byly výsledky statisticky zpracovány. Ze statistických výsledků bylo zjištěno, že 81 % stromů na horní hranici lesa je mladší 45 let, a že většina stromových druhů i věkových skupin stromů se vyskytuje ve shlukovité mozaice. Výjimkou je pouze borovice kleč (*Pinus mugo*), které má odlišnou mozaiku



(Lingua et al. 2008). Shlukovitá mozaika je pro rostliny výhodná, protože je chrání před extrémními teplotami, nevystavuje je extrémně silnému slunečnímu záření a zvyšuje dostupnost vody a živin díky mykorhízám (Hasselquist et al. 2005). V minulosti bylo zkoumané území silně ovlivněné lidskou činností, avšak v minulých dekádách se stávala přírodní dynamika důležitější a díky ní dochází ve zkoumaném území k expanzi horní hranice lesa, hlavně následkem snižování pasení a odlesňování. Z výsledků je zřejmé, že kompetice a dynamika mezi rostlinnými druhy může hrát důležitou roli ve vývoji dříve lidmi silně ovlivněném prostředí (Lingua et al. 2008).

Gehrig-Fasel et al. (2007) zkoumala změny na horní hranici lesa na území Švýcarských Alp. Severní část Alp je charakteristická oceánickým klimatem, centrální část se vyznačuje kontinentálním klimatem a do jižní části zasahuje mediteránní typ klimatu. Horní hranici lesa v severních švýcarských Alpách tvoří hlavně smrk ztepilý (*Picea abies*), v jižní části se k němu přidává modřín opadavý (*Larix decidua*). Pro výzkum byl použit GEOSTAT (statistika o využití půdy) a letecké snímky. Za sledované období došlo k vzrůstu plochy lesů ve švýcarských Alpách a posunu horní hranice lesa v průměru o 38 m. Pouze 4 % délky horní hranice lesa dosáhla své potenciální horní hranice, zatímco 96 % délky horní hranice lesa se nachází pod potenciální hranicí lesa. Autoři se domnívají, že pohyb horní hranice lesa směrem vzhůru je způsoben hlavně opuštěním pastvin, pouze malý vliv mají klimatické změny (Gehrig-Fasel et al. 2007).

### Pyreneje

Peñuelas a Boada (2003) zkoumali horní hranici lesa v Montseny mountains, které leží na jih od Pyrenejí, v Katalánsku ve Španělsku. Území leží v středomořském regionu s průměrným ročním úhrnem srážek 1000 mm a průměrnou roční teplotou 7°C. Autoři prováděli výzkum na základě klimatických dat a leteckých snímků. Z výsledků byl zjištěn posun horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek, v průměru o 70 m za 55 let (1945-2000). Horní hranici lesa tvoří hlavně buk lesní (*Fagus sylvatica*) v nadmořské výšce 1600-1700 m n. m., v nižším vegetačním stupni jsou dubové lesy (*Quercus ilex*), které se také posouvají do vyšších nadmořských výšek. Postupné oteplování doplněné změnou využívání půdy je příčinou měnícího se rozložení rostlinných druhů v závislosti na nadmořské výšce (Peñuelas & Boada 2003).

Camarero a Gutiérrez (2004) prováděli výzkum horní hranice lesa v lokalitách Ordesa, Tessó a Estanys de la Pera v Pyrenejích. Západ oblasti je ovlivněn Atlantickým oceánem, východ oblasti Středozezemním mořem a centrální část má kontinentální podnebí. Hlavní dřevinou na horní hranici lesa ve studované oblasti je borovice pyrenejská (*Pinus uncinata*), horní hranice lesa v lokalitě Ordesa a Tessó byla v posledních 50 letech ovlivněna antropogenními disturbancemi. Výzkum byl prováděn na základě analýzy klimatických dat, věkové struktury stromů na horní hranici lesa

pomocí dendrochronologických metod a porovnáním historických snímků. Porovnáním snímků za 20. století bylo zjištěno, že se zvyšovala velikost a hustota stromů v ekotonu horní hranice lesa, ale nedocházelo k žádnému pohybu směrem vzhůru. Horní hranice lesa se výrazně posunula během 2. poloviny 19. století, maximální nadmořské výšky dosáhla na začátku 20. století a po roce 1950 docházelo k jejímu snižování. To bylo částečně vysvětleno negativním jevem teplých jar a podzimů (Camarero & Gutiérrez 2004), kdy dochází k dřívějšímu rašení, avšak náhlé mrazy mohou semenáčky usmrtit. Také vysoká teplota na jaře může způsobit rychlé tání sněhu a tím vést k sušším půdám v létě, podobně nízká sněhová pokrývka může zvyšovat úmrtnost semenáčků během zimy (Kullman 1979, Frey 1983 in Camarero & Gutiérrez 2004).

Ninot et al. (2008) prováděl výzkum horní hranice lesa na 12 místech v Katalánských Pyrenejích a Andoře. K výzkumu byla použita vegetační mapa, charakteristika daného místa (skon, charakter reliéfu, substrát a bioklima), dále byla zkoumána struktura ekotonu a populací borovice pyrenejské (*Pinus uncinata*) na horní hranici lesa. Ze zpracovaných výsledků bylo zjištěno, že potenciální horní hranice lesa se nachází ve výšce 2300-2400 m n. m., obecně leží na jižních svazích o 50-150 m výše než na severních. V regionálním měřítku dosahuje potenciální horní hranice lesa nejvyšších nadmořských výšek v osní části centrálních Pyrenejí, vlivem více kontinentálními bioklimatu. Na mnoha místech je současná hranice výrazně snížena oproti potenciální, místy až o 400 m. Během posledních 30 let bylo pozorováno zvyšování hustoty stromů (hlavně borovice pyrenejské) na horní hranici lesa. Tato studie odhaduje, že v blízké budoucnosti nebude docházet k posunu horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek nebo dojde jen k velmi malému posunu. Na jednu stranu se semenáčky nacházejí a usazují nad hranicí uzavřeného lesa, ale na druhou stranu zranitelnost těchto stromů disturbančními faktory, činí z posunu horní hranice lesa do vyšších poloh velmi hazardní proces (Ninot et al. 2008).

Améztequi et al. (2010) zkoumal změnu polohy horní hranice lesa na jihovýchodním hřbetu Pyrenejí v Katalánsku ve Španělsku. Klima studovaného území je silně ovlivněno Středozemním mořem, v nejvyšších polohách dosahuje průměrná roční teplota vzduchu jen 3°C, zatímco v údolí je 12°C. Podobně je to i se srážkami, kterých v ročním průměru spadne v nejvyšších polohách 1400 mm a v údolích jen 700 mm. Horní hranice lesa se ve studované oblasti nachází v nadmořské výšce 1600-2300 m n. m. a je tvořena hlavně borovicí (*Pinus uncinata* Ram.). V průběhu 20. století došlo v této oblasti k silnému vylidnění a opuštění území, na kterém dříve probíhala pastva. Během 20. století došlo také ke zvýšení průměrné roční teploty o 0,83°C a průměrné minimální roční teploty o 2,11°C (Bucker & Dessens 1991 in Améztequi et al. 2010). Ke studiu změn polohy horní hranice lesa bylo využito leteckých snímků z let 1956-2006 a bylo zjištěno, že za sledovaných 50 let došlo ke zvýšení rozlohy lesa o 16,1 % a expanzi horní hranice lesa do vyšších poloh, která však

neprobíhala homogenně (např. na jižních svazích se výrazně uplatňuje vodní stres). Z výsledků je patrné, že větší vliv na změnu polohy horní hranice lesa má využití půdy než klimatické oteplování (Améztequi et al. 2010).

### *Skandinávské pohoří*

Rössler et al. (2008) zkoumal horní hranici lesa ve čtyřech regionech v centrálním Norsku. Region Vågå se nachází v lehce kontinentální klimatu, má nejnižší průměrné srážky (300-500 mm) ze studovaných regionů, průměrná roční teplota je 5,5°C a nadmořská výška horní hranice lesa je 925-1050 m n. m. (potenciální je 1125 m n. m.). Region Geiranger se nachází v lehce oceánickém klimatu s průměrnými ročními srážkami 1500-2000 mm, průměrnou roční teplotou 7°C a horní hranice lesa se nachází ve výšce 750-850 m n. m. (potenciální v 900 m n. m.). Region Gundmedalen leží na rozhraní oceánického a kontinentálního klimatu, průměrné roční srážky jsou 1500-2000 mm, průměrná roční teplota je 6,1°C a horní hranice lesa leží v nadmořské výšce 950-1030 m n. m. (potenciální v 1050 m n. m.). Region Bergsdalen se nachází v oblasti oceánického klimatu, má nejvyšší průměrné roční srážky (3500-4000 mm), průměrnou roční teplotu 5,6°C, horní hranice lesa dosahuje výšky 600-730 m n. m. (potenciální 700 m n. m.). K provedenému výzkumu byly použity bitemporální letecké snímky, klimatická data, údaje o využití půdy, dendrochronologické metody, ekologické mapování a statistická analýza. Výsledky ukazují vzrůst počtu lesních fragmentů a soliterních stromů během poslední dekády 20. století. Ve všech regionech došlo ke zvýšení průměrných ročních srážek a teploty, v regionu Geiranger a Bergsdalen vzrostla teplota pouze v zimních měsících. Vzrůstem teplot ve vegetačním období nedošlo k prodloužení vegetačního období, proto nemohou být pohyby horní hranice lesa interpretovány jako důsledek oteplování klimatu. Celá oblast byla v minulosti velmi ovlivněná lidskou činností, ale od minulého století dochází ke snižování antropogenního tlaku. Autoři usuzují, že změny ve využití půdy měly větší vliv na polohu horní hranici lesa než klimatické změny. Moderní lesnický management a ukončení letního pasení dobytka a ovcí umožňuje regeneraci břízy na mnoha místech ve zkoumaných regionech (Rösslera et al. 2008).

Truong et al. (2006) prováděl výzkum v regionu Torneträsk (v lokalitách Abisko, Karsavagge, Latnjajaure) v severním Švédsku. Území patří do oblasti oceánského klimatu se silným oceánicko-kontinentálním gradientem západ – východ a průměrnou roční teplotou vzduchu -1°C. Pomocí GPS byla určena poloha stromů, mikrosatelitní analýzou byly určeny genetické variability druhů, výsledky pak byly zpracovány statistickou analýzou. Výsledky naznačují, že současný posun horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek v regionu Torneträsk, kterému odpovídají i změny v genetické věkové struktuře na horní hranici lesa, jsou pravděpodobně zapříčiněny oteplováním

klimatu (Truong et al. 2006).

Hofgaard et al. (2009) prováděl výzkum ve Skandinávském pohoří ve třech velmi odlišných regionech a tím navázal na předchozí práce stejného týmu autorů (Dalen & Hofgaard 2005). Region Dovre se nachází na jihu Norska s horní hranicí lesa v nadmořské výšce 1150-1448 m n. m. Region Abisko leží v severním Švédsku a jeho horní hranice lesa je v nadmořské výšce 752-840 m n. m. Region Joatka se nachází v severním Norsku s nízko položenou horní hranicí lesa ve výšce 438-570 m n. m. Všechny tři oblasti se nachází v zóně kontinentálního klimatu, charakteristického nízkými srážkami a velkými rozdíly v teplotách v zimním a letním období. Dovre a Abisko leží v horském terénu, Joatka na náhorní plošině. Ve všech třech oblastech dochází od 80. let 20. století ke zvyšování teploty v zimních měsících, v ostatních měsících se teplota neměnila nebo pouze minimálně a to jen v některých regionech. Během výzkumu byly zjišťovány charakteristiky stromků *Betula pubescens* subsp. *tortuosa* v jednotlivých lokalitách. Mezi zjišťované údaje patří topografická poloha, růstové společenstvo a důkazy současného a historického pastevectví. Z výsledků bylo zjištěno, že stromy nad horní hranicí lesa jsou více časté na jižních svazích než na severních (Hofgaard et al. 2009) a také, že horní hranice lesa je výše na jižních svazích, největší rozdíl mezi polohou horní hranice lesa na jižní a severní straně údolí byl zaznamenán v Abisku – 93 m (Dalen & Hofgaard 2005). To poskytuje potenciální důkaz pohybu horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek v důsledku oteplování klimatu. Jižní svahy jsou kratší dobu pokryty sněhovou pokrývkou a proto je zde delší vegetační sezóna (Hofgaard et al. 2009). Autoři se domnívají, že hlavním kontrolním faktorem pohybu horní hranice lesa je na severu zkoumaného území sníh a na jihu teplota a okus býložravci (Linda & Annika 2005).

Kullman a Öberg (2009) prováděli výzkum horní hranice lesa na území krajů Jämtland a Dalarna v jižních Skandách ve Švédsku. Na severozápadě zkoumané oblasti je slabé oceánské klima směrem na východ a jih se stává více kontinentálnějším. V závislosti na gradientu západ-východ jsou průměrné roční srážky 400-1000 mm a průměrná roční teplota je 1-(-2)°C. Za posledních 131 let zde došlo ke zvýšení průměrné roční teploty o 1,4°C (teplota vzrostala v zimním i letním období), tím došlo ke snížení počtu dní se sněhovou pokrývkou. Horní hranici lesa tvoří hlavně bříza (*Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii*) v nižších polohách ji doplňuje norský poddruh smrku ztepilého (*Picea abies*) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*). V jižních oblastech s kontinentálnějším klimatem a s kratší dobou sněhové pokrývky převládá smrk a borovice. Během posledních 30-40 let nebyl ekoton horní hranice lesa poničen přírodními disturbancemi, území však výrazně ovlivňuje pastva a sešlap způsobený letní pastvou sobů. K výzkumu byla použita klimatická data a monitoring od různých autorů od roku 1915. Z výsledků bylo zjištěno, že na 95 % území došlo v letech 1915-2007 k expanzi horní hranice lesa do vyšších poloh v průměru o 70-90 m, maximálně o 200 m. Do roku

1975 expandovala hlavně bříza, později převažovala expanze smrku a borovice (Kullman & Öberg 2009). Těsný vztah mezi změnou klimatu a pohybem horní hranice lesa je také pozorován na příkladu chladné periody (v 60.-80. letech 20. století), kdy došlo k zastavení, nebo jen velmi malému růstu polohy horní hranice lesa (Kullman 1997 in Kullman & Öberg 2009).

### *Karpaty*

Kozak (2003) prováděl výzkum horní hranice lesa a změn lesního pokryvu v povodí Černé Oravy (severovýchodní část Oravském regionu - Polsko). Tato oblast byla kolonizována Valachy v 16. století a docházelo zde k rozvoji pastevectví. Lidská populace ve zkoumaném území dosáhla svého maxima na začátku 19. století a od poloviny 19. století dochází k vylidňování. K výzkumu byly použity historické mapy, letecké a satelitní snímky. Následně z těchto dat byly odvozeny dva typy krajinného pokryvu: zalesněné a nezalesněné areály. Z výsledků bylo zjištěno, že za celé sledované období (1823-2001) docházelo ke zvyšování rozlohy lesa, zalesněná plocha se skoro zdvojnásobila (ze 47 km<sup>2</sup> na 74 km<sup>2</sup>). Zvětšování plochy lesa je variabilní s nadmořskou výškou, největší přírůstek byl ve výšce 900-1200 m n. m., nižší byl ve výšce pod 800 m n. m. a nad horní hranicí lesa. Zvětšování rozlohy lesů a posun horní hranice lesa směrem vzhůru byl způsoben hlavně snížením antropogenního tlaku ve zkoumaném území (Kozak 2003).

