

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra botaniky**



Monika Šmidrkalová

**Sukcese raných stádií vývoje jehličnatých lesů v ČR**

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

Vedoucí práce: RNDr. Věroslava Hadincová, CSc.

Praha 2012

## **Prohlášení:**

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

V Praze, 14. 5. 2012

Podpis:

## **Poděkování:**

Na tomto místě bych chtěla velmi poděkovat své školitelce, RNDr. Věroslavě Hadincové, CSc., za cenné rady a připomínky při psaní této práce. Také bych zde chtěla poděkovat svým rodičům za velkou podporu zvláště v posledních týdnech před odevzdáváním této práce.

## Abstrakt

V jehličnatých lesích probíhají přirozené nebo člověkem způsobené disturbanční procesy (vítr, oheň, škůdci, těžba,...), které narušují krajinu. Tyto procesy jsou hlavní silou řídící dynamiku lesů po celém světě. Po disturbancích zůstávají v lese poškozené nebo zničené plochy, na kterých ihned po narušení začíná regenerace. Vývoj lesa na těchto plochách probíhá v závislosti na různých abiotických a biotických faktorech, kterými jsou hlavně dostupnost semen (zdroj semen, jeho vzdálenost od paseky, velikost disturbované plochy, disperzní schopnost, vliv okolní vegetace), vhodné stanoviště (otevřená plocha, klimatické podmínky místa, vlastnosti půdy, topografie oblasti, přítomnost zvěře) a historie stanoviště před disturbancí. Idealizovaný průběh sukcese vegetace, probíhající v lesích po disturbancích, začíná nástupem ruderálních jednoletých druhů rostlin a pokračuje bylinnými trvalkami a keři k raně sukcesním stromům a pozdně sukcesním stromům. Studium sukcese se nejčastěji provádí metodou fytoocenologického snímkování různě starých sukcesních stádií. Sukcese vegetace na disturbovaných plochách v jehličnatých lesích je v České republice zatím málo popsána a zvláště chybí studie zabývající se sukcesí v oblastech borů s dominující *Pinus sylvestris*.

Klíčová slova: les, sukcese, vegetace

## Abstract

In coniferous forests take place natural or human-made disturbance processes (wind, fire, pests, logging,...), which disrupt forest landscape. These processes are the main force driving the forest dynamics around the world. Damaged or destroyed sites in forest after disturbances immediately starts regeneration. Forest development on disturbed sites depends on various abiotic and biotic factors, which are: seed availability (seed sources, distance from clearing, disturbed site size, dispersal ability, surrounding vegetation effect), suitable stand (open site, climatic conditions of site, soil properties, site topography, presence of animals) and site history before disturbance. Idealized course of succession, take place in forests after disturbances, starts with ruderal annual species entrance and it is continued with herb perennials and shrubs followed by early-successional trees and late-successional trees. The most common method in research of succession is phytosociological sampling of different aged successional stages. Vegetation succession on disturbed sites in coniferous forests of the Czech Republic has not been described a lot so far and we also particularly miss studies researching a succession in the areas of pine forests with dominating Scots pine (*Pinus sylvestris*).

Key words: forest, succession, vegetation

# Obsah

1. Úvod .....	1
2. Disturbance .....	3
2. 1. Disturbance větrem .....	4
2. 2. Disturbance škůdci .....	5
2. 3. Disturbance ohněm .....	7
2. 4. Disturbance těžbou .....	8
2. 5. Interakce mezi disturbancemi .....	10
3. Vývoj lesa na různě disturbovaných plochách .....	11
3. 1. Předpoklady pro vývoj nového lesa .....	11
3. 1. 1. Dostupnost semen .....	12
3. 1. 2. Vhodné stanoviště .....	13
3. 1. 3. Historie stanoviště .....	14
4. Přístup k disturbovaným plochám .....	15
5. Sukcese vegetace na disturbovaných plochách .....	16
5. 1. Studium sukcese v České republice .....	16
5. 2. Průběh sukcese .....	18
5. 3. Klimax .....	19
6. Metody studia sukcese .....	20
7. Závěr .....	22
8. Citovaná literatura .....	23

# 1. Úvod

V České republice se jehličnatý les nachází na různých typech stanovišť, od půd podmáčených, rašelinných nebo oglejených, přes skalnatá stanoviště, až po půdy podzolové, kamenité nebo písčité. Jehličnaté lesy na našem území dosahují až do nadmořských výšek 1250-1350 m n. m., tj. do horní hranice lesa. Podle dominantní dřeviny se jehličnaté lesy rozdělují na dva typy: smrčiny a bory. Borovice lesní je navíc, kromě borových lesů, jedním z dominantních druhů acidofilních doubrav.

Smrčiny jsou typem jehličnatých lesů, ve kterých dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*) a vyskytují se nejen v horských oblastech po celé České republice, ale také v nižších polohách. Horské smrčiny leží na kamenitých podzolech s chudými horninami a také na vodou zásobených půdách. Smrčiny nižších oblastí (od 500 m n. m.) rostou na zamokřených, oglejených nebo zrašeliněných půdách. Bylinné patro bývá zastíněné. Mechové patro je bohatě vyvinuté a má velkou pokrývnost.

Bory nalezneme na výslunných místech ve svazích a na skalách, kde převládají suché a minerálně chudé půdy. Mohou však růst i na minerálně bohatých substrátech (hadce, vápnité horniny). Dominantním druhem borových lesů je borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Druhovú bohatost bylinného patra se mění v závislosti na kyselosti půdy. Bory na bazických substrátech bývají druhově bohaté, naopak bohatost acidofilních borů je nízká. Mechové patro bývá celkově velmi dobře vyvinuté (Chytrý *et al.* 2001).

Pro lesy v našich podmínkách jsou významné disturbance, které jsou způsobené buď člověkem (kácení) nebo jsou přirozené (vichřice, kůrvec, požár, sníh). Po těchto zásazích, jak na plochách upravených a osázených člověkem, tak na plochách ponechaných samovolnému vývoji, probíhají přirozené procesy, které se nazývají sukcese.

Sukcese vegetace je podle Frelich (2002) definována jako změna druhové skladby v čase, kdy druh nebo skupina druhů nahradí jiné. Podle toho, na jakém stanovišti k novému vývoji vegetace dochází, se odlišuje sukcese primární a sekundární. Při primární sukcesi dochází k osídlování vegetací nově vzniklých ploch, které dříve nebyly osídleny (lomy, odkaliště,...). Sekundární sukcese je takový ekologický proces, při němž se plochy dříve osídlené nově kolonizují vegetací po různém typu disturbance, jako je například požár, vichřice, škůdci nebo těžba (Frelich 2002). Na rozdíl od primární sukcese, při

sekundární sukcesi je vytvořeno biologické dědictví po předchozí vegetaci ve formě semenné banky a je již vytvořena půda (Glenn-Lewin *et al.* 1992).

Pro nový vývoj vegetace je typické střídání různých druhů rostlin, charakteristických pro různá časová období. Průběh sukcese je proto možné rozdělit do jednotlivých sukcesních stádií. Sled jednotlivých sukcesních stádií se nazývá sukcesní řada. Každá sukcesní řada začíná iniciálním stádiem (Prach *et al.* 2008) a někdy bývá ukončena klimaxem. Jehličnatý les stojí na konci sukcesní řady, protože jsou jehličnaté stromy součástí pozdně sukcesního stádia. Toto stádium bývá často konečné, protože se kvůli četnosti disturbancí nestihne vytvořit stádium klimaxové. Problematice klimaxu se v této práci nebudu věnovat podrobně, pouze se o ní stručně zmíním dále.

