

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Bc. Monika Šmidrkalová

**Sukcese vegetace na plochách po těžbě dřeva v oblastech  
borových lesů**

Vegetation succession at the clearings at the pine forests areas

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: RNDr. Věroslava Hadincová, CSc.

Praha 2015

## **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. 8. 2015

.....  
Monika Šmidrkalová

## **Poděkování**

Na tomto místě bych chtěla velmi poděkovat své školitelce, RNDr. Věroslavě Hadincové, CSc., za vstřícnost a ochotu pomoci a za cenné rady a připomínky při psaní této práce. Velký dík patří také mému konzultantovi, Mgr. Martinu Adámkovi. Rodině děkuji za podporu po celou dobu studia i za doprovod do terénu. Za pomoc se sběrem dat děkuji také Zdeňkovi a Luce.

## Abstrakt

Sukcese vegetace na plochách borových lesů po těžbě dřeva byla studována ve vybraných pískovcových oblastech České republiky (Český ráj, Dokesko, České Švýcarsko). Cílem práce bylo zjistit, jaký je sled druhů a rychlost změn v průběhu sukcese, které faktory sukcesi ovlivňují a jak se liší sukcese vegetace po těžbě dřeva a po požáru. Metodou *space-for-time substitution* bylo zaznamenáno celkem 249 fytoocenologických snímků (100 m<sup>2</sup>) po těžbě dřeva ve věku 1 - 170 let, rozdělených do 7 sukcesních stádií. Výsledky práce ukázaly, že v průběhu celé sukcese se počet druhů na snímek statisticky průkazně neměnil. Jednotlivá sukcesní stádia se mezi sebou odlišovala v druhovém složení. Nejmladší sukcesní stádia (do 5 let) se druhovým složením nejvíce odlišovala od všech starších sukcesních stádií hlavně světlomilnými ruderalními druhy rostlin. Nejstarší sukcesní stádia (nad 40 let) si svým druhovým složením byla velmi blízká. Z testovaných faktorů prostředí měla největší vliv na druhové složení vysázená dřevina a lokalita. Po porovnání sukcese vegetace po těžbě dřeva a požáru se plochy po těžbě dřeva vyznačovaly průkazně menším celkovým počtem druhů na snímek. Na plochách po těžbě dorůstaly dřeviny do keřového i do stromového patra o sukcesní stádium dříve, než na plochách po požáru. Mezi všemi sukcesními stádii po těžbě i po požáru byly zaznamenány průkazné rozdíly v druhovém složení. Plochy po požáru se od ploch po těžbě lišily hlavně pionýrskými druhy mechorostů spjatými s požáry, například *Ceratodon purpureus* a *Marchantia polymorpha*.

Klíčová slova: sukcese vegetace, plochy po těžbě dřeva, borové lesy

## Abstract

Vegetation succession at the clearings at the pine forests areas was studied in the sandstone landscapes of the Czech Republic (Bohemian Paradise, Doksy region, Bohemian Switzerland). The aim of the study was to reveal the course of succession, the rate of changes, the factors influencing succession and the differences between the vegetation succession trajectory at the clearings and the burnt places. *Space-for-time substitution* method was used to record overall 249 phytocenological relevés (100 m<sup>2</sup>) at the clearings from 1 to 170 years, divided into 7 successional stages. The results showed the total number of species did not change significantly during the succession. There were differences in the species composition between successional stages. The youngest successional stages (to 5 years) differed the most from the older stages by the occurrence of shade-intolerant ruderal species. The eldest stages (over 40 years) were similar in the species composition. The type of planted tree and locality influenced the species composition the most within 10 years. The comparative study between the succession at the clearings and the burnt places showed significantly lower total number of species at the clearings. The development of the shrub and tree layer was faster at the clearings. The differences in species composition between the clearings and the burnt places were significant at all of the successional stages. The burnt places differed from the clearings mainly by the occurrence of pioneer bryophytes (e.g. *Ceratodon purpureus* and *Marchantia polymorpha*).

Key words: vegetation succession, clearings, pine forests

# Obsah

1 Úvod.....	1
1.1 Sukcese vegetace .....	4
1.2 Metody studia sukcese vegetace .....	7
1.3 Cíle práce.....	9
2 Metodika.....	10
2.1 Studovaná území.....	10
2.1.1 CHKO Český ráj .....	10
2.1.2 Dokesko .....	11
2.1.3 Národní park České Švýcarsko.....	11
2.1.4 Charakteristika borových porostů .....	12
2.1.5 Charakteristika studovaných ploch podle lesních vegetačních stupňů .....	13
2.2 Vegetační data a parametry prostředí .....	14
2.3 Zpracování dat a statistická analýza.....	17
2.3.1 Použité počítačové programy .....	17
2.3.2 Úprava dat pro analýzy.....	17
2.3.3 Analýza dat .....	19
3 Výsledky .....	22
3.1 Popisná statistika.....	22
3.2 Změny počtu druhů v průběhu sukcese po těžbě .....	24
3.3 Změny v jednotlivých vegetačních patrech v průběhu sukcese po těžbě dřeva .....	24
3.3.1 Změny pokryvnosti a počtu druhů mechového patra .....	24
3.3.2 Změny pokryvnosti a počtu druhů bylinného patra .....	26
3.3.3 Změny v pokryvnosti a počtu druhů stromového a keřového patra .....	27
3.4 Změny v druhovém složení vegetace v průběhu sukcese po těžbě .....	29
3.5 Rozdíly mezi územími v druhovém složení všech sukcesních stádií.....	31
3.6 Faktory prostředí ovlivňující sukcesi vegetace .....	33
3.7 Porovnání sukcese vegetace po těžbě dřeva a po požáru.....	34
3.7.1 Porovnání změn počtu druhů na snímek v průběhu sukcese po těžbě a požáru .....	34
3.7.2 Změny v pokryvnosti vegetačních pater v průběhu sukcese po těžbě a požáru .....	35
3.7.3 Změny v druhovém složení v jednotlivých sukcesních stádiích po těžbě a požáru .....	39

4	Diskuse .....	44
4.1	Diskuse metodiky .....	44
4.2	Diskuse výsledků .....	44
4.2.1	Změny počtu druhů v průběhu sukcese po těžbě.....	44
4.2.2	Změny v jednotlivých vegetačních patrech v průběhu sukcese po těžbě.....	45
4.2.3	Druhové složení vegetace v průběhu sukcese po těžbě .....	46
4.2.4	Rozdíly mezi územími .....	48
4.2.5	Faktory ovlivňující sukcesi vegetace .....	49
4.2.6	Porovnání změn počtu druhů na snímek v průběhu sukcese po těžbě a požáru .....	51
4.2.7	Změny v pokryvnosti vegetačních pater v průběhu sukcese po těžbě a požáru .....	51
4.2.8	Změny v druhovém složení v jednotlivých sukcesních stádiích po těžbě a požáru .....	52
5	Závěr .....	54
6	Použitá literatura .....	55
7	Přílohy .....	60

# 1 Úvod

V lesích celého světa probíhají přirozené i člověkem způsobené disturbanční procesy, které narušují nebo úplně ničí lesní vegetaci (a nejen ji). Jehličnaté lesy jsou po tisíciletí formovány hlavně požáry, větrem a herbivorií, a v několika posledních stoletích jsou přetvářeny také vlivem lidské činnosti. Požáry, které byly hlavní disturbancí v jehličnatých lesích, byly potlačeny a nahrazeny kácením a těžbou dřeva (Niemelä 1999, Frelich 2002, Hart & Chen 2008).

Těžbou dřeva za použití lesní techniky se odstraní nejen stromové patro, ale zároveň dojde i k narušení půdy a poškození nebo úplnému zničení podrostové vegetace. Vznikne tak otevřený prostor, na kterém se náhle změní mikroklima a půdní podmínky, jako je zvýšení dostupnosti světla (Zobel 1993, Carleton & MacLellan 1994, Redding *et al.* 2003), nárůst půdní teploty, zvýšení rozdílů teplot vzduchu v průběhu dne (Redding *et al.* 2003) a snížení množství živin (Olsson 1995, Olsson *et al.* 1996, Palviainen *et al.* 2005).

Disturbance půdy a s tím spojené ochuzení o živiny, stejně jako otevřená plocha s dostatkem světla je nezbytná k vývoji a uchycení semenáčků borovic (Karlsson & Örlander 2000, Hille & den Ouden 2004). Původní lesní podrost se disturbancí eliminuje a semenáčky borovice nemusí konkurovat s jinými rostlinami o vodu a živiny v půdě a mají výhodné podmínky pro růst (Sádlo *et al.* 2012).

Těžba dřeva, způsob úpravy ploch po těžbě a následné osázení se provádí v závislosti na cílovém hospodářském souboru, plánech péče (dále PP) hlavně v 1. zónách chráněných krajinných oblastí a národních parků a platných lesních hospodářských plánech (dále LHP) nebo osnovách (dále LHO) dané oblasti.

Velmi radikálním a zároveň převládajícím způsobem úpravy ploch po těžbě dřeva na stanovištích borových lesů je tzv. celoplošná příprava půdy. Pařezy se odfrézují a paseka se rozorá, a tím se ochuzený podzolovaný horizont promísí s obohacenějším horizontem a humusem (Sádlo *et al.* 2012). Tento způsob úpravy půdy je často využíván také v boreálních lesích, hlavně ve Skandinávii (Örlander *et al.* 1996, Mäkitalo 1999, Karlsson *et al.* 2002, Pykäla 2004, Bergstedt *et al.* 2008).



V některých případech se na plochách neodtěží veškeré stromy, ale ponechá se několik nejkvalitnějších a nejzdravějších výstavků pro zajištění přirozené regenerace (Fries & Lämås 2000, Karlsson & Örlander 2000). Po těžbě dřeva a případné úpravě půdy se paseky musí dle zákona do dvou let od vzniku osázet, pokud výjimky nepovolují jiný způsob či delší dobu k zajištění porostů (Zákon č. 289/1995 Sb.), proto je existence starších pasek výjimkou (Prach *et al.* 2008). Do upravené a přeorané půdy se na dno brázdy vysazují jednoleté nebo dvouleté semenáčky borovic jako hlavní dřeviny stanovišť borových lesů, a to hlavně v nižších a středních polohách. Někdy se vysazují také smrky, hlavně ve středních a vyšších polohách. Semenáčky dřevin se vysazují i na plochy, které nebyly přeorané. Často se také přisazují meliorační a zpevňovací dřeviny (duby, buky, jedle apod.), jejichž množství a druhová skladba je uvedena v PP, LHP nebo LHO.

Z přirozených disturbancí, které stejně jako těžba dřeva odstraňují nebo narušují humusovou vrstvu půdy, jsou v lesích nejčastější vichřice a požáry (Hille & den Ouden 2004). Po závažných požárech a také po těžbě dřeva dochází k odstranění stromů, a na takto nově vzniklé otevřené ploše se mění mikroklima na úrovni půdy (Carleton & MacLellan 1994). Další podobný vliv těžby (a hlavně potěžebních úprav) a požáru je dobrá regenerace a klíčení borovice lesní (například Agee 1998, Mäkitalo 1999, Karlsson & Örlander 2000, Karlsson *et al.* 2002, Hille & den Ouden 2004) po těchto disturbancích.

Navzdory výše zmíněným podobným vlivům jsou zde i evidentní rozdíly. K největším rozdílům mezi požárem a těžbou dřeva dochází ihned po dané disturbanci (Niemelä 1999). Po těžbě nezůstávají na plochách stojící pahýly, které by mohly poskytovat stín pro vyvíjející se vegetaci v horkých letních dnech. Zatímco těžba nezávisí na počasí, požáry jsou počasím ovlivněny (Carleton & MacLellan 1994). Nejčastějšími zdroji vzniku požáru jsou zapálení od blesku (Zackrisson 1977, Gromtsev 2002) a také činnost člověka, ať už úmyslná nebo neúmyslná. Požáry jsou častější, pokud je suché a teplé počasí a suchý substrát (Zackrisson 1977, Angelstam 1998, Niemelä 1999). Na rozdíl od těžby, požáry potřebují dostatečné množství paliva (Carleton & MacLellan 1994). V boreálních lesích severní polokoule byly hlavní disturbancí, dokud lesy nezačal ovlivňovat člověk (Zackrisson 1977). Požáry jsou důležité pro regeneraci a obnovu jak

boreálních lesů severní polokoule (Zackrisson 1977, Angelstam 1998, Gromtsev 2002), tak i pro středoevropské borové lesy (Hille & den Ouden 2004), protože zabraňují nahrazení světlomilných dřevin, jako je borovice, stínomilnými, například smrkem (Gromtsev 2002).

Vlivem požáru a těžby dřeva na boreální les se zabývalo několik studií. Carleton & MacLellan (1994) ve své studii z kanadského boreálního lesa s dominující *Picea mariana* porovnávali vliv těžby a požáru na dřeviny. Zjistili, že se druhová skladba dřevin mění s typem i intenzitou disturbance a s přírodními podmínkami. Nguyen-Xuan *et al.* (2000) porovnávali obnovu vegetace boreálního kanadského lesa s *Picea mariana* po požáru a po těžbě dřeva. Zjistili, že se po požáru vyskytovalo více pionýrských druhů a lišejníků, než po těžbě. Reich *et al.* (2001) zkoumali vliv těžby dřeva, požáru a typu lesa na biodiverzitu a produktivitu boreálních lesů USA. Na mladých stanovištích po těžbě zjistili vyšší diverzitu cévnatých rostlin. Nenašli však žádný záznam, který by poukazoval na rozdíly v celkové druhové diverzitě, skladbě, produktivitě na stanovištích srovnatelného stáří a typu lesa v porovnání po požáru a po těžbě dřeva. Tato studie vyvrátila představu, že těžba snižuje produktivitu nebo diverzitu plochy v porovnání s požárem. Hart & Chen (2008) se zabývali vlivem požáru, těžby dřeva a nadrostové vegetace na množství, diverzitu a skladbu podrostové vegetace v boreálních kanadských lesích. Kromě jiného zjistili, že celková pokryvnost podrostu a druhová bohatost ploch po požáru byla podobná s plochami po těžbě. Mezi cévnatými a bezcévnými rostlinami však byly zaznamenány rozdíly.

Nicméně všechny tyto studie a studované porosty se nachází na jiném substrátu, než na pískovci. Vlivem narušení půdy a požáru na růst semenáčků *Pinus sylvestris* ve středoevropských borových lesích se zabývali Hille & den Ouden (2004). Ve své studii zjistili, že úspěšná regenerace borovic je podmíněná požárem, stejně jako je tomu i v boreálních lesích.

## 1.1 Sukcese vegetace

Po disturbancích zůstávají poškozené plochy, na kterých ihned začnou probíhat přirozené procesy – sukcese. Podle Frelichy (2002) se sukcese vegetace definuje jako změna druhové skladby v čase, kdy druh nebo skupina druhů nahradí jiné.

Sukcese vegetace na nově vytvořených plochách nebo na plochách, které nebyly nikdy exponovány, je označována jako primární sukcese, zatímco proces, při kterém se dříve osídlené plochy naruší disturbancí (těžba dřeva, požár, vichřice a další) a tyto obnažené plochy se nově osidlují vegetací, jako sukcese sekundární. V této práci se budu zabývat právě sukcesí sekundární, a to na plochách po těžbě dřeva.

Sukcese vegetace prochází sledem stádií od iniciálního až po klimaxové stádium (Clements 1916), které poté přechází opět do iniciálního stádia (Moravec 1994). Iniciální stádia sekundární sukcese bývají na rozdíl od primární sukcese druhově bohatá a během vývoje se počet druhů častěji snižuje, než zvyšuje (Moravec 1994, Prach *et al.* 2013).

Obecné schéma sukcesního vývoje na antropogenních stanovištích začíná převahou jednoletých (nebo dvouletých) bylin. Poté v sukcesi následují širokolisté byliny, později graminoidy a nakonec keře a stromy. Nicméně toto obecné schéma nemusí platit vždy (Prach *et al.* 2008).

Přibližné, zidealizované schéma průběhu sukcesního vývoje v temperátních lesích střední Evropy sestavil na základě výsledků z různých studií Petřík (2000). V prvních letech (do 5 let) se na holinách zvyšuje počet druhů, které na plochy pronikají z ostatních stanovišť (lesní cesty, lemy apod.) nebo klíčí na těžbou obnažené půdě. V tomto stádiu klesá podíl lesních druhů. Stádia graminoid a keřové stádium ostružiníků, která následují, na sebe buď navazují, nebo vznikají souběžně. Tato společenstva s *Calamagrostis* sp. nebo *Avenella flexuosa* mohou zablokovat další vývoj vegetace. Stádium s graminoidy je obvykle střídáno ostružiníkovými porosty (*Rubus fruticosus* agg.), které se potlačují prořezávkami. Postupně dochází k přerůstání přípravnými dřevinami (*Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Salix* sp., *Sambucus* sp., *Sorbus aucuparia*), které se na plochách vyskytovaly jako semenáčky už v rané fázi sukcese. V průběhu tohoto stádia pomalu mizí světlomilné druhy bylin

a pomalu přibývají lesní druhy (Petřík 2000). Postupně jsou přípravné dřeviny nahrazeny pozdně sukcesními, cílovými druhy dřevin daných společenstev. Druhy pozdně sukcesních stádií mohou nastupovat v různou dobu (Prach *et al.* 2008).

V jednotlivých sukcesních stádiích dominují různé druhy rostlin, ale to neznamena, že na ploše nejsou přítomny i druhy typické pro jiná sukcesní stadia. Po těžbě dřeva na plochách probíhá přirozená sukcese, která je narušena osázením dřevinami. Průběh sukcese vegetace je poté ovlivněn vysázenými dřevinami (Bergstedt *et al.* 2008) i průběžnými lesnickými výchovnými zásahy.

Jen zřídka se po pozdně sukcesním stádiu dostává vegetace do posledního stadia, klimaxového. Šance na dosažení klimaxu se snižuje kvůli antropogenním zásahům do krajiny a častějším disturbancím. Za klimaxové společenstvo může být považováno jen spontánně vzniklé společenstvo bez vlivu člověka (Moravec 1994). V tomto pojetí tedy nejstarší společenstva po těžbě nemohou být uvažována jako klimaxová.

Sukcesí vegetace po různých typech disturbancí v lesích České republiky se zabývali například Jonášová & Prach (2004, 2008), kteří na Šumavě zkoumali sukcesí vegetace na pasekách po kůrovci ponechaných přirozené sukcesí v porovnání s těžbou. Ve studiích zjistili, že plochy po kůrovci zanechané bez zásahu jsou schopné zregenerovat a vrátit se do původního stavu jako před kůrovcovou kalamitou, zatímco těžba měla negativní vliv na vývoj vegetace.

Sukcesí vegetace na plochách po těžbě se v České republice zabývalo jen málo studií. Šmilauer (1990) se v diplomové práci zaměřil na sukcesí vegetace na pasekách v CHKO Křivoklátsko, které spadá do 2. a 3. lesního vegetačního stupně. Petřík (2000) ve své diplomové práci zkoumal vývoj vegetace na pasekách Ještědského hřbetu, tedy v oblasti s převládajícím 5. a 6. lesním vegetačním stupněm. Sekundární sukcesí smrku ztepilého v oblasti Medvědí hory v I. zóně NP Šumava se v disertační práci zabýval Bednařík (2014). Publikované studie, které by se zabývali sukcesí vegetace na narušených plochách v oblastech lesů s *Pinus sylvestris*, u nás chybějí.

Ačkoliv z našeho území nejsou známy žádné studie zabývající se sukcesí vegetace po těžbě na stanovištích borových lesů, výzkumem vývoje vegetace po těžbě

se zabývají různé studie z boreálních lesů severní polokoule. Některé lesy vyskytující se v České republice se podobají boreálním lesům jak druhovým složením (Chytrý 2013), tak i disturbančními režimy. Kromě jiných sem patří lesy pískovcových oblastí a kulturní jehličnaté lesy pěstované na plochách s přirozeným výskytem borových lesů. Sádlo *et al.* (2012) uvádí, že oblast Dokeska (tedy jedna ze zkoumaných oblastí) je obdobou současných tajgových ekosystémů severní a severovýchodní Evropy.

Vegetační dynamiku po těžbě v boreálním lese s dominantní *Pinus sylvestris* zkoumali Bråkenhielm & Persson (1980) metodou *space-for-time substitution*. Vývoj rozdělili do čtyř fází a sledovali, jak se mění v průběhu času druhové složení vegetace. V první fázi do 3 let po těžbě zmizela většina původního lesního podrostu. V další fázi (rekolonizace) od 3 do cca 40 – 50 let byly kromě jiných druhů na plochách zaznamenány mechy *Pohlia nutans*, *Polytrichum piliferum* a *P. juniperinum* a dále *Calluna vulgaris*. Později se vyskytly *Pleurozium schreberi* a *Dicranum polysetum*. Během třetí fáze (fáze vzrostlého, neprosvětleného lesa) se hojně vyskytoval *Vaccinium myrtillus* a také *Dicranum spurium*. V poslední fázi (fáze vzrostlého, prosvětleného lesa) se kromě lišejníků, které se objevovaly po celou dobu vývoje, vyskytovaly *Vaccinium vitis-idaea* a *Hylocomium splendens* a druhy předchozí fáze (*Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Dicranum spurium*).

Metodou trvalých ploch zkoumali vývoj vegetace v boreálních borových lesích po těžbě dřeva Nieppola (1992), Olsson & Staaf (1995) a Bråkenhielm & Liu (1997). Vždy se jednalo jen o některé fáze vývoje vegetace. Nieppola (1992) zkoumal vývoj vegetace během 30 let, kdy na každé trvalé ploše odečítal data dvakrát – na začátku výzkumu a poté po 30 letech. Během té doby byly některé plochy odtěženy. Na mladých stanovištích po těžbě se mnohem častěji než ve vzrostlém lese vyskytly pionýrské druhy *Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum* a *P. juniperinum*, *Epilobium angustifolium* a také *Avenella flexuosa*. Jako druhy vzrostlého lesa byly zaznamenány kromě jiných *Vaccinium myrtillus*, *Hylocomium splendens* a *Melampyrum pratense*.

Vliv intenzity těžby na vegetaci po 8 – 16 letech po těžbě zkoumali Olsson & Staaf (1995). Na plochách po těžbě s vysázenou *Pinus sylvestris* se po 8 letech od těžby hojně

vyskytoval *Epilobium angustifolium* a *Avenella flexuosa* a *Rubus idaeus*, po 16 letech se hojně vyskytovaly druhy *Calluna vulgaris*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* spp. a *Avenella flexuosa*. V porovnání různých lesnických zásahů (kompletně vytěžená plocha, odtěžené stromy a zanechané jehličí, odtěžené stromy a zanechané jehličí i klestí), na zásahy (kromě nejradikálnějšího) pozitivně reagovaly druhy *Vaccinium* spp., *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa* a *Avenella flexuosa*.

Bråkenhielm & Liu (1997) zaznamenali vliv těžby na vegetaci poté, co bylo vykáceno 130-leté stanoviště. Zde dominovaly *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* a lišejníky. Na vykácených plochách se snížila druhová diverzita a sukcese byla pomalá. Osázení dřevinami (borovice) vegetaci neovlivnilo. Druhy *Epilobium angustifolium* a *Avenella flexuosa* se vyskytly pouze na plochách po těžbě se zanechaným klestím.