Doležal a Šrůtek (2003) prováděli výzkum horní hranice lesa na severovýchodním svahu hory Velký Gábeľ v Národním parku Nízké Tatry na Slovensku. Toto místo bylo vybráno, protože má typickou vegetační zonaci bez výraznějších disturbančních narušení. Horní hranice lesa se nachází v nadmořské výšce 1510 m n. m. a tvoří ji hlavně smrk ztepilý (*Picea abies*) a borovice kleč (*Pinus mugo*). Během výzkumu byla zjišťována struktura vegetace (stromy, keře, bylina a mechy), výška stromů, sklon svahu a hloubka půdy, ke zpracování byly použity statistické metody. Autoři zjistili, že vegetační změna od keřů k alpickým loukám je spojená s rychlými změnami mezi zastíněními a slunnými místy a rozdílnou výškou sněhu během zimního období. Výsledky naznačují, že variabilita vegetačních společenstev na hoře Velký Gábeľ vzrůstá s variabilitou mikroklimatických a edafických podmínek (Doležal & Šrůtek 2000).

Sitko a Troll (2008) prováděli výzkum změny polohy horní hranice lesa v západní části území Chornohora, které leží v nejvyšší části Ukrajinských Karpat. Studované území je silně ovlivněno lidskou činností, výrazné využívání území začalo v 16. století (Král 1923, Jawor 2004 in Sitko & Troll 2008) a největší intenzifikace dosáhlo na začátku 20. století. Od druhé poloviny 20. století dochází k pomalému, ale stálému opouštění horských pastvin. Ovšem na zkoumaném území se stále nachází několik sezóních farem. Na základě porovnání historických topografických map a současných satelitních snímků byl zjištěn posun horní hranice lesa v průměru o 47 m v letech

1933-2001. Na začátku sledovaného období (r. 1933) ležela horní hranice lesa v průměru ve výšce 1329 m n. m., nejnižší se nacházela ve výšce 1126 m n. m. a maxima dosahovala ve výšce 1604 m n. m. Na konci sledovaného období byla průměrná výška horní hranice lesa 1376 m n. m., nejnižší se nacházela ve výšce 1116 m n. m. a maxima dosahovala ve výšce 1670 m n. m. V roce 2001 tvořil smrk 52 % horní hranice lesa a bříza 48 %, smrková horní hranice lesa se nacházela o 80 m výše než horní hranice lesa tvořená břízou. Horní hranice lesa sousedící s pastvinami zaujímá 72 % délky hranice, zbylých 28 % tvoří hranice s keři, tato hranice se však nachází o 59 m výše. Klimatické zvýšení horní hranice lesa v Ukrajinských Karpatech je velmi vzácné, neboť antropogenní vliv je výrazně důležitější (Sitko & Troll 2008).

### *Ural*

Devi et al. (2007) zkoumal pohyb horní hranice lesa na východních svazích Polárního Uralu v Rusku. Toto území má průměrnou roční teplotu  $-6,4^{\circ}\text{C}$ , průměrné roční srážky 415 mm a vegetační sezóna zde trvá pouze 60 dní. Vzdálený Polární Ural je ideální místo pro studium odpovědi ekosystémů na klimatické změny (Devi et al. 2007), jelikož lidské vlivy jsou zde zanedbatelné a území je bez známek velkých lesních požárů po více než tisíc let (Shiyatov et al. 2005). K výzkumu bylo využito dendrochronologických metod a historických snímků. Porovnáním historických snímků a analýzou věkové struktury stromů byly objeveny oblasti, které jsou nyní pokryté lesem, v minulém století byly bezlesé, avšak na stejném území našel Mazepa (2005) spousty subfossilních stromů, které všechny uhynuly mezi 17. -19. stoletím. Z výsledků bylo zjištěno, že hranice lesa výrazně stoupala (o 20-60 m) během 20. století (Devi et al. 2007). Protože studovaná oblast Polárního Uralu je minimálně ovlivněna lidskou činností (Shiyatov et al. 2005) přisuzuje se pohyb lesa směrem vzhůru a změny růstových forem zejména klimatickým změnám v minulém století (Devi et al. 2007).

Shiyatov et al. (2005) prováděl výzkum pohybu horní hranice lesa v povodí řeky Sob, ve východním Polárním Uralu, v Rusku. Zdejší horní hranice lesa je tvořena hlavně modřínem sibiřským (*Larix sibirica*) a nachází se v oblasti bez antropogenního vlivu. Ve zkoumaném území dochází od 20. let 20. století ke zvyšování průměrné roční teploty a vlhkosti. Letní teplota se zvýšila o  $0,7^{\circ}\text{C}$  a zimní o  $1,1^{\circ}\text{C}$ . Pro studium bylo provedeno mapování vegetační kompozice a struktury, dále bylo zjišťováno mikroklima a půdní vlastnosti. Z výsledků bylo zjištěno, že během posledních 90 let zde došlo ke změnám v kompozici, struktuře a prostorovému rozšíření rostlinných druhů. Stupeň zalesnění ekotonu během této doby výrazně vzrostl a uzavřený či otevřený les expandoval směrem do tundry, o maximálně 80 m. Na několika málo místech došlo v druhé polovině 20. století k degradaci lesa vlivem velkých sněhových závějí (Shiyatov et al. 2005). Podobně jako v

předchozím článku (Devi et al. 2007) je i zde připisován pohyb horní hranice lesa směrem vzhůru oteplování klimatu (Shiyatov et al. 2005).

### *Posuny horní hranice lesa v Evropě - shrnutí*

Ve většině vybraných studií bylo zjištěno, že horní hranice lesa v evropských pohořích v nedávné době zaznamenala růst do vyšších nadmořských výšek. Tato expanze je většinou vysvětlována jako kombinace současného oteplování a snižování antropogenního tlaku v horských oblastech. Pouze na horních hranicích lesa v Polárním Urale autoři pokládají za příčinu expanze jen klimatické oteplování, neboť toto území nebylo člověkem v minulosti výrazně ovlivněno (Shiyatov et al. 2005). Výraznou výjimku tvoří dvě práce z oblasti Pyrenejí, kde horní hranice lesa v poslední době stagnovala nebo mírně klesala. Tento jev lze vysvětlit větší zranitelností porostů během brzkých jar a také vyšší ariditou oproti ostatním lokalitám (Camarero & Gutiérrez 2004).

### **1. 3. Prostorový pattern stromů na horní hranici lesa**

Prostorový pattern (způsob uspořádání, mozaika) stromů popisuje, jakým způsobem jsou stromy uspořádány. Popis prostorové mozaiky je nezbytným krokem k pochopení dynamiky rostlinných společenstev (Watt 1947 in Camarero et al. 2000), k hodnocení minulých a změn a odhadování změn do budoucnosti. Pochopení prostorové struktury, uspořádání a dynamiky v čase může poskytnout nový pohled na ekologické a biogeografické procesy (Young & León 2007). Prostorová mozaika etablovaných stromů je dána lokálními interakcemi mezi abiotickými vstupy a environmentálními podmínkami (Elliott 2011). Nejčastěji se setkáváme se třemi základními typy prostorové mozaiky, kterými jsou: mozaika náhodná, pravidelná a shlukovitá (Camarero et al. 2000). Vegetační mozaika na horní hranici lesa je velmi často silně ovlivněna klimatem a sklonem svahu (Danby & Hik 2007). Shlukovitá prostorová mozaika je více odolná vůči větru a obecně se interiér stromových skupinek vyznačuje příznivějšími teplotními a vlhkostními podmínkami (Elliott 2011). Ve studii Elliotta a Kipfmuellera (2009), která byla provedena na jižních svazích Sangre de Cristo mountains a Pikes Peak (ve Skalických horách, USA) se ukázalo, že stromové porosty s náhodným umístěním stromů jsou v takových lokalitách, kde není potřeba zvýhodnění pozitivními zpětnými vazbami charakteristické pro shluky. Náhodně uspořádané stromy jsou tedy více vyrovnané s klimatickými podmínkami. Naopak vyšší rychlosti větru, relativní vyšší intenzita slunečního záření (jižní svahy na severní polokouli) a s ním spojený vodní stres, logicky zdůvodňuje vznik prostorových shluků stromů na horní hranici lesa (Elliot & Kipfmueller 2009).

Pro určení prostorové mozaiky se používají statistické metody. Mezi nejčastěji používané patří metoda nejbližšího souseda, analýza K-funkce a prostorová autokorelace bodů. Metoda nejbližšího

souseda byla vytvořena Clarkem a Evansem roku 1954. Používá se pro testování, které zjišťuje, zda rozmístění geografických objektů má nějaké rozeznatelné uspořádání. Počítá se podle vzorce:

$$R = r_{obs}/r_{exp}$$

$r_{obs}$  je pozorovaná průměrná vzdálenost mezi nejbližšími sousedy

$$r_{obs} = \Sigma d_i/n$$

$d_i$  je vzdálenost nejbližšího souseda od bodu  $i$

$n$  je počet bodů v daném území. (Před výpočtem je nutné zjistit vzdálenost od každého bodu ke každému bodu, tu nejkratší použít do výpočtu).

$r_{exp}$  je očekávaná průměrná vzdálenost mezi nejbližšími sousedy určená teoretickým vzorcem.

$$r_{exp} = \frac{1}{2\left(\sqrt{\frac{n}{A}}\right)}$$

$n$  je počet bodů v daném území

$A$  je plocha území.

Pokud je výsledek  $R > 1$  vzorec je rozptýlený, pokud  $R = 1$  vzorec je náhodný, pokud  $R < 1$  je vzorec shlukovitý.

Analýza K-funkce (Ripley's K statistic) byla navržena Ripleyem roku 1976, jde o rozšíření statistiky nejbližšího souseda. Výhodou K-funkce je, že umožňuje znázorňovat náhodnost rozmístění bodů v různých prostorových měřítkách (Wong & Lee 2001). Funkce  $K(h)$  je definována jako očekávaný počet objektů do vzdálenosti  $h$  od daného objektu. Provádí se grafické nebo statistické porovnání naměřené K funkce s K funkcí odvozenou z teoretických modelů a posuzuje se typ pozorovaného vzorku (Horák 2002). Před samotným výpočtem je nutné provést několik kroků: 1) zvolení hodnoty  $d$ , která je výrazně menší než  $D$  (vzdálenost mezi dvěma nejvzdálenějšími body), 2) sestavení počtu opakování ( $g = 1$  je začátek procesu), 3) okolo každého bodu  $i$  se vytvoří kruhový buffer s poloměrem  $h$ ,  $h = d * g$ , to znamená, že buffer bude mít velikost  $d, 2d, 3d$ , atd., 4) pro každý bod  $i$  spočítat počet bodů v buffru s poloměrem  $h$  a počet bodů označit písmenem  $n$ , 5) spočítat počet bodů v buffru  $2d, 3d$ , atd., až se  $g = r$  nebo  $g = D/d$ . K- funkce se počítá podle vzorce:

$$K(h) = \frac{A}{N^2} \sum_i \sum_j I_h(d_{ij})$$

$A$  je plocha daného území

$N$  je hustota bodů v daném území

$I_h$  je indikátor funkce,  $I_h = 1$  jestliže  $d_{ij} < h$  a  $I_h = 0$  v ostatních případech

$d_{ij}$  je vzdálenost mezi body  $i$  a  $j$ .



Problémem K- funkce je tzv. hraniční efekt, který nastává při buffrování na okraji území, je nutné ho odstranit. K odstranění hraničního efektu je nejjednodušší použít vážený faktor ( $w_i$ ), který přizpůsobuje neúplný buffer. Vzorec pak má podobu:

$$K(h) = \frac{A}{N^2} \sum_i \sum_j \frac{I_h(d_{ij})}{w_{ij}}$$

Pokud je  $K(h) < \Pi h^2$  jedná se o rozptýlenou nebo pravidelnou mozaiku, pokud  $K(h) > \Pi h^2$  jedná se o shlukovitou mozaiku. Nebo lze použít upravený vzorec:

$$L(h) = \sqrt{\frac{K(h)}{\Pi}} - h$$

Pokud je  $L(h) > 0$ , znamená to, že body v pozorovaném patternu jsou častější než bychom očekávali (pozorovaná  $L(h)$  je větší než očekávaná  $L(h)$ ), v tomto případě dochází ke shlukování. Pokud je  $L(h) < 0$ , znamená to, že body v pozorovaném patternu jsou méně časté než bychom očekávali (pozorovaná  $L(h)$  je menší než očekávaná  $L(h)$ ), mozaika je spíše rozptýlená.

Prostorová autokorelace bodů je metoda, která odhaluje prostorový vzorec bodů vzhledem k poloze bodů a jejich vlastnostem (Wong & Lee 2001). Obecná definice prostorové autokorelace podle Cliffa a Ordera (1973 in Spurná 2008): „ Jestliže pro každou dvojici jednotek  $i$  a  $j$  ve studované oblasti nejsou příslušné hodnoty  $x_i$  a  $x_j$  zkoumaného jevu  $X$  korelovány, pak lze říci, že v systému jednotek není prostorová autokorelace jevu  $X$ . Naopak prostorová autokorelace existuje, jestliže  $x_i$  a  $x_j$  nejsou všechny nekorelovány.“ K výpočtu se nejčastěji používají vzorce Geary's Ratio nebo Moran's Index. Obecně lze zapsat prostorovou autokorelaci bodů podle vzorce:

$$SAC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n s_{ij} w_{ij}}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}}$$

$s_{ij}$  je podobnost atributů bodů  $i$  a  $j$

$w_{ij}$  je blízkost lokalit bodů  $i, j$ .

Geary's Ratio se počítá podle vzorce:

$$C = \frac{(n-1) \sum_i \sum_j w_{ij} (x_i - x_j)^2}{2 \sum_i \sum_j w_{ij} \sum (x_i - \bar{x})^2}$$

$s_{ij} = (x_i - x_j)^2$

$n$  je počet bodů

$x_{i,j}$  je hodnota atributů bodů  $i$  a  $j$

$\bar{x}$  je průměrná hodnota atributů bodů

Moran's index se počítá podle vzorce:

$$I = \frac{n \sum \sum w_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum \sum w_{ij} \sum (x_i - \bar{x})^2}$$

$$s_{ij} = (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})$$

$w_{ij}$  je váha, pro kterou je obvykle používána inverzní vzdálenost mezi body  $i$  a  $j$ .

Výsledky výpočtů Geary's Ratio a Moran's Index se porovnají s tabulkou č. 3, ve které jsou uvedeny hodnoty pro jednotlivé typy mozaik (Wong & Lee 2001).

