

Přírodovědecká fakulta University Karlovy v Praze

Katedra botaniky

Oddělení geobotaniky



Diplomová práce

**Význam historické struktury krajiny pro současnou
vegetaci křovin**

Lucie Drhovská

Školitel: Mgr. Jaroslav Vojta

Praha 2007



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

.....
V Praze 4.5.2007

Poděkování

- Poděkování patří především Jardovi et Vojtovi za vymyšlení tématu, za trpělivé rady všeho druhu a za pomoc při sběru dat a zpracovávání diplomové práce.
Celé rodině Vojtových z Jakubova děkuji za poskytnutí ubytování a zázemí.
Za možnost ubytování v jakubovské škole náleží dík vojkovickému starostovi.
- Další velký dík patří Martinu Kopeckému za netrpělivé rady a pomoc při sběru vzorků, za kterou děkuji i Evě.
Za milou společnost v terénu děkuji Lindě Zajíčkové.
Nemalé poděkování patří místnímu lesníkovi Vítovi hlavně za to, že má seníky v tak dobrém obyvatelném stavu.
Za pomoc v terénu děkuji Martině a Kalbě a za společnost Katce.
- Poděkování za dopravu náleží vozu Škoda 100 a v té souvislosti Jiříčkovi a Vaškovi za uzpůsobení vozu k jízdě.
- Za rychlé zpracování půdních vzorků děkuji Marii Albrechtové a jejím spolupracovníkům z analytické laboratoře v Průhonicích.
- Děkuji všem spolužákům a pedagogům za rady a vytvoření přátelské atmosféry ve škole a na exkurzích a nahoře postaveným pedagogům, že je možné takovouto atmosféru udržovat.
- Další poděkování patří pracovníkům katastrálního úřadu, především Kronusovým, za ochotné poskytnutí katastrálních map.
- Rodině děkuji mimo jiné za toleranci a zázemí při zpracovávání a psaní diplomové práce.
- Za přečtení a opravu některých částí textu děkuji Fredovi, Dušánkovi a Katušce.
- Armádě ČR patří dík, že si drží vojenské výcvikové prostory, bez nichž by tato práce nevznikla☺.



Obsah

SHRNUTÍ	3
SUMMARY	4
1. ÚVOD	5
1.1 NOVODOBÉ PROMĚNY KRAJINY	5
1.2 VÝVOJ KRAJINY V ŠIRŠÍCH ČASOVÝCH SOUVISLOSTECH	5
1.2.1 Vývoj krajiny ovlivněný člověkem	5
1.2.2 Vývoj lesů v českých zemích.....	7
1.3 LESNÍ DRUHY A VÝZNAM POROSTU DŘEVIN PRO JEJICH EXISTENCI	8
1.3.1 Lesní druhy	8
1.3.2 Lesní porosty jako refugia druhů a zdroje diaspor	8
1.3.3 Význam křovin v krajině	9
1.4 KOLONISACE LESNÍMI DRUHY A FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ JEJICH VÝSKYT	10
1.4.1 Kolonisace porostů lesními bylinami	10
1.4.2 Výskyt a šíření lesních druhů	11
1.4.3 Tvar, rozloha a vzdálenost plošky dřevin	12
1.4.4 Kontinuita a stáří porostu.....	12
1.5 VZNIK, VZHLED A VEGETAČNÍ SLOŽENÍ MENŠÍCH POROSTŮ DŘEVIN	13
1.5.1 Vznik a vzhled porostů.....	13
1.5.2 Sekundární sukcese	14
1.5.3 Vegetace sekundárních křovinných porostů	16
1.6 VZTAH PŮDNÍCH CHARAKTERISTIK HISTORICKY STARÝCH A SEKUNDÁRNÍCH LESŮ, BÝVALÉHO HOSPODAŘENÍ A VEGETACE	17
1.6.1 Půdní vlastnosti.....	17
1.6.2 Dřívější hospodaření	18
1.7 VÝZNAM HISTORICKÝCH MAP.....	19
1.7.1 Zjištění lesního pokryvu půdy	19
1.7.2 Stabilní katastr	20
1.8 OTÁZKY	21
2. STUDOVANÉ ÚZEMÍ.....	22
2.1 ABIOTICKÉ PODMÍNKY	22
2.2 VEGETAČNÍ POMĚRY	23
2.3 HISTORICKÝ VÝVOJ.....	24
3. METODIKA	26
3.1 HISTORICKÉ MAPY A LETECKÉ SNÍMKY	26
3.2 VÝBĚR LOKALITY	26
3.3 SBĚR DAT	27
3.3.1 Metodika fytoocenologických snímků.....	27
3.3.2 Půdní vzorky	30
3.3.3 Metodika sítě bodů	31
3.4. CHEMICKÉ ANALÝZY PŮDNÍCH VZORKŮ.....	32
3.4.1 příprava vzorků.....	32
3.4.2 Chemická analýza	32
3.5 ZPRACOVÁNÍ DAT	33
Zpracování dat získaných z fytoocenologických snímků	33
3.5.1 Faktory stanoviště ovlivňující vegetaci	33
3.5.2 Význam kontinuity porostu	35

3.5.3 Půdní vlastnosti fytoecologických snímků různých stáří a charakteristiky vyjádřené Ellenbergovými indikačními hodnotami.....	36
Zpracování dat získaných ze sítě bodů.....	37
3.5.4 Určení kontinuity porostu dřevin a potenciálních zdrojů diaspor	37
3.5.5 Určení vzdálenosti populace od potenciálního zdroje diaspor	37
3.5.6 Určení relativní vhodnosti bodu pro daný druh.....	38
3.5.7 Závislost druhu na relativní vhodnosti stanoviště a vzdálenosti zdroje diaspor.....	39
3.5.8 Migrační rychlost druhů.....	39
3.5.9 Význam váhy semen a vztahu ke kontinuitě porostu dřevin	39
4. VÝSLEDKY	40
VÝSLEDKY ZÍSKANÉ Z FYTOCENOLOGICKÝCH SNÍMKŮ	40
4.1 ABIOTICKÉ FAKTORY STANOVISŤE OVLIVŇUJÍCÍ VEGETACI.....	40
4.2 VÝZNAM KONTINUITY POROSTU	43
4.3 PŮDNÍ VLASTNOSTI POROSTŮ S RŮZNOU KONTINUITOU A CHARAKTERISTIKY VYJÁDŘENÉ ELLENBERGOVÝMI INDIKAČNÍMI HODNOTAMI	52
VÝSLEDKY ZÍSKANÉ Z MAPOVÁNÍ V SÍTI BODŮ.....	55
5. DISKUSE.....	61
5.1 VÝZNAM RŮZNÝCH FAKTORŮ PROSTŘEDÍ.....	61
5.2 VÝZNAM KONTINUITY POROSTU	62
5.2.1 Vazba druhů na různě staré porosty.....	62
5.2.2 Význam kontinuity porostu v souvislosti s ostatními faktory prostředí	63
5.2.3 Počet a diversita druhů v různě starých porostech	64
5.3 VÝZNAM LOKÁLNÍCH POROSTŮ DŘEVIN	65
5.4 PŮDNÍ VLASTNOSTI A ELLENBERGOVY INDIKAČNÍ HODNOTY	65
5.4.1 Půdní vlastnosti.....	65
5.4.2 Ellenbergovy indikační hodnoty.....	66
5.5 KOLONISACE LESNÍMI DRUHY.....	67
5.5.1 Volba území ke studiu.....	67
5.5.2 Migrační schopnosti druhů.....	67
6. ZÁVĚR.....	73
7. LITERATURA	74
8. PŘÍLOHY.....	79

Shrnutí

Nově vzniklé porosty dřevin se druhovým složením liší od historicky starých porostů. Příčinou může být rozdílná preference druhů pro změněné abiotické podmínky v sekundárních porostech nebo omezená schopnost druhů šířit se na nově vzniklá stanoviště. Lesní druhy jsou obecně považovány za pomalé kolonisátory preferující staré lesní porosty. Jako refugia lesních druhů mohou sloužit nejen lesy ale také lokální historicky staré porosty křovin, které mohou být po opuštění okolní krajiny zdrojem diaspor lesních druhů. Různě staré porosty křovin jsou proto vhodným modelem pro studium šíření lesních druhů a relativního významu abiotických faktorů a biologických vlastností jednotlivých druhů pro vývoj lesního ekosystému.

Ke studiu procesů probíhajících v porostech křovin jsou vhodné oblasti, kde došlo k rozsáhlejším změnám ve využití krajiny. V ČR mohou takovou krajinu představovat vojenské prostory. Tato práce probíhala v Doupovských horách v západních Čechách, kde v roce 1953 vznikl vojenský výcvikový prostor, a proto ustala zemědělská činnost. Na území došlo ke vzniku rozsáhlých sekundárních porostů křovin. Cílem práce bylo zjistit rozdíly složení bylinného patra v porostech dřevin s různou kontinuitou, význam jiných charakteristik prostředí (geomorfologické a půdní vlastnosti) a schopnost kolonisace nových stanovišť lesními bylinami.

Kontinuitu porostu jsem určila z map stabilního katastru z roku 1842 a z leteckých snímků z let 1952 a 1999 a klasifikovala tak 3 odlišné kontinuity porostu. Druhové složení jednotlivých porostů jsem zkoumala metodou fytocenologických snímků. K určení chemických vlastností jsem odebrala půdní vzorky na ploše každého fytocenologického snímku a podrobila je chemické analýze. Ke zjištění migračních schopností lesních bylin jsem podrobně prozkoumala území 500x500 m, kde byly zastoupeny jak staré porosty dřevin, tak nově vzniklé. V síti 10x10 m jsem zaznamenávala výskyt vybraných lesních bylin.

Zjistila jsem, že v nejstarších porostech je největší podíl pravých lesních bylin a že porosty nejdlejší a střední kontinuity jsou si vegetačně nejbližší. Nejvíce druhové variability vysvětlují proměnné neměnicí se v čase (nadmořská výška, tvar terénu – zahloubený či vypuklý, sklon svahu a potenciální přímá radiace), menší část vysvětlují proměnné měnicí se v čase (pokryvnost kamení a aktuální pH). Po odstranění vlivu uvedených proměnných je průkazná pouze nejkratší kontinuita, která vysvětluje nejméně variability. Půdní podmínky různě starých porostů se liší pouze v obsahu uhlíku a dusíku (se stářím obsah narůstá) a v poměru C/N (nejvyšší je v porostech střední kontinuity). Aktuální pH, které významně ovlivňuje celkové druhové složení, se v půdách různě kontinuálních porostů významně neliší. Migrace lesních bylin ve zkoumaném území je úspěšná. Zjistila jsem rychlost 1,2 m/rok (*Impatiens parviflora*) až 2,5 m/rok (*Lapsana communis*). Význam vzdálenosti zdroje diaspor se ukázal významnější než vhodnost stanoviště pro daný druh.

Summary

Newly formed woody stands differ in species composition from ancient ones, which can be due to differing ecological preference of species under altered abiotic conditions in secondary stands or a limited ability of species to spread into newly formed habitats. Forest species are generally considered to be slow colonisers that prefer old forests. Not only forests but also local ancient hedges can serve as refugia for forest species, as they can serve as a source of forest-species propagules after a landscape is abandoned by humans. Shrubby stands of differing age can therefore serve as a suitable model for the study of dispersal of forest species and the relative importance of abiotic factors and biological traits of individual species for the evolution of the forest ecosystem.

Areas in which large-scale changes in land use have occurred are suitable for the study of processes in hedges. Military areas in the Czech Republic are a good example. This study has been carried out in the Doupovské hory hills in West Bohemia, where a military practice area was founded in 1953, bringing an end to farming. Secondary shrubby vegetation colonised vast parts of the area. The objective of this study was to establish the differences in species composition in the herb layer of hedges with different continuity, the importance of other environmental variables (i. e., geomorphological and soil properties), and the ability of forest species to colonise newly formed habitats.

I have excerpted data on vegetation continuity from maps of the stable cadaster from 1842 and from aerial images from between 1952 and 1999 and thus derived three different continuity classes. I determined the species composition of individual vegetation types using phytocenological methods. To determine the chemical properties of soil, I collected soil samples from within every phytocenological plot and subjected them to chemical analysis. In order to establish the migration ability of forest herbs, I surveyed in detail an area of 500×500 metres in which both ancient and newly formed woody stands were present. I recorded the occurrence of selected forest herbs in a 10×10 metre grid.

I have discovered that true forest herbs are mostly represented in the oldest stands. My second finding is that stands of moderate and the largest continuity are the closest to each other in terms of vegetation. Regarding the remaining habitat variables affecting vegetation, the most significant are: elevation, slope angle, slope shape (concave or convex), potential direct radiation, relative rock surface, and actual pH. After the effect of these variables was filtered out, only the least vegetation continuity is significant. Soil conditions in stands of differing age differ only in carbon and nitrogen content, which increases with age, and in the carbon to nitrogen ratio, which is largest in stands with moderate continuity. Actual pH, which significantly affects overall species composition, does not differ in soils in stands with different continuity. Migration of forest herb species is successful in the area under study. I have established speeds of migration between 1.2 metres per year in *Impatiens parviflora* and 2.5 metres per year in *Lapsana communis*.

1. Úvod

1.1 Novodobé proměny krajiny

Evropská krajina za posledních 100 let prošla řadou změn, jsou to jednak změny celkové struktury a jednak změny zemědělského využití pozemků. Do 2. světové války měla česká krajina relativně drobnozrnnou mozaiku. Nejbliže za vesnicí byly zahrady, pak následovala menší či větší pole střídaná loukami a oddělená mezemi a cestami lemovanými pastvinami, alejemi a porosty křovin. Dále od vsi přibývalo pastvin a menších lesů a ještě dál byly rozlehlé lesy (Cílek 2005, Obr.1a). Po konci 2. světové války se prosazovaly tendence tvorby velkých lánů polí a rozorávání mezí (Schmelzová et Cílek 2004). S cílem zvětšit ornou půdu docházelo k úbytku lesů, k zániku menších keřových porostů a ke zvětšení zrna mozaiky (Obr.1b,c).

V současné době jsou v Evropě i Americe zemědělské pozemky opouštěny, protože převážně z důvodu hnojení vznikají přebytky zemědělských produktů. Navíc narůstají požadavky na ochranu lesních biotopů a zásob podzemní vody a zvyšují se rekreační nároky obyvatel (Singleton et al. 2001, Vesterdal et al. 2002). Na opuštěných zemědělských plochách vznikají sekundární porosty (pozn. sekundárním porostem se rozumí porost vzniklý na pozemku s jiným původním hospodářským využitím, př. sekundární les), které mohou svým druhovým složením odrážet původní polní využití pozemku (Flinn et Vellend 2005). V Holandsku takto vzniklé lesy dnes tvoří většinu lesního pokryvu (Grashof-Bokdam et Geertsema 1998). Sekundární lesy se vegetačním složením liší od historicky starých lesů (pozn. dále jen staré lesy; starým lesem se rozumí les, jehož kontinuita nebyla přerušena na všech dostupných mapových záznamech) (Wulf et Kelm 1994).

1.2 Vývoj krajiny v širších časových souvislostech

1.2.1 Vývoj krajiny ovlivněný člověkem

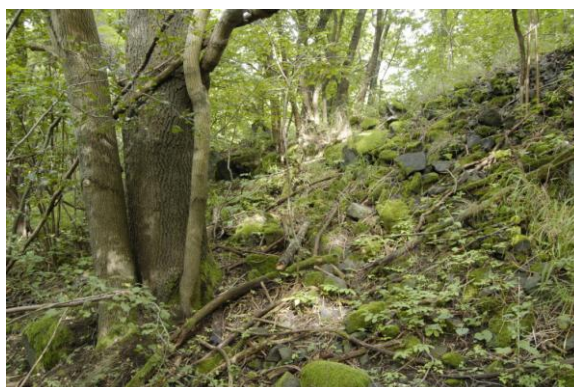
Vývoj krajiny významně ovlivňuje člověk již řadu tisíciletí. Velmi znatelně ji začal měnit v neolitu (mladší doba kamenná, 7300 – 6300BP). Do té doby se věnoval pouze lovu a sběru, které se na krajině výrazně nepodepsaly. V neolitu se člověk usadil a začal s pěstováním plodin a chovem dobytka (Gojda 2000). Měnil původní přírodní stanoviště na stanoviště umělá; na pole a pastviny (Ložek 1973).

Období neolitu odpovídá konci Atlantiku, kdy byly teploty vyšší asi o 3°C než dnes a bylo vlhčeji, období se obecně označuje klimatické optimum. Ve střední Evropě dochází k rozvoji lesů s převahou smíšených doubrav s náročnějšími mezofilními dřevinami - jilmem,

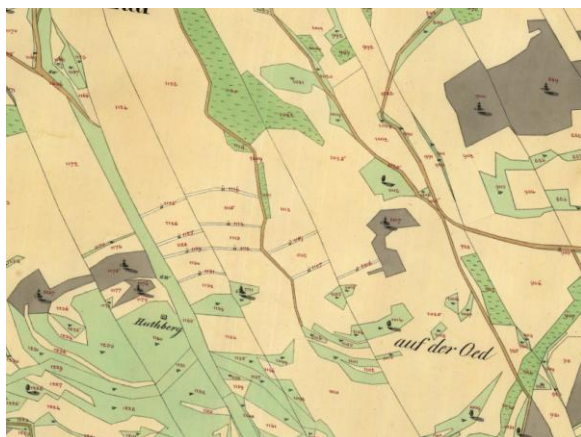
a)



b)



c)



Obr.1: Změny krajinné struktury

- a) Struktura zaniklé obce Tovec a okolí na mapě stabilního katastru z roku 1842
- b) Bývalé meze v současnosti. Foto J.Vojta
- c) Srovnání uspořádání krajiny a velikosti mozaiky na mapě stabilního katastru (1842) a na leteckém snímku (1952).

lípou a jasanem (tzv. *Quercetum mixtum*) (Pokorný 2003). V hornatých oblastech východu střední Evropy se objevuje smrk, v nižších polohách je hojná olše (Ložek 1973).

Za účelem zemědělství byly lesy od dob neolitu vypalovány. Pole byla úrodná jen asi 2 roky, pak musela být založena jinde. Obnovu lesa omezovala lesní pastva dobytka, který spásal výhonky (Gojda 2000). Toto hospodářství je nejdříve doloženo v Británii v roce 1086 n. l. již jako běžná součást hospodaření v podhorských oblastech celé Evropy, proto je pravděpodobné, že lesní pastva už existovala dávno předtím. V Anglii kvůli pastvě v lese měly některé porosty podobu pouze mlází. Nejvíce spasené části se oplocovaly, aby mohlo dojít k regeneraci (Rackham 1998).

Asi 6300 BP byla objevena orba a tedy se mírně zpomalila likvidace lesů kvůli zemědělství. V té době lidé měli zájem na zachování lesa, protože z něj získávali zimní stelivo pro dobytek (sušené větvičky a listí) a dřevo. 2500 BP byla většina evropských lesů středních poloh přeměněna na louky, které jsou hospodářsky výnosnější díky senu pro zvířata (Gojda 2000). Zimní píce z lesa byla tedy nahrazena senem.

Významnou událostí pro změnu evropské krajiny byl příchod Římanů okolo roku 0. Římané začali vytvářet strukturovanou krajinu. Dělili ji na pravoúhlé pozemky, které přidělovali majitelům (Gojda 2000). Někde je toto členění patrné dodnes (Dreslerová, ústní sdělení). Do konce 12. století bylo osídlení české krajiny ještě poměrně řídké a soustředěné v bezlesých úrodných oblastech (Nožička 1957). Ve 12., 13. století nastupuje intensivnější využívání již osídlených oblastí a kolonisace horských poloh. Začíná se užívat trojpolní systém s jednoročním úhorem, kde se mohla vytvářet počáteční stádia sukcese. V době středověku dosáhla svého maxima lesní pastva, kterou byly zasaženy téměř všechny podhorské oblasti střední Evropy. V 16. – 19. století se postupně mění struktura sídel, vznikají větší obydlené celky. Krajina se přetváří na „českou barokní krajinu“ (Sádlo et al. 2005). Struktura hospodářských pozemků se v podstatě nemění. Od 17. století jsou intensivněji využívány horské oblasti a stoupá spotřeba dřeva v horách za účelem užití ve sklárnách a milířích (Gojda 2000). K výraznému poklesu rozlohy lesa dochází například i v USA. V některých oblastech je během 18. a 19. století odstraněno až 80% lesů za účelem zemědělství (Singleton et al. 2001).

1.2.2 Vývoj lesů v českých zemích

Asi 2 století po začátku letopočtu je středoevropská krajina údajně nepřístupná pro „hrozné pralesy a bažiny“ (Nožička 1957). Počátkem 12. století jsou pohraniční oblasti ČR stále pokryty hustými lesy narušenými pouze obchodními cestami a osadami nutnými k zajištění

bezpečnosti. Obdělávat lesní půdu začínají ve 2. polovině 12. století kláštery. S první intenzivní kolonisační lesních oblastí se začalo na Chebsku od r. 1158, kolonizovaná oblast sahala až k pramenům potoka Liboc na Doupovsku (Nožička 1957). Ve 13. a 14. století jsou lesy intenzivně káceny a měněny na pastviny, uplatňuje se lesní pastva. Okolo roku 1350 si Karel IV. všiml, že královské lesy jsou „porúbané, vykopené a některé vyorané“ a nařídil ochranu těchto lesů. Do této doby byla hlavní jehličnatou lesní dřevinou borovice, méně jedle a smrk. Z listnatých byl hojně zastoupen dub, buk a bříza. (Nožička 1957).

Od 2. poloviny 17. století se projevuje nedostatek dřeva v okolí dolů, skláren a splavných řek. V roce 1713 proběhl soupis lesů za účelem platby daní. 5. května 1754 byl vydán „Císařský královský patent lesů a dříví“, který omezil kácení a pustošení lesů. V té době byla hojná lesní pastva dobytka a byl i silný vliv lesní zvěře (Nožička 1957). 1768-1770 vydala Marie Terezie patenty, které zakazovaly lesní pastvu a navíc omezovaly rozlohu obecních pastvin za účelem změny na pole a louky (Hejcman et Pavlů 2006).

1.3 Lesní druhy a význam porostu dřevin pro jejich existenci

1.3.1 Lesní druhy

Jako lesní druhy se označují druhy upřednostňující pro svůj růst lesní prostředí před bezlesím. Definice lesního druhu je poměrně obtížná. Většinou záleží na metodě, jaká se použije, lesní druhy se určují buď na základě terénní zkušenosti (Singleton et al. 2001) nebo podle příslušnosti k lesní fytoecologické jednotce (Brunet et Oheimb 1998, Hermy et al. 1999, Dzwonko 2001).

Lesní druhy jsou schopné růst na půdě s málo živinami a dobře snášejí menší přísun světla (Bossuyt et al. 1999). Menší množství světla ale není podmínkou jejich růstu, protože, Honnay et al. (1999) zjistili, že některé lesní druhy (př. *Mercurialis perennis*) vytrvávají v loukách, ale ne na intenzivních pastvinách a na orné půdě. Je pro ně důležitější absence pastvy a orby než vyhledávání stínu. K závěru, že lesní prostředí vyhledávají tyto druhy především kvůli stabilitě, kterou poskytuje, došli také Wulf et Kelm (1994). Lesní rostliny jsou oproti trávám a ostřicím slabšími kompetitory, proto vyhledávají lesní prostor, kde je nižší zápoj těchto druhů vyžadujících pro svůj růst více světla (Dzwonko 2001).

1.3.2 Lesní porosty jako refugia druhů a zdroje diaspor

Lesní porost bývá v krajině zpravidla po dlouhý časový úsek na stejném místě o velké rozloze. Dochází v něm ke vzniku stabilního prostředí s menším množstvím disturbancí, stálou

vzdušnou vlhkostí a vyvinutější půdou než v okolní zemědělsky využívané krajině (Wulf et Kelm 1994). Les plní funkci refugia pro některé druhy vyžadující tyto podmínky. Pokud dojde v okolí lesa k ukončení zemědělské činnosti, je les zdrojem diaspor a vegetativních rozmnožovacích částí těchto druhů pro tvorbu sekundárního porostu na opuštěném pozemku (např. Greene et Johnson 1996, Meiners et Pickett 1999).

Ke vzniku podobných podmínek může dojít i v menších keřových porostech.

1.3.3 Význam křovin v krajině

Dnes se v ČR vyšší křoviny svazu *Berberidion* (k tomuto svazu lze nejpravděpodobněji přiřadit zkoumané křoviny v oblasti zpracování diplomové práce) vyskytují nejhojněji v oblastech s mozaikovitou kulturní krajinou na členitějším reliéfu (Sádlo 2001), kterých je v současnosti v ČR ale docela poskrovnu. V minulosti se křoviny vyskytovaly nejčastěji jako liniové porosty podél cest, na mezích a na hranicích pozemků, na opuštěné a hospodářsky bezcenné půdě, na pastvinách nebo jako ekotonová společenstva na přechodu lesa a jiného porostu. V zemědělské krajině s malým množstvím lesů mohly plnit významnou roli refugií některých druhů a po opuštění okolní krajiny mohou být zdrojem semen těchto druhů (Meiners et Pickett 1999, Corbit et al.). Základní dřevinu křovin v minulosti představovala líska nebo trnka (Forman et Godron 1993).

Následkem kolektivisace zemědělství ve 2. polovině 20. století došlo k úbytku mezí a k částečné změně výskytu křovinných porostů. Objevují se na pozemcích s neurčitým majitelem nebo nechaných ladem v okolí měst a často mají ruderální charakter. Bývají provázány skládkou a z pohledu většiny lidí se mohou jevit jako naprosto bezvýznamné. V prostoru města však mohou, stejně jako dříve v zemědělské krajině, plnit funkci refugií pro některé druhy živočichů a rostlin, stejně jako mohou být „přírodním prostředím“ pro obyvatele měst (Sádlo, ústní sdělení). Trendem poslední doby je tyto plochy „kultivovat“ na parčíky, parkoviště či nákupní centra a likvidovat tak otevřenost krajiny za městem (Cílek 2005).

Vztah křoviny s okolím a význam hospodaření v křovině

V zemědělské krajině je křovinný porost určitým terénním rozhraním. Dochází k interakcím mezi křovinou a okolím. Pokud je křovina umístěna mezi zemědělsky využívanými poli a plní funkci meze, může v ní být zvýšená hodnota pH, vyšší množství uhličitánů a celkového dusíku oproti lesní půdě (Kovář et al. 1997, Velátová 1998). Často se vyskytují nitrofilní druhy, což svědčí o eutrofisaci prostředí. Pravděpodobně to je způsobeno leteckým

hnojením okolních polí a následnými splachy hnojiv do mezí (Velátová 1998). Mez situovaná na svahu ve směru vrstevnic může mít protierosní funkci (Petříček 2004), může zpomalovat vítr a vytvářet závětrí.

V minulosti byla krajina vysoce fragmentována, téměř každý pozemek měl svého vlastníka, který se parcelu snažil co nejvíce hospodářsky využít. Proto se mohlo dostat hospodářské pozornosti i křovinným porostům (Gojda 2000). Činnost člověka umožňuje dlouhodobější trvání křovinného porostu, bez jeho zásahu by z křoviny zpravidla postupně vznikl les (Vera 2004). Keře byly pro člověka zdrojem některých plodin (lískové oříšky, trnky) a zimní píce pro dobytek (Gojda 2000). Některé porosty byly vysekávány jako topivo, takže například porosty dubu byly udržovány jen jako dubová pařezina. Podobně byly na jaře vysekávány křoviny jako jednorocní proutí pro dobytek (Suchara 1974). Uměle vysazené keře sloužily jako hranice a ploty chránící pole před působením zvěře. V USA se většinou seřezávaly na výšku jeden až dva metry, do plotu se vplétaly ořezané větve a vytvořily se tak relativně neprostupné překážky. Velmi často jsou uvnitř mezí drátěné ploty, které naprosto omezují pohyb zvířat a s nimi spojené rozšiřování semen rostlin. V Evropě ploty tolik časté nejsou, migrace je tedy snazší (Forman et Godron 1993).

1.4 Kolonisace lesními druhy a faktory ovlivňující jejich výskyt

1.4.1 Kolonisace porostů lesními bylinami

V současnosti vzniká množství sekundárních porostů, které se stávají potenciálním novým domovem lesních druhů. Schopnosti lesních druhů osídlit tato nová stanoviště a faktory ovlivňující proces osídlování jsou studovány v mnoha pracích (např. Grashof-Bokdam et Geertsema 1998, Meiners et Pickett 1999, Singleton et al. 2001, Wulf 2004).

Lesní byliny obvykle nejsou schopnými kolonisátory (Flinn et Vellend 2005, Dzwonko et Loster 1989). Lze mezi nimi nalézt kolonisátory rychlé (př. *Poa nemoralis*) a dobré (*Mercurialis perennis*, *Anemone nemorosa*) (Kubíková 1993), pro *Anemone nemorosa* uvádí Falinski et Cannulo (1985) šíření na vzdálenost až 600 m za 20 let. Ale častěji jsou kolonisátory pomalými (*Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Galium odoratum*) a špatnými (*Hepatica nobilis*, *Sanicula europaea*) (Kubíková 1993). Jejich rychlost kolonisace zpravidla nebývá více než 1 m za rok (Cain et al. 1998). Některé druhy sekundární lesy neosídľují vůbec (např. Wulf et Kelm 1994, Singleton et al. 2001). Vhodnost sekundárního lesa pro osídlení lesními druhy může mírně narůstat s jeho stářím (Wulf et Kelm 1994). Například v Holandsku kvůli nízké kolonizační

schopnosti klesá zastoupení lesních druhů. Při zrušení lesního komplexu zmizely populace lesních druhů a tedy i zdroje pro nové sekundární lesy (Grashof-Bokdam et Geertsema 1998).