## 1.2 Metody studia sukcese vegetace

Jednou z nejpoužívanějších metod studia sukcese vegetace je *space-for-time substitution*, neboli zaznamenávání různě starých sukcesních stádií se srovnatelnými stanovištními vlastnostmi. Výhodou této metody je její nízká časová náročnost i poskytnutí informace o základních změnách během sukcese (Foster & Tilman 2000). Nicméně předpokladem použití je, že různě stará sukcesní stádia mají stejnou historii stanoviště, stejné disturbanční režimy (Pickett 1989) a i ostatní abiotické a biotické podmínky by měly zůstat neměnné (Moravec 1994, Johnson & Miyanishi 2008). Z tohoto důvodu je někdy považována za nespolehlivou metodu, protože plochy často mívají různou stanovištní historii a stejně tak i disturbanční režimy a také není vhodná ke hlubšímu pochopení sukcesních změn (Pickett 1989).

Další metodou ke zkoumání sukcese je sledování a opakované snímkování pomocí trvalých ploch, ze kterých dostáváme komplexní obraz o vývoji společenstva a stanoviště v čase (Bakker *et al.* 1996). Tato metoda je časově mnohem náročnější než *space-for-time substitution* a v případě více než 100 let trvající sukcese lesa by to znamenalo, že výsledná data budou vyhodnocována někým jiným, než kdo výzkum zahájil. Cenou za časovou náročnost je možnost podchycení mechanismů nahrazování druhů během sukcese, popis vnějších příčin sukcese a další. Některé studie, například

výše zmíněný Nieppola (1992) nebo Olsson & Staaf (1995), využívali metodu trvalých ploch k dlouhodobějšímu sledování vegetace, ale vždy podchytili jen určitou část vývoje vegetace. Ani tato metoda ale není nejspolehlivější, pokud studie sukcese začnou v různých obdobích, vývoj na plochách se může lišit. Metodou trvalých ploch se hlavně zachytí vývoj vegetace v daném časovém úseku na konkrétním místě.

Studium sukcese vegetace na stanovištích borových lesů metodou *space-for-time substitution* může přinášet různá úskalí, která se v této práci musí zohlednit. Znalost historie stanoviště je důležitá, protože na lesy založené před 100 lety mohly působit podmínky prostředí, které se mohly lišit od lesů založených před 50 nebo 10 lety. V průběhu celého roku se na stanovištích mění počasí a během celé doby trvání vývoje lesa docházelo ke změnám klimatu, což mohlo ovlivnit průběh sukcese. Otázkou je, jestli a jak se tyto změny projeví na vegetaci borových stanovišť v pískovcových oblastech a jestli je to znatelné na úrovni jednotlivých snímků. Prokázalo se, že klimatické faktory korelované s nadmořskou výškou mají významný vliv na průběh sukcese (Prach *et al.* 2007). Výzkum změn klimatu a jeho vlivu na vegetaci však není cílem této práce.

### 1.3 Cíle práce

Na základě dostupné literatury nebyly nalezeny studie, které by se zabývaly sukcesí vegetace po těžbě dřeva v oblastech borových lesů České republiky. Cílem této práce je zjistit, jak probíhá sukcese vegetace po těžbě dřeva v borových lesích vybraných pískovcových oblastí České republiky, které faktory sukcesí ovlivňují a jak se liší sukcese vegetace na plochách po těžbě dřeva v porovnání s plochami po požáru (porovnání s výzkumem Mgr. Martina Adámka).

Konkrétně jsem si v diplomové práci položila následující otázky:

- Jaké jsou změny v pokryvnostech a počtech druhů v průběhu sukcese?
- Jak se mění druhové složení v průběhu sukcese?
- Liší se vývoj vegetace v různých územích?
- Jaké faktory prostředí ovlivňují průběh sukcese?
- Liší se průběh sukcese na plochách vzniklých po těžbě dřeva a po požáru?



## 2 Metodika

### 2.1 Studovaná území

Pro studium sukcese vegetace na plochách vzniklých po těžbě dřeva na stanovištích borových lesů pískovcových oblastí České republiky byly vybrány lokality CHKO Český ráj, Dokesko a Národní park České Švýcarsko (viz Příloha č. 1). Na Dokesku byla vymezena 2 území pro studium sukcese, a to lesy v okolí vesnice Okna a oblast Hradčanských stěn (Hradčanské stěny od roku 2014 spadají pod CHKO Kokořínsko-Máchův kraj). Charakteristickým typem substrátu všech výše zmíněných oblastí jsou kvádrové křídové pískovce, ať už v podobě nerozčleněných plošin nebo skalních měst (Culek 2005). Všechny snímkové plochy napříč územími se nacházejí v nadmořské výšce 245 - 475 m n. m. Lesní společenstva studovaných území jsou z velké části tvořena kulturními jehličnatými (hlavně borovými) lesy, nicméně zde najdeme i lesy přirozené. Vegetaci stanovišť borových lesů v pískovcových oblastech dominují acidofilní druhy nižších i vyšších rostlin, které nejsou vázané jen na pískovcové oblasti. Ve slabě vyvinutém keřovém patře převažují druhy zmlazujících dřevin, hlavně borovice lesní (*Pinus sylvestris*), dále duby (*Quercus petraea agg.* nebo *Q. robur*), bříza (hlavně *Betula pendula*), v druhově chudém bylinném patře se nejčastěji objevují druhy metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), vřes obecný (*Calluna vulgaris*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a brusnice brusinka (*V. vitis-idaea*). V relativně dobře vyvinutém mechovém patře se typicky vyskytují mechy dvouhroteček různotvárný (*Dicranella heteromalla*), travník Schreberův (*Pleurozium schreberi*), rokyt cypřišovitý (*Hypnum cupressiforme*), dvouhrotec mnohoštětý (*Dicranum polysetum*) a další acidofilní druhy. Vegetace stanovišť borových lesů je dále popsána v kapitole Charakteristika borových porostů.

#### 2.1.1 CHKO Český ráj

CHKO Český ráj byla vyhlášena v roce 1955 a rozkládá se na rozhraní severních, východních a středních Čech s celkovou rozlohou 181 km<sup>2</sup>. Nadmořská výška této celé oblasti se pohybuje od 235 m n. m. do 744 m n. m., nicméně mnou zkoumané plochy dosahují jen do 265 – 400 m n. m. Z biogeografického hlediska spadají plochy do Hruboskalského bioregionu, ve kterém průměrné roční teploty dosahují 7 – 8 °C

a průměrný roční úhrn srážek je 650 – 800 mm. Jedná se tedy o mírně teplou oblast, která je dostatečně zásobená srážkami. Půdními typy Hruboskalského bioregionu v oblasti skalních měst jsou kyselé arenické kambizemě a arenické podzoly. Lesy zauímají 1/3 plochy daného bioregionu a převládají zde borové monokultury nad smrkovými, konkrétně 40,8 % porostů tvoří borovice a 37,2 % smrk (Culek 1996). Pouze malé procento lesů je blízké přirozené skladbě (Kolektiv 2013).

### **2.1.2 Dokesko**

Podle biogeografického členění České republiky patří oblast kolem Oken a stejně tak i Hradčanské stěny do Ralského bioregionu. Nejnižším místem oblasti je koryto řeky Bělé (213 m n. m.) a nejvyšším Ralsko (696 m n. m.). V okolí Oken jsem zaznamenala snímky v rozmezí nadmořských výšek 283 - 340 m n. m., v Hradčanských stěnách téměř totožně (270 – 350 m n. m.). Tato oblast se nachází v mírně teplém klimatu, kde průměrné roční teploty dosahují 7,4 – 7,7 °C s dostatkem srážek (590 – 800 mm). Z půdních typů na písčitéch substrátech převládají humuso-železité arenické podzoly. Hradčanské stěny jsou tvořeny vápnatými pískovci s tendencí k odvápnění a podzolizaci. Lesy pokrývají přes polovinu plochy regionu a výrazně zde převažují kulturní bory. Oproti Hruboskalskému a Děčínskému regionu je tato oblast tvořena jen málo rozčleněnou pískovcovou tabulí a díky vápnatým pískovcům má pestřejší flóru (Culek 1996).

### **2.1.3 Národní park České Švýcarsko**

Tento národní park, založený v roce 2000, se rozkládá na cca 80 km<sup>2</sup> na území České republiky a cca 93 km<sup>2</sup> na území Německa. Biogeograficky spadá do Děčínského bioregionu. Nejnižším bodem národního parku a zároveň celé České republiky je Labe v Hřensku (117 m n. m.), a nejvyšším Růžovský vrch (619 m n. m.) (Culek 1996). Všechny zaznamenané snímky se nachází ve výšce 247 – 475 m n. m. Většina oblasti má mírně teplé klima s průměrnými ročními teplotami 7 – 8 °C a srážkami od 600 do více než 800 mm (Lesprojekt 2005). Z půd převládají arenické podzoly a kyselé arenické kambizemě, na skalnatých stanovištích oligotrofní rankery a litozemě. Lesy pokrývají téměř celou oblast a převládají zde kulturní smrkové porosty nad borovými (Culek 1996). Plošně smrk pokrývá 60 % rozlohy lesů, zatímco borovice 18,5 %

(Lesprojekt 2005). Na rozdíl od předchozích bioregionů se tento odlišuje demontánní biotou v inverzních polohách a minimálním zastoupením termofytů (Culek 1996).

#### **2.1.4 Charakteristika borových porostů**

Jak je už výše zmíněno, naprostá většina studovaných území je tvořena kulturními borovými lesy. Na stanovištích těchto kulturních borových lesů by se jako přirozená vegetace daly očekávat boreokontinentální bory s dominantními druhy *Pinus sylvestris*, *Avenella flexuosa*, *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina*, *Vaccinium myrtillus* a *Vaccinium vitis-idaea* a diagnostickými druhy *Betula pendula*, *Frangula alnus*, *Cardaminopsis arenosa*, *Dicranum polysetum* a *Polytrichum piliferum*. Kromě boreokontinentálních borů se zkoumané plochy nachází také na stanovištích borových doubrav na kyselých půdách (konkrétně se jedná o biotop subkontinentální borové doubravy). Tomuto biotopu dominují *Quercus petraea* a *Q. robur*, *Pinus sylvestris*, *Vaccinium myrtillus* a *V. vitis-idaea* a diagnostickým druhem kromě *Vaccinium vitis-idaea* je *Cladonia rangiferina* (Chytrý et al. 2001).

Z pohledu dělení dle vegetace ČR (Chytrý 2013) se výsadby ekologicky a floristicky podobné přirozeným lesům klasifikují do příslušných fytocenologických jednotek přirozených lesů, protože je často problematické rozpoznat kulturní porost, kde by borovice lesní dominovala i bez hospodářských zásahů (Chytrý 2013). Podle tohoto dělení spadají studované plochy do svazu acidofilních boreokontinentálních borů (*Dicrano - Pinion sylvestris*) a západoevropské a středoevropské acidofilní doubravy (*Quercion roboris*).

Podle lesnické typologie spadá většina studovaných ploch do souboru lesních typů OK (kyselý dubový - bukový bor), OM (chudý dubový bor) a 3K (kyselá dubová bučina). Lesní typ vzniká kombinací edafické kategorie a lesního vegetačního stupně (Plíva 1987). Kategorie M („chudá“) zahrnuje nejchudší stanoviště hospodářských lesů s podprůměrnou produkcí, kategorie K („kyselá“) je u nás nejrozšířenější kategorií lesních stanovišť. V Českém ráji je převládajícím lesním typem OK, dále 3K, méně než 5 záznamů je z lesního typu OM, 3M (chudá dubová bučina), 2K (kyselá buková doubrava), OZ (reliktní bor). V lesích v okolí Oken převládá lesní typ OM nad typem OK, jiné lesní typy se na zaznamenávaných plochách nevyskytují. V Hradčanských stěnách

také převládá typ 0M nad 0K, méně než 5 záznamů má lesní typ 3K. V národním parku České Švýcarsko se studované plochy vyskytují na relativně velkém počtu lesních typů, nejvíce zastoupen je typ 3K a 0M, dále pak 4Y (skeletová bučina), 5K (kyselá jedlová bučina), 4N (kamenitá kyselá bučina), další lesní typy (4K, 4Q, 3M, 4M, 5N) jsou zastoupeny v méně než 3 záznamech (ÚHÚL 2015). Charakteristiky jednotlivých lesních typů jsou v Typologickém klasifikačním systému ÚHÚL (Plíva 1987), lesní vegetační stupně na stanovištích borových lesů jsou popsány v následující kapitole Charakteristika studovaných ploch podle lesních vegetačních stupňů.

O výše zmíněných, ale i dalších pojetích borů a jejich problematice se zařazováním do různých klasifikací, pojednává ve své disertační práci Mikeska (2007).

### **2.1.5 Charakteristika studovaných ploch podle lesních vegetačních stupňů**

Borovice lesní se v přirozené skladbě zachovala na písčitém substrátu, na hadcích, v extrémních podmínkách na vápencích a rašelinách a na skalnatých výchozech. Na základě vztahu mezi klimatem a biocenózou se vertikálně vyčleňují lesní vegetační stupně (dále LVS). Se zvyšujícím se číslem LVS stoupá nadmořská výška a roční srážky, klesá průměrná roční teplota a zkracuje se vegetační doba. V typologickém systému tvoří bory samostatný LVS 0, který nezapadá do klimaticko-vegetační stupňovitosti, protože se díky specifické povaze bory vyskytují na široké klimatické škále. Většina borů se nachází ve 3. – 4. LVS, a ve 2. LVS v podobě borových doubrav (Plíva 1987). Všechny studované plochy se nachází ve 2. – 5. LVS. Konkrétně do 2. LVS, tzv. bukodubového, spadají všechny snímky v okolí Oken a snímky z Českého ráje z Branžeže. Tomuto stupni odpovídá nadmořská výška 350 – 400 m n. m., průměrné roční teploty 7,5 – 8°C, průměrné roční srážky 600 – 650 mm a vegetační doba 160 – 165 dní (Plíva 1987). Do 3. LVS (dubobukového) zasahují všechny zbývající snímky z Českého ráje s výjimkou 2 snímků u Smíchousova rybníka, dále všechny snímky z Hradčanských stěn a 3 snímky z Českého Švýcarska. Ve 4. LVS (bukovém) je většina snímků z Českého Švýcarska a 2 snímky z Českého ráje poblíž Smíchousova rybníka. Do 5. LVS (jedlobukového) spadá 6 snímků z Českého Švýcarska. Rozdíl mezi 2. a 5. LVS je, směrem k 5. LVS, nárůst nadmořské výšky o 200 – 350 m, snížení průměrné roční

teploty o 1,5 – 2,5 °C, zvýšení průměrných ročních srážek o 200 – 350 mm a zkrácení vegetační doby o 30 – 35 dnů (ÚHÚL 2015).

## 2.2 Vegetační data a parametry prostředí

V práci analyzovaná vegetační data zahrnují jak vlastní záznamy autorky z oblasti Českého ráje a Dokeska (červenec – říjen 2012 – 2014), tak záznamy Petra Petříka z oblasti Českého Švýcarska (květen – říjen 2014). V Českém ráji bylo zaznamenáno 61 vegetačních snímků, v lesích u Oken 71 snímků, v Hradčanských stěnách 54 snímků a v Národním parku České Švýcarsko 63 snímků. Celkový počet fytoecologických snímků použitých pro analýzy je 249. Vegetační snímky byly zaznamenávány výhradně na plochách po těžbě dřeva, vegetace na plochách vzniklých po požárech, kůrovcových kalamitách a po polomech zaznamenávána nebyla.

Data byla sbírána v různě starých sukcesních stádiích vývoje vegetace v oblastech borových lesů. Protože jedním z cílů práce bylo i porovnání rozdílů ve vývoji vegetace na plochách po těžbě dřeva a po požáru, vhodné plochy jsem vyhledávala do 1,5 km od středu požářišť, na kterých prováděl výzkum sukcese Martin Adámek (Adámek *et al.*, in prep.). Pro orientaci v terénu a informaci o přibližném stáří porostů byly použity mapy pro orientační běh.

Před každým záznamem vegetace bylo nejprve otestováno, zda paseka nevznikla na místě po požáru. Na dvou místech zkoumané plochy byly odebrány půdní vzorky do hloubky 15 cm a vizuálně bylo zjištěno, jestli v půdě nejsou přítomny uhlíky. V případě, že byly v půdě objeveny uhlíky nebo ohořelé kusy dřeva, vegetace nebyla zaznamenána. Pokud nebyly uhlíky zaznamenány, ve středu zájmové plochy byl vymezen čtverec 10 x 10 m, na kterém byl zaznamenán fytoecologický snímek. Na každé vybrané homogenní ploše s vegetací stejného stáří byl zaznamenán vždy jeden snímek. Pouze v případech, kdy se jedna paseka stejného stáří vyskytovala jak na plošině, tak ve svahu, a zároveň měly obě části velikost větší než 10 x 10 m (orientace i typ obhospodařování zůstaly stejné), byla paseka rozdělena a vytvořeny 2 fytoecologické snímky. Toto bylo učiněno celkem v 5 případech. Vegetace vzniklá na plochách menších než 10 x 10 m nebyla snímkována.

Střed vymezené plochy byl zaměřen GPS přístrojem *Garmin*, dále byly zaznamenány charakteristiky původní paseky – velikost, typ hospodaření a stáří vegetace (nebo doba od vykácení původní vegetace). U typu hospodaření byl zaznamenán způsob úpravy půdy po těžbě, tj. orba půdy (celoplošná příprava půdy) nebo bez zásahu (nepřeoraná půda). Typ hospodaření byl zaznamenán do 10 let od těžby, kdy byly případné řádky po orbě ještě zřetelné. Stáří vegetace do 10 let bylo zjištěno podle počtu přírůstků nejstarších náletů borovic a vysázených semenáčů borovic a dále podle map pro orientační běh, které byly pro daná území k dispozici. Stáří vegetace větší než 10 let bylo určeno podle lesního hospodářského plánu dané oblasti a také podle map pro orientační běh. Pokud paseka ještě nebyla osázená, bylo zřejmé, že se jedná o plochu mladší dvou let (Zákon č. 289/1995 Sb.). Velikost původní paseky byla ve webovém programu ArcGIS změřena pomocí funkce polygon a zaznamenána u všech ploch do věku 40 let. Na základě digitálního modelu terénu a koordinát ploch byla v programu ArcGIS 10 vypočtena potenciální solární radiace studované plochy.

Vegetace byla zaznamenána metodou fytoocenologických snímků. Ve fytoocenologickém snímku bylo vizuálně odhadnuto a zaznamenáno procentuální pokrytí jednotlivých vegetačních pater (stromové, keřové, bylinné, celkové mechové). Pokryvnost všech druhů v jednotlivých vegetačních patrech byla zaznamenána pomocí devítistupňové Braun-Blanquetovy stupnice (Westhoff & van der Maarel 1978, Moravec 1994). Do stromového patra (E3) byly zahrnuty dřeviny a stromy vyšší než 5 metrů, do keřového patra (E2) byly zahrnuty stromy a keře vyšší než 0,5 metru. Bylinné patro (E1) tvořily juvenilní stromy a keře do 0,5 metru a všechny byliny. Bylinné patro bylo rozděleno na 2 části, a to na juvenilní stromy a keře do 0,5 metru, a byliny, a jejich pokryvnosti byly zapsány zvlášť. Zároveň byly také odlišeny vysázené a nevysázené druhy stromů do 10 let věku, určeny do druhů a byla zapsána jejich pokryvnost. V mechovém patře (E0) byly určeny všechny mechorosty rostoucí na substrátu, nikoli ty, které rostly na ztrouchnivělém dřevě, na stromech apod. U lišejníků, a to pouze těch, které rostly na substrátu (ne na dřevě nebo stromech) byla zaznamenána pouze jejich celková pokryvnost.

Pro porovnání sukcese vegetace po těžbě dřeva a po požáru byla použita data z požárových ploch od Martina Adámka (Adámek *et al.*, in prep.). Z celého souboru bylo vybráno 90 záznamů ve věku 1 – 192 let. Byly vybrány pouze záznamy požárových ploch z Českého ráje, Dokeska a Českého Švýcarska. Data byla sbírána v průběhu června až října 2008 – 2014 v různě starých sukcesních stádiích vývoje vegetace na plochách po požáru. Metodika sběru dat byla stejná jako pro předchozí datový soubor. Aby byl sběr dat pro všechny 3 datové soubory shodný, metody odhadu pokryvností druhů a jednotlivých vegetačních pater a záznamu o plochách byly zkorigovány na základě společného terénního výjezdu s Martinem Adámkem a Petrem Petříkem.

Nomenklatura rostlin byla sjednocena v programu Turboveg for Windows (Hennekens & Schaminée 2001), pro cévnaté rostliny dle Ehrendorfer (1973) a pro mechorosty dle Frey *et al.* (1995).

Z důvodu obtížné determinace některých juvenilních stádií dřevin byla sloučena juvenilní stádia druhů *Quercus robur* a *Quercus petraea* agg. do *Quercus* sp., *Betula pendula* a *Betula pubescens* agg. do *Betula* sp., *Sambucus nigra* a *Sambucus racemosa* do *Sambucus* sp., z bylinného patra *Molinia caerulea* agg. a *Molinia arundinacea* do *Molinia* sp., *Rubus plicatus*, *R. acanthodes*, *R. fruticosus*, *R. chaerophyllus*, *R. nessensis*, *R. pedemontanus* a *R. schleicheri* do *Rubus fruticosus* agg., *Plagiomnium affine* a *Plagiomnium cuspidatum* do *Plagiomnium affine* agg., *Sphagnum capillifolium*, *S. girgensohni*, *S. quinquefar* a *S. russowii* do *Sphagnum* sp. Lišejníky nebyly určovány do druhů a byly zahrnuty pod *Lichens* sp.

## **2.3 Zpracování dat a statistická analýza**

### **2.3.1 Použité počítačové programy**

Získaná terénní data byla přepsána do databázového programu Turboveg for Windows (Hennekens & Schaminée 2001). Pro následnou editaci dat a tvorbu synoptické tabulky byl použit program JUICE 7.0 (Tichý & Jason 2006), dále byl použit Microsoft Office Excel 2010. Pro statistické zpracování dat byl použit program R 3.0.3 a grafy pro popisnou statistiku byly vytvořeny v Microsoft Office Excel 2010. Ke kvantitativnímu vyhodnocení dat byl použit program analyzující mnohorozměrné statistické metody Canoco for Windows 5.0 (Ter Braak & Šmilauer 2012). V programu ArcGIS 10 byly vytvořeny mapy a z koordinát vypočtena potenciální solární radiace studovaných ploch.

### **2.3.2 Úprava dat pro analýzy**

Do celkového počtu druhů vyskytujících se v průběhu sukcese byly započítány všechny druhy rostlin, které se v jednotlivých záznamech vyskytovaly. Každý druh, který se v záznamu vyskytl dvakrát nebo vícekrát (například dřeviny v různých vegetačních patrech), byl do analýzy započítán pouze jednou. K porovnání změn počtu druhů v jednotlivých vegetačních patrech byly do bylinného patra započteny pouze byliny, graminoidy a kapradňorosty. Pokud byl některý z druhů zaznamenán v jednom snímku dvakrát a více (například vysázená borovice lesní a nálet borovice lesní), byl do celkového počtu započítán pouze jednou. Toto platí i pro počet druhů v keřovém a stromovém patře.