Tabulka č. 3: Určení prostorové mozaiky podle Geary's Ratio (C) a Moran's Index (I)

Geary's Ratio (C)	Moran's Index (I)	typ mozaiky
$0 < C < 1$	$I > E(I)$	shlukovitá mozaika
$C \sim 1$	$I \sim E(I)$	náhodná mozaika
$1 < C < 2$	$I < E(I)$	rozptýlená mozaika

$E(I) = 1/(n-1)$ ,  $n$  je počet bodů

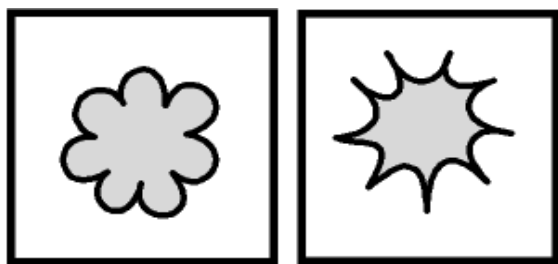
Harsch a Bader (2011) rozlišují čtyři typy prostorové mozaiky stromů na horní hranici lesa, dané odlišnými limitujícími faktory růstu a etablování stromů. Těmito typy jsou: postupný přechod lesa do bezlesí, prudký přechod lesa do bezlesí, mozaika stromových skupinek a typ klečových porostů. Výsledná hranice lesa je kontrolována těmito mechanismy: omezením růstu, úhynem stromů, semenáčků a semen. Růst stromů může být omezen nedostatkem živin, krátkou vegetační sezónou nebo nízkou teplotou během vegetační sezóny. Úhyn stromů způsobuje vysoká sněhová pokrývka, mráz, nevhodná expozice, zmrzlá půda a další. Semenáčky nejčastěji umírají v důsledku sněhových plísni a mrazového vysychání (Harsch & Bader 2011). Také využití území člověkem může ovlivňovat výsledný typ prostorové mozaiky horní hranice lesa (Holtmeier 2003). Typ mozaiky postupného přechodu lesa do bezlesí je typický pomalým snižováním výšky a hustoty stromů. V globálním měřítku je to nejvíce studovaná forma, ačkoliv se v některých regionech tento typ nevyskytuje (např. na Novém Zélandu). Podle hypotézy Harsche a Badera je tento typ formován a udržován hlavně růstovým omezením, které způsobuje primární stresor - nízká teplota během vegetační sezóny. Typ postupného přechodu lesa do bezlesí má větší pravděpodobnost k posunu do vyšších nadmořských výšek, pokud nastane oteplování, protože je silně svázan s velikostí teplotních limitů (teplota půdy, teplota vzduchu) (Harsch et al. 2009). Postupný přechod lesa do

bezlesí je typický pro lokality s výrazně různorodými topografickými a edafickými podmínkami (Malanson et al. 2001, Malanson et al. 2002 in Treml 2007) pro hranice lesa, které jsou tvořeny světlomilnými druhy stromů (Armand 1992 in Treml 2007) a také pro hranice lesa, kde dochází ke kompetici s klečovými formami dřevin (Holtmeier 2003). Prudký přechod lesa do bezlesí nastává v místech, kde sousedí souvislý porost vyšší třech metrů s nízkou alpínskou vegetací, výška a hustota stromů se velmi rychle mění, stromy se nad horní hranicí zapojeného lesa vyskytují velmi ojediněle. Prudký přechod lesa do bezlesí se nachází v nižších nadmořských výškách než by se dalo očekávat na základě teplot ve vegetačním období (Harsch & Bader 2011). Náhlé přechody vysokých stromů do bezlesí jsou charakteristické pro hranice lesa limitované edaficky, přirozenými disturbancemi nebo antropogenními zásahy (Jeník & Lokvenc 1962). Tento typ ukazuje minimální odpovědi na současné oteplování klimatu a může být často silněji ovlivněn stresovými faktory, které jsou spojené se zimními podmínkami a vedou k poničení a úhynu stromů. (Harsch et al. 2009). Mozaika ostrovních skupinek se skládá ze shluků nebo zakrslých mnohokmenných dřevin nad kontinuální hranicí lesa. Mozaiky ostrovních skupinek jsou typické hlavně pro Severní Ameriku (Harsch & Bader 2011). Orientace, tvar a velikost skupinek je kontrolována úmrtností semen a úhynem semenáčků, popřípadě mikrotopografií (Bekker et al. 2009). Orientace skupinek je ovlivněna úhynem semenáčků, který nastává na návětrných stranách ostrovů (Harsch et al. 2009), výška stromů vzrůstá směrem od nechráněných míst (Cairns 2001). Často jsou tyto skupinky tvořeny klečovou růstovou formou dřevin (poléhavé formy, často klonální šíření, polykormonym (Harsch et al. 2009) a jsou složeny ze stromových druhů, které mohou měnit růstovou formu od zakrslých po vzpřímené stromy (Hessl & Baker 1997). Tento typ se vyskytuje ve shlucích, jako kontinuální nebo mozaikovitý pás nad uzavřeným lesem. Ve výzkumu provedeném Harsch et al. (2009) na 166 horních hranicích lesa ve světě (Severní, Jižní Americe, Evropě, Asii a Novém Zélandě) bylo zjištěno, že téměř 80 % horních hranic lesa s postupným přechodem lesa do bezlesí stoupalo do vyšších nadmořských výšek jako odpověď na oteplování klimatu, zatímco u prudkých přechodů lesa do bezlesí, skupinových typů a typů klečových porostů stoupalo pouze 25 % horní hranic lesa.

#### **1. 4. Krajině-ekologický pohled na expanzi, ústup plošek a ekotonů**

V této kapitole se zabývám krajině-ekologickým pohledem na plošky (stromové skupinky) a ekotony (horní hranice lesa). Porozumění vztahu mezi ploškami a jejich hranicemi je důležité k odhadování krajinné odpovědi na změny environmentálních vlivů, jako je změna klimatu a využití půdy. Ploška je relativně osamocená a ohraničená oblast různého prostorového měřítka, která se od svého okolí liší biotickou a abiotickou strukturou a kompozicí (Peters et al. 2006). Mezi základní charakteristiky plošky patří původ, velikost, tvar, počet a uspořádání v krajinné mozaice (Forman &

Godron 1993). Podle původu se plošky dělí na disturbanční, zbytkové, regenerující, zdrojové, introdukované a přechodné (Forman & Godron 1993). Disturbanční plošky vznikají narušením, zbytkové ponecháním zbytků původní krajinné složky, regenerující vznikají sukcesním narušením krajinné matrice, zdrojové jsou vázané na relativně trvalý zdroj prostředí (např. skála, bažina), introdukované vznikly zavlečením nebo jiným antropogenním narušením, přechodné plošky jsou podmíněné běžnými krátkodobými změnami prostředí. Všechny plošky kromě zdrojových se vyznačují značnou dynamikou, která je výsledkem kombinace účinků disturbancí a vlastností okolního prostředí (Forman & Godron 1993). Plošky se v čase vyvíjí, vznikají nové, zanikají, rozšiřují se a spojují se (Peters et al. 2006). Většina plošek směřuje ke svému potenciálnímu zániku, tedy splynutí s okolím (Forman & Godron 1993). Hranice mezi ploškou a maticí jsou často zvlněné a podle toho se dá poznat, jestli bude ploška spíše expandovat nebo ustupovat. Expandující ploška má velkou pravděpodobnost, že se bude zvětšovat a má konvexní tvar hranice, zatímco ustupující ploška má velkou pravděpodobnost, že dojde k jejímu zániku a má konkávní tvar hranice. Běžně dochází k poměrně rychlým změnám mezi konvexním a konkávním typem hranice.



Obrázek č. 1: *Expandující ploška (vlevo), ustupující ploška (vpravo), zdroj Forman & Godron 1993*

Ekoton je přechodová zóna mezi sousedními ekologickými systémy, mající své vlastní charakteristiky definované místem, časem a silnou interakci s okolními ekologickými systémy (di Castri et al. 1988). Ekoton vytváří nárazníkovou zónu mezi sousedními společenstvy a slouží jako polopropustná bariéra pro toky energie, živin a propagulí. Ekoton je velmi citlivý na environmentální změny (Gosz & Sharpe 1989), jeho stabilita je funkcí času a rychlostí environmentálních změn. Dynamika ekotonu je dále podmíněna tolerančním prahem dominantních druhů, geografickou blízkostí, konkurenční schopností a schopností jednotlivců a patogenů se šířit (Delcourt & Delcourt 1992 in Hansen & diCatri 1992).

Peters et al. (2006) používá pojem biotický přechod, který definuje jako přírodní hranice a její blízké okolí, jedná se o obecnější definici pro častěji používané pojmy jako je ekoton, hranice nebo okraj. Biotický přechod se skládá z hierarchie dynamických plošek s různými vlastnostmi, prostorovým uspořádáním a propojeností. Dynamické plošky určují odpověď přechodové zóny na řadu environmentálních podmínek. Biotické přechody nejsou linie, ale pásma mezi dvěma odlišnými

částmi krajiny na různém prostorovém měřítku. Na nejpodrobnějším prostorovém měřítku se biotické přechody skládají z plošek, které jsou představovány kořeny a listy sousedních rostlin. Druhým typem biotického přechodu je hranice mezi jednotlivými rostlinami, třetím typem je hranice mezi skupinami rostlin stejného druhu a posledním typem je biotický přechod na krajinné úrovni, kde plošky tvoří hranici mezi stanovišti. Biotické přechody se dělí také podle dynamiky, na přechody přímé, stacionární a pozvolné. Přímý přechod je pohyb nebo invaze pomocí plošek z jedné strany pásma na druhý, je silně ovlivněn abiotickými činiteli (např. klimatem) a biotickou a abiotickou zpětnou vazbou. Stacionární přechod je relativně stabilní, je kontrolován abiotickými činiteli a silnou biotickou zpětnou vazbou. Tento typ se velmi často nachází okolo prudkého výškového nebo geografického gradientu (Peters et al. 2006), kde dochází ke změnám vegetace v důsledku měnícího se klimatu a vlastností půdy (Körner 1998). Na pozvolném přechodu dochází k expanzi, sjednocování a rozdělování plošek, tento přechod je silně ovlivněn abiotickými činiteli, pozitivní biotickou a abiotickou zpětnou vazbou (Peters et al. 2006).

Van der Maarel (1990 in Dutoid et al. 2007) přichází s odlišným pojetím, kdy zavádí nový pojem ekoklina, který odděluje od ekotonu. Ekoton definuje jako území s prudkou změnou environmentálních podmínek a značnou dynamikou. Ekoton se vyznačuje menším počtem druhů než okolní ekosystémy, neboť pouze některé druhy jsou schopné se adaptovat na podmínky této zóny. Naopak ekoklina je výrazně bohatší na rostlinné i živočišné druhy, neboť tvoří mírnější přechod mezi dvěma ekosystémy a může tak obsahovat druhy obou ekosystémů. Ekoklina se objevuje podél environmentálního gradientu jakým je klima a půda (Van der Maarel 1990 in Dutoid et al. 2007)

## 2. Specifika horní hranice lesa v Krkonoších

Nejvyšší partie pohoří Králického Sněžníku, Hrubého Jeseníku a Krkonoš zasahují nad horní hranici lesa a tvoří jedinečné, přirozené „alpínské ekologické ostrovy“ na území České republiky (Banaš et al. 2001). Problematika polohy a charakteristiky horní hranice lesa v Krkonoších je již poměrně dlouho zkoumána, mezi její nejvýznamnější představitele patří Jeník a Lokvenc (např. Jeník 1961, Jeník & Lokvenc 1962, Lokvenc et al. 1994, Lokvenc 2000).

Rozhodující ekologické faktory, které určují polohu horní hranice lesa v Krkonoších, souvisí s reliéfem pohoří a převládající západní atmosférickou cirkulací (Jeník & Lokvenc 1962). Celková délka horní hranice lesa v Krkonoších je 124 km (v západních Krkonoších 50 km a ve východních Krkonoších 74 km). Průměrná nadmořská výška horní hranice lesa v Krkonoších je 1230 m n. m. (v západních Krkonoších 1207 m n. m. a 1245 m n. m. ve východních Krkonoších, Treml & Banaš 2000). V nejnižších nadmořských výškách se horní hranice lesa nachází na závětrných východních svazích, kde jsou časté sněhové závěje a laviny (Jeník & Lokvenc 1962). Nejmenší nadmořské výšky dosahuje horní hranice lesa v Labském dole v nadmořské výšce 960 m (Treml & Banaš 2000). Nejvyšších nadmořských výšek dosahuje horní hranice lesa v relativně chráněných polohách v závětrí vyšších masivů (Jeník & Lokvenc 1962). Maximální nadmořská výška horní hranice lesa na českém území je v nadmořské výšce 1349 m n. m. na západním svahu Růžové hory. Nejvyšší nadmořské výšky dosahuje horní hranice lesa v Krkonoších na polské straně pohoří (Treml & Banaš 2000), na severním svahu Malého Šišáku ve výšce 1390 m n. m. (Zientarski 1989 in Štursa et al. 2010). Odlišná geomorfologická a geologická charakteristika české a polské strany Krkonoš a odlišné klimatické podmínky způsobují odlišný průběh horní hranice lesa (Kociánová & Spusta 2000). Horní hranice lesa je v Krkonoších na jižních (českých) svazích v průměru o 54 m níže než na severních (polských) svazích (Štursa et al. 2010). Horní hranici lesa snižují edafické faktory, lavinová činnost, vrcholový a údolní efekt (Treml 2000). Rozdílné geomorfologické prostředí nad a pod horní hranicí lesa a nepřítomnost stabilizační funkce kořenů stromů zvyšuje možnost pohybu půdního pokryvu, zvětralin a sněhové pokrývky a tím zvyšuje frekvenci lavin, mur, soliflukcí, deflace a eroze (Treml 2003). Na většině lavinových drah (60 %) sjíždějí laviny do lesa s frekvencí 1-5(10) let, v takto krátkém časovém období se les nestačí přirozeně obnovovat (Kociánová & Spusta 2000) a vzniká dlouhodobě téměř neměnná tzv. zátoková hranice lesa. Antropogenní typ hranice lesa tvoří přibližně jednu třetinu celkové délky horní hranice lesa v Krkonoších. Antropogenní hranice lesa je snížena v průměru o 26 m oproti přirozené poloze, většího snížení dosahuje na české straně Krkonoš, avšak v porovnání s Alpami zde došlo k výrazně nižšímu snížení horní hranice lesa (Jeník & Lokvenc 1962). Zásahy člověka do porostů v oblasti horní hranice lesa jsou známé od 15. století, nejvýznamnější nastaly v období budního hospodářství v 18. a 19. století,

kdy vznikaly hluboce zařízlé enklávy horní hranice lesa (Jeník & Lokvenc 1962). V 70., 80. a 90. letech 20. století byly krkonošské lesy silně poničeny imisemi, nejvíce byla poškozena horní hranice lesa v oblasti Stohu, Přední Planiny a úbočí Kozích hřbetů (Tremel 2000).

Z mnoha výzkumů vyplývá, že horní hranice lesa v Krkonoších v průběhu holocénu nereagovala velkými oscilacemi na klimatické změny (Tremel et al. 2006). Na konci 20. století byl na několika lokalitách v Krkonoších zjištěn posun horní hranice lesa směrem vzhůru. V oblasti Luční hory došlo za posledních 50 let k posunu horní hranice lesa o 50 až 100 m vzhůru, hlavně v důsledku ukončení budního hospodářství, podobná situace je v oblasti Modrého dolu. Na jiných místech (např. důl Bílého Labe) došlo k vzestupu horní hranice lesa, nikoliv její maximální nadmořské výšky, v důsledku zapojování porostů lavinových drah a průseků způsobených murami. Na svazích Růžové hory došlo k umělé výsadbě v oblasti horní hranice lesa na začátku 20. století (Tremel 2004).

Za použití paleobotanických analýz byla zjištěna skladba lesních porostů v Krkonoších v průběhu holocénu. V období preboreálu (8300-6500 BC) měly střední polohy Krkonoš a horská údolí charakter lesotundry složené z vrby (*Salix* sp. div), břízy pýřité (*Betula pubescens*), jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*) a topolu osika (*Populus tremula*). V boreálu (6500-5500 BC) se do nižších poloh dostává smrk ztepilý (*Picea abies*) a lesotundra se posouvá do vyšších nadmořských výšek. V atlantiku (5500-2500 BC) se zvlhčuje a otepluje podnebí, díky tomu dochází k výraznému zalesnění a dominanci smrku ztepilého (*Picea abies*) ve vyšších polohách. Během subboreálu (2500-800 BC) dochází k průniku buku lesního (*Fagus sylvatica*) a jedle bělokoré (*Abies alba*). V období subatlantiku (800 BC – 12. - 16. století AD) docházelo ke snížení horní hranice lesa včetně smrku ztepilého (*Picea abies*) a hlavní dřevinou ve vyšších partiích se stala borovice kleč (*Pinus mug*) (Jankovská 2004).

Mezi nejčastější dřeviny tvořící horní hranici lesa v Krkonoších patří smrk ztepilý (*Picea abies*), borovice kleč (*Pinus mugo*) a bříza karpatská (*Betula carpatica*). Smrk ztepilý je monokorní dřevina stromového vzrůstu a borovice kleč je polykormní keř, v mnoho ohledech lépe vybaven vůči stresovým podmínkám „periglaciálního“ prostředí (Štursa et al. 2010). Buk lesní tvoří horní hranici lesa v Krkonoších v délce 1 km na jižním svahu hory Krkonoš (Dlouhý důl), se zde rozmnožuje pouze klonálně. Tímto způsobem přežívají dřeviny extrémní podmínky, při kterých se nejsou schopné se generativně množit (Vacek & Jeník 2010).

