

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Bakalářská práce

**Dynamika vývoje zápojových gapů**

**Veronika Valtová**

Školitel: Mgr. Jaroslav Vojta

Praha, 2009

## **Poděkování**

Chtěla bych poděkovat svému školiteli, Jaroslavu Vojtovi, za trpělivost, ochotu a pomoc při zpracování této bakalářské práce.

## **Souhrn**

Cílem této práce bylo zhodnotit procesy a faktory, které řídí dynamiku vývoje zápojových gapů. Byly zkoumány procesy vzniku gapů, tedy procesy disturbance, působící v různém rozsahu. Gapy řídí cykly lesa a disturbance patří mezi nejdůležitější určovatele časoprostorových dynamik v lesních porostech. Dále tato práce obsahuje popisy vlastností gapů jako jsou velikost, věk, morfologie, režim, frekvence výskytu, struktura vegetace a světelný režim. V závěru práce je souhrn o možnostech studia gapů a jejich modelování.

Klíčová slova: gap, dynamika lesa, disturbance, zápoj, ekologie lesa

## **Abstract**

The aim of this study was to evaluate processes and factors which drive dynamic of canopy gaps development. The processes of gaps formation were investigated, so the processes of disturbances effecting in different ranges. Gaps driving forest cycles and disturbances belong to the most important determinants of spatio-temporal dynamics in forest stands. Further this paper contains characterizations of gaps features such as size, age, morphology, regime, occurrence frequency, vegetation structure and light regime. At the end of this paper is a summary of possibilities for gaps study and their simulation.

Keywords: gap, forest dynamic, disturbance, canopy, forest ecology

## Obsah

<b>1.</b>	<b>Úvod</b> .....	4
<b>2.</b>	<b>Vznik gapu</b> .....	5
<b>3.</b>	<b>Charakteristika gapu</b> .....	8
3.1.	Velikost gapu .....	8
3.2.	Stáří gapu .....	9
3.3.	Výskyt gapů .....	9
3.4.	Struktura vegetace v gapech .....	9
3.4.1.	Abundance druhů .....	10
3.4.2.	Diverzita druhů .....	11
3.4.3.	Druhy osidlující gapy .....	12
3.5.	Světelné podmínky a nároky .....	13
3.6.	Další faktory prostředí .....	14
<b>4.</b>	<b>Dynamika gapu</b> .....	15
<b>5.</b>	<b>Studium gapů</b> .....	17
<b>6.</b>	<b>Závěr</b> .....	19
	<b>Seznam použité literatury</b> .....	20

# 1. Úvod

Slovo gap je ve slovníku překládáno mnoha způsoby. Může být použito např. jako: světlina, mezera, trhlina, průrva, rozestup nebo přerušení. V této práci nebudu anglický termín gap překládat do češtiny, protože může být použit v mnoha významech. V tomto textu ho ale používám ve smyslu porostních světlin vzniklých disturbancemi (narušeními) korunového zápoje.

Dynamika gapů je nesmírně složitým procesem, který je těžké popsat. Jedná se o dynamiku porostních světlin (gapů) vzniklých disturbancemi korunového zápoje.

Disturbance vyskytující se v lesních ekosystémech patří mezi nejdůležitější určovatele časoprostorových dynamik v lesních porostech (Gratzer et al., 2004). Vytváření gapů je tedy nezbytnou součástí fungování lesů. K narušení korunového zápoje dochází skrze disturbance různého rozsahu. Může se jednat např. o větrné disturbance (slabý vítr, vichřice, hurikán, cyklon), poškození ohněm nebo ledovou bouří, lavinové sesuvy, napadení porostu hmyzem, erozi, sesuvy půdy po zemětřesení nebo změny následující po vulkanické aktivitě. Následkem disturbancí v různých prostorových měřítcích jsou vytvářeny gapy různých velikostí (Podlaski, 2008). Dynamika gapů byly studovány v tropických, temperátních i boreálních lesích (Elias & Dias, 2009).

Při vytváření gapů působí mnoho činitelů – např. směr větru, množství srážek, liány, sesuvy svahů, sluneční záření, topografie nebo věk stromů. Dynamika gapu je považována za proces schopný formovat strukturu rostlinných společenstev, protože rozšiřuje heterogenitu prostředí v čase a prostoru (Elias & Dias, 2009).

Cílem této práce byla snaha porozumět některým faktorům, které charakterizují, určují a řídí vývoj lesních gapů.

## 2. Vznik gapu

Gap je výsledkem narušení (disturbance) korunového zápoje v lesním porostu. Je to prostor otevřený spadlými stromy nebo spadlými větvemi, anebo plocha pod stojícími mrtvými stromy (Lawton & Putz, 1988).

Otvor v lesním zápoji se označuje jako gap, zatímco plocha, kterou tento gap ovlivňuje se nazývá patch (Belsky & Canham, 1994). Ve zralých tropických lesích vytváří pády stromů a jiné disturbance mozaiku skvrn (patches) obnovitelných lesů různého věku a stáří (Putz, 1983).

Časoprostorové procesy zahrnují vývoj prostorových pattern (vzorů) v průběhu času, tudíž poskytují spojnici mezi pattern a procesem v rostlinných společenstvech, a hrají důležitou roli v porozumění dynamikám ekosystémů (Gratzer et al., 2004). Zásadním mezníkem ve studiu časoprostorových dynamik byla práce Watta (1947). Watt popsal rostlinná společenstva jako mozaiku patchů (skvrn) v různých fázích, s uspořádanou časovou sekvencí fází na daném místě. Tato práce položila základ pro koncept gap-fázových dynamik, které se staly zásadním tématem v lesní ekologii. V dnešní době převládá teorie dynamik patchů. Tato teorie popisuje ekosystémy jako mozaiky oddělených a vnitřně homogenních patchů, vytvořených disturbančními událostmi, začleněnými v relativně uniformní „matrix“ (Gratzer et al., 2004).

Režim disturbancí vytváří gapy (Podlaski, 2008). Gapy – otvory v lesním zápoji – řídí cyklus lesa (Whitmore, 1989). Ve všech lesích existuje cyklus zahájený disturbancí (Whitmore, 1989). Můžeme rozeznávat gapové, stavební a zralé fáze (Watt, 1947) a označovat lesy jako prostorové mozaiky strukturních fází, které se mění v čase jako výsledek dynamických procesů (Whitmore, 1989).