Někteří vědci se na sukcesi dívají jako na změnu na úrovni jednotlivých druhů, jiní jako na změnu na úrovni společenstev a ekosystému (Glenn-Lewin *et al.* 1992). Také na průběh sukcese vegetace na disturbovaných plochách existují různé pohledy. Vědci se shodují, že sukcese umožňuje obnovu vegetace po disturbanci a také, že je to proces změn určujících, jakým směrem se společenstvo bude ubírat. Dále se shodují v tom, že pionýrské druhy osidlují plochy v prvních stádiích vývoje díky dobrým disperzním schopnostem a rychlému růstu, avšak jsou nestálé nebo oportunistické. O mechanismech dalšího sukcesního vývoje pojednávají 3 základní modely (facilitační, inhibiční, toleranční), ale žádný z nich nevysvětluje celý sukcesní vývoj (Krebs 2008).

Sukcesi lesa v České republice můžeme sledovat nejen v lesích s disturbovanými plochami, ale také na nelesní půdě, tj. na opuštěných orných půdách, loukách, pastvinách nebo zbořeništích. Úspěšnému uchycení dřevin na úživných nelesních půdách brání bohaté bylinné patro, naopak na chudých půdách se mohou dřeviny uchytit snadno (Prach *et al.* 2009).

Ve své bakalářské práci bych chtěla zjistit, co je dosud známo o sukcesi vegetace na lesních plochách se smrčínami a bory v České republice, které byly narušeny vichřicí, požárem, škůdci a lidskou činností a především to, jak vypadají raná stádia vývoje jehličnatého lesa. Shrnutím těchto poznatků bych si chtěla vytvořit teoretický podklad pro diplomovou práci, ve které se budu zabývat sukcesí vegetace na pasekách borových lesů v České republice.



## 2. Disturbance

V jehličnatých lesích se mohou vyskytnout různé typy událostí, při nichž dochází k narušení krajiny, které mohou být způsobeny přirozenou nebo antropogenní činností. Tyto události se označují jako disturbance. Podle UN-ECE/FAO (2000) se disturbance lesa definuje jako narušení způsobené biotickými nebo abiotickými faktory, což má za následek smrt, ztrátu vitality, životaschopnosti nebo hodnoty stromů v lesním ekosystému.

Na jednu stranu dochází k poničení a uhynutí části vegetace, na druhou stranu však dostávají prostor nové druhy, které osídlují místa po odumřelých jedincích (Denslow 1980). Disturbance mění zdroje (světlo, voda,...) i dostupnost substrátu nebo prostředí (White & Pickett 1985), má kontrolu nad druhovou skladbou i strukturou lesů a je to hlavní síla řídící dynamiku lesů po celém světě (Frelich 2002).

Disturbance se mezi sebou liší závažností, frekvencí, velikostí, intenzitou a tím, jak ekosystém vypadá po narušení (Turner *et al.* 1998). Závažnost je vliv disturbance na ekosystém, společenstvo, i jednotlivé organismy a často bývá vztažena k intenzitě (White & Pickett 1985). Podle Frelicha (2002) se disturbance ve vztahu k závažnosti dělí do 3 kategorií. Málo závažné disturbance ničí jen malé části podrostu nebo nadrostu a mortalita vegetace je nízká. Příkladem jsou lokální požáry nebo vichřice, při kterých spadne jen pár stromů, což nemá razantní vliv na lesní krajinu (Frelich 2002). Krajinou se rozumí část zemského povrchu s charakteristickým reliéfem, která je tvořena souborem funkčně propojených ekosystémů a civilizačními prvky (Zákon č. 114/1992 Sb.). Středně závažné disturbance jsou takové, které jsou schopné zničit i celý podrost nebo nadrost, avšak zanechávají po sobě semenáčky nebo pár vzrostlých nepoškozených stromů pro následnou regeneraci. Vyčišťující těžba je jedna ze středně závažných disturbancí, protože odstraňuje stromový zápoj, ale zanechává neporušené semenáčky. Nejvíce závažné disturbance, jako je například korunový požár, ničí jak podrost, tak i nadrost (Frelich 2002) a mohou ovlivnit i charakter stanoviště (např. eroze na uvolněných plochách, změna vodního režimu stanoviště) a tedy i krajinný ráz území, popřípadě celou krajinu.

Frekvence disturbancí se může lišit v závislosti na typu lesa (Niemelä 1999) i na typu disturbance. Předpokládá se, že disturbance, které se vyskytují jen zřídka, tzn. mají nízkou frekvenci, jsou co do rozsahu a vlivu na krajinu větší (Turner *et al.* 1998). Díky vlivu člověka

na lesní ekosystém a změnám v klimatu se frekvence přirozených disturbancí zvyšuje (Jonášová *et al.* 2010).

Velikost disturbance ukazuje, jak velké území bylo narušeno (White & Pickett 1985). Nemusí to vždy znamenat, že disturbanční událost má tím horší dopad na krajinu, čím je větší její velikost (Turner *et al.* 1998).

Bohužel, o přirozených disturbančních režimech středoevropských lesů se toho ví jen málo (Splechtna & Gratzner 2005).

## **2. 1. Disturbance větrem**

Vítr a jeho různé podoby (vichřice, orkány) je v České republice nejčastějším abiotickým typem disturbance. Disturbance větrem jsou nedílnou součástí dlouhodobého vývoje a ekologie evropských lesů (Panayotov *et al.* 2011). Vítr vytváří síť stanovišť v různých fázích vývoje a díky rozdílným velikostem stromů v krajině je menší citlivost na změny frekvence větru (Frelich 2002).

Závažnost větru je přímo spojena s jeho intenzitou, proto čím větší je síla větru, tím horší dopad na les bude tato disturbance mít. Málo závažná je vichřice, při které je poničeno jen několik stromů, po kterých se vytvoří malé mezery v zápoji (Frelich 2002) a díky tomu vznikne prostor pro nové stromy, čekající v porostu zápoje. Závažnější je vichřice, která odstraňuje stromový zápoj, ale semenáčky ve spodní vrstvě zůstávají nedotčené. Při katastrofických větrných smrštích dochází k úplnému zničení zápoje a narušení podrostové vrstvy (Ulanova 2000). V porovnání s požárem má vítr mnohem menší závažnost, protože ani při nejzávažnější vichřici či orkánu, který se v České republice může vyskytnout, nedochází k úplnému zničení podrostové i nadrostové vrstvy (Frelich 2002).

Na rozsahu poškození lesa větrem má velký podíl tvarování krajiny - topografie. Dalšími faktory ovlivňujícími poškození stromů větrem jsou vlastnosti půdy a s tím spojená hloubka kořenového systému stromů. Písčité půdy zajišťují stromům největší stabilitu, neboť v nich dochází k hlubokému zakořenění, na rozdíl od zamokřených půd (Frelich 2002). Také vlastnosti dřeva, různá onemocnění stromů, počasí a další faktory mají vliv na rozsah větrné disturbance (King 1986).

Rychlost větru může být vysoká v jakékoli části krajiny, závisí na úhlu dopadu větru na povrch země (Frelich 2002). Rychlost větru je nejvyšší v zápoji stromů (King 1986), a z toho vyplývá, že vegetace žijící pod zápojem je větrem ovlivněna méně a vznikají tím i menší poškození (Ulanova 2000).

Po větru zůstávají na zemi popadané stromy, jejichž větvičky jsou potravou pro lesní zvěř, a tento opad zároveň chrání semenáčky stromů před herbivorií (Frelich 2002).

Při silných větrných smrštích dochází ke zlomení kmene nebo vyvrácení celého stromu z půdy. V mezerách po zlomených a vyvrácených stromech se zvyšuje druhová diverzita vegetace (Ulanova 2000). Vývraty vytváří vhodné podmínky (tzn. více světla, odkrytá minerální půda) pro podrostovou vegetaci, díky kterým mohou světlomilné druhy později dosáhnout do výšky zápoje (Firm *et al.* 2009). Jakmile v lese jednou vznikne mezeřa, dostává se většího tlaku větru na okolní stromy a tím se zvyšuje pravděpodobnost, že dojde k dalším vývratům. Velikost mezer se následně zvyšuje v závislosti na rychlosti větru (Panferov 2008).