### 3. Metodika

#### *Studované území*

Studovaným územím jsou západní Krkonoše na české i polské straně státní hranice. Krkonoše tvoří dvě regionální geologické jednotky – krkonoško-jizerské krystalinikum a krkonoško-jizerský pluton. Jsou budovány převážně krkonošskou žulou a krystalickými břidlicemi prvohorního stáří, které byly vyzdviženy kernými zdvihy ve třetihorách (Plamínek 2007). Reliéf byl v minulosti ovlivněn jednak procesy zarovnávaní a jednak ledovcovou modelací. V současné době zde působí říční modelace a periglaciální jevy (Migoň, Pilous 2007). Průměrná roční teplota se pohybuje mezi 0,4-6°C v závislosti na nadmořské výšce a expozici. Roční průměrné srážky přesahují na hřebenech 1500 mm (Metelka et al. 2007).

#### *Zdroje a zpracování dat*

Cílem této části práce je srovnání prostorové struktury porostů smrku ztepilého v ekotonu horní hranice lesa v úsecích se stagnující a vzestupnou tendencí. Nejdříve byla provedena vektorizace stromů na předem vymezených plochách, kde došlo k vzestupu nebo na nich les neexpandoval v období 1936-1964, následně byl určen způsob uspořádání stromů pomocí metody nejbližšího souseda a analýzy K-funkce a výsledky byly zhodnoceny.

Pro zjištění prostorové mozaiky byly použity historické ortorektifikované letecké snímky z roku 1936 o velikosti pixelu 0,3 m a již vytvořená mapa změn polohy horní hranice lesa mezi lety 1936 a 1964 (Tremml, nepublikováno).

Studijní plochy byly tvořeny celkem 220 čtverci o straně 30 m náhodně rozmístěnými v území se vzestupnou tendencí hranice lesa (110 čtverců) a nad linií stagnující hranice lesa (110 čtverců ve vzdálenosti do 50 m od hranice lesa z r. 1936). V každém čtverci byly v měřítku 1:1000 bodově zvektorizovány všechny stromy. Pro každý čtverec byly zjištěny následující proměnné: počet stromů, hodnota uspořádání stromů dle metody nejbližšího souseda a hodnota Ripley K-funkce. Vektorizace a výpočty prostorového uspořádání byly provedeny v programu ArcGIS. Program ArcGIS počítá Ripley K-funkci podle vzorce:

$$L(d) = \sqrt{\frac{A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n k(i, j)}{\pi n(n-1)}}$$

d – vzdálenost

A – plocha území

n – počet bodů (stromů) na ploše

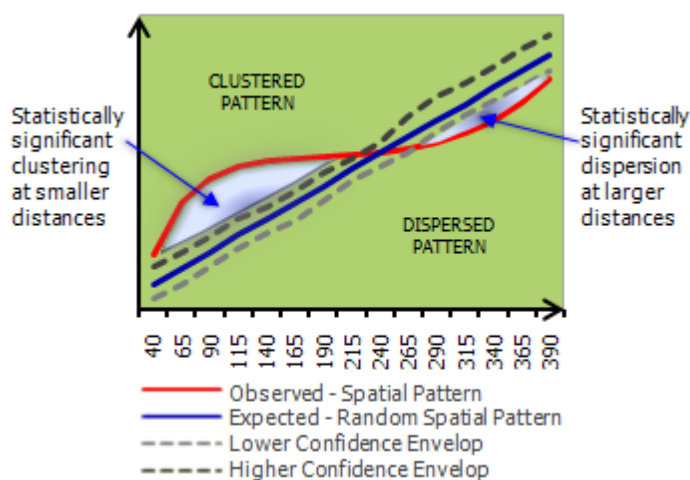
k – váha pro okrajovou korelaci

Ripley K-funkce byla počítána pro kruhový buffer s průměrem 2 m, přírůstkem 2 m a počtem buffrů



7. Použita byla korekce okrajového efektu - Ripley okrajová korelace. Ripley okrajová korelace kontroluje, jestli okraj zkoumaného území je blíže bodu  $i$  nebo jestli je bod  $j$  blíže bodu  $i$ . Jestliže bod  $i$  je blíže okraji zkoumaného území než bodu  $j$ , je bodu  $i$  dána speciální váha. Výpočtem K-funkce se získají čtyři hodnoty: vypočtená K-funkce (na obrázku č.2 modrou barvou), pozorovaná K-funkce (červenou), dolní míra spolehlivosti (světle šedou) a horní míra spolehlivosti (tmavě šedou). Pokud je pozorovaná hodnota K-funkce větší než vypočtená hodnota K-funkce, má mozaika tendenci ke shlukování, v případě, že hodnota pozorované K-funkce je větší než horní míra spolehlivosti, je shlukování statisticky významné. Pokud je pozorovaná hodnota K-funkce menší než vypočítaná hodnota K-funkce, je mozaika spíše pravidelná, pokud je hodnota pozorované K-funkce menší než dolní míra spolehlivosti, je pravidelná mozaika statisticky významná.

Obrázek č. 2: Výpočet Ripley K-funkce v programu ArcGIS, zdroj ESRI (2010)



Výsledné hodnoty byly následně statisticky vyhodnoceny, a to prostřednictvím analýzy variance (počet stromů) a nebo s využitím histogramů rozložení hodnot indexů metody nejbližšího souseda a Ripley-K funkce.

## 4. Výsledky

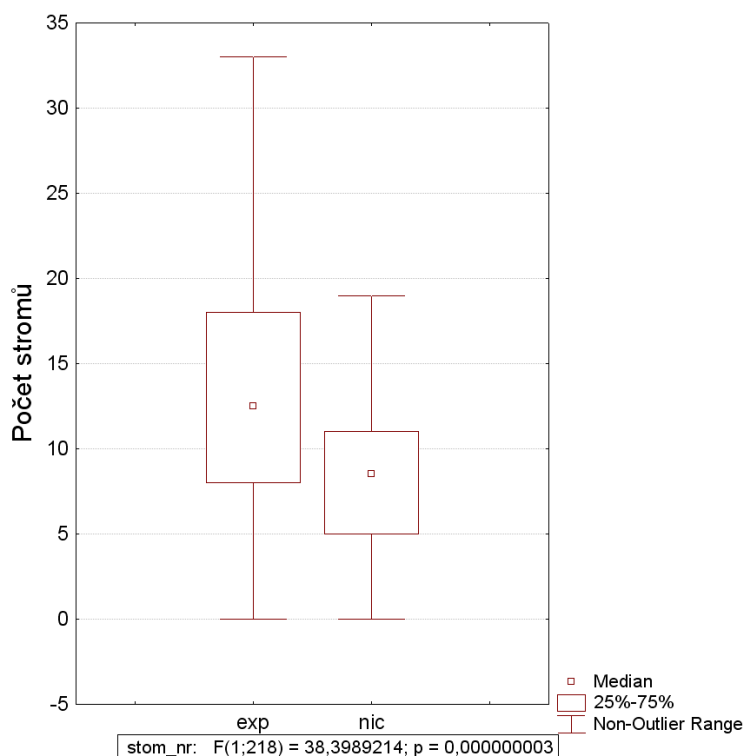
### Počty stromů

Tabulka č. 4: Základní statistické charakteristiky pro počty stromů ve čtvercích

expandující ekotony		stagnující ekotony	
průměr	13,25	průměr	8,34
percentil 25 %	8,25	percentil 25 %	5
medián	12,5	medián	8,5
percentil 75%	17,75	percentil 75%	11
modus	8	modus	9
minimum	0	minimum	0
maximum	36	maximum	22

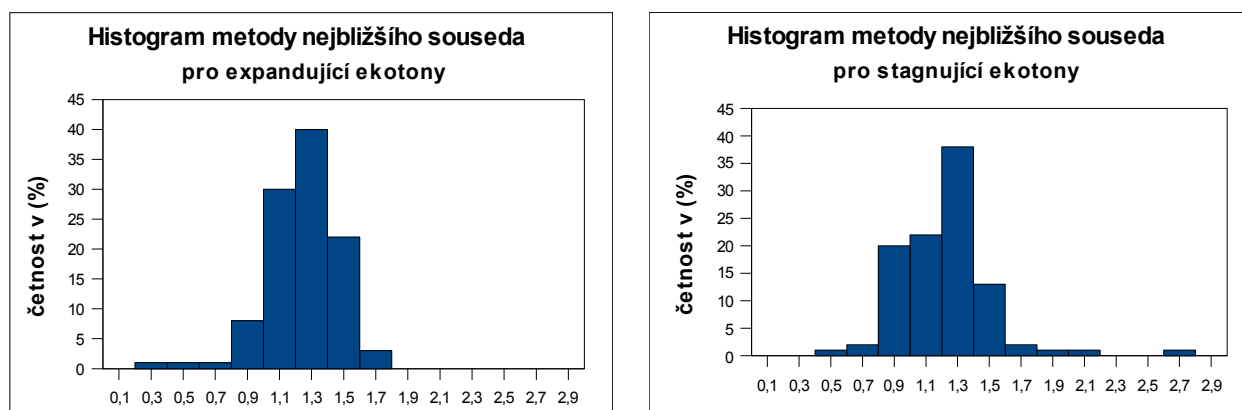
Z tabulky vyplývá, že počet stromů ve čtvercích byl v průměru o 5 stromů vyšší v místech, kde v letech 1936-1964 došlo k posunu horní hranice lesa do vyšších poloh. Rozdíly v počtu stromů byly statisticky významné (obrázek č. 2). Z toho vyplývá logický závěr, že tam, kde je větší předchozí hustota stromů, tam je větší pravděpodobnost posunu horní hranice lesa. Na druhou stranu i v oblastech, kde v průběhu sledovaného období došlo k posunu horní hranice lesa, byly čtverce, ve kterých ještě roku 1936 nebyl žádný strom.

Obrázek č. 3: Grafické znázornění počtu stromů v expandujících a stagnujících ekotonech, hodnota F-testu a statistické významnosti



## Metoda nejbližšího souseda

Obrázek č.4a,b : Histogramy pro výsledky metody nejbližšího souseda



Pokud je výsledek metody nejbližšího souseda ( $R$ ) výrazně menší než 1, jedná se o mozaiku s tendencí ke shlukům, pokud je výsledná hodnota ( $R$ ) blízká 1, jde o mozaiku náhodnou, tendence k pravidelné mozaice je indikována hodnotami výsledného ( $R$ ) vyššími než 1. Pro interpretaci vypočítaných hodnot jsem použila následující dělení:

$R < 0,7$  – shlukovitá mozaika

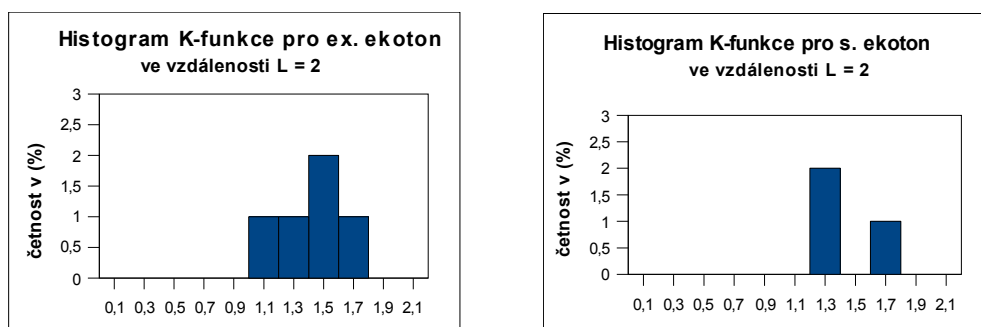
$R = 0,7-1,5$  – náhodná mozaika

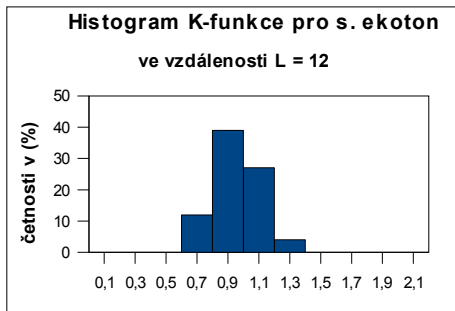
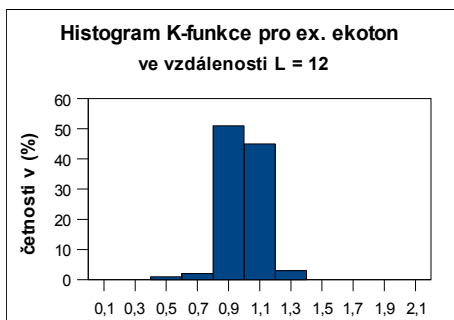
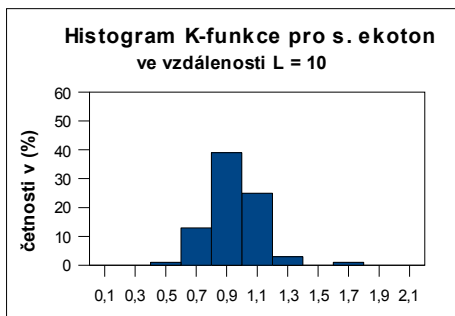
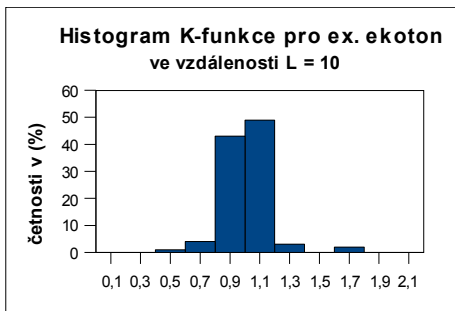
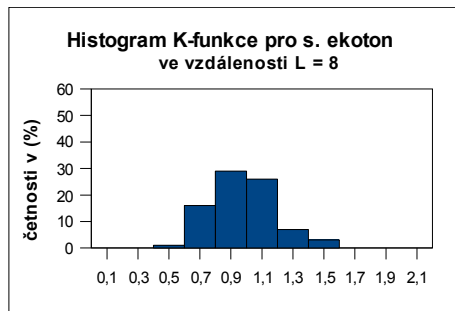
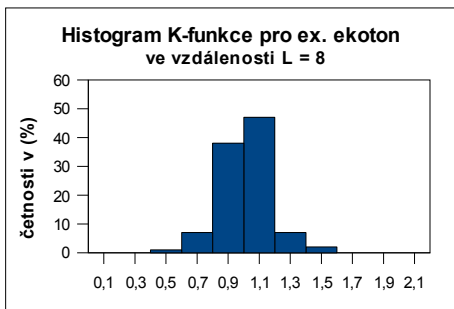
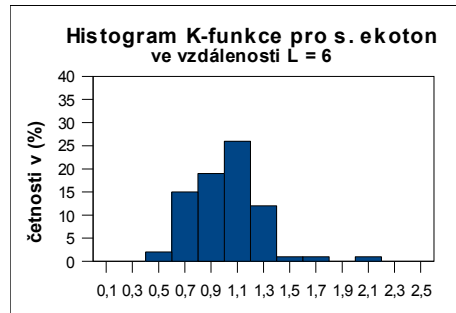
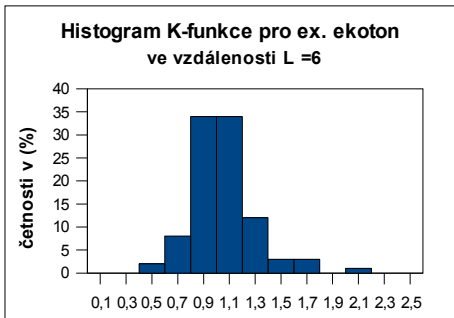
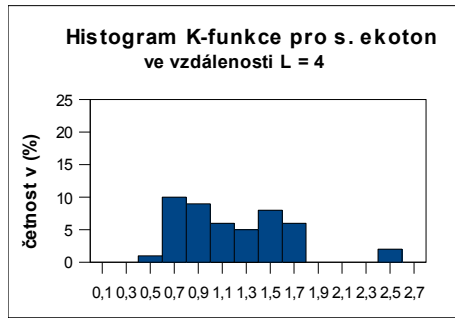
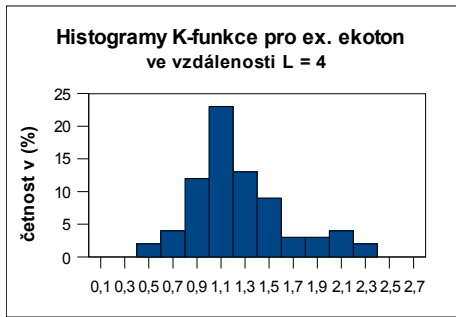
$R > 1,5$  – pravidelná mozaika.