Pro analýzy sukcese vegetace na stanovištích borových lesů po těžbě dřeva byly studované plochy rozděleny do 7 sukcesních stádií srovnatelného počtu záznamů. Nejmladší sukcesní stádia do 10 let jsou rozdělena do 3 sukcesních stádií, aby byly zachyceny změny, které v raných stádiích bývají největší, zatímco závěrečná stádia se od sebe liší nejméně (Moravec 1994). Plochy byly rozděleny do těchto sukcesních stádií: iniciální stádium (1 – 2 roky, n=38), raně sukcesní stádium (3 – 5 let, n=42), mladé sukcesní stádium (6 – 10 let, n=33), střední sukcesní stádium (11 – 16 let, n=35), stádium mladého lesa (17 – 35 let, n=30), pozdně sukcesní stádium (40 – 105 let, n=32), závěrečné sukcesní stádium (110 – 170 let, n=39).



Osázené dřeviny na plochách do 10 let byly překódovány podle počtu vysázených druhů a případných kombinací na tyto hodnoty: borovice (pouze vysázené borovice), smrk (pouze vysázený smrk), buk (pouze vysázený buk), mix J+J (vysázeny minimálně 2 rozdílné druhy jehličnatých dřevin), mix J+L (vysázeny jehličnaté i listnaté dřeviny) a 0 (nevysázena žádná dřevina) a dále použity jako vysvětlující proměnná v analýzách vztahu vegetace a parametrů prostředí.

Pro porovnání ploch po těžbě dřeva s plochami po požáru bylo do datového souboru přidáno 90 záznamů z požárových ploch Dokeska, Českého ráje a Českého Švýcarska od Martina Adámka. Pro analýzy proto byly spojeny záznamy po těžbě dřeva ze dvou území - z okolí Oken a z Hradčanských stěn do území Dokesko. Dále bylo vytvořeno 5 nových sukcesních stádií na základě rovnoměrného rozdělení 90 záznamů požárových ploch tak, aby tyto skupiny odpovídaly vývoji lesa, s pojmenováními odpovídajícími překryvům s výše jmenovanými stádii po těžbě dřeva. K těmto sukcesním stádiím byly dle věku přiřazeny záznamy z ploch po těžbě dřeva. Byla vytvořena tato nová sukcesní stádia: iniciační stádium 1 – 4 roky (n=19 požárových + 71 po těžbě), mladé sukcesní stádium 5 – 10 let (n=15 + 42), střední sukcesní stádium 11 – 24 let (n=19 + 51), stádium mladého lesa 25 – 50 let (n=20 + 23), závěrečné sukcesní stádium 90 – víc let (n=17 + 54). Protože nebyly zaznamenány žádné požárové plochy ve věku 51 – 90 let, byly z analýzy porovnávající vývoj vegetace po těžbě dřeva a po požáru vyloučeny záznamy ploch po těžbě s tímto stářím.

Pro porovnání změn pokryvností bylinného patra po těžbě a po požáru byly z dat po těžbě a po požáru vyřazeny pokryvnosti juvenilních stádií dřevin (vysázených i nevysázených) a porovnávány jen pokryvnosti bylin, graminoidů a kapradorostů.

Data o pokryvnosti druhů byla z rozšířené (devítistupňové) Braun-Blanquetovy stupnice (Westhoff & van der Maarel 1978, Moravec 1994) převedena na střední hodnotu procent jednotlivých kategorií, tj. r na 1; + na 2; 1 na 3; 2m na 4 atd. Takto upravená data byla poté analyzována v programu Canoco for Windows 5.0 (Ter Braak & Šmilauer 2012).

### 2.3.3 Analýza dat

#### *Synoptická tabulka*

V programu JUICE (Tichý & Jason 2006) byly vytvořeny synoptické tabulky s diagnostickými druhy a relativní frekvencí druhů v rámci sukcesních stádií (Příloha č. 3) a v rámci studovaných území (Příloha č. 4). Diagnostické druhy byly stanoveny pomocí míry fidelity ( $\phi \cdot 100$ ) s přesností na jedno desetinné místo. Počet snímků ve všech sukcesních stádiích byl standardizován na stejnou velikost, stejně tak počet snímků v jednotlivých územích. Statisticky nevýznamné diagnostické druhy byly vyloučeny Fisherovým exaktním testem ( $p < 0,05$ ). Z analýzy byly vyloučeny vysázené druhy dřevin v bylinném (E1) a keřovém (E2) patře a všechny druhy stromového patra (E3). Pro tuto analýzu byly vybrány jako diagnostické druhy případně rody ty, jejichž hodnota fidelity byla vyšší nebo rovna hodnotě 20,0. Druhy byly seřazeny podle klesajících hodnot fidelity jak v příloze č. 3 v jednotlivých sukcesních stádiích, tak v příloze č. 4 v jednotlivých územích. Za druhy s hodnotami fidelit byly v příloze č. 3 zařazeny statisticky nevýznamné diagnostické druhy podle klesající relativní frekvence. Relativní frekvence druhů (v %) byla zaokrouhlena na celé číslo. Synoptické tabulky byly použity k doplnění informací o druhovém složení v průběhu sukcese (Příloha č. 3) a v jednotlivých územích (Příloha č. 4), protože zobrazují druhové složení na základě presence/absence druhů, zatímco ordinační techniky (zmíněné dále) pracují s pokryvnostmi druhů.

#### *Ordinační techniky*

Délka gradientu odhadnutá pomocí nepřímé ordinace se rovnala 3,8 SD. Změny druhového složení vegetace na stanovištích borových lesů v průběhu sukcese po těžbě byly proto testovány přímou lineární ordinací (RDA) s logaritmickou transformací. Testování proběhlo pomocí Monte-Carlo testu se 499 permutacemi. Jako vysvětlující proměnná byly v analýze použity sukcesní stádia, jako kovariáta byly použity lokality. Změny v druhovém složení vegetace mezi územími byly zaznamenány přímou lineární ordinací (RDA) s logaritmickou transformací. Jako vysvětlující proměnná byly v analýze použity lokality, jako kovariáta sukcesní stádia.

Vliv zaznamenaných faktorů prostředí (lokalita, velikost plochy, typ hospodaření, potenciální solární radiace a vysázená dřevina) byl testován zvláště pro jednotlivá sukcesní stádia do 10 let přímou lineární ordinací (RDA) s logaritmickou transformací. Testování proběhlo pomocí Monte-Carlo testu se 499 permutacemi. Jako vysvětlující proměnná byly použity jednotlivé faktory prostředí, jako kovariáta byla použita lokalita. V případě testování vlivu lokality byly jako kovariáty použity všechny zbývající faktory prostředí.

Porovnání změn v druhovém složení v jednotlivých sukcesních stádiích po těžbě a požáru bylo na základě délek gradientu odhadnutých pomocí nepřímé ordinace (0 – 4 roky: 3,8 SD; 5 – 10 let: 3,0 SD; 11 – 24 let: 2,3 SD; 25 – 50 let: 2,1 SD; >90 let: 2,6 SD) testováno přímou lineární ordinací (RDA) s logaritmickou transformací. Testování proběhlo pomocí Monte-Carlo testu se 499 permutacemi. Analýzy byly provedeny pro jednotlivá sukcesní stádia. Jako vysvětlující proměnná byl použit typ disturbance (požár vs. těžba), jako kovariáta byly použity lokality.

Z analýz byly vyloučeny všechny druhy, které se ve studovaném souboru vyskytovaly v méně než ve 3 případech. Dále byly vyloučeny všechny druhy dřevin ve stromovém patře (E3) a všechny vysázené druhy dřevin v keřovém patře (E2) a bylinném patře (E1), aby se ukázaly rozdíly v lišejnících, mechorostech, bylinách a náletových dřevinách, protože regeneraci stromového patra pomocí vysázených dřevin není možné označit jako sukcesí.

#### *Analýza změn pokryvnosti vegetačních pater a změn počtu druhů v sukcesních stádiích*

Ke zjišťování změn v jednotlivých vegetačních patrech v sukcesních stádiích, v celkovém počtu druhů v sukcesních stádiích a v počtu druhů jednotlivých vegetačních pater v sukcesních stádiích po těžbě byl v programu R použit Wilcoxonův neparametrický dvouvýběrový test (Rank-Sum). K mnohonásobnému porovnání byla použita korekce p-hodnoty Benjamini & Hochberg (Benjamini & Hochberg 1995), dále označována jako „BH“. Korekce byla použita pro dosažení hladiny významnosti 0,05 platné pro celý soubor. Korekce p-hodnoty metodou „BH“ je silnější než jiné korekční metody, i když nemá tak přísná kritéria. Ke znázornění písmen v boxplotu, zobrazujících

statisticky významné rozdíly mezi sukcesními stádii, byl v programu R použit balíček multcompView. Do analýz bylo zahrnuto 249 snímků.

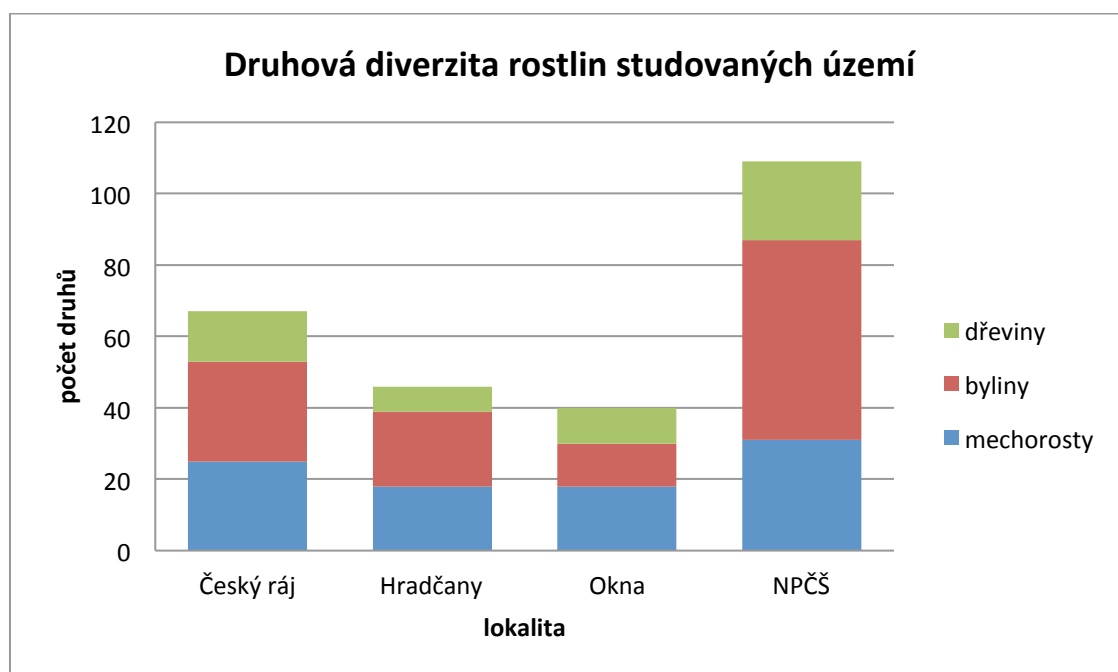
K porovnání změn pokryvností a počtu druhů v průběhu sukcese po těžbě dřeva a po požáru byl také použit Wilcoxonův neparametrický dvouvýběrový test (Rank-Sum) s korekcí "BH", který je zmíněný výše. Do analýz bylo zahrnuto celkem 331 snímků.

Výsledky byly znázorněny pomocí krabicových grafů (boxplotů). V boxplotu je zobrazen medián, délka krabice zobrazuje kvartilové rozpětí, tykadla od kvartilu zobrazují minimum a maximum - pokud není odlehlé, a případné odlehlé hodnoty, které jsou zobrazeny kroužkem, jsou hodnoty větší než  $3/2$  kvartilového rozpětí.

## 3 Výsledky

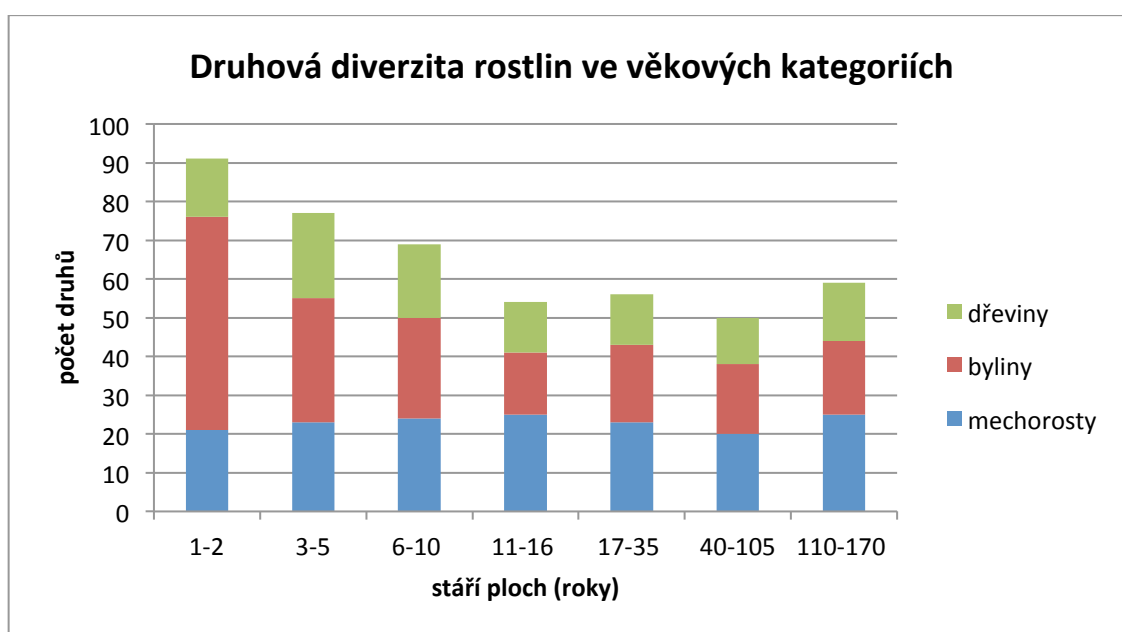
### 3.1 Popisná statistika

Na všech 249 studovaných plochách bylo zaznamenáno celkem 131 druhů rostlin, z toho 22 druhů dřevin, 67 druhů bylin, 42 druhů mechorostů. Soupis všech zaznamenaných druhů včetně zkratk použitých pro analýzy viz příloha č. 2. V Českém ráji bylo pozorováno celkem 67 druhů rostlin, z toho 14 druhů dřevin, 28 druhů bylin a 25 druhů mechorostů. V Oknech bylo zaznamenáno celkem 40 druhů rostlin, z toho 10 druhů dřevin, 12 druhů bylin a 18 druhů mechorostů, v Hradčanech celkem 46 druhů rostlin, z toho 7 druhů dřevin, 21 druhů bylin a 18 druhů mechorostů. V Českém Švýcarsku bylo zaznamenáno 109 druhů rostlin, z toho 22 druhů dřevin, 56 druhů bylin a 31 druhů mechorostů (viz Graf č. 1).



**Graf č. 1.** Grafické znázornění celkového počtu druhů a podílu jednotlivých skupin rostlin studovaných území.

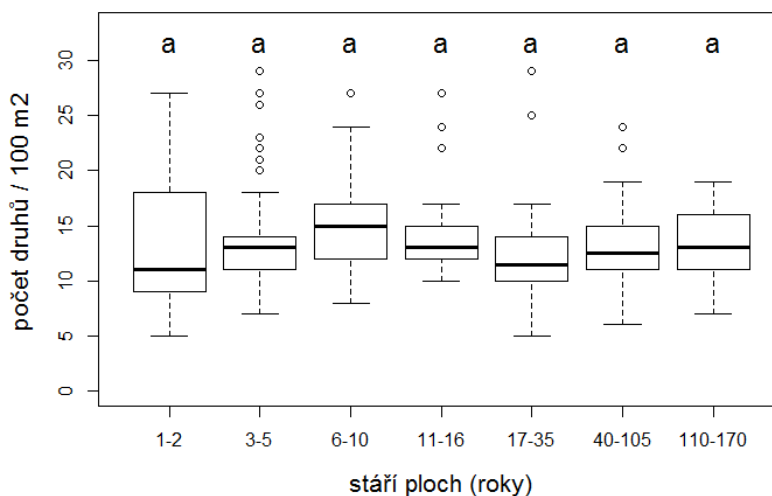
V rámci vymezených sukcesních stádií napříč územími bylo zaznamenáno celkem 91 různých druhů případně rodů rostlin (z toho 21 mechorostů, 55 bylin a 15 dřevin) ve věku 1 – 2 roky, 77 druhů (z toho 23 mechorostů, 32 bylin a 22 dřevin) ve věku 3 – 5 let, 69 druhů (z toho 24 mechorostů, 26 bylin a 19 dřevin) ve věku 6 – 10 let, 54 druhů (z toho 25 mechorostů, 16 bylin a 13 dřevin) ve věku 11 – 16 let, 56 druhů (z toho 23 mechorostů, 20 bylin a 13 dřevin) ve věku 17 – 35 let, 50 druhů (z toho 20 mechorostů, 18 bylin a 12 dřevin) ve věku 40 – 105 let a 59 druhů (25 mechorostů, 19 bylin a 15 dřevin) nad 110 let (viz Graf č. 2).



**Graf č. 2.** Grafické znázornění celkového počtu druhů a podílu jednotlivých skupin rostlin v sukcesních stádiích napříč územími.

### 3.2 Změny počtu druhů v průběhu sukcese po těžbě

V průběhu sukcese vegetace po těžbě dřeva se počet druhů výrazně nemění (Graf č. 3). Mezi jednotlivými sukcesními stádii nebyl zaznamenán statisticky průkazný rozdíl. Medián počtu druhů ve všech sukcesních stádiích se pohybuje od 11 do 15 druhů/100 m<sup>2</sup>. Statisticky průkazné změny v počtu druhů byly zaznamenány až na úrovni jednotlivých vegetačních pater.



**Graf č. 3.** Grafické znázornění změn počtu druhů v průběhu sukcese vegetace na plochách po těžbě dřeva. K porovnání změn počtu druhů mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

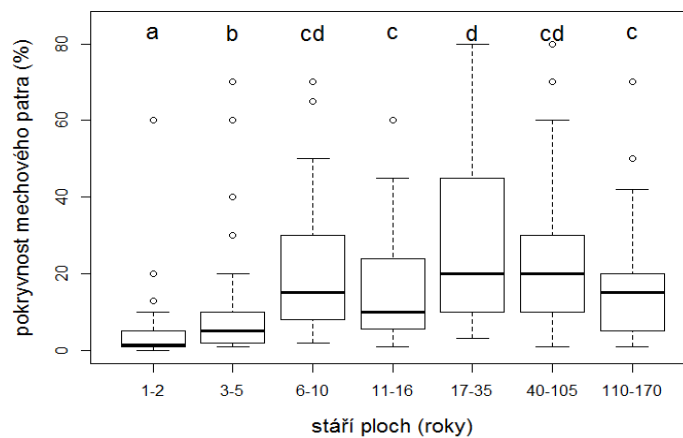
### 3.3 Změny v jednotlivých vegetačních patrech v průběhu sukcese po těžbě dřeva

#### 3.3.1 Změny pokryvnosti a počtu druhů mechového patra

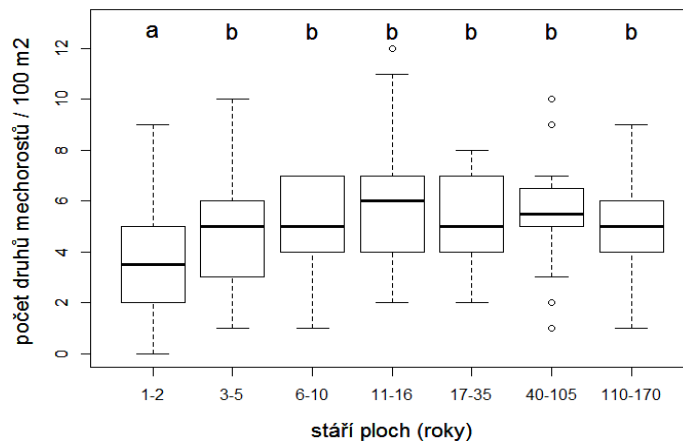
V průběhu sukcese vegetace po těžbě dřeva dochází k viditelným změnám v pokryvnosti mechového patra (Graf č. 4). Mezi sukcesními stádii dochází ke statisticky průkaznému rozdílu. Na plochách do 2 let od těžby dřeva dosahují mechorosty statisticky průkazně nejnižšího mediánu pokryvnosti ze všech sukcesních stádií (1,5 %). Plochy od 3 do 5 let dosahují mediánu pokryvnosti mechového patra 5 %, což je

průkazně vyšší hodnota než u ploch 1 – 2 roky starých, ale zároveň signifikantně nižší než u všech starších sukcesních stádií.

Ve stádiu do 2 let od těžby dřeva je kromě nejnižších hodnot pokryvností ze všech sukcesních stádií také statisticky průkazně nejnižší počet druhů na 100 m<sup>2</sup> (Graf č. 5). Mezi zbývajících sukcesními stádii nebyl zaznamenán signifikantně významný rozdíl. Z grafů č. 4 a č. 5 vyplývá, že se pokryvnost a počet druhů mechorostů ustálí již v prvních stádiích vývoje vegetace.



**Graf č. 4.** Grafické znázornění změn pokryvnosti mechorového patra (%) v průběhu sukcese vegetace na plochách po těžbě dřeva. K porovnání změn pokryvností mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

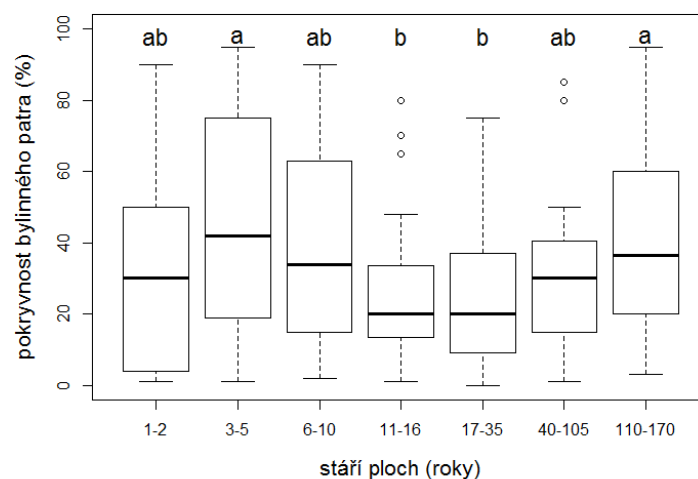


**Graf č. 5.** Grafické znázornění změn počtu druhů mechorového patra na snímek v průběhu sukcese vegetace na plochách po těžbě dřeva. K porovnání změn počtu druhů mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

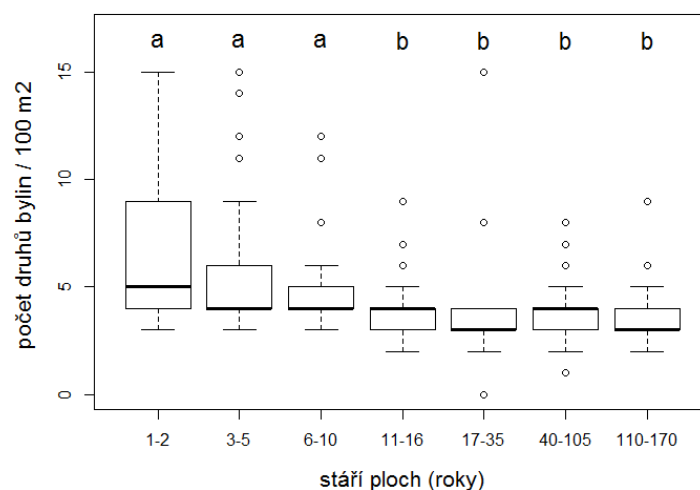


### 3.3.2 Změny pokrývnosti a počtu druhů bylinného patra

Během sukcese vegetace na plochách po těžbě dřeva dosahuje medián pokrývnosti bylinného patra 30 %. Rané sukcesní stádium (3 – 5 let) spolu s nejstarším sukcesním stádiem (110 – 170 let) se v pokrývnosti statisticky průkazně odlišuje od sukcesních stádií 11 – 16 let a 17 – 35 let. Mezi ostatními sukcesními stádii nebyly zaznamenány statisticky průkazné rozdíly (Graf č. 6). Počet druhů bylinného patra/100 m<sup>2</sup> se v prvních třech nejmladších sukcesních stádiích statisticky průkazně odlišuje od sukcesních stádií starších 10 let (Graf č. 7). Mediány počtu druhů jsou nízké u všech sukcesních stádií a dosahují hodnot od 3 druhů (17 – 35 let, 110 – 170 let), do 5 druhů/100 m<sup>2</sup> (1 – 2 roky).



