

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Študijný program: Biologie

Študijný odbor: Botanika



Bc. Zuzana Lutišan

**VPLYV OTVORENIA KORUNOVÉHO ZÁPOJA
PIONIERSKÝCH LESOV NA PODRAST**

*EFFECT OF CANOPY OPENING ON THE UNDERGROWTH
OF PIONEER FORESTS*

Diplomová práce

Vedúci práce: Mgr. Jaroslav Vojta, PhD.

Praha 2017

Prehlásenie

Prehlasujem, že som túto diplomovú prácu vypracovala samostatne, a že som uviedla všetky použité informačné zdroje a literatúru. Táto práca ani jej podstatná časť neboli predložené k získaniu iného alebo rovnakého akademického titulu.

V Prahe

PodĎakovanie

Veľká vĎaka patrí najmä Jardovi za trpezlivosť, ktorú som mnou mal pri diskusiách nad výsledkami, za pomoc pri navrhovaní pokusu a pri analýze dát.

Ďalej ďakujem Eve Horčíčkovej za pomoc pri snímkaní svetlín a príjemnú spoločnosť v Doupovkách.

Ďakujem aj študentom z geobotaniky za pripomienky a poznámky k práci a za veľmi príjemné pracovné prostredie. Martine a Aline za veľkú podporu a pomoc hlavne v záverečnej časti.

V neposlednej rade ďakujem rodičom a Marekovi, ktorí pri mne stáli počas celého procesu písania a boli pre mňa veľkou oporou.

Ďakujem

Obsah	
Abstrakt	6
Abstract	7
1 Úvod	8
1.1 Disturbancie a svetlinová dynamika lesných spoločenstiev	8
1.2 Faktory ovplyvňujúce podrast svetlín	8
1.3 Vplyv svetlín na podrast	9
1.4 Svetliny sekundárnych pionierskych lesov	10
1.5 Ciele práce	12
2 Metodika	13
2.1 Oblasť výskumu	13
2.1.1 Vymedzenie oblasti a jej historický vývoj	13
2.1.2 Geológia, geomorfológia a pedológia	13
2.1.3 Klimatické podmienky	13
2.1.4 Vegetácia	14
2.1.5 Sekundárne pionierske lesy Doupovských hor	14
2.2 Mapovanie svetlín	15
2.3 Vegetačné dáta	19
2.4 Stanovenie svetelných podmienok	20
2.5 Štatistické spracovanie dát	22
2.5.1 Charakteristika svetlín	22
2.5.2 Charakteristika vybraných podmienok prostredia svetlín a zápoja	22
2.5.3 Ellenbergove indikačné hodnoty pre svetliny a zápoj	23
2.5.4 Vplyv svetlín na druhové zloženie podrastu	23
2.5.4.1 Závislosť druhového zloženia na podmienkach prostredia	24
2.5.5 Vplyv svetlín na diverzitu podrastu	26
2.5.5.1 Závislosť diverzity na podmienkach prostredia	28
3 Výsledky	29
3.1 Charakteristika svetlín	29
3.1.1 Gap makers	29
3.1.2 Príčiny vzniku svetlín	32
3.1.3 Veľkosť svetlín	33
3.2 Charakteristika vybraných podmienok prostredia svetlín a zápoja	35
3.2.1 Svetelné podmienky	35
3.2.2 Pokryvnosti jednotlivých zložiek v podraсте	38
3.3 Ellenbergove indikačné hodnoty pre svetliny a zápoj	40
3.4 Vplyv svetlín na druhové zloženie podrastu	42

3.4.1 Rozdiely v druhovom zložení vo vnútri svetlín	45
3.4.2 Závislosť druhového zloženia na podmienkach prostredia	46
3.5 Vplyv svetlín na diverzitu podrastu.....	47
3.5.1 Alfa diverzita.....	47
3.5.2 Beta diverzita	49
3.5.3 Gama diverzita	50
3.5.4 Závislosť diverzity na podmienkach prostredia	51
4 Diskusia	55
4.1 Diskusia použitej metodiky	55
4.1.1 Mapovanie svetlín a problém s datovaním svetlín	55
4.2 Diskusia výsledkov	56
4.2.1 Základná charakteristika svetlín v pionierskych lesoch	56
4.2.2 Podmienky prostredia vo svetlinách a zápoji	58
4.2.3 Vplyv svetlín na druhové zloženie podrastu	59
4.2.4 Vplyv svetlín na diverzitu podrastu	59
4.2.5 Vplyv podmienok prostredia na druhové zloženie a diverzitu.....	60
4.2.6 Vplyv vnútornej heterogenity svetliny na druhové zloženie a diverzitu podrastu	61
5 Záver.....	62
6 Literatúra.....	63
7 Prílohy	69
7.1 Mapy lokalít so zaznamenanými svetlinami	
7.2 Konfiguračné nastavenia parametrov pri analýze hemisferických fotiek	
7.3 Zoznam svetlín a ich parametrov	
7.4 Tabuľka druhov tvoriacich svetliny a spôsob ich vzniku	
7.5 Zoznam skratiek	
7.6 Zoznam druhov vyskytujúcich sa vo svetlinách a v zápoji	

Abstrakt

Svetliny vytvorené pádom respektíve smrťou jedného či viacerých stromov v zapojenom lese sú prirodzenou súčasťou aj temperátnych lesov mierneho pásma. Existujú štúdie, ktoré popisujú tento disturbančný mechanizmus obnovy a regenerácie lesa v primárnych kontinuálnych lesných spoločenstvách. V súčasnej krajine strednej Európy však čoraz častejšie narazíme na lesy sekundárne, ktoré vznikli v tejto oblasti po predošlom hospodárení človeka, na miestach, ktoré boli opustené a postupne zarastajú sukcesnými procesmi až do štádia lesných spoločenstiev. A práve v tomto type lesa som sa snažila zachytiť vplyv svetlín na vegetáciu v podraсте.

Výsledky, ktoré popisuje predkladaná práca vychádzajú z územia Doupovských hor z oblasti Vojenského újezdu Hradišťa, kde sa nachádzajú práve fragmenty pionierskych lesov, ktoré vznikli po vysídlení obyvateľstva z tohto územia v 50. rokoch minulého storočia.

Cieľom práce bolo zistiť ako tieto otvorenia korunového zápoja vplývajú na druhové zloženie a diverzitu podrastu pionierskych lesov a aký význam majú vybrané podmienky prostredia na zloženie a diverzitu vegetácie podrastu.

Na základe získaných dát sa som mohla potvrdiť predpoklad, že svetliny aj v pionierskych lesoch vytvárajú prostredie pre druhy, ktoré sa normálne pod zápojom nevyskytujú. Na zloženie mali významný vplyv svetelné podmienky, no vo vegetácii sa javil ešte jeden silnejší efekt živinový, ktorý nekoreloval s rozložením svetlín v poraste.

Z hľadiska diverzity bola alfa/gama diverzita vyššia v svetlinách, zatiaľ čo vyššiu beta diverzitu som zaznamenala u snímok pod zápojom. Vegetácia pod zápojom je teda heterogénnejšia než vo svetlinách a má tiež vyšší obrad druhov. Významný vplyv na diverzitu vegetácie malo množstvo difúzneho žiarenia, no tiež pokrývnosť bylinného poschodia a množstvo drevnej hmoty v snímkach.

Čo sa týka vnútornej heterogenity svetlín, nepodarilo sa dokázať, že by orientácia k svetovej strane či mikrostanovišťa, vzniknuté po vývrate, mali výrazný vplyv na zloženie či diverzitu podrastu.

Celkovo sa porast pionierskych lesov vyznačuje vysokou heterogenitou a svetlinová dynamika tento charakter len zvýrazňuje.

Abstract

Canopy gaps created by falling or the death of one or more trees in the closed canopy forests are a natural part of the temperate forests in temperate zones. There are studies that describe this disturbing mechanism helpful in forest restoration and regeneration of primary virgin forests. Much more frequent in the forests of the Central European country, however, are secondary forests, which originated in the area after the previous human impact in places that were gradually abandoned and successional overgrown up to the stage of forest communities. And in this type of forest, I tried to capture the effect and impact on vegetation clearings in the undergrowth.

The results, presented in this paper come from the area Doupovské mountains, of the military area Hradiště, where there are fragments of pioneer forests established after the displacement of the population in the 50s of the last century.

The goal of this thesis was to find out how these canopy gaps affect species composition and diversity of undergrowth pioneer forests and how important are selected environmental conditions on the composition and diversity of undergrowth vegetation.

I was able to show that gaps in pioneer forests create an environment for species that normally don't occur under the closed canopy. Light has a significant impact on vegetation, but there is one more powerful nutrient effect, which doesn't correlate with the distribution of gaps in the stand.

In terms of diversity of the alpha / gamma diversity is higher in clearings, while higher beta diversity occurs under the closed canopy. Vegetation below the closed canopy is more diverse than in clearings and has greater species turnover. Diffuse radiation, herbal coverage and the amount of wood have significant impact on the diversity of plant.

I failed to prove that the orientation within gaps or microhabitats formed by uprooted trees had a significant influence on the composition and diversity.

Overall, pioneer forests in this area are characterized by high heterogeneity and gap dynamics only highlights this character.

1 Úvod

1.1 Disturbancie a svetlinová dynamika lesných spoločenstiev

Lokálne disturbancie sú prirodzenou súčasťou mnohých ekosystémov (Pickett and Thompson 1978) a predstavujú dôležitú úlohu pri formovaní priestorovej štruktúry a druhového zloženia prírodných spoločenstiev. Záleží na intenzite, frekvencii i type disturbancie, nakoľko bude voľný priestor vytvorený po disturbancii vhodný ku kolonizácii novými druhmi, prípadne zvýšeniu priestorovej heterogenity daného spoločenstva. Taktiež všetky lesné spoločenstvá podliehajú prírodným disturbanciám. Jedným z najdôležitejších mechanizmov, ktoré menia podobu lesných spoločenstiev je svetlinová dynamika. Otvorenie korunového zápoja v dôsledku zlomenia, vyvrátenia, respektíve smrti jedného alebo niekoľkých jedincov, predstavuje nezanedbateľnú súčasť lesnej dynamiky mnohých lesných spoločenstiev (Whitmore 1989). Tieto „diery“ (z anglického *gaps*) v korunovom zápoji, majú významný vplyv na kolobeh živín, udržanie pôdnej a rastlinnej diverzity a menia mikrotopografiu lesných spoločenstiev. Konkrétne v tropických lesoch a v lesoch mierneho pásma predstavujú tieto disturbancie základný mechanizmus riadiaci regeneráciu a výmenu dominánt v zápoji (Brokaw 1982; Runkle 1985). Na základe štúdií z pôvodných starých lesov s historicky kontinuálnym vývojom je vznik svetelných otvorov v zapojených lesoch považovaný za dôležitý proces pri tvarovaní štruktúry rastlinného spoločenstva udržiavajúc heterogenitu prostredia v priestore a čase a vytvárajúci nové možnosti pre rast druhov z rôznych gradientov (Wilder et al. 1999).

1.2 Faktory ovplyvňujúce podrast svetlín

Medzi základné faktory svetlín, ktoré majú najväčší vplyv na štruktúru a druhovú skladbu podrastu považujeme veľkosť (Brokaw & Scheiner 1989, Whitmore 1989), vek (Brokaw 1985), spôsob vzniku (vývrat alebo zlomenie; Putz 1983), topografickú polohu (Arriaga 1988), orientáciu k svetovým stranám a výšku okolitého zápoja (Welden et al. 1991).