1.4.2 Výskyt a šíření lesních druhů

Výskyt a rozmístění lesních druhů v krajině může být určeno způsobem jejich šíření (Dzwonko et Loster 1992). Pro lesní druhy je typická dlouhá doba přetrvávání na jednom místě (Wulf et Kelm 1994). Důvodem nízkého kolonizačního potenciálu je především převaha vegetativního šíření nad šířením semeny (Honnay et al. 1999, Dzwonko et Loster 1989). Naopak Forman et Godron (1993) zjistili spíše přerušované než nepřetržité rozmístění lesních druhů, které by nasvědčovalo pro šíření semeny. Také pozorovali některé druhy živočichů, které se pohybovaly více podél stromových porostů než otevřenou krajinou a které mohou roznášet semena na své srsti či je mohou požívat. Některé druhy (př. *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Mercurialis perennis*) kombinují vegetativní šíření s šířením semeny. Na nové stanoviště se dostanou semenem, ale dále se rozrůstají vegetativně (Dzwonko et Loster 1992). Ke stejnému názoru se přiklánějí Singleton et al. (2001), kteří v USA zjistili výskyty některých druhů v sekundárních lesích, ale jejich zdrojové populace v historicky starém lese byly značně vzdálené.

Šíření semeny má svá omezení především v krátké dormanci semen lesních druhů (Flinn et Vellend 2005) a v jejich nízkém zastoupení v semenné bance (Honnay et al. 1999). Semenáčky vyžadují pro své uchycení specifické podmínky (spadlé stromy, mezery v korunovém zápoji) a mají velmi vysokou úmrtnost (Beatty 1984, Crozier et Boerner 1984). Dalším limitem je změna celkové struktury krajiny. Dříve převažovaly rozsáhlé méně uzavřené lesní celky s množstvím pasek, kde se mohly lesní druhy uchytit a neomezovaly je druhy bezlesí. Dnes jsou lesy fragmentované do menších dosti vzdálených ploch, což je velmi nevhodné pro vegetativní rozrůstání i pro semena šířící se na malou vzdálenost (Wulf et Kelm 1994).

Převažujícími způsoby distribuce semen lesních druhů je myrmekochorie a anemochorie (Honnay et al. 1999), které neumožňují dálkovou kolonizaci. V hustém a strukturovaném lesním porostu je anemochorie snad nejméně vhodným způsobem šíření (Matlack 1994a). Významnými distributory semen mohou být velcí býložravci, kteří pozřou semena a vyloučí je s exkrementy daleko od původního stanoviště (Myers et al. 2004). Způsob šíření endozoochorií či exozoochorií je ale významnější u druhů otevřených stanovišť než u lesních, důvodem může být nízká produkce semen lesních bylin (Heinken et al. 2002). Jinými relativně dálkovými šířiteli jsou plodožraví ptáci. Ti potřebují osamocené vzrostlé stromy nebo jiné objekty, aby se mohli

posadit. Pod těmito objekty je vyšší koncentrace druhů využívajících k šíření ptáky (Hoppes 1987, 1988).

Způsob šíření je určován podle morfologie semen, která někdy může být zavádějící nebo neprůkazná, protože velcí savci požívají a následně vylučují semena s různou morfologií i semena bez jakéhokoli uzpůsobení k šíření (takové typy semen mohou tvořit více než polovinu požitých semen) (Myers et al. 2004).

1.4.3 Tvar, rozloha a vzdálenost plošky dřevin

Dalším faktorem může být tvar porostu dřevin, u liniových porostů především jeho šířka. Forman et Godron (1993) studovali větrolamy v New Jersey. Nejčastější byliny větrolamů byly netýkavka *Impatiens capensis* a kuklík *Geum canadense*. Při šířce větrolamu do 8 m oba druhy chyběly, v koridorech 8 – 12 m přítomny již byly a při šířce nad 12 m jejich počet výrazně rostl a rostla i celková diversita druhů. Naopak v Českém středohoří vliv šířky koridoru potvrzen nebyl (Velátová 1998). Může to být dáno tím, že většina koridorů byla širších než 8 m.

Dzwonko et Loster (1992) zjistili průkazný vliv rozlohy lesní plošky. Ve větších porostech je vyšší počet všech druhů a více anemochorních lesních druhů. Honnay et al. (1999) zjistili, že větší délka meze (větší rozloha) pozitivně působí na výskyt *Mercurialis perennis*. Mikk et Mander (1995) zkoumali v Estonku, Litvě a Finsku kromě velikosti plochy ještě její heterogenitu. Zjistili, že v Estonsku a Litvě je průkazný pouze vliv velikosti plochy na druhovou diversitu, ale ve Finsku byla více než rozloha průkazná heterogenita prostředí.

Vzdálenost starého lesa je další faktor ovlivňující přítomnost lesních druhů. Isolace plošky sekundární vegetace negativně působí na přítomnost lesních keřů (Dzwonko et Loster 1992). Sousedství umožňuje kolonizaci i druhům šířícím se mravenci a vegetativně (Bossuyt et al. 1999).

1.4.4 Kontinuita a stáří porostu

Kontinuita porostu je dalším důležitým faktorem ovlivňujícím výskyt lesních druhů. Lesy označované jako staré (někdy kontinuální) nemusí být vždy přírodě blízké, ale v dostupných záznamech musí mít nepřerušenu kontinuitu (Wulf et Kelm 1994). Jako zdrojové materiály o kontinuitě porostu slouží především historické mapy. Wulf et Kelm 1994 v západním Německu zjišťovali vazbu některých lesních druhů na staré lesy. U *Allium ursinum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura*, *Sanicula europaea* a *Ulmus laevis* zjistili 100 % vazbu na staré lesy (tzn. že druhy se ve

zvolených lokalitách nikdy neobjevily v sekundárních lesích), *Paris quadrifolia* byla vázána 99 %. Ve výzkumu Honnayho et al. (1999) nebyla nalezena v porostu bez dřevinného patra, což potvrzuje její neschopnost přežít bez přítomnosti dřevin. Například v USA byla *Hepatica acutiloba* nepřítomna v lesích starých 70-100 let (Singleton et al. 2001). V Doupovských horách rostly *Lathyrus vernus*, *Maianthemum bifolium*, *Dentaria bulbifera*, *Stellaria nemorum* pouze v lesích starých přes 50 let (pravděpodobně starších než 150 let) (Kopecký 2006).

Složení vegetace sekundárních lesů ovlivňuje délka jejich existence, čím jsou starší tím se více blíží starému lesu, ale diversita druhů a jejich počet je nižší než v historicky starých lesích (Lawesson et al. 1998, Singleton et al. 2001). Rozdíly jsou patrné ještě i po 100, 200 či více letech především v uměle vysazených lesích (Wulf et Kelm 1994, Singleton et al. 2001, Dupouey 2002). Velátová (1998) zkoumala meze v Českém středohoří a zjistila, že se lesní druhy místy objevují už v lesnatých mezích starých 30, 40 let. Ve starších sekundárních lesích je vyšší přítomnost myrmekochorních druhů, které jsou typické pro historicky staré lesy (Bossuyt et al. 1999).

Delší kontinuita porostu pozitivně ovlivňuje kromě bylin i poměr zastoupení jehličnatých a listnatých stromů. Dzwonko et Loster (1992) v polských sekundárních lesích zjistili, že jehličnany nejsou závislé na stáří porostu, ale listnáče jsou ve vyšším množství zastoupeny ve starších lesích.

1.5 Vznik, vzhled a vegetační složení menších porostů dřevin

1.5.1 Vznik a vzhled porostů

Menší porosty s přirozeným složením blízkým starému lesu vznikají fragmentací velkých lesních celků za účelem těžby. Kvalitní stromy jsou odtěženy a zbude křovinný podrost s ojedinělými vzrostlými stromy. Nebo za účelem jiného hospodářského využití jsou úplně odstraněny části lesa a zbudou malé fragmenty původního porostu. Jedná se o zbytkové porosty s dlouhou časovou kontinuitou a svým vegetačním složením v bylinném patře velmi blízké nebo téměř shodné se starými lesy (Forman et Godron 1993).

Většina porostů s převážným zastoupením keřů vzniká přirozeně sekundární sukcesí. Sukcese je proces náhrady jedněch druhů jinými. Jednotlivé druhy se v čase postupně nahrazují až do doby, kdy se společenstvo skládá převážně z druhů, které se tam úspěšně reprodukuje a které vytváří vyvážené stabilní dále se neměnicí společenstvo. Sekundární sukcese nastupuje po ukončení hospodářské činnosti člověka (Forman et Godron 1993). Bez vlivu člověka mohou křoviny vznikat na méně příznivých stanovištích (sutě, xerothermní oblasti).

Umělým vznikem křovinného porostu může být vysazení. Pěstované porosty mohou mít ochrannou funkci, například pásy stromů podél silnice či větrolamy nebo okrasnou funkci (parky, živé ploty). Druhové složení umělých křovin se někdy odlišuje od přirozených porostů, ale v Evropě se do vysazovaných křovinatých koridorů nejčastěji používaly hloh, vrba, líska a trnka, které jsou přirozeným porostům dosti blízké. Porosty vzniklé uměle mají nižší prostorovou a druhovou diversitu než přirozené vzniklé primárně i sekundárně (Forman et Godron 1993).

Křoviny liniového charakteru mohou být označovány jako koridory. „Koridory jsou úzké pruhy země, které se liší od krajinné matrice na obou stranách.“ (Forman et Godron 1993). Mohou mít ochrannou funkci pro některé druhy nebo oddělovat různě zemědělsky využívané pozemky (Kovář 1992). Koridory se mohou lišit svou šířkou, stupněm propojenosti, přítomností vodního toku. Koridory obvykle navazují na plošku vegetace s podobným druhovým složením jako je v koridoru. Mohou tvořit ekotony, přechodová společenstva (například na hranici lesa a pole) (Forman et Godron 1993). Předpokládá se, že koridor umožňuje či podporuje migraci, šíření a vzájemný kontakt organismů (Petříček 2004).

1.5.2 Sekundární sukcese

Sekundární sukcese probíhá zpravidla na opuštěných pozemcích – úhorech. Může probíhat i na velmi antropogenně ovlivněných plochách – navážky nebo na polopřirozených – meze, paseky, lesní okraje (Sádlo 2003). Na různě dříve obhospodařovaných pozemcích může probíhat rozdílně, na složení sekundárních porostů a průběh sukcese mají vliv abiotické faktory a situace před začátkem sukcese.

Na úhorech probíhá sled sukcesních stádií od iniciálního, přes travní, keřové a závěrečné (Jelínek 1981). Zpočátku je na úhoru relativně vysoká zásoba živin (hlavně fosforečnanů) z předchozího hnojení a nulová konkurence vegetativně rostoucích jednoděložných druhů, proto se objevují i dvouděložné rostliny. Po vyčerpání živin v půdě následuje travní stádium. Umělé zvýšení obsahu fosforu v počáteční fázi sukcese může zpomalit nástup travního stádia (Kovářová et Brabec 1990). V oblasti horských luk nad hranicí lesa končí sukcese už v této fázi. Na kyselých půdách dominuje *Nardus stricta*, na ostatních může být *Trisetum flavescens* a ve vyšších polohách *Poa alpina* (Duvigneaud 1988).

V průběhu dalšího času dochází k hromadění organické hmoty a více se prosazují hustě trsnaté trávy jako *Festuca rupicola*. Dále následuje keřové stádium. Obecně ke vzniku uzavřeného stromového patra v závěrečném stádiu sukcese dochází zpravidla po 60 – 80 letech (Flinn et Vellend 2005).

Sukcese neprobíhá jen na opuštěných pozemcích, ale i na určitých místech v kulturní krajině. Takovými místy jsou zpravidla neliniové polní kazy, což jsou dobře vymezené plochy v orné půdě, oproti okolí relativně sušší, více kamenité a porostlé suchomilnou vegetací různého sukcesního stádia (Šašek 2005). Liniovými útvary jsou meze mezi obhospodařovanými poli. Jedním z typů mezí jsou tzv. kamenice (polní terasy), které jsou tvořeny kameny vynášenými z polí. Tyto terasy sloužily jako hranice mezi pozemky. Suchara (1974) uvádí, že podél kamenic byly vysazovány lísky a javor babyka. Na hlubokých půdách podél teras se pěstovaly ovocné stromy. Sukcese na kamenicích začíná lišejníky a mechorosty. Mezi kameny může být *Arrhenaterum elatius*, *Bromus erectus* a při okrajích bývá *Viola hirta*. Později na hlubším půdním profilu se šíří keře *Crataegus monogyna*, *C. macrocarpa*, *Swida sanguinea*, *Prunus spinosa* a byliny *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Campanula trachelium*. Může dojít i k vytvoření hlohových monocenóz. Nejpozději přichází *Fraxinus excelsior*, proniká do středu terasy, přerůstá keřové druhy a vytlačuje je na okraj terasy, je to jediný druh, který je schopen přerůst hlohy. Objevují se další bylinné druhy jako *Convolvulus arvensis*, *Dactylis glomerata* agg., *Fragaria viridis*, *Veronica hederifolia*, nitrofilní *Ballota nigra* (Suchara 1974).

Sekundární sukcese v Doupovských horách

Doupovské hory jsou 50 let opuštěnou zemědělskou oblastí, kde probíhá sekundární sukcese. Proces studoval Jelínek (1981). Zjistil, že v iniciálním stádiu dominuje *Viola tricolor*, *Agropyron repens*, *Holcus mollis*. Později se živiny vyčerpají a nastupuje travní stádium, kde na bývalých úhorech dominuje *Arrhenaterum elatius*, *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata* agg., *Fragaria viridis*, *Euphorbia cyparissias*, *Cirsium arvense*, *Trisetum flavescens* aj.

V keřové fázi se objevuje *Prunus spinosa*. Složení keřového stádia je ovlivněno svažitostí pozemku. Na rovinách a mírných svazích převládají hlohy. Na prudších svazích dominují růže a trnka, která později z nedostatku světla ustupuje. Dalšími sukcesními druhy jsou *Acer campestre*, *Pyrus pyraeaster*, *Sorbus aucuparia* a *Fraxinus excelsior*, který je již přechodem k závěrečnému stádiu. Složení dřevin je silně ovlivněno nejbližším zdrojem diaspor, tím jsou většinou meze dlouho neovlivněné člověkem. Na mezích je častá *Corylus avellana* a *Populus tremula*, které se v úhorech neobjevují (Jelínek 1981).

V Doupovských horách je množství opuštěných vesnic a staveb, kde také probíhá sekundární sukcese. Přímo v ruinách se nejčastěji vyskytuje *Salix caprea*, *Sambucus nigra*, *Betula pendula* doprovodným druhem je *Fraxinus excelsior*, *Acer platanooides* nebo *Corylus avellana*. V bylinném patře dominují *Senecio ovatus*, *Rubus idaeus*, *Urtica dioica*. Mimo ruiny dominuje *Fraxinus excelsior*, v keřovém patře je častý *Crataegus sp.*, *Sambucus nigra*, *Prunus*

domestica, *Corylus avellana*, *Populus tremula*, v bylinném *Aegopodium podagraria*, *Campanula trachelium* (Vojta 1999).

1.5.3 Vegetace sekundárních křovinných porostů

V Evropě je hlavní třídou křovinné vegetace *Rhamno-Prunetea* Rivas-Goday & Carbonell (1961) (listnaté mezofilní až xerothermní křoviny). V podrostu křovin se uplatňují druhy květnatých a nitrofilních lemů, druhy lesní i travinné vegetace a mladých sukcesních stádií. Často jsou zastoupeny kompetičně silné druhy náročné na světlo a množství živin v půdě (*Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria*) (Honnay et al. 1999, de Keersmaecker et al. 2004). Bylinných druhů pevně vázaných na křoviny je na rozdíl od keřů velmi málo. Typickým znakem křovin je střídání světlé a stinné porostní fáze. Ve světlé fázi převažují lemové a trávnickové druhy, stinná fáze je sukcesně starší a vegetačně bližší lesu (Sádlo 2003).

Ve většině evropských křovinatých mezí převládá jeden nebo několik druhů rostlin, které dosahují výšky stromu nebo keře. V Severní Americe dorůstají druhy v koridorech výšky stromů a převládá v nich několik určitých druhů (Forman et Godron 1993).

Honnay et al. (1999) zkoumali sekundární vegetaci v Belgii. Zkoumané porosty tvořily ekotony, vznikly na náplavech a dominoval v nich *Populus x canadensis*, *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Quercus robur* a *Alnus glutinosa*. Zdejší ekotony rozdělili na tři typy. Prvním je mláží, kde dominuje *Corylus avellana*, druhým typem jsou ekotony s nižšími keřovými porosty a třetím bylinné ekotony s absencí dřevin. První dva typy lze hodnotit jako lesnaté meze. V polských sekundárních lesích jsou zastoupeny *Carpinus betulus*, *Quercus robur*, *Coryllus avellana*, *Sambucus racemosa*, *Crataegus sp.* a *Frangula alnus* (Dzwonko et Loster 1992).

Křoviny Doupovských hor

Jelínek (1981) prováděl průzkum zakeřených mezí v Doupovských horách. Nejčastěji se objevoval *Crataegus sp.*, *Rosa sp.*, *Prunus spinosa*, *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Populus tremula*. Zjistil závislost zastoupení jednotlivých dřevin na nadmořské výšce. *Acer campestre* se vyskytuje v nižších polohách a nepřekračuje nadmořskou výšku 750 m. V nadmořských výškách nad 700 m jsou dřeviny na mezích méně časté. Objevuje se tam *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*, *Sambucus racemosa*.

1.6 Vztah půdních charakteristik historicky starých a sekundárních lesů, bývalého hospodaření a vegetace

1.6.1 Půdní vlastnosti

V sekundárních lesích má na dnešní chemismus půdy vliv bývalé využití pozemku a délka jeho využívání (Honnay et al. 1999, Vesterdal et al. 2002). Půdní podmínky mohou mít na vegetaci sekundárních lesů i po 70 letech mnohem větší vliv než např. způsob šíření druhů (Dzwonko et Gawrónski 1994).

Bossuyt et al. (1999) zjistili, že v sekundárních lesích je vyšší pH, ale Dzwonko (2001) rozdíl mezi sekundárními a starými lesy neprokázal. V sekundárních lesích byl zjištěn vyšší obsah dusíku, rychlejší rozklad opadu a méně humusu než v historicky starých lesích (Bossuyt et al. 1999). Ve starých lesích je humusová vrstva variabilnější, ale zpravidla silnější (Dzwonko 2001). Především v křovinatých mezích může být vyšší obsah dusíku způsoben přítomností velkého množství kamení, ve kterém se akumuluje organická hmota, která zadržuje živiny (Velátová 1998).

Vesterdal et al. 2002 zjistili, že v lesích je obecně vyšší obsah organického uhlíku než na poli především díky pomalejšímu rozkladu opadu. Po znovuzalesnění pole obsah uhlíku roste spolu s dobou uplynulou od zalesnění v horních 5 cm půdy, ale v nižších vrstvách klesá. Maximální zkoumaná doba uplynulá od znovuzalesnění byla 29 let. Půdy lesů starých 200 let se stávají zásobárnou uhlíku (Vesterdal et al. 2002).

Vlastnosti půdy ovlivňuje porost, který na ní roste. Jednak svým opadem ale i absorbcí určitého podílu minerálních živin přicházejících z okolí. Po vykácení lesa se může množství živin výrazně zvýšit (Forman et Godron 1993).

Ellenbergovy indikační hodnoty

Půdní vlastnosti stanoviště lze určit z průměrných Ellenbergových indikačních hodnot (EIH, Ellenbergovy hodnoty) podle druhového složení na zkoumané ploše. EIH jsou určeny pro většinu druhů z jejich ekologických nároků, lze jimi díky tomu, že rostliny indikují nebo reflektují svým výskytem faktory prostředí na daném stanovišti (Kovář 2002), určit půdní rozdíly mezi stanovišti v obsahu živin, půdní reakci a vlhkosti, ale i rozdíly v přísunu světla, tepla a kontinentalitě (Ellenberg et al. 1992). EIH slouží pro střední Evropu (Dzwonko 2001).

EIH mají různou výpovědní hodnotu v různých stanovištích. Velmi spolehlivé jsou ve stabilizovaných porostech historicky starých lesů, v sekundárních lesích je jejich výpovědní hodnota stále uspokojivá, ale je lepší ověřit ji měřením. Menší spolehlivost je způsobena tím, že

„aktuální ekologická amplituda (rozpětí, valence) rostlinného druhu je jiná (obvykle užší) než potenciální (fyziologická) amplituda“ (Kovář 2002). Konkrétním příkladem může být, že některé druhy s vysokou hodnotou EI_H pro pH jsou schopny růst v sekundárním lese na kyselější půdě než ve starém. Druhy s nízkými EI_H pro pH jsou hojnější ve starých lesích (Dzwonko 2001).

V Doupovských horách byly zkoumány rozdíly EI_H na různých typech bývalého hospodaření. Dřívější louky byly od jiných hospodaření (pastvina, pole, les) celkově odlišné, měly vyšší hodnoty pro živiny a vlhkost, bývalá pole měla nejvyšší hodnoty pro světlo (je v nich nejvyšší podíl světlomilných druhů), všechny typy bývalého hospodaření se v hodnotě pro pH vzájemně nelišily, ale odlišovaly se od starých lesů. Ve starých lesích se vyskytovaly nejnižší hodnoty pro světlo (Vojta et Kopecký 2006).

1.6.2 Dřívější hospodaření

Ovlivnění půdních vlastností

Nejvíce významným typem hospodařením pro budoucí stav půdy je polní činnost, její intenzita a délka. Čím bylo zemědělství delší, tím je v půdě více fosforečnanů. Polní hospodářství ovlivňuje strukturu půdy, čím je delší, tím je vyšší podíl bahnitě a jílovitě složky oproti hlinitě (Honnay et al. 1999). Naopak hospodařením, které se po opětovném zalesnění téměř neprojeví, je pasení (Wulf 2004).

V Doupovských horách byla zjištěna hodnota pH postupně klesající od bývalých polí přes louky k pastvinám. Obsah dusíku a uhlíku byl nejvyšší na bývalých loukách a nejnižší v polích (Kopecký 2006).

Na chemické složení půdy menších porostů lokalizovaných v zemědělské krajině má bezpochyby vliv zemědělské využití okolních pozemků (Velátová 1998).

Vliv dřívějšího hospodaření, původ lesa (sekundární, starý) a u sekundárních jeho stáří může někdy být převáženo geografickou polohou, původními půdními podmínkami a disturbancemi (Mozkin et al. 1996). Stejně tak délka zemědělství může být dána vhodností pozemku k hospodaření. Prudší svahy, chudší a vlhčí půdy bývají obdělávány jako poslední a opouštěny mezi prvními (Matlack 1997, Singleton et al. 2001, Flinn et al. 2005). Jako průkazný faktor se jeví délka zemědělství, ale ve skutečnosti to mohou být prvotní podmínky stanoviště.

Graae et al. 2003 zjistil rozdíly mezi sekundárními a starými lesy pouze v hodnotách pH.

Ovlivnění vegetace

Bývalé hospodaření má vliv na druhové složení vegetace i počet druhů, v sekundárních lesích vzniklých na bývalých pastvinách a polích je vyšší počet druhů i vyšší druhová diversita než na bývalých loukách (Kopecký 2006).

Dlouhé zemědělství (a zvýšený obsah fosforečnanů) má negativní vliv na výskyt například *Anemone nemorosa* a *Corylus avellana* (Honnay et al. 1999).

Pastva dovoluje přetrvat některým odolnějším lesním druhům v malých populacích podstatně lépe než orba. Na bývalých pastvinách je po zalesnění vyšší počet druhů bylin a keřů než na bývalých polích (Koerner et al. 1997, Wulf 2004).

V Doupovských horách se na bývalé pastviny vážou *Viola riviniana*, *Moehringia trinervia*, *Alliaria petiolata*, *Galeobdolon luteum*, na bývalých polích roste *Fragaria vesca*, *Clinopodium vulgare*, *Galium sylvaticum*, *Vicia sylvatica*, na loukách *Impatiens noli-tangere*, *Urtica dioica*, *Pulmonaria obscura*, *Athyrium filix-femina* (Kopecký 2006).

1.7 Význam historických map

Historické mapy poskytují velmi cenné informace o využívání půdy v minulosti, o poměru lesa a bezlesí a přibližně lze zjistit, zda byl les listnatý či jehličnatý, jakého byl vzrůstu a způsob, jak se s ním hospodařilo (Brůna et Křováková 2006). Porovnáním různě starých map lze zjistit kontinuitu porostu.

1.7.1 Zjištění lesního pokryvu půdy

Záznamy počínají na Josefském I. vojenském mapování (1764-1768 a 1780-1783, měřítko 1: 28 800), jehož přesnost není vysoká, protože se mapovalo pouze terénním odhadem bez geodetického zaměření (web1). Novější vojenské mapy (Františkovo II. vojenském mapování z let 1836-1852 s měřítkem 1: 28 800 a III. vojenském mapování z let 1876-1878 (Morava a Slezsko), 1877-1880 (Čechy) v měřítku 1:25 000) vycházejí z mapování stabilního katastru (viz níže) a mají tedy geodetické základy a vyšší přesnost zobrazení (Brůna et Křováková 2006, web1).

Nejpodrobnějším historickým mapovým zdrojem informací je stabilní katastr vzniklý okolo poloviny 19. století (Obr.2).

Naprosto přesné informace poskytují letecké snímky. Částečně lze určit, zda je porost listnatý či jehličnatý a jsou patrné i jednotlivé vzrostlé stromy.



Obr.2: Výřez mapy stabilního katastru. Šedá s nákresem stromu znázorňuje jehličnatý les, světle zelená s nákresem stromu lokální prost stromů na pastvině.

1.7.2 Stabilní katastr

Stabilní katastr (SK) je ucelené a velmi přesné mapové dílo v měřítku 1:2880 vzniklé za účelem zhodnocení kvantity a kvality půdního fondu a přesné výměry daní z pozemků. Je na něm vyznačeno, jaký způsob hospodaření byl na pozemku uplatňován. Sloužil pro Čechy, Moravu a Slezsko a je to první mapování založené na přesných geodetických základech. Podkladem pro začátek mapovacích prací byl patent císaře Františka I. z 23. prosince 1817. Základní jednotkou SK byla katastrální obec. Mapovací práce trvaly od roku 1824 do roku 1843 (ÚAZK 1997).

SK byl jednou vyhotoven jako originální mapa, která byla reprodukována tiskem z kamene (litografie), byl uložen v zemských archivech zobrazovaných zemí a ve vídeňském ústředním archivu. Po rozpadu Rakousko-Uherska byla část zobrazující české země převezena do Prahy (ÚAZK 1997).

SK se dělí na 3 části: měřický operát – výsledek geometrického měření a zobrazení na mapách, písemný operát – soupis pozemků a jejich držitelů a vceňovací operát – rozdělení pozemků podle kvality půdy, pěstované plodiny a výnosu a podle toho stanovení pozemkové daně). Daně byly podle tohoto výměru placeny od roku 1860 (ÚAZK 1997).

SK prošel v letech 1869-1881 reambulací (obnovou podle skutečného stavu), nevzniklo nové mapové dílo, změny byly zaznamenány do jednoho z otisků. Později byly prováděny revise každé 3 roky a zakreslovány nově nahlášené pozemkové změny. Využívání SK bylo ukončeno v roce 1955 založením jednotné evidence půdy (ÚAZK 1997).

1.8 Otázky

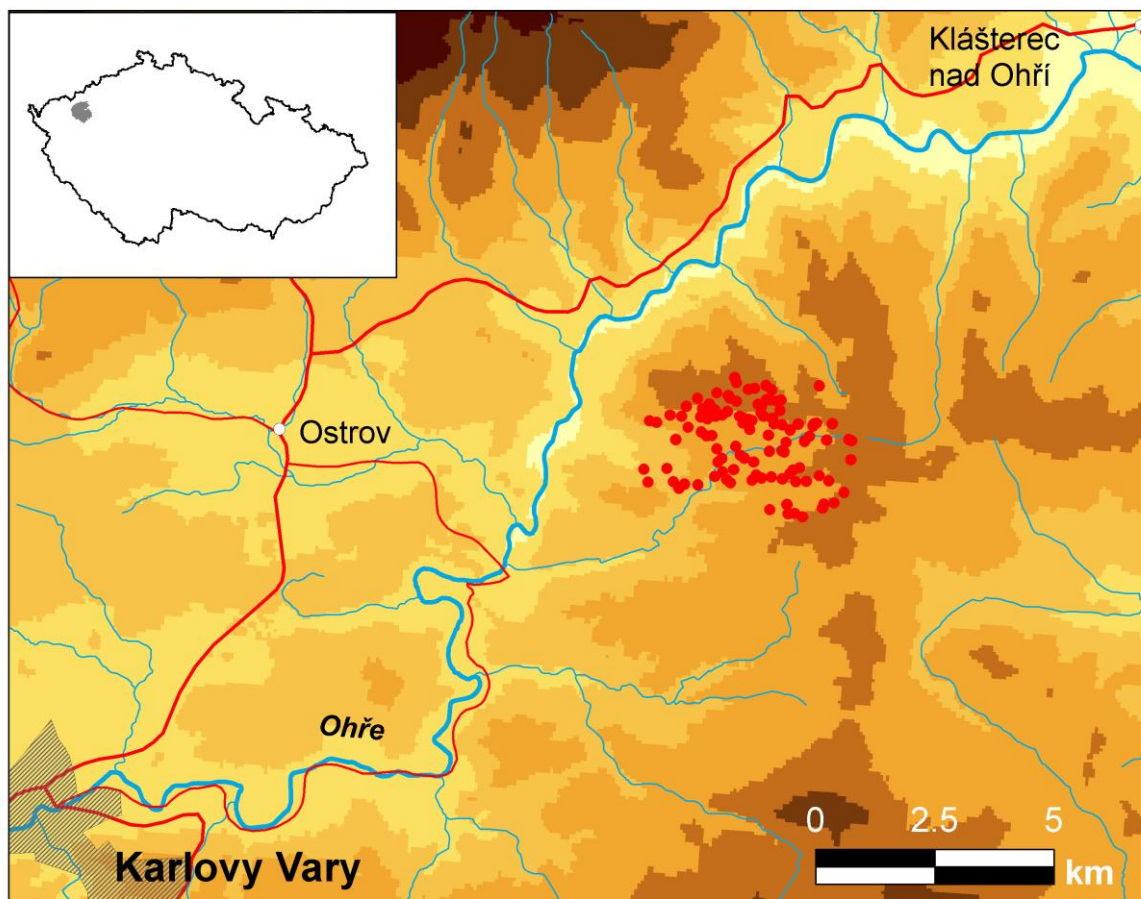
Obecně jsou lesní druhy považovány za pomalé kolonisátory závislé na kontinuálních porostech lesů. Jako refugia lesních druhů mohou sloužit nejen lesy ale také lokální historicky staré porosty křovin, které mohou být po opuštění okolní krajiny zdrojem diaspor lesních druhů. Porosty nově vznikající na opuštěných pozemcích se druhovým složením liší od historicky starých porostů. Příčinou mohou být primární abiotické podmínky stanoviště, omezená schopnost druhů šířit se na nově vzniklá stanoviště nebo doba uplynulá od opuštění. Různě staré porosty křovin jsou proto vhodným modelem pro studium šíření lesních druhů a relativního významu abiotických faktorů a biologických vlastností jednotlivých druhů pro vývoj lesního ekosystému.