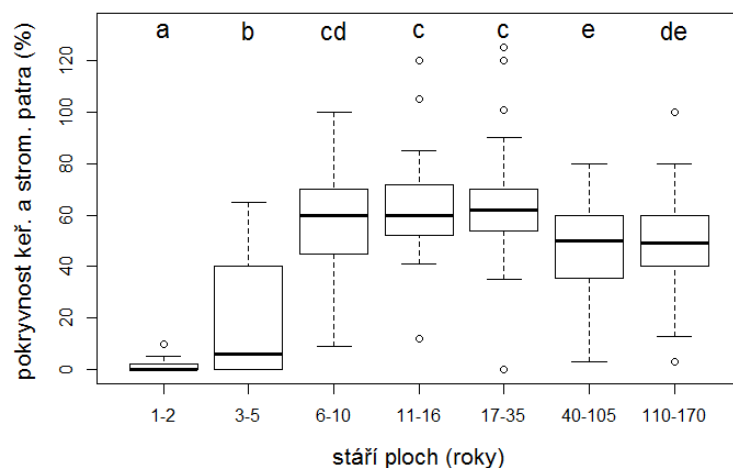
**Graf č. 6.** Grafické znázornění změn pokrývnosti bylinného patra (%) v průběhu sukcese vegetace na plochách po těžbě dřeva. K porovnání změn pokrývností mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.



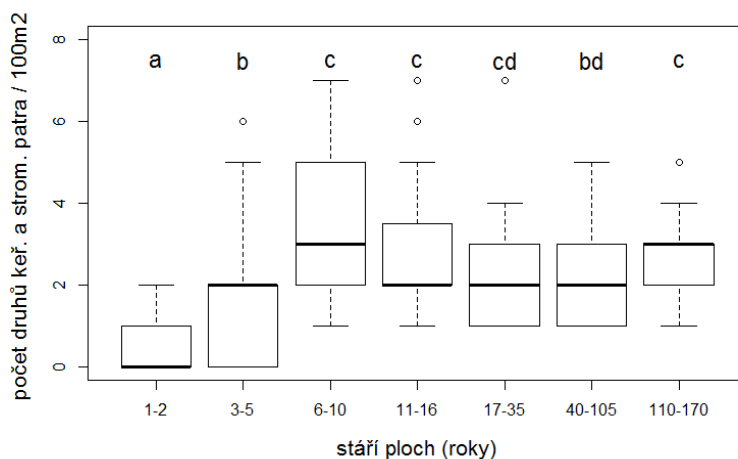
**Graf č. 7.** Grafické znázornění změn počtu druhů bylinného patra na snímek v průběhu sukcese vegetace na plochách po těžbě dřeva. K porovnání změn počtu druhů mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

### 3.3.3 Změny v pokryvnosti a počtu druhů stromového a keřového patra

Stejně jako dochází ke změnám v pokryvnosti mechového i bylinného patra, mění se i zastínění, které bylo vypočteno jako součet pokryvností stromového a keřového patra (v %). Z grafu č. 8 je patrné, že v iniciálním sukcesním stádiu do 2 let po těžbě dřeva se na plochách nevyskytují téměř žádné keře a stromy, což potvrzuje i graf č. 9. Největšího zastínění dosahují plochy ve věku 11 – 16 let s hodnotou mediánu 60 % a 17 – 35 let s hodnotou mediánu 62 %, poté dochází k mírnému poklesu hodnot mediánu zastínění kvůli rozvolňování koruny. Graf č. 9 ukazuje, že je na studovaných plochách velmi nízká druhová diverzita stromů a keřů.



**Graf č. 8.** Grafické znázornění změn součtu pokryvností keřového a stromového patra (%) v průběhu sukcese vegetace na plochách po těžbě. K porovnání změn pokryvností mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.



**Graf č. 9.** Grafické znázornění změn počtu druhů keřového a stromového patra v průběhu sukcese vegetace na plochách po těžbě. K porovnání změn počtu druhů mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

### 3.4 Změny v druhovém složení vegetace v průběhu sukcese po těžbě

V průběhu sukcese po těžbě dřeva dochází ke statisticky průkazným změnám druhového složení vegetace (přímá lineární ordinace RDA;  $F=5,4$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 12 % variability). Diagnostické druhy jednotlivých sukcesních stádií jsou zobrazeny v synoptické tabulce (Příloha č. 3). Grafický výstup RDA ukazuje, že se nejmladší sukcesní stadia (1 – 2 roky a 3 – 5 let) svým druhovým složením nejvíce odlišují od všech ostatních stádií a že poslední tři sukcesní stadia jsou si v druhovém složení velmi blízká, (Graf č. 10). V iniciálním sukcesním stádiu (1 – 2 roky) se vyskytují druhy *Pinus sylvestris* (nálet), *Urtica dioica*, *Senecio sylvaticus*, *Juncus effusus* a *Digitalis purpurea*. Toto zjištění je potvrzeno i výsledky ze synoptické tabulky. Druhy *Erechtites hieracifolius*, *Hypochaeris radicata* a *Poa annua* zobrazené v synoptické tabulce sice dosahují požadované hodnoty fidelity, ale vyskytly se jen v 5 % snímků (po zaokrouhlení), tj. ve 2 z 38 snímků, proto nebudou brány jako diagnostické druhy.

V raném sukcesním stádiu 3 – 5 let se z 30 nejvýznamnějších druhů zobrazených na grafickém výstupu RDA vyskytují *Pohlia nutans*, *Rubus idaeus*, *Epilobium angustifolium*, *Polytrichum formosum*, *Avenella flexuosa* a *Betula* sp. (nálet). *Pohlia nutans* sice nedosahuje hodnot fidelity nad 20,0, ale v nejmladším stádiu se druh vyskytl v 42 % snímků a v tomto stádiu do 5 let dokonce ve 45 % snímků. *Rubus idaeus* je v grafu zobrazen nejbliže tomuto sukcesnímu stádiu, ale vyskytuje se i jak v nejmladším stádiu, tak i ve stádiu do 10 let. *Avenella flexuosa* dosahuje v tomto stádiu nejvyšších pokryvností, ale hojně se vyskytuje ve všech sukcesních stádiích (v průměru v 87 % snímků každého sukcesního stadia). Proto ani v synoptické tabulce není zobrazena jako diagnostický druh. V synoptické tabulce jsou v tomto stádiu jako diagnostické druhy zobrazeny *Calluna vulgaris*, *Pinus sylvestris* (nálet), *Polytrichum formosum*. Druh *Carex echinata* je dle fidelity diagnostickým druhem, ale vyskytuje se v přepočtu jen ve 2 ze 42 záznamů. *Epilobium angustifolium* je dle synoptické tabulky statisticky nevýznamný diagnostický druh. *Calluna vulgaris* se v grafu vyskytuje mezi stádiem 3 – 5 let a 6 – 10 let, což odpovídá tomu, že v těchto stádiích dosahuje nejvyšších pokryvností a je i diagnostickým druhem v obou sukcesních stádiích.

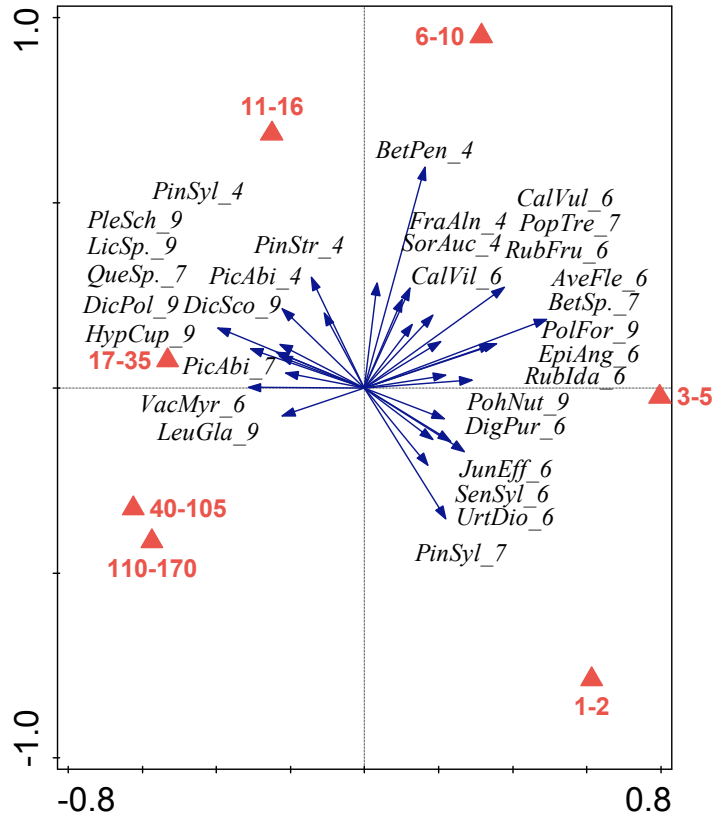
Ve stádiu 6 – 10 let jsou kromě výše zmíněného druhu *Calluna vulgaris* zobrazeny druhy *Betula pendula*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* (nálety v keřovém patře),

*Populus tremula* (nálet v bylinném patře) a *Calamagrostis villosa*. Druh *Calamagrostis villosa* je dle tabulky (Příloha č. 3) statisticky nevýznamný diagnostický druh, ale v tomto sukcesním stádiu dosahuje nejvyšších pokryvností. *Populus tremula* se však vyskytl pouze v 1 snímku tohoto stádia.

V sukcesním stádiu 11 – 16 let se dle grafu vyskytují nálety dřevin *Pinus strobus*, *Pinus sylvestris* a *Picea abies*.

Ve starším sukcesním stádiu do 35 let i v nejstarších stádiích se s nejvyššími pokryvnostmi vyskytují mechorosty *Hypnum cupressiforme agg.*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* a *Dicranum polysetum*. Poslední jmenovaný druh je společně s *Dicranum spurium* a *Hylocomium splendens* uveden v synoptické tabulce jako diagnostický druh tohoto stádia.

Nejstarší sukcesní stádia jsou si svým složením velmi blízka, společný je jim i hojný výskyt mechorostů. V synoptické tabulce jsou na základě hodnot fidelity zobrazeny 2 diagnostické druhy nejstaršího stádia (*Orthodicranum flagellare*, *Ceratodon purpureus*), které se však vyskytují v méně než 3 snímcích.



**Graf č. 10.** Grafický výstup přímé lineární ordinace (RDA) s logaritmickou transformací s kovariátami (lokality) zobrazující změny druhového zastoupení rostlin v jednotlivých sukcesních stádiích. V diagramu je zobrazeno 30 nejvýznamnějších druhů. Použité druhy a jejich zkratky jsou uvedeny v příloze č. 2. Vysvětlivky k číslům (vegetačním patrům) u druhů: 4 – náletová dřevina v keřovém patře, 6 – bylinné patro, 7 – náletová dřevina v bylinném patře, 9 – mechové patro.  $F=5,4$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 12 % variability.

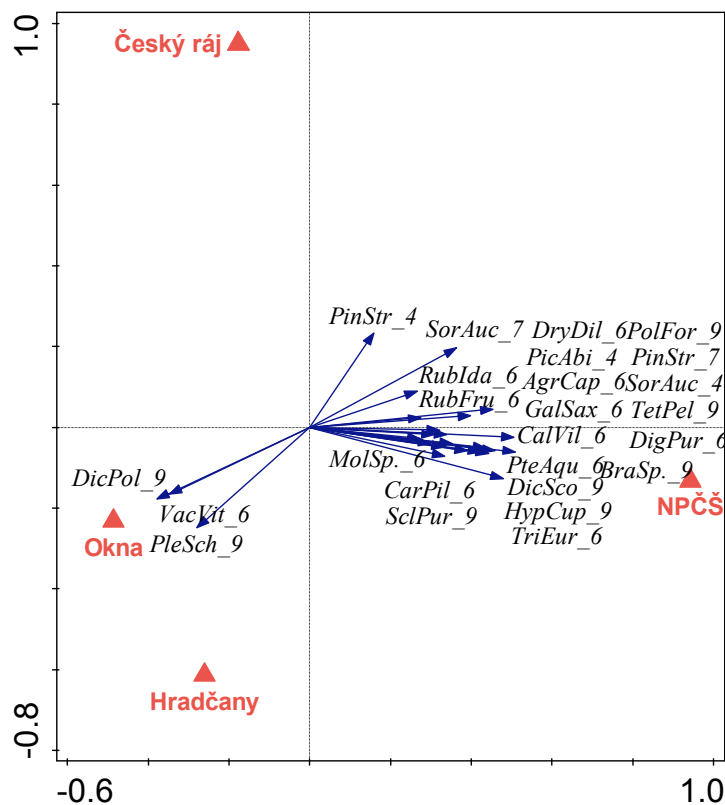
### 3.5 Rozdíly mezi územími v druhovém složení všech sukcesních stádií

Podle výsledku přímé lineární ordinace RDA ( $F=11,1$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 12,2 % variability) je mezi studovanými územími patrný rozdíl v druhovém složení (Graf č. 11). Diagnostické druhy jsou zobrazeny v synoptické tabulce v příloze (Příloha č. 4).

Snímky z Českého Švýcarska (NPCŠ) se svým druhovým složením a celkovým počtem druhů výrazně odlišují od ostatních území, což je patrné i z grafu č. 1. Rozdíly od ostatních území jsou podle grafu č. 11 v těchto druzích (řazeno zároveň dle nejvyšších hodnot fidelity, příloha č. 4): *Calamagrostis villosa*, *Brachythecium* sp., *Dryopteris dilatata*, *Digitalis purpurea*, *Pinus strobus* (nálet v bylinném patře), *Carex pilulifera*, *Galium saxatile*, *Trientalis europaea* a další.

Snímky z okolí Oken se dle grafu č. 11 odlišují druhy *Vaccinium vitis-idaea*, *Dicranum polysetum* a *Pleurozium schreberi*. Podle synoptické tabulky dosahují hodnot fidelity vyšších než 20,0 druhy *Pohlia nutans* a *Avenella flexuosa*, které v grafu č. 11 nejsou zobrazeny mezi nejvýznamnějšími druhy. *Avenella flexuosa* se vyskytla ve všech snímcích z toho území.

V Českém ráji ani v Hradčanských stěnách nebyly v grafu zobrazeny žádné druhy z vyobrazených 25 nejvýznamnějších druhů, které by odlišovaly tyto území od ostatních. Podle synoptické tabulky byly v Českém ráji zaznamenány dva druhy s hodnotou fidelity vyšší než 20,0, a to *Pinus strobus* (nálet v keřovém patře) a *Quercus sp.* (nálet v bylinném patře), v Hradčanských stěnách byly zaznamenány tři druhy s hodnotou fidelity vyšší než 20,0, a to *Dicranum polysetum*, *Vaccinium vitis-idaea* a *Calluna vulgaris*.



**Graf č. 11.** Grafický výstup přímé lineární ordinace (RDA) s logaritmickou transformací s kovariátami (sukcesní stádia) zobrazující druhové zastoupení rostlin ve studovaných územích. V diagramu je zobrazeno 25 nejvýznamnějších druhů. Použité druhy a jejich zkratky jsou uvedeny v příloze 2. Vysvětlivky k číslům (vegetačním patrům) u druhů: 4 – náletová dřevina v keřovém patře, 6 – bylinné patro, 7 – náletová dřevina v bylinném patře, 9 – mechové patro.  $F=11,1$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 12,2 % variability.

### 3.6 Faktory prostředí ovlivňující sukcesi vegetace

Faktory prostředí byly testovány přímou lineární ordinací RDA zvláště pro každé ze tří nejmladších sukcesních stádií. Pro starší sukcesní stádia nebylo možné spolehlivě zaznamenat údaje o typu hospodaření a všech vysázených dřevinách, proto analýzy z těchto stádií chybí. Bylo testováno celkem 5 faktorů prostředí (lokalita, vysázená dřevina, potenciální solární radiace, velikost plochy, typ hospodaření). Signifikantní vliv na druhové složení v alespoň jednom sukcesním stádiu byl zaznamenán u prvních 4 faktorů, jejichž efekt je shrnut v tabulce č. 1. U typu hospodaření nebyl zaznamenán žádný signifikantní vliv na vegetaci. Faktory vysázená dřevina i lokalita mají signifikantní vliv na druhové složení vegetace ve všech testovaných sukcesních stádiích. Vysázená dřevina v iniciálním (1 – 2 roky) a raném (3 – 5 let) stádiu zároveň vysvětluje nejvíce variability ze všech testovaných faktorů (do 2 let – 22,2 %, do 5 let – 24,3 %). Lokalita vysvětluje nejvíce procent vysvětlené variability v nejmladším sukcesním stádiu a ve stádiu do 10 let. Velikost plochy má signifikantní vliv na druhové složení jen v nejmladším stádiu do 2 let. Potenciální solární radiace vysvětluje 6,6 % variability ve stádiu do 5 let.

**Tabulka č. 1.** Faktory prostředí, které ovlivňují druhové složení v jednotlivých sukcesních stádiích na plochách po těžbě dřeva. V tabulce jsou zobrazeny výsledky z přímé lineární ordinace RDA s logaritmicovou transformací pro jednotlivé faktory a sukcesní stádia, zaznamenány jsou procenta vysvětlené variability a p-hodnota. U vysázené dřeviny, potenciální solární radiace a velikosti ploch byla jako kovariáta použita lokalita. U lokality byly jako kovariáta použity všechny ostatní faktory. Zkratka NS = nesignifikantní.

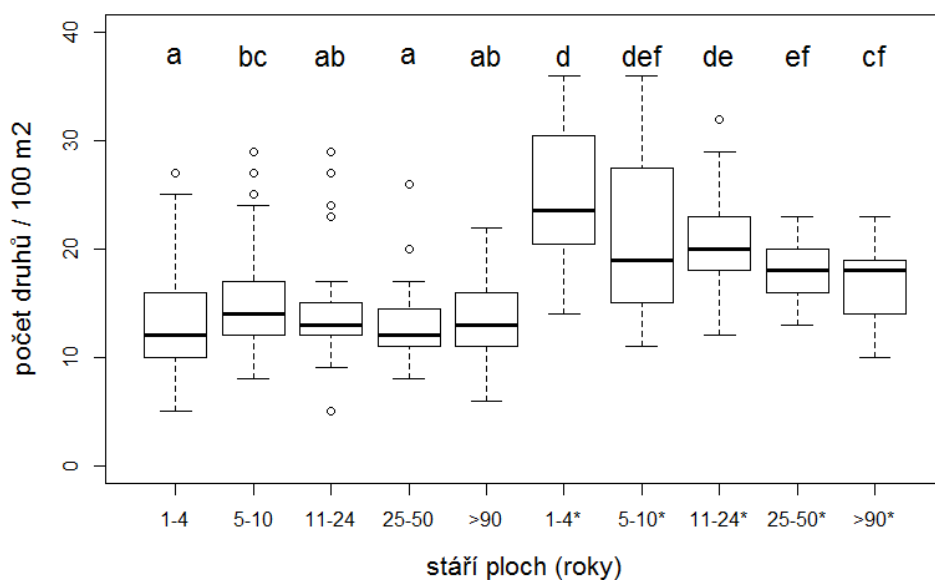
faktor prostředí / sukcesní stádia	1-2 roky	3-5 let	6-10 let
Vysázená dřevina (borovice, smrk, buk, mix J+J, mix J+L, 0)	22,2 % p=0,008	24,3 % p=0,002	12,6 % p=0,004
Lokalita (Český ráj, Okna, Hradčany, NPČŠ)	18,7 % p=0,002	13,7 % p=0,018	18,1 % p=0,002
Velikost plochy (m <sup>2</sup> )	6,1 % p=0,022	NS	NS
Potenciální solární radiace	NS	6,6 % p=0,018	NS



## 3.7 Porovnání sukcese vegetace po těžbě dřeva a po požáru

### 3.7.1 Porovnání změn počtu druhů na snímek v průběhu sukcese po těžbě dřeva a požáru

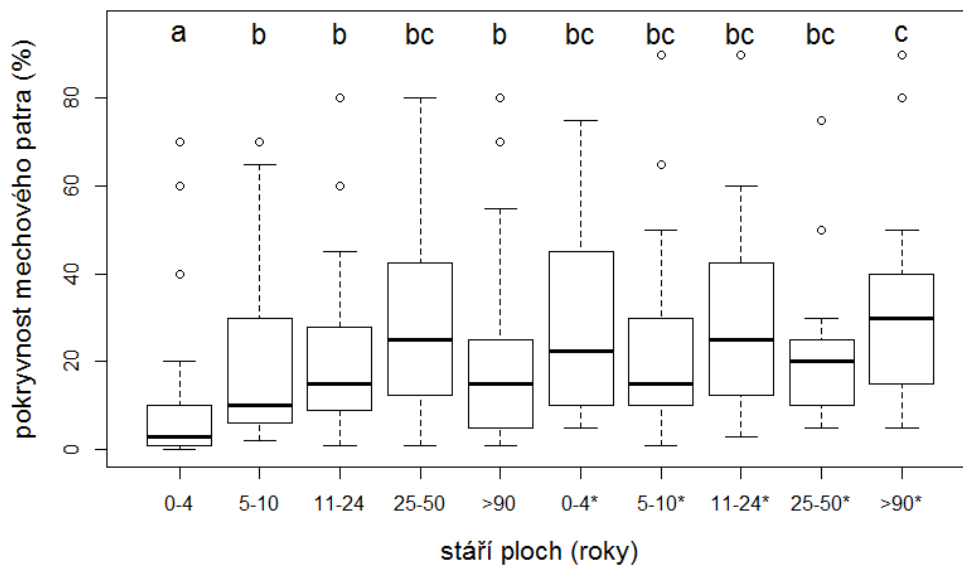
Počet druhů v sukcesních stádiích na plochách po těžbě dřeva a po požáru se statisticky průkazně liší. Graf č. 12 ukazuje, že plochy po těžbě dřeva mají v průběhu celé sukcesní řady menší počet druhů než plochy po požáru. Největší rozdíl mediánu počtu druhů mezi plochami po těžbě dřeva a po požáru je patrný ve stádiu do 4 let (12 versus 21). Medián počtu druhů na plochách po těžbě během sukcese kolísá od 12 do 14 druhů/100 m<sup>2</sup>, po požáru kolísá mezi 18 – 21 druhů/100 m<sup>2</sup>. V nejmladších stádiích po požáru je druhů nejvíce (21) a směrem k nejstarším stádiím jejich počet klesá (18 druhů/100 m<sup>2</sup>).