V mnoha lesních ekosystémech mají přirozené disturbance, které se mění v prostoru a čase, hlavní roli ve výkladu lesní struktury (Attiwill, 1994). Disturbanční události, vytváření gapů a sousední procesy (Gratzer et al., 2004) se ukázaly jako rozhodující faktory v lesních dynamikách (Podlaski, 2008). Po celém světě jsou lesy a zalesněné krajiny ničeny a resetovány na počáteční stavy ohni, přemnožením hmyzu nebo vichřicemi. Ve střední Evropě jsou téměř nejdůležitějšími přirozenými disturbancemi bouřky, které ovlivňují strukturu porostů jak přirozených, tak obhospodařovaných lesů (Fischer et al, 2002).

Časoprostorový vývoj lesů může být popsán jako změny v populaci dřevin následkem vzniku, osídlení, růstu a smrti jednotlivých stromů (Gratzer et al., 2004). Tento biotický vývoj

je řízen sledem disturbančních událostí, které působí v prostorově heterogenním prostředí (White, 1979). Následkem disturbancí v různodorých prostorových měřících jsou vytvářeny gapy různých velikostí (Podlaski, 2008).

Disturbance působí v různém rozsahu. Rozlišujeme disturbance malého rozsahu ( $< 0,04$  ha), středního ( $0,04 - 0,5$  ha) a velkého rozsahu ( $> 0,5$  ha). Disturbance malého rozsahu eliminují jednotlivce v místě působení, zatímco disturbance velkého rozsahu způsobují katastrofické rozpady porostů. Disturbance středního rozsahu mohou hrát velkou roli v řízení dynamik lesů, neboť jsou důležité pro udržování druhové diverzity (Podlaski, 2008).

Například v polských Świątokrzyskie horách, zvyšují disturbance středního rozsahu počet malých a středních gapů. Tato narušení středního rozsahu jsou jedním z hlavních faktorů, které řídí dynamiky téměř přirozených smíšených lesů střední Evropy (Podlaski, 2008).

Disturbance se liší nejen velikostí, ale také závažností a následky (Turner et al., 1998). Tato narušení zanechávají v krajině stopy, které jsou specifické pro vlastnosti disturbance (činitelé disturbance, intenzita) a závisí také na náchylnosti druhů a struktury porostu k těmto disturbancím. Modely disturbancí by měly zvažovat tyto druhově specifické mechanismy zpětné vazby (vytvoření mikrostanovišť, odpověď regenerace na tyto prostorové heterogenity a přítomnost přežívajících semen stromů), aby mohly zachytit základní vlivy disturbancí na lesní dynamiky (Gratzer et al., 2004).

Zápojové disturbance mají obrovský vliv na strukturu a organizaci lesních společenstev, protože gapy vytvořené disturbancemi ovlivní klíčení, růst a přežívání sazenic stromů (Elias & Dias, 2009). Odpověď stromů na disturbance závisí na regeneračním chování druhů a na vlastnostech gapu (např. velikost, věk, morfologie, režim a frekvence utváření) (Abe et al., 1995).

Analýzy lesních dynamik by měly vzít v potaz nejen rozložení ploch gapů, ale také historii disturbancí (Podlaski, 2008). Odpovědi vegetace na stejné disturbance se liší v závislosti na stavu sukcese (White & Jentsch, 2001) a lokálních vztazích (Splechna et al., 2005).

Pád stromu je zásadní pro vývoj mnoha lesů a byl nejvíce studován v tropických lesích střední Ameriky a Amazonie a v temperátních lesích Severní Ameriky. Tato narušení jsou součástí autogenní změny. Mechanismy vyplňování gapu, následný růst a složení druhů se velmi mění s typem lesa a jeho geografii (Attiwill, 1994).

Podle výzkumu Abe et al. (1995) byly často pozorovanými příčinami vzniku gapu zlomení kmene (37,5% případů) a vykořenění stromu (33,7%). Spadlé větve zapříčinily vznik gapu ve 12,5% případů a stojící mrtvé stromy v 16,3%. Rašení na zlomených kmenech bylo vzácné a zdá se, že v tomto lese má malou důležitost. Složení semenáčků v gapech bylo ovlivněno druhy, které vytvářely gapy. Ve vztahu ke stáří gapu se neměnila hustota semenáčků, výskyt druhů ani diverzita (Abe et al., 1995).

Hlavní příčinou mortality stromů byla podle Elias & Dias (2009) snížená vitalita starých stromů a tím jejich menší odolnost vůči biotickým (hmyz nebo nemoci) a abiotickým (vítr) disturbancím, které způsobily jejich uhynutí (Elias & Dias, 2009). Většina gapů byla vytvořena pádem těchto stojících mrtvých jedinců. Druhou hlavní příčinou úhynu se ukázala být činnost větru, protože 34% uhynulých jedinců bylo vyvráceno nebo měly zlámané větve.



### 3. Charakteristiky gapu

#### 3.1. Velikost gapu

Zápojové gapy mění velikost mimo jiné zhušťováním, což je výsledek bočního růstu sousedních stromů, nebo rozšiřováním následkem uhynutí stromů ohraničujících gap (Hibbs, 1982). Toto ve své studii o temperátních lesích uvádí i Runkle (1984). Zda se plocha gapu zvětšuje či zmenšuje, závisí na druhovém složení a struktuře porostu obklopujícího gap, na zdraví a vitalitě okrajových stromů a na poloze gapu (Podlaski, 2008).

Velikost gapu je ale hrubým určením charakteru gapu. Gapy stejné velikosti se totiž mohou výrazně lišit tvarem, orientací, výškou okolního zápoje a dalšími proměnnými mikroklimatu (Brokaw, 1987).

Velikost gapů po pádu jediného stromu dosahuje obvykle 50 – 200m<sup>2</sup> (Pickett & White) a 300-500m<sup>2</sup> pro gapy po pádu více stromů (Canham et al., 1990). Gapy vytvořené padajícími stromy jsou často mnohem větší, než byla velikost koruny padajícího stromu. To je způsobeno tím, že padající strom poškozuje i stromy nebo větve ve svém okolí (Pickett & White).