V Doupovských horách je množství historicky starých menších porostů křovin. Po roce 1953 byla opuštěna většina zemědělských pozemků, na nichž začala probíhat sekundární sukcese a vznikla tak nová potenciální stanoviště pro lesní druhy.

1. Závísí složení vegetace na kontinuitě porostu dřevin? Jaké další faktory prostředí se uplatňují?
2. Závísí na délce kontinuity porostu půdní vlastnosti?
3. Mohou mít menší lokální porosty dřevin funkci jako refugia lesních druhů? Šíří se z nich lesní druhy do okolních opuštěných pozemků?
4. Jaká je schopnost migrace lesních bylin? Jaké faktory ji ovlivňují?

2. Studované území

Studované území se nachází v Doupovských horách v západních Čechách (Obr.3). Doupovské hory zaujímají plochu 607 km². Rozlohu 330,15 km² zabírá vojenský újezd Hradiště, který je největší v České republice (Komár 1993). V okolí jsou města Ostrov nad Ohří, Kadaň, Klášterec nad Ohří.



Obr.3: Mapka studovaného území s rozmístěním fytoecologických snímků (červené body). Stupně hnědé znázorňují nadmořskou výšku, modrá představuje vodní toky, červená silnice.

2.1 Abiotické podmínky

Doupovské hory jsou pozůstatkem miocenního stratovulkánu činného zhruba před 42 – 17 mil. let (Balatka et Loučková 1993), který zaujímal plochu přes 1200 km². Později se v severní části patrně vytvořily přídatné přírodní kanály (Chlupáč et al. 2002). Centrem stratovulkánu byla kaldera v místě zaniklého města Doupov. V oblasti se střídají vrstvy pyroklastik s bazickými až ultrabazickými výlevnými horninami čedičového typu (Babůrek 1998). V údolí Ohře se ostrůvkovitě vyskytují ortoruly a migmatity Krušnohorského

krystalinika, na jih od obce Lučiny se rozkládá oblast s biotitickým granitem (Chlupáč et al. 2002).

Celé pohoří je jen mírně zvlněné. Průměrná nadmořská výška je 558,2 m n.m., nejvyšší vrchol je Hradiště (934 m n.m.) a nejnižší bod hladina Ohře v Kadani (275 m) (Balatka et Loučková 1993). Vzhled mírně zvlněné hornatiny narušuje výrazné údolí Ohře, které má místy až kaňonovitý charakter, a pro toto území typická radiální síť potoků, které vyhloubily úzká údolí (Vojta 1999).

Převládajícím typem půd Doupovských hor jsou hnědé půdy (kambizemě) s mocným humusovým horizontem a mírně kyselou reakcí, dále se v menším množství objevuje drnoglejová půda, rankery a rendziny a v údolích potoků vzácně nivní a bažinné půdy (Tomášek 1967).

V největší části Doupovských hor je klima mírně teplé, mírně suché, s mírnou zimou. Pouze vyšší polohy patří do mírně chladné oblasti. Průměrná roční teplota je asi 6 °C, maximální teploty dosahují v létě +31°C a minimální v zimě -31°C (Quitt 1971). Doupovské hory leží ve srážkovém stínu Krušných hor, proto je množství srážek poměrně nízké. V místě bývalého města Doupova činí roční průměr srážek 671 mm, v nižších polohách spadne ročně jen 500 – 550 mm srážek (Komár 1994).

2.2 Vegetační poměry

Potenciální přirozenou vegetací Doupovských hor by byly květnaté violkové bučiny (*Viola reichenbachianae-Fagetum*) a černýšové dubohabřiny (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*) (Neuhäuslová et al. 1998). Tyto porosty lze v oblasti dnes nalézt díky nižší intenzitě lesnické činnosti a uzavření prostoru veřejnosti.

V roce 1998 zabíraly 34,9 % rozlohy vojenského újezdu lesy (jehličnaté monokultury 9,7 %), 37,9 % travní stádia úhorů, 19,9 % křoviny, 1 % obdělávané plochy a 2,3 % plochy bez vegetace (Rejl et al. 1998). Z terénního pozorování lze říci, že většinu území Doupovských hor porůstá sekundární křovinná vegetace různého sukcesního stáří s dominancí hlohu (*Crataegus* sp.), babyky (*Acer campestre*) a trnky (*Prunus spinosa*). Na lesnických hospodářských mapách je velká část Doupovských hor vedena jako nelesní půda, kde se neprovádí lesnické hospodaření, proto je umožněno široké rozšíření křovinných biotopů. Ve stromovém patře jsou časté jasaný (*Fraxinus excelsior*), habry (*Carpinus betulus*) a poměrně hojně se vyskytuje třešeň (*Prunus avium*). Typické pro tuto oblast jsou rozvolněné porosty křovin střídané nelesní travinnou vegetací (Obr.4) svazů *Bromion erecti*, *Arrhenaterion*, *Molinion caeruleae*, *Calthion* (Kopecký

2006). V intravilánu bývalých vesnic se často vyskytují jasanové porosty (Vojta 1999). Dalšími častými dřevinami jsou líska (*Coryllus avellana*), topol (*Populus tremula*) a babyka (*Acer campestre*) nepřekračující 750 m n. m., nad 700 m n. m. roste vrba (*Salix caprea*) a jeřáb (*Sorbus aucuparia*) (Jelínek 1981).



Obr.4: Rozvolněné porosty křovin. Foto J. Vojta.

V květeně Doupovských hor se vyskytují i některé poměrně teplomilné druhy (např. *Centaurea stoebe*, *Geranium sanguineum*, *Cirsium acaule*, *Potentilla argentea*) i v nadmořských výškách kolem 600 m n. m. (Mladý 1984). V Doupovských horách je údajně až dvojnásobně vyšší počet rostlinných druhů než v běžné zemědělsky obhospodařované krajině. Přímý vliv přítomnosti vojsk se projevuje pouze v oblasti střelnic, v okrajových prostorech újezdu jsou porosty ponechány téměř bez zásahů (Král 1993).

2.3 Historický vývoj

Nejstarší osídlení Doupovských hor je doloženo z 11. a 12. století, kdy byly majiteli pozemků kláštery (Binterová 1998). Hustota obyvatelstva byla vždy velmi nízká, nikdy nedosáhla ani poloviny průměru osídlení ČR (Král 1993).

Doupovské hory jsou součástí Sudet. Před II. světovou válkou bylo více než 99 % obyvatel německé národnosti (Král 1993). Lidé se v oblasti věnovali zemědělství, hlavně pěstování ovsa, žita a brambor, v údolích se pěstovaly ovocné stromy. Důležitý byl chov ovcí a hovězího dobytka a v neposlední řadě těžba dřeva. Dalším zdrojem příjmů byly četné zde vyvěrající minerální prameny (Kyselka) (Poštolka 1993). Německé obyvatelstvo bylo v roce 1945 odsunuto a vesnice byly částečně znovu osídleny novým obyvatelstvem. V roce 1953 byl zřízen vojenský újezd (VÚ) „Hradiště“, vesnice byly opět vysídleny (Tab.1) a zemědělská činnost téměř ustala. Při zřizování VÚ bylo vysídleno celkem 67 vesnic a 1 město (Binterová 1998).

Pro vojenské účely je využíváno asi 33% území v centru VÚ. Cvičí se zde pozemní vojska, letectvo a protivzdušná obrana (Komár 1993). Na zbývajícím území extensivně probíhá pastva a kosení. Drobné hospodářské úpravy provádějí myslivci za účelem chovu a lovu zvěře. Většina území je ponechána bez zásahu a podléhá sekundární sukcesi. Tyto plochy jsou z hlediska výzkumu křovinných porostů nejzajímavější a svou rozlohou ojedinělé v České republice.

Tab.1: Vývoj počtu obyvatel a domů v Doupově a Tocově v jednotlivých letech. Podle Binterová (1998).

	Doupov					Tocov					
Rok	1847	1861	1921	1930	1947	1847	1861	1914	1921	1930	1947
Obyvatelé	1414	1564	1605	1524	525	560	578	600	577	561	79
Domy	250	250	269	272	?	93	94	108	107	107	?

3. Metodika

Metodika měla 2 části – fytoocenologické snímky (dále jen snímky) a síť bodů pro podrobné vymapování lesních druhů (Obr. 6). Dále v textu jako lesní druhy (byliny) označuji druhy, které jsou vázané na lesní biotopy, a jako pravé lesní druhy (byliny) označuji druhy, které jsou zařazeny v seznamu pravých lesních druhů Doupovských hor, který vytvořil Kopecký (2006), zahrnují i druhy typické pro sekundární lesy. Na plochách fytoocenologických snímků byly odebrány půdní vzorky pro chemické analýzy. Obě části byly založeny na práci s historickými mapami, leteckými snímky a programem ArcGIS.

3.1 Historické mapy a letecké snímky

Pro účely diplomové práce byly využity mapy stabilního katastru z roku 1842, státní mapa odvozená (SMO) z počátku 50. let 20. století a letecké snímky z let 1952, 1971 a 1999.

V legendě stabilního katastru (SK) jsou barevně odlišeny typy hospodaření na každém pozemku a lze odhadnout základní typy porostu. Mapové listy byly zapůjčeny v archivu Českého úřadu zeměměřičského a katastrálního, naskenovány a zpracovány v programu ArcGIS 9.1 (ESRI 2004). Pro správné umístění listů SK v prostředí ArcGIS byla využita již dříve zpracovaná státní mapa odvozená (viz. níže). Jednotlivé listy byly pospojovány a zvektorisovány.

Státní mapa odvozená vznikala na podkladu stabilního katastru v měřítku 1:5000, typy hospodaření jsou vyznačeny pouze symboly, nikoli barevně, takže spolehlivost informace je trochu menší než u stabilního katastru, protože symbol může být vynechán, ale rozmístění parcel odpovídá. SMO byla zapůjčena stejným způsobem jako stabilní katastr a zrektifikována pomocí dostupného digitálního kladu listů (viz Kopecký 2006, str. 28), a proto mohla sloužit jako základ pro jeho zpracování. SMO měla spíše orientační význam.

Další vrstvu představovaly letecké snímky z roku 1952 (LS52), 1971 (LS71) a 1999 (LS99), které sloužily k přesné lokalizaci lesních a křovinných porostů. LS byly zakoupeny od Českého ústavu zeměměřičského a katastrálního, naskenovány a přidány do ArcGIS.

Orientaci usnadňovala čtvercová síť o velikosti čtverce 500x500 m, jejímž základem byl klad listů SMO.

3.2 Výběr lokality

Lokalita byla vybrána dle terénního odhadu školitele na západním okraji vojenského újezdu v okolí zaniklé obce Tocov, kde neprobíhá vojenská ani významná hospodářská činnost a

kde tedy existují rozsáhlé převážně sekundární porosty dřevin. Rozloha lokality je asi 4x5 km (Obr.6).

3.3 Sběr dat

Terénní sběr dat proběhl v červnu až srpnu 2005 a v červnu až srpnu 2006. Jarní aspekt nebyl zaznamenán. Sběr půdních vzorků jsem provedla v říjnu a listopadu 2006.

3.3.1 Metodika fytoocenologických snímků




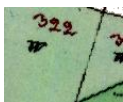
Výběr bodů pro budoucí fytoocenologické snímky v ArcGIS

Při výběru bodů vhodných pro fytoocenologický snímek jsem překryla vrstvy SK, LS52 a LS 99. LS71 nebyly použity, protože časový rozdíl by byl ve srovnání se SK velmi malý. Výběr bodů jsem provedla stratifikovaným způsobem. Podmínkou umístění bodu bylo, aby se pozemek na SK vedl jako pastvina, byl větší než 15x15 m a na LS99 byl zarostlý dřevinami. Na SK lze rozlišit 2 typy pastvin: 1) s porostem dřevin – v písemném operátu SK popisované buď jako „pastviny s ovocným stromovým“ nebo „pastviny s dřívím lesním“ (obě obsahují symbol stromečku) a 2) bez dřevin. Pastviny byly zvoleny, protože na nich lze nalézt různě kontinuální porosty dřevin, převážně keřových, kterým zatím z pohledu kontinuity nebyla věnována velká pozornost. Z překrytých mapových vrstev jsem zjistila roky záznamu porostu a jeho kontinuitu (Tab.2). Snímky s nejdelší kontinuitou (dále označovány jako „1842“, Obr.5a) jsou na pozemcích vedených na SK jako pastviny s užitkem ze dřeva a jejich porost dřevin byl přítomen i na LS52 a LS99. Jejich stáří je více než 164 let. Snímky se středně dlouhou kontinuitou (dále označovány jako „1952“, obr.5b) jsou na pozemcích, které na SK byly vedeny jako pastvina bez dřevin, ale na LS52 je již patrný dřevinný porost. Jejich stáří je 54-164 let. Snímky s nejkratší kontinuitou (dále označovány jako „1999“, Obr.5c) mohou být na SK vedeny jako pastvina s dřevinami i bez dřevin, ale na LS52 porost dřevin chybí, je přítomen až na LS99. Jejich stáří je méně než 54 let.

Časové rozmezí střední kontinuity je velmi dlouhé, protože katastrální mapy z konce 19. století nelze použít z důvodu absence záznamu lokálních porostů dřevin na pastvinách.

Další pomůckou pro výběr byla čtvercová síť. V každém čtverci jsem vytypovala plochy splňující výše uvedená kritéria. Vygenerováním náhodných čísel jsem vybrala 2 plochy od každé kontinuity a do jejich středu umístila bod. Ploch s delšími kontinuitami bylo oproti plochám s nejkratší poněkud méně. Z tohoto důvodu jsem některé plochy, minulý rok vyřazené, v další sezóně dosnímkovala, proto je počet snímků ve čtvercích variabilní. Plochy k dosnímkování

Tab.2: Určení kontinuity porostu z historických záznamů.

Záznam porostu v roce			Záznam kontinuální existence porostu od roku	Stáří porostu	Počet zaznamenaných fyt. snímků
1842	1952	1999			
	✓	✓	1842 (nejdelší kontinuita)	>164 let	38
	✓	✓	1952 (střední kontinuita)	54-164 let	32
 	-	✓	1999 (nejkratší kontinuita)	<54 let	39

Legenda:



zakreslení na stabilním katastru – pastvina s porostem dřevin

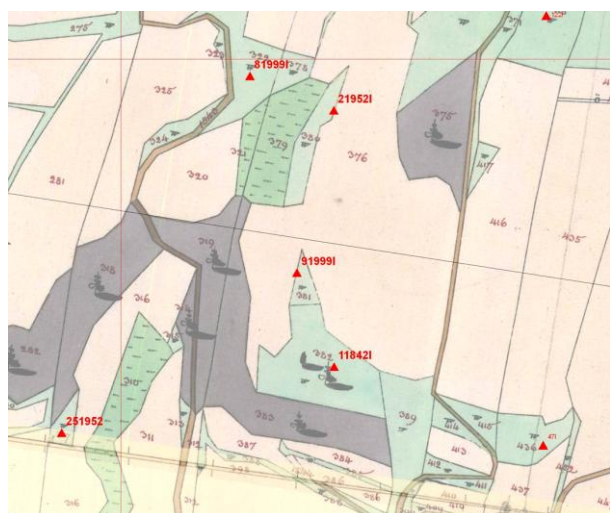


zakreslení na stabilním katastru – pastvina bez porostu dřevin

✓ dřeviny přítomny

- dřeviny nepřítomny

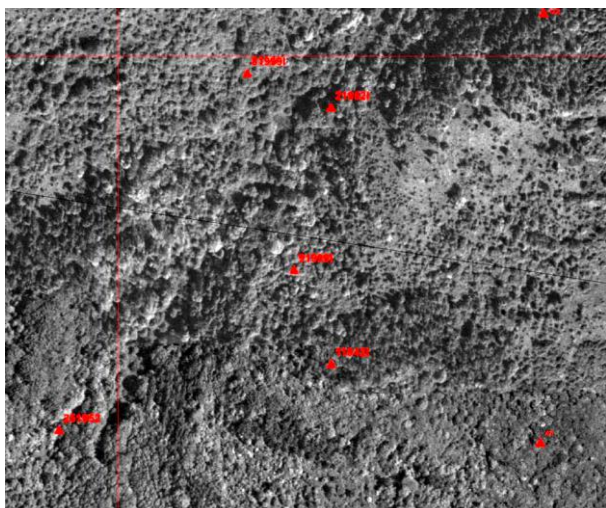
a)



b)



c)



Obr.5: Historické podklady k určení stáří porostu dřevin, znázorněno území 550x500 m:

- a) Výřez mapy stabilního katastru z roku 1842 s rozmístěním fytoocenologických snímků; běžová-pole, šedá-les, zelená-pastvina, zelená s proužky-louka.
- b) Výřez leteckého snímku z roku 1952 s rozmístěním fytoocenologických snímků.
- c) Výřez leteckého snímku z roku 1999 s rozmístěním fytoocenologických snímků.

jsem vytypovala podle stejných kritérií jako v minulé sezóně, vygenerovala jsem pro ně náhodná čísla a vybrala 15 snímků „1842“ a 7 snímků „1952“. Body pro fytoocenologické snímky jsem naimportovala do přístroje GPS (Magellan Spor Track).

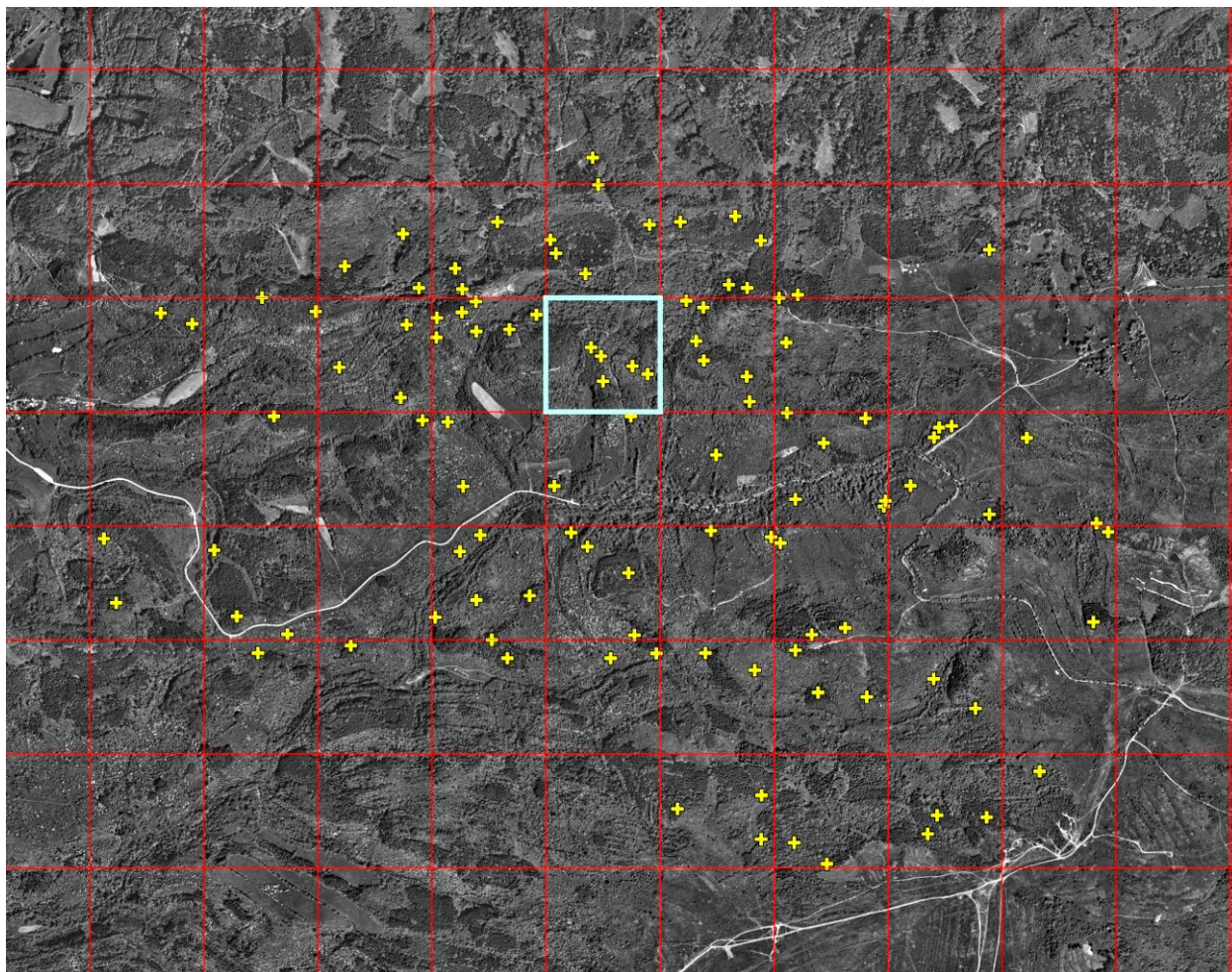
Fytoocenologické snímky

Dohledání bodů, kde budou provedeny fytoocenologické snímky (dále jen snímky), jsem v terénu provedla pomocí GPS. Nalezený bod jsem považovala za střed snímku. Pokud byla pokryvnost stromového a keřového patra menší než 50%, snímek jsem neprovedla. Okolo nalezeného bodu jsem vytyčila čtverec 10x10 m.

Na ploše každého snímku jsem odhadla sklon, pomocí busoly určila orientaci svahu a zaznamenala pokryvnost kamení v procentech. V procentech jsem určila pokryvnost stromového patra (výška dřevin nad 5 m, dále pokr E3), keřového (dřeviny charakteru keře nebo nižší než 5 m (dále pokr E2), bylinného (dále pokr E1) a mechového patra (druhy jsem neurčovala, dále pokr E0). K určení pokryvnosti jednotlivých druhů bylin jsem používala kombinovanou devítičlennou Braun-Blanquetovu stupnici (r, +, 1, 2m, 2a, 2b, 3, 4, 5). Kvůli možné nepřesnosti GPS při navigaci jsem ještě znovu zaměřila posici každého snímku průměrkováním polohy po dobu cca 1 min, aby bylo možné překontrolovat, zda byl proveden na správném pozemku. Střed snímku jsem vyznačila na kmeni stromu barvou, aby bylo usnadněno opětovné dohledání snímků.

Celkem jsem provedla 109 snímků, které jsem zaznamenala v červnu až srpnu 2005 a červnu 2006. Snímků s nejdelší kontinuitou porostu („1842“) jsem zapsala 38, snímků se střední kontinuitou („1952“) 32 a s kontinuitou nejkratší („1999“) 39.

Užitá taxonomická nomenklatura podle Kubát et al. (2002).



Obr.6: Uspořádání všech snímků na podkladu leteckého snímku 1999 a pomocné čtvercové síť s vyznačeným podrobně prozkoumaným čtvercem 500x500 m.

3.3.2 Půdní vzorky

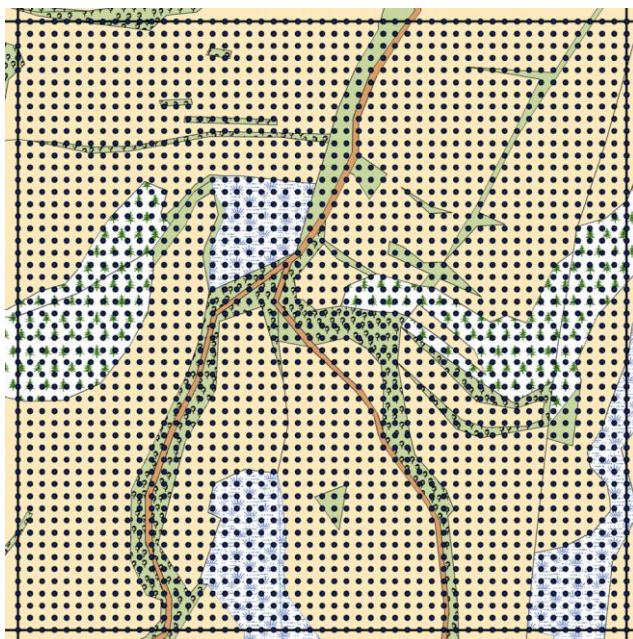
Půdní vzorky byly odebrány na ploše každého fytoecologického snímku v říjnu a listopadu 2006. Odebírala jsem směsný vzorek o hmotnosti asi 1 kg ze 3 míst rovnoměrně rozmístěných na ploše snímku z hloubky cca 10 cm pod povrchem půdy.

3.3.3 Metodika sítě bodů

Výběr plochy pro síť bodů v ArcGIS

Podle mapy SK byl na základě pomocné sítě čtverců vybrán 1 čtverec 500x500 m (Obr.6, 7), na kterém se vyskytoval les a několik liniových pastvin s porostem dřevin, které na LS52 tvořily remízky a mohly tedy být potenciálními zdroji semen lesních bylin. Plocha výzkumného čtverce je obsažena v oblasti fytoecologických snímků. Z velké části je orientována jižním směrem a tvoří ji svahy různého sklonu. Velká část je porostlá sekundární vegetací tvořenou převážně druhy *Acer campestre*, *A. platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Corylus avellana* a *Crataegus sp.*, který na části území tvoří nižší neprostupný ale světlejší porost. Na části území je vysazen smrkový les a jistý díl zabírá vzrostlá bučina zaznamenaná již na mapě SK. Ve čtverci je několik menších ploch umělého bezlesí a jedna pravděpodobně přirozeně přetrvávající s téměř stepním charakterem.

Ve čtverci byla vygenerována síť bodů (dále označovány buď jako body nebo jako stanoviště) vzdálených od sebe 10 m, celkem 2601 bodů (byly zahrnuty všechny obvodové strany čtverce). Na základě terénní zkušenosti školitele bylo vybráno 30 bylinných druhů pro podrobné mapování (viz Příloha 2). Byl vytvořen formulář pro záznam presence/absence druhu na každém bodě, který byl též uložen do GPS.



Obr.7: Síť bodů na podkladu mapy stabilního katastru.

Mapování druhů v terénu

Práce byla provedena v červenci a srpnu 2006. Navigace na bod probíhala pomocí GPS (Trimble ProXH). Na každém bodě jsem zaznamenala svou přesnou posici, v okruhu 3 m (kruh s průměrem 6 m, označováno jako stanoviště) jsem zapsala přítomnost vybraných druhů (na škále presence/absence, výskyt druhu označuji jako mikropopulace, mohl to být 1 jedinec nebo populace více jedinců zasahující do okruhu bodu), přítomnost kamenů (mohl to být umělý snos, přirozená akumulace nebo skalka) a typ porostu (bezlesí, keře – dřeviny nižší než 5 m a stromy – dřeviny nad 5 m) a dominantní dřeviny (pouze na škále presence/absence).

Z technických důvodů bylo zdokumentováno pouze 2552 bodů, některé z nich (cca 150 bodů) byly naměřeny pomocí pásma a busoly.

3.4. Chemické analýzy půdních vzorků

3.4.1 příprava vzorků

Půdu jsem usušila za pokojové teploty a prosíla na sítu 2mm, část půdy jsem prosíla na jemnozem 0,01 mm a uložila do papírových pytlíků.

3.4.2 Chemická analýza

Všechny rozbory byly provedeny Analytickou laboratoří Botanického ústavu AVČR v Průhonicích podle standardních postupů.

Stanovení aktuálního a výměnného pH v půdách

Vzorek 5 – 10 ml 2 mm-jemnozeme byl extrahován v rotační třepačce pětinasobným množstvím vyluhovacího roztoku (pro aktuální pH převařená deionizovaná voda, pro výměnné pH 0,1M roztok KCl). Po ustálení byla získaná suspence měřena při stálém míchání kombinovanou pH elektrodou s teplotní korekcí (WTWSenTix 41) (Zbiral 1995).

Stanovení obsahu sušiny v půdě

Do váženky bylo naváženo 5-10g (+-0,001g) půdy vysušené při laboratorní teplotě a umístěno do sušárny vyhřáté na 105°C na dobu nejméně 6 hodin. Po této době byla váženka uzavřena, nechala se vychladnout v exsikátoru nejméně 30 min. a byla zvážena s přesností 0,01g.

Stanovení výměnných fosforečnanů v půdě

Půdní vzorek (jemnozsem 2 mm) se extrahoval 1 M roztokem kyselého uhličitanu sodného při pH 8,5 s přidavkem aktivního uhlí pro eliminaci zabarvení způsobeného uvolněním humínových kyselin. Stanovení bylo provedeno fotometrickou metodou podle Olsena založenou na reakci fosforečnanů s molybdenanem amonným při použití reakční směsi s kyselinou sírovou, kyselinou askorbovou a vinanem antimonylo-draselným. Absorbance vzniklého modrého zabarvení byla měřena UV-vis spektrometrem Unicam UV-400 při 630 nm. Výsledky byly přepočítány na mg v 1000g půdy vysušené při 105°C (Olsen 1982).