Reakcia na disturbanciu je samozrejme druhovo špecifická, môže sa odlišovať aj v rôznych životných fázach druhov (Martinez-Ramos et al. 1989) a môže byť ovplyvnená aj ďalšími faktormi ako je napr. herbivória (Kuijper et al. 2009), vzdialenosť od zdroja semien či pôdna štruktúra (Kapos et al. 1990). Efekt svetliny musíme teda posudzovať komplexne ako výsledok vzťahu viacerých faktorov.

Základnou charakteristikou svetlín je ich veľkosť. Sama o sebe je dosť hrubý parameter a konečný efekt na porast závisí na kombinácii s ďalšími faktormi. Takýmto faktorom môže byť napríklad výška porastu, v ktorom svetlina vzniká. Relatívne malé svetliny budú mať oveľa menší efekt vo vysokých porastoch ako v nízkych. Podobne môže pôsobiť aj tvar svetliny. Dlhé

a úzke svetliny budú mať menší vplyv na podrast ako svetliny izodiametrické (Collins et al. 1985). Podľa štúdie Canhama (1988) môže mať práve tvar svetliny výrazný vplyv na kvalitu fotosynteticky aktívneho žiarenia (PAR) na dne svetliny.

Ďalšími faktormi, ktoré majú bezpochyby významný vplyv na celkový efekt otvorenia sú topografické podmienky. Sklon a orientácia svahu spolu s výškou okolitých korún určujú dĺžku a množstvo slnečného žiarenia dopadajúceho do svetliny a tým súčasne ovplyvňujú vlhkosť a teplotu vo svetline (Collins et al. 1985).

Nezanedbateľný vplyv majú aj mikrostanošitia, ktoré sú vytvorené padnutým stromom. Vývraty vytvárajú odhalené oblasti pôdy, ktoré sú ideálnym prostredím pre kolonizáciu novými druhmi. V malých svetlinách môže byť práve tento prvok dôležitý pri odozve podrastu. Rovnakú funkciu môžu mať aj koruny padnutých stromov a mŕtve rozkladajúce sa kmene stromov, ktoré sú za vznik svetliny zodpovedné. Pri tom je samozrejme dôležité o aký druh stromu sa jedná, keďže jednotlivé druhy sa líšia celkovou stavbou či rýchlosťou rozkladu dreva (Thompson 1980).

Základným parametrom, ktorý sa vo väčšine prípadov mení pri vzniku svetliny je množstvo a kvalita slnečného žiarenia. Dokonca aj neolistené koruny stromov znižujú množstvo prenikajúceho svetla (napr. v európskych bukových lesoch až o 30%, Geiger 1965), a preto môžu byť svetliny oveľa svetlejšími miestami aj pred olistením. Práve táto zmena umožňuje presadiť sa aj druhom s vyššími svetelnými nárokmi, čo je predpokladom pre zvýšenie diverzity v rámci zapojeného lesa. Samozrejme efekt nie je trvalý a mení sa s vekom svetliny. Tu zase záleží predovšetkým na veľkosti svetliny, ktorá určuje ako rýchlo a akým spôsobom sa nakoniec uzavrie.

1.3 Vplyv svetlín na podrast

Svetliny považujeme za základný mechanizmus, ktorý vplýva na štruktúru lesných spoločenstiev a ich druhové zloženie. Rovnako zaujímavý ako efekt svetlín na dreviny a ich semenáčky je aj vplyv otvorenia koruny na bylinnú vrstvu lesov. Je to práve zloženie tejto vrstvy, ktoré ovplyvňuje diverzitu väčšiny lesných ekosystémov. Z prác, ktoré sa zaoberali vplyvom svetlín na bylinný porast lesov môžeme spomenúť Falinskeho (1978) a Thompsona (1980), ktorí potvrdili dôležitú úlohu koreňových vývratov a padnutých kmeňov v distribúcii bylín. Vplyv svetlín na druhovú diverzitu bylín študoval aj Brewer (1980), ktorý tvrdí že svetliny majú v tomto ohľade zanedbateľný efekt. Na druhej strane Gysel (1951) tvrdil, že otvorenie koruny rastlinnú diverzitu zvyšuje. Davison and Forman (1982) dospeli k presvedčeniu, že

dočasné zvýšenie bylinnej pokrývnosti v rámci svetliny tesne po disturbancii vedie k zvýšenej herbivórii a to vyúsťuje ku konečnému poklesu druhovej diverzity.

Väčšina prác je sústredená do kontinuálnych lesov a vegetácia kontinuálnych a sekundárnych lesov sa môže zásadne odlišovať. Rozdiely v druhovom zložení a štruktúre porastov sú zapríčinené predovšetkým vlastnosťami prostredia, ktoré boli v prípade sekundárnych lesov po dlhú dobu pod vplyvom človeka a súčasne krátkou dobou na kolonizáciu lesnými druhmi (Honnay et al. 1998). Je otázne do akej miery sa svetlinová dynamika naozaj podieľa na regenerácii drevín, no efekt otvorenia korunového zápoja môže mať výrazný vplyv na heterogenitu prostredia sekundárneho pionierskeho lesa a tým aj na bylinný podrast a práve tento efekt sa čiastočne snaží zachytiť táto diplomová práca.

1.4 Svetliny sekundárnych pionierskych lesov

Väčšina štúdií zaoberajúcich sa svetlinami, ako som už spomínala, bola situovaná do pôvodných, kontinuálnych lesov. V posledných desaťročiach sa však významným krajinným spoločenstvom stávajú porasty lesov sekundárnych vznikajúcich na pôvodne obhospodarovávanej pôde, ktorá bola opustená a ponechaná prirodzenému vývoju s minimálnymi ľudskými zásahmi (MacDonald et al. 2000). Iniciálnu fázu týchto novovznikajúcich lesov predstavujú tzv. pionierske lesy, tvorené pionierskymi drevinami. V našich podmienkach sú najlepšími kolonizátormi opustených plôch predovšetkým *Betula pendula*, *Sambucus nigra*, *Salix caprea*, *Populus (tremula)*, *Crataegus* sp., na vlhších stanovištiach *Alnus* a na minerálne chudších *Pinus (sylvestris)* a *Larix decidua* (Grime 1979; Míchal et al. 1999). Tieto dreviny, využívajúce dočasnú absenciu konkurenčne silnejších druhov, sú relatívne odolné voči fyzikálnym extrémom prostredia (napr. veľké kolísanie teplôt a vlhkosti) a sú menej náročné i na pôdne podmienky. Ich primárnou výhodou je rýchla kolonizácia disturbovaných stanovišť (Grime 1979; Podrázský 1999). Na druhú stranu však majú pomerne kratšiu životnosť oproti druhom „klimaxovým“, ktoré charakterizujú lesy kontinuálne. Od kontinuálnych lesov sa tie sekundárne líšia predovšetkým druhovým zložením, priestorovou štruktúrou porastov, rozložením biomasy v poraste a vekovou distribúciou jedincov. Môžeme teda predpokladať, že sa bude líšiť aj disturbančná dynamika týchto dvoch typov lesov. Zatiaľ sa len niekoľko štúdií snažilo porovnať vplyv svetlinovej dynamiky na regeneráciu drevín kontinuálnych a sekundárnych lesov (Clebsch et al. 1989; Yamamoto et al. 1999; Hart et al. 2009). Podľa týchto štúdií bývajú svetliny v kontinuálnych lesoch omnoho väčšie aj keď menej početnejšie než v mladých sekundárnych lesoch (Clebsch et al. 1989; Yamamoto et al. 1999). Vysvetľuje sa to najmä štruktúrou porastu a charakteristickou stavbou jednotlivých drevín. V

kontinuálnych lesoch bývajú vzdialenosti medzi dospelými stromami väčšie ako v mladých sekundárnych lesoch. Koruny jednotlivých stromov bývajú rozsiahlejšie a často krát sa prekrývajú (Clebsch et al. 1989). V prácach sa ukazuje, že zatiaľ čo svetliny v kontinuálnych lesoch poskytujú ideálny priestor pre regeneráciu drevín, svetliny v mladých sekundárnych lesoch sa stanovištnými podmienkami až tak nelíšia od prostredia pod zapojenými korunami a sú pomerne rýchlo uzatvárané laterálnym rozrastaním korún okolitých stromov. No aj napriek tomu sú považované za významný činiteľ pri tvarovaní priestorovej štruktúry v nižších úrovniach lesa. Konkrétne Hart (2009) považuje svetliny za jeden zo spôsobov ako druhy v poraste môžu vďaka uvoľnenému priestoru dosiahnuť väčšiu výšku a prípadne v budúcnosti sa začleniť do korunovej úrovne.

1.4 Ciele práce

Keďže koncept svetlinovej dynamiky v lesných ekosystémoch je veľmi zaujímavý z hľadiska diverzity a druhovej bohatosti a vo veľkej miere študovaný v rôznych typoch lesných porastov, rozhodla som sa v tejto práci zamerať na efekt tohto mechanizmu na podrast sekundárnych temperátnych lesov, ktoré v tomto ohľade ešte nie sú podrobnejšie študované. V nasledujúcej práci sa budem snažiť odpovedať na tieto otázky:

1. Aké sú základné charakteristické znaky svetlín v sekundárnych pionierskych lesoch Doupovských hor?

2. Majú svetliny sekundárnych lesov vplyv na druhové zloženie podrastu?

3. Majú svetliny sekundárnych lesov vplyv na diverzitu podrastu?

4. Ako vplyvajú vybrané vlastnosti prostredia na druhové zloženie a diverzitu svetlín?

5. Aký je efekt vnútornej heterogenity svetlín (vývratové koláče, koruny spadnutých stromov, efekt svetových strán) na zloženie a diverzitu svetlín?

2 Metodika

2.1 Oblasť výskumu

2.1.1 Vymedzenie oblasti a jej historický vývoj

Pre výskum som zvolila územie sekundárnych lesov v západnej časti Doupovských hor v blízkosti obcí Jakubov a Velichov (Obr. 1). Výskumné plochy sa nachádzajú v SZ časti vojenského priestoru Hradiště. So založením vojenského priestoru (VP) v roku 1953 (Komár 1993) bolo spojené vysídlenie obyvateľstva, demolácia sídel a zamedzenie prístupu civilného obyvateľstva, čím sa z Doupovských hor stalo akési prírodné laboratórium. Na vojenskú činnosť sa využíva len približne 33% plochy VP (Komár 1993), a preto mnohé časti územia, ktoré boli kedysi hospodársky využívané, sú posledných 60 rokov zanechané prirodzeným sukcesným procesom s relatívne malým vplyvom ľudského faktoru. Kedysi veľké plochy polí, lúk, pastvín a sídel dnes pokrývajú spoločenstvá krovín a pionierskych fáz sekundárnych lesov.