Zápojové gapy jsou všudypřítomným rysem ve starých lesích. Pravidelně obývají 5 – 15% plochy zápoje. Celkové rozšíření velikostí gapů je funkcí dvou relativně odlišných procesů (Belsky & Canham, 1994).

Prvním procesem je vytváření malých gapů po odumření větších větví nebo celé koruny jednoho stromu. Naopak větší gapy jsou vytvářeny, když jednotlivé disturbance zabíjí jinak zdravé stromy. Zdroje těchto disturbancí jsou odlišné v různých regionech (Belsky & Canham, 1994).

Vytváření velkých gapů ze středních se zdá být vzácnou výjimkou. Malé gapy (< 0,04 ha) převažují ve většině starých porostů, ať už v boreální, temperátní nebo tropické klimatické zóně (Podlaski, 2008). Výsledky studie Splechna et al. (2005) naznačují, že tyto malé gapy mohou (1a) být relativně rychle uzavřeny pomocí postranní expanze větví okolních stromů, nebo (1b) skrze postupování velkých stromů podrostu do zápoje, nebo (2) se mohou rozpínat v průběhu času a vytvářet větší gapy. I Whitmore (1989) uvádí, že velmi malé gapy mohou být vyplněny bočním vrůstáním okolních stromů.

### **3. 2. Stáří gapu**

Gapy obvykle přetrvávají pouze pár let do doby, než se uzavře korunový zápoj (Young & Hubbell, 1991).

Rekonstrukce růstových pattern z radiálního růstu letokruhů stromů, které úspěšně dosáhly velikosti zápoje, naznačuje, že zápojové gapy mají poměrně krátkou dobu trvání 10 – 30 let, ačkoliv vlivy gapů na velikostní strukturu stromů přetrvávají dokonce i po tom, co se gap uzavřel (Belsky & Canham, 1994).

### **3. 3. Výskyt gapů**

Ve studii Young & Hubbell (1991) se ukázalo, že zápojové disturbance v tropickém lese nebyly náhodné, ale měly tendenci se objevovat na místech předešlých gapů. Existují dvě možná vysvětlení tohoto zjištění. Za prvé, stromy na krajích gapů padají s vyšší frekvencí, než stromy z jiných částí porostu. Za druhé, stromy z okrajů světlin budou spíše padat dovnitř gapů než jiným směrem. Většina stromů na krajích gapů se totiž odklání od sousedních stromů, které je zastíňují, a proto tyto stromy spíše budou padat ve směru své těžší strany. Tento jev naznačuje, že asymetrie koruny může být důležitým faktorem v disturbančních režimech tropických lesů (Young & Hubbell, 1991). Je pravděpodobné, že asymetrie koruny stromu může ovlivnit nejen směr, ale také frekvenci výskytu padajících stromů, neboť stromy s asymetrickou korunou budou pravděpodobně padat častěji, než stromy s korunou symetrickou (Young & Hubbell, 1991).

Lawton & Putz (1988) také prokázali, že nahromadění gapů po pádu stromů dokazuje, že vytváření světlin lze v prostoru a čase částečně předvídat.

### **3. 4. Struktura vegetace v gapech**

Struktura vegetace uvnitř gapů je heterogenní a liší se mezi gapy (Brokaw, 1987, Whitmore, 1989). Žádné dva gapy nejsou stejné, ale v různých gapech jsou stejná mikrostanoviště, na která mohou být jednotlivé druhy různě adaptovány. Ricklefs (1977) ve svém článku navrhuje, že lokální heterogenita půdních vlastností a povrchu mikroprostředí, způsobená vlivem fyzických faktorů uvnitř gapů v lesním zápoji, může být základem některých geografických rozdílů v diverzitě stromových druhů. Důsledkem pádu stromů

v temperátních lesích je půdní disturbance, která vede k vytvoření hromádek a prohlubní po vyvrácení stromu (Putz, 1983). Tyto půdní disturbance mohou přetrvávat několik desetiletí až století. Tato změna mikrostanoviště, spojená s pádem stromu, je důležitá pro udržení druhové diverzity v temperátních lesích (Hutnik, 1952). Naopak prohlubně a hromady vytvořené v tropických lesích se rychle srovnaly, a proto zde nejsou významné (Putz, 1983). Zdá se, že vliv mikrostanoviště v tropických lesích je méně významný než v lesích temperátních (Canham et al., 1990).

Studium zápojových gapů, vzniklých uhynutím dospělých stromů, umožnilo během posledních dvou desetiletí porozumět dynamice lesa v tropických a temperátních oblastech. Většina druhů, které dominují ve starých lesích potřebuje zápojové gapy pro dosažení dospělosti. Mnoho druhů má množství specializovaných vlastností, které jim umožňují osidlovat gapy bohaté na zdroje a o tyto zdroje soupeřit (Belsky & Canham, 1994).

Disturbance zápoje má velký vliv na strukturu a organizaci lesního společenství, protože gapy vytvořené těmito disturbancemi ovlivní klíčení, růst a přežívání semenáčků stromů (Elias & Dias, 2009). Reakce stromů na disturbance závisí na typu regenerace druhů a na vlastnostech gapu (velikost, stáří a frekvence utváření) (Abe et al., 1995).

Některé druhy stromů v přirozených lesích rostou pouze v plochách narušovaných pádem stromů. Semenáčky a výrostky těchto druhů nerostou pod neporušeným korunovým zápojem (Putz, 1983).

### 3.4.1. Abundance druhů

Struktura porostu a přítomnost gapů uvnitř porostů ovlivňují vzdálenosti rozptylu semen (LePage et al., 2000). Schopnost disperze semen je velmi důležitá pro pionýrské druhy (Holeksa & Zywiec, 2005). Pokud jsou semena roznášena na velké vzdálenosti, mohou dosáhnout vzdálenějších mikrostanovišť a jejich semenáčky tak mohou být rozšířeny po celém lese (Holeksa & Zywiec, 2005). Na druhou stranu, pokud je rozptyl semen malý, většina mladých stromků roste v blízkosti rodičovského stromu a jejich vliv na vzdálená pionýrská společenstva je nevýznamný (Dalling et al., 2002).