Metodika elementární analýzy C,N

Vysušený vzorek o velikost částic 0,01mm byl navážen do cínových lodiček (navážka 10-30 mg) a automatickým dávkovačem aplikován do spalovací trubice analyzátoru CHN Carlo Erba NC 2500. Zde se vzorek spálil v proudu čistého kyslíku při teplotě 1020°C, v přítomnosti oxidu chromitého jako katalyzátoru. Vzniklé oxidy uhlíku a dusíku po průchodu spalovací trubicí byly vedeny redukčními trubicemi (Cu, 650°C) do separačních kolon, kde se oddělila voda a oxid uhličitý. Jako nosný plyn bylo použito helium. Obsah separovaných plynů byl stanoven vodivostním detektorem, pro vyhodnocení signálu byl použit software Eager 200 fy CE Instruments. Výsledky byly přepočítány na procentický obsah v půdě vysušené při 105°C (Ehrenberger et Gorbach 1973).

3.5 Zpracování dat

Zpracování dat získaných z fytoecenologických snímků

Fytoecenologické snímky jsem uložila do databázového programu Turboveg for Windows (Hennekens et Saminée 2001). Poté jsem je převedla do programu Juice 6.3 (Tichý 2002), kde jsem opravila chyby vzniklé přepisem do Turbovegu a dále jsem s daty pracovala v programu Canoco for Windows 4.5 (Te Braak et Šmilauer 2002) a v programu NCSS (Hintze 2001). Se souřadnicemi snímků jsem ještě pracovala v programu ArcGIS.

3.5.1 Faktory stanoviště ovlivňující vegetaci

Není-li uvedeno jinak, k analýze jsem využila ze souboru 109 snímků pouze 108, protože u 1 snímku z důvodu nenalezení při sběru půdních vzorků nebyly provedeny chemické analýzy. K dispozici jsem měla proměnné:

- zaznamenané v terénu (zeměpisná šířka a délka, sklon svahu, pokryvnost kamení)

- zjištěné a dopočítané v ArcGIS (nadmořská výška, topografický index, vzdálenost historicky starého porostu dřevin)
- dopočítané v Excelu (potenciální roční přímá radice (McCune et Dylan 2002) dále jen potenciální radiace)
- chemické vlastnosti půdy zjištěné laboratorně (aktuální pH = pH(H₂O), výměnné pH = pH(KCl), N, C, P a poměr C/N v sušině).
- odlišné kontinuity porostu dřevin na snímku („1842“, „1952“, „1999“).

Nadmořskou výšku každého snímku jsem zjistila z digitálního modelu terénu. Topografický index ukazuje, zda má povrch konvexní či konkávní charakter. Pro určení topografického indexu (dále topo100) byl z digitálního modelu terénu vytvořen rastr s pixelem 10x10 m. Každý pixel byl ohraničen kruhem o průměru 100m (10 pixelů), pro každý pixel byla určena nadmořská výška a její průměr pro celý kruh. Potom byl určen rozdíl mezi průměrnou nadmořskou výškou a nadmořskou výškou každého bodu, to je hodnota topografického indexu. Pro zjištění hodnot proměnných pro mé snímky jsem použila funkci *Extract Values to Points* (ArcGIS 9.1). Potenciální radiaci jsem vypočítala v Excelu za použití sklonu, orientace svahu a zeměpisné šířky v jednotkách MJ.cm⁻².rok⁻¹ podle vzorce:

$$PR = 0.339 + 0.808 \cdot \cos L \cdot \cos S - 0.196 \cdot \sin L \cdot \sin S - 0.482 \cdot \cos(180 - |A - 180|) \cdot \sin S$$

(McCune et Dylan 2002)

Kde PR – potenciální radiace, L – zeměpisná šířka, S – sklon svahu, A – orientace svahu; vše v radiánech

K určení vzdálenosti starého lesa jsem použila mapy SK a letecké snímky z roku 1952. Provedla jsem průnik polygonů s lesním porostem (funkce *Intersect* v ArcGIS 9.1), vytvořila jsem rastr vzdáleností (funkce *Euclidean Distance*, ArcGIS 9.1) a ke každému snímku přiřadila konkrétní hodnotu vzdálenosti (funkce *Extract Values to Points*, ArcGIS 9.1).

K charakteristice stanoviště snímku jsem ještě použila průměrné nevážené Ellenbergovy indikační hodnoty (EIH) zjištěné v Juice. Nevážené hodnoty mají mírně lepší predikci než vážené (Dzwonko 2001).

V Juice jsem rozdělila druhy podle vegetačním pater a do dalších analýz jsem používala druhy bylinného patra (207 bylinných druhů).

Statistické zpracování

Ke zjištění vztahu proměnných jsem provedla analýzu PCA, kde jako druhy jsem použila proměnné prostředí. Použila jsem standardizaci a centrování přes druhy. Zobrazila jsem 1. a 2. osu a 1. a 3. osu.

Pro zpracování v programu Canoco jsem z důvodu vysokého počtu proměnných některé vyřadila. $\text{pH}(\text{H}_2\text{O})$ (= aktuální pH) a $\text{pH}(\text{KCl})$ (= výměnné pH) vyjadřují velmi podobnou informaci a byly velmi silně korelované (Spearmanův korelační koeficient = 0,93, proměnné neměly normální rozdělení), proto jsem se v další analýze rozhodla užívat pouze pH (H_2O). Rozdíl mezi aktuálním a výměnným pH byl srovnatelný u všech snímků. Vysoká korelace nastala také u množství uhlíku a dusíku v sušině (S. korelační koeficient = 0,94), do analýz zahrnuji ještě poměr C/N, proto jsem se rozhodla nepoužívat obsah samotného C.

Nejprve jsem analýzou DCA zjistila délku gradientu jednotlivých os. Délka gradientu 1. a 2. osy byla větší než 3,5, proto jsem dále používala přímou unimodální techniku (CCA – kanonická korespondenční analýza).

Protože některé proměnné spolu logicky souvisely, rozdělila jsem do několika skupin:

- **geomorfologické** (neměnné ve zkoumaném čase): nadmořská výška, sklon svahu, potenciální radiace, topografický index
- **měníci se v čase**: pokryvnost kamení, vzdálenost historicky starého lesa, chemické charakteristiky
- **kontinuita** („1842“, „1952“, „1999“)

Zeměpisnou šířku a délku jsem užívala jako kovariáty pro všechny skupiny proměnných.

Provedla jsem rozklad variability (Økland 2003), abych zjistila, kolik variability dat je vysvětleno každou skupinou proměnných. K rozkladu variability jsem použila analýzu CCA a postupný výběr proměnných, zahrнула jsem jen proměnné průkazné na hladině $<0,05$ a postupně jsem volila kovariáty.

Ve všech analýzách jsem snížila váhu vzácných druhů a vždy jsem jako kovariáty použila zeměpisnou šířku a délku, aby byl odfiltrován vliv blízkosti snímků. Z důvodu poměrně vysokého počtu proměnných a pro zjištění průkaznosti každé proměnné jsem využila postupný výběr proměnných (*forward selection*) a do analýzy zahrнула proměnné průkazné na hladině $p < 0,05$ (Monte Carlo test, 499 permutací).

3.5.2 Význam kontinuity porostu

Vliv stáří porostu na vegetaci a vegetační vlastnosti fytoecologických snímků s různou kontinuitou porostu

V každém snímku jsem v Excelu spočítala počet všech druhů a počet pravých lesních druhů. K určení pravých lesních druhů jsem použila výše zmíněný seznam vytvořený pro Doupovské hory (Kopecký 2006). Z floristických databází (Kleyer 1995, Klotz 2002, Šerá et

Šerý 2004) jsem zjistila váhy semen pravých lesních druhů. V Juice jsem zjistila Shannon-Wienerův index diversity (dále S-W index), který určuje α -diversitu snímku (druhové bohatství v dané zkoumané plošce).

Statistické zpracování

Ke zjištění vztahu proměnných zkoumaných ve skupině geomorfologických proměnných a proměnných zkoumaných v čase s kontinuitou porostu jsem provedla analýzu RDA, kde jsem proměnné použila jako druhy a jednotlivé kontinuity jako proměnné. Použila jsem centrování a standardisaci přes druhy. Proměnné, které nebyly půdními charakteristikami, jsem otestovala jednocestnou analýzou variance (One-Way Anova v NCSS). Nebyla splněna podmínka normálního rozdělení, proto jsem použila neparametrický Kruskal-Wallisův test.

Abych zjistila, jaký vliv má stáří porostu, provedla jsem 2 analýzy CCA (snížila jsem význam vzácných druhů). V 1. analýze jsem jako kovariáty použila pouze zeměpisnou polohu snímků a analyzovala jsem všechny kontinuity. Ve 2. analýze jsem jako kovariáty navíc využila průkazné proměnné ze skupiny geomorfologických proměnných a průkazné proměnné ze skupiny proměnných měnících se v čase. Použila jsem postupný výběr proměnných a dále testovala jen průkazné kontinuity.

Počty druhů ve snímcích, váhy semen a S-W index jsem testovala jednocestnou analýzou variance (One-way Anova). Hodnotu S-W indexu jsem logaritmičtě transformovala, aby se dosáhlo normálního rozdělení. Testovala jsem závislost uvedených proměnných na stáří porostu. V této analýze jsem využila všech 109 snímků.

V programu Juice jsem vytvořila synoptickou tabulku se třemi kategoriemi („1842“, „1952“, „1999“) představujícími kontinuitu porostu a na 1% hladině významnosti Fisherova exaktního testu jsem podle hodnoty phi-koefficientu fidelity určila druhy, které se váží na jednotlivé kontinuity, používala jsem pouze druhy s fidelitou vyšší než 20. V této analýze jsem využila všech 109 snímků.

3.5.3 Půdní vlastnosti fytoocenologických snímků různých stáří a charakteristiky vyjádřené Ellenbergovými indikačními hodnotami

Statistické zpracování

Ke zjištění vztahu chemických půdních proměnných jsem provedla analýzu RDA, kde jsem proměnné použila jako druhy a jednotlivé kontinuity jako proměnné. Použila jsem centrování a standardisaci přes druhy.

U půdních charakteristik jsem odstranila vliv geomorfologických proměnných pomocí kovariát v analýze ANCOVA (GLM Anova v NCSS). Hodnoty pro fosfor jsem logaritmičtě transformovala. Průkazné proměnné jsem znázornila graficky.

EIH pro vlhkost jsem transformovala logaritmičtě a pro světlo a živiny 2. mocninou, testovala jsem je jednocestnou analýzou variance (One-Way Anova v NCSS). Pro průkazné EIH jsem sestrojila krabicové diagramy.

Zpracování dat získaných ze sítě bodů

K nově zaznamenaným posicím bodů jsem z internetu stáhla postprocesní korekční soubory (<http://czepos.cuzk.cz> - data RINEX, byl využit program GPS Pathfinder Office 3.10 (Trimble Navigation Limited 1995-2005), aby se co nejvíce zpřesnilo umístění bodu (dosažená přesnost se pohybuje okolo 1,5 m). Znovu zaznamenané a zpřesněné posice bodů spolu s vegetačními záznamy jsem převedla do ArcGIS. Následující analýzy jsem provedla pro všechny mapované druhy.

3.5.4 Určení kontinuity porostu dřevin a potenciálních zdrojů diaspor

Pro další práci s druhovými záznamy jsem potřebovala zjistit kontinuitu stromových a keřových porostů ve zkoumaném čtverci a blízkém okolí. Na mapách SK, LS52, LS71 a LS99 jsem zvektorisovala porosty dřevin a provedla jejich průnik, tak jsem získala kontinuitu porostu od roku 1842, 1952, 1971 a 1999 (dále jen kont42, kont52, kont71, kont99). V analýzách jsem využívala pouze kont52 a kont99. Kont42 může být podhodnocena, protože některé porosty na hranicích pozemků nejsou na SK vyznačeny. Kont71 jsem nepoužila z technických důvodů.

V dalším kroku jsem zjistila populace potenciálně existující v dřevinném porostu v roce 1952 (pop 52) tak, že jsem provedla průnik dnešního výskytu byliny s kont 52. Populace potenciálně existující v roce 1952 jsou potenciálními zdroji semen pro rostliny vyskytující se v porostu dnes.

3.5.5 Určení vzdálenosti populace od potenciálního zdroje diaspor

Již znám populace potenciálně existující v roce 1952 a potřebuji zjistit, jak daleko se od nich dostaly migrující byliny. Funkcí *Euclidean Distance* (ArcGIS 9.1) jsem vytvořila rastr vzdáleností od pop 52 a konkrétní hodnotu vzdálenosti pro každý bod jsem získala funkcí *Extract Values to Points* (ArcGIS 9.1). Analýzu jsem provedla pro každý druh zvlášť, a tak jsem zjistila vzdálenost každé populace od zdroje.

Bylo prozkoumáno jen omezené území a jen v něm byly zjištěny dřevinné porosty s potenciálními zdroji semen. Mohlo dojít k tomu, že bylina se rozšířila z neprozkoumaného zdroje, který je blíže než prozkoumaný porost. Došlo by tedy k nadhodnocení a ke zvýšení migrační schopnosti druhu. Proto jsem spočítala, které populace jsou blíže k neprozkoumanému porostu dřevin než k prozkoumanému a vyloučila jsem je z dalších analýz. Postupovala jsem stejně jako při určení vzdálenosti populace od potenciálního zdroje diaspor, jen rastr vzdáleností jsem počítala od polygonu lesního porostu existujícího v jednotlivých letech a ne od bodů výskytu byliny.

3.5.6 Určení relativní vhodnosti bodu pro daný druh

K určení relativní vhodnosti bodu (stanoviště=3m okolí každého bodu, dále uváděno jako RVS) pro druh jsem použila soubor 111 fytoecologických snímků historicky starých lesů od Jaroslava Vojty (dále „snímky JV“). Pro každý snímek jsem z digitálního modelu terénu spočítala sklon svahu a topografický index. Ze stejného modelu jsem tyto hodnoty zjistila pro každý bod sítě (dále „sít“). Pro oba soubory dat jsem spočítala potenciální radiaci podle vzorce uvedeného výše. Ke zjištění RVS jsem ještě používala přítomnost kamenných snosů. Z druhů obsažených ve snímcích souboru „snímky JV“ jsem použila pouze druhy mapované v síti bodů.

Statistické zpracování

Počítala jsem pouze s body, které neměly blíž neprozkoumaný starý les. V programu Statistica (StatSoft, Inc. 2006) jsem zjišťovala, které proměnné ovlivňují RVS pro daný druh. Se souborem „snímky JV“ jsem provedla pro každý druh logistickou regresi, kde jsem jako závislou proměnnou použila dnešní výskyt druhu a jako nezávislou kategoriální přítomnost kamenných snosů a jako kontinuální sklon svahu, potenciální radiaci a topografický index. Linkující funkce byla „logit“. Užila jsem krokovou zpětnou analýzu, abych zjistila, které proměnné jsou průkazné na 5% hladině významnosti. Z průkazných proměnných jsem utvořila model a získala jsem regresní koeficienty (v programu Statistica označováno jako *Estimates*).

Koeficienty jsem v Excelu dosadila do souboru „sít“ k příslušnému druhu do rovnice $y = ax + b$, kde a – regresní koeficient jevu získaný logistickou regresí, x - hodnota jevu na daném bodu v síti, b - koeficient „intercept“ získaný logistickou regresí. Výslednou hodnotu „ y “ jsem dosadila do vzorce $p = 1/(1+e^{-y})$, kde p – relativní vhodnost bodu (stanoviště) pro daný druh (RVS).

3.5.7 Závislost druhu na relativní vhodnosti stanoviště a vzdálenosti zdroje diaspor

K analýze jsem opět použila logistickou lineární regresi v programu Statistica. Závislou proměnnou byl dnešní výskyt druhu, nezávislými kontinuálními vzdálenost zdroje diaspor a hodnota RVS pro rostlinu. Analýzu jsem provedla způsobem popsáním výše.

3.5.8 Migrační rychlost druhů

Migrační rychlost druhu za rok jsem zjistila z jeho nejvyšší dosažené vzdálenosti od zdrojové populace, kterou jsem vydělila 54 (od roku 1952, do kterého se datují zdrojové populace, uplynulo do roku 2006 54 let). Spočítala jsem také medián vzdálenosti pro každý druh.

3.5.9 Význam váhy semen a vztahu ke kontinuitě porostu dřevin

Použila jsem zjištěné váhy semen zkoumaných druhů a korelovala je s rychlostí migrace a mediánem vzdálenosti. Váha semen neměla normální rozdělení, proto jsem ji logaritmičtě transformovala. K analýze jsem využila pouze 17 druhů, protože pro *Dryopteris filix-mas* není uvedena váha diaspor.

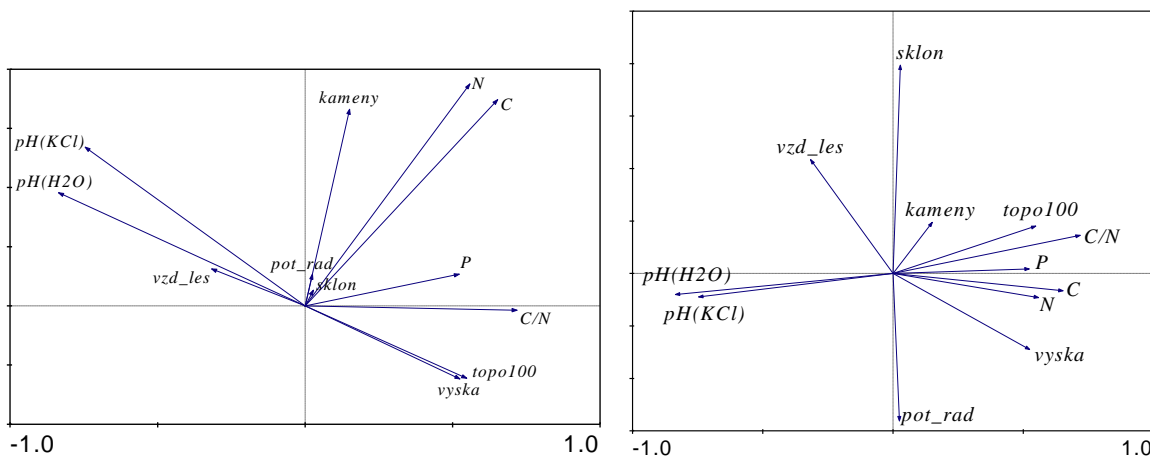
4. Výsledky

Výsledky získané z fytoocenologických snímků

4.1 Abiotické faktory stanoviště ovlivňující vegetaci

Vztah všech proměnných prostředí

Ke zjištění vztahu proměnných jsem použila analýzu PCA (Obr.8). Prokázala se silná pozitivní korelace aktuálního s výměnným pH a uhlíku s dusíkem, kterou jsem zjistila i korelačními koeficienty (Tab.3). Proto jsem v dalších analýzách použila pouze aktuální pH a obsah dusíku.



Obr.8: Zobrazení vztahu proměnných prostředí. PCA analýza, kde proměnné byly použity jako druhy. Vzd_les – vzdálenost historicky starého lesa, pH(H₂O) – aktuální pH, pH(KCl) – výměnné pH, pot_rad – potenciální radiace, sklon – sklon svahu, kameny – pokryvnost kamení, N – obsah dusíku v sušině půdy, C – obsah uhlíku v sušině půdy, P – obsah fosforu v sušině půdy, C/N – poměr C/N v sušině půdy, topo100 – topografický index, vyska – nadmořská výška.

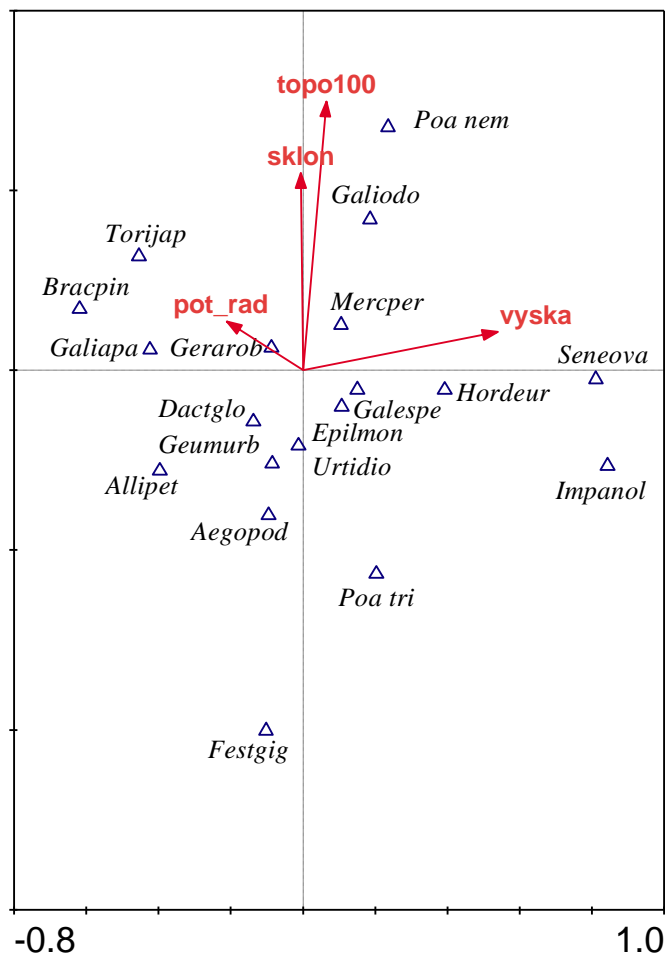
Tab.3: Hodnoty Spearmanova korelačního koeficientu pro některé proměnné. pH(H₂O) – aktuální pH, pH(KCl) – výměnné pH, C – obsah uhlíku v sušině, N – obsah dusíku v sušině.

	pH(H ₂ O)	N
pH(KCl)	0,93	-
C	-	0,94

Význam geomorfologických proměnných

Analýzou CCA jsem testovala význam nadmořské výšky, sklonu svahu, topografického indexu a potenciální radiace. Všechny 4 testované proměnné byly průkazné. Nejvýznamněji ovlivňuje složení bylinné vegetace nadmořská výška ($F=3,867$, $p=0,002$) a topografický index ($F=2,194$, $p=0,004$), následuje sklon svahu ($F=1,565$, $p=0,01$) a potenciální radiace ($F=1,577$,

$p=0,036$) (Obr.9). Jako kovariáty jsem použila zeměpisnou šířku a délku, abych odstranila vliv blízkosti snímků.



Obr.9: Vliv geomorfologických faktorů na složení bylinného patra (CCA, vysvětleno 8% celkové variability, test průkaznosti všech kanonických os: $p=0,002$, $F=2.331$). Kovariáty: zeměpisná šířka a délka. Zobrazeno 19 druhů nejvíce odrážejících variabilitu dat. Pot_rad – potenciální radiace, topo100 – topografický index terénu, sklon – sklon svahu, vyska – nadmořská výška. Zkratky druhů viz Příloha 3.

Nadmořská výška zkoumané oblasti je mezi 490 a 790 m n. m. (medián 656 m n.m.), rozdíl 300 m vegetaci jistě určitým způsobem ovlivňuje, ale pravděpodobnější je, že s nadmořskou výškou budou korelovány jiné charakteristiky prostředí. Důvodem významnosti může být uspořádání terénu. Snímky byly zaznamenány na obou svazích údolí, kde ve vyšších polohách jsou větší často staré lesy. Vyšší nadmořská výška může tedy vypovídat o blízkosti velkého starého lesa, který je zdrojem diaspor lesních bylin. Korelace vzdálenosti lesa a nadmořské výšky byla negativní (Spearmanův korelační koeficient = -0.40), což odpovídá řečené hypotéze. Čím vyšší je nadmořská výška, tím menší je vzdálenost lesa. Na vyšší nadmořskou výšku se váže *Senecio ovatus* a *Hordelymus europaeus*, pro které může být významná blízkost rozsáhlého starého lesa. V negativním vztahu je například *Dactylis glomerata* agg., která je rostlinou otevřenějších stanovišť nebo *Aegopodium podagraria* a *Urtica dioica*, které jsou

schopné růst jak v uzavřenějších tak i v otevřenějších stanovištích a není pro ně tedy les významný jako zdroj diaspor. V negativní korelaci je také *Alliaria petiolata* rostoucí v lužních lesích, které lze očekávat v nižších nadmořských výškách.

Vyšší topografický index znamená konvexní (vypouklý) tvar terénu, kde lze očekávat nižší vlhkost a nižší obsah živin, podobným způsobem působí vyšší sklon svahu, voda i živiny rychleji odtečou (obě proměnné jsou negativně korelovány s EIH pro živiny i vlhkost, Tab.4) Na vyšší hodnoty těchto proměnných se váže *Poa nemoralis* a *Galium odoratum*. V negativním vztahu je například *Urtica dioica* a *Aegopodium podagraria*, které rostou na živinami bohatých půdách nebo *Festuca gigantea* rostoucí na vlhkých bohatých stanovištích.

Vyšší potenciální radiace pozitivně koreluje se světlomilnějšími druhy *Brachypodium pinnatum*, *Galium aparine* a *Torilis japonica*.

Tab.4: Spearmanovy korelační koeficienty.

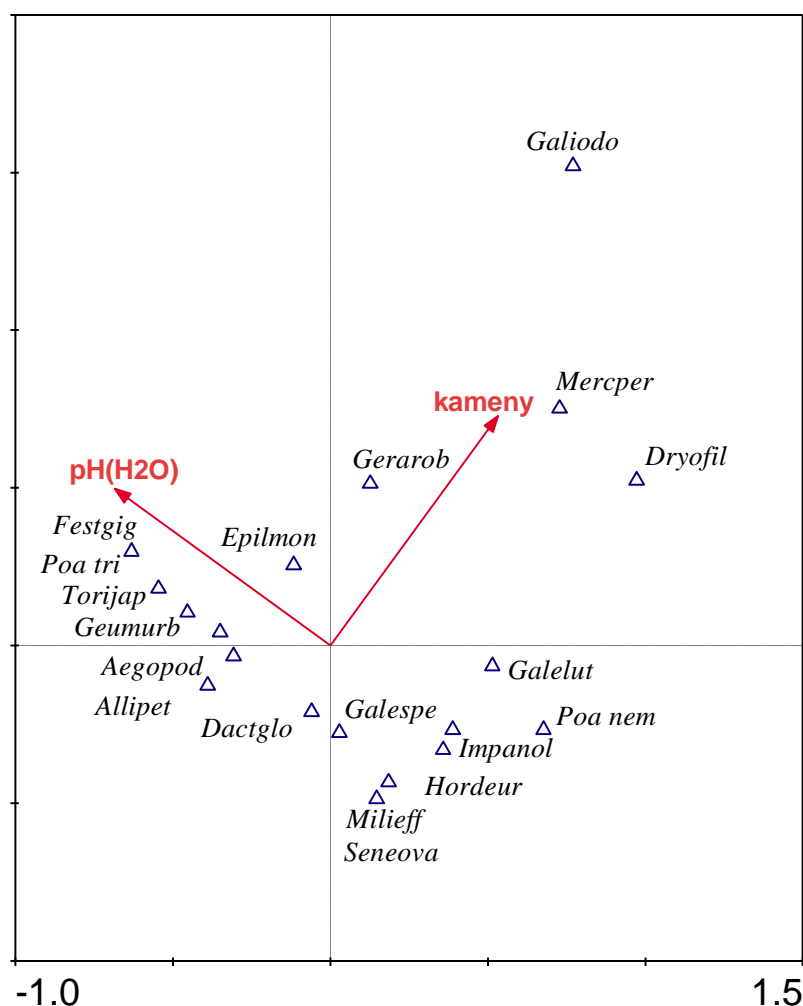
	EIH živiny	EIH vlhkost
Topo100	-0,39	-0,35
Sklon	-0,18	-0,33

Vliv proměnných měnících se v čase

Faktory, které se mění v čase se buď mění vlivem sukcesního vývoje vegetace, vlivem zvěře nebo vlivem člověka, který často bývá velmi významný. Testovala jsem pokryvnost kamení v ploše snímku, vzdálenost historicky starého lesa, aktuální pH, množství dusíku a fosforu v sušině půdy a poměr C/N. Průkazné byly pouze 2 proměnné v pořadí aktuální pH ($F=3,134$, $p=0,002$), pokryvnost kamení ($F=3,116$, $p=0,004$) (Obr.10). Jako kovariáty jsem opět zvolila zeměpisnou šířku a délku.

Hodnota aktuálního pH ve zkoumané oblasti mírně přesahovala 5. V místech s vyšším pH lze očekávat bohatší půdy. Na vyšší pH se váže *Festuca gigantea*, *Geum urbanum*, *Torilis japonica*, *Poa trivialis*, které rostou na bohatších půdách. Zjištěné pH je v negativní korelaci s obsahem dusíku (Spearmanův korelační koeficient = -0,40), proto jsou nitrofilnější druhy *Impatiens noli-tangere*, *Hordelymus europaeus* negativně korelovány.

Vyšší přítomnost kamenů umožňuje akumulaci dusíku, pokryvnost kamení je pozitivně korelována s množstvím dusíku (Spearmanův korelační koeficient = 0,25). S kamením pozitivně korelují druhy *Dryopteris filix-mas*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*, *Geranium robertianum* rostoucí na bohatých až nitrofilních stanovištích, ale nevyžadující hluboké půdy. Na dusík náročná a na hlubších půdách rostoucí *Aegopodium podagraria* je negativně korelována.