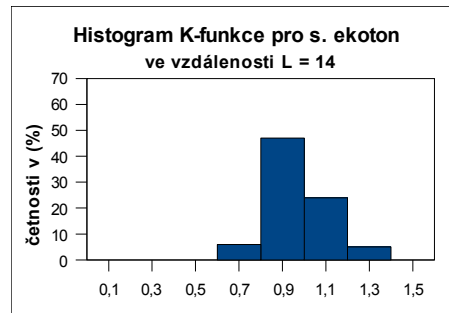
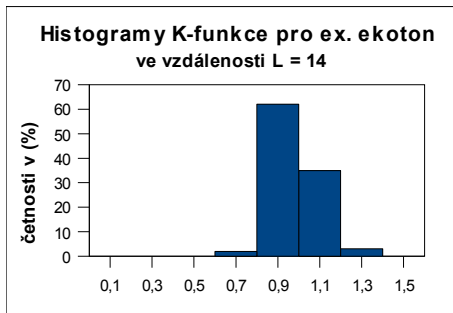
V obou ekotonech (expandujícím a stagnujícím) bylo nejčastější mozaikou náhodné rozmístění stromů, u expandujícího ekotonu v 72,7 % případů a u stagnujícího ekotonu v 74,5 % případů. Na expandujícím ekotonu se častěji nacházela pravidelná mozaika (22,7 % čtverců) než u stagnujícího ekotonu (16,4 % čtverců). Na stagnujícím ekotonu se častěji nacházela shlukovitá mozaika (9,1 % čtverců) v porovnání s expandujícím ekotonem (4,5 % čtverců).

## Analýza Ripley K – funkce

Obrázek č.5a-m: Histogramy K – funkce pro expandující a stagnující ekotony







Pokud je výsledná hodnota K-funkce menší než jedna, znamená to, že v daném území se nachází více bodů (stromů) než bylo očekáváno, mozaika má tedy shlukovitý charakter. Pokud je výsledná hodnota K-funkce větší než jedna, znamená to, že v daném území se nachází méně bodů, než bylo očekáváno, mozaika má tedy pravidelný charakter. Je-li výsledná hodnota K-funkce blízká jedné, jedná se o mozaiku náhodnou. Výsledky metody nejbližšího souseda a analýzy K-funkce ukazují, že na většině ekotonů (expandujících i stagnujících) se nachází náhodná mozaika. Pouze v malém množství případů se vyskytuje shlukovitá nebo pravidelná mozaika. U expandujícího ekotonu jsou výsledné hodnoty výrazně kumulované v oblasti náhodné mozaiky, zatímco u stagnujícího ekotonu se nacházejí v širší oblasti, díky tomu má větší podíl shlukovitá i pravidelná mozaika u stagnujícího ekotonu než u ekotonu expandujícího. U stagnujícího ekotonu je více hodnot menších než jedna, to znamená, že výsledná mozaika má shlukovitější charakter. Shlukovitá i pravidelná mozaika se nachází častěji na kratších vzdálenostech u obou ekotonů, na nejvzdálenějších místech byla pozorována pouze náhodná mozaika.

## 5. Diskuze

Informace o prostorové mozaice stromů na horní hranici lesa mohou usnadnit pochopení environmetnálních procesů, jako je vývoj a růst stromů, kompetice, reprodukce a úmrtnost (Dale 1999) a také pochopení vývoje ekotonu v minulosti a odhad do budoucnosti (Young & León 2007). Na zkoumaném území v západních Krkonoších jsem zjistila, že hustota stromů v ekotonu horní hranice lesa souvisí s pohybem horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek. Statisticky bylo prokázáno, že ve čtvercích s větší hustotou stromů došlo v letech 1936-1964 k posunu horní hranice lesa. Dále jsem zjistila, že nejčastějším typem prostorové mozaiky v expandujících a stagnujících částech ekotonu horní hranici lesa je náhodná mozaika. I přes dominanci náhodné mozaiky jsem se na stagnujících částech ekotonu častěji setkala se shlukovitou a pravidelnou mozaikou než na expandujících částech ekotonu. Celkově byly výsledky K-funkce u stagnujícího ekotonu častěji menší než jedna, to znamená, že mozaika má shlukovitější charakter. Shlukovitá a pravidelná mozaika se častěji nacházela na kratších vzdálenostech, na největších vzdálenostech se nacházela pouze náhodná mozaika. Tyto výsledky byly zjištěny jak metodou nejbližšího souseda, tak i analýzou K-funkce.

S výrazně převládající náhodnou mozaikou jsem se setkala v práci Woodalla a Grahama (2004), která byla řešena na 337 pokusných plochách v Minnesotě a 333 v Wisconsinu v USA. Pokusné plochy byly čtverce o velikosti 87,8 x 87,8 m. Prostorová mozaika byla počítána pomocí Ripley K-funkce. Ze spočítaných hodnot bylo zjištěno, že většina čtverců má náhodnou prostorovou mozaiku, pouze několik čtverců mělo pravidelnou mozaiku, tyto čtverce byly tvořeny hlavně smrkem černým (*Picea mariana*). Autoři dále zkoumali, jestli má na typ prostorové mozaiky vliv druh stromů na horní hranici lesa a zjistili, že pouze smrk černý se často vyskytuje v pravidelné mozaice a většina dalších stromů (*Pinus resinosa*, *Quercus* spp., *Carya* spp., *Acer* spp., *Fagus grandifolia*, *Betula* spp., *Populus tremuloides*) se nachází hlavně v náhodné mozaice (Woodall & Graham 2004).

S poměrně častou shlukovitou mozaikou se setkal Mast a Wolf (2006) na horní hranici lesa v národním parku Grand Canyon v USA. Horní hranice lesa v této oblasti je typická suchým podnebím a častým výskytem požárů a suchých období. Na tomto území došlo v nedávné minulosti k posunu horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek a zvýšení hustoty stromků v ekotonu horní hranice lesa. Z výsledků spočítaných K-funkcí bylo zjištěno, že na 16 testovaných plochách se vyskytuje shlukovitá mozaika a na 24 se vyskytuje náhodná mozaika. Shlukovitá mozaika se podobně jako v mém pozorování vyskytuje hlavně na menších vzdálenostech než mozaika náhodná (Mast & Wolf 2006).

Elliott (2011) zkoumal prostorovou mozaiku na horních hranicích lesa v lokalitách Bighorn, Medicine Bow, Front Range, Sagre de Christo mountain ve Skalistách horách na západě USA.

Pomocí analýzy L-funkce (transformované Ripley K-funkce), bylo zjištěno, že náhodná mozaika převládá ve Front Range a shlukovitá mozaika převládá v Medicine Bow a Sagre de Christomountain, zde však záleží na expozici, neboť na severních svazích se nachází hlavně náhodná mozaika (Elliott 2011). Stromy v náhodné mozaice jsou méně odkázané na pozitivní zpětnou vazbu s okolní vegetací a jsou více vyrovnané s klimatem (Elliott & Kipfmueller 2010 in Elliott 2011), naopak shlukovité mozaiky se často nachází na větrem exponovaných místech, na místech s nedostatkem půdní vláhy a abiotickými extrémy. Z těchto původů se shlukovitá mozaika nachází často na jižních svazích, neboť zde je tepleji a často nedostatek vláhy (Elliott 2011). Tento jev byl pozorován také ve výzkumu Elliotta a Kipfmuellera (2009), kde na zkoumaném území v Coloradu a Novém Mexiku byla na jižních svazích shlukovitá mozaika zatímco na severních svazích převládala náhodná mozaika (Elliott & Kipfmueller 2009).

V západních Krkonoších jsem zjistila převládající náhodnou mozaiku, to by podle Elliotta a Kipfmuellera (2010 in Elliott 2011) znamenalo, že je poměrně vyrovnaná s klimatem. Na druhou stranu i v Krkonoších byla horní hranice lesa snížena následkem lidské činnosti a v mnohých místech se nachází pod potenciální hranicí lesa (Jeník & Lokvenc 1962). Otázkou však zůstává, zda zkoumané čtverce o velikosti 30 x 30 m jsou dostatečně velké, domnívám se, že ve větších čtvercích by se mohla častěji vyskytovat shlukovitá nebo pravidelná mozaika. Při malé velikosti čtverců může často dojít k tomu, že stromy, které se nacházejí blízko hranice, mohou vytvářet nějakou mozaiku se stromy za hranicemi, tuto mozaiku však nezjistím. Na typ mozaiky mohou mít vliv nedávné přírodní nebo antropogenní disturbance nebo expozice.

## 6. Závěr

Horní hranice lesa je fenomén vysokých pohoří, který odděluje dva výrazně odlišné stupně montánní od alpinského (Jeník 1961). Horní hranice lesa je hlavně teplotně limitována (Körner 1998), ale na její polohu mají vliv také topografické podmínky, přírodní a antropogenní disturbance (Holtemier & Broll 2007). V současné době je na mnohých místech ve světě pozorován posun horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek (např. Díaz-Varela et al. 2010, Peñuelas & Boada 2003, Hofgaard et al. 2009, Sitko & Troll 2008, Shiyatov et al. 2005), tato změna je vysvětlována snížením antropogenního tlaku v horských oblastech (např. Gehrig-Fasel et al. 2007) a také oteplování klimatu (např. Devi et al. 2007).

Podobně jako na mnohých místech v Evropě docházelo v průběhu 20. století k posunu horní hranice lesa také v Krkonoších. Tento posun je částečně vysvětlován ukončením budního hospodářství a zapojováním porostů lavinových a murových drah (Tremel 2004). Mým cílem bylo zjistit, zda na posun horní hranice lesa do vyšších nadmořských výšek v Krkonoších má vliv i prostorová mozaika ekotonu. Pomocí metody nejbližšího souseda a analýzy K-funkce jsem zjistila, že nejčastěji se v expandujících i stagnujících částech ekotonů vyskytuje náhodná mozaika stromů, naopak mozaika pravidelná a shlukovitá se vyskytuje minimálně a pouze na kratších vzdálenostech. U stagnujícího ekotonu se častěji nachází náhodná i pravidelná mozaika v porovnání s expandujícím ekotonem, celkově má tento ekoton větší tendenci ke shlukování. Z mých výsledků jsem došla k závěru, že typ prostorové mozaiky nemá významný vliv na pohyb horní hranice lesa, jelikož podobné výsledky jsem zaznamenala u expandujících i stagnujících částí ekotonu.



## 7. Seznam použité literatury:

- AMÉZTEQUI, A., BROTONS, L., COLL, L. (2010): Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography* 19, s. 632-641
- BANAŠ, M., TREML, V., LEKEŠ, V., KURAS, T. (2001): Několik poznámek k determinaci alpinské hranice lesa ve Vysokých Sudetech. Sborník příspěvků výroční konference ČGS, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc 2001. 340 s.
- BEKKER, M. F., CLARK, J. T., JACKSON, M. W. (2009): Landscape metrics indicate differences in patterns and dominant controls of ribbon forests in the Rocky Mountains, USA. *Applied Vegetation Science* 12, s. 237-249
- CAIRNS, D. M. (2001): Patterns of winter desiccation in krummholz form of *Abies lasiocarpa* at treeline sites in Glacier National Park, Montana, USA. *Geografiska Annaler* 83 A, s. 157-168
- CAMARERO, J. J., GUTIÉRREZ, E., FORTIN, M. J. (2000): Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 134, s. 1-16
- CAMARERO, J. J., GUTIÉRREZ, E. (2004): Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* 63, s. 181-200
- CARCAILLET, CH. (1998): A spatially precise study of Holocene fire history, climate and human impact within the Maurienne valley, North French Alps. *Journal of Ecology* 86, s. 386-396
- DALE, M. R. T. (1999): *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press, New York 1999, 326 s.
- DALEN, L., HOFGAARD, A. (2005): Differential Regional Treeline Dynamics in the Scandes Mountains. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 37, s. 284-296
- DANBY, R. K., HIK, D. S. (2007): Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics. *Journal of Ecology* 95, s. 352-363
- DANIELS, L. D., VEBLEN, T. T. (2004): Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology* 85, s. 1284-1296
- DEVI, N., HAGEDORN, F., MOISEEV, P., BUGMANN, H., SHIYATOV, S., MAZEPA, V., RIGLING, A. (2007): Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20<sup>th</sup> century. *Global Change Biology* 14, s. 1581-1591
- DÍAZ-VARELA, R. A., COLOMBO, R., MERONI, M., CALVO-IGLESIAS, M. S., BUFFONI, A., TAGLIAFERRI, A. (2010): Spatio-temporal analysis of alpine ecotones: A spatial explicit model targeting altitudinal vegetation shifts. *Ecological Modelling* 221, s. 621-633
- diCASTRI, F., HANSEN, A. J., HOLLAND, M. M. (1988): A new look at ecotones, emerging international projects on landscape boundaries. *Biology International* 17, s. 1-163
- DOLEŽAL, J., ŠRŮTEK M. (2000): Altitudinal changes in composition and structure of mountain- temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecology* 158, s. 201-221
- DULLINGER, S., DIRNBÖCK, R., KÖCK, E., HOCHBICHLER, E., ENGLISCH, T., SAUBERER, N., GRABHERR, G. (2005): Interaction among tree-line conifers: differential effects of pine on spruce and larch. *Journal of Ecology* 93, s. 948-957
- DUTOIT, T., BUISSON, E., GERBAUD, E., ROCHE, P., TATONI, P. (2007): The status of transitions between cultivated fields and their boundaries: ecotones, ecoclines or edge effects? *Acta Oecologica* 31, s. 127-136
- ELLIOTT, G. P. (2011): Influences of 20<sup>th</sup>-century warming at upper tree line contingent on local-scale interactions: evidence from a latitudinal gradient in the Rocky Mountains, USA, *Global Ecology and Biogeography*, s. 46-57
- ELLIOTT, G. P., KIPFMUELLER, K. P. (2009): Multi-scale Influences of Slope Aspect and Spatial Pattern and

- Ecotonal Dynamics at Upper Treeline in the Southern Rocky Mountains, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42, s. 45-56
- ESRI (2010): ArcGIS/ArcINFO user manual. ESRI Inc., Redlands.
- FORBES, B. C., FAURIA, M. M., ZETTERBERG, P. (2009): Russian Arctic warming and „greening“ are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology* 16, s. 1542-1554
- FORMAN, R. T. T., GODRON, M. (1993): *Krajinná ekologie*. Academia nakladatelství Akademie věd České republiky, Praha 1993, 583 s.
- GEHRIG-FASEL, J., GUISAN, A., ZIMMERMANN, N. E. (2007): Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science* 18, s. 571-582
- GOSZ, J. R., SHARPE, P. J. H. (1989): Broad-scale concepts for interactions of climate, topography, and biota at biome transitions. *Landscape Ecology* 3, s. 229-243
- HANSEN, A. J., diCASTRI, F. (1992): *Landscape boundaries*, Springer-Verlag, New York 1992
- HARSCH, M. A., BADER, M.Y. (2011): Treeline form – a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography* 2011, s. 1-15
- HARSCH, M. A., HULME, P. E., McGLONE, M. S., DUNCAN, R. P. (2009): Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters* 12, s. 1040-1049
- HASSELQUIST, N., GERMINO, M. J., McGONIGLE, T., SMITH, W. K. (2005): Variability of *Cenococcum* colonization and its ecophysiological significance for young conifers at alpine-treeline. *New Phytologist* 165, s. 867-873
- HERRICK, G. T., FRIEDLAND, A. J. (1991): Winter desiccation and injury of subalpine red spruce. *Tree Physiology* 8, s. 23-36
- HESSL, A. E., BAKER, W. L. (1997): Spruce-fir growth form changes in the forest-tundra ecotone of Rocky Mountain National Park, Colorado, USA. *Ecography* 20, s. 356-367
- HOFGAARD, A., DALEN, L., HYTTEBORN, H. (2009): Tree recruitment above the treeline and potential for climate-driven treeline change. *Journal of Vegetation Science* 20, s. 1133-1144
- HOLTMEIER, F. K. (2003): *Mountain timberlines: Ecology, patchiness, and dynamics*. Kluwer academic publishers, Dordrecht 2003, 367 s.
- HOLTMEIER, F. K., BROLL, G. (2005): Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography* 14, s. 395-410
- HOLTMEIER, F. K., BROLL, G. (2007): Treeline advance – driving processes and adverse factors. *Landscape Online* 1, s. 1-33
- HORÁK, J. (2002): Prostorová analýza dat [online]. Vysoká škola báňská - Technická univerzita Ostrava, [cit. 28. 3. 2011]. Dostupné z: <http://gis.vsb.cz/pad>
- JANKOVSKÁ, V. (2004): Krkonoše v době poledové – vegetace a krajina. *Opera Corcontica* 41, s. 111-123
- JENÍK, J. (1961): *Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku*. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha 1961, 412 s.
- JENÍK, J., LOKVENC, T. (1962): Die alpine Waldgrenze im Krkonoše Gebirge. *Rozpravy Československé akademie věd* 72, Nakladatelství Československé akademie věd, Praha 1962, 65 s.
- KOCIÁNOVÁ, M., SPUSTA, V. (2000): Vliv lavinové aktivity na kolísání horní hranice lesa v Krkonoších. *Opera Corcontica* 37, s.473-480
- KÖRNER, CH. (1998): A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115, s.