Ve studii Lawton & Putz (1988) se ukázalo, že od doby vzniku gapu celkové množství semenáčků vzrostlo, ale množství semenáčků stromů tolerujících stín klesalo s velikostí gapu, zatímco množství semenáčků druhů netolerujících stín vzrostlo.

Silná korelace mezi složením semenáčků pod uzavřeným zápojem a v gapech ukázala, že množství semenáčků většiny druhů v gapech závisí na semenáčcích a výrostcích objevujících se před vytvořením gapu, spíše než na regeneraci po vytvoření gapu. Banky semenáčků nebo sazenic tak jsou důležitou strategií pro udržení populace pod současným disturbančním režimem (Abe et al., 1995).

U některých druhů přítomnost dospělců stejného druhu v okolí gapu významně ovlivnila hustotu semenáčků v gapech. Hustota semenáčků u deseti druhů byla významně vyšší, když se v okolí do 15m od centra gapu vyskytovali dospělci stejného druhu. Semena šesti z těchto druhů stromů byla rozptylována větrem, jeden rozšiřovali ptáci a tři druhy semen byly rozšiřovány jiným způsobem. Hustota semenáčků a druhová diverzita byla vyšší v malých gapech (Abe et al., 1995).

S velikostí gapu roste hustota pionýrských stromů (Brokaw, 1980). Pro přetrvávání pionýrských druhů ve zralém lese jsou gapy klíčové (Hubbell et al., 1999). To potvrzují i výsledky studie Abe et al. (1995), která ve velkých gapech zaznamenává nárůst hustoty druhů *Styrax obassia*, *Cornus controversa* a dalších, což znamená, že jsou pionýrskými neboli stín netolerujícími druhy. Na druhé straně, semenáčky druhů *Fagus crenata*, *Carpinus laxiflora* a dalších byly hojné v malých gapech, a proto mohou být charakterizovány jako pozdně sukcesní nebo stín tolerující druhy. Druhy, které vykazovaly toleranci zastínění byly vzácné ve větších gapech, což znamená, že vlastnosti těchto druhů jsou nevhodné pro přežití v prostředí větších gapů. Rozdílnost regeneračních nik přispívá k udržování druhové diverzity v tomto lese (Abe et al., 1995).

### 3.4.2. Diverzita druhů

Podle studie Elias & Dias (2009) jsou gapy velmi důležité pro udržování diverzity stromů, protože jsou zásadní pro regeneraci všech studovaných druhů na Azorských ostrovech. Důležitými faktory, které přispívají k udržování druhové diverzity v lese, jsou změny ve velikostech gapů a jejich topografie (Abe et al., 1995).

Hubbell et al. (1999) ve své studii předpokládali, že gapové disturbance hrají velkou roli v udržování diverzity druhů stromů v druhově bohatých tropických lesích. Tato hypotéza byla testována ve více než 1200 gapech v tropickém lese v Panamě v průběhu 13 let. Gapy zvyšovaly množství již založených semenáčků, ale tento efekt byl nespécifický a širokospektrální a množství druhů „na kmen“ bylo identické v gapech a v negapových

kontrolních plochách. Prostorová a časová změna v režimu gapových disturbancí tedy nevysvětlila změnu v druhové bohatosti (Hubbell et al., 1999).

V mnoha studiích starých lesů se předpokládalo, že dynamiky patchů jsou zásadní pro udržování druhové diverzity. Plocha patche, která je vhodná pro osídlení a růst, je odlišná pro různé druhy. Tato vhodná velikost je zvláště rozhodující v lesích, kde jsou patche relativně pomíjivé, a kde se mnoho organismů v průběhu svého života musí adaptovat na několik sukcesních gapů (Belsky & Canham, 1994).

Disturbance středního měřítko (0.04 – 0.5 ha), které jsou důležité pro udržování druhové diverzity, mohou hrát velkou roli v řízení dynamik lesů (Podlaski, 2008). Naopak ve studii Nagel et al. (2006) se neprokázal vzrůst druhové diverzity po vichřici středního rozsahu.

### 3.4.3. Druhy osidlující gapy

Druhy, (1) které vyžadují vysoký obsah zdrojů a rychle rostou se označují jako specialisté na velké gapy (Pickett, 1983) a pionýrské druhy (Whitmore, 1989) a druhy (2), které naopak vyžadují málo zdrojů a rostou pomalu jako specialisté na malé gapy nebo nepionýrské druhy.

Až 15% stromových druhů ve starých tropických lesích je klasifikováno jako pionýrské, tj. vyžadující dobré světelné podmínky (Hubbell et al., 1999).

Většina druhů stromů ve východních opadavých lesích Severní Ameriky může být považována za tolerantní vůči stínu, poněvadž klíčení a zakládání semenáčků může probíhat pod uzavřeným zápojem. Mezi druhy tolerujícími stín existují kvantitativní rozdíly v jejich reakcích na gapy. Rozdílnost reakcí druhů tolerujících stín na gapy má významné důsledky pro všeobecné modely lesních dynamik (Canham, 1989).

Yamamoto (1996) rozlišil tři typy regeneračního chování ve vztahu ke gapům: (1) zapojené stromy regenerují v gapech ze semenáčků nebo výrostků vzešlých již před vytvořením gapu. Tyto druhy označují Elias & Dias (2009) jako primární. Dále (2) rozlišuje druhy stromů, jejichž semenáčky nebo výrostky regenerují po vytvoření gapu a (3) druhy stromů, jejichž semenáčky nebo výrostky regenerují po vytvoření gapu a rostou, dospějí a uhynou aniž by dosáhly korunového patra.

Klimaxová (nepionýrská) skupina zahrnuje druhy, jejichž semena mohou klíčit pod lesním zápojem (ačkoliv, v některých případech také při otevřeném zápoji) a jejich

semenáčky jsou schopné se uchytit v lesním stínu. Klimaxové druhy často produkují menší množství větších semen, které mají dostatečné zásoby pro klíčení a založení při nižší intenzitě slunečního záření (Swaine & Whitmore, 1988). Mladí jedinci těchto druhů mohou přežívat ve stínu i několik let (Whitmore, 1989).