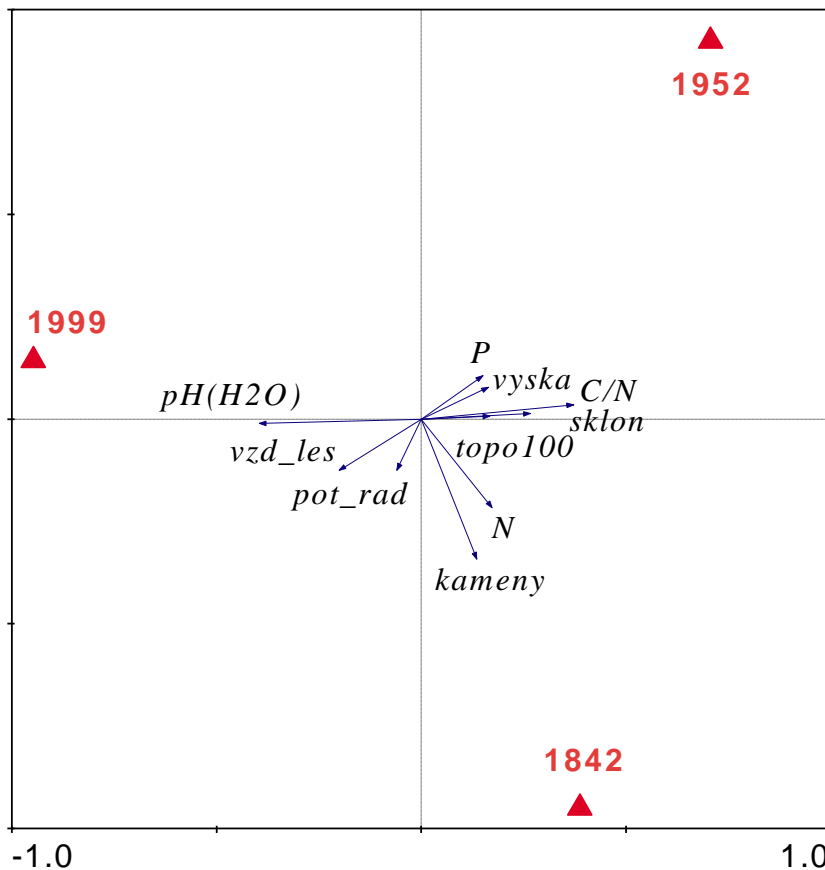
Obr.10: Vliv v čase se měnících abiotických faktorů na složení bylinného patra (CCA, vysvětleno 5,5% celkové variability, test průkaznosti všech kanonických os: $p=0,002$, $F=3.157$). Kovariáty: zeměpisná šířka a délka. Zobrazeno 19 druhů nejvíce odrážejících variabilitu dat. pH(H₂O) – aktuální pH, kameny – pokryvnost kamení. Zkratky druhů viz Příloha 3.

4.2 Význam kontinuity porostu

Vztah proměnných prostředí ke kontinuitě porostu

V RDA analýze jsem společně testovala proměnné ze skupiny geomorfologických proměnných a proměnných měnících se v čase (Obr.10). Anovou jsem zjistila jejich konkrétní hodnoty a průkaznost (Tab.5). Potenciální radiace je neprůkazná. Nejmenší vzdálenost od historicky starého lesa a nejvyšší nadmořská výška je u snímků střední kontinuity. Je to dáno uspořádáním terénu. Zkoumanou oblast tvoří údolí, kde bývala vesnice, a okolní svahy. Ve vyšších polohách na svazích jsou porosty lesů. Pokryvnost kamení je nejvyšší ve snímcích nejdelší kontinuity. Snímky nejdelší kontinuity mohou tvořit tzv. polní kazy, kam bylo kamení vynášeno po velmi dlouhou dobu. S nejdelší kontinuitou je navíc pozitivně korelován nejvyšší obsah dusíku, protože mezi kameny může docházet k jeho akumulaci. Topografický index je

nejnižší v nejmladších porostech, kde je zároveň nejmenší sklon svahu. Největší sklon charakterisuje porosty nejdelší kontinuity. Nejprudší svahy byly nevhodné k hospodaření, proto byly užívány jako pastviny a byly na nich ponechány porosty dřevin. Z ostatních chemických proměnných je nejvyšší obsah fosforu a nejvyšší poměr C/N v půdách středně kontinuálních porostů. Aktuální pH je nejvyšší v porostech nejkratší kontinuity.



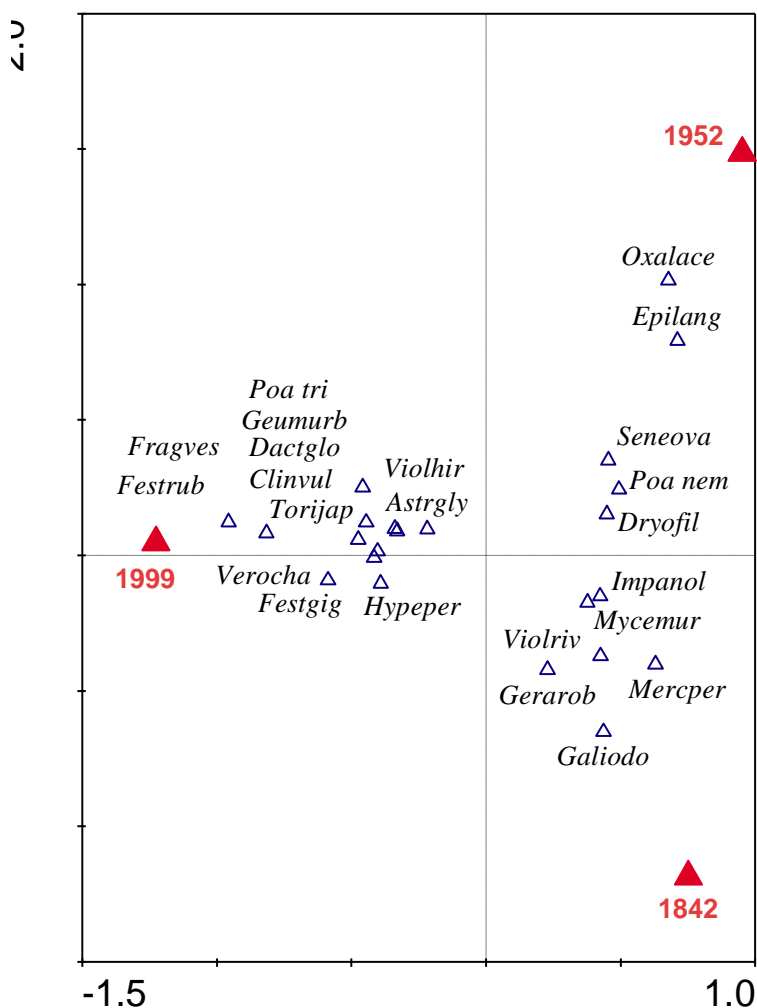
Obr.10: Vztah všech proměnných k různé kontinuitě porostu (RDA, vysvětleno 7,5% celkové variability, test průkaznosti všech kanonických os, $p=0,002$, $F=4,710$, kovariáty: zeměpisná šířka a délka). 1842, 1952, 1999 – nejdelší, střední, nejkratší kontinuita. $pH(H_2O)$ – aktuální pH, *pot_rad* – potenciální radiace, *vzd_les* – vzdálenost historicky starého lesa, *kameny* – pokryvnost kamení, *N* – obsah dusíku v sušině půdy, *topo100* – topografický index terénu, *sklon* – sklon svahu, *C/N* – poměr C/N v sušině půdy, *vyska* – nadmořská výška, *P* – obsah dusíku v sušině půdy.

Tab.5: Charakteristiky stanoviště snímků. ANOVA. Hodnoty udávají medián, odlišné písmeno označuje průkazný rozdíl, stejné neprůkazný, ns – neprůkazné na hladině významnosti 5%. 1842, 1952, 1999 – snímky s nejdelší, střední, nejkratší kontinuitou porostu dřevin, číslo v závorce za letopočtem udává počet snímků.

	1842 (38)	1952 (32)	1999 (39)
Pot_rad ($MJ.cm^{-2}.rok^{-1}$)		ns	
Vzd_les (m)	170 A	110 B	223 A
Kameny (%)	2 A	0 B	0 B
Topo100	0,7 AB	0,8 A	-0,2 B
Sklon (°)	15 A	10,5 AB	6 B
Vyska (m n.m.)	651 A	685,5 B	643 A

Vztah druhů ke kontinuitě porostu

Výsledek analýzy CCA ukazuje, že došlo k vyčlenění skupin druhů rostoucích v různých starých porostech dřevin. Testovala jsem význam stáří jako celku, ne průkaznost jednotlivých kontinuit (nepoužila jsem postupný výběr proměnných). Na nejstarší porosty se vážou právě lesní druhy (*Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*, *Mycelis muralis*, *Viola riviniana*). Ve středně starých porostech je směs druhů pravých lesních a pasekových (*Oxalis acetosella*, *Epilobium angustifolium*). *Senecio ovatus*, *Poa nemoralis*, *Dryopteris filix-mas* jsou v diagramu umístěny mezi nejstarší a střední kontinuitou a v opozici k nejmladší kontinuitě. V nejmladších porostech jsou druhy lemové (*Astragalus glycyphyllos*, *Clinopodium vulgare*, *Fragaria vesca*, *Hypericum perforatum*, *Viola hirta*) a křovinné (*Torilis japonica*) i druhy otevřených stanovišť (*Dactylis glomerata* agg., *Veronica chamaedrys*). (Obr.11). Jako kovariáty jsem použila pouze zeměpisnou šířku a délku.



Obr.11 Vztah druhů k porostům s různě dlouhou kontinuitou. (CCA, vysvětleno 3,6% celkové variability, test průkaznosti všech kanonických os: $p=0,002$, $F=2.056$). Kovariáty: zeměpisná šířka a délka. Zobrazeno 23 druhů nejvíce odrážejících variabilitu dat. 1842, 1952, 1999 – nejdelší, střední, nejkratší kontinuita. Zkratky druhů viz Příloha 3.

Synoptická tabulka vytvořená v Juice ukázala diagnostické druhy porostů s různě dlouhou kontinuitou (Tab.6). Porosty s nejdelší kontinuitou diagnostikují pravé lesní byliny *Galium odoratum*, *Impatiens parviflora*, *Mercurialis perennis*, *Geranium robertianum*, porosty střední kontinuity vymezuje v keřovém patře *Fagus sylvatica*, který mohl do porostů migrovat po dobu až 164 let, ale dosáhl zatím pouze keřového vzrůstu, a v bylinném patře *Epilobium angustifolium*, která je častým druhem pasek, křovin a pionýrských porostů, *Oxalis acetosella*, *Prenanthes purpurea* a *Poa nemoralis*, které už jsou více vázány na lesní porosty. Nejnovější porosty jsou vymezeny nejvíce druhy, v keřovém patře to je *Crataegus sp.*, který podle svého vzrůstu umožňuje různý přísun světla, proto v bylinném patře rostou luční druhy jako *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata* agg. a *Veronica chamaedrys*, lemový druh *Clinopodium vulgare* a lesní druhy jako *Festuca gigantea* a *Geum urbanum*, významné jsou i semenáčky trnky (*Prunus spinosa*).

Vegetačně nejbližší si byly porosty s kontinuitou nejdelší a střední (Tab.7). Mezi jejich společnými diagnostickými druhy se poprvé objevily dřeviny ve stromovém patře, byly to *Picea abies* a *Fagus sylvatica*, buk byl diagnostický i v keřovém patře. Charakteristické byliny byly *Galium odoratum*, které v minulé analýze vymezovalo nejdelší kontinuitu, *Epilobium angustifolium*, které se váže na střední stáří porostu a jako nová diagnostická bylina se objevil *Dryopteris carthusiana*. Diagnostické jsou semenáčky javoru, pravděpodobně kleny, ale vzhledem k mládí je nebylo možné přesně určit.

Tab.6: Synoptická tabulka zobrazující diagnostické druhy různě starých porostů dřevin. **1. sloupec** ukazuje vazbu vyjádřenou phi-koefficientem fidelity na hladině významnosti Fisherova exaktního testu $p=0,01$. **2. sloupec** ukazuje jejich procentickou frekvenci ve snímcích dané skupiny. Číslo za názvem druhu určuje vegetační patro, 6-bylinné, 4-keřové, 7-semenáček.

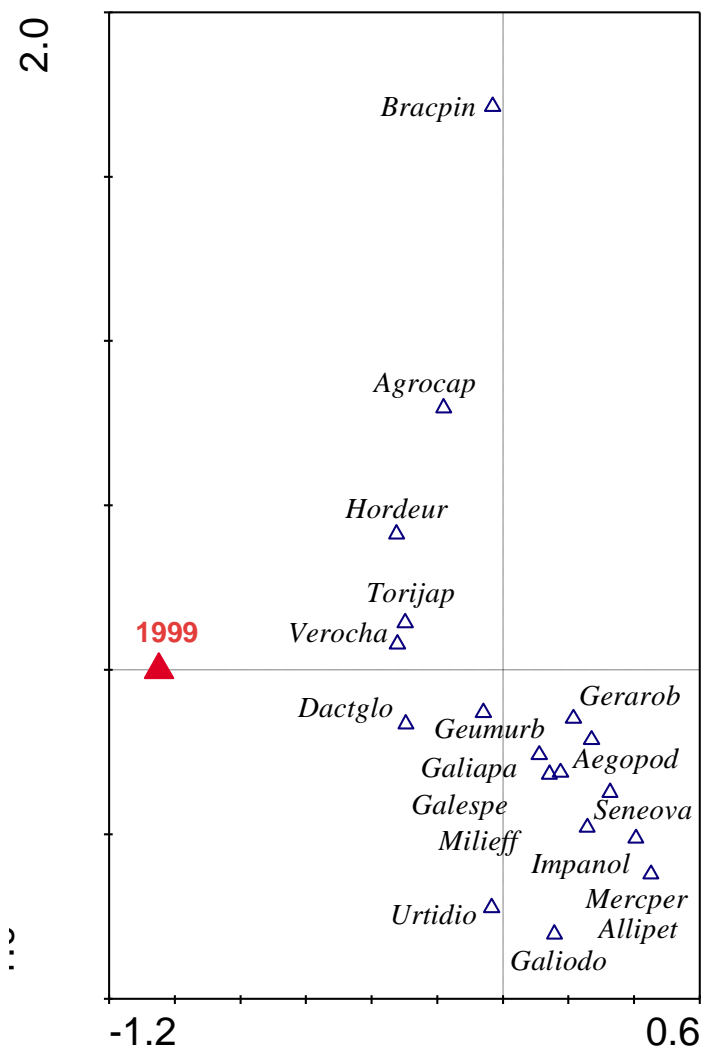
	Phi-koefficient			% frekvence			
	1842	1952	1999	1842	1952	1999	
Kontinuita porostu							
Počet snímků	38	32	39	38	32	39	
<i>Galium odoratum</i>	6	38.7	---	58	28	13	
<i>Impatiens parviflora</i>	6	32.5	---	26	63	3	
<i>Mercurialis perennis</i>	6	28.8	---	39	19	10	
<i>Geranium robertianum</i>	6	27.6	---	68	34	44	
<i>Fagus sylvatica</i>	4	---	38.6	5	28	.	
<i>Epilobium angustifolium</i>	6	---	37.1	13	41	5	
<i>Oxalis acetosella</i>	6	---	35.5	3	31	8	
<i>Prenanthes purpurea</i>	6	---	34.0	.	16	.	
<i>Poa nemoralis</i>	6	---	27.2	39	69	38	
<i>Fragaria vesca</i>	6	---	---	41.2	5	9	41
<i>Alopecurus pratensis</i>	6	---	---	35.1	.	.	18
<i>Clinopodium vulgare</i>	6	---	---	35.0	16	12	46
<i>Vicia cracca</i>	6	---	---	33.2	.	3	21
<i>Poa trivialis</i>	6	---	---	33.0	18	25	54
<i>Prunus spinosa</i>	7	---	---	31.2	8	6	31
<i>Geum urbanum</i>	6	---	---	30.5	55	53	85
<i>Festuca gigantea</i>	6	---	---	28.1	26	25	54
<i>Crataegus species</i>	4	---	---	27.6	55	41	77
<i>Dactylis glomerata</i> agg.	6	---	---	26.3	39	56	74
<i>Veronica chamaedrys</i>	6	---	---	24.9	26	22	49

Tab.7: Synoptická tabulka zobrazující společné diagnostické druhy snímků s nejstarší a středně dlouhou kontinuitou porostu. **1. sloupec** ukazuje vazbu vyjádřenou phi-koefficientem fidelity na hladině významnosti Fisherova exaktního testu $p=0,01$. **2. sloupec** ukazuje jejich procentickou frekvenci ve snímcích. Číslo za názvem druhu určuje vegetační patro, 1-stromové, 4-keřové, 6-bylinné, 7-semenáček.

	Phi-koefficient		%frekvence
	70	70	70
Počet snímků			
<i>Picea abies</i>	1	38.4	37
<i>Acer species</i>	7	36.7	89
<i>Fagus sylvatica</i>	1	33.2	26
<i>Galium odoratum</i>	6	32.1	44
<i>Epilobium angustifolium</i>	6	25.5	26
<i>Fagus sylvatica</i>	4	25.0	16
<i>Dryopteris carthusiana</i>	6	23.7	14

Význam kontinuity porostu v souvislosti s ostatními faktory prostředí

Abych otestovala čistý vliv stáří na složení bylinného patra, použila jsem jako kovariáty obě zbývající skupiny proměnných (geomorfologické a měnící se v čase). V analýze CCA při postupném výběru proměnných má průkazný vliv pouze nejkratší kontinuita porostu (Obr.12). Testovala jsem i obě delší kontinuity, ale jejich vliv se neprokázal. Lze tedy říci, že kontinuita má význam pouze na úrovni nový/starší les. V grafu se na nejmladší porost vážou světlomilnější druhy (*Dactylis glomerata* agg., *Torilis japonica*, *Veronica chamaedrys*). Negativně jsou korelovány právě lesní druhy (*Mercurialis perennis*, *Galium odoratum*), ale i nitrofilní druhy (*Urtica dioica*, *Aegopodium podagraria*), důvodem je nižší obsah dusíku v půdě mladších porostů dřevin.

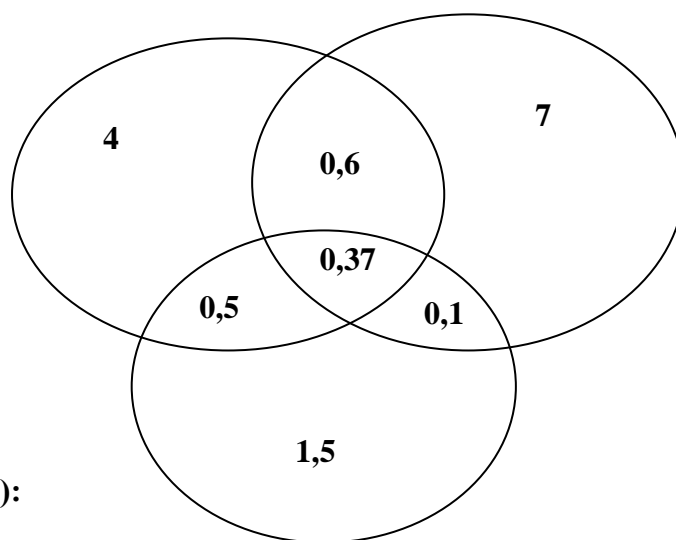


Obr.12: Vliv kontinuity porostu na složení bylinného patra (CCA, vysvětleno 1,5% celkové variability, test průkaznosti 1. kanonické osy: $p=0.002$, $F=1.854$). Kovariáty: zeměpisná šířka a délka, vyska, topo100, sklon, pot_rad, kymeny, $\text{pH}(\text{H}_2\text{O})$. Zobrazeno 18 druhů nejvíce odrážejících variabilitu dat. 1999 – nejkratší kontinuita. Zkratky druhů viz Příloha.

Ke zjištění podílu jednotlivých skupin proměnných na variabilitě dat jsem provedla rozklad variability (Obr.13). Zjistila jsem, že geomorfologické proměnné vysvětlují nejvíce variability (8% před a 7% po odečtení vlivu ostatních proměnných), proměnné měnící se v čase vysvětlují 5,5% (4% po odečtení vlivu ostatních proměnných) a kontinuita (stáří) porostu 2,5% (1,5% po odečtení vlivu ostatních proměnných).

Měnící se (5,5%):

Aktuální pH
Pokr. kamenů



Neměnné (8%):

Nadm. výška
Sklon svahu
Topografický index
Potenciální radiace

Kontinuita

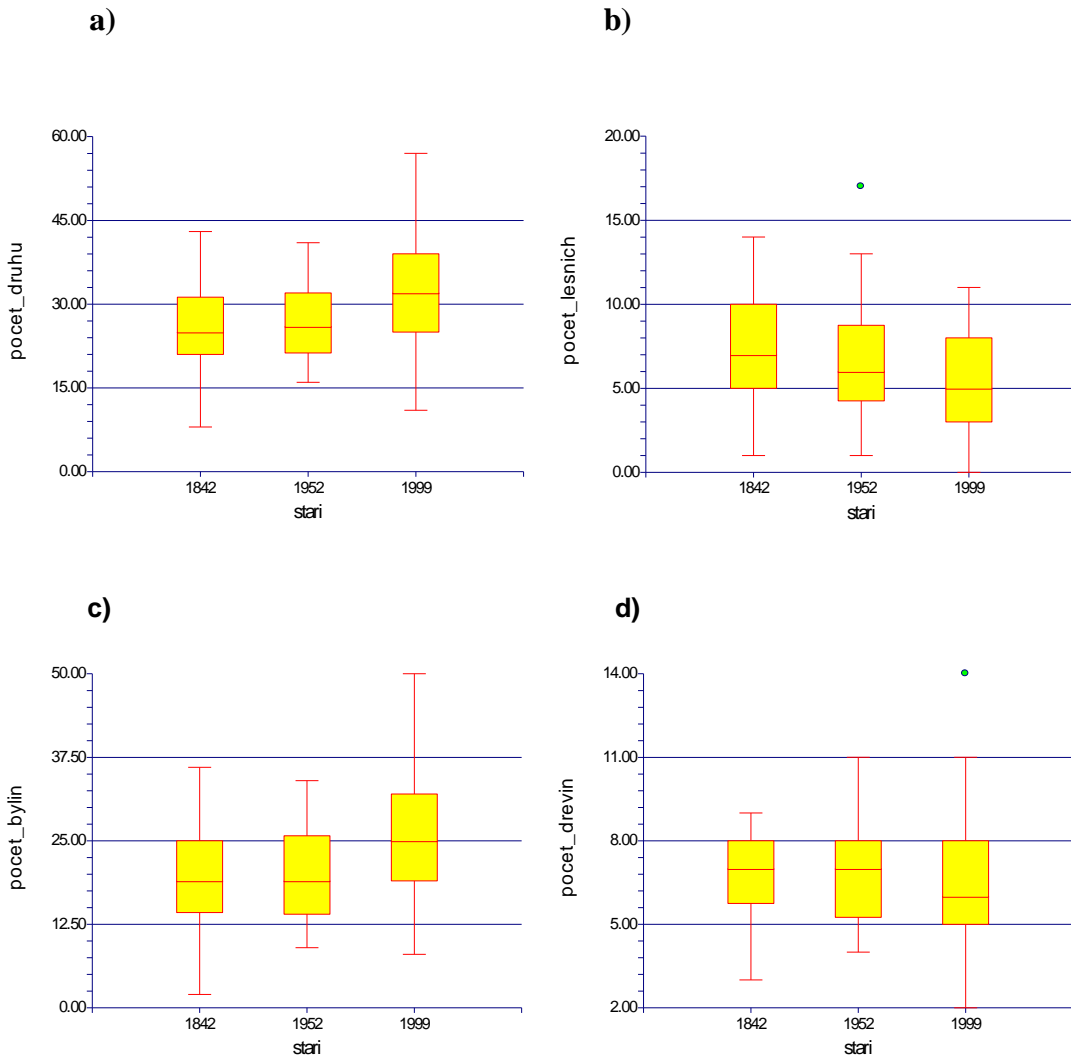
(stáří, 2,5%):

„1999“

Obr.13: rozklad variability analýzou CCA s postupnou volbou kovariát. Čísla vyjadřují % variability vysvětlená danou skupinou z celého souboru.

Počet a diversita druhů ve snímcích

V analýze počtu všech druhů ve snímcích s různou kontinuitou se na 5% hladině významnosti odlišují snímky s nejkratší kontinuitou porostu dřevin od snímků se střední i nejdelší kontinuitou (Obr.14, Tab.8). Snímky nejdelší a střední kontinuity se neliší. Medián počtu druhů ve snímcích s nejdelší kontinuitou je 25, se střední kontinuitou 26 a s nejkratší kontinuitou 32. Nejvíce druhů v nejmladších porostech může být z důvodu přetrvání druhů otevřených stanovišť a ze současné přítomnosti lesních druhů s vyšší schopností kolonisace. V analýze počtu pravých lesních druhů ve snímcích s různou kontinuitou se na 5% hladině významnosti odlišují snímky s nejkratší kontinuitou od snímků s nejdelší kontinuitou porostu dřevin (Obr.14, Tab.8). V nejstarších porostech je medián 7 druhů pravých lesních bylin, ve středně starých 6 a v nejmladších 5. Do nejstarších porostů se již dostaly i pomalí lesní kolonisátoři. Počet bylin je průkazně nejvyšší v nejmladších porostech (medián 25), v obou starších porostech je medián počtu bylin stejný (19). Druhů dřevin je nejméně v nejmladších porostech, ale rozdíl od starších není průkazný (Obr.14, Tab.8).



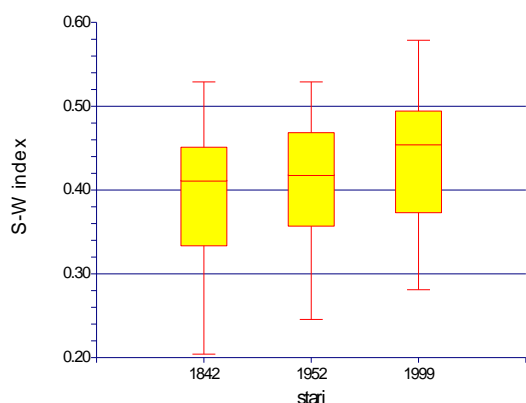
Obr.14: Počet všech druhů a pravých lesních druhů ve snímcích s různě dlouhou kontinuitou porostu dřevin. Grafy znázorňují medián, horní a dolní kvartil, 95% interval spolehlivosti a odlehlé hodnoty. 1842, 1952, 1999 – snímky s nejdelší, střední, nejkratší kontinuitou porostu dřevin.

- a) $p < 0,05$, pocet_druhu – počet všech druhů ve snímcích dané kontinuity.
- b) $p < 0,01$, pocet_lesnich – počet pravých lesních druhů ve snímcích dané kontinuity.
- c) $p < 0,01$, pocet_bylin – počet bylinných druhů ve snímku.
- d) $p = 0,56$, pocet_drevin – počet dřevinných druhů ve snímku.

Tab.8: Srovnání počtu druhů ve snímcích různé kontinuity. Čísla uvádějí mediány. Stejné písmeno znamená, že rozdíl je neprůkazný, odlišné písmeno značí průkazný rozdíl na 5% hladině významnosti.

	1842	1952	1999
Počet všech druhů	25 A	26 A	32 B
Počet pravých lesních druhů	7 A	6 AB	5 B
Počet bylin	19 A	19 A	25 B
Počet dřevin	7 A	7 A	6 A

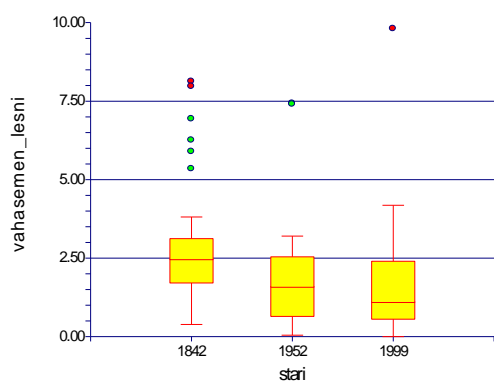
V analýze diversity (Shannon – Wienerův index) se jako nejvíce variabilní projevíly snímky s porostem dřevin o nejkratší kontinuitě (Obr.15). Shannon – Wienerův index určuje α -diversitu zkoumaného místa, která je dána počtem druhů, proto v nejmladších snímcích s nejvyšším počtem druhů je diversita nejvyšší.



Obr.15 Znárodnění diversity mezi jednotlivými snímky, $p < 0,05$. Grafy znázorňují medián, horní a dolní kvartil a 95% interval spolehlivosti. 1842, 1952, 1999 – snímky s nejdelší, střední, nejkratší kontinuitou porostu dřevin. S-W index – Shannon-Wienerův index α -diversity (logaritmičsky transformován). Průkazně se liší snímky „1999“ a „1842“.

Váha semen pravých lesních bylin v různě starých porostech

Medián váhy semen pravých lesních bylin v nejstarších porostech je průkazně vyšší než váha v obou mladších porostech (Obr.16). Těžší semena se hůře šíří a jejich nositelé jsou pomalými kolonizátory, proto se vyskytují ve starších porostech.