2.1.2 Geológia, geomorfológia a pedológia

Doupovské hory vznikli treťohornou vulkanickou činnosťou ako mohutná navrstvená sopka, tzv. stratovulkán, tvorený striedajúcimi sa vrstvami sopečných vyvrelín a lávy (Chlupáč et al. 2002). Dnešná morfológia Doupovských hor samozrejme nezodpovedá pôvodným vulkanickým formám, ktoré boli počas štvrtohôr značne pretvorené eróziou. Jediným pozostatkom výbuchu mohutnej sopky je centrálna oválna zníženina niekdajšieho krátera, tzv. kaldera, ležiaca približne v miestach bývalého mesta Doupov. Okolie kaldery s priemerom 5 km lemuje veniec vrchov presahujúcich 700–900 m n. m. s najvyšším vrchom Hradiště (934 m). Na vonkajších svahoch horského prstenca sa radiálne rozbieha viac ako desiatka potokov, ktoré hlboko prerezávajú povrch a vytvárajú významné hlboké údolia (Valtr 1993). Z geologického hľadiska je toto pohorie pomerne homogénne, zložené prevažne z vrstiev pyroklastík s bázickými až ultrabázickými vyvretými horninami čadičového typu (Babůrek 1998).

Hlavným pôdnym typom v oblasti sú kambizeme s výrazným humusovým horizontom a mierne kyslou reakciou (Jelínek 1981).

2.1.3 Klimatické podmienky

Podnebie Doupovských hor spadá klimaticky do mierne chladnej oblasti. Priemerná ročná teplota je 6°C. Maximálne teploty dosahujú v lete +31°C, minimálne v zime -30°C (Komár 1993). Klimatické podmienky sa odlišujú najmä medzi východnou a západnou časťou, pričom východnejšia časť je teplejšia a suchšia. Väčšina územia leží v zrážkovom tieni Krušných hor,

a preto v nižších polohách spadne ročne len okolo 500–550 mm zrážok. Nedostatok zrážok v zime spôsobuje výrazný vplyv mrazu na vegetáciu (Vojta 2002). Okrem nedostatku zrážok majú na vegetáciu vplyv aj časté aj silné vetry. Najmä v zimnom období vetry značne zosilňujú a dosahujú sily väčšej ako 11m/s, čím podstatne zvyšujú premfzanie pôdy. V letnom období majú zas za následok rýchle vysychanie pôd (Komár 1993).

2.1.4 Vegetácia

Fytogeograficky spadá západná časť Doupovských hor do oblasti mezofytika, zatiaľ čo východná časť je zahrňovaná už do termofytika (Skalický 1988). Potenciálnou prirodzenou vegetáciou Doupovských hor sú kvetnaté fialkové bučiny (*Viola reichenbachianae-Fagetum*) a čermeľové dubovo-hrabové porasty (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*) (Neühauslová et al. 2001). Lesy v súčasnosti predstavujú viac ako tretinu rozlohy vojenského priestoru (Valtr 1993). Najčastejším pôvodným typom sú bučiny, ktorých pomerne rozsiahle zvyšky sa zachovali dodnes, a to najmä v údolí rieky Ohře. Smerom na severozápad sa objavujú dubovo-hrabové porasty a v oblasti okolo Klášterca nad Ohří sa už vyskytujú súvislé teplomilné duby (Vojta 2002).

2.1.5 Sekundárne pionierske lesy Doupovských hor

Pre oblasť je v súčasnosti najtypickejšia mozaika travino-bylinných spoločenstiev, krovín a listnatých lesov, ktoré vznikli sukcesiou na opustených a neobhospodarovaných bývalých poľnohospodárskych pozemkoch, ktoré tu boli zanechané po vysídlení oblasti. V stromovom poschodí dominuje jaseň (*Fraxinus excelsior*), v menšej miere sa tu vyskytujú aj druhy ako *Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides* a v špecifických podmienkach *Acer campestre*, *Populus tremula*, *Betula pendula* či *Crataegus* sp. div. (Zajíčková 2009). V oblastiach bývalých dedín a na medziach sú dominantnými druhmi *Fraxinus excelsior* a *Acer campestre* a v pôvodných záhradách je možné vidieť druhy rodov *Prunus* sp., *Pyrus* sp. či *Malus* sp.. Zaujímavosťou je výskyt brezy (*Betula pendula*) na bývalých pastvinách, ktorá je inak v sekundárnych lesoch Doupovských hor vzácna (Vojta 2007). V podraze týchto lesov je významný podiel liesky (*Corylus avellana*) a hrabu (*Carpinus betulus*) (Vojta & Kopecký 2006). Typické pre opustenú krajinu sú aj zarastajúce úhory, ktoré sú dominované krovinami s *Crataegus* sp., *Rosa* sp., *Prunus spinosa*, *Corylus avellana*, *Acer campestre* a *Fraxinus excelsior* a tvoria mozaiku s travino-bylinnými spoločenstvami (Jelínek 1981).

2.2 Mapovanie svetlín

Oblasť pionierskych sekundárnych som vymedzila porovnaním starých katastrálnych máp pred obdobia vysídlenia oblasti vojenského výcvikového priestoru (1952) a recentných leteckých snímok (2005). Využila som vektorizované katastrálne mapy, ktoré používala pre svoju prácu Lucia Drhovská (Drhovská 2007).

Pre mapovanie som sa snažila zvoliť oblasti s relatívne najsúvislejším zapojeným porastom drevín. V niektorých oblastiach priestoru je totiž povolené lesné hospodárenie a porasty sú často ovplyvňované ľudskou činnosťou a nie sú vždy súvislé. Vymedzila som teda 2 oblasti sekundárnych lesov nachádzajúce sa na západnom okraji vojenského priestoru. Prvá lokalita sa nachádza neďaleko obce Jakubov v blízkosti bývalej obce Tocov a rozprestiera sa na ploche cca 1 km². Druhá lokalita sa nachádza južne od Jakubova neďaleko obce Velichov v oblasti bývalej obce Lipoltov. Plocha tejto lokality predstavuje cca 1.2 km² (Obr. 1).

Pre mapovanie svetlín v oblasti som využila techniku *bodových transektov*. V oboch oblastiach bola vygenerovaná sieť bodov vzdialených od seba 200 m (mapy lokalít s vygenerovanými bodmi aj s nájdenými svetlinami sú umiestnené v prílohe 7.1). Územie som prechádzala v paralelných transektoch a v okruhu 100 m od bodu boli som zaznamenávala nájdené svetliny. V prípade, že sa v blízkosti do 50 m od nájdenej svetliny nachádzal rovnaký typ svetliny (tzn. svetlina tvorená rovnakým stromom, a nachádzajúci sa v rovnakom poraste) na ďalšie spracovanie som vybrala len jednu z týchto svetlín náhodným výberom, aby nedochádzalo k zbytočnej pseudoreplikácii (Hurlbert 1984). Takéto svetliny si budú totiž s veľkou pravdepodobnosťou podobné. Vo vylúčených svetlinách som bližšie neskúmala druhové zloženie podrastu, no zaznamenala som ich umiestnenie, príčinu vzniku a veľkosť pre účely inej štúdie.

Svetlinu som definovala ako otvorenie korunového zápoja spôsobené pádom stromu alebo jeho časti. Hlavným poznávacím znakom bol teda kmeň padnutého stromu/stromov prípadne ich časť a otvorená časť korunového zápoja. Samozrejme nie každý padnutý strom vytvorí dostatočne veľké otvorenie korunového zápoja na to, aby to výraznejšie ovplyvnilo podmienky v podraсте. Preto som určila minimálnu veľkosť svetliny, a to ≥ 5 m ako najkratšiu vzdialenosť okrajov svetliny.

V lokalite som sa snažila zachytiť efekt rôzne starých svetlín a to vyberaním svetlín približne rovnakého veku (v rozpätí 1-5 rokov) na základe niekoľkých metód (Runkle 1992):

- štádium rozkladu spadnutého kmeňa stromu (metodika použitá z Albrechta 1990)
- zmeny v raste okolitých rastlín (predovšetkým kríkov, na ktorých výhonoch je možné spočítať ročné prírastky smerom do otvoreného priestoru svetliny)

- približný vek semenáčikov a juvenilov v rámci svetliny

Presné určenie veku len pomocou jednej metódy nebolo možné, takže som musela skombinovať všetky dostupné spôsoby. Ideálne by bolo dendrochronologické datovanie padnutého stromu a tiež okolitých stromov priliehajúcich k svetline, no pri prvých pokusoch som narazila na niekoľko komplikácií. Problémy s použitím tejto metódy pre túto prácu rozoberám v diskusii. Pri mapovaní som sa teda zameriavala na svetliny vo veku 1 - 5 rokov. Ich datovanie bolo v daných podmienkach relatívne najjednoduchšie. Taktiež som predpokladala, že tu bude najvýraznejší efekt otvorenia zápoja na podrast. Z ústneho podania Jaroslava Vojty som sa tiež dozvedela, že veľa polámaných hlohov a briez a tiež veľa vyvrátených osí v lokalitách je následok disturbancií v zime roku 2006, kedy napadlo veľké množstvo mokrého ťažkého snehu. Hoci som pôvodne zamýšľala zahrnúť do analýz aj vek svetlín, kvôli problémovému určovaniu a možným odchýlkam som sa to nakoniec nezohľadňovala.

V rámci vybraných svetlín som zaznamenala tieto parametre:

- **GPS súradnice** svetliny
- „**gap makers**“ – stromy, ktoré svetlinu vytvorili (určenie rodu/druhu; príčina vzniku: vývrät, zlomenie, vyschnutie; počet jedincov; prípadne orientácia kmeňa)
- **veľkosť svetliny** – zaznamenávala som dĺžku a šírku svetliny medzi kmeňmi stojacich stromov ohraničujúcich vytvorenú svetlinu; plocha bola následne aproximovaná elipsoidom (Runkle 1981) [m²]
- **orientácia a sklon svahu svetliny** [°]
- **výška stromov**, ktorých koruny ohraničovali svetlinu [m]
- **zloženie okolitého stromového porastu**, v ktorom svetlina vznikla
- **vek svetliny**

K týmto údajom som ešte stiahla niekoľko parametrov z digitálneho modelu terénu, ktorý je pre túto oblasť dostupný:

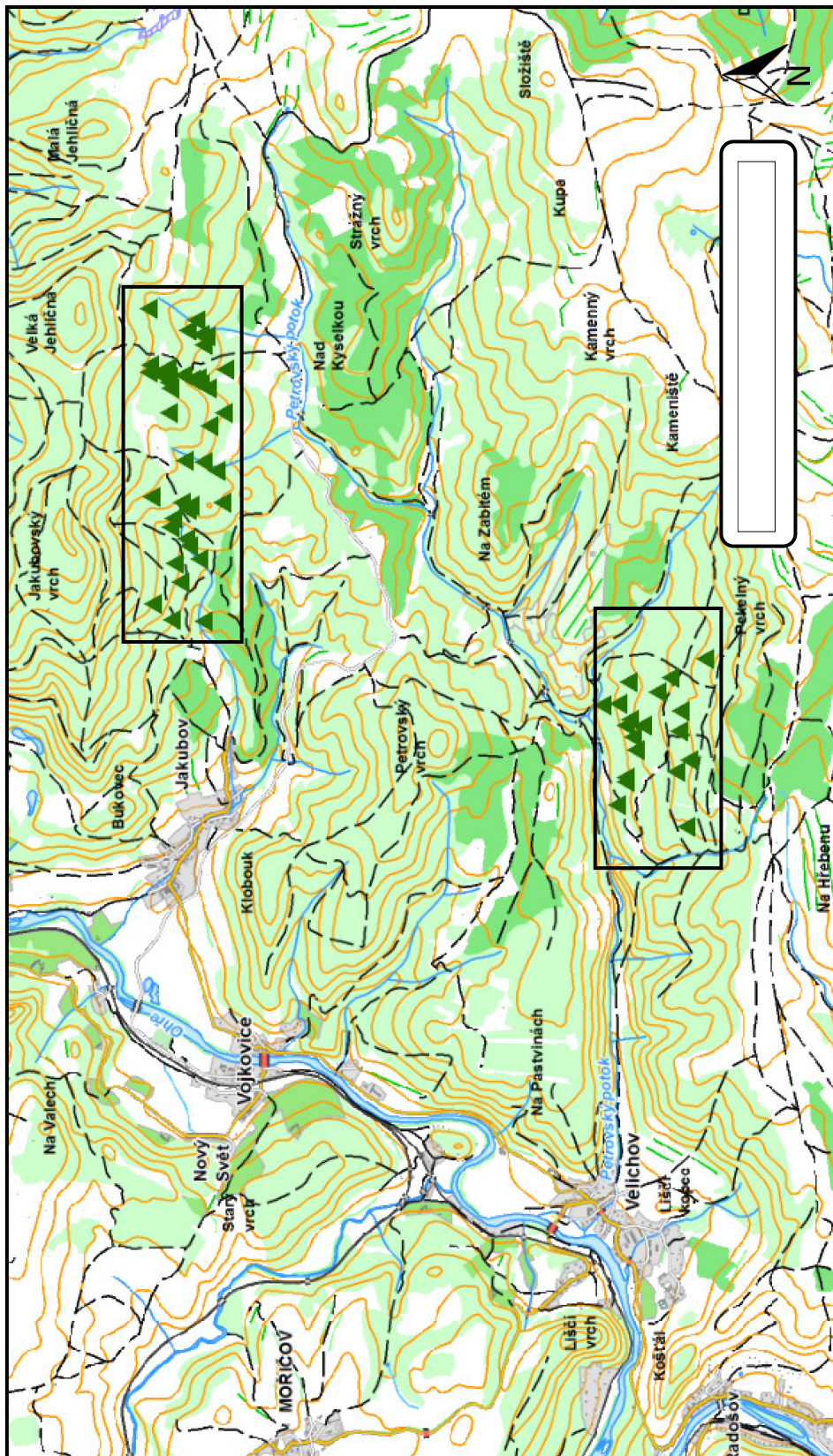
- **nadmorská výška** [m n. m.]
- **wetness index** – parameter, ktorý na základe svažitosti terénu definuje potencionálne oblasti s najväčšou pravdepodobnosťou tzv. "zamokrenia"

Údaje o svetline som ešte doplnila parametrom popisujúcim ožiarenosť stanovišťa:

– **HLI (heat load index)** – podľa Modelu 3 od McCune & Dylan (2002):

$$\begin{aligned} \text{HLI} = & 0.339 + 0.808 * \cos (\text{radians} (x)) * \cos (\text{radians} (y)) - 0.196 * \sin (\text{radians}(x)) \\ & * \sin (\text{radians} (y)) - 0.482 * \cos (\text{radians} (180 - \text{ABS} (z-180))) * \sin (\text{radians} (y)) \\ & [\text{MJ.cm}^{-2}.\text{rok}^{-1}, \text{svah } 0-60 \text{ st.}, \text{zeměpisná šírka } 30-60 \text{ st.}] \end{aligned} \quad (1)$$

x ... zeměpisná šírka; y...sklon svahu; z ... orientácia svahu



Obr. 1 : Prehľadová mapa s lokalizáciou vymapovaných svetlín. Obdĺžnikmi je vyznačená oblasť, v ktorej sa zmapované svetliny nachádzajú, no nezobrazuje presnú hranicu sekundárnych lesov. Vzhľadom k tomu, že tie sa v krajine nachádzajú ploškovito ich vymedzenie v mape by bolo mátiuce.

2.3 Vegetačné dáta

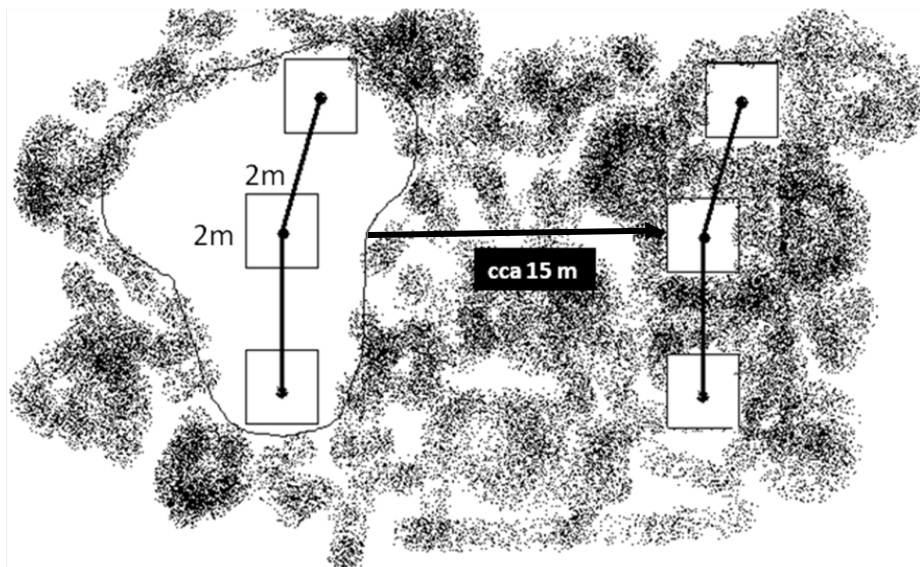
V rámci každej zaznamenatej svetliny som v severojužnom transekte zaznamenala 3 fytoecologické snímky veľkosti 2 x 2 m. V strede svetliny (vymedzený priesečníkom kolmíc určujúcich dĺžku a šírku svetliny) som umiestnila prvý snímok a na severnom a južnom okraji svetliny po jednom snímku. Týmto rozmiestnením plôch som chcela zachytiť efekt vnútornej heterogenity svetliny (efekt okraja a orientácie svetliny k svetovým stranám). V prípade, že sa jednalo o svetlinu vytvorenú vývratom zaznamenávala som aj snímok v korune a v oblasti koreňového vývratu. Tieto snímky mali rovnako zachytiť efekt vnútornej rozrôznenosti v rámci svetliny.

Približne 15 m od okraja svetliny pod korunovým zápojom (dôležité bolo umiestnenie pod zápojom) som umiestnila 3 plochy kontrolných snímok, pričom som sa snažila o zachovanie rovnakej orientácie, sklonu svahu a v neposlednej miere aj vzdialenosti jednotlivých snímok od seba (Obr. 2).

V snímkach som zaznamenala druhové zloženie bylinného porastu a pokryvnosti machového, bylinného a stromového poschodia na stupnici od 0 do 100 (0.1; 0.5; 1–10 po percente, od 10–100 po piatich percentách). Okrem týchto premenných som zisťovala aj podiel kamienka a mŕtveho dreva na ploche snímku. Pokryvnosti jednotlivých druhov bylín, semenáčikov drevín a kríkov som zaznamenávala v percentuálnej stupnici ($r = 0.1 \%$ (vzácne), $+ = 0.5 \%$, od 1 do 10 po jednom percente, od 10 do 100 po piatich percentách). Nomenklatúru som zjednotila podľa Kubát et al. (2002).

Okrem vyššie spomenutých dát som v strede každého zo 6 snímok (vo svetlinách aj v kontrolách) vytvorila hemisférickú fotku korunového zápoja pomocou rybieho oka pre posúdenie kvantity a kvality slnečného žiarenia dopadajúceho na danú plochu. Presná technika spracovania hemisférických fotiek je uvedená d'alšej kapitole.

Záznamy o druhovom zložení aj hemisférické fotografie boli zozbierané počas troch sezón v júli 2010, 2011 a 2012.



Obr. 2: Schéma usporiadania snímok vo svetline (na ľavo) a pod zápojom (na pravo). Vzďialenosť medzi jednotlivými snímkami sa líšil podľa veľkosti svetliny. Severný a južný snímok sa vždy dotýkali okraju svetliny.

2.4 Stanovenie svetelných podmienok

Svetelné podmienky pre dané prostredie (svetlina/zápoj) som získavala prostredníctvom hemisférických fotografií. V každej fytoecologickej snímke v rámci svetlín (aj pod zápojom) som vytvorila hemisférickú fotografiu korunového zápoja, analýzou ktorej, som získala prehľad o svetelných parametroch na danom mieste.

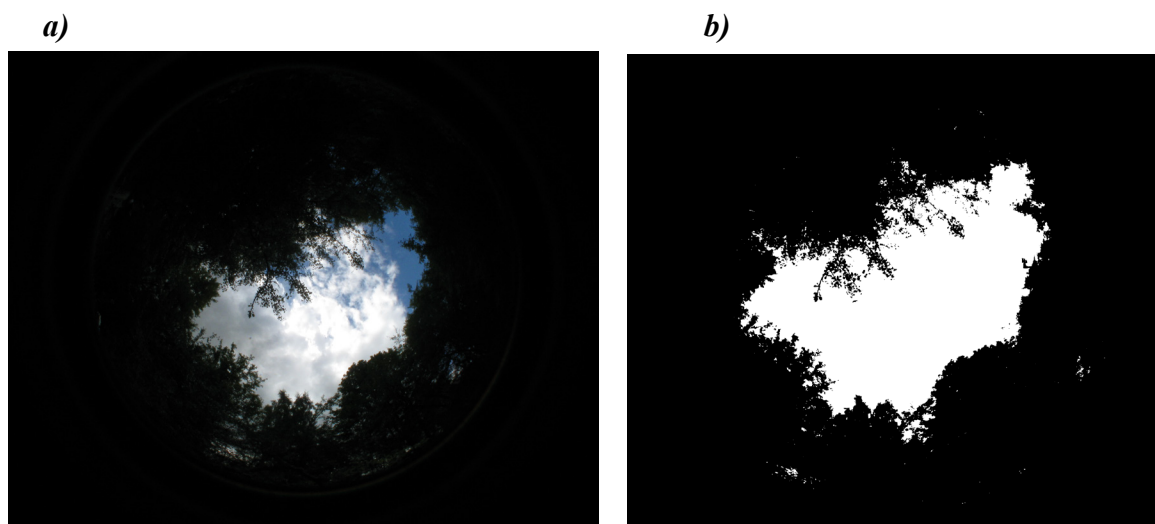
Fotografiu som vytvorila pomocou digitálneho fotoaparátu *Canon PowerShot A85* so širokouhlým objektívom s obrazovým uhlom 180°. Fotoaparát bol pri fotení umiestnený v statíve v horizontálnej polohe objektívom smerom hore vo výške cca 1.20 m nad stredom snímky. Výška bola nastavená tak, aby odzrkadľovala podmienky bylinného poschodia. Spodná strana fotografie smerovala vždy k severu. Aby sa zabránilo nadmernej preexpozícii zatienených plôch bola expozícia nastavená na -1EV. Fotografie boli uložené vo formáte *.jpg s rozlíšením 3888 × 2592 px.