Skupina pionýrských druhů zahrnuje druhy, jejichž semena mohou klíčit pouze v zápojových gapech, v nichž sluneční záření dosahuje až na úroveň země alespoň část dne. Proto se tedy semenáčky pionýrských druhů nevyskytují v zápojovém stínu (Whitmore, 1989). Pionýrské druhy běžně produkují velké množství malých, dobře rozšiřitelných semen, které mají lepší šanci dosáhnout gapu a svým rychlým růstem zvyšují možnost zaplnění gapu (Swaine & Whitmore, 1988). Pionýrské druhy jsou tedy rychle rostoucí, vyžadují světlo a obvykle jsou krátkověcí.

Pionýrské stromy vykazovaly větší výskyt na minerální půdě s čerstvě vykořeněnými stromy. Velké gapy po pádu stromů byly pionýrskými stromy osidlovány častěji než menší gapy. Zčásti to bylo proto, že velké gapy jsou častěji vytvořeny vykořeněnými stromy, které narušují půdu (Putz, 1983).

### **3. 5. Světelné podmínky a nároky**

Vytvořením gapu vzrůstá dostupnost světla (Elias & Dias, 2009). To, co odlišuje gapy od lesů, je nepřítomnost velkých dospělých stromů, které znemožňují světlu dostat se k půdnímu povrchu a podpořit tak klíčení semen a růst již založených semenáčků. Autoři studie zaznamenali, že množství světla ve větších gapech je až dvacetkrát vyšší než v zapojeném lese (Elias & Dias, 2009).

Světelné podmínky v zápojových gapech se předvídatelně mění s výškou a hustotou patch vegetace, s výškou stromů na okrajích gapu a s velikostí gapu (Belsky & Canham, 1994).

Světelný režim uvnitř gapů závisí nejen na výšce stromů, ale také na povaze zápojového poškození způsobeného pádem stromů nebo větví (Lawton, 1990). Světelný režim v gapech je různorodý a v temperátních lesích se významněji než v tropických mění s rozlohou gapu (Poulson & Platt, 1989).

Rozdíly v toleranci stínu jednotlivých druhů mohou určovat schopnost nezralých jedinců růst a přežívat v gapech různých velikostí (Carvalho et al., 2000). Regenerace druhů stromů tolerujících stín pod zápojovými gapy naznačuje, že jsou schopny odpovídat na

nepatrné rozdíly ve světelných stupních podrostu (Gutiérrez et al., 2008). Druhy netolerující stín mohou být omezeny na malé zápojové gapy, převážně následkem jejich vyšších světelných nároků pro regeneraci (Canham, 1989).

Pády stromů, které se neobjevují často, vedou k vytvoření izolovaných gapů. Špatné světelné podmínky v těchto gapech vedou v zápoji k dominanci druhů tolerujících stín. Mladé stromky buku, tj. druhu, který nejvíce toleruje zastínění, mohou přežívat ve stínu až > 100 let (Poulson & Platt, 1989).

V lesích, které nejsou vystaveny disturbancím velkého rozsahu, by se měly pattern osvětlování měnit se zeměpisnou šířkou (Poulson & Platt, 1989). Intenzita světla by v gapech severních temperátních lesů měla klesat ze severu na jih, zatímco v tropických gapech by měla tato intenzita být největší v blízkosti středu gapu a klesat koncentricky směrem k jeho okrajům (Denslow, 1987).

### **3. 6. Další faktory prostředí**

Poulson & Platt (1989) zaznamenali, že šance druhů dosáhnout zápoje ve velkých gapech je určena lokálními podmínkami (např. světelné podmínky, přítomnost dalších druhů), rychlostí růstu a složením vegetace.

Studie Scharenbroch & Bockheim (2007) ukázala, že sluneční záření, teplota půdy, půdní vlhkost a diverzita půdy v gapech vzrostly. Teplota půdy v lesních patches se mění jako funkce intenzity světla a délky jeho působení (Belsky & Canham, 1994). Teplota v lesních patches po pádu stromů je obvykle o několik stupňů vyšší než teplota v sousedních plochách (Minckler et al., 1973).

Gapy vytvořené pádem stromů významně ovlivňují nejen světelné podmínky v lesním podrostu, ale také dostupnost půdních zdrojů a mikroklima (Belsky & Canham, 1994).

Vytváření rozsáhlých gapů na velkých plochách pravidelně způsobují extrémní větry (hurikány v tropických a pobřežních temperátních oblastech a cyklony v temperátních oblastech) a nemoci stromů (Belsky & Canham, 1994).

Reakce na disturbance jsou druhově specifické a mění se s životními stádii, stejně jako odpovědi na další faktory prostředí jako je topografie, herbivorie, vzdálenost od zdroje semen a půdní složení (Abe et al., 1995).

## 4. Dynamika gapu

Dynamika gapu je považována za proces schopný formovat strukturu společenstev rostlin, protože rozšiřuje heterogenitu prostředí v čase a prostoru. Dynamika gapů byla studována v tropických, temperátních a boreálních lesích (Elias & Dias, 2009). Gapy hrají významnou roli v udržování diverzity stromů (Yamamoto, 1996).

Neporušený lesní zápoj je pojímán jako uzavřené matrix, ve kterém jsou vloženy populace gapů. Ty mohou být popsány z hlediska demografie na úrovni organismu: narození (vytvoření gapu), růst (obvykle negativní) a smrt (eventuální uzavření gapu) (Belsky & Canham, 1994).

Když odumře strom v uzavřeném zápojovém lese, vytvoří „světelný gap“ – lokální disturbanci, která nastává v tzv. gap-fázové regeneraci, jež vyvrcholí v nahrazení původního zápojového stromu jedním nebo více novými stromy (Hubbell & Foster, 1986). Lokální diverzita druhů je založena velice brzy během gap-fázové regenerace (Hubbell et al., 1999). V ekologii společenstev se udává, že lokalizované disturbance, jako jsou gapy po pádu stromu, podporují koexistenci druhů majících různé strategie využívání zdrojů a disperzní a kompetiční schopnosti – předpoklad známý jako „hypotéza středních disturbancí“ (Connell, 1978).