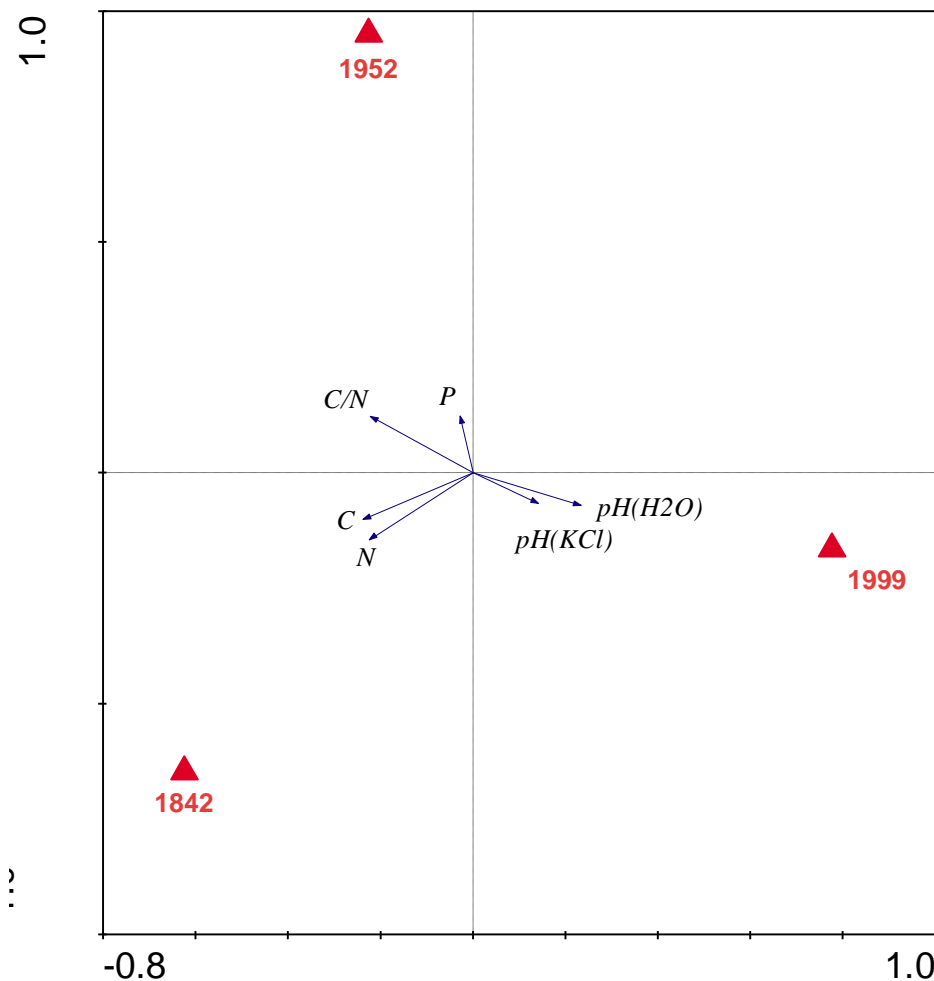


Obr.16: Váha semen pravých lesních bylin v různě starých porostech, $p < 0,05$. Grafy znázorňují medián, horní a dolní kvartil a 95% interval spolehlivosti. 1842, 1952, 1999 – snímky s nejdelší, střední, nejkratší kontinuitou porostu dřevin. Vahasemen_lesni – váha semen pravých lesních bylin zastoupených ve snímcích dané kontinuity. Průkazně se liší snímky „1842“ od obou ostatních.

4.3 Půdní vlastnosti porostů s různou kontinuitou a charakteristiky vyjádřené Ellenbergovými indikačními hodnotami

Chemické charakteristiky snímků

V analýze RDA bylo zjištěno, že nejmladší porosty pozitivně korelují s nejvyšší hodnotou pH, středně staré porosty s vyšším obsahem fosforu a s vyšším poměrem C/N. Nejstarší porosty charakterisuje vyšší obsah uhlíku i dusíku (Obr.17).



Obr.17: Vztah chemických půdních proměnných k různé kontinuitě porostu (RDA, vysvětleno 5% celkové variability, test průkaznosti všech kanonických os, $p=0,008$, $F=3,334$, kovariáty: zeměpisná šířka a délka, topo100, sklon, potrad, vyska). 1842, 1952, 1999 – nejdelší, střední, nejkratší kontinuita porostu dřevin.

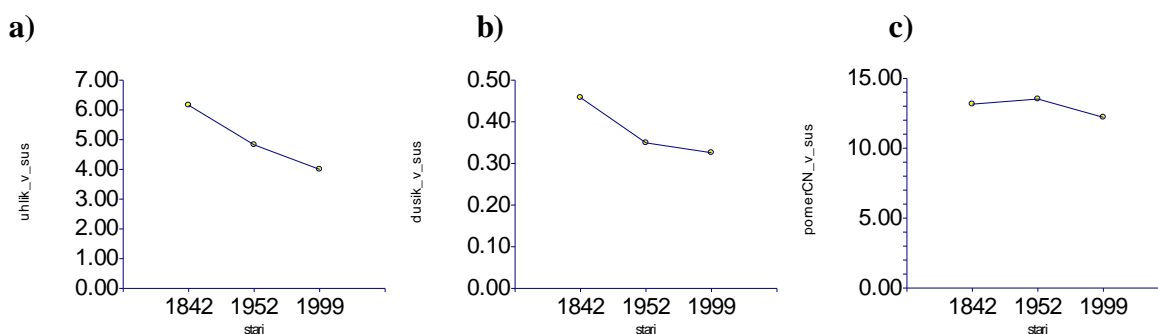
Analýzou ANCOVA (GLM Anova v NCSS), kde jako kovariáty byly použity geomorfologické vlastnosti stanoviště, bylo zjištěno, že v závislosti na kontinuitě je průkazný obsah dusíku a uhlíku a poměr C/N. Přítomnost jednotlivých prvků neovlivňuje žádná ze zkoumaných kovariát (Tab.9). Nejvýznamnější geomorfologické proměnné (kovariáty) pro půdní charakteristiky jsou nadmořská výška a topografický index. Společně ovlivňují aktuální a výměnné pH, jsou s nimi negativně korelované. Obě pH jsou neprůkazná. Samotný topografický

index ovlivňuje hodnotu C/N, která je průkazná. Pro obsah P, který je neprůkazný, je významná potenciální radiace. Kovariáta sklon není významná pro žádnou chemickou půdní charakteristiku (Tab.9).

Tab.9: Půdní charakteristiky stanoviště snímků. Analýza GLM ANOVA – kovariáty: sklon svahu, nadmořská výška, potenciální radiace, topografický index. Uveden průměr a směrodatná odchylka, tučně jsou označeny průkazné hodnoty. 1842, 1952, 1999 – snímky s nejdelší, střední, nejkratší kontinuitou porostu dřevin, číslo v závorce za letopočtem udává počet snímků, **p** – p-hodnota celé analýzy, ns – neprůkazné, **cov** – průkazná kovariáta, *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, výška – nadmořská výška, topo100 – topografický index, pot_rad – potenciální radiace, **kor** – Spearmanův korelační koeficient průkazné kovariáty a proměnné. Obsah P je logaritmicke transformován.

	1842 (37)	1952 (32)	1999 (39)	p	cov	kor
pH (H ₂ O)	5,16±0,07	5,14±0,07	5,33±0,06	ns	výška *** topo ***	-0,41 -0,48
pH (KCl)	4,25±0,06	4,21±0,07	4,33±0,06	ns	výška *** topo ***	-0,50 -0,44
C (% v suš.)	6,16±0,55	4,83±0,59	4,00±0,53	<0,05	-	
N (% v suš.)	0,46±0,04	0,35±0,04	0,33±0,03	<0,05	-	
P mg/1000g suš.	1,11±0,04	1,20±0,05	1,12±0,04	ns	pot_rad **	0,19
C/N	13,16±0,28	13,53±0,30	12,22±0,27	<0,01	topo **	0,40

Nejvyšší hodnoty uhlíku i dusíku jsou v půdě nejstarších porostů (Tab.9, Obr.18). Po nejdelší časový úsek tam mohlo docházet k akumulaci opadu. Nejvyšší poměr C/N byl nalezen v lesích střední kontinuity.



Obr.18: Grafické znázornění závislosti průkazných chemických vlastností půdy na kontinuitě porostu.

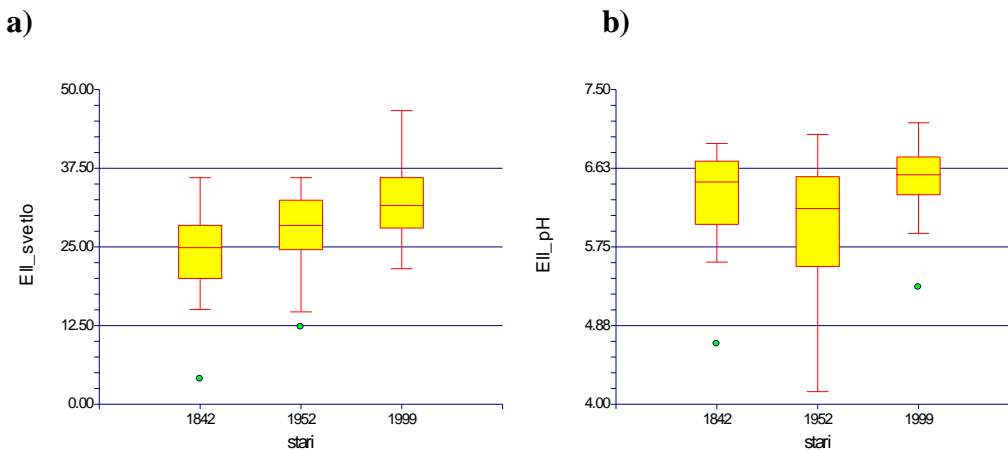
- a) uhlík, $p < 0,05$
- b) dusík, $p < 0,05$
- c) poměr C/N, $p < 0,01$

Vlastnosti stanoviště vyjádřené Ellenbergovými indikačními hodnotami

Ellenbergovy indikační hodnoty jsem testovala jednocestnou ANOVOU (One-Way Anova v NCSS) (Tab.10). Průkazná je EIH pro světlo, hodnota světlo milnosti postupně narůstá s klesajícím stářím porostu. Mezi všemi zkoumanými kontinuitami je průkazný rozdíl (Obr.19). EIH pro půdní reakci je také průkazná, nejvyšší je v nejmladších lesích, nejnižší ve středně starých. Nejstarší porosty se průkazně neodlišují (Obr.19). Ve skutečnosti jsou průkazné rozdíly v obsahu C a N, ale EIH pro živiny je neprůkazná (Tab.10).

Tab.10: Mediány EIH pro snímky s danou kontinuitou porostu. Čísla ukazují medián a směrodatnou odchylku. Stejně písmeno značí neprůkaznost, odlišné průkaznost na 5% hladině významnosti. Světlo milnost a živiny jsou transformovány 2.mocninou, vlhkost milnost logaritmicky. 1842, 1952, 1999 – snímky s nejdlejší, střední, nejkratší kontinuitou porostu dřevin, číslo v závorce za letopočtem udává počet snímků.

	1842 (38)	1952 (32)	1999 (39)
Teplotnost	5,39 ±0,037 A	5,30±0,04 A	5,41±0,036 A
Světlo milnost	25,00±1,038 A	28,52±1,125 B	31,70±1,025 C
Vlhkost milnost	0,71±0,005 A	0,72±0,006 A	0,71±0,005 A
Půdní reakce	6,48±0,085 AB	6,19±0,093 A	6,56±0,08 B
Živiny	39,50±1,13 A	36,78±1,23 A	37,33±1,11 A



Obr.19: Vlastnosti stanoviště vyjádřené Ellenbergovými hodnotami. Grafy znázorňují medián, horní a dolní kvartil a 95% interval spolehlivosti. 1842 – snímky s nejdlejší kontinuitou porostu dřevin, 1952 – snímky se střední kontinuitou porostu dřevin, 1999 – snímky s nejkratší kontinuitou porostu dřevin.

- a) EIH pro světlo, $p < 0,001$, průkazně se odlišují všechny kontinuity, transformace 2.mocninou
- b) EIH pro půdní reakci, $p < 0,001$, průkazně se liší kontinuity snímků „1952“ a „1999“

Výsledky získané z mapování v síti bodů

Ze 30 zkoumaných lesních bylin se 12 vyskytovalo s nízkou frekvencí (Tab.12), počet jejich zdrojových mikropopulací byl menší než 20, proto nebyly zahrnuty do analýz. Průměr i medián migrační rychlosti je 1,8 m/rok. Nejvyšší migrační rychlost byla zjištěna u *Lapsana communis* (2,5 m/rok), *Veronica officinalis* (2,2 m/rok), *Milium effusum* (2,1 m/rok) a *Festuca gigantea*, *Galium odoratum* a *Epilobium montanum* (shodně 2,0 m/rok). Nejpomalejší je *Impatiens parviflora* (1,2 m/rok), *Dryopteris filix-mas* (1,5 m/rok), *Scrophularia nodosa* (1,5 m/rok), *Actaea spicata* (1,5 m/rok) (Tab.11, Obr.19). Nejvyšší mediány vzdálenosti od zdroje byly nalezeny u *Actaea spicata* (48,0 m), *Lapsana communis* (41,2 m), *Veronica officinalis* (35,5 m) a *Milium effusum* (34,8 m) (Tab.11). Nejnižší medián má *Scrophularia nodosa* (8,1 m), *Impatiens parviflora* (19,1 m) a *Stachys sylvatica* (20,4 m).

Nejhojněji se ve zkoumaném území vyskytuje *Festuca gigantea*, *Hordelymus europaeus*, *Geranium robertianum*. Nejvíce zdrojových populací bylo nalezeno u druhů *Festuca gigantea*, *Senecio ovatus* a *Geranium robertianum*, nejvíce migrujících jedinců má *Festuca gigantea*, *Hordelymus europaeus*, *Geranium robertianum* (Tab.11).

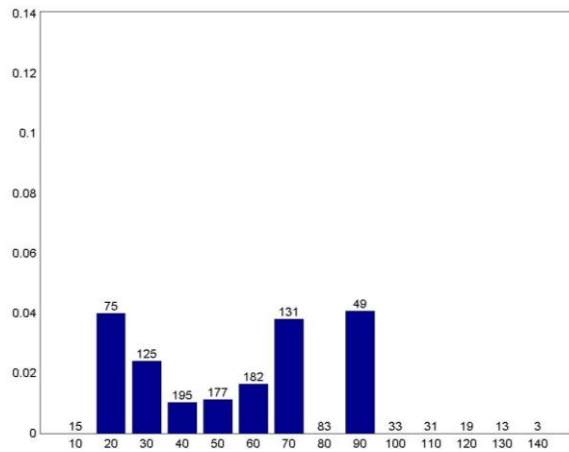
Zjištěná průměrná RVS pro žádný druh nepřesáhla hodnotu 0,5 (50% maximální vhodnosti stanoviště), tato hodnota je nejvyšší pro *Bromus benekenii* (0,47) a pro *Mercurialis perennis* (0,44). Nejnižší průměrnou RVS jsem zjistila pro *Mycelis muralis* (0,17) a *Stachys sylvatica* (0,20).

Pro druhy, které se v území vyskytují vzácně, by se dala očekávat velmi nízká průměrná RVS. Pro některé druhy tomu tak bylo (*Dryopteris dilatata* 0,06, *Veronica montana* 0,08 a *Athyrium filix-femina* 0,09), ale pro *Melica nutans* byla naopak stanoviště velmi vhodná (0,44). Pro 5 vzácných druhů nehraje RVS žádnou roli.

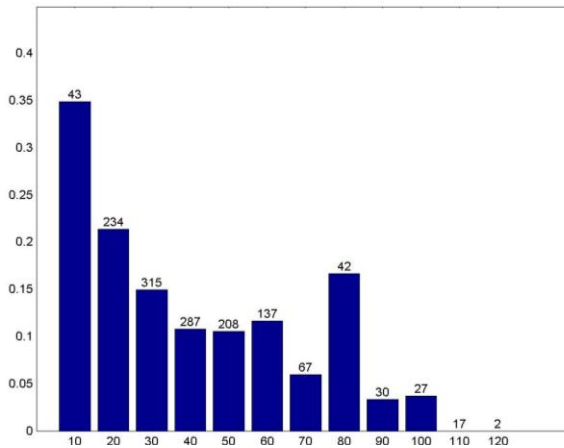
Při zjišťování závislosti druhu na RVS a vzdálenosti od zdroje, bylo zjištěno, že RVS hraje roli pouze u 7 druhů, u 5 je pozitivní závislost (kladné číslo ve sloupci „vh“) a 2 se pravděpodobněji vyskytují na nevhodných stanovištích (záporné číslo), jejich výskyt je tedy ovlivněn jinými faktory než RVS. *Impatiens parviflora* je druh nejvíce negativně korelovaný s RVS, negativní závislost na RVS je patrná z rozšíření byliny (viz Příloha 1). Pro 15 druhů je významná vzdálenost zdrojové populace, 13 druhů je korelováno negativně (záporné číslo ve sloupci „vzd52“), 2 druhy jsou korelovány pozitivně (kladné číslo ve sloupci „vzd52“), budou se tedy více vyskytovat daleko od zdrojové mikropopulace, ani pro jeden z těchto druhů není významná RVS, do této skupiny patří nejrychlejší kolonizátor *Lapsana communis*. Zjišťovala

jsem závislost rychlosti migrace a mediánu vzdálenosti na váze semen zkoumaných bylin, ale závislost byla neprůkazná.

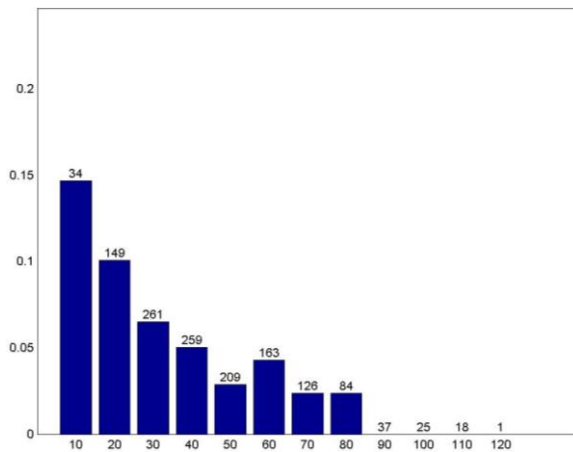
Actaea spicata



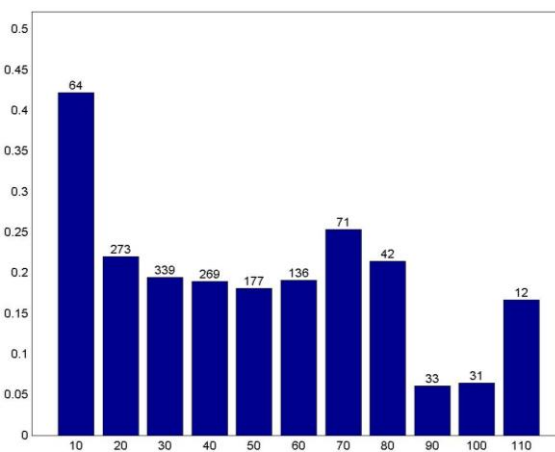
Bromus benekenii



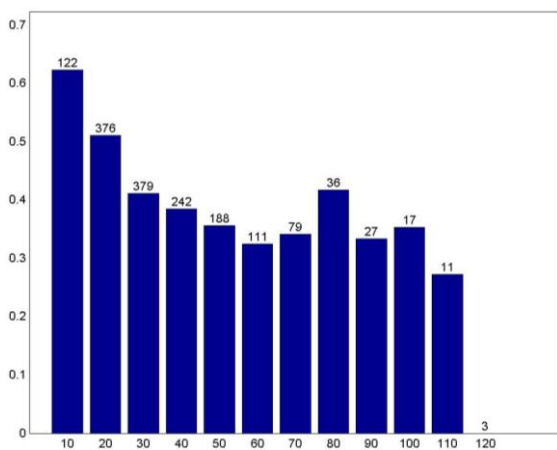
Dryopteris filix-mas



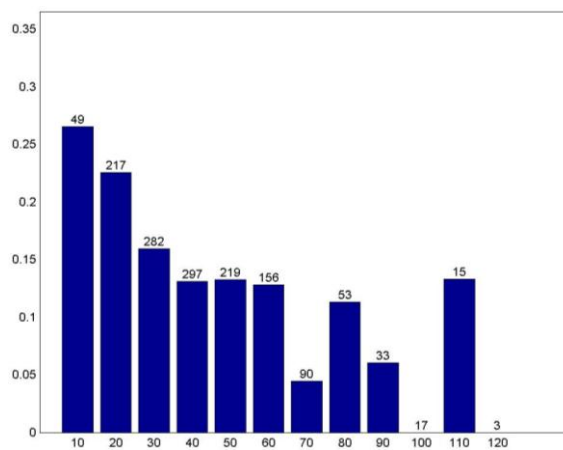
Epilobium montanum



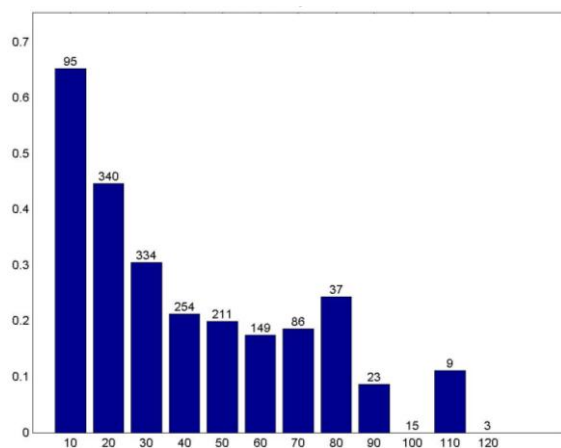
Festuca gigantea



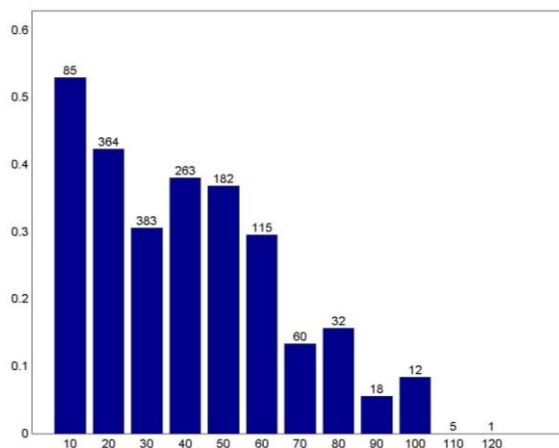
Galium odoratum



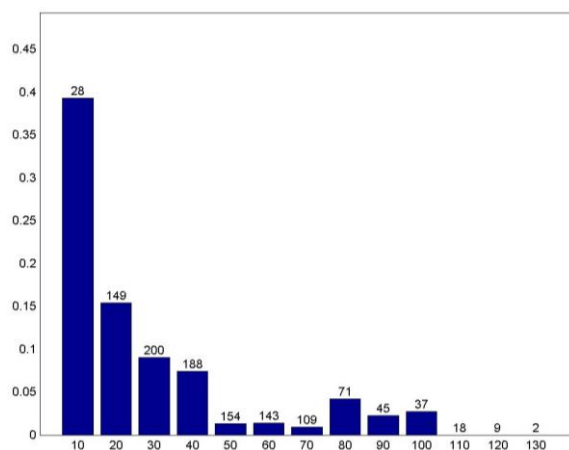
Geranium robertianum



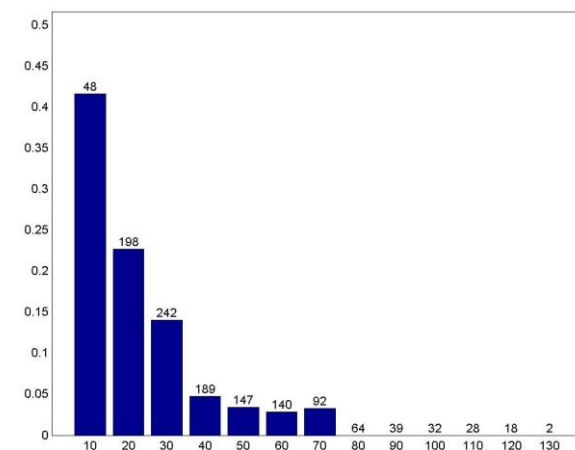
Hordelymus europaeus



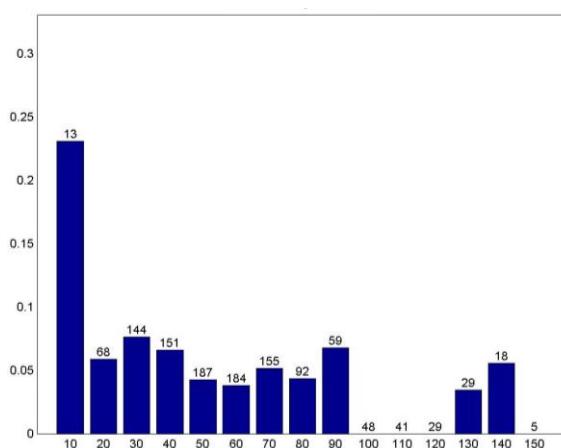
Impatiens noli-tangere



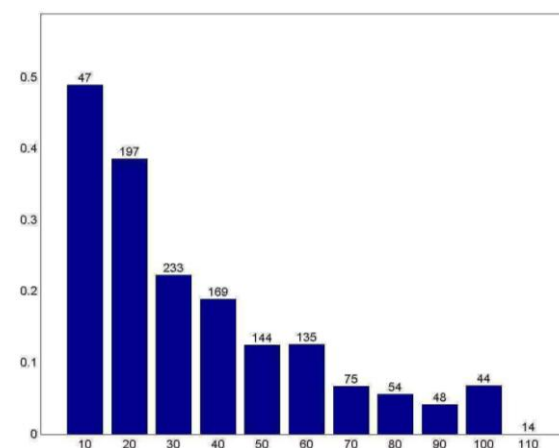
Impatiens parviflora



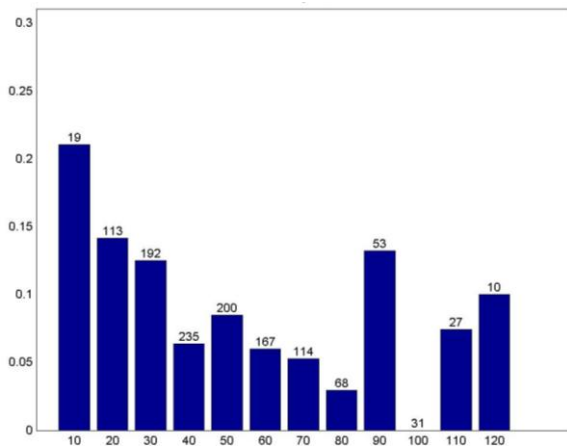
Lapsana communis



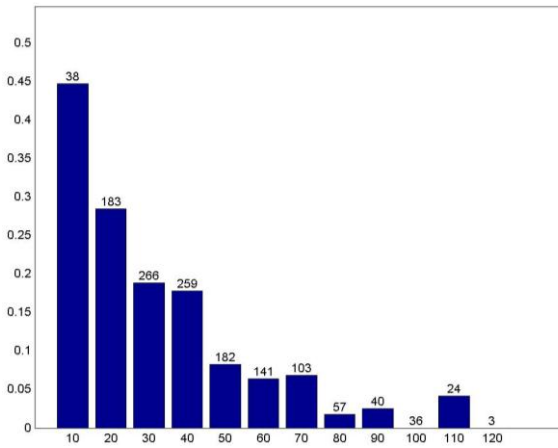
Mercurialis perennis



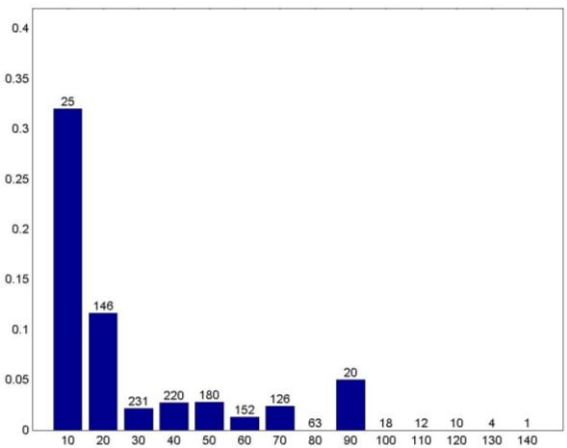
Milium effusum



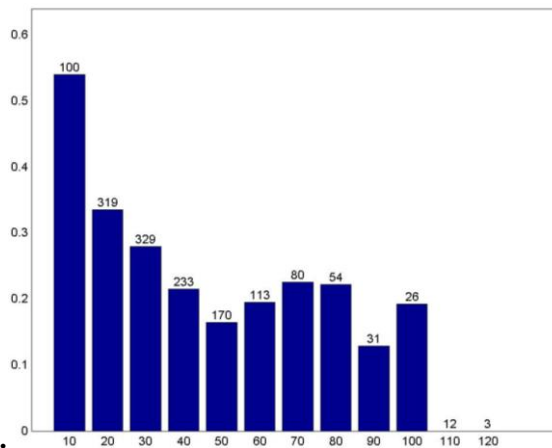
Mycelis muralis



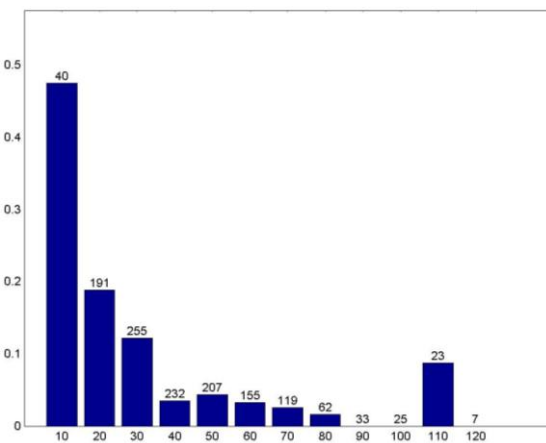
Scrophularia nodosa



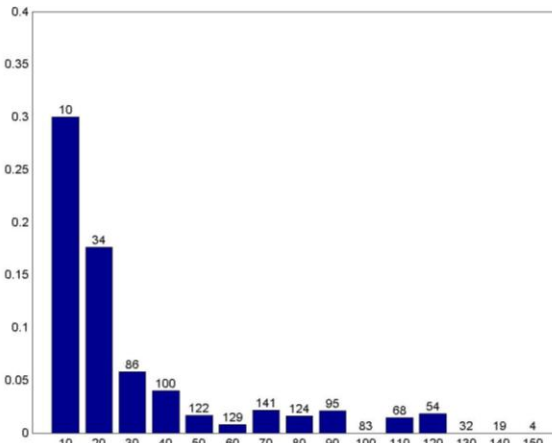
Senecio ovatus



Stachys sylvatica



Veronica officinalis



Obr.19: Grafy znázorňující rozšíření druhů. Osa x – vzdálenost potenciálního zdroje diaspor existujícího v roce 1952 [m], osa y – relativní počet výskytů. Čísla nad sloupci ukazují počet bodů v dané vzdálenosti, kde by se druh potenciálně mohl vyskytovat.