- KÖRNER, CH. (1999): Alpine Plant Life, Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1999, 338 s.
- KÖRNER, CH. (2007): Climatic treelines: conventions, global patterns, causes. *Erdkunde* 61, s. 316-324
- KÖRNER, CH., PAULSEN, J. (2004): A world-wide study of high altitude treelines temperatures. *Journal of Biogeography* 31, s. 713-732
- KOZAK, J. (2003): Forest Cover Change in the Western Carpathians in the Past 180 Years. *Mountain Research and Development* 23, s. 369-375
- KULLMAN, L., ÖBERG, L. (2009): Post-Little Ice Age tree line rise and climate warming in the Swedish Scandes: a landscape ecological perspective. *Journal of Ecology* 97, s. 415-429
- LINGUA, E., CHERUBINI, P., MOTTA, R., NOLA, P. (2008): Spatial structure along an altitudinal gradient in the Italian central Alps suggests competition and facilitation among coniferous species. *Journal of Vegetation Science*, s. 425-436
- LLOYD, A. H., GRAUMLICH, L. J. (1997): Holocene dynamics of treeline forests in the Sierra Nevada. *Ecology* 78, s. 1199-1210
- LOKVENC, T. (2000): History of the Giant Mts. dwarf pine (*Pinus mugo* Turra ssp. *pumilio* Franco). *Opera Corcontica* 38, s. 21-42
- LOKVENC, T., MINX, A., NEHYBA, J., STEJSKAL, O. (1994): Rekonstrukce porostu kleče horské (*Pinus mugo* Turra) v Krkonoších. *Opera Corcontica* 31, s. 71-92
- MACK, M. C., SCHUUR, E. A. G., BERT-HARTE, M. S., SHAVER, G. J., CHAPIN III., F. S. (2004): Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature* 431, s. 440-443
- MAST, J. N., WOLF, J. J. (2006): Spatial patch patterns and altered forest structure in middle elevation versus upper ecotonal mixed-conifer forests, Grand Canyon National Park, Arizona, USA. *Forest Ecology and Management* 236, s. 241-250
- MAZEPA, S. V. (2005): Stand density in the last millennium at the upper tree-line ecotone in the Polar Ural Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 35, s. 2082-2091
- METELKA, L., MRKVICA, Z., HALÁSOVÁ, O. (2007): Podnebí in Krkonoše – příroda, historie, život. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset, Praha 2007, 864 s.
- MIGOŇ, P., PILOUS, V. (2007): Geomorfologie in Krkonoše – příroda, historie, život. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset, Praha 2007, 864 s.
- MOTTA, R., NOLA, P. (2001): Growth trends and dynamics in sub-alpine forest stands in the Varaita Valley (Piedmont, Italy) and their relationships with human activities and global change. *Journal of Vegetation Science* 12, s. 219-230
- NINOT, J. M., BATLLORI, E., CARRILLO, E., CARRERAZ, J., FERRÉ, A., GUTIÉRREZ, E. (2008): Timberline structure and limited tree recruitment in the Catalan Pyrenees. *Plant Ecology & Diversity* 1, s. 47-57
- OECHEL, W. C., VOURLITIS, G. L., HASTINGS, S. J. V., ZULUETA, R. C., HIMZMAN, L., KANE, D. (2000): Acclimation of ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature* 406, s. 978-981
- PAULSEN, J., KÖRNER, CH. (2001): GIS – analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggests no exposure effect. *Journal of Vegetation Science* 12, s. 817-824
- PAULSEN, J., WEBER, U. M., KÖRNER, CH. (2000): Tree Growth near Treeline: Abrupt or Gradual Reduction with Altitude? *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 32, s. 14-20

- PEÑUELAS, J., BOADA, M. (2003): A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9, s. 131- 140
- PETERS, D. P. C., GOSZ, J. R., POCKMAN, W. T., SMALL, E. E., PARMENTER, R. R., COLLINS, S. L., MULDAVIN, E. (2006): Integrating patch and boundary dynamics to understand and predict biotic transition at multiple scales. *Landscape Ecology* 21, s. 19-33
- PLAMÍNEK, J. (2007): *Geologie in Krkonoše – příroda, historie, život*. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset, Praha 2007, 864 s.
- PLESNÍK, P. (1971): *Horná hranice lesa: Vo Vysokých a v Belanských Tatrách*. Vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, Bratislava 1971, 240 s.
- RÖSSLER, O., BRÄUNING, A., LÖFFER, J. (2008): Dynamics and driving forces of treeline fluctuation and regeneration in central Norway during the past decades. *Erdkunde* 62, s. 117-128
- SANDER, C., ECKSTEIN, D., KYNCL, J., DOBRÝ, J. (1995): The growth of spruce (*Picea abies* (L) Karst) in the Krkonoše - (Giant) mountains as indicated by ring width and wood density. *Annals of Forest Science* 52, s. 401-410
- SHIYATOV, S.G., TEREENT'EV, M. M., FOMIN, V. V. (2005): Spatiotemporal Dynamics of Forest – Tundra communities in the Polar Urals. *Russian Journal of Ecology* 36, s. 69-75
- SERREZE, M. C., WALSH, J. E., CHAPIN III, F. S., OSTERKAMP, T., DYURGEROV, M., ROMANOVSKY, V., OECHEL, W. C., MORISON, J., ZHANG, T., BARRY, R. G. (2000): Observational evidence of recent change in northern high-latitude environment. *Climate Change* 46, s. 159-207
- SITKO, I., TROLL, M. (2008): Timberline Changes in Relation to Summer Farming in the Western Chornohora (Ukrainian Carpathians). *Mountain Research and Development* 28, s. 263-271
- SPURNÁ, P. (2008): Prostorová autokorelace – všudypřítomný jev při analýze prostorových dat? *Sociologický časopis* 44, s.767-787
- SVEINBJÖRNSSON, B. (2000): North American and European Treelines: External Forces and Internal Processes Controlling Position. *Ambio* 29, s.388-395
- ŠTURSA, J., JENÍK, J., VÁŇA, J. (2010): Alpínská hranice lesa v Krkonoších a pohoří Abisko. *Opera Corcontica* 47, s. 129-164
- TINNER, W., THEURILLAT, J. P. (2003): Uppermost Limit, Extend, and Fluctuation of the Timberline and Treeline Ecocline in the Swiss Central Alps during the Past 11,500 Years. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35, s. 158-169
- TREML, V. (2000): Horní hranice lesa v Dlouhém dolu v Krkonoších, stav a dynamika. *Opera Corcontica* 37, s. 524-531
- TREML, V. (2003): Vztah alpinské hranice lesa a vybraných recentních geomorfologických procesů na příkladu východních Krkonoš. *Opera Corcontica* 40, s. 209-222
- TREML, V. (2004): Recentní dynamika alpinské hranice lesa v Krkonoších. *Opera Corcontica* 41, s. 367-375
- TREML, V. (2007): *Dynamika alpinské hranice lesa ve Vysokých Sudetech*. 198 s., disertační práce na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Praze na Katedře fyzické geografie a geoekologie, vedoucí disertační práce Doc. RNDr. Zdeněk Lipský, Csc.
- TREML, V., BANAŠ, M. (2000): Alpine timberline in the High Sudeties. *Acta Universitatis Carolinae – Geographica* 35, s. 83-99
- TREML, V., JANKOVSKÁ, J., PETR, L. (2006): Holocene timberline fluctuations in the mid-mountains of Central Europe. *Fennia* 184, s. 107-119
- TRUONG, C., PALMÉ, A. E., FELBER, F. (2006): Recent invasion of the mountain birch *Betula pubescens ssp.*

*tortuosa* above the treeline due to climate change: genetic and ecological study in northern Sweden. *The Authors* 20, s. 369 – 380

VACEK, S., JENÍK, J. (2010): Přirozené hřížení buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) v ekotonu alpinské hranice lesa v Krkonoších. *Opera Corcontica* 47, s. 215-224

VITTOZ, P., RULENCE, B., LARGEY, T., FRELÉCHOUX F. (2008): Effects of Climate and Land-Use Change on the Establishment and Growth of Cembran Pine (*Pinus cembra* L.) over the Altitudinal Treeline Ecotone in the Central Swiss Alps. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40, s. 225-232

WIESER, G., TAUSZ, M. (2007): *Trees at their Upper Limit: Treelife Limitation at the Alpine Timberline*. Springer, Dordrecht 2007, 232 s.

WILMKING, M., JUDAY, G. P., BARBER, V. A., ZALD, H. S. J. (2004): Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds. *Global Change Biology* 10, s. 1724-1736

WONG, D. W. S., LEE, J. (2001): *Statistical analysis of geographic information with ArcView GIS® and ArcGIS®*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey 2005

WOODALL, C. W., GRAHAM, J. M. (2004): A technique for conducting point pattern analysis of cluster plot stem-maps. *Forest Ecology and Management* 198, s. 31-37

YOUNG, A. M., LEÓN, B. (2007): Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B – Biological Sciences* 362, s. 263-272

## 8. Přílohy

Tabulka č 5: Počet stromů a metoda nejbližšího souseda pro stagnující a expandující ekotony

EXPANDUJÍCÍ EKOTON				STAGNUJÍCÍ EKOTON			
ID	počet		typ	ID	počet		typ
čtverce	stromů	MNS	mozaiky	čtverce	stromů	MNS	mozaiky
0	13	1,22	náhodná	1	0		
1	4	1,5	náhodná	2	13	1,22	náhodná
2	19	1,42	náhodná	3	3	0,51	shlukovitá
3	19	0,91	náhodná	4	9	1,04	náhodná
4	14	1,49	náhodná	5	18	1,36	náhodná
5	8	1,13	náhodná	6	6	1,1	náhodná
6	10	1,31	náhodná	7	4	0,87	náhodná
7	5	1,39	náhodná	8	11	1,28	náhodná
8	10	1,39	náhodná	9	10	1,35	náhodná
9	8	1	náhodná	10	19	1,27	náhodná
10	2	0,92	náhodná	11	17	0,87	náhodná
11	9	1,45	náhodná	12	9	1,11	náhodná
12	9	0,99	náhodná	13	5	1,04	náhodná
13	8	0,81	náhodná	14	8	1,05	náhodná
14	20	1,4	náhodná	15	11	1,29	náhodná
15	15	1,01	náhodná	16	0		
16	19	1,2	náhodná	17	13	1,11	náhodná
17	17	1,22	náhodná	18	10	1,3	náhodná
18	11	1,19	náhodná	19	11	1,21	náhodná
19	8	1,17	náhodná	20	4	1,4	náhodná
20	8	0,7	shlukovitá	21	10	1,43	náhodná
21	0			22	7	1,28	náhodná
22	0			23	8	1,1	náhodná
23	9	1,14	náhodná	24	10	0,89	náhodná
24	9	1,16	náhodná	25	15	1,14	náhodná
25	12	1,15	náhodná	26	12	1,33	náhodná
26	19	1,19	náhodná	27	22	1,22	náhodná
27	9	1,15	náhodná	28	16	1,19	náhodná
28	6	1,49	náhodná	29	15	1	náhodná
29	10	1,13	náhodná	30	4	1	náhodná
30	22	1,49	náhodná	31	14	1,31	náhodná
31	12	1,18	náhodná	32	11	1,17	náhodná
32	16	1,44	náhodná	33	4	1,77	pravidelná
33	23	1,27	náhodná	34	10	1,08	náhodná
34	14	1,35	náhodná	35	6	1,4	náhodná
35	33	1,24	náhodná	36	0		
36	8	1,14	náhodná	37	3	1,38	náhodná
37	27	1,17	náhodná	38	4	0,83	náhodná
38	15	1,21	náhodná	39	17	0,98	náhodná
39	16	1,09	náhodná	40	4	1,77	pravidelná
40	6	1,25	náhodná	41	3	1,48	náhodná
41	18	1,38	náhodná	42	1		
42	19	1,1	náhodná	43	6	1,37	náhodná
43	15	1,48	náhodná	44	9	0,96	náhodná
44	36	1,16	náhodná	45	5	1,14	náhodná
45	13	1,29	náhodná	46	6	0,84	náhodná
46	7	1,16	náhodná	47	12	0,9	náhodná
47	8	1,41	náhodná	48	9	1,46	náhodná
48	10	1,2	náhodná	49	6	1,29	náhodná
49	30	1,49	náhodná	50	6	1,13	náhodná
50	20	1,27	náhodná	51	12	1,12	náhodná
51	18	1,22	náhodná	52	7	1,44	náhodná
52	17	1,25	náhodná	53	11	1,22	náhodná
53	24	1,32	náhodná	54	9	1,04	náhodná
54	10	1,21	náhodná	55	7	0,94	náhodná
55	19	1	náhodná	56	4	1,12	náhodná
56	14	1,29	náhodná	57	11	1,13	náhodná