**Graf č. 12.** Grafické znázornění porovnání změn počtu druhů na snímek v průběhu sukcese po těžbě a po požáru. Stáří neoznačené hvězdičkou značí plochy po těžbě, označené hvězdičkou značí plochy po požáru. K porovnání změn pokryvností mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

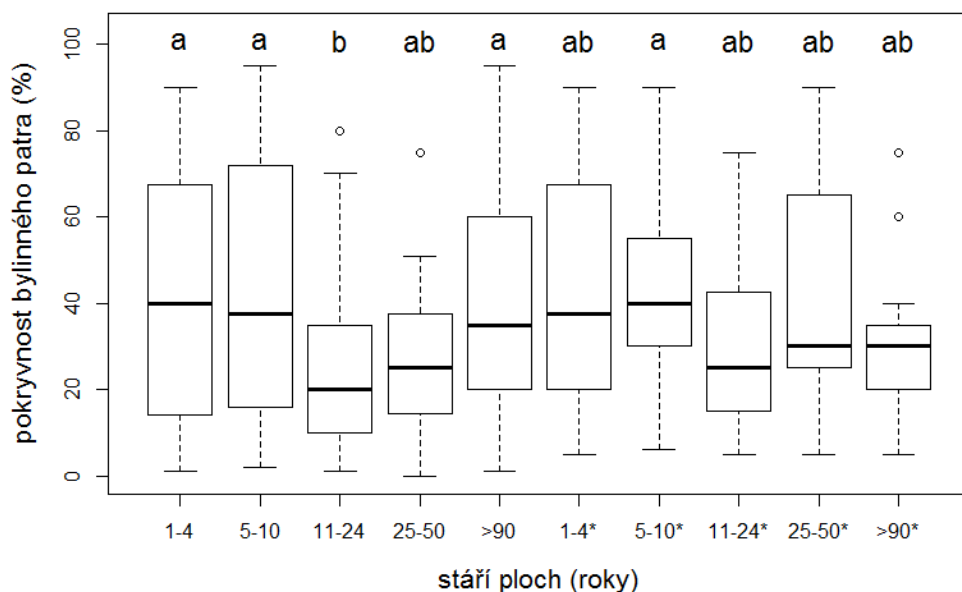
### 3.7.2 Změny v pokryvnosti vegetačních pater v průběhu sukcese po těžbě a požáru

Pokryvnost mechového patra je statisticky průkazně nejnížší v iniciálním sukcesním stádiu po těžbě dřeva (medián 3 %), zatímco v tomto stádiu na plochách po požáru dosahuje medián pokryvnosti 22,5 %. Statisticky průkazně nejvyšší pokryvnost mechového patra je zaznamenána v nejstarším sukcesním stádiu na plochách po požáru (medián 30 %). Oproti tomu nejstarší sukcesní stádium na plochách po těžbě dřeva dosahuje hodnoty mediánu o polovinu menší (medián 15 %), graf č. 13.



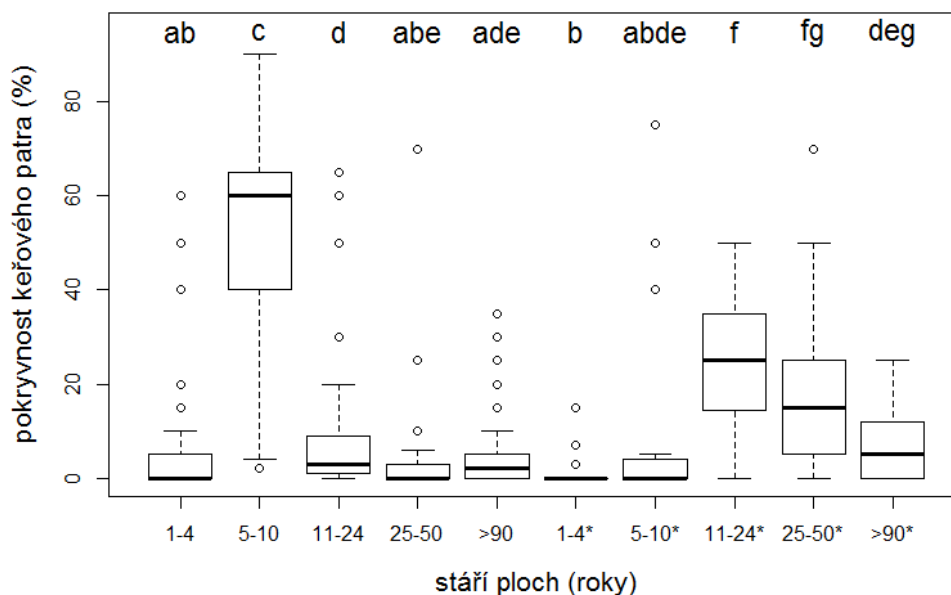
**Graf č. 13.** Grafické znázornění porovnání změn pokryvností mechového patra v průběhu sukcese po těžbě a po požáru. Stáří neoznačené hvězdičkou značí plochy po těžbě, označené hvězdičkou značí plochy po požáru. K porovnání změn pokryvností mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

U pokryvností bylinného patra jsou patrné podobné tendence u obou typů disturbancí (Graf č. 14). Po těžbě dřeva i po požáru dosahují první dvě sukcesní stádia hodnoty mediánu okolo 40 %, poté dochází k poklesu u stádia 11 – 24 let a následně opět k růstu. Mezi žádným sukcesním stádiem po těžbě a po požáru nebyl zaznamenán statisticky významný rozdíl.

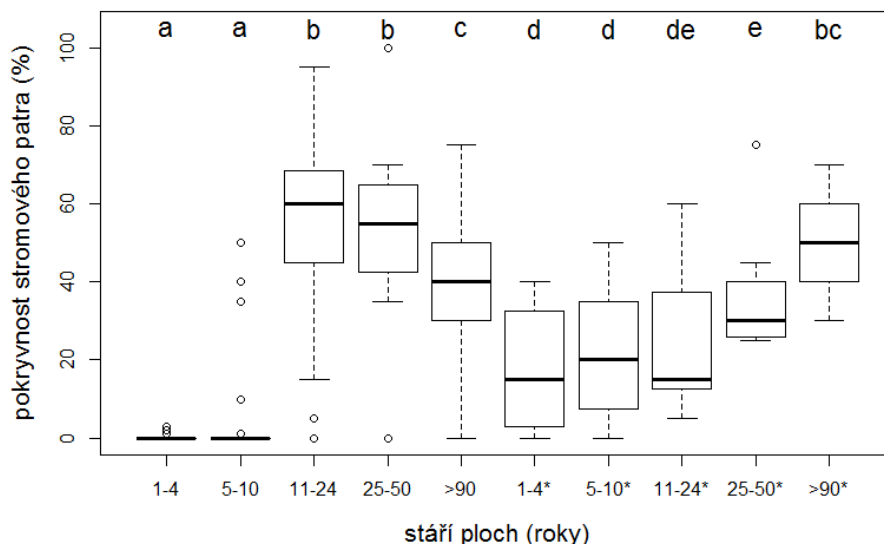


**Graf č. 14.** Grafické znázornění porovnání změn pokryvností mechového patra v průběhu sukcese po těžbě a po požáru. Stáří neoznačené hvězdičkou značí plochy po těžbě, označené hvězdičkou značí plochy po požáru. K porovnání změn pokryvností mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

V pokryvnosti keřového patra dochází mezi oběma typy disturbancí k odlišným trendům. Na plochách po těžbě dřeva dorůstají dřeviny do keřového patra o stádium dříve (ve stádiu 5 – 10 let), než na požárových plochách. Na plochách po požáru keřové patro zůstává vyvinuto i ve starších stádiích, zatímco na plochách po těžbě dosahuje od středního sukcesního stádia velmi nízkých pokryvností (Graf č. 15). Stejně jako dorůstají dřeviny po těžbě dřeva dříve do keřového, dorůstají dříve i do stromového patra v porovnání s plochami po požáru. Pokryvnost stromového patra na plochách po těžbě dřeva klesá od středního sukcesního stádia (11 – 24 let), zatímco na plochách po požáru pokryvnost stromového patra roste až do nejstaršího stádia (Graf č. 16).

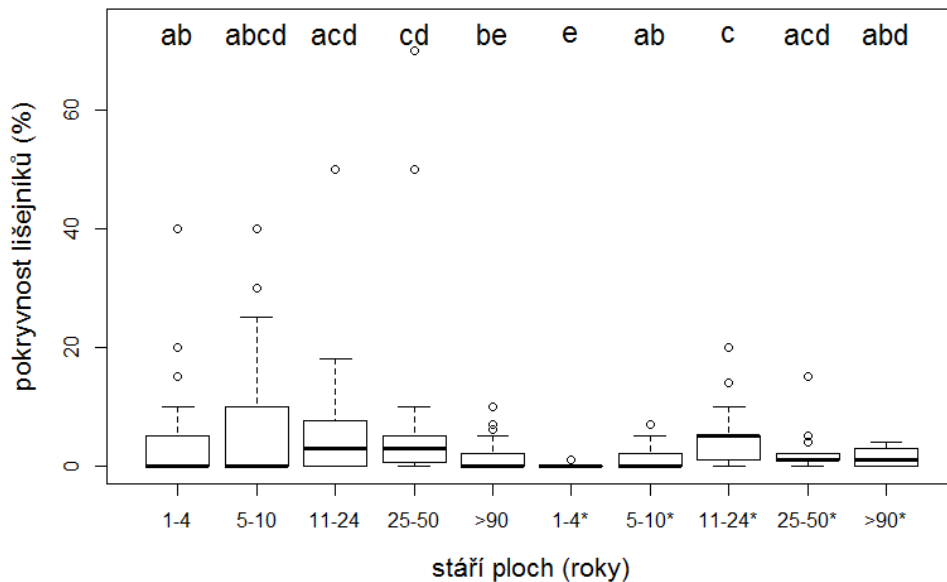


**Graf č. 15.** Grafické znázornění porovnání změn pokryvností keřového patra v průběhu sukcese po těžbě a po požáru. Stáří neoznačené hvězdičkou značí plochy po těžbě, označené hvězdičkou značí plochy po požáru. K porovnání změn pokryvností mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.



**Graf č. 16.** Grafické znázornění porovnání změn pokryvností stromového patra v průběhu sukcese po těžbě a po požáru. Stáří neoznačené hvězdičkou značí plochy po těžbě, označené hvězdičkou značí plochy po požáru. K porovnání změn pokryvností mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

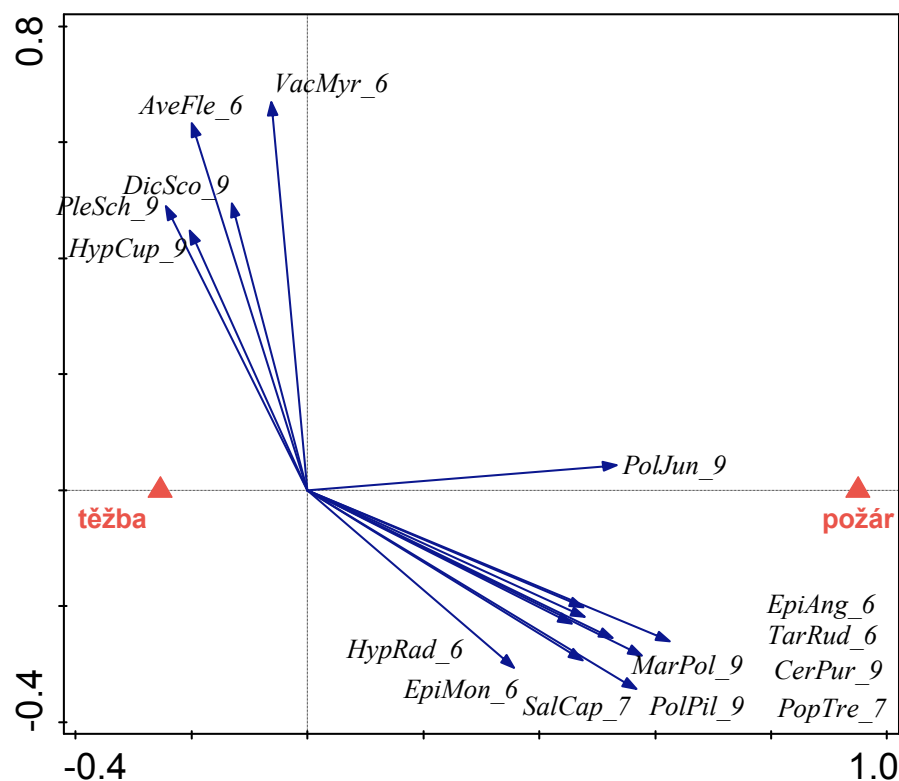
Pokryvnost lišejníků je ve všech sukcesních stádiích nízká (Graf č. 17), statisticky významný rozdíl byl zaznamenán u nejmladšího sukcesního stádia po těžbě a po požáru. V ostatních stádiích jsou si pokryvnosti podobné.



**Graf č. 17.** Grafické znázornění porovnání změn pokryvností lišejníků v průběhu sukcese po těžbě a po požáru. Stáří neoznačené hvězdičkou značí plochy po těžbě, stáří označené hvězdičkou značí plochy po požáru. K porovnání změn pokryvností mezi jednotlivými sukcesními stádii byl použit neparametrický dvouvýběrový Wilcoxonův test (Rank-Sum) s korekcí "BH". Stejná písmena v grafu vyznačují sukcesní stádia, mezi kterými není statisticky průkazný rozdíl.

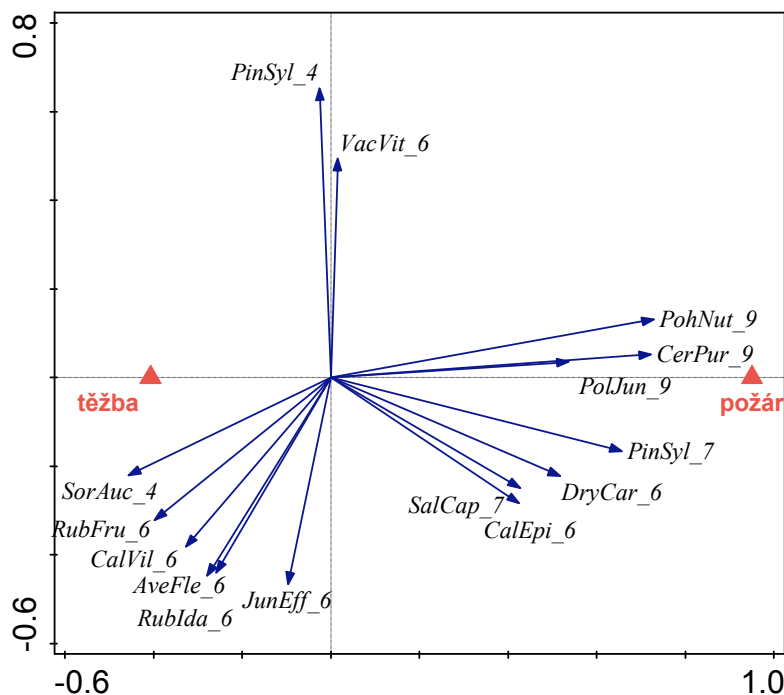
### 3.7.3 Změny v druhovém složení v jednotlivých sukcesních stádiích po těžbě a požáru

Během sukcese vegetace na plochách po požáru a po těžbě dřeva nejsou rozdíly jen v pokryvnostech jednotlivých vegetačních pater, ale výrazné rozdíly jsou i v druhovém složení. Podle grafu č. 18 (RDA;  $F=6,2$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 6,7 % variability) se v nejmladším sukcesním stádiu do 4 let od disturbance plochy po požáru odlišují od ploch po těžbě výskytem druhů *Marchantia polymorpha* a *Ceratodon purpureus*, které se často na spáleništích vyskytují, dále *Polytrichum juniperinum* a *P. piliferum*, světlomilné druhy *Hypochaeris radicata*, *Epilobium angustifolium* a *E. montanum*, *Taraxacum sect. Ruderalia*, *Salix caprea* a *Populus tremula*. Naproti tomu se na plochách po těžbě vyskytují běžné lesní druhy kyselých půd, které jsou hojně v průběhu celé sukcese po těžbě.



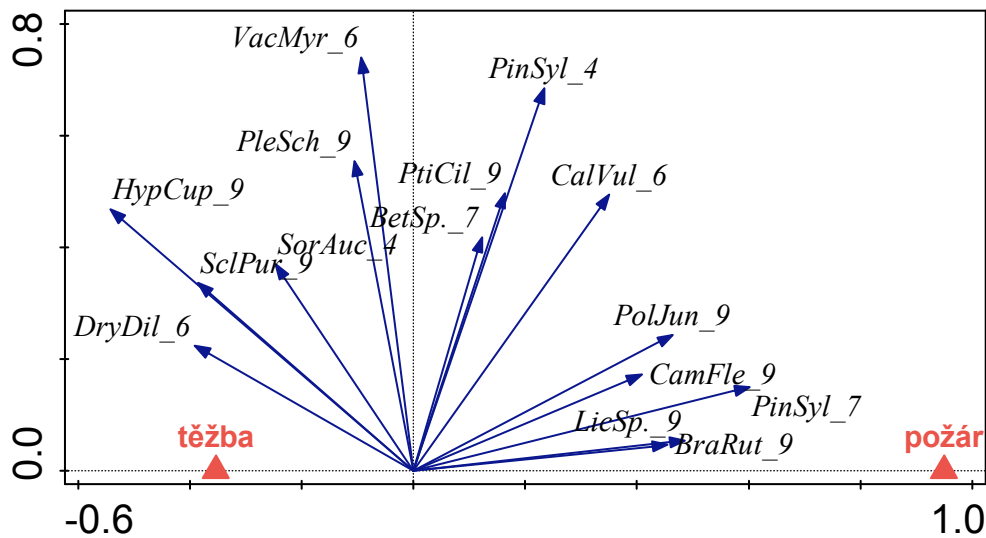
**Graf č. 18. 0 - 4 roky.** Grafický výstup přímé lineární ordinace (RDA) s logaritmickou transformací s kovariátami (lokality) zobrazující rozdíly v druhovém zastoupení rostlin do 4 let od disturbance. V diagramu je zobrazeno 15 nejvýznamnějších druhů. Použité druhy a jejich zkratky jsou uvedeny v příloze č. 2. Vysvětlivky k číslům (vegetačním patřím) u druhů: 4 – náletová dřevina v keřovém patře, 6 – bylinné patro, 7 – náletová dřevina v bylinném patře, 9 – mechové patro.  $F=6,2$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 6,7 % variability.

V sukcesním stádiu od 5 do 10 let (Graf č. 19; RDA;  $F=6,9$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 9,3 % variability) po disturbanci se na požárových stanovištích vyskytují druhy *Pohlia nutans*, *Dryopteris carthusiana* agg., *Calamagrostis epigejos* a nálety *Pinus sylvestris*, ostatní zobrazené druhy požárových stanovišť jsou stejné jako v nejmladším stádiu (*Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum* a *Salix caprea*). Od požárových ploch se plochy po těžbě odlišují druhy *Rubus fruticosus* agg. a *R. idaeus*, *Sorbus aucuparia*, *Calamagrostis villosa* a dalšími druhy zobrazenými v grafu č. 19.



**Graf č. 19. 5 – 10 let.** Grafický výstup přímé lineární ordinace (RDA) s logaritmickou transformací s kovariátami (lokality) zobrazující rozdíly v druhovém zastoupení rostlin od 5 do 10 let od disturbance. V diagramu je zobrazeno 15 nejvýznamnějších druhů. Použité druhy a jejich zkratky jsou uvedeny v příloze č. 2. Vysvětlivky k číslům (vegetačním patřím) u druhů: 4 – náletová dřevina v keřovém patře, 6 – bylinné patro, 7 – náletová dřevina v bylinném patře, 9 – mechové patro.  $F=6,9$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 9,3 % variability.

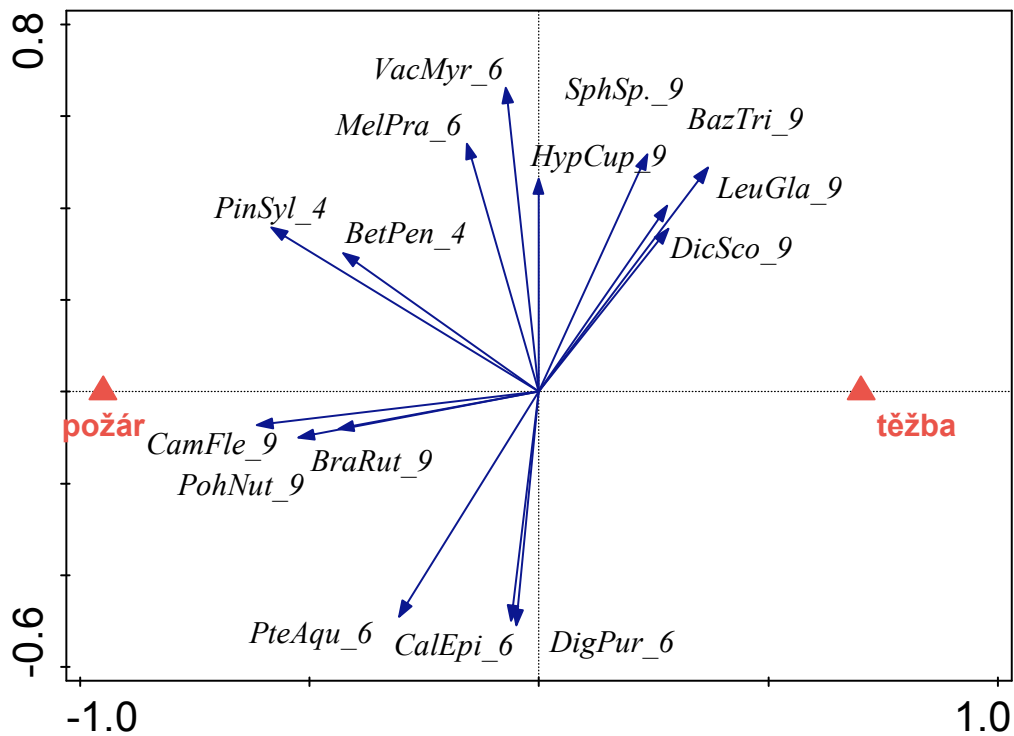
Ve starším sukcesním stádiu od 11 do 24 let (Graf č. 20; RDA;  $F=5,6$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 6,5 % variability) se požárové plochy od ploch po těžbě odlišují lišejníky a mechorosty *Brachythecium rutabulum*, *Campylopus flexuosus* a druhem *Polytrichum juniperinum*, který se vyskytuje i v mladších stádiích. Pod zástínem stromového patra na plochách po těžbě převažují druhy *Dryopteris dilatata*, *Scleropodium purum* a *Hypnum cupressiforme* agg.



**Graf č. 20. 11 – 24 let.** Grafický výstup přímé lineární ordinace (RDA) s logaritmicou transformací s kovariátami (lokality) zobrazující rozdíly v druhovém zastoupení rostlin od 11 do 24 let od disturbance. V diagramu je zobrazeno 15 nejvýznamnějších druhů. Použité druhy a jejich zkratky jsou uvedeny v příloze č. 2. Vysvětlivky k číslům (vegetačním patřím) u druhů: 4 – náletová dřevina v keřovém patře, 6 – bylinné patro, 7 – náletová dřevina v bylinném patře, 9 – mechové patro.  $F=5,6$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 6,5 % variability.