Tab.12: Druhy vyskytující se vzácně ve zkoumaném čtverci (pod 20 zdrojových jedinců - zdr). **Vys** – počet výskytů (zahrnutí zdrojoví i migrující jedinci), **prum_vh**, **min_vh**, **max_vh** – průměrná, minimální, maximální RVS.

	vys	prum_vh	min_vh	max_vh
<i>Athyrium filix-femina</i>	26(11zdr)	0.09	0.03	0.25
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	6	ns	-	-
<i>Convallaria majalis</i>	5	ns	-	-
<i>Cardamine impatiens</i>	12	ns	-	-
<i>Daphne mezereum</i>	2	ns	-	-
<i>Dryopteris carthusiana</i>	16	ns	-	-
<i>Dryopteris dilatata</i>	15	0.06	0.03	0.11
<i>Galeobdolon luteum</i>	2	0.25	0.15	0.40
<i>Hieracium murorum</i>	11	0.14	0.06	0.31
<i>Melica nutans</i>	12	0.44	0.21	0.77
<i>Oxalis acetosella</i>	8	0.29	0.15	0.59
<i>Veronica montana</i>	35(11zdr)	0.08	0.01	0.28

Tab.11: Migrační vlastnosti druhů. **rychl** – migrační rychlost [m/rok], **vzd_max** – maximální současná vzdálenost [m] od zdroje existujícího v roce 1952, **vzd_med** – medián vzdálenosti [m], **migr** – počet migrujících jedinců (nejsou zahrnuti jedinci, kteří mají blíž neprozkoumaný les), **zdr** – počet zdrojových jedinců (populací), **vh** – regresní koeficient závislosti druhu na RVS, **SE** – směrodatná odchylka, **vzd52** – regresní koeficient závislosti druhu na vzdálenosti zdroje diaspor existujícím v roce 1952, **prum_vh**, **min_vh**, **max_vh** – průměrná, minimální, maximální relativní vhodnost stanoviště (zkoumaného bodu, RVS). Proměnné významné pro RVS, uveden regresní koeficient: **kam** – pokryvnost kamení, **pot_rad** – potenciální radiace, **topo** – topografický index, **sklon** – sklon svahu. Průkaznost výsledku: *p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001; ns – neprůkazné.

	rychl	vzd_max	vzd_med	migr	zdr	vh	SE	vzd52	SE	prum_vh	min_vh	max_vh	kam	pot_rad	topo	sklon
<i>Actaea spicata</i>	1.5	82.2	48.0	20	42	4.50*	2.112	-	-	0.26	0.21	0.43	0.52	-	-	-
<i>Bromus benekenii</i>	1.7	93.3	27.0	194	105	4.76**	1.715	-0.02**	0.005	0.47	0.22	0.59	-	8.14	-0.01	-
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1.5	79.3	27.2	68	63	3.86***	1.069	-0.02**	0.008	0.35	0.18	0.72	0.51	-4.72	-0.02	-
<i>Epilobium montanum</i>	2.0	105.8	28.4	295	172	4.91**	1.612	-	-	0.21	0.11	0.33	-	-	-0.01	0.06
<i>Festuca gigantea</i>	2.0	107.2	23.3	680	308	-	-	-	-	0.35	0.19	0.53	-	-	-	-0.08
<i>Galium odoratum</i>	2.0	106.1	29.5	209	135	-	-	-0.02***	0.004	ns	-	-	-	-	-	-
<i>Geranium robertianum</i>	1.9	101.4	21.3	466	255	3.70***	0.707	-0.03***	0.004	0.34	0.29	0.51	0.47	-	-	-
<i>Hordelymus europaeus</i>	1.8	95.8	25.0	532	236	-	-	-0.01**	0.003	ns	-	-	-	-	-	-
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1.7	90.1	21.4	76	75	-	-	-0.05***	0.008	0.26	0.15	0.46	-	-5.28	-0.02	-
<i>Impatiens parviflora</i>	1.2	66.2	19.1	120	96	-14.51***	4.194	-0.07***	0.009	0.23	0.16	0.33	-	-	0.02	-
<i>Lapsana communis</i>	2.5	134.2	41.2	61	22	-	-	0.01*	0.006	ns	-	-	-	-	-	-
<i>Mercurialis perennis</i>	1.7	92.5	22.4	231	113	-	-	-0.04***	0.005	0.44	0.33	0.78	0.50	-4.75	-	-
<i>Milium effusum</i>	2.1	112.5	34.8	104	44	-	-	-0.01*	0.005	0.33	0.23	0.43	-	-	-0.02	-
<i>Mycelis muralis</i>	1.9	103.9	25.5	199	164	-5.98*	2.424	-0.05***	0.006	0.17	0.10	0.28	-	-	0.01	0.06
<i>Scrophularia nodosa</i>	1.5	81.9	8.1	87	87	-	-	-0.05***	0.011	ns	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio ovatus</i>	1.8	98.2	22.5	392	281	-	-	-0.02***	0.003	ns	-	-	-	-	-	-
<i>Stachys sylvatica</i>	1.9	104.0	20.4	114	90	-	-	0.07***	0.009	0.20	0.10	0.31	-	-	-0.03	-
<i>Veronica officinalis</i>	2.2	118.3	35.5	30	33	-	-	-0.03***	0.008	ns	-	-	-	-	-	-

5. Diskuse

5.1 Význam různých faktorů prostředí

Proměnné jsem rozdělila do 3 skupin. První skupina byly geomorfologické proměnné, které se ve sledovaném čase neměnily (nebo se mohly měnit pouze nepatrně) a které neovlivňoval člověk svou činností. Tyto proměnné vysvětlily nejvíce variability dat a lze je označit jako prvotní podmínky stanoviště. Vysoký význam prvotních podmínek stanoviště zjistili Motzkin et al. (1996) nebo Flinn et al. (2005). Do druhé skupiny, která vysvětlila méně variability než první, jsem zahrнула proměnné, které se měnily ve zkoumaném čase buď vlivem vývoje prostředí nebo vlivem člověka. Patří mezi ně chemické charakteristiky půdy, jejichž dlouhodobý vliv na vegetaci uvádějí (Dzwonko et Gawrónski 1994). Třetí skupinu tvořily zkoumané kontinuity porostu, které vysvětlily nejméně variability. Grashof-Bokdam et Geertsema (1998) dokonce význam stáří porostu nezjistili, ale v jiných pracích se jeví jako průkazný (Wulf et Kelm 1994, Lawesson et al. 1998, Singleton et al. 2001).

V první skupině se jako proměnná nejvíce ovlivňující vegetaci ukázala nadmořská výška (Obr.9). Rozdíl nadmořské výšky je 300 m a patrně jsou s ní korelovány další charakteristiky prostředí. Může to být například blízkost rozsáhlého lesního komplexu ve vyšší nadmořské výšce, který je zdrojem diaspor lesních bylin. Vyšší nadmořská výška je pozitivně korelována se střední kontinuitou porostu (porosty, které vznikly mezi lety 1842 a 1952). Zkoumané území tvoří údolí zaniklé obce a okolní svahy. Vyšší nadmořské výšky jsou tedy dál od dříve obývané vsi a pastviny byly mezi popsányi lety opuštěny možná proto, že dobytek byl více ponecháván v blízkosti domu a krmen senem než vyháněn na pastvu.

Dalšími nejvíce významnými proměnnými byl topografický index a sklon svahu (Obr.9). Vyšší hodnoty topografického indexu a vyšší sklon svahu mohou indikovat nižší vlhkost a nižší obsah živin v půdě. Obě proměnné jsou negativně korelovány s EIH pro živiny i vlhkost (Tab.4) a nejnižších hodnot dosahují v porostech nejkratší kontinuity (Tab.5). Na prudší svahy a vyšší topografický index se váže *Galium odoratum*, které charakterisuje nejdelší kontinuitu a *Poa nemoralis*, která charakterisuje střední kontinuitu (Tab.6). Půdy na vypuklých a prudších svazích budou chudší, proto u *Urtica dioica* a *Aegopodium podagraria*, které rostou na živinami bohatých půdách, byl nalezen negativní vztah. Nejprudší svahy charakterisují nejdelší kontinuitu, byly tedy nejdříve opuštěny. Ke stejnému závěru došli jiní autoři (Singleton et al. 2001, Flinn et al. 2005).

Vyšší potenciální radiace pozitivně koreluje se světlomilnějšími druhy *Brachypodium pinnatum*, *Galium aparine* a *Torilis japonica*, ale její vztah ke kontinuitě porostu je neprůkazný.

Ve skupině proměnných měnicích se v čase (Obr.10) bylo nejvýznamnější aktuální pH, které sice dosahuje nejvyšší hodnoty v nejkratší kontinuitě, ale rozdíl mezi kontinuitami je neprůkazný. S vyšším pH jsou pozitivně korelovány *Festuca gigantea*, *Geum urbanum*, *Torilis japonica*, které jsou zároveň pozitivně vázány na nejkratší kontinuitu. V místech s vyšším pH lze očekávat bohatší půdy. Verheyen et Hermy (2004) zkoumali nároky *Geum urbanum* na obsah živin, lépe mu vyhovovaly bohatší půdy.

Druhá nejvýznamnější proměnná byla pokryvnost kamení, která je pozitivně korelována s nejdelší kontinuitou (Obr.10, Tab.5) a vážou se na ni právě lesní druhy (*Dryopteris filix-mas*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*, *Geranium robertianum*). Vysoká pokryvnost kamení může mnohem lépe než historické mapy predikovat starobylost porostu, protože kameny pravděpodobně byly snášeny na stejné místo po mnohá staletí. Mapové záznamy sahají teprve do roku 1842, kameny ale byly hromaděny jistě mnohem dříve.

Vzdálenost historicky starého lesa se neukázala jako průkazná pro celkové složení vegetace. Může to být dáno vztahem s nadmořskou výškou (viz výše) nebo pravidelným rozmístěním lokálních zdrojů diaspor, které tvoří porosty dřevin na pastvinách. V některých pracích bylo zjištěno, že na druhové složení má vliv blízkost historicky starého lesa (Grashof-Bokdam et Geertsema 1998, Bossuyt et al. 1999). V menší vzdálenosti se vyskytuje více lesních druhů. V těchto pracích zkoumali sousední historicky starý a novější sekundární les, čímž se vyhnuli možným lokálním zdrojům diaspor. V závislosti na kontinuitě porostu jsem zjistila, že nejbližší k lesu jsou porosty střední kontinuity.

5.2 Význam kontinuity porostu

5.2.1 Vazba druhů na různě staré porosty

Když jsem testovala vliv jednotlivých kontinuit bez odfiltrování vlivu ostatních proměnných prostředí, zjistila jsem, že na porosty s nejdelší kontinuitou jsou vázány právě lesní byliny *Galium odoratum*, *Impatiens parviflora*, *Mercurialis perennis*, *Geranium robertianum*, *Mycelis muralis*, *Viola riviniana* (Tab.6, Obr.11). V Holandsku byl naopak zjištěn výskyt druhu *Viola riviniana* v mladších porostech (Grashof-Bokdam et Geertsema 1998). Ve výzkumu Wulf et Kelm (1994) se *Mercurialis perennis* vyskytovala pouze v historicky starých lesích, nikdy v sekundárních. Uvedené byliny jsou v seznamu pravých lesních bylin Doupovských hor (Kopecký 2006). Na nejdelší kontinuitu se neváže žádná dřevina. Porosty s nejdelší kontinuitou

jsou pozitivně korelovány s vyšší pokryvností kamení (Obr.10, Tab.5), které patrně podmiňuje výskyt *Geranium robertianum* více než kontinuita porostu. Obecně se *Geranium robertianum* vyskytuje jako dominantní druh pohyblivých sutí (Sádlo 2001) a typický je pro suťové lesy (Chytrý 2001).

Středně dlouhou kontinuitu vymezuje v keřovém patře *Fagus sylvatica*. Porosty střední kontinuity jsou staré mezi 164 a 54 lety, keřový vzrůst buku ukazuje, že jejich stáří se bude blížit spíše nižší hodnotě. V bylinném patře jsou právě lesní druhy *Oxalis acetosella*, *Prenanthes purpurea* a *Poa nemoralis*, která je častá i na otevřenějších stanovištích, a *Epilobium angustifolium*, která běžně roste na pasekách a v pionýrských porostech na náplavech (Kočí et Sádlo 2001, Neuhäuslová et Kočí 2001), kde je více světla než v lese. Wulf (2004) zjistila, že *Oxalis acetosella* preferuje porosty s delší kontinuitou, ale podle Grashof-Bokdam et Geertsema (1998) je poměrně rychlým kolonisátorem.

Nejmladší porosty charakterizuje v keřovém patře *Crataegus sp.*, který podle svého vzrůstu může ovlivňovat množství přísunu světla, proto se zde vyskytuje lesní *Geum urbanum* a *Festuca gigantea*, lemové *Clinopodium vulgare* a převažují luční světlomilné druhy *Alopecurus pratensis*, *Veronica chamaedrys*, *Dactylis glomerata* agg. ad. *Festuca gigantea* je rychlý kolonizátor (Tab.11) a stejně jako *Geum urbanum* má semena schopná uchycení na zvěři (Kleyer 1995), která umožňuje šíření na velkou vzdálenost a dálkovou kolonisaci. Vazbu těchto dvou druhů na bývalé pastviny a jejich schopnost dálkové kolonisace zjistila Wulf (2004). Ke stejnému výsledku u *Geum urbanum* došli Bossuyt et al. (1999).

Druhově nejbližší si byly snímky nejdelší a střední kontinuity (Tab.7). Jako společné diagnostické druhy se ukázaly některé druhy z jednotlivých kontinuit (*Galium odoratum*, *Epilobium angustifolium*), ale objevily se i nové (*Dryopteris carthusiana*). Charakteristické pro obě nejdelší kontinuity byly 2 dřeviny (smrk a buk) ve stromovém patře. Z tohoto zjištění plyne, že obě delší kontinuity oproti nejkratší jsou svým porostem bližší lesu v pravém slova smyslu.

5.2.2 Význam kontinuity porostu v souvislosti s ostatními faktory prostředí

V mnoha studiích bylo zjištěno, že rozdíly mezi novějšími a staršími (sekundárními) a starými lesy přetrvávají 100 i více let (Wulf et Kelm 1994, Bossuyt et al. 1999, Singleton et al. 2001, Dupouey 2002).

V analýze (Canoco CCA) jsem jako kovariáty použila dostupné proměnné prostředí a testovala jsem čistý význam kontinuity porostu. Zjistila jsem, že průkazná je pouze nejkratší kontinuita porostu. Pro složení bylinné vegetace má tedy význam kontinuita porostu pouze na

úrovni nový/starý les. Jestli les vznikl před rokem 1842 nebo mezi lety 1842-1952 už rozhodující není. Tento výsledek potvrzuje výše uvedené zjištění o podobnosti nejdelší a střední kontinuity oproti nejkratší kontinuitě. Vyplývá z toho, že rozdíly v druhovém složení přetrvávají 54 let.

Výsledek podobnosti obou starších kontinuit může ovlivnit to, že za nejstarší porosty se pokládají porosty, které jsou na mapě stabilního katastru z roku 1842 vyznačeny jako pastviny s užitkem ze dřeva. Porost dřevin je vyznačen stromečkem (Obr.3). Je jisté, že tento symbol je spolehlivý, protože v písemném operátu SK jsou tyto pastviny popisovány jako „pastviny s dřívím lesním“ nebo „pastviny s ovocným stromovým“, ale nelze zjistit, kolik stromů na pozemku bylo a nakolik poskytovaly lesní podmínky a jestli tedy kontinuita porostu sahá za rok 1842. Ale některé lesní druhy jsou schopné vytrvat i v extensivních pastvinách (Wulf 2004). Je tedy významná intenzita pastvy, kterou ale dnes už nezjistíme.

Porosty střední kontinuity byly určeny z leteckého snímku z roku 1952, kde již lze přesně určit lesní porost. Jsou to porosty vzniklé mezi lety 1842-1952, mohou tedy být staré až 164 let, pokud vznikly těsně po roce 1842. Je tudíž možné, že nejstarší a středně staré porosty mají z hlediska lesních druhů srovnatelnou kontinuitu.

Kontinuita porostu je v úzkém vztahu se zemědělským využitím krajiny. Rozsáhlé porosty lesa dál od vsi jsou zemědělsky neobhospodařovány kvůli vzdálenosti. Staré kontinuální porosty poblíž vesnic jsou v podstatě na zbytkových místech nevhodných k zemědělství. Pozemky tedy charakterisují jisté prvotní podmínky a geografická poloha stanoviště, které mohou být pro výskyt druhů mnohem významnější než kontinuita porostu dřevin, který na tomto pozemku roste. Vysoký vliv prvotních podmínek a geografické polohy byl zjištěn v mnoha studiích (Motzkin et al. 1996, Matlack 1997, Singleton et al. 2001, Flinn et al. 2005).

5.2.3 Počet a diversita druhů v různě starých porostech

Nalezla jsem průkazný rozdíl v počtu všech druhů a bylinných druhů a v α -diversitě (Shannon-Wienerův index, dále S-W index) v různých kontinuitách. V nejnovějších snímcích je nejvíce druhů, počet se liší od středně starých i nejstarších snímků. Může to být způsobeno vytrváním druhů předchozího bezlesí a již přítomnými rychlými lesními kolonisátory. Některé práce neuvádějí rozdíl v počtu druhů mezi různě starými porosty (Peterken et Game 1984, Bossuyt et al. 1999, Wulf 2004). V jiných byl dokonce nalezen vyšší počet všech druhů ve starých lesích (Dzwonko 2001, Singleton et al. 2001).

S-W index je nejvyšší v nejnovějších porostech a průkazně se liší pouze od nejstarších porostů. Vyšší diversitu v novějších porostech našli Meiners et Pickett (1999), kteří srovnávali 2 sekundární lesy odlišného stáří (nejvíce 50 let).

V nejstarších porostech jsem zjistila nejvyšší počet pravých lesních bylin. V jiných výzkumech (Dzwonko 2001, Singleton et al. 2001) bylo nalezeno více lesních druhů v historicky starých lesích než v sekundárních. Z tohoto výsledku by se dalo usuzovat, že mnou zkoumané porosty nejdelší kontinuity jsou již docela blízké historicky starým lesům a že tedy porosty dřevin na pastvinách trvají historicky velmi dlouho. Ale je třeba uvážit, že medián počtu druhů v porostech nejdelší kontinuity byl pouze 7 a je průkazně odlišný jen mezi nejdelší a nejkratší kontinuitou (Tab.8). Plyne z toho, že porosty dřevin s nejdelší kontinuitou jsou vhodné pro lesní druhy, ale nelze tvrdit, že jsou druhově a stanovištně shodné s historicky starými lesy. To by vyžadovalo další průzkum.

5.3 Význam lokálních porostů dřevin

Zkoumané porosty nejdelší kontinuity byly všechny původně lokálními porosty dřevin na pastvinách. Zjistila jsem, že v souvislosti s ostatními faktory má význam pouze rozdíl nejkratší/delší kontinuita. Ale podle vazby druhů na jednotlivé kontinuity jsou všechny druhy vázané na nejdelší kontinuitu v seznamu pravých lesních druhů pro Doupovské hory (Kopecký 2006) (Tab.6, Příloha 2). Celkově je v porostech nejdelší kontinuity průkazně nejvyšší zastoupení pravých lesních druhů (Tab.8). Z těchto výsledků se domnívám, že lokální porosty dřevin na pastvinách mají význam jako refugia a potenciální zdroje diaspor. Navíc tuto hypotézu potvrzuje neprůkazný význam vzdálenosti historicky starého lesa, jsou ho schopny nahradit lokální porosty dřevin. Matlack (1994) udává, že k udržení významu menšího porostu dřevin jako stanoviště pro lesní druhy je třeba, aby byl obklopen mladším sukcesním porostem v okruhu 50m.

5.4 Půdní vlastnosti a Ellenbergovy indikační hodnoty

5.4.1 Půdní vlastnosti

Význam půdních vlastností pro druhové složení jsem testovala CCA analýzou ve skupině proměnných měnících se v čase. Průkazné bylo pouze aktuální pH. Když jsem použila ANCOVA, kde jsem testovala závislost půdních vlastností na kontinuitě porostu a kde jsem jako kovariáty použila opět skupinu geomorfologických proměnných, byl průkazný obsah dusíku a

uhlíku a poměr C/N. De Keersmaeker et al. (2004) zjistili závislost obsahu uhlíku, dusíku a fosforu na stáří porostu a nezávislost výměnného pH.

Nejvyšší hodnoty uhlíku jsou v půdě nejstarších porostů, které vznikly před rokem 1842, odpovídá to jiným výzkumům (Vesterdala et al. 2001, De Keersmaeker 2004). Vesterdal et al. (2001) zjistili, že po 200 letech se půda lesů stává zásobárnou uhlíku. Stejně tak dusík dosahuje nejvyšší hodnoty v půdě nejstarších porostů. Naopak Bossuyt et al. (1999) našli vyšší obsah dusíku v mladších porostech. Ve starších lesích by tedy měl být vyšší poměr C/N, já jsem ale zjistila nejvyšší poměr C/N v lesích střední kontinuity. Je to dáno tím, že uhlík klesá rovnoměrně, ale dusík má mezi nejdelší a střední kontinuitou prudší pokles než mezi střední a nejkratší. Čím je tento prudší pokles způsoben jsem nezjistila.

5.4.2 Ellenbergovy indikační hodnoty

Průkazná je EIH pro světlo, hodnota světlomilnosti postupně narůstá s klesajícím stářím porostu. Mezi všemi zkoumanými kontinuitami je průkazný rozdíl. V nejmladších porostech se vyskytují světломilnější pasekové a téměř luční druhy (viz výše), typický pro tuto skupinu je hloh, který podle svého vzrůstu může propouštět dostatek světla a často tvoří rozvolněné porosty. Pokud korunový zápoj takového porostu tvořil 50% (kritérium pro provedení snímku), mohly ve zbývajících nezastíněných 50% dost dobře vytrvat i světломilnější druhy. Společnými indikačními druhy delších kontinuit jsou smrk a buk, které velký přísun světla neumožňují. V jiných pracích nebyly nalezeny rozdíly v přísunu světla do porostů různých kontinuit (Dzwonko 2001, Wulf 2004). Stejný přísun světla do všech kontinuit mohl být dán tím, že se nejednalo o porosty křovin, ale o sekundární lesy, kde dominoval habr, klen, dub letní a topol černý (Dzwonko 2001) a borovice lesní a druhy ze třídy *Quercus-Fagetea* (Wulf 2004), které tvoří souvisle stínící porost.

Druhou průkaznou EIH je půdní reakce. Nejkyselejší je ve středně starých porostech. Positivní korelace s měřeným aktuálním pH je vysoká (Spearmanův korelační koeficient = 0,58), ale měřené pH je neprůkazné. Může to být způsobeno použitím kovariát při analýze půdních vlastností. Dzwonko (2001) zjistil, že některé druhy (př. *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*) s vysokou hodnotou EIH pro půdní reakci rostou v sekundárních lesích na kyselejší půdě než ve starých, proto je spolehlivost EIH v sekundárních lesích nižší.

5.5 Kolonisace lesními druhy

5.5.1 Volba území ke studiu

V různých pracích bylo zkoumáno šíření lesních bylin z původních stanovišť do nově vzniklých (Grashof-Bokdam et Geertsema 1998, Matlack 1994a, Honnay et al. 1999, Meiners et al. 1999), ale většinou se jednalo o přechod mezi starým lesem a bývalým polem (Bossuyt et al. 1999, Honnay et al. 1999, Meiners et al. 1999), nebyly tedy zahrnuty potenciální lokální křovinné zdroje diaspor (remízky dřevin na pastvinách), které mohou být významné podobně jako les. Já jsem ke zkoumání šíření lesních bylin nenáhodně zvolila čtverec 500x500 m (viz. metodika), který zahrnoval několik takových lokálních křovinných zdrojů diaspor a různé hustoty zápoje dnešního porostu. ve čtverci se vyskytovalo i menší bezlesí.

5.5.2 Migrační schopnosti druhů

(viz Příloha 1)

Zjištěná migrační rychlost druhů je poměrně vysoká (1,2 – 2,5 m/rok, nejpomalejší *Impatiens parviflora*, nejrychlejší *Lapsana communis*, medián i průměr 1,8 m/rok, Tab.11). Pravděpodobně je to dáno metodou určování rychlosti. K určení rychlosti jsem použila maximální vzdálenost od zdrojové mikropopulace, kterou jsem vydělila nejkratší možnou dobou migrace (je to 54 let; jako zdroje jsem používala porosty, které jsou zaznamenány na leteckém snímku z roku 1952). Zdrojové porosty ale mají v části své plochy kontinuitu delší, na mapě stabilního katastru jsou zaznamenány jako pastviny s porostem dřevin (Příloha 1). V době mapování SK pravděpodobně existovaly porosty na hranicích pozemků, které však nejsou zaznamenány, ale mohly být také potenciálními zdroji diaspor, jenže dnes už nelze určit jejich rozsah. Proto jsem SK pro určování zdrojů diaspor nepoužívala a vycházela jsem až z LS52. Tuto potenciální chybu ale vyrovnává to, že druhy mohly ze svých refugií migrovat až po opuštění okolních pozemků, ke kterému došlo v roce 1953 se vznikem vojenské ho prostoru.

U některých druhů mohla být migrační schopnost podhodnocena, protože měly jen omezený prostor k migraci, v terénu byly poměrně blízko staré zdroje diaspor. Bylina mohla domigrovat až téměř k protějším zdroji, ale já jsem se domnívala, že pocházela z něho. Proto by bylo zajímavé provést průzkum na území, kde není omezení jiným blízkým zdrojem diaspor. Brunet et Oheimb (1998) zjišťovali migrační rychlost ve Švédsku, když ji počítali z maximální vzdálenosti od zdroje, vyšla jim 0-1,25 m/rok (nejrychlejší byl *Elymus caninus*, nejpomalejší *Carex digitata* a *Gymnocarpium dryopteris*), zjišťovali i pokryvnost ve zkoumaných ploškách, potom jim maximální rychlost vyšla 1 m/rok pro *Lathyrus niger*. Vzdálenost počítali až od

okraje porostu, který byl zdrojem diaspor, ne od zdrojové populace uvnitř. Bossuyt et al. (1999) zjistili v Belgii migrační rychlost od 0,25 m/rok (*Polygonatum multiflorum*) do 1,15 m/rok (*Galeobdolon luteum*), počítali nejbližšího jedince. V USA byla stejným způsobem zjištěna migrační rychlost od 0 (př. *Carex laxiflora*) do 2,5 m/rok (*Potentilla canadensis*) (Matlack 1994b).

Úspěšní kolonizátoři

Nejrychlejším kolonizátorem byla *Lapsana communis* (nejvyšší rychlost migrace, druhý nejvyšší medián vzdálenosti od zdroje). Druhá nejrychlejší (3. nejvyšší medián) je *Veronica officinalis*. Třetím nejrychlejším je *Milium effusum* (4. nejvyšší medián), které je v seznamu pravých lesních druhů pro Doupovské hory a jako indikátor starých lesů (stáří lesa minimálně 128 let) ho uvádí Lawesson et al. (1998). Čtvrtá nejvyšší rychlost migrace patří druhu *Festuca gigantea*, její medián je ale až 11. v pořadí. Z terénního pozorování se ale *Festuca* jeví jako úspěšný kolonizátor, potvrzuje to i její nejhojnější výskyt ve zkoumaném čtverci. Wulf et Kelm (1994) našli kostřavu také hojně, vyskytovala se v lesích, mezích a křovinách. Brunet et Oheimb (1998) zjistili u druhů *Festuca* a *Milium* úspěšnou schopnost kolonisace. Pro oba druhy jsem zjistila poměrně nízkou průměrnou RVS, což potvrzuje, že jsou úspěšnými kolonizátory schopnými uchytit se i na méně vhodných stanovištích.

Stejně rychlým kolonizátorem jako *Festuca* je *Galium odoratum* (5. medián v pořadí). Tento výsledek je zajímavý, protože *Galium* je nejvýznamnější diagnostický druh pro nejdlejší kontinuitu porostu dřevin (Tab.6). Může to být dáno tím, že v terénu jsou ve vzniklém sekundárním porostu i dnes patrné velmi malé porosty dřevin, které pravděpodobně mají dlouhou kontinuitu (např. 1 keř lísky, jehož stáří může potvrzovat malý kamenný snos). Kvůli své malé rozloze nemusí být patrné z leteckého snímku, a proto nebyly označeny jako zdroje diaspor, ale pro *Galium* mohou být výborným stanovištěm s dlouhou kontinuitou. *Galium odoratum* je šířeno zvěří (Hodgson et al. 1995), což mu umožňuje urazit velkou vzdálenost. Ale pravděpodobně vyžaduje pro své uchycení delší kontinuitu porostu. Grashof-Bokdam et Geertsema (1998) zjistili, že lesní druhy lépe osídlují starší cílové plochy. Pravděpodobně to bude platit pro *Galium*. Toto chování druhu lze potvrdit terénním pozorováním. Zjišťovaná RVS je pro *Galium* nevýznamná, jeho rozšíření je tedy ovlivněno jinými faktory, může to být právě kontinuita stanoviště.