## **2. 2. Disturbance škůdci**

Lesním škůdcem je organismus (živočich, houba, rostlina), který nějakým způsobem ovlivňuje a narušuje lesní krajinu. Nejznámějším, nejčastějším a také nejdiskutovanějším škůdcem v České republice je beze sporu lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.), nazývaný též jako kůrovec, který je nedílnou součástí jehličnatých lesů a obzvláště těch smrkových, v horských oblastech. Kůrovec při normální velikosti populace pomáhá udržovat lesní dynamiku, protože napadá pouze stromy poškozené, mrtvé nebo málo vitální a uvolňuje tím tak prostor pro růst nových stromů (Jonášová & Prach 2004). To ale neplatí v situaci, kdy dojde k přemnožení kůrovce – v tomto případě jsou napadeny všechny stromy, i ty živé a zdravé.

Některé faktory, jako je například teplé a suché počasí, mají pozitivní vliv na zvyšování populace kůrovce. Lesy, které jsou ovlivněné činností člověka, tzn. naprostá většina našich lesů, jsou více náchylné k napadení kůrovcem a tím se zvyšuje i šance k propuknutí kůrovcové kalamity (Jonášová & Prach 2004). Frekvence poškození lesa

kůrovcem se zvyšuje i kvůli klimatickým změnám a znečištěnému ovzduší, protože se díky tomu lesy stávají méně odolnými (Jonášová & Prach 2008).

Na rozdíl od ostatních disturbancí, při kterých je poškození stromů vedoucí k jejich smrti téměř okamžité, u kůrovce probíhá destrukce stromů postupně. Kůrovec přerušuje cévní svazky stromu a napadené stromy v prvním roce po ataku ztrácí část jehličí a tím dochází k pozvolnému otevírání zápoje. S časovým odstupem od poškození se u již mrtvého stromu kompletně otevře celý zápoj a postupně se, i díky přispění větru, ulamují větve i části kmenů (Jonášová & Prach 2008).

Lýkožrout, a ani celá čeleď kůrovců (Scolytidae), nejsou jediní hmyzí škůdci jehličnatých lesů. Dalším lesním škůdcem, který se vyskytuje hlavně v nižších polohách v borových i smrkových lesích, je bekyně mniška (*Lymantria monarcha* L.). Přemnožení tohoto motýla způsobí odstranění jehličí a pupenů, tzn. dojde k defoliaci. Kromě bekyně do skupiny hmyzích škůdců dále patří bourovec borový, lišaj borový, sosnokaz borový, klikoroh borový, pilatka smrková, ploskohřbetka smrková, tesařík a další.

Kromě hmyzích škůdců způsobuje narušení lesní vegetace také lesní zvěř, a to hlavně, když je přemnožená. Zvěř ohryzává a okusuje stromy a okolní vegetaci a způsobuje tak jejich poškození. Okus semenáčků herbivorními savci může zapříčinit jejich špatný růst a při opakovaném okusu i jejich úhyn (Bergquist & Örlander 1998a). Ohryzáváním kůry stromů se stromy přímo nezabíjí, ale zvyšuje se tím riziko napadení jiným patogenem (např. hniloba, houba, hmyz), který smrt stromu způsobit může. Spásání a okusování má také pozitivní dopad na vegetaci, protože ovlivňuje její strukturu, dynamiku a zajišťuje heterogenitu (Putman 1996). Díky herbivorii se sníží hustota olistění a do podrostu vnikne více světla, čímž se zvýší vegetace (McEvoy *et al.* 2006). Herbivorie se co do intenzity řadí mezi nízko intenzivní disturbance. K většímu ovlivnění budoucí skladby lesa by mohlo dojít jen v případě, že by herbivorie pokračovala po několik desetiletí, a tím by se zabránilo úspěšnému vývoji a růstu semenáčků do zápoje stromů (Frelich 2002).

## 2. 3. Disturbance ohněm

Požár patří mezi významné disturbance jehličnatého lesa. V boreálních lesích jsou požáry nejdůležitějším přirozeným jevem narušujícím lesní ekosystém, avšak ve středoevropských lesích je tento fenomén nahrazen větrem a škůdci. Za vznikem požáru může být jak lidský faktor (úmyslně i neúmyslně založený požár), tak i přirozené zapálení od blesku. Velký vliv na založení a šíření požáru má sucho a vítr.

Požáry mohou být různých typů a liší se závažností, frekvencí, intenzitou a výskytem. V suchých borových lesích je požár častý a opakuje se s četností v řádu desítek let. Na půdách vlhčích, mesických, je interval mezi požáry delší než v suchých lesích, ale kratší než v lesích na mokřích půdách, kde k požárům téměř nedochází (Niemelä 1999). Intenzita požáru se vztahuje k délce plamene – čím větší plamen, tím více tepla se vydá a tím je i větší intenzita (Frelich 2002). Nízko intenzivní požáry odstraní jen malou část organické vrstvy (Hille & den Ouden 2004). Zajímavé je, že požáry, které jsou málo intenzivní, mohou být velmi závažné. Taková situace může nastat na půdách s vysokou vrstvou organické hmoty (skály, bažiny), kde je hodně mechu. Požár s nízkou intenzitou zde zabíjí kořenový systém a výsledkem je velmi vysoká úmrtnost stromů (Frelich 2002).

Závažnost požáru se nechá zjistit podle průměrné tloušťky organické vrstvy, která zůstala na stanovišti po posledním požáru (Lecomte *et al.* 2005). Závažnost požáru je trojího typu: nízká, střední a vysoká. Požár s nízkou závažností bývá, co do rozsahu, jen na několika malých plochách. Postihuje a ničí nadrost i podrost, ale na ráz okolní krajiny to nezanechává velký dopad. Středně závažný požár je povrchový požár, který ničí podrostovou vrstvu se semenáčky, ale stromový zápoj zůstává nedotčený. Do nejzávažnějších požárů patří korunový požár, který zabíjí nadrostovou i podrostovou vrstvu (Frelich 2002) a který díky následné erozi půdy a změně vlhkostního a teplotního režimu lokality může ovlivnit i krajinný ráz postižené oblasti.

Při požárech, kdy se zničí a odstraní klenba stromů, dochází ke změnám na úrovni půdy a otevírá se tak prostor pro semenáčky. Regenerace ploch po požárech může probíhat díky stromům, které zůstaly téměř nebo částečně neporušené s nepoškozenou semennou bankou ukrytou v šišticích. Tyto stromy, ale také i ohořelé pahýly stromů, vrhají

stín, ve kterém je dobré mikroklima pro semenáčky v suchém a teplém období (Carleton & MacLellan 1994).

Po požárech lépe regenerují borové lesy, protože borovice je světlomilná, na rozdíl od smrku, který preferuje stín, a má tak díky náhlé změně světelných podmínek horší regeneraci (Gromtsev 2002).

O různých typech požárů jsem se zmínila v souvislosti se závažnostmi. Požáry se dají také rozdělit na podpovrchové, povrchové a korunové. Podpovrchové požáry jsou typické pro oblasti se silnou organickou vrstvou. Dochází zde ke vzplanutí a hoření rašeliny společně s kořeny rostlin. Na rozdíl od zbývajících dvou typů se vyskytují velmi zřídka. Povrchové požáry spalují půdu, humus, podrostové keře (Gromtsev 2002) a odstraňují invadující druhy stromů (Frelich 2002). Tento typ požárů je v lesích, kde podrostu typicky dominují trávy a zápoj není dost hustý pro korunové požáry. Korunové požáry jsou nejzávažnějším typem požárů. Hlavním palivem jsou koruny stromů a kmeny a po povrchových požárech jsou druhým nejčastějším typem, jak dokládá Gromtsev (2002).

## **2. 4. Disturbance těžbou**

Lesní těžba je antropogenně způsobená disturbance, která je nedílnou součástí lesního hospodářství. Cílem těžby, mimo ekonomických důvodů, je zvýšení stability, odolnosti a heterogenity lesní krajiny a odstranění stromů narušených přírodními disturbancemi (hmyz, vítr,...) či jinak poškozenými a nemocnými ([www.lesy.cz](http://www.lesy.cz)).