Vytváření gapů je rychlým nebo postupným procesem, podle toho, zda stromy hynou nárazově nebo průběžně (Belsky & Canham, 1994). Vytvoření gapu zvyšuje dostupnost světla a dodává mrtvé kmeny, které mohou posloužit jako regenerační substráty (Elias & Dias, 2009). Gapy mohou být pro osidlování pionýrskými druhy otevřeny jen na několik měsíců (Putz, 1983). Pouze malá semena, která dorazí do gapu a začnou zde klíčit během velmi krátké doby, mají šanci při pozdější kompetici (Putz, 1983). Podle Belsky & Canham (1994) je uzavření gapu rychlým procesem, který je umožněn například vrůstáním sousedních stromů.

Ve studii Fischer et al. (2002) byly analyzovány dvě oblasti větrného polomu situované vedle sebe, jedna z nich s kompletně volným vývojem po větrné události („nedotčená“) a druhá s odstraněným uhynulým dřevem po vichřici, ale později s volným vývojem („vyčištěná“) (Fischer et al, 2002). Vegetační analýza oddělila dva hlavní trendy v dynamice vegetace: (1) na vyčištěných plochách s intenzivní disturbancí na povrchu půdy (odstraňování poškozeného dřeva) se složení druhů změnilo směrem k ustanovení pionýrské bylinné vegetace (*Rubus sp.*) a lesa pionýrských dřevin (zde: bříza, *Betula pendula* a/nebo *B.*



*pubescens*) (Fischer et al, 2002). (2) V nedotčených porostech, kde disturbance půdního povrchu byla omezena na „pit-and-mound“ systém („jáma/prohlubeň a hromada“) vytvořený vykořeněnými stromy, skvrnitost lesní vegetace vzrostla a začaly se regenerovat převážně konečné klimaxové dřeviny (zde: *Picea abies*) (Fischer et al, 2002).

Druhy osidlující velké gapy (např. pionýrské) klíčí pouze při otevřeném zápoji, takže semenáčky se objevují pouze po vytvoření gapů. Když zralý zápoj pionýrských druhů započne degenerační fázi, vytvoří se malé gapy a tyto gapy jsou uzavřeny růstem klimaxových druhů, které se založily pod nimi. Následující cyklus je složen z klimaxových druhů, které regenerují na původním místě (in situ).

Gap fáze je proto nejdůležitější částí růstového cyklu pro určení rostlinné kompozice. Kompetice mezi druhy stromů a jejich rozdílné nároky na světlo při zakládání a v dospělosti, hrají menší roli.

Když jsou velké gapy v dalším lesním cyklu nahrazeny malými gapy, proběhne zde také posun od pionýrských ke klimaxovým druhům. V lesích, ve kterých se objevují pouze malé gapy, se sukcesní lesní cykly sestávají z klimaxových (nepionýrských) druhů (Whitmore, 1989).

Rozšíření regeneračních procesů po narušení porostů může vyústit ve větší věkovou a velikostní variabilitu mezi jednotlivci obsazujícími gap (Holeksa & Zywiec, 2005).

## 5. Studium gapů

Pro studium gapů byly vytvořeny modely gapů. Mezi dalšími například: JABOWA, SORTIE, ZELIG, PICUS a FORMIX.

Modely lesních gapů se staly velmi populární mezi lesními ekology, zejména proto, že mohou přispět k zodpovězení množství otázek aplikovaného výzkumu, např. vliv globálních klimatických změn na dlouhodobou dynamiku lesní struktury a biomasy (Bugmann, 2001).

Gap modely se zabývají dynamikami populace stromů na malých skvrnách (Bugmann, 2001). Základ modelování gapů tvoří čtyři předpoklady: (1) les je složený z mnoha malých skvrn (patches), přičemž se skvrny od sebe mohou lišit stářím a stupněm sukcese; (2) patches jsou horizontálně homogenní (tj. umístění stromu v rámci patche není uvažováno); (3) listy každého stromu jsou umístěny v neurčitelné tenké vrstvě na vrcholu kmene; a (4) sukcesní procesy jsou popsány pro každý patch zvlášť (tj. mezi patchy nedochází k interakcím). Tato zjednodušení umožňují vzít v úvahu lesy smíšené a lesy různého stáří (Bugmann, 2001).

Zakládání, růst a mortalita jednotlivých stromů na malých skvrnách jsou v modelech simulovány jako funkce biotických (kompetice) a abiotických faktorů (klíma, půdy). Uhynutí velkého dominantního stromu vytvoří v lese gap, což vede k uvolnění potlačovaných stromů a nárůstu rychlosti nábory. Tyto procesy řídí sukcesí: proto se pro modelování těchto situací používá název gap modely (Bugmann, 2001).

Model JABOWA byl vyvinut pro studium sukcese na malém geografickém prostoru, při aktuálních podmínkách prostředí. Tento model vychází z výše zmíněných čtyř zjednodušujících předpokladů.

Ve všech modelech gapů s výjimkou modelu SORTIE je základní prostorovou jednotkou patch, který má plochu 100 – 1000 m<sup>2</sup>.

V gap modelech se předpokládá, že mezi jednotlivými skvrnami nejsou žádné horizontální interakce, avšak v modelu ZELIG Urban (1990) uvažuje, že prostorové uspořádání lesních skvrn má vliv na světelný režim, dostupnost světla pro jednotlivé stromy a z toho vyplývající kompetitivní vztahy (Bugmann, 2001).