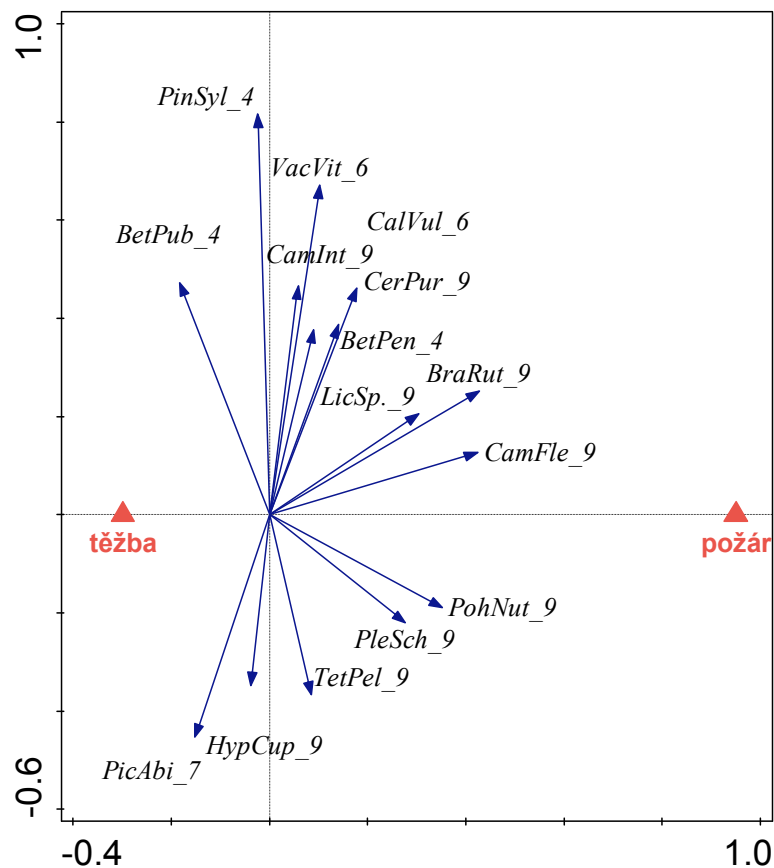


Od 25 do 50 let od disturbance (Graf č. 21; RDA;  $F=5,1$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 5,1 % variability) se na plochách po požáru stále hojně objevují mechorosty mladších sukcesních stádií (*Campylopus flexuosus*, *Brachythecium rutabulum* a *Pohlia nutans*), zatímco po těžbě jsou to mechorosty *Dicranum scoparium* (ten se objevuje i v nejmladším sukcesním stádiu), dále *Leucobryum glaucum*.



**Graf č. 21. 25 – 50 let.** Grafický výstup přímé lineární ordinace (RDA) s logaritmickou transformací s kovariátami (lokality) zobrazující rozdíly v druhovém zastoupení rostlin od 25 do 50 let od disturbance. V diagramu je zobrazeno 15 nejvýznamnějších druhů. Použité druhy a jejich zkratky jsou uvedeny v příloze č. 2. Vysvětlivky k číslům (vegetačním patrům) u druhů: 4 – náletová dřevina v keřovém patře, 6 – bylinné patro, 7 – náletová dřevina v bylinném patře, 9 – mechové patro.  $F=3,0$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 5,1 % variability.

V nejstarším sukcesním stádiu se po těžbě v porovnání s požárem vyskytuje jen *Betula pubescens* agg., *Picea abies* (nálet v bylinném patře) a *Hypnum cupressiforme* agg. Požárová stanoviště se odlišují hlavně mechorosty *Campylopus flexuosus*, *Pohlia nutans*, *Brachythecium rutabulum*, které se vyskytují na požářištích už od stádia 11 – 24 let. Další nejvýznamnější druhy jsou zobrazeny v grafu č. 22 (RDA;  $F=2,3$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 1,8 % variability).



**Graf č. 22. Nad 90 let.** Grafický výstup přímé lineární ordinace (RDA) s logaritmicou transformací s kovariátami (lokality) zobrazující rozdíly v druhovém zastoupení rostlin od více než 90 let od disturbance. V diagramu je zobrazeno 15 nejvýznamnějších druhů. Použité druhy a jejich zkratky jsou uvedeny v příloze č. 2. Vysvětlivky k číslům (vegetačním patřům) u druhů: 4 – náletová dřevina v keřovém patře, 6 – bylinné patro, 7 – náletová dřevina v bylinném patře, 9 – mechové patro.  $F=2,3$ ;  $p=0,002$ ; vysvětleno 1,8 % variability.

## 4 Diskuse

### 4.1 Diskuse metodiky

Zaznamenávání sukcese vegetace metodou *space-for-time substitution* bylo pro předkládanou diplomovou práci vhodné z hlediska časové nenáročnosti, protože v krátkém časovém úseku lze získat data o dlouhé sukcesní řadě. Problémem ale může být, že ve studovaných územích mohlo v minulosti docházet k různým událostem (odlišné způsoby hospodaření, různý průběh počasí v různých letech, kdy vznikly paseky, různá úroveň znečištění ovzduší apod.), které mohly ovlivnit průběh sukcese vegetace na různě starých plochách. Ale rozdíly v podmínkách prostředí mohou být i mezi různými územími a plochami ve stejném čase, a zároveň čas vymezený pro studium změn vegetace v rámci diplomové práce neumožňuje použít jinou metodu. Velikost vymezeného čtverce pro záznam vegetace (10 x 10 m) byla dostatečná pro zachycení vegetace dané plochy a odpovídá nejmenší velikosti používané v lesních společenstvech (Otýpková & Chytrý 2006). Pro porovnání sukcese vegetace po těžbě a po požáru byla použita stejná metodika. Ta byla zkoordinována na základě společného terénního výjezdu, aby se co nejvíce eliminovaly rozdíly v odhadech pokryvností vlivem subjektivity badatele (Lepš & Hadincová 1992).

Pro posouzení změn druhového složení v průběhu sukcese na plochách po těžbě a mezi studovanými územími byla použita přímá lineární analýza (RDA) s logaritmickou transformací. Pro doplnění těchto analýz byly vytvořeny synoptické tabulky s hodnotami fidelit a frekvencí výskytu druhů. Tato kombinace se ukázala jako vhodná, protože poskytla dobré informace o druzích, které by v mnoha případech buď jenom z přímé lineární analýzy (RDA) nebo jenom ze synoptické tabulky nebyly zjistitelné.

### 4.2 Diskuse výsledků

#### 4.2.1 Změny počtu druhů v průběhu sukcese po těžbě

Z výsledků vyplývá, že se počet druhů na snímek v průběhu sukcese signifikantně nemění. Během celé sukcese dosahuje hodnota mediánu 13 druhů na snímek, v tomto čísle jsou zahrnuty všechny druhy napříč vegetačními patry. Je třeba brát v potaz, že

do celkového počtu druhů jsou zahrnuty již sloučené druhy, a reálná hodnota počtu druhů by mohla být o něco málo (maximálně jednotky) vyšší. Toto ukazuje, že mnou studovaná borová stanoviště v pískovcových oblastech jsou velmi druhově chudá (Sádlo *et al.* 2007). K této nízké druhové bohatosti společenstev může také přispívat celoplošná příprava půdy (Sádlo *et al.* 2012). Podobné malé nebo žádné rozdíly v druhové bohatosti v průběhu sukcese na plochách po těžbě dřeva zaznamenali i další autoři (Bergstedt *et al.* 2008). Ve 14 let trvající studii vlivu lesnických úprav na vegetaci Bergstedt *et al.* (2008) nezjistili rozdíly v druhové bohatosti, což si vysvětlují vlivem vysázených dřevin, které ovlivňují vegetaci prostřednictvím kompetice o světlo a živiny. Ovšem existují i studie, které ukazují na změny počtu druhů v průběhu sukcese. V souhrnné studii Prach *et al.* (2013) bylo zaznamenáno mírné snížení počtu druhů v průběhu sekundární sukcese po těžbě dřeva, zatímco v průběhu primární sukcese na různých substrátech došlo spíše ke zvýšení počtu druhů. Ve studii Pykälä (2004) bylo zaznamenáno zvýšení počtu druhů do 2 let od těžby v porovnání se vzrostlým lesem v druhově bohatém boreálním lese s dominujícím smrkem. Pykälä (2004) toto vysvětluje přetrváním lesních druhů a současným výskytem nových pasekových druhů. Všechny tyto práce se ovšem zabývali sukcesí na plochách s odlišnými podmínkami (jiný substrát, jiná lesní společenstva, jiná velikost ploch apod.), než v jakých byl proveden výzkum sukcese v této diplomové práci.

#### **4.2.2 Změny v jednotlivých vegetačních patrech v průběhu sukcese po těžbě**

##### *Pokryvnost a počet druhů mechového patra*

Ve své práci jsem zjistila, že pokryvnost mechového patra se během sukcese mění, ale tyto změny v pokryvnosti nejsou způsobeny změnou počtu druhů. Mění se hlavně pokryvnosti jednotlivých druhů. V nejmladším stádiu do 2 let byla zaznamenána statisticky průkazně nejnižší pokryvnost mechového patra. Obdobně nízkou pokryvnost mechorostů ihned po těžbě a přetrvávající nízkou pokryvnost i 5 let od těžby zaznamenal Palviainen *et al.* (2005). Je zřejmé, že mechorosty na těžbu reagují negativně (Bråkenhielm & Persson 1980, Bråkenhielm & Liu 1997) a jejich pokryvnosti se mění druh od druhu také podle intenzity lesnického zásahu (Bergstedt *et al.* 2008).

#### *Pokryvnost a počet druhů bylinného patra*

Pokryvnost a počet druhů bylinného patra se na základě výsledků tohoto výzkumu mění v průběhu sukcese. Zjistila jsem, že bylinné patro dosahuje statisticky průkazně nejvyšších pokryvností v sukcesních stádiích 3 – 5 let a 110 – 170 let a tato stádia se v pokryvnosti průkazně odlišují od stádií 11 – 24 let a 25 – 50 let. Nejvyšší pokryvnost cévnatých rostlin ve 130-letém boreálním borovém lese zjistili Bråkenhielm & Liu (1997). Ve stádiu okolo 5 let od těžby dřeva zjistili velmi nízké pokryvnosti cévnatých rostlin (byly zde započteny i semenáčky dřevin), které se od tohoto stádia pozvolna zvyšovaly. V diplomové práci zjištěné vysoké pokryvnosti bylinného patra v raném sukcesním stádiu nebyly způsobeny vyšším počtem druhů, o kterém se ve zidealizovaném sukcesním schématu do 5 let od těžby dřeva zmiňuje Petřík (2000). Vysoká pokryvnost bylinného patra do 5 let od těžby dřeva může být způsobena expansí některých druhů, jako je například *Avenella flexuosa* (Olsson 1995).

#### *Pokryvnost a počet druhů keřového a stromového patra*

To, že se v průběhu vývoje lesa po těžbě dřeva mění zastínění keřovým a stromovým patrem je zcela zřejmý fakt. Naprostá většina keřového a případně i stromového patra je tvořena vysazenými dřevinami. Se zvyšujícím se zastíněním keřovým a stromovým patrem lze předpokládat vyšší zastínění podrostu. Nejvyššího zastínění keřovým a stromovým patrem dosahují plochy ve stádiích od 11 do 35 let. Takto vysoké zastínění je způsobeno vlivem lesnických úprav borových porostů, kde borovice lesní vyžaduje pěstování v hustotě cca do věku 25 let (Zezula 2000).

### **4.2.3 Druhové složení vegetace v průběhu sukcese po těžbě**

Na základě výsledků z přímé lineární ordinace (RDA) v tomto výzkumu bylo zjištěno, že největší rozdíly v druhovém složení jsou mezi nejmladšími sukcesními stádii do 10 let a také mezi nejmladšími a nejstaršími stádii. To odpovídá směně druhů během sukcese od ruderálních bylin přes víceleté byliny a keře, pionýrské druhy mechorostů k pionýrským dřevinám (Petřík 2000, Prach *et al.* 2008).

Grafické výstupy RDA analýzy a synoptická tabulka ukazují, že i vývoj vegetace na plochách po těžbě má podobné tendence. Iniciální sukcesní stádium je

charakterizováno výskytem světlomilných ruderalních druhů rostlin, které jsou typické pro paseková společenstva po různých typech lesů (Šmilauer 1990, Petřík 2000, Prach *et al.* 2008). O dvou zaznamenaných bylinách tohoto stádia, *Urtica dioica* a *Juncus effusus*, lze tvrdit, že patří mezi druhy s nejvyšším kolonizačním potenciálem v české krajině (Prach *et al.* 2008). Hojný výskyt náletových semenáčků borovic v tomto i v následujícím stádiu ukazuje mimo jiné na to, že jim narušená půda svědčí (například Karlsson & Örlander 2000, Hille & den Ouden 2004, Sádlo *et al.* 2012). Dle synoptické tabulky je v tomto stádiu významný také druh *Taraxacum* sect. *Ruderalia*, který v grafu není zaznamenán mezi 30 nejvýznamnějšími druhy, ale má hodnotu fidelity vyšší než zaznamenaný druh *Senecio sylvaticus*. To je díky nižším zaznamenaným pokryvnostem druhu *Taraxacum* sect. *Ruderalia* na plochách, protože do grafu jsou promítnuty i pokryvnosti, zatímco synoptická tabulka pracuje jen s presencemi/absencemi druhů. Vybrané druhy raného sukcesního stádia do 5 let od těžby, které jsou zobrazené v grafu, se vyskytují i v raných stádiích boreálních lesů (např. Bråkenhielm & Persson 1980, Nieppola 1992, Olsson & Staaf 1995) i v lesích temperátní zóny (např. Šmilauer 1990, Petřík 2000). Typický pasekový druh *Epilobium angustifolium* byl zaznamenán pouze ve 3 výskytech v každém z prvních třech nejmladších stádií. Záznamy o jeho výskytu po těžbě jsou také z boreálních lesů (např. Bråkenhielm & Liu 1998, Bergstedt *et al.* 2008). *Betula* sp. zahrnuje jak juvenilní stádia *Betula pendula*, tak *B. pubescens* agg. Nicméně většina z těchto juvenilů by měl být hojný druh písčivcových oblastí *Betula pendula* (Sádlo *et al.* 2007), který má vysokou kolonizační schopnost na narušených stanovištích v české krajině (Prach *et al.* 2008). *Calluna vulgaris*, také hojný druh v písčivcových oblastech (Sádlo *et al.* 2007), se nejvíce vyskytoval v tomto stádiu a i ve stádiu následujícím, a v různých frekvencích se vyskytoval ve všech sukcesních stádiích.

Mladé sukcesní stádium do 10 let se dle grafu č. 10 odlišuje od ostatních stádií hlavně pionýrskými náletovými dřevinami, vyskytujícími se jak v boreálních (např. Karlsson *et al.* 2002), tak i temperátních lesích (např. Petřík 2000). *Frangula alnus* je běžným druhem písčivcových oblastí (Sádlo *et al.* 2007). Podle studie Olsson & Staaf (1995) se v boreálních borových lesích po 8 letech od těžby hojně vyskytovaly druhy *Epilobium angustifolium*, *Avenella flexuosa* a *Rubus idaeus*. To jen zčásti odpovídá výsledkům

tohoto výzkumu. Tyto druhy se sice v tomto stádiu do 10 let vyskytly, nicméně *Epilobium angustifolium* jen v 9 % záznamů toho stádia, *Rubus idaeus* se vyskytoval i v mladších stádiích a *Avenella flexuosa* se konstantně hojně vyskytuje ve všech stádiích. Dle grafu dosahují tyto druhy nejvyšších pokryvností ve stádiu 3 – 5 let.

Ve stádiu do 16 let na plochách převládají nálety pozdně sukcesních druhů dřevin. Podle studie Olsson & Staaf (1995) se 16 let od těžby na stanovištích boreálních borů vyskytovaly druhy *Calluna vulgaris*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* spp. a *Avenella flexuosa*. Tyto druhy se hojně vyskytují také na plochách do 16 let i v tomto výzkumu na základě výsledků hodnot relativních frekvencí zastoupení druhů v synoptické tabulce.

Nejstarší sukcesní stádia jsou si svým složením velmi blízká a vyskytují se na nich druhy stejné jako v boreálních lesích (Bråkenhielm & Persson 1980, Nieppola 1992, Bråkenhielm & Liu 1997).

#### **4.2.4 Rozdíly mezi územími**

Ač jsou společenstva na křídových pískovcích druhově chudá (Sádlo *et al.* 2007), mezi studovanými územími byly zaznamenány výrazné rozdíly v druhové skladbě i v celkovém počtu druhů. V Českém Švýcarsku (dále NPČŠ) bylo celkem zaznamenáno 109 různých druhů rostlin napříč vegetačními patry, což je v porovnání s ostatními územími o 42 (Český ráj) až 69 (okolí Oken) více. Výsledky z RDA diagramu ukazují, že druhové složení vegetace Hradčanských stěn a lesů v okolí Oken si je blízké. Obě tato území spadají pod větší oblast Dokesko, ale rozdělení bylo provedeno na základě očekávání, že vegetace Hradčanských stěn bude jiná a druhově bohatší (Sádlo *et al.* 2012) než vegetace lesů u Oken. Rozdíly byly zřetelné po průběžném testování po 2 letech výzkumu, do kterých však nebyly zahrnuty plochy z NPČŠ. Nicméně v porovnání všech oblastí po 3 letech výzkumu se nepotvrdily rozdíly mezi lesy Hradčanských stěn a Oken, na plochách v Hradčanských stěnách bylo zaznamenáno v celkovém součtu jen o 6 druhů více než v lesích u Oken.

Mezi všemi 4 studovanými územími (Okna, Hradčanské stěny, Český ráj, NPČŠ) byl největší rozdíl v celkovém počtu druhů bylin. Příčin, kterými by se daly tyto rozdíly

vysvětlit, může být několik. Zatímco snímky v NPČŠ byly zaznamenány napříč třemi lesními vegetačními stupni (3., 4. a 5.; dále jen LVS), snímky z ostatních území spadají do 2. nebo 3. LVS. Se zvyšujícím se číslem LVS se také zvyšuje průměrné množství srážek (Plíva 1987) a plochy v NPČŠ tak mohly být více zásobené vodou a mohly se na nich kromě jiného vyskytovat i druhy typické pro vlhčí stanoviště vyšších poloh (například *Calamagrostis villosa*). Další možnou příčinou, která souvisí s LVS, je výskyt ploch z NPČŠ na relativně velkém počtu různých lesních typů (ÚHÚL 2015) v porovnání s ostatními územími. V Českém ráji, v okolí Oken a v Hradčanských stěnách byly zaznamenány lesní typy s propustnými a vysychavými až čerstvými půdami, zatímco v NPČŠ to byly kromě již zmíněných také lesní typy s vlhkými půdami (Plíva 1987). Druhá bohatost po těžbě bývá vyšší na vlhčích místech, než na sušších (Zobel 1993). Další příčinou může být způsob hospodaření na plochách, která se odvíjí od typu lesa a ochrany krajiny. Zatímco v Českém ráji, v okolí Oken a v Hradčanských stěnách se na naprosté většině studovaných ploch půda po těžbě ještě upravovala orbou, v NPČŠ byl tento způsob zjištěn jen v jednom případě. Příprava půdy orbou (celoplošná příprava půdy) omezuje strukturní i druhovou bohatost porostů, která je takto snížena vlivem lesnických zásahů například na Dokesku (Sádlo *et al.* 2012). V neposlední řadě je třeba zmínit možný efekt badatele na výběr ploch (Hédl 2005).

#### **4.2.5 Faktory ovlivňující sukcesi vegetace**

Průběh sukcese vegetace po těžbě dřeva je ovlivňován různými faktory, které působí na dané plochy a pod vlivem těchto faktorů se vegetace vyvíjí. V této diplomové práci bylo zaznamenáno několik faktorů, jejichž vliv na sukcesi vegetace byl testován v rámci nejmladších sukcesních stádií do 10 let. Z pěti testovaných faktorů měly čtyři statisticky průkazný vliv na druhové složení vegetace v alespoň jednom ze stádií do 10 let. Pouze u typu hospodaření nebyl zaznamenán statisticky průkazný vliv na druhové složení vegetace. Může to být způsobeno tím, že v pískovcových oblastech jsou živinami chudé půdy, na kterých se vyskytují běžné nenáročné druhy. Při přeorání půdy se nemusí tolik změnit půdní vlastnosti a tyto nenáročné druhy mohou na plochy nalétávat nezávisle na typu hospodaření.



Vysázené dřeviny měly průkazný vliv na druhové složení vegetace ve všech sukcesních stádiích do 10 let. Tento výsledek se odlišuje od studie Bråkenhielm & Liu (1997), ve které byly na plochy po těžbě vysázeny *Pinus contorta* a *Pinus sylvestris*, které ale nijak výrazně vegetaci neovlivnily. Podle studie Bergstedt *et al.* (2008) ovlivňovaly vysázené dřeviny (*Pinus contorta*, *Picea abies*) podrostovou vegetaci přes kompetici o světlo a živiny.

Dalším faktorem, který má vliv na druhové složení, je lokalita. O rozdílech mezi lokalitami pojednávala výše kapitola Rozdíly mezi územími.

Velikost plochy narušené těžbou dřeva průkazně ovlivňuje druhové složení v nejmladším sukcesním stádiu do 2 let. Velikost plochy je jeden z faktorů, který ovlivňuje průběh sukcese méně, než jiné faktory (Prach & Řehouňková 2006). Podle studie Turner *et al.* (1998) bylo zjištěno, že velikost narušené plochy ovlivňuje sukcesi tam, kde je důležité osidlování plochy propagulemi na dlouhé vzdálenosti. Na malých narušených plochách je dostatečným zdrojem okolní nenarušená vegetace.

Potenciální solární radiace studovaných ploch statisticky průkazně ovlivňuje druhové složení v sukcesním stádiu 3 – 5 let. Může to být způsobeno některými druhy, které se na plochách v nejmladším stádiu vyskytovaly spíše s nízkými hodnotami pokryvností, ale v tomto stádiu do 5 let reagovaly na otevřenou plochu zvýšením pokryvností (například *Calluna vulgaris*).

Nicméně kromě výše zmíněných testovaných faktorů ovlivňují průběh sukcese, její rychlost i druhové složení, mnohé další faktory. Jako hodnotný ukazatel stanovištních podmínek, pokud nejsou k dispozici naměřené hodnoty proměnných prostředí, se hojně využívají Ellenbergovy indikační hodnoty (Ellenberg *et al.* 1992). V této diplomové práci tyto hodnoty nebyly použity, protože na studovaných plochách bylo zaznamenáno jen velmi málo druhů rostlin. Kromě Ellenbergových indikačních hodnot pro cévnaté rostliny existují také indikační hodnoty pro mechorosty, které odpovídají anglickým poměrům. Jejich vypovídající hodnota o prostředí je však mnohem nižší, než jak je tomu u cévnatých rostlin (Ewald 2009), proto ani tyto hodnoty nebyly použity.

#### **4.2.6 Porovnání změn počtu druhů na snímek v průběhu sukcese po těžbě a požáru**

Po porovnání změn počtu druhů na snímek byl mezi těžbou a požárem zaznamenán výrazný rozdíl. Plochy po těžbě se v průběhu sukcese celkově vyznačovaly menším počtem druhů. Menší celkový počet druhů po těžbě může být způsoben podle Sádla *et al.* (2012) často používanou přípravou půdy orbou. Naproti tomu studie z boreálních kanadských lesů zjistily spíše srovnatelné počty druhů na plochách po těžbě a po požáru (Reich *et al.* 2001, Hart & Chen 2008).