Pre ďalšie spracovanie a analýzu fotografií bolo nutné najskôr určiť prahovú hodnotu pre transformáciu obrazu do formátu *.bmp (Obr. 3). Vzhľadom k rôznym expozičným podmienkam bolo potrebné určiť prahovú hodnotu pre každú fotografiu zvlášť. V programe *SideLook 1.1.01* (Nobis 2005) slúži na určenie prahovej hodnoty obrazu funkcia *Automatic threshold* (Nobis & Hunzinger 2005). Pri prevode sa najčastejšie používa modrý farebný kanál, ktorý najlepšie

vykresľuje kontrast medzi oblohou a vegetáciou. Niekedy bolo nutné upraviť fotografiu manuálne, kvôli chybnému označeniu časti fotografie.

Následnú analýzu takto upravenej fotografie som robila v programe *Gap Light Analyzer 2.0* (Frazer, Canham & Lertzman 1999). Pre presnú analýzu požadovaných parametrov je potrebné zadať vstupné údaje (orientácia fotografie, projekcia objektívu, geografické súradnice, solárna konštanta, doba vegetačnej sezóny). Základné nastavenia som používala rovnaké pre všetky fotografie (konfiguračné nastavenie je umiestnené v prílohe 7.2).

Pre potreby diplomovej práce som použila hodnoty *priameho žiarenia* (DIR), *difúznej* (DIF) a *celkovej radiácie* (TOT). Tieto parametre sú vyjadrené ako percento žiarenia prechádzajúceho porastom. Okrem týchto som pracovala ešte s hodnotu *canopy openness* (CO), ktorá vyjadruje otvorenosť korunového zápoja (taktiež v percentách).



Obr. 3: *a) Originál hemisférická fotografia zo stredu svetliny.*
b) Hemisférická fotografia po úprave na bitmapovú mapu.

2.5 Štatistické spracovanie dát

Celkovo som mala k dispozícii dáta z 59 svetlín a teda dohromady 354 fytoecnologických snímok a hemisférických fotografií. Fytoecnologické snímky som uložila do databázového programu Turboveg for Windows 2.0 (Hennekens & Schaminée 2001). Tieto snímky som ďalej editovala v programe JUICE (Tichý 2002). Na spracovanie a zobrazenie základných analýz som použila program R 2.15.3 (The R Project for Statistical Computing, R Development Core Team 2013) a MS Excel. V programe R 2.15.3 som využívala základnú sadu knižníc, a balík *betapart* pri výpočte indexov beta diverzity (Baselga et al. 2013). Mnohorozmerné analýzy som počítala prostredníctvom štatistického balíka CANOCO for Windows 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002).

2.5.1 Charakteristika svetlín

Medzi základné charakteristické vlastnosti svetlín v sekundárnych lesoch Doupovských hor som zaradila padnuté stromy tvoriace svetlinu (*gap makers*), príčiny vzniku a veľkosť. Na zobrazenie vzťahu medzi padnutými stromami a druhovým zložením okolitého porastu a celkovej variability porastov som použila nepriamu unimodálnu DCA¹ analýzu. V analýze boli zahrnuté druhy, ktoré rástli v okolí svetliny a k nim boli pasívne premietnuté druhy *gap makrov*. Keďže porasty v okolí svetlín sa vyznačujú veľkou heterogenitou, môj prvotný plán klasifikovať vegetáciu do niekoľkých skupín podľa dominantnej dreviny som nerealizovala.

V rámci charakteristických vlastností svetlín som zisťovala závislosť ich veľkosti na počte jedincov a výške okolitého porastu. Keďže dáta o pote stromov vo svetline nevykazovali normálne rozdelenie, rozhodla som sa ich logaritmicke transformovať. Preukázateľnosť závislosti veľkosti svetliny na výške okolitého porastu a na počte padnutých stromov som zisťovala na základe modelu lineárnej regresie a z analýzy rozptylu som určila koeficient dterminácie R² (popisujúci množstvo vysvetlenej variability).

2.5.2 Charakteristika vybraných podmienok prostredia svetlín a zápoja

Hlavným testovaným parametrom boli svetelné podmienky. Aby som zistila aká tesná je väzba jednotlivými premennými popisujúcimi svetelné podmienky (difúzne žiarenie DIF, priame žiarenie DIR, celkové žiarenie TOT a otvorenosť koruny CO) vypočítala som ich korelačné koeficienty prostredníctvom Spearmanovho korelačného koeficientu.

¹ DCA – detrendovaná korešpondenčná analýza

Pre celkový rozdiel vo svetelných podmienkach medzi svetlinami a zápojom som použila ich priemerné hodnoty. Normalitu dát som testovala (v tejto aj ostatných analýzach) prostredníctvom Shapiro-Wilkova testu. Dáta nevykazovali normálne rozdelenie, tak som zvolila analýzu prostredníctvom neparametrického Wilcoxonovho testu.

Následne som testovala ako sa hodnoty vybraných premenných líšia v rámci svetliny (medzi jednotlivými pozíciami sever – stred – juh). Opäť sa nepotvrdilo normálne rozloženie dát, preto som na testovanie použila neparametrický Kruskal-Wallisov test. Ad hoc som doplnila ešte o analýzu jednotlivých snímok v rámci svetliny.

Či je rozdiel aj medzi jednotlivými polohami medzi svetlinou a zápojom (sever vo svetline /sever v zápoji, ...) som testovala prostredníctvom Wilcoxonovho testu.

Korelačné koeficienty som vypočítala aj pre pokrývnosti jednotlivých zložiek podrastu (BYL – pokrývnosť bylinného poschodia, MACH – pokrývnosť machu, KAMEN – pokrytie plochy kamením, DREVO – pokrytie plochy mŕtvym drevom). Následne som analyzovala rozdiely v pokrývnostiach týchto prvkov v rámci svetliny. Testovala som dvojice snímok juh - sever, juh – stred, stred – sever cez neparametrický Wilcoxonov test, keďže dáta nemali normálne rozdelenie. Pre testovanie rozdielu medzi svetlinou a zápojom som použila priemerné hodnoty získané z trojice snímok vo svetline/zápoji. Testovala som opäť Wilcoxonovým neparametrickým testom.

2.5.3 Ellenbergove indikačné hodnoty pre svetliny a zápoj

Pre jednotlivé snímky som vygenerovala pomocou programu Juice 6.2 (Tichý 2002) Ellenbergové indikačné hodnoty. Jednalo sa o 5 hodnôt popisujúcich zásobenie stanovišťa dusíkom (Nutrients), závislosť na svetle (Light), závislosť na teplote (Temperature), závislosť na vlhkosti (Moisture) a pôdna reakcia (Reaction) (Ellenberg et al. 1991).

Prostredníctvom unimodálnej mnohorozmernej analýzy DCA som si zobrazila snímky svetlín a zápoja, a na ne som pasívne premietla získané Ellenbergove indikačné hodnoty.

Pre jednotlivé svetliny/zápoj som používala nevážené priemery zo snímok. Dáta som testovala na normálne rozloženie, no podobne ako u predošlých analýzach som použila neparametrický Wilcoxonov test.

2.5.4 Vplyv svetlín na druhové zloženie podrastu

K zisteniu rozdielu v druhovom zložení bylinného podrastu vo svetlinách a pod zápojom som použila mnohorozmerné analýzy. Pri tejto analýze (bez semenáčikov) som zo súboru dát vylúčila jednu svetlinu kvôli absencii dát (nevyskytovali sa tam druhy bylín, len semenáčky

stromov). Celkovo bolo teda analyzovaných 58 dvojíc svetlina/zápoj. Na základe dĺžky gradientu (3,213) z DCA analýzy som zvolila priamu gradientovú analýzu CCA². Keďže každá svetlina/zápoj obsahuje 3 snímky, analýzy som robila prostredníctvom split-plot designu. Ako kovariátu som použila lokalitu (kód svetliny), whole-plots predstavovali svetliny, ktoré boli zložené z 3 split-plots (vnútorné snímky). Pri teste rozdielu druhového zloženia som randomizovala len na úrovni svetlín permutačným testom s 499 opakovaniami.

Prostredníctvom programu Juice 6.2 (Tichý 2002) som vypočítala mieru fidelity bylinných druhov k svetline/zápoju. Použitý bol Fischerov exaktný test s p-hodnotou 0.05%.

Nezávisle som zisťovala aj variabilitu a vzťah semenáčikov drevín k svetlinám, keďže vo väčšine štúdií predstavujú svetliny okno pre nové druhy drevín, respektíve umožňujú rast druhov z podrastu. Pri testovaní rozdielov v skladbe semenáčikov drevín medzi zápojom a svetlinou som zvolila priamu lineárnu analýzu RDA³. Dáta boli totiž doplnené o jeden fiktívny druh, pretože niektoré snímky neobsahovali žiadny druh semenáčika a tým pádom nebolo možné dáta štandardizovať. Ako kovariáta bola znovu zvolená lokalita. A zvolený bol rovnaký split-plot design ako pri predošlej analýze.

Testovala som aj vplyv vnútornej heterogenity svetlín na druhové zloženie podrastu. Prostredníctvom CCA analýzy som zisťovala či má orientácia snímku (sever, stred, juh) v rámci svetliny nejaký vplyv na druhové zloženie bylinného poschodia. Pracovala som s celým druhovým dátovým súborom (byliny aj semenáčiky). Ako kovariátu som použila svetlinu. Testovala som permutačným testom s 499 opakovaniami.

Okrem vnútornej heterogenity som testovala aj vplyv vývrátov (padnutá koruna, koreňový koláč) na druhové zloženie podrastu. Dohromady som zaznamenala 18 vývrátov (18 korunových snímok a 18 koreňových snímok). K nim som náhodným výberom zvolila 18 snímok zo svetliny (nezávisle na polohe), ktoré neboli v korune či koreňovom vývrate. Na základe gradientu z DCA som rozdiel testovala prostredníctvom CCA analýzy. Vysvetľujúcou premennou bol typ snímku (vývrat – nevývrat...).

2.5.4.1 Závislosť druhového zloženia svetlín na podmienkach prostredia

Prostredníctvom korešpondenčnej analýzy CCA som postupným výberom premenných (*forward selection*) testovala efekt vplyvu svetelných podmienok (DIR a DIF), vlhkostného indexu (WTI) a heat load indexu (HLI) na druhové zloženie svetlín. Keďže HLI (*heat load*

² CCA – kanonická korešpondenčná analýza

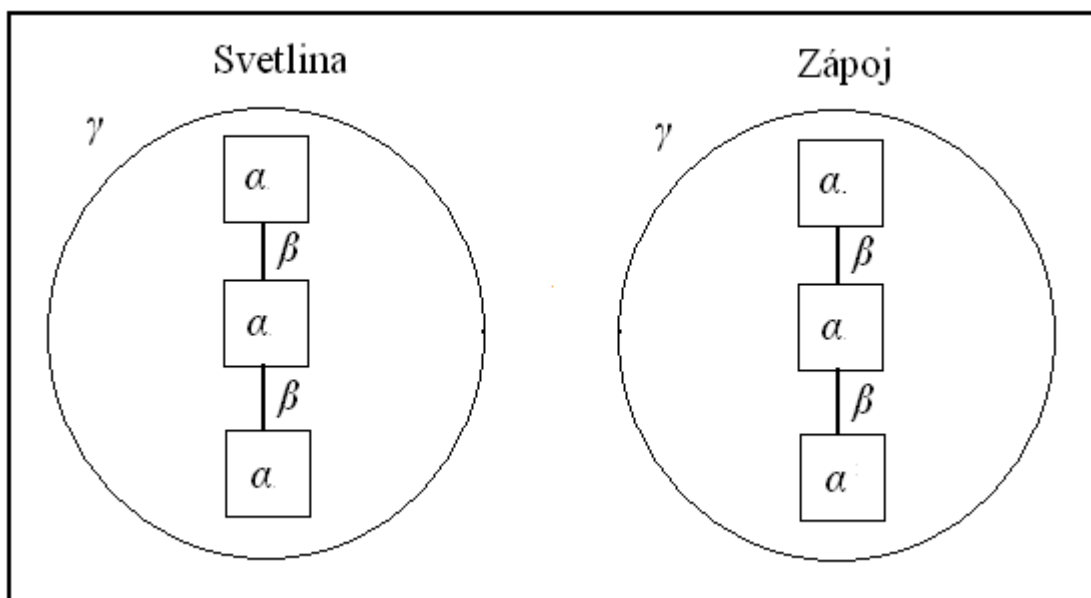
³ RDA – redundantná analýza

index) v sebe zahŕňa aj sklon a orientáciu stanovišťa tieto parametre neboli testované samostatne. Ako vysvetľujúce premenné som vybrala tie, ktorých vplyv na zloženie vegetácie bol preukázateľný ($p < 0.05$, *MonteCarlo test*, 499 permutácií). Analyzovala som druhové zloženie bylín aj semenáčikov.