EXPANDUJÍCÍ EKOTON				STAGNUJÍCÍ EKOTON			
ID	počet		typ	ID	počet		typ
čtverce	stromů	MNS	mozaiky	čtverce	stromů	MNS	mozaiky
57	15	1,06	náhodná	58	21	1,19	náhodná
58	17	1,43	náhodná	59	11	1,02	náhodná
59	9	1,01	náhodná	60	13	1,3	náhodná
60	14	1,46	náhodná	61	15	1,27	náhodná
61	8	1,06	náhodná	62	2	0,95	náhodná
62	21	1,3	náhodná	63	4	1,54	prav idelná
63	22	1,23	náhodná	64	10	1,6	prav idelná
64	18	1,1	náhodná	65	6	1,43	náhodná
65	13	1,64	prav idelná	66	0		
66	18	1,4	náhodná	67	8	0,61	shlukov itá
67	6	0,58	shlukov itá	68	0		
68	23	1,37	náhodná	69	8	1,42	náhodná
69	31	1,38	náhodná	70	9	0,95	náhodná
70	12	1,08	náhodná	71	7	1,31	náhodná
71	13	1,44	náhodná	72	8	1,28	náhodná
72	14	0,99	náhodná	73	7	1,25	náhodná
73	0			74	3	1,51	prav idelná
74	12	1,26	náhodná	75	9	1,28	náhodná
75	15	1,22	náhodná	76	4	2,2	prav idelná
76	13	1,29	náhodná	77	0		
77	13	1,16	náhodná	78	5	1,24	náhodná
78	18	1,3	náhodná	79	10	1,34	náhodná
79	11	1,25	náhodná	80	6	1,07	náhodná
80	13	1,34	náhodná	81	9	1,3	náhodná
81	10	1,66	prav idelná	82	9	1,38	náhodná
82	20	1,2	náhodná	83	13	1,35	náhodná
83	21	1,16	náhodná	84	16	1,24	náhodná
84	5	1,74	prav idelná	85	6	1,56	náhodná
85	11	1,32	náhodná	86	11	1,29	náhodná
86	13	1,51	prav idelná	87	9	0,93	náhodná
87	9	1,29	náhodná	88	8	0,97	náhodná
88	8	1,6	prav idelná	89	3	0,81	náhodná
89	9	1,37	náhodná	90	15	1,29	náhodná
90	25	1,39	náhodná	91	14	1,46	náhodná
91	5	1,56	prav idelná	92	5	1,23	náhodná
92	14	1,44	náhodná	93	16	1,4	náhodná
93	5	1,37	náhodná	94	9	0,88	náhodná
94	6	1,27	náhodná	95	3	1,85	prav idelná
95	8	1,44	náhodná	96	15	1,11	náhodná
96	10	1,05	náhodná	97	9	0,77	náhodná
97	10	1,26	náhodná	98	4	0,92	náhodná
98	12	1,38	náhodná	99	10	1,34	náhodná
99	12	1,03	náhodná	100	8	1,53	prav idelná
100	16	1,28	náhodná	101	0		
101	15	1,51	prav idelná	102	9	1,21	náhodná
102	18	1,46	náhodná	103	7	1,43	náhodná
103	17	1,58	prav idelná	104	11	1,29	náhodná
104	6	1,34	náhodná	105	7	1,14	náhodná
105	8	1,54	prav idelná	106	0		
106	8	1,14	náhodná	107	9	0,92	náhodná
107	3	0,9	náhodná	108	10	1,25	náhodná
108	12	0,26	shlukov itá	109	3	2,61	prav idelná
109	12	1,31	náhodná	110	6	0,93	náhodná

Tabulka č. 6: Pozorovaná a výsledná K-funkce pro expandující ekotony

ID čtvrce	dynamika čtvrce	počet stromů	pozorovaná K-funkce ve vzdálenosti l (m)								výsledná K-funkce ve vzdálenosti l (m)							
			2	4	6	8	10	12	14	2	4	6	8	10	12	14		
0	expanze	13	1,916	2,710	5,651	9,162	9,903	12,616	15,328	1,044	1,476	1,062	0,873	1,010	0,951	0,913		
1	expanze	4																
2	expanze	19	0	1,876	5,852	7,922	9,892	11,860	14,292	0	2,132	1,025	1,010	1,011	1,012	0,980		
3	expanze	19	1,294	4,579	6,018	8,029	9,605	11,441	12,641	1,546	0,874	0,997	0,996	1,041	1,049	1,108		
4	expanze	14	0	0	3,672	7,113	9,560	10,958	13,029	0	0	1,634	1,125	1,046	1,095	1,075		
5	expanze	8	0	0	7,808	8,550	10,470	11,358	12,936	0	0	0,768	0,936	0,955	1,057	1,082		
6	expanze	10	0	2,88	5,084	6,219	6,219	9,146	12,053	0	1,390	1,180	1,286	1,608	1,312	1,162		
7	expanze	5	0	0	6,606	11,749	11,749	14,214	14,214	0	0	0,908	0,681	0,851	0,844	0,985		
8	expanze	10	0	2,830	2,830	6,818	9,203	13,063	13,063	0	1,413	2,120	1,173	1,087	0,919	1,072		
9	expanze	8	0	3,199	7,62	9,81	12,061	14,028	15,77	0	1,250	0,788	0,815	0,829	0,855	0,888		
10	expanze	2																
11	expanze	9	0	0	4,522	6,030	9,391	12,290	14,075	0	0	1,327	1,327	1,065	0,976	0,995		
12	expanze	9	0	4,109	5,180	9,284	11,726	13,166	15,676	0	0,973	1,158	0,862	0,853	0,911	0,893		
13	expanze	8	0	4,524	8,398	10,837	13,257	15,470	17,990	0	0,884	0,714	0,738	0,754	0,776	0,778		
14	expanze	20	0	2,575	5,585	7,567	9,724	12,046	14,131	0	1,553	1,074	1,057	1,028	0,996	0,991		
15	expanze	15	1,29	4,570	6,371	8,199	10,564	13,102	14,709	1,546	0,875	0,942	0,976	0,947	0,916	0,952		
16	expanze	19	0	3,728	5,168	7,529	9,460	11,739	13,971	0	1,073	1,161	1,063	1,057	1,022	1,002		
17	expanze	17	0	3,046	5,080	7,717	9,720	11,824	13,625	0	1,313	1,181	1,037	1,029	1,015	1,028		
18	expanze	11	0	3,227	5,275	7,520	9,711	12,351	16,309	0	1,240	1,137	1,064	1,030	0,972	0,858		
19	expanze	8	0	3,575	5,001	7,625	10,884	13,563	14,214	0	1,119	1,200	1,049	0,919	0,885	0,985		
20	expanze	8	0	7,152	10,609	12,795	14,811	16,867	17,347	0	0,559	0,566	0,625	0,675	0,711	0,807		
21	expanze	0																
22	expanze	0																
23	expanze	9	0	0	6,378	9,658	11,898	13,231	13,757	0	0	0,941	0,828	0,840	0,907	1,018		
24	expanze	9	0	4,911	9,416	11,517	14,225	17,031	17,031	0	0	1,222	0,850	0,868	0,844	0,822		
25	expanze	12	0	3,768	4,739	8,715	9,431	10,795	12,416	0	1,062	1,266	0,918	1,060	1,112	1,128		
26	expanze	19	0	3,646	6,025	8,348	9,971	12,330	14,353	0	1,097	0,996	0,958	1,003	0,973	0,975		
27	expanze	9	0	5,050	8,218	10,306	12,511	13,727	17,376	0	0,792	0,730	0,776	0,799	0,874	0,806		
28	expanze	6	0	0	0	5,59	8,78	11,1	15,700	0	0	0	1,431	1,138	1,081	0,892		
29	expanze	10	0	2,523	5,554	9,603	10,722	12,421	15,232	0	1,585	1,080	0,833	0,933	0,966	0,919		
30	expanze	22	0	2,862	5,416	7,506	10,063	11,721	13,987	0	1,398	1,108	1,066	0,994	1,024	1,001		
31	expanze	12	0	2,521	5,307	7,771	9,934	12,674	15,627	0	1,587	1,131	1,029	1,007	0,947	0,896		
32	expanze	16	0	3,616	4,710	7,508	10,601	11,295	13,011	0	1,106	1,274	1,066	0,943	1,062	1,076		
33	expanze	23	0	3,279	6,581	8,831	11,035	13,032	14,823	0	1,220	0,912	0,906	0,906	0,921	0,944		
34	expanze	14	0	3,492	5,201	7,642	10,309	11,528	12,903	0	1,145	1,154	1,047	0,970	1,041	1,085		
35	expanze	33	0	4,061	5,872	7,725	9,791	12,146	14,181	0	0,985	1,022	1,036	1,021	0,988	0,987		
36	expanze	8	0	0	4,951	9,096	10,299	12,528	14,844	0	0	1,212	0,880	0,971	0,958	0,943		
37	expanze	27	0	4,064	6,628	9,063	11,123	14,495	15,567	0	0,984	0,905	0,883	0,899	0,828	0,899		
38	expanze	15	0	2,508	6,754	8,354	10,982	13,677	15,745	0	1,595	0,888	0,958	0,911	0,877	0,889		
39	expanze	16	0	3,522	6,432	8,399	11,352	13,207	15,556	0	1,136	0,933	0,952	0,881	0,909	0,900		
40	expanze	6	0	0	6,454	12,261	14,466	14,466	15,863	0	0	0,930	0,652	0,691	0,830	0,883		
41	expanze	18	0	3,780	5,770	8,080	9,740	11,800	14,230	0	1,058	1,040	0,990	1,027	1,017	0,984		
42	expanze	19	0	3,990	6,760	8,880	10,220	12,440	14,780	0	1,003	0,888	0,901	0,978	0,965	0,947		
43	expanze	15	0	4,390	6,925	9,282	11,795	14,161	16,339	0	0	0,866	0,862	0,848	0,847	0,857		
44	expanze	36	0	4,114	6,064	8,039	9,781	11,490	13,623	0	0,972	0,989	0,995	1,022	1,044	1,028		
45	expanze	13	0	1,916	5,246	8,294	10,701	12,476	14,342	0	2,087	1,144	0,965	0,934	0,962	0,976		
46	expanze	7	0	5,369	8,477	9,880	11,183	12,493	12,493	0	0,745	0,708	0,810	0,894	0,961	1,121		
47	expanze	8	0	0	5,858	6,952	9,400	11,829	14,089	0	0	1,024	1,151	1,064	1,014	0,994		
48	expanze	10	0	0	5,660	8,730	10,095	11,326	13,485	0	0	1,060	0,916	0,991	1,060	1,038		
49	expanze	30	0	5,458	5,458	7,890	9,762	11,888	14,127	0	0,733	1,099	1,014	1,024	1,009	0,991		
50	expanze	20	0	3,555	5,691	7,775	10,092	11,813	14,234	0	1,125	1,054	1,029	0,991	1,016	0,984		
51	expanze	18	0	3,566	4,970	7,562	9,844	12,661	14,803	0	1,122	1,207	1,058	1,016	0,948	0,946		
52	expanze	17	1,441	3,384	6,268	7,426	9,994	12,418	14,758	1,388	1,182	0,957	1,077	1,001	0,966	0,949		
53	expanze	24	0	3,960	5,845	7,861	10,186	12,174	13,725	0	1,010	1,026	1,018	0,982	0,986	1,020		
54	expanze	10	0	2,600	5,730	7,626	9,702	12,330	13,684	0	1,539	1,047	1,049	1,031	0,973	1,023		



ID čtverce	dynamika čtverce	počet stromů	K funkce ve vzdálenosti l (m)						výsledná K- funkce ve vzdálenosti l (m)							
			2	4	6	8	10	12	14	2	4	6	8	10	12	14
55	expanze	19	0	4,650	6,917	8,399	9,584	11,591	14,077	0	0,860	0,867	0,952	1,043	1,035	0,995
56	expanze	14	0	3,742	5,512	6,598	7,693	11,781	13,675	0	1,069	1,088	1,213	1,300	1,019	1,024
57	expanze	15	0	3,328	7,688	9,123	11,553	13,296	14,154	0	1,202	0,780	0,877	0,866	0,903	0,989
58	expanze	17	0	1,731	5,896	6,951	9,589	11,834	13,913	0	2,311	1,018	1,151	1,043	1,014	1,006
59	expanze	9	0	3,494	7,278	8,727	11,602	14,527	15,718	0	1,145	0,824	0,917	0,862	0,826	0,891
60	expanze	14	0	3,494	7,278	8,727	11,602	14,527	15,718	0	1,145	0,824	0,917	0,862	0,826	0,891
61	expanze	8	0	3,702	6,932	8,887	8,887	10,749	10,749	0	1,080	0,866	0,900	1,125	1,116	1,302
62	expanze	21	1,170	2,759	5,548	8,027	9,929	11,913	14,349	1,709	1,450	1,081	0,997	1,007	1,007	0,976
63	expanze	22	0	4,053	6,419	7,660	9,368	11,146	12,966	0	0,987	0,935	1,044	1,067	1,077	1,080
64	expanze	18	0	3,955	6,414	7,200	10,004	11,903	13,998	0	1,011	0,935	1,111	1,000	1,008	1,000
65	expanze	13	0	2,957	6,568	9,772	11,295	14,387	16,171	0	1,352	0,913	0,819	0,885	0,834	0,866
66	expanze	18	0	1,997	4,187	7,498	9,115	11,642	13,275	0	2,003	1,433	1,067	1,097	1,031	1,055
67	expanze	6	0	7,181	11,870	13,548	17,069	22,258	23,266	0	0,557	0,505	0,590	0,586	0,539	0,602
68	expanze	23	0	2,985	5,423	7,846	10,277	12,750	14,720	0	1,340	1,106	1,020	0,973	0,941	0,951
69	expanze	31	0	3,457	5,908	7,850	9,536	11,550	13,575	0	1,157	1,016	1,019	1,049	1,039	1,031
70	expanze	12	0	4,401	6,211	8,962	12,149	14,903	16,603	0	0,909	0,966	0,893	0,823	0,805	0,843
71	expanze	13	0	0	4,404	6,765	8,682	11,283	12,550	0	0	1,362	1,183	1,152	1,064	1,116
72	expanze	14	0	5,073	8,739	10,506	12,386	14,928	16,456	0	0,788	0,687	0,761	0,807	0,804	0,851
73	expanze	0														
74	expanze	12	0	2,083	6,505	9,495	12,094	14,201	16,188	0	1,920	0,922	0,843	0,827	0,845	0,865
75	expanze	15	0	2,336	5,566	7,447	9,499	11,888	14,416	0	1,712	1,078	1,074	1,053	1,009	0,971
76	expanze	13	0	2,156	6,030	7,593	9,430	10,096	12,261	0	1,855	0,995	1,054	1,060	1,189	1,142
77	expanze	13	0	0	6,040	6,432	8,256	10,226	12,675	0	0	0,993	1,244	1,211	1,174	1,105
78	expanze	18	0	4,248	6,783	7,210	9,079	11,762	14,000	0	0,942	0,885	1,110	1,101	1,020	1,000
79	expanze	11	0	3,465	6,536	8,982	9,378	11,893	14,782	0	1,154	0,918	0,891	1,066	1,009	0,947
80	expanze	13	0	2,181	7,265	8,790	10,055	11,521	12,244	0	1,834	0,826	0,910	0,995	1,042	1,143
81	expanze	10	0	0	0	5,34	9,35	11,25	13,09	0	0	0	1,497	1,069	1,067	1,070
82	expanze	20	0	3,15	5,56	7,47	10,12	11,8	14,01	0	1,270	1,079	1,072	0,989	1,017	0,999
83	expanze	21	0	3,98	6,62	8,69	10,4	12,320	14,510	0	1,005	0,906	0,921	0,961	0,974	0,965
84	expanze	5														
85	expanze	11	0	2,282	5,995	7,249	8,605	10,958	14,636	0	1,753	1,001	1,104	1,162	1,095	0,957
86	expanze	13	0	1,916	3,538	6,848	10,873	12,460	15,016	0	2,088	1,696	1,168	0,920	0,963	0,932
87	expanze	9	0	0	4,32	8,58	10,13	10,69	12,940	0	0	1,388	0,933	0,987	1,122	1,082
88	expanze	8	0	0	0	7,76	9,150	9,150	13,21	0	0	0	1,031	1,093	1,311	1,060
89	expanze	9	0	2,82	5,93	7,72	9,76	11,270	11,27	0	1,418	1,011	1,036	1,025	1,065	1,242
90	expanze	25	0	3,620	5,95	7,84	9,9	11,89	13,560	0	1,105	1,008	1,020	1,010	1,009	1,032
91	expanze	5	0	0	6,29	6,29	9,48	14,33	14,33	0	0	0,954	1,272	1,055	0,837	0,977
92	expanze	14	0	2,51	3,77	6,750	8,95	12,08	14,5	0	1,594	1,590	1,185	1,118	0,994	0,966
93	expanze	5	0	0	0	5,770	5,770	10,36	14,47	0	0	0	1,386	1,733	1,158	0,968
94	expanze	6	0	0	0	8,04	10,05	13,58	15,14	0	0	0	0,995	0,995	0,884	0,925
95	expanze	8	0	0	4,52	6,65	8,49	11,44	15,45	0	0	1,326	1,202	1,178	1,049	0,906
96	expanze	10	0	4,64	5,28	6,94	9,23	11,33	14,89	0	0,862	1,136	1,152	1,083	1,059	0,940
97	expanze	10	0	0	6,96	10,02	11,14	12,3	14,44	0	0	0,863	0,798	0,898	0,976	0,970
98	expanze	12	0	3,350	6,27	7,92	9,92	11,31	12,04	0	1,194	0,957	1,011	1,008	1,061	1,163
99	expanze	12	1,720	2,95	6,29	9,85	12,1	14,22	16,49	1,163	1,357	0,954	0,812	0,827	0,844	0,849
100	expanze	16	0	2,900	6,350	7,700	9,340	11,900	13,050	0	1,379	0,945	1,039	1,071	1,008	1,073
101	expanze	15	0	1,760	4,960	7,030	9,530	12,060	14,370	0	2,273	1,210	1,138	1,049	0,995	0,974
102	expanze	18	0	3,000	5,090	7,380	10,380	12,760	14,810	0	1,333	1,179	1,084	0,963	0,940	0,945
103	expanze	17	0	0	4,346	7,590	9,395	11,922	13,630	0	0	1,381	1,054	1,064	1,007	1,027
104	expanze	6	0	0	4,370	7,287	7,287	9,189	10,641	0	0	1,373	1,098	1,372	1,306	1,316
105	expanze	8	0	0	3,442	7,962	9,320	13,582	14,461	0	0	1,743	1,005	1,073	0,884	0,968
106	expanze	8	0	0	7,576	7,576	9,125	12,981	16,715	0	0	0,792	1,056	1,096	0,924	0,838
107	expanze	3									0	0	0	0	0	0
108	expanze	12	0	0	4,092	7,980	9,282	13,384	14,618	0	0	1,466	1,002	1,077	0,897	0,958
109	expanze	12	0	2,350	5,380	8,020	11,680	12,870	16,560	0	1,702	1,115	0,998	0,856	0,932	0,845