#### **4.2.7 Změny v pokryvnosti vegetačních pater v průběhu sukcese po těžbě a požáru**

V této práci bylo zjištěno, že po těžbě i po požáru dochází ke změnám v pokryvnosti mechového patra. Statisticky významné rozdíly mezi požárem a těžbou byly zaznamenány v nejmladším a nejstarším stádiu. V nejmladším stádiu po těžbě je dle studie Bergstedt *et al.* (2008) pokryvnost vegetace velmi nízká, protože se úplně zničí nebo výrazně naruší podrostová vegetace a případné přeživší mechorosty na změny spojené s těžbou reagují negativně. Na požár naopak reagovaly některé druhy mechorostů (např. *Ceratodon purpureus*, *Marchantia polymorpha*) zvýšeným výskytem a objevily se brzy po disturbanci, stejně jako v některých dalších studiích (Marozas *et al.* 2007, Nguyen-Xuan *et al.* 2000). Po porovnání těžby a požáru v boreálním smíšeném kanadském lese (Hart & Chen 2008) se pokryvnost bezcévných druhů po požáru s přibývajícím věkem zvyšovala, pokles byl zaznamenán u stádií 72 – 90 let. Po těžbě zaznamenali nižší pokryvnost než po požáru, což se v této diplomové práci potvrdilo jen u nejmladšího a nejstaršího stádia. Nicméně Hart & Chen (2008) do studie započítávali i druhy rostoucí na stromech a dřevě a kromě mechorostů také lišejníky.

V porovnání pokryvností bylinného patra po těžbě a po požáru nebyl zaznamenán statisticky významný rozdíl v žádném ze sukcesních stádií. Tento výsledek se odlišuje od studie Hart & Chen (2008), kde byla pokryvnost vyšší po těžbě než po požáru. Avšak v dané studii byly byliny zahrnuty pod cévnaté rostliny a patřily tam i dřeviny do výšky 1,3 m.

Zatímco bylinné patro nevykazovalo rozdíly v pokryvnostech mezi disturbancemi, v pokryvnosti keřového patra jsou rozdíly patrné. Těžbou i požárem bylo keřové patro zničené. Největší rozdíl v pokryvnostech byl zaznamenán ve stádiu 5 – 10 let.

Na plochách po těžbě jsou vysoké pokryvnosti způsobeny vysázenými dřevinami, které vytváří až téměř neprostupné porosty kvůli výchově dřevin v hustotě (Zezula 2000).

Ve stromovém patře po těžbě došlo k náhlému nárůstu pokryvností ve stádiu 11 – 24 let kvůli dorůstání vysázených dřevin. Poté pokryvnost klesala také vlivem výchovných zásahů do porostů (Zezula 2000, Sádlo *et al.* 2012). Po požáru nebylo stromové patro kompletně zničeno, což je způsobeno vlivem různých intenzit požáru (např. Agee 1998, Gromtsev 2002, Frelich 2002) a pozvolna se pokryvnost zvyšovala. Na plochách po těžbě dřeva dosahovaly dřeviny do keřového a stromového patra o sukcesní stádium dříve (do keřového patra ve stádiu 5 – 10 let, do stromového ve stádiu 11 – 24 let), než na plochách po požáru (11 – 24 let respektive 25 – 50 let). Jednou z příčin by mohlo být to, že se na plochy po těžbě vysazují už 1 – 2 leté stromky, zatímco plochy po požáru jsou zanechané přirozené sukcesi.

Pokryvnosti lišejníků nedosahovaly vysokých hodnot po těžbě ani po požáru. Mezi nejmladším stádiem po těžbě a po požáru byl však zaznamenán statisticky významný rozdíl. Do 4 let od požáru se lišejníky nevyskytovaly, zatímco na plochách po těžbě byly v několika případech zaznamenány. Výskyt lišejníků po těžbě potvrzují i některé studie (Nieppola 1992, Olsson & Staaf 1995), naproti tomu studie Nguyen-Xuan *et al.* (2000) ukazuje na výskyt lišejníků po požáru.

#### **4.2.8 Změny v druhovém složení v jednotlivých sukcesních stádiích po těžbě a požáru**

V prvních 4 letech od disturbance nebyly na plochách po těžbě zaznamenány žádné raně sukcesní či pionýrské druhy, kterými by se tyto plochy odlišovaly od ploch po požáru. Plochy po těžbě se od ploch po požáru v tomto výzkumu lišily pouze v běžných lesních druzích, hojných v průběhu celé sukcese. Oproti tomu se plochy po požáru výrazně odlišovaly právě pionýrskými druhy, které bývají k požáru vztahovány (Zackrisson 1977, Schimmel & Granström 1996, Esseen *et al.* 1997, Nguyen-Xuan *et al.* 2000, Marozas *et al.* 2007). Některé z těchto druhů zaznamenaných v tomto výzkumu (*Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Ceratodon purpureus*, *Epilobium angustifolium*) se však mohou objevit i po těžbě (Nieppola 1992). Například druh *Polytrichum juniperinum* byl ve studii Reich *et al.* (2001) zaznamenán po obou typech disturbance, ale o něco častěji se vyskytoval na plochách po těžbě.

V raném sukcesním stádiu po těžbě dřeva přibylo oproti iniciálnímu stádiu několik druhů, které se odlišují od ploch po požáru. Zároveň většina z těchto druhů nejsou pouze běžné lesní druhy kyselých půd, jako tomu bylo u předcházejícího stádia. Výskyt *Calamagrostis villosa* v tomto stádiu se shoduje s výskytem ve studii Prach *et al.* (2008) na pasekách. Zvýšený výskyt ostružiníků i travin po těžbě v tomto stádiu se shoduje i s idealizovaným průběhem sukcese (Petřík 2000). Na plochách po požáru v tomto stádiu stále přetrvávají některé z pionýrských druhů iniciálního stádia. Druhy, které se vyskytovaly na plochách po požáru, byly také zaznamenány ve studii Marozas *et al.* (2007).

Ve stádiu do 24 let se na plochách po těžbě i po požáru vyskytují spíše stínomilné druhy rostlin, světlomilných druhů rostlin v podrostu rapidně ubylo nejspíš vlivem zastínění keřovým a stromovým patrem. Z pionýrských druhů, které jsou spjaté s požárem, se i v tomto stádiu vyskytoval mech *Polytrichum juniperinum*. Jak na plochách po těžbě, tak i po požáru se vyskytovaly druhy hojné v písčivcových oblastech (Sádlo *et al.* 2007).

Ve stádiích do 50 let a nad 90 let podle výsledků této diplomové práce již nejsou tak výrazné rozdíly a změny v druhovém složení jako v mladších stádiích a převážně se objevují hojné druhy písčivcových oblastí (Sádlo *et al.* 2007) i druhy boreálních lesů (Nieppola 1992, Bråkenhielm & Liu 1997). Zjistila jsem, že ve stádiu nad 90 let je typem disturbance vysvětleno nejméně variability ze všech stádií, což ukazuje na to, že mezi těžbou a požárem v tomto období jsou jen malé změny v druhovém složení.

## 5 Závěr

Na základě výsledků výzkumu sukcese vegetace na plochách borových lesů po těžbě dřeva jsem zjistila odpovědi na kladené otázky.

- V průběhu sukcese nedochází ke statisticky průkazným změnám v celkovém počtu druhů rostlin na snímek (100 m<sup>2</sup>), ale v jednotlivých vegetačních patrech byly změny pokryvností i počtu druhů zaznamenány.
- Nejmladší sukcesní stádia (do 5 let) se nejvíce odlišují od ostatních sukcesních stádií hlavně světlomilnými ruderálními druhy rostlin. Nejstarší stádia (nad 40 let) si jsou svým druhovým složením velmi blízká.
- Mezi studovanými územími byly zaznamenány rozdíly v druhovém složení. Snímky z Českého Švýcarska se druhovým složením i nejvyšším celkovým počtem druhů výrazně odlišují od ostatních území (například druhy *Calamagrostis villosa*, *Dryopteris dilatata*, *Galium saxatile* a další).
- Z testovaných faktorů prostředí měly na druhové složení v jednotlivých sukcesních stádiích do 10 let průkazný a největší vliv vysázená dřevina (1 – 2 roky: 22,2 %; 3 – 5 let: 24,3 %; 6 – 10 let: 12,6 % vysvětlené variability) a lokalita (18,7 %; 13,7 %; 18,1 % vysvětlené variability).
- Průběh sukcese na plochách vzniklých po těžbě dřeva a po požáru se liší. Na plochách po těžbě byl zaznamenán průkazně menší celkový počet druhů ve všech sukcesních stádiích v porovnání s plochami po požáru. Na plochách po těžbě dorůstaly dřeviny do keřového a stromového patra o sukcesní stádium dříve (na plochách po těžbě dorůstají do keřového patra ve stádiu 5 – 10 let, do stromového ve stádiu 11 – 24 let). Mezi všemi sukcesními stádii po těžbě a po požáru byly zaznamenány průkazné rozdíly v druhovém složení. Plochy po požáru se od ploch po těžbě lišily hlavně pionýrskými druhy mechorostů spjatými s požáry, například *Ceratodon purpureus* a *Marchantia polymorpha*.

## 6 Použitá literatura

**Adámek, M., Hadincová, V. & Wild, J.** (2015): Long-term effect of wildfire in temperate Scots pine forests: vegetation dynamics and ecosystem resilience. In prep.

**Agee, J. K.** (1998): The landscape ecology of western forest fire regimes. *Northwest Science* 72: 24-34.

**Angelstam, P. K.** (1998): Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9: 593-602.

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

**Bednařík, J.** (2014): Sekundární sukcese smrku ztepilého (*Picea abies* /L./ Karst.) v oblasti Medvědí hory (I. zóna NP Šumava Modravské slatě). Disertační práce. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

**Benjamini, Y. & Hochberg, Y.** (1995): Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 57: 289-300.

**Bergstedt, J., Hagner, M. & Milberg, P.** (2008): Effects on vegetation composition of a modified forest harvesting and propagation method compared with clear-cutting, scarification and planting. *Applied Vegetation Science* 11: 150-168.

**Bråkenhielm, S. & Liu, Q.** (1997): Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in a boreal pine forest. *Biodiversity and Conservation* 7: 207-220.

**Bråkenhielm, S. & Persson, H.** (1980): Vegetation dynamics in developing Scots pine stands in Central Sweden. *Ecological Bulletins* 32: 139-152.

**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: 141-152.

**Clements, F. E.** (1916): Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington, Washington, DC.

**Culek, M.** [ed.] (1996): Biogeografické členění České republiky. *Enigma*, Praha.

**Culek, M. a kol.** (2005): Biogeografické členění České republiky, 2. díl. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR*, Praha.

**Ehrendorfer, F.** [ed.] (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas, 2. vydání. *Gustav Fischer*, Stuttgart.

**Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D.** (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. vydání. *Scripta Geobotanica* 18: 1-258.

- Esseen, P. A., Ehnström, B., Ericson, L. & Sjöberg, K.** (1997): Boreal forests. *Ecological Bulletins* 46: 16-47.
- Ewald, J.** (2009): Epigeic bryophytes do not improve bioindication by Ellenberg values in mountain forests. *Basic and Applied Ecology* 10: 420-426.
- Foster, B. L. & Tilman, D.** (2000): Dynamics and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146: 1-10.
- Frelich, L. E.** (2002): Forest dynamics and disturbance regimes. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- Frey, W., Frahm, J. P., Fischer, E. & Lobin, W.** (1995): Die Moos- und Farnpflanzen Europas. *Gustav Fischer*, Stuttgart.
- Fries, C. & Lämås, T.** (2000): Different management regimes in a boreal forest landscape: ecological and economic effects. *Studia Forestalia Suecica* 208:
- Gromtsev, A.** (2002): Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. *Silva Fennica* 36: 41-55.
- Hart, S. A. & Chen, H. Y. H.** (2008): Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs* 78: 123-140.
- Hédli, R.** (2005): Co popisuje fytoecologie? (What is described by phytosociology?). *Zprávy České Botanické Společnosti* 40: 301-314.
- Hennekens, S. M. & Schaminée, J. H. J.** (2001): TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591.
- 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.
- Chytrý, M.** [ed.] (2013): Vegetace České republiky 4. Lesní a křovinná vegetace / Vegetation of the Czech Republic 4. Forest and Scrub Vegetation. *Academia*, Praha.
- Chytrý, M., Kučera, T., & Kočí, M.** (2001). Katalog biotopů České republiky. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR*, Praha.
- Johnson, E. A. & Miyanishi, K.** (2008): Testing the assumption of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11: 419-431.
- 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 vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation* 14: 1525-1535.

- Karlsson, Ch. & Örlander, G.** (2000): Soil scarification shortly before a rich seed falls improves seedling establishment in seed tree stands of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 15: 256-266.
- Karlsson, M., Nilsson, U. & Örlander, G.** (2002): Natural regeneration in clear-cuts: effects of scarification, slash removal and clear-cut age. *Scandinavian Journal of Forest Research* 17: 131-138.
- Lepš, J. & Hadincová, V.** (1992): How reliable are our vegetation analyses? *Journal of Vegetation Science* 3: 119-124.
- Mäkitalo, K.** (1999): Effect of site preparation and reforestation method on survival and height growth of Scots pine. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 512-525.
- Marozas, V., Racinkas, J. & Bartkevicius, E.** (2007): Dynamics of ground vegetation after surface fires in hemiboreal *Pinus sylvestris* forests. *Forest Ecology and Management* 250: 47-55.
- Mikeska, M.** (2007): Posouzení lesnicko-typologického rozšíření stanovišť borů ve východních Čechách. Disertační práce. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Moravec, J. a kol.** (1994): Fytocenologie. *Academia*, Praha.
- Nguyen-Xuan, T., Bergeron, Y., Simard, D., Fyles, J. W. & Paré, D.** (2000): The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: a wildfire versus logging comparison. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1353-1364.
- Niemelä, J.** (1999): Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 115: 127-134.
- Nieppola, J.** (1992): Long-term vegetation changes in stands of *Pinus sylvestris* in southern Finland. *Journal of Vegetation Science* 3: 475-484.
- Olsson, B. A.** (1995): Soil and vegetation changes after clear-felling coniferous forests: effects of varying removal of logging residues. Dissertation. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Olsson, B. A. & Staaf, H.** (1995): Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests. *Journal of Applied Ecology* 32: 640-654.
- Olsson, B. A., Staaf, H., Lundkvist, H., Bengtsson, J. & Rosén, K.** (1996): Carbon and nitrogen in coniferous forest soils after clear-felling and harvests of different intensity. *Forest Ecology and Management* 82: 19-32.
- Örlander, G., Egnell, G. & Albrektson, A.** (1996): Long-term effects of site preparation on growth in Scots pine. *Forest Ecology and Management* 86: 27-37.
- Otýpková, Z. & Chytrý, M.** (2006): Effects of plot size on the ordination of vegetation samples. *Journal of Vegetation Science* 17: 465-472.



**Palviainen, M., Finér, L., Mannerkoski, H., Piirainen, S., & Starr, M.** (2005): Changes in the above-and below-ground biomass and nutrient pools of ground vegetation after clear-cutting of a mixed boreal forest. *Plant and Soil* 275: 157-167.

**Petřík, P.** (2000): Lesní a paseková vegetace Ještědského hřbetu. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Praha.

**Pickett, S. T. A.** (1989): Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies, pp. 110-135. – In: Likens, G. E. [ed.]: Long-term studies in ecology – Approaches and alternatives. *Springer-Verlag*, New York.

**Plíva, K.** (1987): Typologický klasifikační systém ÚHÚL. ÚHÚL, Brandýs nad Labem.

**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., Pyšek, P. & Jarošík, V.** (2007): Climate and pH as determinants of vegetation succession of Central European man-made habitats. *Journal of Vegetation Science* 18: 701-710.

**Prach, K. & Řehouňková, K.** (2006): Vegetation succession over broad geographical scales: which factors determine the patterns? *Preslia* 78: 469-480.

**Prach, K., Řehouňková, K., Lencová, K., Jírová, A., Konvalinková, P., Mudrák, O., Študent, V., Vaněček, Z., Tichý, L., Petřík, P., Šmilauer, P. & Pyšek, P.** (2013): Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europe: the direction of succession and species richness across 19 seres. *Applied Vegetation Science* 17: 193-200.

**Pykälä, J.** (2004): Immediate increase in plant species richness after clear-cutting of boreal herb-rich forests. *Applied Vegetation Science* 7: 29-34.

**Redding, T. E., Hope, G. D., Fortin, M. J., Schmidt, M. G., & Bailey, W. G.** (2003): Spatial patterns of soil temperature and moisture across subalpine forest-clearcut edges in the southern interior of British Columbia. *Canadian Journal of Soil Science* 83: 121-130.

**Reich, P. B., Bakken, P., Carlson, D., Frelich, L. E., Friedman, S. K. & Grigal, D. F.** (2001): Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology* 82: 2731-2748.

**Sádlo, J., Härtel, H. & Marková, I.** (2007): Diversity of flora and vegetation of the sandstone area in the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic/Germany/Poland), pp. 161-176 – In: Härtel, H., Cílek, V., Herben, T., Jackson, A. & Williams, R. [eds.], Sandstone landscapes, *Academia*, Praha.

**Sádlo, J., Petřík, P. & Boublík, K.** (2012): Bory v reliktním ekosystému nížinné tajgy na Dokesku: využití, péče a ochrana. *Ochrana přírody* 2: 8-11.

**Schimmel, J. & Granström, A.** (1996): Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology* 77: 1436-1450.

**Šmilauer, P.** (1990): Paseková společenstva CHKO Křivoklátsko. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Praha.

**Ter Braak, C. J. F. & Šmilauer, P.** (2012): CANOCO reference manual and user's guide: software for ordination (version 5.0). *Microcomputer Power*, Itaca. <http://www.canoco.com>

**Tichý, L. & Jason., H.** (2006): Juice program for management, analysis and classification of ecological data. Brno. <http://www.sci.muni.cz/botany/juice>

**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.

**Westhoff, V. & van der Maarel, E.** (1978): The Braun-Blanquet approach, pp. 287-399. – In: Whittaker, R. H. [ed.]: Classification of plant communities. *W. Junk*, The Hague.

**Zackrisson, O.** (1977): Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. *Oikos 29*: 22-32.

**Zobel, M.** (1993): Changes in pine forest communities after clear-cutting: A comparison of two edaphic gradients. *Annales Botanici Fennici 30*: 131-137.

### **Další zdroje:**

**Kolektiv** (2013): Plán péče o Chráněnou krajinnou oblast Český ráj na období 2014 - 2023. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a Správa Chráněné krajinné oblasti Český ráj. Turnov.

**Lesprojekt východní Čechy, s.r.o.** (2005): Textová část lesního hospodářského plánu (2007 – 2016). LHC Národní park České Švýcarsko.

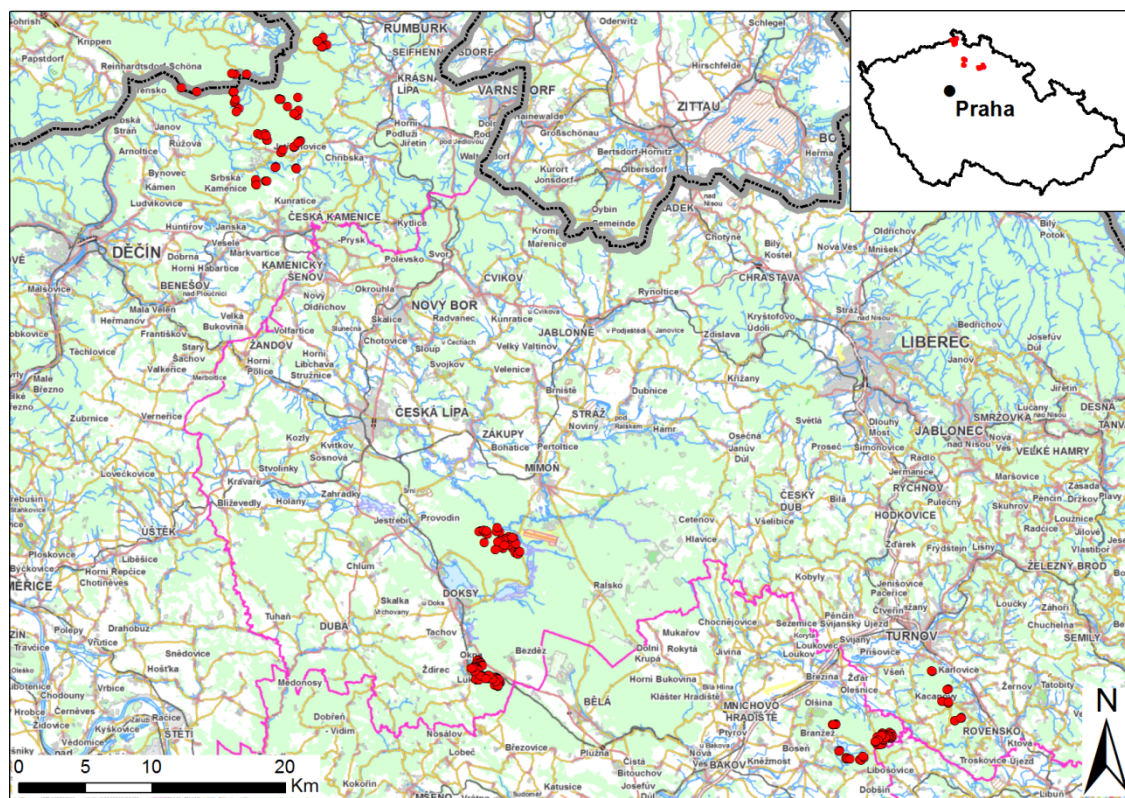
**ÚHÚL** (2015): Mapová služba WMS – OPRL [elektronická georeferencovaná databáze]. Verze 2015. Brandýs nad Labem. Ústav pro hospodářskou úpravu lesů. [citováno 2015-06-08]

Zákon č. 289/1995 Sb., o lesích a o změně a doplnění některých zákonů (lesní zákon). In: Sběrka zákonů. 15. 12. 1995. [citováno 2015-07-01]

**Zezula, J.** (2000): Program trvale udržitelného hospodaření v lesích. Lesy České republiky, s. p. *Lesnická práce*, Hradec Králové.

## 7 Přílohy

Příloha č. 1. Mapa zájmového území s vyznačenými studovanými plochami (červená kolečka).



**Příloha č. 2.** Soupis druhů vyskytujících se na plochách po těžbě dřeva i s použitými zkratkami, řazeno abecedně. Na konci tabulky jsou zařazeny lišejníky a rody juvenilního stádia dřevin, které jsou zařazeny v analýzách.