Při odstraňování stromů s použitím lesní techniky se mechanicky naruší podrostová vegetace a povrch půdy, a tím dochází ke změnám v půdním mikroklimatu (Carleton & MacLellan 1994). Pokud se odstraní nebo destruuje všechno, co je na zemi spadeno (větve, stromy,...), dojde ke změnám, při kterých mohou některé druhy i lokálně vyhynout (Niemelä 1999). Po těžbě zůstává pouze malá vrstva organické půdy, takže nově vzniklé paseky jsou ochuzené o živiny (Carleton & MacLellan 1994). Díky těžbě se snižuje schopnost přirozené regenerace vegetace, protože po odstranění veškerého dřeva dochází k náhlé změně

světelného režimu, chybí chráněná mikrostanoviště pro semenáčky (Jonášová *et al.* 2010) a semenná banka pasek je navíc velmi chudá (Carleton & MacLellan 1994).

Následky přirozených disturbancí se zabývá záchranná těžba, která patří mezi tradiční lesnické techniky v Evropě. Napadené, poškozené a mrtvé stromy se pokácí a odstraní, aby nemohlo dojít k eventuelnímu šíření škůdců na okolní stromy. Tento způsob těžby, ač velmi využívaný, má větší a škodlivější dopad na vegetaci než disturbance samotná. Vyčištění ploch po větrných smrštích je ideální provádět pouze v případě, pokud v místech není žádná přirozená regenerace, ale je přítomna dostatečná semenná banka (Jonášová *et al.* 2010). V chráněných oblastech by se mělo zvážit odstranění mrtvých a poškozených stromů kvůli negativnímu účinku těžby na přirozenou regeneraci a biodiverzitu vegetace, což dokládá výzkum ze Šumavského národního parku (Svoboda *et al.* 2010).

Ve vybraných místech borových (a hlavně lužních) lesů se provádí velmi radikální zásah do lesní krajiny. Stromy se pokácí, pařezy se odfrézují a před nasazením stromků se paseka ještě zoře. Odstraní se tím přirozený nálet dřevin i bylin, čímž se zabrání regeneraci původní vegetace a dá se tak prostor ruderálním a invazním druhům. Tento způsob se nazývá velkoplošná příprava půdy (Prach *et al.* 2009). Vyfrézování jako drastická metoda obnovy lesa je důležité pro semena raně sukcesních druhů, která by jinak měla problém vyklíčit. Proto by se tato metoda měla používat jen k obnovení ploch s druhy s vytrvalou semennou bankou, protože pro druhy s nedostačující semennou bankou by tento zásah byl velmi škodlivý (Pykälä 2004).

Co do závažnosti vzhledem k následné obnově lesa může být těžba středně závažná i vysoce závažná. Středně závažná může být například vyčišťující těžba, která odstraní jen stromové patro a podrost nechá téměř nedotčený. Vysoce závažným způsobem těžby je například dříve jmenovaný způsob, při kterém se použije frézování a tím se zničí jak podrostová vrstva, tak i nadrostová.

## 2. 5. Interakce mezi disturbancemi

Disturbance mezi sebou vzájemně interagují a velmi často se stává, že po jedné disturbanci následuje další disturbance. Kombinace různých disturbancí má i různě závažný dopad na lesní vegetaci.

Velmi častou kombinací je disturbance větrem následovaná kůrovcovou kalamitou. Po vichřici zůstane na zemi hodně mrtvého dřeva, které se stane útočištěm a potravou kůrovce. Čím více je spadeného a poškozeného dřeva, tím se populace kůrovce bude rozrůstat, až dojde k napadení zdravých stromů a k následné kalamitě (Eriksson *et al.* 2005). Zvýšené riziko výskytu a přemnožení kůrovce může nastat i po požáru. Stromy, které jsou oslabené požárem, jsou více náchylné na atak kůrovce. Po intenzivnějších a závažnějších požárech vzniká více vhodných míst pro zvýšení jejich počtů (Schwilk *et al.* 2006).

Dalším příkladem je kombinace vichřice - požár. Vichřice po sobě zanechává velké množství spadené dřevní hmoty (větve, kmeny) a tím vzniká větší pravděpodobnost požáru i v lesích, které za obvyklých podmínek nejsou tolik hořlavé (Frelich 2002). Kombinace těchto dvou disturbancí může působit i v opačném pořadí. Požár spálí a poškodí stromy, které se tím stávají náchylnými na vichřici (Frelich 2002).

Díky kombinacím disturbancí se zvyšuje jejich intenzita a dochází k ovlivnění a poškození větší oblasti, než kdyby se v dané oblasti vyskytla disturbance jen jednoho typu.



### 3. Vývoj lesa na různě disturbovaných plochách

V různých typech jehličnatého lesa se vývoj vegetace liší v závislosti na disturbanci, která tomu předcházela. Vývoj lesa probíhá odlišným způsobem na plochách, kde vlivem disturbance došlo k úplnému odstranění vegetace, na rozdíl od ploch, kde byla vegetace odstraněna pouze částečně (odstranění pouze stromového patra).

K úplnému odstranění vegetace dochází na plochách narušených těžbou, které mohla předcházet přirozená disturbance (škůdci, vichřice). Schopnost následné přirozené regenerace na pasece se díky těžbě snižuje a zároveň se úplně mění podmínky prostředí. Těžbou se naruší půda a zvýší se dostupnost světla (Jonášová *et al.* 2010). Po odstranění vegetace se také na otevřenou plochu zvýší přísun srážek a může docházet k zamokřování pasek. Dále dochází ke změně klimatických podmínek s velkými teplotními rozdíly v průběhu dne (Šmilauer 1990). Kvůli úplnému odstranění vegetace se všechny druhy musí na paseku dostat nově. Díky tomuto zásahu chybí vhodné prostředí pro přirozenou regeneraci a růst cílových druhů (Svoboda *et al.* 2010). Tyto druhy, respektive často se jedná pouze o jeden druh, se na paseku uměle vysází a vzniká tak monokultura. Nejčastějším typem jsou v České republice smrkové monokultury (Jonášová & Prach 2004).

Pokud v lese dojde jen k částečnému odstranění vegetace, například po poškození stromového patra (po kůrovci, vichřici), les bude regenerovat a vyvíjet se odlišným způsobem, než jak se tomu děje po úplném odstranění vegetace. Po odstranění stromového patra se zvýší množství světla dopadajícího na podrost. Díky tomu se navýší počet světlomilných druhů (Firm *et al.* 2009) a druhy stínomilné se dočasně potlačí. Regenerace a vývoj druhů na plochách s odstraněným stromovým patrem bude probíhat z podrostové vegetace, protože ta zůstala nepoškozena. Je proto velká pravděpodobnost, že tento nový les, regenerující z podrostu, bude stejný jako les původní.

#### 3. 1. Předpoklady pro vývoj nového lesa

Vývoj lesa na disturbovaných plochách bude probíhat v závislosti na různých abiotických i biotických faktorech. Dostupnost semen, vhodné stanoviště a stanovištní historie jsou důležité faktory, které mohou ovlivnit vývoj nového lesa.

### 3. 1. 1. Dostupnost semen

Zásadním faktorem pro vývoj lesa je zdroj semen, jeho dostupnost a vzdálenost od paseky (Dzwonko & Loster 1992). Zdroj semen může být uložen v půdní semenné bance umístěné na povrchu půdy nebo přímo v půdě. Vytrvalou semennou banku mají hlavně raně sukcesní druhy rostlin a druhy, které vyžadují pro svůj růst světlo. Tyto druhy se však na regeneraci vzrostlého lesa nepodílí nejvyšší měrou. Pozdně sukcesní druhy dřevin, tj. cílový druh jehličnatého lesa (např. smrk), semennou banku v půdě netvoří, stejně tak tomu je i v případě stínomilných druhů lesního podrostu. Půdní semenná banka je tedy důležitá pro zachování skladby podrostových druhů (bylin) po disturbancích půdy po těžbě (Zobel *et al.* 2007). Jehličnaté stromy mají pouze nadzemní semennou banku ukrytou v šištících (Frelich 2002).