2.5.5 Vplyv svetlín na diverzitu podrastu

Hierarchické rozloženie diverzity v podraсте pionierskych lesov

Na obr. 4 je pre prehľadnosť zobrazená schéma jednotlivých úrovní diverzity, ktoré som v tejto práci sledovala. Výpočty a použité indexy jednotlivých úrovní sú bližšie popísané pod obrázkom.



Obr. 4: Zobrazenie hierarchického rozdelenia diverzity na študovanom súbore dát. Na najnižšej hierarchickej úrovni je alfa α , ktorá predstavuje počet druhov v jednotlivých severo-južne orientovaných snímkach. Beta β popisuje podobnosť týchto snímkov, v rámci svetliny/zápoja. Súbor všetkých druhov, ktoré sa vyskytli vo svetline/zápoji je znázornený gama γ .

Indexy diverzity

Alfa diverzitu som vyjadrila ako počet druhov bylinného poschodia bey semenáikov v jednotlivých snímkach. Rozdiely medzi snímkami v rámci svetlín/zápoja som testovala jednocestnou analýzou variancie ANOVA. Predpoklad normality dát som testovala pomocou Shapiro-Wilkova testu, predpoklad homogenity rozptylov Bartlettovým testom. Počet druhov som zlogaritmovala (dekadický logaritmus), aby spĺňoval normálne rozloženie dát. Pre párové porovnanie jednotlivých snímkov som použila Tukey HSD test (Honest Significant Differences). Rovnako som testovala aj rozdiel v počte druhov medzi snímkami vývratov/korún s náhodne vybraným snímkom z trojice v rámci svetliny a medzi sebou.

Gama diverzitu som počítala ako celkový počet druhov, ktorý bol v troch snímkach v rámci svetliny/zápoja. Rozdiel v počte druhov medzi svetlinami a zápojom som testovala párovým t-testom. Predpoklady pre normalitu som testovala ako je uvedené vyššie.

Beta diverzitu (vnútornú heterogenitu) svetlín/zápoja som vypočítala z druhového zloženia bylinného poschodia z trojice snímok použitím indexov nepodobnosti pre viacnásobné pozorovania (Baselga 2010). Pomocou balíčka *betapart* programu R (Baselga et al. 2013) som vypočítala tri indexy popisujúce rôzne prístupy k heterogenite prostredia. Zatiaľčo β_{SIM} vyjadruje obrat v druhovom zložení, β_{NES} ukazuje na hniezdovitú štruktúru diverzity (hniezdovitosť nastáva ak druhové zloženie územia s malým počtom druhov je podskupinou druhovej skladby bohatšieho územia). β_{SOR} spája obe tieto zložky diverzity a popisuje celkovú mieru nepodobnosti. Platí medzi nimi vzťah $\beta_{SOR} = \beta_{SIM} + \beta_{NES}$. Čím sú ich hodnoty vyššie, tým väčšia je variabilita druhového zloženia.

Sørensen-based multiple-site dissimilarity ... popisuje celkovú mieru nepodobnosti

$$\beta_{SOR} = \frac{\left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{2 \left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]}$$

Simpson-based multiple-site dissimilaritypopisuje obrat v druhovom zložení

$$\beta_{SIM} = \frac{\left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{\left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}$$

Nestedness-resultant multiple-site dissimilarity ... vyjadruje hniezdovitú štruktúru diverzity

$$\beta_{NES} = \frac{\left[\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right] - \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}{2 \left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right] + \left[\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji}) \right]} \times \frac{\sum_i S_i - S_T}{\left[\sum_i S_i - S_T \right] + \left[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji}) \right]}$$

S_i – počet druhov v snímke i ; S_T – počet druhov všetkých plôch dohromady; b_{ij} je počet druhov prítomných na ploche i ale chýbajúcich na ploche j

2.5.5.1 Závislosť diverzity na podmienkach prostredia

Pre zistenie efektu podmienok prostredia na diverzitu podrastu som použila zobecnené lineárne modely s Poissonovským rozdelením. Pomocou lineárnej regresie som stanovila vzťahy medzi podmienkami prostredia a diverzity. Postupným výberom faktorov som vytvorila konečný model, do ktorého som zahrnula premenné, ktoré preukázateľne zvyšovali predikčnú schopnosť modelu.

Na úrovni alfa diverzity som testovala vplyv svetelných podmienok, pokryvností jednotlivých zložiek podrastu a sklon snímky. Keďže sa v predošlých analýzach nepreukázal rozdiel v počte druhov medzi snímkami, pracovala som s priemernou hodnotou pre svetlinu a zápoj.

Počiatočný model: $\text{lm}(\text{formula} = \text{alfa} \sim \text{DIF} + \text{DIR} + \text{pokryv_byl} + \text{pokryv_moss} + \text{pokryv_rock} + \text{pokryv_wood} + \text{sklon})$

Konečný model po viacnásobnej regresii (svetliny): $\text{lm}(\text{formula} = \text{alfa} \sim \text{DIF} + \text{pokryv_wood})$

Pre výpočet závislosti beta diverzity na vybraných parametroch prostredia som pracovala s indexom celkovej nepodobnosti β_{SOR} . Na úrovni beta diverzity som testovala vplyv variability svetelných podmienok vyjadrenú smerodajnou odchýlkou, priemerných pokryvností jednotlivých zložiek podrastu.

Počiatočný model: $\text{lm}(\text{formula} = \text{beta} \sim \text{DIF} + \text{DIR} + \text{pokryv_byl} + \text{pokryv_moss} + \text{pokryv_rock} + \text{pokryv_wood} + \text{sklon})$

Konečný model po viacnásobnej regresii (svetliny aj zápoj): $\text{lm}(\text{formula} = \text{beta} \sim \text{DIF} + \text{DIR} + \text{pokryv_byl})$

Závislosť gama diverzity (celkového počtu druhov vo svetlinách a zápoji) na podmienkach prostredia bola testovaná rovnako ako predošlé analýzy zobecneným lineárnym modelom s Poissonovským rozdelením. Do počiatočného modelu boli zahrnuté okrem priemerných svetelných podmienok a pokryvností aj HLI, wetness index, nadmorská výška a veľkosť svetliny.

Počiatočný model: $\text{lm}(\text{formula} = \text{gama} \sim \text{DIF} + \text{DIR} + \text{pokryv_byl} + \text{pokryv_moss} + \text{pokryv_rock} + \text{pokryv_wood} + \text{sklon} + \text{HLI} + \text{WI} + \text{high} + \text{gap_size})$

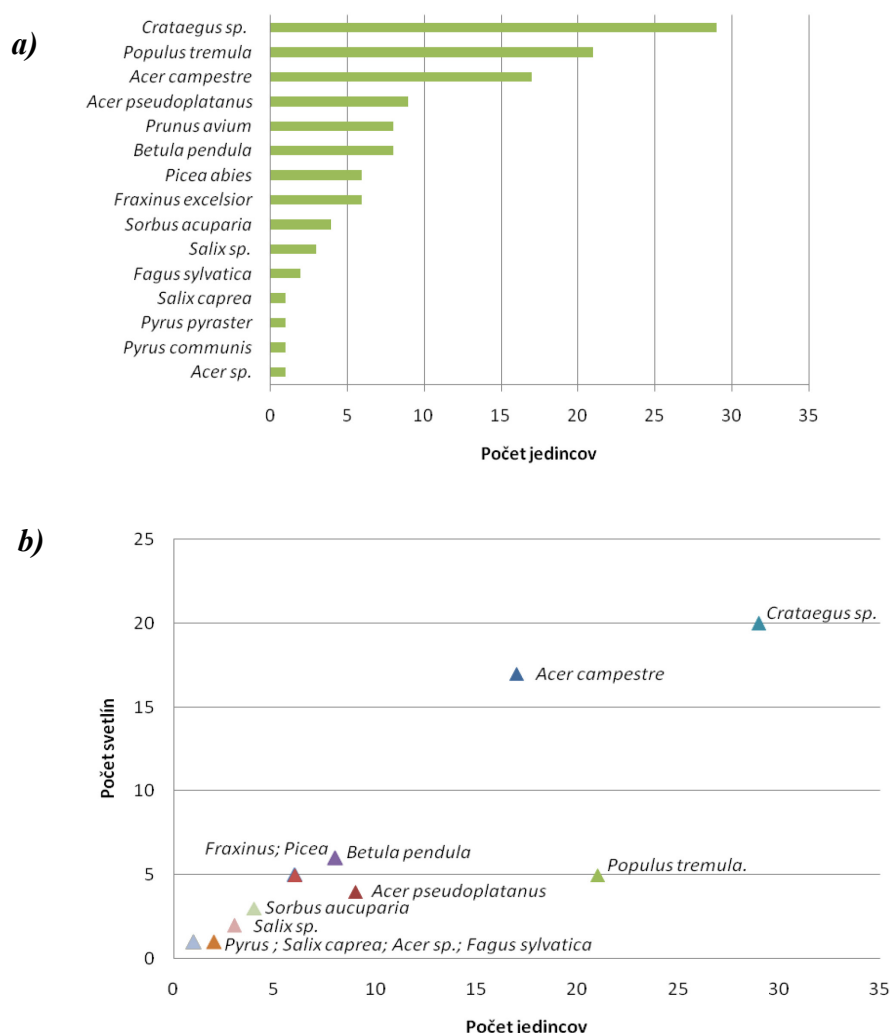
Konečný model po viacnásobnej regresii (svetliny): $\text{lm}(\text{formula} = \text{gama} \sim \text{HLI})$