Další horizontální interakce – rozptyl semen - byla zahrnuta např. do modelu SORTIE (Pacala et al., 1993). V modelu PICUS závisí dostupnost semen na přítomnosti dospělých stromů v efektivní rozptylové vzdálenosti druhů; zahrnutými přenašeči semen jsou vítr a zvěř a také frekvence semenných roků je brána v potaz pro zachycení různého množství semen, které je k dispozici v čase a prostoru (Bugmann, 2001). Model FORMIX byl použit pro dynamiku malajského deštného lesa (Huth et al., 1998). V tomto modelu je zahrnuta

interakce, kdy padající kmen způsobuje fyzické poškození a úhyn stromů ve skvrně, do které kmen padá (Bugmann, 2001). Úhynutí velkého stromu vede tudíž k vytvoření gapu, který je větší než je plocha koruny padajícího stromu (tj. větší plocha, než je skvrna, kde strom rostl), což může být důležité pro pozdější založení stromových druhů netolerujících stín. Pokud je ale brán v potaz efekt horizontálního zastínění a velikost skvrny je malá, pak ani smrt velkého dominantního stromu nezpůsobí velkou změnu ve světelných podmínkách skvrny, protože tato skvrna je stále zastíněna korunami stromů z okolních skvrn (Bugmann, 2001).

Gap modely se soustřeďují na dynamiky lesních struktur a složení a jen malou pozornost věnují fyziologii a fungování ekosystému. V průběhu posledních let bylo zjištěno, že se dlouhodobé dynamiky struktury ekosystému nedají předpovědět bez zahrnutí změn ve funkčnosti ekosystému (včetně fyziologie) (Bugmann, 2001). Rovněž je těžké simulovat interakce mezi různými životními formami (např. trav a stromů), ačkoliv je známo, že tyto vztahy jsou pro určité systémy velmi důležité (např. savany) (Belsky & Canham, 1994).

V modelech lesních gapů není brána v potaz kompetice o vodu a živiny, protože se předpokládá, že druh, který dobře konkuruje v soupeření o světlo je zároveň dobrým soupeřem v kompetici o vodu a živiny. Ovšem tento předpoklad není vždy pravdivý (Bugmann, 2001).

Filtry prostředí pro zakládání stromů používané v gap modelech mohou být rozděleny do třech kategorií: (1) bioklimatická omezení; (2) biotická omezení; a (3) jiná omezení. Bioklimatickými filtry jsou např. roční součet denních teplot, nedostatek přiměřené půdní vlhkosti a výskyt mrazů na jaře. Příkladem biotických filtrů je např. dostupnost světla ve vrchní vrstvě lesní půdy nebo spásání zvěří (Bugmann, 2001).

Většina gap modelů rozlišuje mortalitu nezávislou na věku, která je konstantní v průběhu života stromu, a mortalitu související se stresem (Bugmann, 2001). Mortalita nezávislá na věku je definována jako funkce tolerance zastínění. Tolerance zastínění je vztažená k maximálnímu věku stromu, protože stromy tolerující stín žijí déle, než stromy netolerující stín (Bugmann, 2001). S mortalitou, která je způsobená vnějšími disturbancemi, pracuje mnoho modelů. V modelu FORSKA (Prentice et al., 1993) byl zahrnut disturbanční režim, kde riziko mortality stoupalo s věkem porostu a disturbance způsobila úhyn všech stromů na skvrně.

Navzdory mnohým kritikám gap modelů zde není žádný alternativní přístup, který by umožňoval vzít v úvahu vlivy počasí, vnitrodruhové a mezidruhové kompetice na dynamiky stromových populací tak elegantně, intuitivně a komplexně jako gap modely (Bugmann, 2001).

## 6. Závěr

Z dostupné odborné literatury k danému tématu jsem se snažila zmapovat současný stav poznání o vzniku, vlastnostech a dynamice zápojových gapů.

Gapy jsou nezbytnou součástí dynamiky lesa. Vznikají v důsledku disturbancí. Tato narušení tak vytváří unikátní prostor, kde bude probíhat vývojový cyklus. Jako první po disturbanci nastává regenerační fáze (stádium doplňování a dorůstání vegetace). Na ní navazuje stádium zralosti vegetace a později nastane proces rozpadu.

Následkem disturbancí v různorodých prostorových měřítcích jsou vytvářeny gapy různých velikostí (Podlaski, 2008). Malé a velké gapy jsou pak pochopitelně osidlovány jinými druhy. Ve velkých gapech převládají pionýrské dřeviny (gapové druhy), které vyžadují hodně světla, rostou rychle a jsou krátkověké. Naopak v malých gapech, kde jsou horší světelné podmínky se spíše vyskytují konečné klimaxové druhy.

Zásadní význam gapů spočívá v udržování diverzity druhů, které je zásadní pro regeneraci stromů. Díky vysoké frekvenci výskytu udržují gapy heterogenitu prostředí.

Ke komplexnějšímu poznání dynamiky gapů by bylo potřeba se více věnovat časoprostorové dynamice lesů. To je však natolik rozsáhlé téma, že by bylo vhodné věnovat mu samostatnou práci.

V prostudované literatuře jsem nenarazila na žádné zásadní rozdíly či neshody, které by znemožňovaly vyvození obecných zákonitostí dynamiky gapů. Nicméně, tato problematika je svou podstatou otevřeným procesem, jehož poznání je nutné neustále doplňovat.

## Seznam použité literatury

- ABE, S., MASAKI, T., NAKASHIZUKA, T. (1995) Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120: 21-31
- ATTIWILL, P. M. (1994) The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63: 247-300
- BELSKY, A. J., CANHAM, C. D. (1994) Forest gaps and isolated savanna trees. *BioScience* 44: 77-84
- BROKAW, N. V. L. (1980) Gap-phase regeneration in a neotropical forest. University of Chicago, Chicago, Illinois, USA
- BROKAW, N. V. L. (1987) Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75: 9-19
- BROKAW, N. V. L., SCHEINER, S. M. (1989) Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70: 538-541
- BUGMANN, H. (2001) A review of forest gap models. *Climatic Change* 51: 259-305
- CANHAM, C. D. (1989) Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70: 548-550
- CANHAM, C. D., DENSLOW, J. S., PLATT, W. J., RUNKLE, J. R., SPIES, T. A., WHITE, P. S. (1990) Light regimes beneath closed canopies in temperate and tropical forests. *Ca. J. For. Res.* 20: 620-631
- CARVALHO de, L. M. T., FONTES, M. A. L., de OLIVEIRA-FILHO, A. T. (2000) Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 149: 9-22