Rozšíření druhů je také limitováno velikostí plochy, která byla narušena. Menší plochy se snadněji a rychleji osidlují i díky více dostupnějším zdrojům z okolní vegetace a je i větší pravděpodobnost, že se na ploše obnoví původní vegetace (Dovčiak *et al.* 2005). Na rozdíl od toho, na velké disturbované plochy se snadno šíří ruderalní druhy rostlin, které mohou svojí expanzí zabránit uchycení a růstu semenáčků stromů (Prach & Řehouňková 2006).

Semena různých druhů rostlin jsou uzpůsobena pro různé způsoby šíření. Malá, lehká semena bylin a raně sukcesních druhů dřevin jsou ve velké míře šířena větrem, a to i na velké vzdálenosti (Pykälä 2004). Jehličnaté druhy stromů jsou také šířeny větrem, ale jen na krátké vzdálenosti (v řádu jednotek až desítek metrů, zřídka stovek). Druhy, které se velmi dobře šíří větrem na delší vzdálenosti (stovky metrů až kilometry), mají velkou schopnost kolonizovat narušenou plochu (Prach & Pyšek 1999). Některé druhy rostlin se mohou šířit i za pomoci lesní zvěře, ať už na jejich srsti nebo endozoochorně. Myrmekochorii, neboli šíření diaspor pomocí mravenců, je v lesích také možno pozorovat. Šmilauer (1990) ve své práci uvedl, že vegetace mladých pasek více vykazuje šíření semen ektozoochorií a myrmekochorií, zatímco u starších pasek se zvýšil počet druhů s endozoochorií. Stejně tak může být disperzním vektorem, i když ne tak častým, člověk, a popřípadě i lesní technika.

Na vývoj lesa má významný vliv okolní vegetace, protože velkou měrou ovlivňuje druhovou skladbu regenerujícího stanoviště. Různé studie ukázaly, že zdroje diaspor z okolní vegetace a intenzita jejich šíření ovlivňují narušená stanoviště zásadním způsobem (Prach &

Řehouňková 2006). Některé druhy rostlin objevující se na narušených plochách mohou mít negativní vliv na ustanovení a vývoj semenáčků jehličnanů. Jednou z těchto rostlin je třtina (*Calamagrostis* spp.), která je vysoce expanzivní a díky své pokryvnosti je schopná úplně zastavit nebo pozdržet sukcesí (Prach 2003).

### 3. 1. 2. Vhodné stanoviště

Dalším předpokladem pro vývoj nového lesa je vhodná plocha k uchycení diaspor. Po disturbancích různého typu vznikají úplně nebo alespoň částečně otevřené plochy, které se okamžitě začínají zaplňovat vegetací (ze semínek, klíčků,...) (Frelich 2002). Hlavní faktory, které ovlivňují ustanovení a vývoj semenáčků, jsou klimatické podmínky místa (teplota, srážky, vítr), vlastnosti půdy (struktura, živiny, dostupnost vody), topografie oblasti a přítomnost zvěře. Otevřená plocha nabízí semenáčkům hodně světla pro růst, ale také zvýšení dostupnosti dusíku a vody (Heinrichs & Schmidt 2009), na rozdíl od ploch s uzavřeným zápojem stromů. Všechny semenáčky pro vývoj potřebují vodu. Pro smrkové lesy obecně platí, že se vyskytují na vlhčích půdách, na rozdíl od borových lesů, které rostou na půdách sušších (Levula *et al.* 2003).

Dostupnost živin je pro vývoj nové lesní vegetace důležitá. Nově otevřené plochy po těžbě mají dostatek živin díky náhlé změně podmínek (Šmilauer 1990). Na plochách, které jsou vlhké a s vyšším množstvím živin, dochází k expanzím bylinné vrstvy (hlavně trávy), díky které je zabráněno ustanovení a růstu lesních dřevin (Prach 2003). Semenáčky borovice pro svůj růst potřebují hodně světla dopadajícího na povrch země a preferují půdu, kde je odstraněná humusová vrstva, díky které mají přístup k minerální vrstvě půdy (Hille & den Ouden 2004). Proto borovice velmi dobře rostou na plochách po disturbancích narušujících půdu (požár, těžba). Na rozdíl od toho, nejpreferovanějším prostředím pro růst smrku je rozkládající se dřevo a smrkový opad, ale může vyrůstat i na mechu (Jonášová & Prach 2004; Svoboda *et al.* 2010). Kvůli své stínomilnosti se vyvíjí smrk spíše v zástínu (např. pod mrtvou klenbou stromu po kůrovci) (Jonášová & Prach 2004), ale pro vyklíčení světlo potřebuje (Svoboda *et al.* 2010).

Přítomnost lesní zvěře v místech, kde jsou semena a semenáčky stromů, může způsobit jejich špatný růst a někdy i úhyn (Bergquist & Örlander 1998a). Kvůli tomu dochází ke zpomalení vývoje lesa. Pokud se eliminuje okus a spásání zvěří (např. oplocením), zvýší se

pravděpodobnost přežití semenáčků i mladých stromků (Prach *et al.* 1996). Před poškozením zvěří můžou semenáčky ochránit také spadlé větve či jiný dřevní opad (Jonášová *et al.* 2010). Stejně tak se poškození sníží, pokud je okolní vegetace vyšší než semenáčky samotné (Bergquist & Örlander 1998b).

### **3. 1. 3. Historie stanoviště**

Pro vývoj nového lesa na disturbované ploše je také důležitá historie této plochy. Rostlinná skladba původního lesa a stejně tak i historie lesa má velký podíl na tom, jak bude nové stanoviště (paseka) vypadat (Neuhäuslová & Wild 2001) a dále se vyvíjet. Závažnost disturbance ovlivní, jaké druhy se v novém lese budou vyskytovat. Pokud v lese dojde k disturbanci, která odstraní nadrost i podrost (těžba), pak původní pozdně sukcesní druhy budou nahrazeny raně sukcesními (Frelich 2002). K této situaci by ovšem došlo pouze v případě, pokud by se vytěžená plocha dále nechala bez zásahu. To je na našem území téměř nemožné, protože z lesního zákona vyplývá povinnost nově vzniklou paseku do dvou let osázet (Prach *et al.* 2008). A také se někdy stává, že některé odtěžené plochy regenerují pomocí vysázení jiných druhů, než těch původních (Niemelä 1999).

## 4. Přístup k disturbovaným plochám

Pohled veřejnosti na disturbance narušující lesní krajinu je z velké části negativní. Disturbance jsou obecně považovány za problém, který je potřeba rychle vyřešit a pokusit se napravit způsobené škody. Po přirozených disturbancích se obvykle používá záchranná těžba, kdy se postižené plochy vykáčí (Jonášová & Prach 2008) a nově osází. V obhospodařovaných lesích je tento postup běžnou součástí lesnické praxe. Osázené plochy se často oplotí, aby se zamezilo okusu stromků zvěří a přežilo jich tak co nejvíce pro budoucí produkci dřeva.

Záchranná těžba a následné osázení jako způsob umělé obnovy plochy by se však neměl provádět v národních parcích, protože se tím pozastaví spontánní obnova lesa (Jonášová & Prach 2008) a dojde k poškození raných vývojových stádií (např. smrkových semenáčků). Na přirozenou disturbance by se mělo pohlížet jako na přírodní proces zajišťující heterogenitu prostředí a tím i jeho vyšší odolnost. Jonášová & Prach (2004) zkoumali regeneraci horského smrkového lesa na Šumavě po kůrovcové kalamitě a došli k závěru, že by kůrovec měl být považován za nástroj k znovuoobnovení původního charakteru lesa, který byl v minulosti změněn díky působení lidské činnosti. Proto je lepší ponechat kůrovcem postižený smrkový les bez zásahu, aby se zachovala druhová skladba a les byl schopný přirozené obnovy (Jonášová & Prach 2008). I v některých hospodářských lesích by byla přirozená obnova možná a navíc i ekonomicky výhodnější než umělé osázení, bohužel tento způsob mezi lesníky stále přetrvává (Prach *et al.* 2009).