Nejvyšší medián vzdálenosti byl nalezen u druhu *Actaea spicata*, ale migrační rychlost je 2. nejnižší (1,5 m/rok). Je to pravý lesní druh pro Doupovské hory (Kopecký 2006) a Lawesson et al. (1998) také uvádějí její vazbu na staré lesy (stáří lesů bylo minimálně 128 let). Brunet et

Oheimb (1998) zjistili pro *Actaea* velmi nízkou kolonizační rychlost (0,15 m/rok). *Actaea* má poměrně těžká semena (skoro 6g), což podporuje hypotézu vazby na staré lesy. Vysoký medián může být způsoben náhodně z důvodu poměrně malého počtu výskytů (62 mikropopulací).

Neúspěšní kolonizátoři

Jako druh s nejnižší migrační rychlostí a druhým nejnižším mediánem jsem zjistila *Impatiens parviflora*, která je obecně známa jako invazní druh. Její nejstarší výskyt v České republice byl v pražské botanické zahradě v roce 1844 a první volný výskyt v okolí pražského ostrova Štvanice v roce 1870 (Mandák 2006). V současnosti se *Impatiens parviflora* vyskytuje téměř v celé republice (Slavík 1996). V Doupovských horách je udávána poprvé v roce 1903. Byla pěstována v zahradě doupovského gymnázia, kam byla dovezena z Mongolska (Wiesbaur 1903). Okolo roku 1930 je udávána ze zahrad a lesů (Güttler 1934) a její výskyt je potvrzen 1953 (Řeháková 1953). Ve zkoumaném území se ale chová jako druh velmi vázaný na staré lesní porosty. Při určování RVS jsem zjistila, že *Impatiens parviflora* se vyskytuje v bodech, které jsou pro ni málo vhodné, ale jsou lokalizované ve starých porostech. Vyplývá z toho, že pro netýkavku je mnohem významnější starobylost stanoviště než jeho RVS. Rozšíření může podporovat také uspořádání terénu. Ve zkoumaném čtverci se netýkavka vyskytuje podél cest a potoka, kudy je snazší a pravděpodobnější pohyb zvěře a lidí, kteří roznášejí semena. Vyskytovala se v 216 bodech. Celkově se v oblasti Doupovských hor *Impatiens parviflora* vyskytuje poměrně málo, její množství je srovnatelné a možná i nižší než *Impatiens noli-tangere*. Zjištěné chování netýkavky malokvěté je překvapivé a bylo by zajímavé zjistit, zda její vazba na staré porosty je trendem pouze Doupovských hor nebo obecným jevem.

Druhým nejpomalejším kolonizátorem je *Dryopteris filix-mas* (7. nejvyšší medián). Jeho nízkou kolonizační rychlost zjistili i Brunet et Oheimb (1998), ale Dzwonko et Loster (2001) ho hojně našli v novějších sekundárních lesích. Stejně pomalá je *Scrophularia nodosa*, která má ze všech zkoumaných bylin nejnižší medián. RVS pro ni nemá význam, omezující význam při šíření budou mít jiné faktory, buď vazba na staré porosty nebo neschopnost šíření. *Scrophularia* má lehká semena šířená větrem (Hodgson et al. 1995), což je v lese velmi nevhodný způsob (Matlack 1994a). Dzwonko et Loster (1992) ji našli v mladších sekundárních lesích, ale musel být v sousedství historicky starý les. Brunet et Oheimb (1998) zjistili u *Scrophularia* v poměru ke svým ostatním studovaným druhům poměrně vysokou rychlost. Může to být dáno zkoumaným územím, které tvořily stromy (*Betula pendula*, *Populus tremula*, *Fraxinus excelsior*) a ne keře, jak je v části mého území. Mezi kmeny stromů se možná lépe uplatní šíření větrem.

Můj výsledek může také být ovlivněn malým počtem mikropopulací (174). Stejně pomalá je *Actaea spicata* (viz výše).

Relativní vhodnost stanoviště

RVS jsem určovala z abiotických podmínek, ne z vegetačního složení, protože k tomuto způsobu nebyl dostatek dat z dané oblasti. Grashof-Bokdam et Geertsema (1998) určovali vhodnost stanoviště pro druh podle jeho obecné příslušnosti k vegetační jednotce. Domnívám se, že můj zvolený způsob byl vybrán dobře, protože všechna data pocházela ze stejného území a byly tedy zahrnuty případné lokální preference druhů pro určitá stanoviště.

Zjištěná průměrná RVS nebyla vysoká (u žádného druhu nepřesáhla 50% maximální vhodnosti stanoviště) a pozitivně na RVS je závislých pouze 5 druhů a negativně 2. Nejvyšší hodnoty RVS se vyskytly u *Bromus benekenii* a *Mercurialis perennis*, které oba ale mají 3. nejnížší kolonizační rychlost. *Bromus benekenii* je na RVS pozitivně závislý, což by mělo podmiňovat jeho výskyt. Limitujícím faktorem pro něj patrně bude neschopnost šíření, protože má poměrně těžká semena (skoro 6g), jejichž způsob šíření není znám. *Mercurialis perennis* je na RVS nezávislá, její výskyt tedy ovlivňuje jiný faktor. Pravděpodobně to bude stáří porostu, protože je diagnostická pro porosty nejdelší kontinuity. Brunet et Oheimb (1998) ji zjistili jako spíše schopného kolonisátora. Udává se o ní, že je myrmekochorní (Hodgson 1995). Je možné, že v Doupovských horách je méně mravenců, než v oblasti, kde pracovali Brunet et Oheimb (1998).

Nejnižší průměrnou RVS jsem zjistila pro *Mycelis muralis* a *Stachys sylvatica*. Jejich migrační rychlost je uprostřed zjištěných rychlostí. *Mycelis* je na RVS závislá negativně. Je to naprosto průměrný kolonisátor. Pro *Stachys sylvatica* jsem zjistila 3. nejnížší medián vzdálenosti od zdroje diaspor. RVS pro měj nemá význam, jeho nízká schopnost kolonisace bude způsobena nezkoumanými faktory. Semena má poměrně lehká (1,2 g) a jako jejich způsob šíření se udává anemochorie a endozoochorie (Kleyer 1995), což by mohla být velmi úspěšná kombinace. Ale může zde být omezení v kvetení uvnitř lesa. Jako pomalého kolonisátora ho zjistili Brunet et Oheimb (1998) a typickým druhem pro historicky staré lesy byl ve výzkumu Dzwonko (2001).

RVS by mohla být omezujícím faktorem pro přítomnost druhů vyskytujících se vzácně. Ale zdá se, že tomu tak je pouze u 3 druhů, pro které jsem zjistila velmi nízkou průměrnou RVS. Vzácnost druhů bude tedy způsobena jinými faktory.

Melica nutans měla v poměru s ostatními druhy velmi vysokou průměrnou RVS (0,44). Ale vyskytovala se ve zkoumaném území pouze ve 12 mikropopulacích a všechny byly lokalizované ve starém porostu dřevin. Brunet et Oheimb ji zjistili jako průměrného kolonisátora.

Pro vzácně se vyskytující *Convallaria majalis* nebyla RVS významná. Bylina má těžká semena vážící 26g, která jsou šířena zvěří (Kleyer 1995), což by mohlo umožňovat dobrou kolonizaci. V jiných studiích se konvalinka vyskytovala také velmi vzácně (Grashof-Bokdam et Geertsema 1998, Bossuyt et al. 1999). Důvodem může být, že zvěř semena požívá jen velmi málo nebo že nejsou vhodné podmínky pro vyklíčení semenáčků. Z terénních zkušeností se ale konvalinka vyskytuje v celých Doupovských horách vzácně. Ve zkoumaném čtverci měl velmi řídký výskyt i *Oxalis acetosella*, který se ale v Doupovských horách vyskytuje poměrně běžně. Je vázán na porosty se střední kontinuitou, což ukazuje jeho dobrou schopnost kolonizace. Grashof-Bokdam et Geertsema (1998) zjistili poměrně slušnou kolonizační schopnost *Oxalis acetosella*. Průměrná RVS pro *Oxalis* je 0,29, což v porovnání s ostatními druhy není výrazně nízká hodnota. Řídký výskyt šřavelu bude zřejmě způsoben jinými nezkoumanými faktory. Stejná situace nastala u *Galeobdolon luteum* agg. (průměrná RVS 0,25), který Wulf et Kelm (1994) zjistili jako hojnou bylinu v lesích mezích a křovinách. Ve výzkumu Bossuyt et al. (1999) byl nejrychlejším kolonisátorem a u Grashof-Bokdam et Geertsema (1998) průměrným. Vzácný je také *Dryopteris carthusiana* a *D. dilatata*, které někdy mohly být z důvodu své podobnosti zaměněny, ale i jejich souhrnný výskyt je dosti vzácný. Pro *Dryopteris dilatata* jsem zjistila nejnižší průměrnou RVS ze všech zkoumaných druhů, čímž lze podložit jeho nízký výskyt.

Vzdálenost zdroje diaspor

Pro zkoumané druhy je mnohem významnější vzdálenost zdroje diaspor než RVS. Pro 15 druhů je významná vzdálenost zdrojové populace, 13 druhů je korelováno negativně. Jsou to druhy s nižší migrační rychlostí. Nejvíce negativně je korelován nejpomalejší kolonisátor *Impatiens parviflora*. Dva druhy jsou korelovány pozitivně, budou spíše dál od zdroje, ani pro jeden není významná RVS. Je to *Lapsana communis*, která je nejrychlejším kolonisátorem a *Stachys sylvatica*, který má střední kolonizační rychlost a 3. nejnižší medián vzdálenosti od zdroje. Negativní korelace u *Stachys* bude pravděpodobně způsobena náhodně z důvodu poměrně malého počtu mikropopulací (204). Druhy s vyšší migrační rychlostí jsou na vzdálenosti zdroje většinou nezávislé. Význam blízkosti zdroje diaspor pro výskyt lesních druhů byl zjištěn v mnoha výzkumech (Dzwonko et Loster 1992, Matlack 1994, Bossuyt et al. 1999, Meiners et Pickett 1999)

Význam váhy a šíření semen

Nezjistila jsem závislost váhy semen a schopnosti migrace u druhů zkoumaných ve čtverci, může to být malým počtem zkoumaných druhů (18). Dzwonko et Loster (1992) zjistili,

že druhy s těžkými semeny jsou špatní kolonisátoři. Při testování váhy semen pravých lesních bylin v různě kontinuálních porostech byl výsledek průkazný. Váha semen byla nejvyšší v nejstarších porostech. Ke stejnému zjištění došel Dzwonko (2001), který zjistil, že druhy s těžkými semeny jsou málo frekventované v mladších sekundárních lesích.

Schopnost migrace nezávisí pouze na váze semene, ale i na jeho roznašeči. Velká a těžká semena požívají a vylučují velcí savci, kteří jim umožňují šíření na velkou vzdálenost (Dzwonko et Loster 1992, Myers et al. 2004). Lesní druhy ale produkují poměrně málo semen (Heinken et al. 2002), což možnost šíření snižuje. Malá lehká semena by se mohla jevit jako schopná kolonisace, to potvrdili Dzwonko et Loster (1992). K šíření využívají obvykle vítr, což ale podle Matlacka (1994a) je v lese dosti nevhodné. Způsob šíření semen se obvykle zjišťuje z jejich morfologie, ale často je málo spolehlivý (Myers et al. 2004), někdy druh využívá několik velmi odlišných způsobů šíření (Kleyer 1995) nebo u něj typ šíření není znám. Způsob šíření jsem také chtěla testovat, ale z těchto důvodů jsem ho nezahrnula.

6. Závěr

Závisí složení bylinné vegetace na kontinuitě porostu dřevin? Jaké další faktory prostředí se uplatňují?

Složení bylinné vgetace je odlišné v různě starých porostech. V nejstarších porostech je největší podíl pravých lesních bylin, vegetačně bližší jsou si porosty nejdelší a střední kontinuity.

Z ostatních proměnných stanoviště vegetaci významně ovlivňuje nadmořská výška, tvar terénu vyjádřený topografickým indexem (prohnutý či vypuklý svah), sklon svahu, potenciální radiace, pokryvnost kamení a aktuální pH. Po odstranění vlivu těchto proměnných je průkazná pouze nejkratší kontinuita, význam stáří je tedy pouze na úrovni nejnovější/starší les.

Závisí na délce kontinuity porostu půdní vlastnosti?

V nejstarších porostech je průkazně nejvyšší obsah uhlíku a dusíku. Jejich poměr C/N je nejvyšší ve středně starých porostech. Jiné půdní vlastnosti se v různě kontinuálních porostech nelišily.

Mohou mít menší lokální porosty dřevin funkci jako refugia lesních druhů? Šíří se z nich lesní druhy do okolních opuštěných pozemků?

Porosty nejdelší kontinuity a některé porosty střední kontinuity byly menšími lokálními porosty dřevin. Vyskytuje se v nich nejvíce pravých lesních bylin, proto lze říci, že slouží jako refugia lesních druhů. Ale nelze tvrdit, že jsou shodné s historicky starými lesy. Šíření lesních bylin z těchto porostů do okolní krajiny je úspěšné.

Jaká je schopnost migrace lesních bylin? Jaké faktory ji ovlivňují?

Ve zkoumaném území byla kolonisace lesními druhy poměrně úspěšná. Nejvyšší rychlost měla *Lapsana communis* (2,5 m/rok), nejvyšší medián vzdálenosti od zdroje *Actaea spicata* (48 m, její rychlost je 2. nejvyšší 1,5 m/rok). Nejnižší rychlost jsem našla u *Impatiens parviflora* (1,2 m/rok) a nejnižší medián u *Scrophularia nodosa* (8,1 m). RVS pro daný druh je méně významná než vzdálenost zdroje diaspor.

7. Literatura

- Babůrek J (1998): Geologie Doupovských hor. In: Augustin eds. Historický sborník Karlovarska VI: 5-14.
- Balatka B, Loučková J (1993): Podrobné členění reliéfu Doupovských hor a přilehlého území. Sborník České geografické společnosti, Praha 98/2: 123 – 124.
- Beatty SW (1984): Influence of Microtopography and Canopy Species on Spatial Patterns of Forest Understory Plants. *Ecology* 65 (5): 1406-1419.
- Binterová Z (1998): Zaniklé obce Doupovska. Okresní muzeum Chomutov, Chomutov.
- Bossuyt B, Hermy M, Deckers J (1999): Migration of Herbaceous Plant Species across Ancient-Recent Forest Ecotones in Central Belgium, *Journal of Ecology* 87: 628-638.
- Brůna V et Křováková K (2006): Využití starých map středního a velkého měřítka pro sledování vývoje lesů. In: Neuhöferová P (eds): Historie a vývoj lesů v českých zemích, sborník referátů.
- Brunet J et von Oheimb G (1998): Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86: 429-438.
- Cain ML, Damman H et Muir A (1998): Seed dispersal and the holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs* 68: 325-347.
- Cílek V (2005): Krajiny vnitřní a vnější. Druhé, doplněné vydání, Dokořán, Praha.
- Corbit M, Marks PL et Gardescu S (1999): Hedgerows as habitat corridors for forest herbs in central New York, USA. *Journal of Ecology* 87: 220-232.
- Crozier CR et Boerner REJ (1984): Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia* 62: 337-343. In: Singleton R, Gardescu S, Marks PL et Geber MA (2001): Forest herb colonization of postagricultural forests in New York State, USA. *Journal of Ecology* 89: 325-338.
- De Keersmaecker L, Martens L, Verheyen K, Hermy M, De Schrijver A et Lust N (2004): Impact of soil fertility and insolation on diversity of herbaceous woodland species colonizing afforestation in Muizen forest (Belgium). *Forest Ecology and Management* 188: 291-304.
- Dupouey JL, Dambrine E, Laffite JD et Moares C (2002): Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83 (11): 2978-84 [sec. in Flinn KM et Vellend M (2005): Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(5): 243-250]
- Duvigneaud P (1988): Ekologická syntéza. Academia, Praha.
- Dzwonko Z (2001): Assessment of light and soil condition in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology* 39: 942-951.
- Dzwonko Z et Gawrónski S (1994): The role of woodland fragments, soil types and dominant species in secondary succession on the western Carpathian foothills. *Plant Ecology* 111/2: 149-160
- Dzwonko Z et Loster S (1989): Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. *Oikos* 56: 77-86.
- Dzwonko Z et Loster S (1992): Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19: 195-204.
- Ehrenberger F et Gorbach S (1973): Methoden der organischen Elementar- und Spurenanalyse, Verlag Chemie, Weinheim.

- Ellenberg H, Weber H E, Düll R, Wirth W, Werner W et Paulissen D (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Ed. 2. *Scripta Geobotanica* 18: 1-258.
- ESRI (2004): ArcGIS 9.1. Environmental Systems Research Institute. Redlands.
- Falinski, JB et Canullo, R (1985): La recolonisation des champs abandonnés par l'espèce forestière *Anemone nemorosa* L. *Distribution et dynamique. G. Bot. It.* 119, 1 – 260 [sec. in Honnay O, Hermy M, Coppin P (1999): Impact of habitat quality forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management* 115: 157 - 170]
- Flinn KM et Vellend M (2005): Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(5): 243-250.
- Flinn KM, Vellend M et Marks PL (2005): Environmental causes and consequences of forest clearance and agricultural abandonment in central New York, USA. *Journal of Biogeography* 32: 439-452.
- Forman RTT et Godron M (1993): Krajinná ekologie. Academia, Praha.
- Gojda M (2000): Archeologie krajiny – vývoj archetypů kulturní krajiny. Academia, Praha.
- Graae BJ, Sunde PB et Fritzboøger B (2003): Vegetation an soil differences in ancient opposed to new forests. *Forest Ecology and Management* 117: 179-190.
- Grashof-Bokdam CJ et Geertsema W (1998): The effect of isolation and history on colonization pattern of plant species in secondary woodland. *Journal of Biogeography* 25: 837-846.
- Greene DF et Johnson EA (1996): Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology* 77 (2): 595-609.
- Güttler E (1934): Zplanělé rostliny v okolí Karlových Varů. [Sec. in: Řeháková Z (1953): Fytogeografický nástin květeny Doupovských hor. – Ms. Dipl. práce. Depon. in Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha]
- Heinken T, Hauspach H, Raudnitschka D et Schaumann F (2002): Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. *Phytocoenologia* 32: 627-643.
- Hejzman M et Pavlů V (2006): Historie pastevního obhospodařování. In: Mládek J, Pavlů V, Hejzman M et Gaisler J (eds.). pastva jako prostředek údržby trvalých travních porostů v chráněných územích. VÚRV Praha. Elektronická verze: <http://www.bilekarpaty.cz/csop/stahnout/pastva.pdf>
- Hennekens SM et Saminée JHJ (2001): Turboveg, a comprehensive database mynydement systém for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591.
- Hermy M, Honnay O, Firbank L, Grashof-Bokdam C et Lavesson JE (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implication for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9-22.
- Hintze, J. (2001): NCSS and PASS. Number Cruncher Statistical Systems. Kaysville, Utah. WWW.NCSS.COM
- Hodgson JG, Grime JP, Hunt R et Thompson K (1995): The electronic comparative plant ecology. Chapman & Hall. London.
- Honnay O, Hermy M et Coppin P (1999): Impact of habitat quality forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management* 115: 157 – 170.
- Hoppes WG (1987): Pre- and post-foraging movements of frugivorous birds in an eastern deciduous forest woodland, USA. *Oikos* 49: 281-290.
- Hoppes WG (1988): Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology* 69: 320-329.
- Chlupáč I et al. (2002): Geologická minulost České republiky. Academia, Praha.
- Chytrý M (2001): Suťové lesy. In: Chytrý M, Kučera T., et Kočí M (eds), Katalog biotopů České republiky, p. 188. Agentura přírody a krajiny ČR, Praha.

- Jelínek F (1981): Sukcese a struktura vegetace na úhorech Doupovských hor. – Ms. Dis. Práce. Depon. in knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Kleyer M (1995): Biological traits of vascular plants. A database. Arbeitsberichte Inst. f. Landschaftsplanung u. Ökologie Univ. Stuttgart, N.F. Bd. 2. ISSN 0941-651X.
- Klotz S, Kühn I et Durka W eds. (2002): BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. - Schriftenreihe für Vegetationskunde 38. Bundesamt für Naturschutz. Bonn.
- Kočí M et Sádlo J (2001): Štěrkové říční náplavy. In: Chytrý M, Kučera T., et Kočí M (eds), Katalog biotopů České republiky, p. 46. Agentura přírody a krajiny ČR, Praha.
- Koerner W, Dupouey JL, Dambrine E et Benoît M (1997): Influence of past land use on the vegetation and soil of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology* 85: 351-358.
- Komár A (1993): Vojenský újezd Hradiště. Sborník České geografické společnosti, Praha 98/2 : 75 – 86.
- Kopecký M (2006): Historický pohled na vegetaci sekundárních lesů v Doupovských horách. Ms. Dipl. práce. Depon. in Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Kovář P (1992): Ecotones in agricultural landscape, *Ekológia* 11: 251-258.
- Kovář P (2002): Geobotanika. Úvod do ekologické botaniky. Karolinum, Praha.
- Kovář P, Kovářová M, Bunce R, Ineson P et Brabec E (1997): Role of hedgerows as nitrogen sink in agricultural landscape of Wensleydale, Northern England. *Preslia* 68 (1996): 273-284.
- Kovářová M et Brabec E (1990): Effects of Phosphorus addiotin on interactions between the plant dominants. In: Osbornová J, Kovářová M, Lepš J, Prach K: Succession in Abandoned Fields, Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. – Kluwer Academic Publisher, Netherlands.
- Král V (1993): Doupov a Doupovské hory – minulost a přítomnost. Sborník České geografické společnosti, Praha 98/2 :68 – 74.
- Kubát K, Hrouda L, Chrtěk J, jun., Kaplan Z, Kirschner J et Štěpánek J (eds.) (2002): Klíč ke květeně České republiky. – 928p. Academia, Praha.
- Kubíková J (1993): Oak – pine afforestation of agricultural land: an attempt to Erich its understory diversity. *Novitates Botanicae Univ. Carol.*, Praha, 8: 63 - 73
- Lawesson JE, de Blust G, Grashof C, Firbank L, Honnay O, Hermy M, Hobitz P et Jensen LM (1998): Species diversity and area-relationships in Danosh beech forests. *Forest Ecology and Management* 106: 235-245.
- Ložek V (1973): Příroda ve čtvrtohorách, Academia, Praha.
- Mandák B (2006): *Impatiens parviflora* (DC., 1824) – netýkavka malokvětá. In: Mlíkovský J et Stýblo P (eds.): Nepůvodní druhy fauny a flóry České Republiky: 110-111. Praha: ČSOP.
- Matlack GR (1994a): Vegetation dynamics of the forest edge – trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82: 113-123.
- Matlack GR (1994b): Plant species migration in a mixed-history forests landscape in eastern North America. *Ecology* 75: 1491-1502.
- Matlack GR (1997): Land use and forest habitat distribution in the hinterland of a large city. *Journal of Biogeography* 24: 297-307.
- McCune B, Dylan K (2002): Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science* 13: 603 – 606.
- Meiners SJ et Pickett STA (1999): Changes in community and population responses across a forest-field gradient, *Ecography* 22: 261-267.

- Mikk M et Mander Ü (1995): Species diversity of forest islands in agricultural landscapes of southern Finland, Estonia and Lithuania. *Landscape and Urban Planning* 31:153-169.
- Mladý F (1984): Ukázky chorologických podkladů pro vymezení některých fytochorionů v severozápadních Čechách. In: Mladý F (ed.) (1984): Problémy fytofegografického členění ČSSR, p. 54. Academia, Praha.
- Motzkin G, Foster D, Allen A, Harrod J et Boone R (1996): Controlling site to evaluate history: Vegetation patterns of a New England sand plain. *Ecological Monographs* 66(3): 345-365.
- Myers AJ, Vellend M, Gardescu S et Marks PL (2004): Sees dispersal by white-tailed deer: Implications for long-distance, invasion, and migration of plants in eastern North America. *Oecologia* 139: 35-44.
- Neuhäuslová et al. (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Academia, Praha.
- Neuhäuslová Z et Kočí M (2001): Vrbové křoviny podél vodních toků. In: Chytrý M, Kučera T., et Kočí M (eds), Katalog biotopů České republiky, p. 163. Agentura přírody a krajiny ČR, Praha.
- Nožička J (1957): Přehled vývoje našich lesů. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Økland RH (2003): Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. *Journal of Vegetation Science* 14: 693-700.
- Olsen RS(1982): Phosphorus in: Page AL et al. (ed): Methods in Soil Analysis, Part 2, Agronomy series 9, ASA, Madison, Wisconsin, pp.403-430.
- Peterken GF et Game M (1984): Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72: 155-182.
- Petříček V (2004): Aplikovaná ekologie krajiny (tvorba a ochrana krajiny), Komentovaný syllabus k přednáškám, zimní semestr 2004/05. Ms.
- Pokorný P (2003): Rynholec: Nová sonda do postglaciálního vývoje vegetace na severním pomezí Křivoklátska. In: Kolbek J et al. (2003): Vegetace chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko, 3. společenstva lesů, křovin, pramenišť, balvanišť a acidofilních lemů, p. 15. Academia, Praha.
- Poštołka V (1993): Obyvatelstvo a osídlení Doupovských hor. Sborník České geografické společnosti, Praha 98/2 :87 – 101.
- Quitt E (1971): Klimatické oblasti Československa. Geografický ústav ČSAV, Brno.
- Rackham O (1998): Savanna in Europe. In: Kirby KJ et Watkins C (1998): The Ecological History of European Forests. CAB INTERNATIONAL, Cambridge.
- Rejl J, Kropáček J, Holešínský O (1998): Mapování aktuální vegetace Vojenského výcvikového prostoru Hradiště. Ms. AOPK, Praha.
- Řeháková Z (1953): Fytogeografický nástin květeny Doupovských hor. – Ms. Dipl. práce. Depon. in Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Sádlo J (2001): Pohyblivé sutě. In: Chytrý M, Kučera T., et Kočí M (eds), Katalog biotopů České republiky, p. 85. Agentura přírody a krajiny ČR, Praha.
- Sádlo J (2001): Vysoké mezofilní a xerofilní křoviny. In: Chytrý M, Kučera T., et Kočí M (eds), Katalog biotopů České republiky, p. 167. Agentura přírody a krajiny ČR, Praha.
- Sádlo J (2003): Listnaté mezofilní až xerofilní křoviny. In: Kolbek J et al. (2003): Vegetace chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko, 3. společenstva lesů, křovin, pramenišť, balvanišť a acidofilních lemů, p. 41. Academia, Praha.
- Sádlo J, Pokorný P, Hájek P, Dreslerová D et Cílek V (2005): Krajina a revoluce. Malá Skála, Praha.

- Schmelzová R et Cílek V (2004): Změny krajiny. In: Cílek V, Mudra P, Ložek V et Špryňar P: Vstoupit do krajiny, o přírodě a paměti středních Čech, Dokořán. Elektronická verze: <http://krajina.kr-stredocesky.cz/article.asp?id=36>
- Singleton R, Gardescu S, Marks PL et Geber MA (2001): Forest herb colonization of postagricultural forests in New York State, USA. *Journal of Ecology* 89: 325-338.
- Skalický V (1988): Regionálně fytogeografické členění. In: Hejný S et Slavík B (eds.): Květena České socialistické republiky 1: 103-121. Academia, Praha.
- Slavík B (1996): Rod *Impatiens* v České republice. *Preslia* 67(1995): 193-211.
- StatSoft, Inc. (2006): Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/stathome.html>.
- Suchara I (1974): Keřová společenstva Lounského středohoří. – Ms. Dipl. práce. Depon. in Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Šašek J (2005): Fragmentovaná pastevní krajina ve středním Pootaví. Ms. Dipl. práce. Depon. in Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Šerá B et Šerý M (2004): Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 39: 27-40.
- Te Braak CJF et Šmilauer P (2002): Canoco Reference Manual and Canodraw for Windows User's Guide. Software for Canonical Community Ordination, Version 4.5. Microcomputer Power. Ithaca. New York.
- Tichý L (2002): Juice, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451-153.
- Tomášek M. (1967): Půdy na zvětralinách čedičů a čedičových pyroklastik na území Čech. Ms. Dis. Práce. Depon. in Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- ÚAZK (1997): Stabilní katastr, jeho údržba a obnova, Ústřední archiv zeměměřičství a katastru, Praha.
- Velátová R. (1998): Koridory v krajině a jejich význam při šíření rostlin. Ms. Dipl. práce. Depon. in Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Vera FWM (2004): Grazing Ecology and Forest History. CABI Publishing, Netherlands.
- Verheyen K et Hermy M (2004): Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science* 15: 125-134.
- Vesterdal L, Ritter E et Gundersen P (2002): Change in soil organic carbon following afforestation of former arable land, *Forest Ecology and Management* 169: 137-147.
- Vojta J (1999): Vegetace zaniklých vesnic Doupovských hor ve vztahu k ostatním složkám krajiny. Ms. Dipl. práce. Depon. in Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Vojta J et Kopecký M (2006): Vegetace sekundárních lesů a křovin Doupovských hor. *Zprávy ČBS* 41/21: 209-225.
- web1: oldmaps.geolab.cz
- Wiesbaur J (1903): Der Schulgarten. Systematische Aufzählung der im Schulgarten des Duppauer Gymnasiums kultivierten Pflanzen. – Jbr. Privatgymn. Duppau in Böhmen.
- Wulf M (2004): Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. *Forest Ecology and Management* 195: 191-204.
- Wulf M et Kelm HJ (1994): Zur Bedeutung „historisch alter Wälder“ für Naturschutz – Untersuchungen naturnaher Wälder im Elbe-Weser-Dreieck, NNA-Berichte 3/94.
- Zbiral J (1995): Analýza půd, jednotné analytické postupy, SKZÚZ, Brno.

8. Přílohy

Příloha 1 – Rozšíření bylin ve zkoumaném čtverci 500x500 m.

Příloha 2 – Seznam zkoumaných druhů a jejich charakteristik

Příloha 3 – Zkratky druhů