Tabulka č.7: Pozorovaná a výsledná K-funkce pro stagnující ekotony

ID čtvrce	dynamika čtvrce	počet stromů	pozorovaná K-funkce ve vzdálenosti l (m)							výsledná K-funkce ve vzdálenosti l (m)						
			2	4	6	8	10	12	14	2	4	6	8	10	12	14
0	stagnace	0														
1	stagnace	13														
2	stagnace	3														
3	stagnace	9	0	2,821	7,371	11,240	11,703	14,025	16,595	0	1,418	0,814	0,712	0,854	0,856	0,844
4	stagnace	18	0	2,590	4,796	6,854	9,884	11,783	14,218	0	1,545	1,251	1,167	1,012	1,018	0,985
5	stagnace	6	0	4,370	8,946	10,326	11,970	14,407	16,520	0	0,915	0,671	0,775	0,835	0,833	0,847
6	stagnace	4														
7	stagnace	11	0	3,620	8,616	10,280	12,024	15,083	15,876	0	1,105	0,696	0,778	0,832	0,796	0,882
8	stagnace	10	0	0	5,066	6,522	10,448	10,901	13,023	0	0	1,184	1,227	0,957	1,101	1,075
9	stagnace	19	0	2,242	5,701	7,998	10,806	13,602	15,059	0	1,784	1,053	1,000	0,925	0,882	0,930
10	stagnace	17	0	5,993	9,581	11,849	14,313	16,715	18,684	0	0,667	0,626	0,675	0,699	0,718	0,749
11	stagnace	9	0	2,821	5,299	9,721	11,892	15,405	18,668	0	1,418	1,132	0,823	0,841	0,779	0,750
12	stagnace	5	0	0	7,569	9,679	11,260	11,260	18,078	0	0	0,793	0,827	0,888	1,066	0,774
13	stagnace	8	0	0	7,326	8,283	10,121	12,390	14,033	0	0	0,819	0,966	0,988	0,969	0,998
14	stagnace	11	0	2,724	5,715	7,467	8,781	11,486	14,086	0	1,468	1,050	1,071	1,139	1,045	0,994
15	stagnace	0	0	2,260	7,552	10,027	12,320	13,571	16,237	0	1,770	0,794	0,798	0,812	0,884	0,862
16	stagnace	13	0	0,000	5,134	6,879	10,636	13,411	14,631	0	0	1,169	1,163	0,940	0,895	0,957
17	stagnace	10	0	3,441	5,111	8,110	9,631	11,400	13,968	0	1,163	1,174	0,986	1,038	1,053	1,002
18	stagnace	11	0	3,441	5,11	8,11	9,63	11,4	13,97	0	1,162	1,174	0,986	1,038	1,053	1,002
19	stagnace	4														
20	stagnace	10	0	2,523	3,785	6,346	11,115	12,022	13,053	0	1,585	1,585	1,261	0,900	0,998	1,073
21	stagnace	7	0	0,000	0,000	7,848	12,864	13,841	17,728	0	0	0	1,019	0,777	0,867	0,790
22	stagnace	8	0	3,199	6,024	8,907	11,404	12,420	14,081	0	1,251	0,996	0,898	0,877	0,966	0,994
23	stagnace	10	0	5,642	6,805	8,899	11,055	15,051	17,118	0	0,709	0,882	0,899	0,905	0,797	0,818
24	stagnace	15	0	3,486	5,514	6,832	9,817	12,082	14,096	0	1,148	1,088	1,171	1,019	0,993	0,993
25	stagnace	12	0	5,070	6,352	8,944	10,093	11,403	13,763	0	0,789	0,945	0,894	0,991	1,052	1,017
26	stagnace	22	0	3,099	5,908	7,999	9,559	10,924	13,346	0	1,291	1,016	1,000	1,046	1,099	1,049
27	stagnace	16	0	4,732	7,129	9,009	10,243	12,243	13,584	0	0,845	0,842	0,888	0,976	0,980	1,031
28	stagnace	15	1,652	4,540	7,956	9,561	11,352	13,487	14,913	1,211	0,881	0,754	0,837	0,881	0,890	0,939
29	stagnace	4														
30	stagnace	14	0	0	6,863	8,975	10,037	12,507	13,894	0	0	0,874	0,891	0,996	0,959	1,008
31	stagnace	11	0	2,660	6,990	9,128	12,104	14,282	15,482	0	1,504	0,858	0,876	0,826	0,840	0,904
32	stagnace	4														
33	stagnace	10	0	6,072	7,871	7,871	8,844	10,393	12,389	0	0,659	0,762	1,016	1,131	1,155	1,130
34	stagnace	6	0	0	0	5,682	10,206	12,533	12,533	0	0	0	1,408	0,980	0,957	1,117
35	stagnace	0														
36	stagnace	3														
37	stagnace	4														
38	stagnace	17	0	5,427	8,301	11,867	13,927	15,939	17,252	0	0,737	0,723	0,674	0,718	0,753	0,811
39	stagnace	4														
40	stagnace	3														
41	stagnace	1														
42	stagnace	6	0	0	0	9,210	10,836	10,836	10,836	0	0	0	0,869	0,923	1,107	1,292
43	stagnace	9	0	4,390	6,925	9,282	11,795	14,161	16,339	0	0,911	0,866	0,862	0,848	0,847	0,857
44	stagnace	5	0	0	5,352	5,352	11,209	13,435	15,436	0	0	1,121	1,495	0,892	0,893	0,907
45	stagnace	6	0	4,370	11,128	11,128	13,394	14,801	17,258	0	0,915	0,539	0,719	0,747	0,811	0,811
46	stagnace	12	0	5,295	6,845	9,352	11,524	13,566	15,027	0	0,755	0,877	0,855	0,868	0,885	0,932
47	stagnace	9	0	0	6,466	6,466	7,822	11,163	12,131	0	0	0,928	1,237	1,278	1,075	1,154
48	stagnace	6	0	0	5,858	7,832	11,246	11,246	13,116	0	0	1,024	1,021	0,889	1,067	1,067
49	stagnace	6	0	0	5,074	8,268	9,887	11,115	11,115	0	0	1,182	0,968	1,011	1,080	1,260
50	stagnace	12	0	4,051	6,158	8,509	11,622	13,769	15,326	0	0,987	0,974	0,940	0,860	0,872	0,913
51	stagnace	7	0	0	5,705	7,390	8,943	8,943	10,427	0	0	1,052	1,083	1,118	1,342	1,343
52	stagnace	11	0	0	4,794	7,527	10,202	11,514	13,250	0	0	1,252	1,063	0,980	1,042	1,057
53	stagnace	9	0	2,821	5,334	6,034	6,034	11,774	14,126	0	1,418	1,125	1,326	1,657	1,019	0,991
54	stagnace	7	0	6,748	8,534	11,371	12,062	15,457	15,457	0	0,593	0,703	0,704	0,829	0,776	0,906

ID čtvrce	dynamika čtvrce	počet stromů	pozorovaná K-funkce ve vzdálenosti l (m)								výsledná K-funkce ve vzdálenosti l (m)							
			2	4	6	8	10	12	14	2	4	6	8	10	12	14		
55	stagnace	4																
56	stagnace	11	0	2,282	7,344	10,500	13,728	14,868	16,811	0	1,753	0,817	0,762	0,728	0,807	0,833		
57	stagnace	21	1,168	3,082	5,901	7,802	8,817	11,519	13,864	1,712	1,298	1,017	1,025	1,134	1,042	1,010		
58	stagnace	11	0	2,282	6,888	9,280	10,799	14,072	14,946	0	1,753	0,871	0,862	0,926	0,853	0,937		
59	stagnace	13	0	0	5,309	8,500	10,616	12,132	14,443	0	0	1,130	0,941	0,942	0,989	0,969		
60	stagnace	15	0	1,652	5,776	7,814	8,666	11,659	14,042	0	2,422	1,039	1,024	1,154	1,029	0,997		
61	stagnace	2																
62	stagnace	4																
63	stagnace	10	0	0	4,333	8,244	8,901	11,190	11,190	0	0	1,385	0,970	1,124	1,072	1,251		
64	stagnace	6	0	0	0	5,48	11,04	13,65	14,91	0	0	0	1,461	0,906	0,879	0,939		
65	stagnace	0																
66	stagnace	8	0	6,437	10,149	13,50	16,87	19,06	20,27	0	0,621	0,591	0,592	0,593	0,630	0,691		
67	stagnace	0																
68	stagnace	8			4,831	7,351	9,918	12,864	14,934	0	0	1,242	1,088	1,008	0,933	0,937		
69	stagnace	9	0	4,191	8,928	10,799	13,646	15,295	16,413	0	0,954	0,672	0,741	0,733	0,785	0,853		
70	stagnace	7	0	0	6,812	8,195	8,195	9,997	11,530	0	0	0,881	0,976	1,220	1,200	1,214		
71	stagnace	8	0	0	5,287	6,487	8,282	9,473	14,951	0	0	1,135	1,233	1,207	1,267	0,936		
72	stagnace	7	0	0	4,768	6,968	8,888	10,546	14,416	0	0	1,258	1,148	1,125	1,138	0,971		
73	stagnace	3																
74	stagnace	9	0	0	4,768	6,968	8,888	10,546	14,416	0	0	1,258	1,148	1,125	1,138	0,971		
75	stagnace	4																
76	stagnace	0																
77	stagnace	5	0	0	5,352	7,569	12,606	14,051	14,051	0	0	1,121	1,057	0,793	0,854	0,996		
78	stagnace	10	0	0	4,422	7,845	10,545	11,853	14,024	0	0	1,357	1,020	0,948	1,012	0,998		
79	stagnace	6	0	0	4,422	7,845	10,545	11,853	14,024	0	0	1,357	1,020	0,948	1,012	0,998		
80	stagnace	9	0	0	2,821	7,143	9,160	12,184	14,009	0	0	2,127	1,120	1,092	0,985	0,999		
81	stagnace	9	0	0	4,346	6,174	10,566	12,345	12,345	0	0	1,381	1,296	0,946	0,972	1,134		
82	stagnace	13	0	0	5,193	7,982	9,979	13,093	14,285	0	0	1,155	1,002	1,002	0,917	0,980		
83	stagnace	16	0	3,353	5,304	7,371	10,101	11,229	13,297	0	1,193	1,131	1,085	0,990	1,069	1,053		
84	stagnace	6	0	0,000	4,370	9,000	9,000	13,337	13,337	0	0,000	1,373	0,889	1,111	0,900	1,050		
85	stagnace	11	0	3,836	6,897	8,656	9,787	9,787	13,343	0	1,043	0,870	0,924	1,022	1,226	1,049		
86	stagnace	9	0	0,000	8,727	10,899	14,260	16,099	18,440	0	0	0,688	0,734	0,701	0,745	0,759		
87	stagnace	8	0	4,824	9,395	10,520	14,505	15,746	17,386	0	0,829	0,639	0,760	0,689	0,762	0,805		
88	stagnace	3																
89	stagnace	15	0	2,470	5,013	7,245	9,825	13,026	15,132	0	1,619	1,197	1,104	1,018	0,921	0,925		
90	stagnace	14	0	2,639	6,528	8,735	10,977	12,076	13,819	0	1,516	0,919	0,916	0,911	0,994	1,013		
91	stagnace	5	0	0,000	5,352	11,846	14,032	15,802	15,802	0	0	1,121	0,675	0,713	0,759	0,886		
92	stagnace	16	0	1,545	4,636	7,503	9,387	11,480	12,706	0	2,589	1,294	1,066	1,065	1,045	1,102		
93	stagnace	9	0	5,196	7,928	10,124	11,703	13,860	16,260	0	0,770	0,757	0,790	0,855	0,866	0,861		
94	stagnace	3																
95	stagnace	15	1,652	2,861	5,620	8,338	10,651	13,290	15,107	1,211	1,398	1,068	0,959	0,939	0,903	0,927		
96	stagnace	9	0	6,369	9,120	10,565	12,614	14,606	15,666	0	0,628	0,658	0,757	0,793	0,822	0,894		
97	stagnace	4																
98	stagnace	10	0	2,845	4,795	7,930	9,320	11,925	13,561	0	1,406	1,251	1,009	1,073	1,006	1,032		
99	stagnace	8	0	0,000	0,000	6,201	9,305	13,607	14,884	0	0	0	1,290	1,075	0,882	0,941		
100	stagnace	0																
101	stagnace	9	0	0	5,898	6,692	9,826	12,167	16,384	0	0	1,017	1,195	1,018	0,986	0,855		
102	stagnace	7	0	0	3,693	8,414	11,679	12,608	14,345	0	0	1,624	0,951	0,856	0,952	0,976		
103	stagnace	11	0	2,406	5,240	8,672	10,090	11,237	11,763	0	1,662	1,145	0,923	0,991	1,068	1,190		
104	stagnace	7	0	4,700	6,321	8,003	12,727	13,468	13,468	0	0,851	0,949	1,000	0,786	0,891	1,040		
105	stagnace	0																
106	stagnace	9	0	5,822	8,622	12,965	14,104	15,280	16,330	0	0,687	0,696	0,617	0,709	0,785	0,857		
107	stagnace	10	0	2,917	6,873	8,476	9,920	11,879	12,516	0	1,371	0,873	0,944	1,008	1,010	1,119		
108	stagnace	3																
109	stagnace	6	0	0	7,204	10,311	12,024	12,893	14,410	0	0	0,833	0,776	0,832	0,931	0,972		