Umělé zalesňování by se mělo provádět převážně na plochách, o kterých se ví, že zde přirozená obnova lesa neproběhne. Lesy, které jsou uzpůsobené na těžbu dřeva, vznikly výhradně umělým zalesněním jedním typem dřeviny. Díky tomu jsou tyto monokultury náchylnější na jakékoli poškození. Proto by se měla dát, alespoň některým lesům, šance na jejich přirozenou obnovu, která se stále častěji uplatňuje i v jiných vyspělých zemích (Prach *et al.* 2009).

V národních parcích, a to hlavně v jejich prvních zónách, by se vegetace měla ponechat bez zásahu a to i po přirozených disturbancích. Naopak ve většině kulturních lesů by se nějaké zásahy provádět měly, ale tyto zásahy by měly mít přírodě blízký charakter (Prach *et al.* 2009).

## 5. Sukcese vegetace na disturbovaných plochách

Po disturbancích různého typu zůstávají v lese poškozené nebo úplně zničené plochy, které ihned po narušení začínají znovu regenerovat. Průběh sukcese vegetace na plochách s odstraněnou veškerou dřevní hmotou a narušenou vegetací (např. po těžbě) se liší od stanovišť, kde jsou k dispozici mrtvé stromy (popadané i stojící). Po těžbě dřeva i různých přirozených disturbancích zůstávají na plochách zbytky dřeva, které se z těchto míst odstraní, aby nedošlo k rozmnožení kůrovců. Na některých plochách se společně s odstraněním dřeva odstraní i veškerý podrost (např. při velkoplošné přípravě půdy), na jiných plochách se podrostová vegetace ponechá. Na plochách s veškerou odstraněnou vegetací probíhá následný vývoj pomocí osázení povětšinou jedním nebo jen pár druhy, další vegetace se na plochy dostává z půdní semenné banky a z okolních zdrojů.

### 5. 1. Studium sukcese v České republice

Sukcesí vegetace na pasekách se ve své diplomové práci zabýval Šmilauer (1990), jehož práce se týkala pasekové vegetace CHKO Křivoklátsko. Z fytoocenologických snímků zjistil, že na proměnlivosti pasek se nejvyšší mírou podílí stáří paseky a stanovištní podmínky (posun od vlhčích půd k sušším). Na mladých pasekách je více živin a zůstávají na nich z počátku i druhy z původního podrostu. Hlavní sukcesní vývoj na pasekách začíná iniciálním stádiem, kterému dominují acidofilní druhy (např. *Senecio sylvaticus*), po několika letech se objevují porosty s převahou vytrvalých bylin (např. *Epilobium montanum*), pozdní stádia jsou charakteristická travinami (např. *Calamagrostis epigejos*) a tato fáze trvá delší dobu na živinami chudých půdách. Poté nastupuje keřové a stromové patro. Šmilauer (1990) dále ve své práci poukázal na problémy při klasifikaci pasekových společenstev, protože se používáním lesní techniky vytváří nové podmínky pro druhy vázané na terénní nerovnosti a tím se heterogenita pasek ještě zvyšuje.

O pasekové vegetaci Železných hor a její sukcesí pojednává Neuhäuslová (1995), která svůj výzkum zahájila v 80. letech po větrných kalamitách devastujících smrkové monokultury. Nově vzniklá paseková společenstva byla hodně rozmanitá, protože smrkové monokultury se vysazovaly (a nadále vysazují) na místech bučin, jedlin, a dalších typů lesní

vegetace. Na pasekách v Železných horách Neuhäuslová rozlišila 13 vegetačních jednotek, naprostá většina z nich patří do třídy *Epilobietea angustifolii*.

Petřík (2000) se v diplomové práci zaměřil na lesní a pasekovou vegetaci Ještědského hřbetu. Z fytocenologických snímků zjistil, že největší plochu zabírali lesní kulticenózy. Ze závěru jeho práce vyplývá, že druhové složení pasek závisí na původní skladbě lesního porostu, půdních vlastnostech a sukcesním stáří paseky, způsobu použité těžby i míře disturbance zvěří. V průběhu sukcese se na pasekách hromadil dusík a uhlík, což bylo v souladu se sukcesí na opuštěných polích. Rychlost sekundární sukcese na pasekách je velká hlavně v iniciálních stádiích nezávisle na půdním substrátu a až v pozdějších fázích probíhala sukcese rychleji na bohatších půdách na rozdíl od chudých půd, kde probíhala sukcese pomaleji. Dále nastal problém při nalezení typických druhů pokročilých stádií, protože na tyto místa neustále pronikaly i druhy mladších sukcesních stádií. Petřík (2000) zjistil, že mnoho bylin se na paseku dostalo díky těžbě nebo sklizni dřeva.

Studiem sukcese vegetace na pasekách po kůrovci v Šumavském národním parku se zabývali Jonášová & Prach (2004, 2008). Ve studii publikované v roce 2004 mezi sebou porovnávali schopnost ustanovení a přežití semenáčků stromů na 3 typech stanovišť, kterými byly mrtvý smrkový les po kůrovci zanechaném bez zásahu, dále část lesa, kde byly po kůrovci stromy pokáceny a odstraněny a zamokřený smrkový les, který atak kůrovce částečně přežil. Zjistili, že v části lesa zanechané bez zásahu dobře regeneroval smrk (*Picea abies*) a jeřáb (*Sorbus aucuparia*), zatímco ve vykácené části lesa bylo smrku a jeřábu méně, zato zde byly přítomné dřeviny jako topol (*Populus tremula*), bříza (*Betula pubescens*) a vrba (*Salix aurita*). Dále výzkum ukázal, že původní druhy smrkového horského lesa dobře regenerují pod mrtvým stromovým zápojem a také, že ustanovení semenáčků smrku závisí na typu prostředí - nejlépe regenerují na rozkládajícím se dřevě a smrkovém opadu.

Jonášová & Prach ve studii z roku 2008 mezi sebou porovnávali stejná stanoviště, jako v předchozím výzkumu, ale tentokrát na úrovni bylinného a mechového patra. Výsledky ukázaly, že těžba má negativní vliv hlavně na mechové patro. Byliny i mechy typické pro smrkový les přežily dobře pod mrtvým zápojem stromů. Po těžbě expandovaly trávy (*Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*). Výzkum ukázal, že lesy zanechané po kůrovci bez zásahu mají šanci se vyhnout pionýrské fázi sukcese a jsou schopné okamžitě regenerovat a vyvíjet se směrem k lesu, na rozdíl od vykácených ploch.

Popisem pasekové vegetace se kromě výše zmíněných zabývali také Neuhäuslová & Wild (2001), kteří zkoumali nejčastější společenstvo pasek v České republice, a to konkrétně společenstvo s dominující třtinou chloupkatou (*Calamagrostis villosa*). Výsledkem jejich výzkumu bylo popsání dvou nových fytoocenologických jednotek.

Dalším, kdo popisoval pasekovou vegetaci, a to vegetaci Českého lesa, byla Eltsova (2006). Její výzkum byl zaměřen na paseky horských oblastí po holoseči a hlavně na asociaci *Junco effusi-Calamagrostietum villosae*, u které rozlišila a popsala novou podjednotku.

Výčet studií o pasekové vegetaci a její sukcesi není nijak zdlouhavý, protože vegetace lesních pasek a narušených stanovišť v lesním prostředí stála dlouhou dobu stranou výzkumu. Ač se v této době u nás už najdou některé studie pojednávající o pasekové vegetaci, pro podrobnější zhodnocení je ještě málo dat (Šmilauer 1990). Zvláště chybějí studie, které se zabývají sukcesí na narušených plochách v oblastech lesů s *Pinus sylvestris*.