- CONNELL, J. H. (1978) Diversity in tropical forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310
- DALLING, J. W., MULLER-LANDAU, H. C., WRIGHT, S. J., HUBBELL, S. P. (2002)  
Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 714-727
- DENSLOW, A. (1987) Rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451
- DUNCAN, R. P., STEWART, G. H. (1991) The temporal and spatial analysis of tree age distributions. *Can. J. For. Res.* 21: 1703-1710
- ELIAS, R. B., DIAS, E. (2009) Gap dynamics and regeneration strategies in *Juniperus-Laurus* forests of the Azores Islands. *Plant Ecology* 200: 179-189
- FISCHER, A., LINDNER, M., ABS, C., LASCH, P. (2002) Vegetation dynamics in Central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica* 37: 17-32
- GRATZER, G., CANHAM, C., DIECKMANN, U., FISCHER, A., IWASA, Y., LAW, R., LEXER, M. J., SANDMANN, H., SPIES, T. A., SPLECHTNA, B. E., SZWAGRZYK, J. (2004) Spatio-temporal development of forests – current trends in field methods and models. *Oikos* 107: 3-15
- GUTIÉRREZ, A. G., ARAVENA, J. C., CARRASCO-FARÍAS, N. V., CHRISTIE, D. A., FUENTES, M., ARMESTO, J. J. (2008) Gap-phase dynamics and coexistence of a long-lived pioneer and shade-tolerant old-growth coastal temperate rain forest of Chiloé Island, Chile. *Journal of Biogeography* 35: 1674-1687
- HIBBS, D. E. (1982) Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 12: 522-527
- HOLEKSA, J., ZYWIEC, M. (2005) Spatial pattern of pioneer tree seedling bank in old-growth European subalpine spruce forest. *Ekologia* 24: 263-276

- HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B., in Plant Ecology, Crawley, M. J., Ed. (1986) Blackwell Scientific, Oxford. 77-96
- HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B., O'BRIEN, S. T., HARMS, K. E., CONDIT, R., WECHSLER, B., WRIGHT, S. J., LOO de LAO, S. (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a Neotropical forest. *Science* 283: 554-557
- HUTH, A., DITZER, T., BOSSEL, H. (1998) The rain forest growth model FORMIX3 – Model description and analysis of forest growth and logging scenarios for the Deramakot forest reserve (Malaysia), Erich Goltze Publishers, Göttingen
- HUTNIK, R. J. (1952) Reproduction on windfalls in a northern hardwood stand. *Journal of Forestry* 50: 693-694
- LAWTON, R. O., PUTZ, F. E. (1988) Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69: 764-777
- LAWTON, R. O. (1990) Canopy gaps and light penetration into a wind-exposed tropical lower montane forest. *Can. J. For. Res.* 20: 659-667
- LEE, R. (1978) Forest microclimatology. Columbia University Press, New York
- LEPAGE, P. T., CANHAM, C. D., COATES, K. D. (2000) Seed source versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. *Ca. J. For. Res.* 30: 415-427
- LEVIN S. A., PAINE, R. T. (1974) Disturbance, patch formation and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 71: 2744-2747
- LORIMER, C. G., FRELICH, L. E. (1989) A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Can. J. For. Res.* 19: 651-663

- LUSK, C. H., SMITH, B. (1998) Life history differences and tree species coexistence in an old-growth New Zealand rain forest. *Ecology* 79: 795-806
- MINCKLER, L. S., WOERHEIDE, J. D., SCHLESINGER, R. C. (1973) Light, soil moisture and tree reproduction in hardwood forest openings. USDA Forest Service Research Paper NC-89
- NAGEL, T. A., SVOBODA, M., DIACI, J. (2006) Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management* 226: 268-278
- PICKETT, S. T. A. (1983) Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Trop. Ecol.* 24: 68-84
- PICKETT, S. T. A., WHITE, P. M. (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academia Press, 53-69
- PODLASKI, R. (2008) Dynamics in Central European near-natural *Abies-Fagus* forests? Does the mosaic-cycle approach provide an appropriate model? *Journal of Vegetation Science* 19: 173-182
- POULSON, T. L., PLATT, W. J. (1989) Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology* 70: 553-555
- PRENTICE, I. C., SYKES, M. T., CRAMER, W. (1993) A simulation model for the transient effects of climate change on forest landscapes. *Ecological modelling* 65: 51-70
- PUTZ, F. E. (1983) Treefall pits and mounds, buried seeds and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64: 1069-1074
- RICKLEFS, R. E. (1977) Environmental heterogeneity and plant species diversity: A hypothesis. *The American Naturalist* 111: 376-381



- RUNKLE, J. R. (1984) Development of woody vegetation in treefall gaps in a beech-sugar maple forest. *Holarctic Ecology* 7: 157-164
- SCHARENBRUCH, B. C., BOCKHEIM, J. G. (2007) Impacts of forest gaps on soil properties and processes in old growth northern hardwood-hemlock forests. *Plant Soil* 294: 219-233
- SPLECHTNA, B. E., GRATZER, G., BLACK, B. A. (2005) Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science* 16: 511-522
- SWAINE, M. D., WHITMORE, T. C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86
- TILMAN, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16
- TURNER, M. G., BAKER, W. L., PETERSON, C. J., PEET, R. K. (1998) Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1: 511-523
- URBAN, D. L., BONAN, G. B., SMITH, T. M., SHUGART, H. H. (1991) Spatial applications of gap models. *Forest Ecology and Management* 42: 95-110
- WATT, A. S. (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22
- WHITE, P. S. (1979) Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical review* 45: 229 – 299
- WHITE, P. S., MACKENZIE, M. D., BUSING, R. T. (1985) A critique on overstory/understory comparisons based on transition probability analysis of an old growth spruce-fir stand in the Appalachians. *Vegetatio* 64: 37-45
- WHITE, P. S., JENTSCH, A. (2001) The search for generality in studies of disturbance and

ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399-450

WHITMORE, T. C. (1989) Canopy gaps and the major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538

YAMAMOTO, S. (1996) Gap regeneration of major tree species in different forest types of Japan. *Vegetatio* 127: 203-213

YOUNG, T. P., HUBBELL, S. P. (1991) Crown asymmetry, treefalls and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps. *Ecology* 72: 1464-1471