<i>Abies alba</i>	AbiAlb	<i>Epilobium tetragonum</i> ssp. <i>lamyi</i>	EpiTet	<i>Plagiothecium laetum</i>	PlaLae
<i>Acer pseudoplatanus</i>	AcePse	<i>Erechtites hieraciifolius</i>	EreHie	<i>Plagiothecium</i> sp.	PlaSp.
<i>Agrostis capillaris</i>	AgrCap	<i>Fagus sylvatica</i>	FagSyl	<i>Plagiothecium undulatum</i>	PlaUnd
<i>Amblystegium serpens</i>	AmbSer	<i>Festuca ovina</i>	FesOvi	<i>Pleurozium schreberi</i>	PleSch
<i>Anastrophyllum michauxii</i>	AnaMic	<i>Frangula alnus</i>	FraAln	<i>Poa annua</i>	PoaAnn
<i>Athyrium filix-femina</i>	AthFil	<i>Galium saxatile</i>	GalSax	<i>Pohlia nutans</i>	PohNut
<i>Atrichum undulatum</i>	AtrUnd	<i>Hieracium laevigatum</i>	HieLae	<i>Polygonum aviculare</i> agg.	PolAvi
<i>Avenella flexuosa</i>	AveFle	<i>Hieracium lachenalii</i>	HieLac	<i>Polytrichum commune</i>	PolCom
<i>Bazzania trilobata</i>	BazTri	<i>Hieracium murorum</i>	HieMur	<i>Polytrichum formosum</i>	PolFor
<i>Betula pendula</i>	BetPen	<i>Holcus mollis</i>	HolMol	<i>Polytrichum juniperinum</i>	PolJun
<i>Betula pubescens</i>	BetPub	<i>Humulus lupulus</i>	HumLup	<i>Polytrichum piliferum</i>	PolPil
<i>Blechnum spicant</i>	BleSpi	<i>Hylocomium splendens</i>	HylSpl	<i>Populus tremula</i>	PopTre
<i>Brachythecium rutabulum</i>	BraRut	<i>Hypnum cupressiforme</i> agg.	HypCup	<i>Prunus avium</i>	PruAvi
<i>Brachythecium species</i>	BraSp.	<i>Hypochaeris radicata</i>	HypRad	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	PseMen
<i>Bryum</i> sp.	BrySp.	<i>Chiloscyphus</i> sp.	ChiSp.	<i>Pteridium aquilinum</i>	PteAqu
<i>Calamagrostis epigejos</i>	CalEpi	<i>Juncus conglomeratus</i>	JunCon	<i>Ptilidium ciliare</i>	PtiCil
<i>Calamagrostis villosa</i>	CalVil	<i>Juncus effusus</i>	JunEff	<i>Quercus petraea</i> agg.	QuePet
<i>Calluna vulgaris</i>	CalVul	<i>Juncus filiformis</i>	JunFil	<i>Quercus robur</i>	QueRob
<i>Calypogeia integristipula</i>	Callnt	<i>Juncus squarrosus</i>	JunSqu	<i>Quercus rubra</i>	QueRub
<i>Campylopus flexuosus</i>	CamFle	<i>Larix decidua</i>	LarDec	<i>Ranunculus repens</i>	RanRep
<i>Campylopus introflexus</i>	CamInt	<i>Leucobryum glaucum</i>	LeuGla	<i>Rosa canina</i> agg.	RosCan
<i>Carex brizoides</i>	CarBri	<i>Lophocolea bidentata</i>	LopBid	<i>Rubus fruticosus</i> agg.	RubFru
<i>Carex canescens</i>	CarCan	<i>Lophocolea heterophylla</i>	LopHet	<i>Rubus idaeus</i>	RubIda
<i>Carex echinata</i>	CarEch	<i>Lophozia</i> sp.	LopSp.	<i>Rumex acetosella</i> s.lat.	RumAce
<i>Carex hirta</i>	CarHir	<i>Luzula campestris</i>	LuzCam	<i>Salix caprea</i>	SalCap
<i>Carex leporina</i>	CarLep	<i>Luzula luzuloides</i>	LuzLuz	<i>Sambucus racemosa</i>	SamRac
<i>Carex pallescens</i>	CarPal	<i>Luzula multiflora</i> s.str.	LuzMul	<i>Scleropodium purum</i>	SciPur
<i>Carex pilulifera</i>	CarPil	<i>Luzula pilosa</i>	LuzPil	<i>Senecio sylvaticus</i>	SenSyl
<i>Carex remota</i>	CarRem	<i>Maianthemum bifolium</i>	MaiBif	<i>Solanum nigrum</i>	SolNig
<i>Ceratodon purpureus</i>	CerPur	<i>Malus</i> sp.	MalSp.	<i>Sonchus arvensis</i>	SonArv
<i>Cirsium vulgare</i>	CirVul	<i>Marchantia polymorpha</i>	MarPol	<i>Sorbus aucuparia</i>	SorAuc
<i>Corylus avellana</i>	CorAve	<i>Melampyrum pratense</i>	MelPra	<i>Sphagnum</i> sp.	SphSp.
<i>Cynodontium polycarpon</i>	CynPol	<i>Mnium hornum</i>	MniHor	<i>Stellaria alsine</i>	SteAls
<i>Cytisus scoparius</i>	CytSco	<i>Moehringia trinervia</i>	MoeTri	<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>	TarRud.
<i>Dactylis glomerata</i>	DacGlo	<i>Molinia</i> sp.	MolSp.	<i>Taraxacum species</i>	TarSp.
<i>Dicranella heteromalla</i>	DicHet	<i>Mycelis muralis</i>	MycMur	<i>Tetraphis pellucida</i>	TetPel
<i>Dicranodontium denudatum</i>	DicDen	<i>Orthodicranum flagellare</i>	OrtFla	<i>Trientalis europaea</i>	TriEur
<i>Dicranum polysetum</i>	DicPol	<i>Orthodicranum montanum</i>	OrtMon	<i>Urtica dioica</i>	UrtDio
<i>Dicranum scoparium</i>	DicSco	<i>Oxalis acetosella</i>	OxaAce	<i>Vaccinium myrtillus</i>	VacMyr
<i>Dicranum spurium</i>	DicSpu	<i>Persicaria hydropiper</i>	PerHyd	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	VacVit
<i>Digitalis purpurea</i>	DigPur	<i>Persicaria minor</i>	PerMin	<i>Veronica chamaedrys</i>	VerCha
<i>Dryopteris carthusiana</i> agg.	DryCar	<i>Picea abies</i>	PicAbi		
<i>Dryopteris dilatata</i>	DryDil	<i>Pinus strobus</i>	PinStr	<i>Lichens</i> sp.	LicSp.
<i>Epilobium angustifolium</i>	EpiAng	<i>Pinus sylvestris</i>	PinSyl	<i>Betula</i> sp.	BetSp.
<i>Epilobium ciliatum</i>	EpiCil	<i>Plagiomnium affine</i> agg.	PlaAff	<i>Quercus</i> sp.	QueSp.
				<i>Sambucus</i> sp.	SamSp.

**Příloha č. 3.** Synoptická tabulka diagnostických druhů a relativních frekvencí druhů v rámci sukcesních stádií. Jsou zobrazeny všechny zaznamenané druhy rostlin (kromě dřevin ve stromovém patře a vysázených dřevin v nižších vegetačních patrech) dle klesající hodnoty fidelity v rámci sukcesních stádií a druhy bez hodnot fidelity jsou řazeny podle klesající hodnoty relativní frekvence v sukcesních stádiích v %. Hodnoty fidelity u druhů podávají informaci o proporci snímků (v %), ve kterých je druh přítomen v rámci sukcesních stádií. Červeně jsou vyznačeny hodnoty fidelity vyšší než 30,0, oranžově hodnoty vyšší nebo rovné 20,0. Modře jsou vyznačeny hodnoty relativní frekvence druhů, které dosahovaly hodnot vyšších než 60 a zeleně hodnot vyšších než 40 (v %). Vysvětlivky k vegetačním patřům: 9 – mechové patro, 7 – nálet v bylinném patře, 6 – bylinné patro, 4 – nálet v keřovém patře.

druh	věk	1-2 roky		3-5 let		6-10 let		11-16 let		17-35 let		40-105 let		110-170 let	
	počet snímků	38		42		33		35		30		32		39	
	patro	fid.	%	fid.	%	fid.	%	fid.	%	fid.	%	fid.	%	fid.	%
<i>Urtica dioica</i>	6	37,2	16	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Juncus effusus</i>	6	36,2	29	---	10	---	6	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Digitalis purpurea</i>	6	25,9	24	---	12	---	3	---	3	---	7	---	---	---	3
<i>Taraxacum sect. Ruderalia</i>	6	25,7	11	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---
<i>Senecio sylvaticus</i>	6	23,3	11	---	5	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Erechtites hieraciifolius</i>	6	21,3	5	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Hypochaeris radicata</i>	6	21,3	5	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Poa annua</i>	6	21,3	5	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Rubus idaeus</i>	6	19,5	21	---	14	15,2	18	---	3	---	---	---	---	---	---
<i>Betula sp.</i>	7	19,3	87	18,4	86	20,2	88	15,9	83	---	37	---	38	---	32
<i>Pinus sylvestris</i>	7	18,8	71	23,0	76	---	39	---	11	---	13	---	56	16,7	68
<i>Agrostis capillaris</i>	6	18,5	13	---	7	---	---	---	3	---	---	---	3	---	3
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	6	18,5	37	12,4	31	14,9	33	---	20	---	3	---	6	---	3
<i>Sambucus sp.</i>	7	15,4	8	---	2	---	3	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Pohlia nutans</i>	9	15,2	42	18,1	45	---	24	---	20	---	13	---	28	---	8
<i>Molinia sp.</i>	6	14,0	13	---	---	---	6	---	3	---	10	---	3	---	3
<i>Trientalis europaea</i>	6	13,4	11	---	2	---	3	---	3	---	3	---	6	---	---
<i>Calluna vulgaris</i>	6	---	39	32,4	86	29,2	82	---	40	---	27	---	28	---	21
<i>Polytrichum formosum</i>	9	---	58	23,0	79	15,8	70	---	40	---	33	---	31	---	42
<i>Carex echinata</i>	6	---	---	20,3	5	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Campylopus introflexus</i>	9	---	11	16,5	26	---	15	---	17	---	---	---	9	---	11
<i>Carex pilulifera</i>	6	---	13	13,6	19	---	9	---	6	---	10	---	3	---	5
<i>Betula pendula</i>	4	---	---	---	---	35,4	6	36,1	43	---	23	---	9	---	29
<i>Frangula alnus</i>	4	---	16	---	17	30,6	27	---	29	---	10	---	9	---	16
<i>Populus tremula</i>	7	---	---	---	2	27,4	3	---	3	---	---	---	---	---	---
<i>Sorbus aucuparia</i>	4	---	21	---	19	20,7	9	---	23	---	20	---	34	---	34
<i>Plagiothecium sp.</i>	9	---	3	---	---	19,7	9	---	---	---	---	---	3	---	---
<i>Pinus strobus</i>	4	---	8	---	7	17,6	21	20,5	14	---	---	---	19	---	18
<i>Larix decidua</i>	7	---	---	---	---	15,7	---	---	6	---	10	---	9	---	8
<i>Pinus sylvestris</i>	4	---	5	---	2	13,5	9	33,7	91	---	100	---	100	11,3	97
<i>Lophocolea heterophylla</i>	9	---	---	---	---	---	3	22,1	9	---	---	---	---	---	---
<i>Lichens sp.</i>	9	---	5	---	26	---	27	20,9	49	---	30	---	19	---	26
<i>Dicranum polysetum</i>	9	---	11	---	43	---	45	16,5	66	20,0	70	---	53	---	32
<i>Pleurozium schreberi</i>	9	---	29	---	55	---	67	16,2	83	---	77	14,8	81	---	55
<i>Hypnum cupressiforme agg.</i>	9	---	42	---	48	---	64	14,7	86	---	80	---	75	18,0	89
<i>Dicranella heteromalla</i>	9	---	66	---	74	---	55	12,7	80	---	43	---	78	---	61
<i>Hylocomium splendens</i>	9	---	---	---	---	---	3	---	3	21,2	10	---	---	---	---
<i>Dicranum spurium</i>	9	---	---	---	5	---	---	---	3	20,0	13	---	6	---	---
<i>Dicranum scoparium</i>	9	---	24	---	24	---	30	---	43	15,3	63	17,2	66	15,2	63

<i>Leucobryum glaucum</i>	9	---	21	---	26	---	21	---	26	---	40	17,7	53	---	42
<i>Quercus</i> sp.	7	---	16	---	14	---	36	---	46	---	47	12,7	50	---	37
<i>Ceratodon purpureus</i>	9	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	21,4	8
<i>Orthodicranum flagellare</i>	9	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	21,3	5
<i>Picea abies</i>	4	---	16	---	17	---	39	---	49	---	47	---	50	16,0	55
<i>Betula pubescens</i>	4	---	---	---	5	---	3	---	---	---	---	---	---	15,6	8
<i>Picea abies</i>	7	---	5	---	2	---	15	---	29	---	33	---	25	13,7	37
<i>Fagus sylvatica</i>	4	---	13	---	2	---	12	---	14	---	27	---	25	13,2	29
<i>Tetraphis pellucida</i>	9	---	3	---	5	---	3	---	3	---	13	---	9	13,1	16
<i>Fagus sylvatica</i>	7	---	3	---	2	---	9	---	9	---	10	---	3	12,3	16
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6	---	84	---	90	---	97	---	97	---	93	---	91	---	97
<i>Avenella flexuosa</i>	6	---	79	---	90	---	88	---	89	---	87	---	97	---	82
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6	---	47	---	71	---	52	---	71	---	70	---	63	---	61
<i>Pteridium aquilinum</i>	6	---	29	---	26	---	39	---	40	---	33	---	38	---	37
<i>Calamagrostis epigejos</i>	6	---	13	---	10	---	9	---	---	---	3	---	6	---	---
<i>Calamagrostis villosa</i>	6	---	13	---	10	---	15	---	11	---	10	---	3	---	3
<i>Dryopteris dilatata</i>	6	---	13	---	14	---	6	---	9	---	3	---	6	---	8
<i>Galium saxatile</i>	6	---	11	---	7	---	3	---	---	---	3	---	---	---	8
<i>Dryopteris carthusiana</i> agg.	6	---	8	---	2	---	---	---	3	---	7	---	6	---	5
<i>Epilobium angustifolium</i>	6	---	8	---	7	---	9	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Acer pseudoplatanus</i>	7	---	5	---	5	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---
<i>Brachythecium rutabulum</i>	9	---	5	---	2	---	9	---	3	---	3	---	---	---	3
<i>Brachythecium species</i>	9	---	5	---	10	---	15	---	6	---	7	---	9	---	5
<i>Carex brizoides</i>	6	---	5	---	5	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Carex canescens</i>	6	---	5	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Polytrichum juniperinum</i>	9	---	5	---	2	---	3	---	3	---	3	---	---	---	---
<i>Salix caprea</i>	7	---	5	---	2	---	6	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Atrichum undulatum</i>	9	---	3	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---
<i>Blechnum spicant</i>	6	---	3	---	2	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---
<i>Bryum species</i>	9	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Carex hirta</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Carex pallescens</i>	6	---	3	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Carex remota</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Cirsium vulgare</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Cytisus scoparius</i>	4	---	3	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Epilobium ciliatum</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Epilobium tetragonum</i> ssp. <i>lamyi</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Frangula alnus</i>	7	---	3	---	5	---	24	---	9	---	---	---	3	---	---
<i>Hieracium laevigatum</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Humulus lupulus</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Juncus conglomeratus</i>	6	---	3	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Juncus squarrosus</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Lophocolea bidentata</i>	9	---	3	---	---	---	6	---	3	---	3	---	3	---	5
<i>Luzula campestris</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Luzula luzuloides</i>	6	---	3	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Luzula pilosa</i>	6	---	3	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Maianthemum bifolium</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3	---	3
<i>Melampyrum pratense</i>	6	---	3	---	---	---	3	---	---	---	7	---	13	---	11
<i>Moehringia trinervia</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Orthodicranum montanum</i>	9	---	3	---	2	---	3	---	6	---	3	---	3	---	11
<i>Persicaria hydropiper</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Persicaria minor</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Polygonum aviculare</i> agg.	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

<i>Populus tremula</i>	4	---	3	---	7	---	18	---	3	---	---	---	---	---	
<i>Ranunculus repens</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	
<i>Rosa canina</i> agg.	6	---	3	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	3	
<i>Rumex acetosella</i> s.lat.	6	---	3	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	
<i>Scleropodium purum</i>	9	---	3	---	---	---	---	---	6	---	7	---	3	---	
<i>Solanum nigrum</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	
<i>Sonchus arvensis</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	
<i>Sphagnum</i> sp.	9	---	3	---	2	---	6	---	6	---	3	---	6	---	3
<i>Stellaria alsine</i>	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Taraxacum</i> sp.	6	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Sorbus aucuparia</i>	7	---	---	---	10	---	18	---	11	---	3	---	---	---	---
<i>Polytrichum commune</i>	9	---	---	---	5	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---
<i>Athyrium filix-femina</i>	6	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Bazzania trilobata</i>	9	---	---	---	2	---	6	---	9	---	10	---	6	---	11
<i>Carex leporina</i>	6	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Corylus avellana</i>	4	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Cytisus scoparius</i>	7	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Dicranodontium denudatum</i>	9	---	---	---	2	---	3	---	3	---	---	---	3	---	---
<i>Festuca ovina</i>	6	---	---	---	2	---	3	---	---	---	---	---	3	---	---
<i>Chiloscyphus</i> sp.	9	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Juncus filiformis</i>	6	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Luzula multiflora</i> s. str.	6	---	---	---	2	---	6	---	---	---	3	---	---	---	---
<i>Mycelis muralis</i>	6	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Oxalis acetosella</i>	6	---	---	---	2	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Plagiothecium undulatum</i>	9	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Polytrichum piliferum</i>	9	---	---	---	2	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Ptilidium ciliare</i>	9	---	---	---	2	---	6	---	3	---	---	---	---	---	5
<i>Quercus petraea</i> agg.	4	---	---	---	2	---	---	---	6	---	7	---	---	---	---
<i>Sambucus racemosa</i>	4	---	---	---	2	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Campylopus flexuosus</i>	9	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Dactylis glomerata</i>	6	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Holcus mollis</i>	6	---	---	---	---	---	3	---	---	---	3	---	---	---	---
<i>Larix decidua</i>	4	---	---	---	---	---	3	---	3	---	---	---	---	---	3
<i>Malus species</i>	7	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Marchantia polymorpha</i>	9	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Prunus avium</i>	7	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	7	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Veronica chamaedrys</i>	6	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>Abies alba</i>	4	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---
<i>Mnium hornum</i>	9	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	3	---	---
<i>Plagiomnium affine</i> agg.	9	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---	---	---
<i>Quercus robur</i>	4	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	3	---	3
<i>Amblystegium serpens</i>	9	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---
<i>Anastrophyllum michauxii</i>	9	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---
<i>Hieracium murorum</i>	6	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	---
<i>Quercus rubra</i>	7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---	---	3
<i>Pinus strobus</i>	7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	6	---	3
<i>Hieracium lachenalii</i>	6	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3	---	---
<i>Abies alba</i>	7	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Calypogeia integristipula</i>	9	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Cynodontium polycarpon</i>	9	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Lophozia</i> sp.	9	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3
<i>Plagiothecium laetum</i>	9	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3



**Příloha č. 4.** Synoptická tabulka diagnostických druhů a relativních frekvencí druhů v rámci studovaných území. Je zobrazeno 45 druhů rostlin s nejvyššími hodnotami fidelity (vyšší než 18) a s relativní frekvencí vyšší než 40 (kromě dřevin ve stromovém patře a vysázených dřevin v nižších vegetačních patrech) dle klesající hodnoty fidelity v rámci území. Hodnoty fidelity u druhů podávají informaci o proporcí snímků (v %), ve kterých je druh přítomen v rámci území. Červeně jsou vyznačeny hodnoty fidelity vyšší než 30,0, oranžově hodnoty vyšší nebo rovné 20,0. Modře jsou vyznačeny hodnoty relativní frekvence druhů, které dosahovaly hodnot vyšších než 60 a zeleně hodnot vyšších než 40 (v %). Vysvětlivky k vegetačním patřům: 9 – mechové patro, 7 – nálet v bylinném patře, 6 – bylinné patro, 4 – nálet v keřovém patře.

druh	lokality počet snímků patro	Český ráj		Okna		Hradčany		NPČŠ	
		61		71		54		63	
		fid.	%	fid.	%	fid.	%	fid.	%
<i>Pinus strobus</i>	4	21,5	16	---	---	---	---	---	11
<i>Quercus</i> sp.	7	21,5	51	---	35	---	15	---	32
<i>Orthodicranum montanum</i>	9	18,9	11	---	1	---	6	---	---
<i>Plagiothecium</i> sp.	9	18,4	7	---	---	---	---	---	2
<i>Sorbus aucuparia</i>	7	13,2	33	---	6	---	7	32,3	47
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	6	---	52	33,9	90	21,4	80	---	24
<i>Dicranum polysetum</i>	9	---	33	32,5	72	22,2	63	---	8
<i>Pleurozium schreberi</i>	9	---	46	26,7	85	---	76	---	42
<i>Pohlia nutans</i>	9	---	15	23,1	44	16,5	31	---	15
<i>Avenella flexuosa</i>	6	---	92	22,9	100	---	80	---	74
<i>Betula pendula</i>	4	---	43	16,5	55	---	37	---	29
<i>Pinus sylvestris</i>	7	---	49	16	63	---	50	---	35
<i>Dicranella heteromalla</i>	9	---	74	14,4	77	---	74	---	37
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6	---	90	13,1	99	---	98	---	84
<i>Betula</i> sp.	7	---	64	11,5	75	---	70	---	52
<i>Calluna vulgaris</i>	6	---	26	---	54	20,1	65	---	45
<i>Calamagrostis villosa</i>	6	---	---	---	---	---	---	55,4	37
<i>Brachythecium</i> sp.	9	---	---	---	---	---	---	51,3	32
<i>Dryopteris dilatata</i>	6	---	2	---	---	---	---	50,7	34
<i>Digitalis purpurea</i>	6	---	---	---	---	---	---	49,9	31
<i>Pinus strobus</i>	7	---	11	---	---	---	---	45,6	39
<i>Carex pilulifera</i>	6	---	2	---	1	---	6	40,4	31
<i>Galium saxatile</i>	6	---	---	---	---	---	---	39,1	19
<i>Trientalis europaea</i>	6	---	---	---	---	---	---	35,5	16
<i>Pteridium aquilinum</i>	6	---	30	---	18	---	28	34,3	63
<i>Dicranum scoparium</i>	9	---	30	---	34	---	39	33,6	37
<i>Agrostis capillaris</i>	6	---	2	---	---	---	---	32,8	16
<i>Molinia</i> sp.	6	---	2	---	---	---	2	32	18
<i>Tetraphis pellucida</i>	9	---	5	---	---	---	4	29,9	21
<i>Polytrichum formosum</i>	9	---	38	---	44	---	48	29,7	77
<i>Sorbus aucuparia</i>	4	---	3	---	---	---	4	27,7	18
<i>Betula pubescens</i> agg.	4	---	---	---	---	---	---	27,3	10
<i>Scleropodium purum</i>	9	---	---	---	---	---	---	27,3	10
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	6	---	23	---	4	---	15	26,7	39
<i>Salix caprea</i>	7	---	---	---	---	---	---	24,8	8
<i>Populus tremula</i>	7	---	3	---	1	---	---	23,9	13
<i>Epilobium angustifolium</i>	6	---	3	---	---	---	---	23,6	11
<i>Juncus effusus</i>	6	---	7	---	---	---	6	22,6	18
<i>Rubus idaeus</i>	6	---	11	---	1	---	2	22,4	19
<i>Melampyrum pratense</i>	6	---	---	---	4	---	2	22,2	13
<i>Picea abies</i>	4	---	21	---	13	---	11	22,1	35
<i>Campylopus introflexus</i>	9	---	---	---	14	---	13	21,5	26
<i>Sphagnum</i> sp.	9	---	2	---	---	---	4	20,6	11
<i>Bazzania trilobata</i>	9	---	2	---	1	---	7	19,7	15
<i>Hypnum cupressiforme</i> agg.	9	---	62	---	66	---	65	13,6	79
<i>Picea abies</i>	7	---	39	---	28	---	37	12,1	48



**Příloha č. 5. Fotografie vybraných studovaných ploch.**



Hradčanské stěny, 1 – 2 roky



Český ráj, 1 – 2 roky



Okolí Oken, 3 – 5 let



Český ráj, 6 – 10 let



České Švýcarsko, 6 – 10 let



Hradčanské stěny, 11 – 16 let



Hradčanské stěny, 40 – 105 let