## 5. 2. Průběh sukcese

Na nově disturbovanou plochu (paseku) nejprve nastupují ruderalní druhy bylin a jsou tak prvními kolonizátory tohoto stanoviště (McEvoy *et al.* 2006). Mezi ruderalní druhy patří starčeky (*Senecio* spp., Asteraceae), jednoleté byliny, které jsou dominantními druhy pasek v jejich iniciálních sukcesních stádiích (Prach *et al.* 2008). Po jednom až třech letech od těžby jsou tyto prvotní kolonizátoři postupně nahrazováni dvouletými byliny a bylinnými trvalkami (Šmilauer 1990), jako jsou vrbka úzkolistá (*Epilobium angustifolium*), metlička křivoloká (*Avenella flexuosa*), třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*) na pasekách nižších poloh, nebo třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) na pasekách vyšších poloh (Prach *et al.* 2008). McEvoy *et al.* (2006) považuje za jejich funkci zarůstat narušenou a na živiny chudou půdu a připravit tak lepší podmínky pro další druhy. Ruderalní druhy mohou v raných stádiích sukcese ochránit stanoviště před erozí (Prach 2003). Tato vegetace přetrvává na pasekách obvykle tři až sedm let (Ellenberg 1996, cit. dle Chytrý 2009), pokud se sukcesní vývoj nepozastaví díky expanzivním travinám, které jsou zmíněné výše. V sukcesním vývoji se dále uplatňují polokeře, příkladem je ostružiník (*Rubus* spp.) a keře a na to navazují raně sukcesní druhy dřevin. Velmi častými raně sukcesními dřevinami jsou bříza (*Betula* spp.), topol



(*Populus tremula*), vrba jíva (*Salix caprea*), bez (*Sambucus* spp.), jeřáb (*Sorbus* spp.) (Prach *et al.* 2008). Všechny tyto výše zmíněné druhy rostlin, od ruderálních druhů bylin až po raně sukcesní dřeviny, se velmi dobře šíří větrem (ale i zvěří), protože mají hodně malých lehkých semen (Heinrichs & Schmidt 2009). Posledním stádiem vývoje vegetace na disturbované ploše jsou pozdně sukcesní druhy dřevin. V jehličnatých lesích České republiky jsou cílovými druhy dřevin hlavně smrk ztepilý (*Picea abies*) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*).

Tento průběh sukcese je však idealizovaný, protože jen některé paseky se do posledního stádia dostanou (Šmilauer 1990, Petřík 2000).

### 5. 3. Klimax

Sukcesní stádia jehličnatého lesa přecházejí od iniciálních stádií přes raně sukcesní až k pozdně sukcesním, poté se jen v málo případech vytváří stádium klimaxové. Za klimax je považováno konečné stádium sukcesního vývoje, které je v rovnováze s okolním prostředím, a to hlavně s jeho klimatem, a ve kterém jsou druhy nejlépe přizpůsobené na danou oblast (Krebs 2008). Klimaxové lesy jsou lesy staré a stabilní, ve kterých už neprobíhají žádné další sukcesní procesy. Typické klimaxové druhy jsou takové, které jsou schopny růstu a reprodukce pod zápojem stromů (Frelich 2002). Za klimaxová společenstva jehličnatých lesů jsou u nás považovány smrčiny horských oblastí, například na Šumavě (Jonášová & Prach 2008). Dosažení klimaxové fáze v lesních společenstvech může trvat velmi dlouhou dobu, i několik století (Prach 2003). Díky lidskému zásahu do krajiny a častějším disturbancím je šance, že se les stane klimaxovým, opravdu malá. Otázkou zůstává, jestli v dnešní době mají klimaxové lesy u nás ještě šanci přežít, protože se druhy klimaxových společenstev hůře šíří tím spíše, že těchto společenstev je poskrovnu (Prach *et al.* 2008). Velmi často je tedy pozdně sukcesní fáze posledním sukcesním stádiem vývoje lesa.

Problematikou klimaxu se zabývalo a stále zabývá mnoho vědců, protože toto téma je velmi diskutabilní a rozsáhlé a není možné z něj vyvodit obecně platné závěry.

## 6. Metody studia sukcese

Studium sukcese vegetace se nejčastěji provádí pomocí fytoecologického snímkování různě starých sukcesních stádií, díky kterému se dá posoudit, jaké změny ve společenstvu nastaly (Petřík 2000). Velikost fytoecologických snímků závisí na typu zkoumané vegetace (Chytrý & Otýpková 2003) a z toho vyplývá, že například pro výzkum prameništní vegetace budou použity menší rozměry plochy než pro lesní vegetaci. V případě zaznamenávání lesní vegetace se velikost ploch pohybuje obvykle v rozpětí od 100 m<sup>2</sup> do 400 m<sup>2</sup> a velikost pozemků na disturbovaných plochách (paseky, holiny) je v rozpětí od 1 m<sup>2</sup> (např. pro spáleniště) do 25 m<sup>2</sup> (většina ploch). Pomocí těchto rozměrů fytoecologických snímků studoval a zkoumal sukcesi na pasekách Ještědského hřbetu Petřík (2000). Pokud chceme jednotlivé pozemky dané vegetace mezi sebou porovnávat, musí být všechny tyto plochy stejně velké (Chytrý & Otýpková 2003). Vývoj vegetace se zaznamenává pomocí opakovaných zápisů fytoecologických snímků na trvalých plochách nebo snímkováním různě starých sukcesních stádií se srovnatelnými stanovištními poměry, popřípadě kombinací těchto metod (Prach *et al.* 2008).

Trvalé plochy jsou takové plochy, na kterých měření probíhá opakovaně v určitém časovém intervalu, což při dlouhodobém pozorování podává obraz o kompletní historii vývoje stanoviště. Díky dlouhé době měření, což je v případě sukcese lesa více než 100 let, jsou výsledná data už analyzována někým jiným, než tím, kdo výzkum zahajoval (Curtis & Marshall 2005).

Pokud potřebujeme znát sukcesní pochody probíhající v lese během kratší doby, než by tomu bylo na trvalých plochách, použije se metoda snímkování různě starých sukcesních stádií se srovnatelnými stanovištními poměry neboli *space-for-time substitution (SFT)* (Pickett 1989). Výhodou této často používané metody je její nízká časová náročnost. Při interpretaci mohou nastat různé problémy, na které je třeba si dát pozor a zohlednit je při zpracovávání výsledků.

Prvním problémem je velikost plochy. Důležité je mít plochy tak veliké, aby byla pokryta variabilita prostředí, která je na plochách po různých disturbancích vyšší v porovnání s nedisturbovanými plochami. Dalším problémem je časová variabilita, protože studované

plochy mohou mít různou stanovištní historii (různé klimatické podmínky v každém roce). Metoda snímkování různě starých sukcesních stádií se srovnatelnými stanovištními podmínkami se proto může pokládat za nespolehlivou, protože předpokládá, že historie stanovišť (abiotické podmínky místa), stejně jako disturbanční režimy, jsou všude stejné (Pickett 1989).

## 7. Závěr

Sukcese raných stádií vývoje jehličnatých lesů po disturbancích začíná nástupem jednoleté ruderalní vegetace na nově otevřenou plochu, která je po krátké době nahrazena dvouletkami a vytrvalými bylinami, následované keři a stromy. Pro uchycení a vývoj semenáčků jehličnatých stromů jsou limitujícími faktory dostupnost vody, světla, vhodný substrát, klimatické podmínky plochy, herbivorie a okolní vegetace.

Paseková vegetace jehličnatých lesů a její sukcese je u nás stále dosud málo prozkoumána. Zvláště chybí studie zabývající se sukcesí vegetace v borových lesích s dominující *Pinus sylvestris*. Také u nás není mnoho prací, které by porovnávaly vývoj vegetace na disturbovaných plochách.