Výsledky

3.1 Charakteristika svetlín

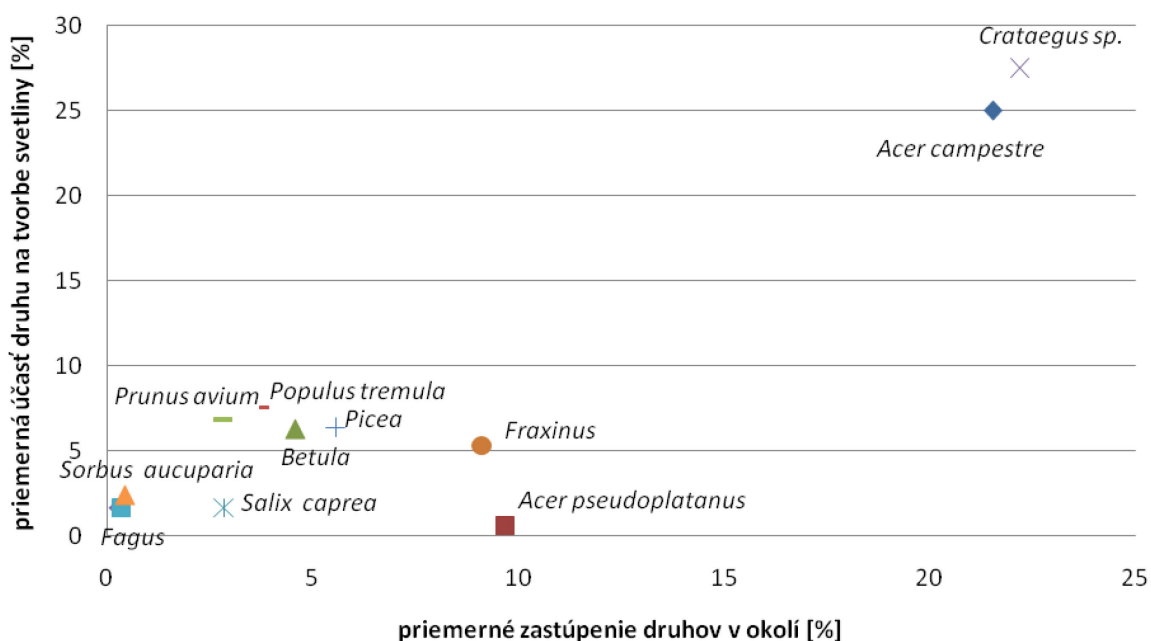
3.1.1 Gap makers

Vo výskumných plochách som dohromady zaznamenala 59 svetlín, ktoré spĺňali vyššie uvedené parametre. Celkovo sa na tvorbe zaznamenaných svetlín podieľalo ± 15 druhov (dohromady 117 stromov). Okrem niekoľkých jedincov rodu *Salix* a *Acer* a rodu *Crataegus* sa podarilo väčšinu stromov určiť do druhu. Najfrekvencovanejším rodom, ktorý sa podieľal pri tvorbe svetlín bol hloh *Crataegus* sp. Celkovým počtom 29 jedincov bol pri vzniku 20 svetlín. Druhým najpočetnejším druhom bol topoľ osika *Populus tremula*, ktorý však s 21 jedincami bol súčasťou len 5 svetlín, zatiaľ čo javor poľný *Acer campestre* so 17 jedincami vytvoril 17 svetlín (Obr. 5).



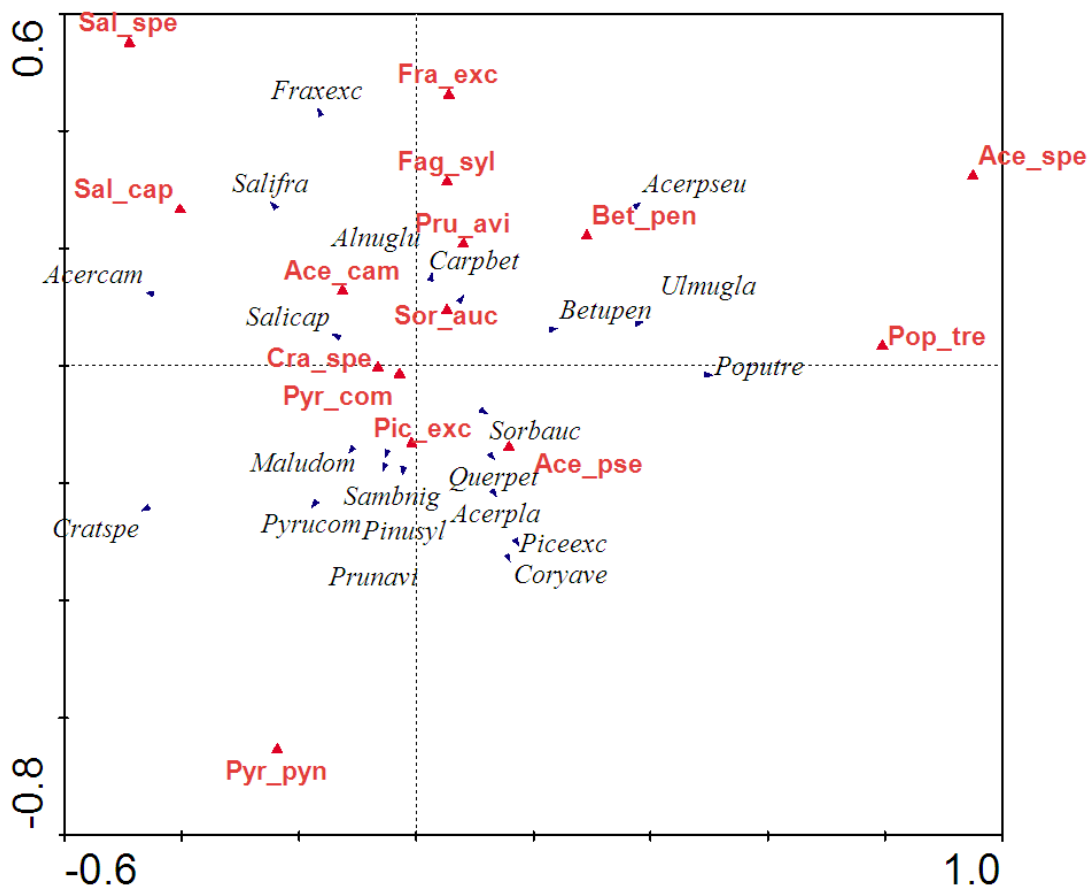
Obr. 5: Zastúpenie jednotlivých druhov stromov vytvárajúcich svetliny. **a)** Počty jedincov jednotlivých druhov, ktoré sa podieľali na vzniku svetlín. **b)** Zastúpenie jednotlivých druhov pri vzniku svetlín v porovnaní s celkovým počtom jedincov jednotlivých druhov.

Vzťah medzi okolitým zápojom a druhmi podieľajúcimi sa na tvorbe svetliny je zobrazený na Obr. 6. Vyjadrená je vzájomná korelácia medzi priemerným zastúpením druhov v okolí a ich účasťou pri tvorbe svetliny. V grafe nie sú zobrazené druhy, ktoré sú pomerne dominantné v okolí, no na tvorbe svetlín sa nepodieľali (*Acer platanoides*, *Corylus avellana*). Hloh *Crataegus sp.* spolu s javorom poľným *Acer campestre* predstavujú dominanty ako v poraste tak pri tvorbe svetlín. Vyskytovali sa v zmiešaných porastoch rôznych drevín, zatiaľ čo ostatné druhy *gap makerov* (*Betula*, *Populus*, *Picea* či *Salix caprea*) sa viac-menej viazali len na niekoľko menších monodominantných porastov.



Obr. 6: Zobrazenie vzťahu medzi druhmi okolitého porastu a druhmi, ktoré sa podieľali na tvorbe svetlín.

K znázorneniu toho vzťahu som využila aj mnohorozmernú analýzu, ktorá zobrazuje druhy *gap makerov* a ich okolie. Na Obr. 7 je možné vidieť, že dominantná drevina porastu vo väčšine prípadov predurčuje aj typ *gap makeru*. Podľa obrázku *Crataegus sp.* predstavuje druh, ktorý tvorí svetliny v rôznych typoch porastov. U druhov ako *Pyrus communis*, *Picea excelsior*, *Acer pseudoplatanus* sa jednalo len o niekoľko svetlín, ktoré vznikli v relatívne heterogénnom poraste.

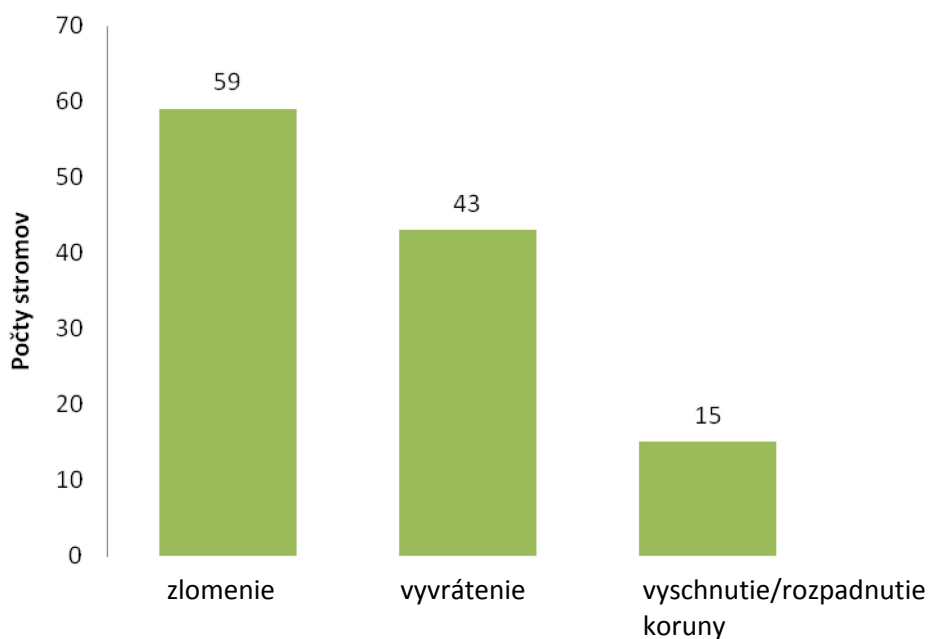


Obr. 7: Graf DCA analýzy popisujúci zloženie a variabilitu porastov v okolí svetlín. V grafe sú čiernou zobrazené druhy drevín okolitého porastu a červenou pasívne premietnuté druhy vytvárajúce svetliny (gap makers).

3.1.2 Príčiny vzniku svetlín

Počet stromov podieľajúcich sa na vytvorení svetlín sa pohyboval v rozmedzí od 1 do 12 jedincov. Z celkového počtu 59 svetlín bolo 37 vytvorených len jedným stromom (62.7%), 11 bolo vytvorených viacerými stromami jedného druhu (18.65%) a zvyšných 11 vzniklo pádom viacerých stromov rôznych druhov (18.65%).

Hlavnou príčinou, ktorá mala za následok vznik svetliny bolo zlomenie, či už celého stromu alebo jeho časti, ďalej vyvrátenie, vyschnutie prípadne rozpad koruny (ten bol typický najmä pre hlohové porasty) (Obr. 8). Samozrejme, vyskytli sa aj situácie, kedy bola svetlina vytvorená zlomenými a vyvrátenými stromami súčasne.