V navazující diplomové práci se budu zabývat sukcesí vegetace pasek borových lesů (chudých i bohatých) na vybraných lokalitách v České republice. Mým cílem bude nejen podat obraz o průběhu sukcese na pasekách, ale také doplnit práci Martina Adámka, který se zabývá sukcesí vegetace na spáleništích v oblastech borů. Sukcesi vegetace budu zjišťovat z fytoocenologických snímků pasek a okolní vegetace snímkováním různě starých sukcesních stádií se srovnatelnými stanovištními poměry

## 8. Citovaná literatura:

- Bergquist, J. & Örlander, G.** (1998a): Browsing damage by roe deer on Norway spruce seedlings planted on clearcuts of different ages: 1. Effect of slash removal, vegetation development, and roe deer density. *Forest Ecology and Management* 105: 283-293.
- Bergquist, J. & Örlander, G.** (1998b): Browsing damage by roe deer on Norway spruce seedlings planted on clearcuts of different ages: 2. Effect of seedling vigour. *Forest Ecology and Management* 105: 295-302.
- Carleton, T. J. & MacLellan, P.** (1994): Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting: A comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Ecoscience* 1(2): 141-152.
- Chytrý, M., Kučera, T. & Kočí, M.** [eds.] (2001): Katalog biotopů České republiky. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha*, 263 s.
- Chytrý, M.** [ed.] (2009): Vegetace České republiky 2. Ruderální, plevelová, skalní a suťová vegetace. *Academia, Praha*, 520 s.
- Chytrý, M. & Otýpková, Z.** (2003): Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *Journal of Vegetation Science* 14: 563-570.
- Curtis, R. O. & Marshall, D. D.** (2005): Permanent-plot procedures for silvicultural and yield research. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, 86 s.
- Denslow, J. S.** (1980): Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46: 18-21.
- Dovčiak, M., Frelich, L. E. & Reich, P. B.** (2005): Pathways in old-field succession to white pine: Seed rain, shade, and climate effects. *Ecological Monographs* 75(3): 363-378.
- Dzwonko, Z. & Loster, S.** (1992): Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19: 195-204.
- Ellenberg, H.** (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ed. 5. *Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart* (sekundární citace podle Chytrý 2009).
- Eltsova, V.** (2006): Clearing communities of the Bohemian Forest. *Silva Gabreta* 12(1): 19-33.
- Eriksson, M., Pouttu, A. & Roininen, H.** (2005): The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.). *Forest Ecology and Management* 216: 105-116.
- Firm, D., Nagel, T. A. & Diaci, J.** (2009): Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management* 257: 1893-1901.

- Frelich, L. E.** (2002): Forest dynamics and disturbance regimes. *Cambridge University Press, Cambridge*, 278 s.
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K. & Veblen, T. T.** [eds.] (1992): Plant succession: Theory and prediction. *Chapmann & Hall, London*, 352 s.
- Gromtsev, A.** (2002): Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. *Silva Fennica* 36 (1): 41-55.
- Heinrichs, S. & Schmidt, W.** (2009): Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *Forest Ecology and Management* 258: 667-678.
- Hille, M. & den Ouden, J.** (2004): Improved recruitment and early growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings after fire and soil scarification. *European Journal of Forest Research* 123: 213-218.
- Jonášová, M. & Prach, K.** (2004): Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering* 23: 15-27.
- Jonášová, M. & Prach, K.** (2008): The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological conservation* 141: 1525-1535.
- Jonášová, M., Vávrová, E. & Cudlín, P.** (2010): Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: Natural regeneration in cleared and uncleared areas. *Forest Ecology and Management* 259: 1127–1134.
- King, D. A.** (1986): Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer saccharum*. *Ecology*, 67(4): 980-990.
- Krebs, Ch. J.** (2008): The ecological world view. *Csiro Publishing, Collingwood*. 592 s.
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H. & Richard, P. J. H.** (2005): Effects of fire severity and initial tree composition on understory vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Journal of Vegetation Science* 16: 665-674.
- Levula, J., Ilvesniemi, H. & Westman, C. J.** (2003): Relation between soil properties and tree species composition in Scots pine – Norway spruce stand in southern Finland. *Silva Fennica* 37(2): 205-218.
- McEvoy, P. M., Flexen, M. & McAdam, J. H.** (2006): The effects of livestock grazing on ground flora in broadleaf woodlands in Northern Ireland. *Forest Ecology and Management* 225: 39-50.
- Neuhäuslová, Z.** (1995): Paseková vegetace Železných hor. *Železné hory*, Sborník prací, 2: 1-102.

- Neuhäuslová, Z. & Wild, J.** (2001): Clearing communities dominated by *Calamagrostis villosa* in the Czech Republic. *Biologia* 56/4: 389-404.
- Niemelä, J.** (1999): Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 115: 127-134.
- Panayotov, M., Kulakowski, D., Laranjeiro Dos Santos, L. & Bebi, P.** (2011): Wind disturbances shape old Norway spruce-dominated forest in Bulgaria. *Forest Ecology and Management* 262: 470-481.
- Panferov, O. & Sogachev, A.** (2008): Influence of gap size on wind damage variables in a forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 1869-1881.
- Petřík, P.** (2000): Lesní a paseková vegetace Ještědského hřbetu. Diplomová práce. Katedra botaniky PřF UK, Praha, 198 s.
- Prach, K.** (2003): Spontaneous succession in Central-European man-made habitats: What information can be used in restoration practice? *Applied Vegetation Science* 6: 125-129.
- Prach, K., Jonášová, M. & Svoboda, M.** (2009): Ekologie obnovy narušených míst: V. Obnova lesních ekosystémů. *Živa*, Praha 5/2009: 212-215.
- Prach, K., Bastl, M., Konvalinková, P., Kovář, P., Novák, J., Pyšek, P., Řehouňková, K. & Sádlo, J.** (2008): Sukcese vegetace na antropogenních stanovištích v České republice – přehled dominantních druhů a stadií. *Příroda* 26: 5-26.
- Prach, K., Lepš, J. & Michálek, J.** (1996): Establishment of *Picea abies* seedlings in a central European mountain grassland: an experimental study. *Journal of Vegetation Science* 7: 681-684.
- Prach, K. & Pyšek, P.** (1999): How do species dominating in succession differ from others? *Journal of Vegetation Science* 10: 383-392.
- Prach, K. & Řehouňková, K.** (2006): Vegetation succession over broad geographical scales: which factors determine the patterns? *Preslia* 78: 469-480.
- Putman, R. J.** (1996): Ungulates in temperate forest ecosystems: perspectives and recommendations for future research. *Forest Ecology and Management* 88: 205-214.
- Pykälä, J.** (2004): Immediate increase in plant species richness after clear-cutting of boreal herb-rich forests. *Applied Vegetation Science* 7: 29-34.
- Schwilk, D. W., Knapp, E. E., Ferrenberg, S. M., Keeley, J. E. & Caprio, A. C.** (2006): Tree mortality from fire and bark beetles following early and late season prescribed fires in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Forest Ecology and Management* 232: 36-45.
- Splechna, B. E. & Gratzer, G.** (2005): Natural disturbances in Central European forests: approaches and preliminary results from Rothwald, Austria. *Forest Snow and Landscape Research* 79, 1/2: 57-67.

**Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R. & Zenáhlíková, J.** (2010): Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management* 260: 707-714.

**Šmilauer, P.** (1990): Paseková společenstva CHKO Křivoklátsko. Diplomová práce. Katedra botaniky, PřF UK, Praha, 171 s.

**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.

**Ulanova, N. G.** (2000): The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135: 155-167.

**White, S. P. & Pickett, S. T. A.** (1985): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. *Academic Press*, San Diego, 472 s.

**Zobel, M., Kalamees, R., Püssa, K., Roosalu, E. & Moora, M.** (2007): Soil seed bank and vegetation in mixed coniferous forest stands with different disturbance regimes. *Forest Ecology and Management* 250: 71-76.

### **Další zdroje:**

**Lesy České republiky, s. p.:** Lesní těžba (20. 4. 2012)  
<http://www.lesy.cz/drevo/lesni-tezba/Stranky/default.aspx>

Zákon 114 ze dne 19. 2. 1992 o ochraně přírody a krajiny. In: Sbíрка zákonů České republiky. 1992.