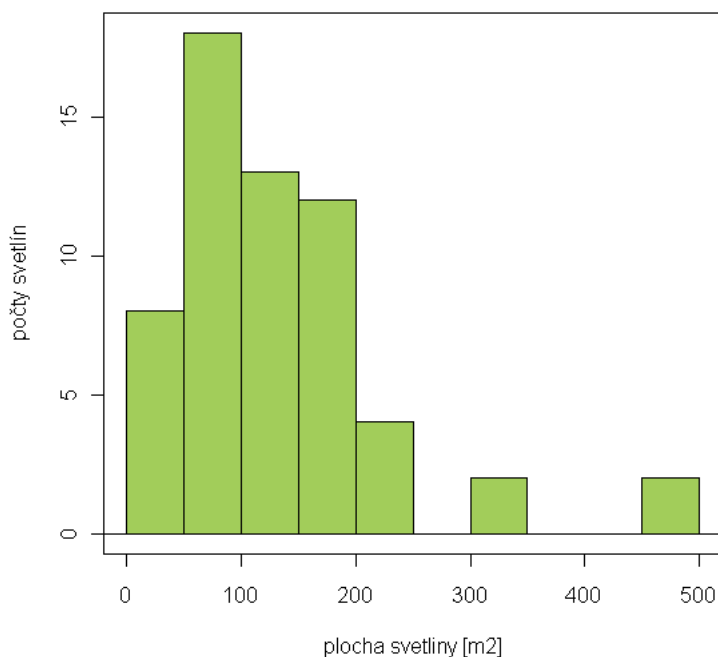


Obr. 8: Hlavné príčiny úmrtí stromov, ktoré stáli za vznikom svetlín.

Zoznam všetkých svetlín s druhmi stromov, ktoré svetliny vytvorili sa nachádza v prílohe 7.4.

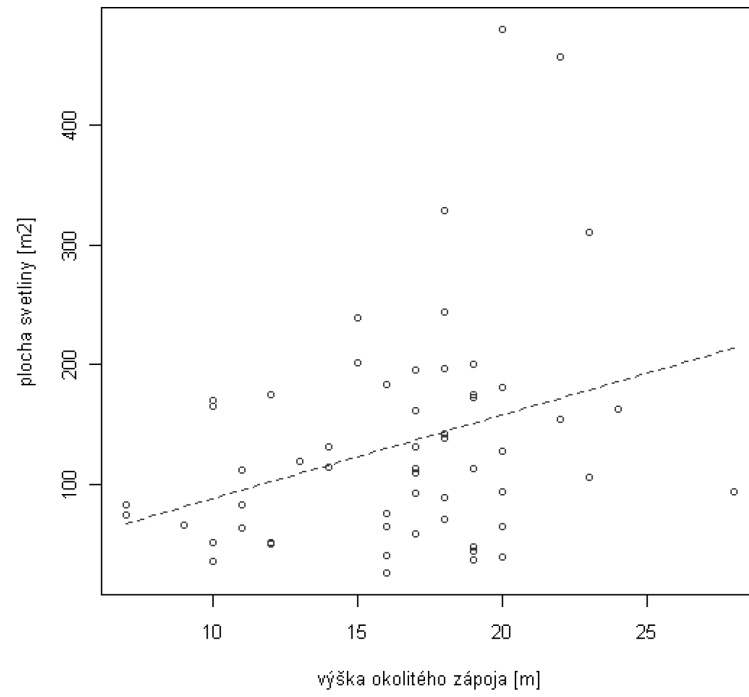
3.1.3 Veľkosť svetlín

Veľkosť svetlín sa pohybovala od 26 m² do 480 m² (medián 112 m², priemer 131 m²). 43 svetlín ($n = 73\%$) sa pohybovalo v rozmedzí 50–200 m² (Obr. 9). Predpoklad, že menšie svetliny sú tvorené jedným prípadne dvoma stromami a väčšie svetliny viacerými sa podarilo preukázať ($p < 0.001$, $R^2=0,2624$) a vysvetľuje približne 26% variability veľkosti svetliny. Rovnako je preukázaná aj závislosť veľkosti svetlín na výške porastu, v ktorom vznikli ($p = 0.008971$, $R^2=0,09808$ vysvetľuje len 9% variability veľkosti svetlín) (Obr. 10). Plánovala som zistiť aj závislosť veľkosti svetliny na druhu dreveniny, ktorá ju vytvorila. Vzhľadom k množstvu svetlín, na ktorých sa dreveniny podieľali by bolo možné tento efekt testovať len pre hloh *Crataegus sp.* a javor poľný *Acer campestre*, no aj pri nich bola značná variabilita vo veľkosti svetlín, takže som tento efekt ďalej nesledovala.

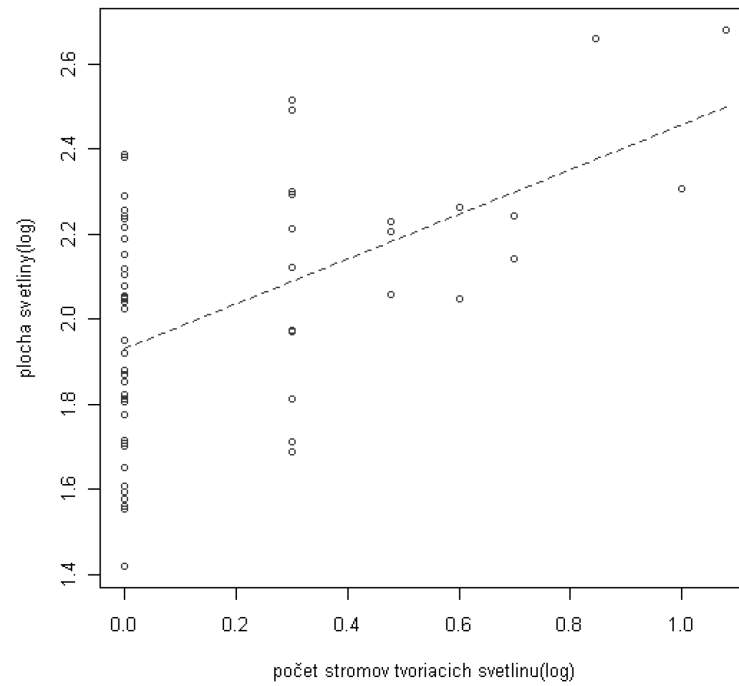


Obr. 9: Histogram veľkosti svetlín.

a)



b)



Obr. 10: a) Závislosť veľkosti svetliny na výške okolitého zápoja. ($R^2 = 0.09828$, $p = 0.008971$)

b) Závislosť veľkosti svetliny na počte stromov tvoriacich svetlinu. ($R^2 = 0.2624$, $p < 0.001$)

3.2 Charakteristika vybraných podmienok prostredia svetlín a zápoja

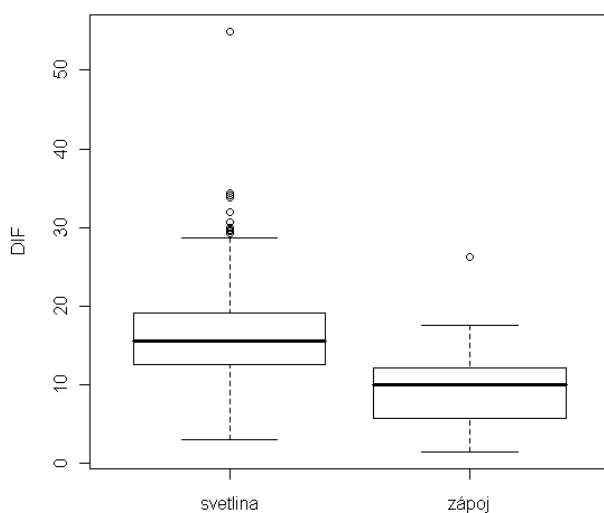
3.2.1 Svetelné podmienky

Za kľúčové z hľadiska vplyvu na zloženie a diverzitu vegetácie svetlín som považovala svetelné podmienky. Na základe korelačných koeficientov (Tab. 1) som sa rozhodla ďalej zohľadňovať len vplyv priameho (DIR) a difúzneho (DIF) žiarenia, hoci tiež vykazujú určitú mieru závislosti. Ako priame ($p = 0.0257$), tak difúzne žiarenie ($p = 0.00532$) sa významne líšia medzi svetlinami a zápojom (Obr. 11). No aj pri pohľade na grafy je evidentný výraznejší rozdiel v difúznom žiarení medzi svetlinami a zápojom. Zatiaľčo pri priamom žiarení (DIR) je viditeľná vysoká variabilita a nesúmernosť v rámci svetlín.

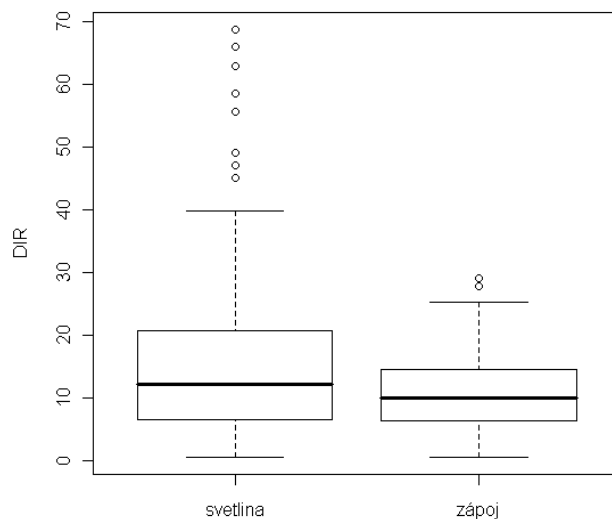
Tab. 1: Korelácia medzi svetelnými parametrami. Uvedené sú korelačné koeficienty. DIF – difúzne žiarenie, DIR – priame žiarenie, TOT – celkové žiarenie, CO – otvorenosť korunového zápoja.

	DIF	DIR	TOT	CO
DIF	1	0.701116	0.888579	0.991692
DIR	0.701116	1	0.950089	0.701685
TOT	0.888579	0.950089	1	0.885312
CO	0.991692	0.701685	0.885312	1

a)



b)



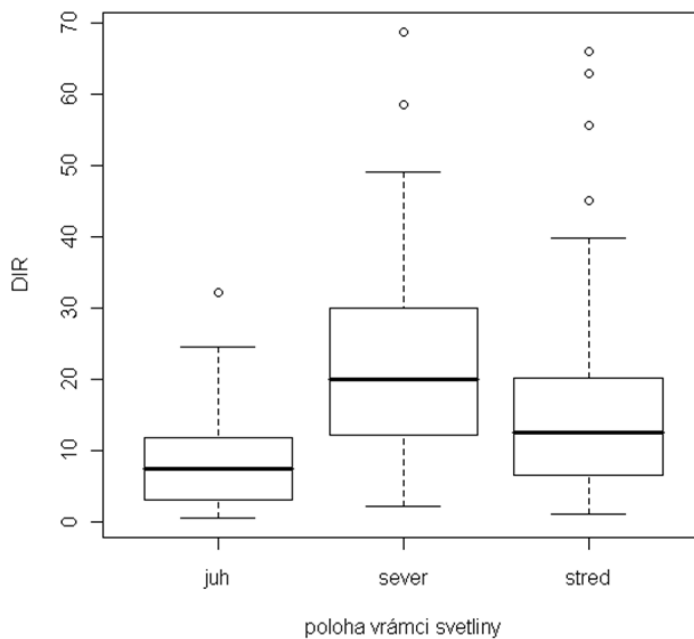
Obr. 11: Rozdiely v svetelných podmienkach medzi svetlinami a zápojom.

a) Rozdiel v difúznom žiarení (DIF) medzi svetlinou a zápojom ($p = 0.00532$)

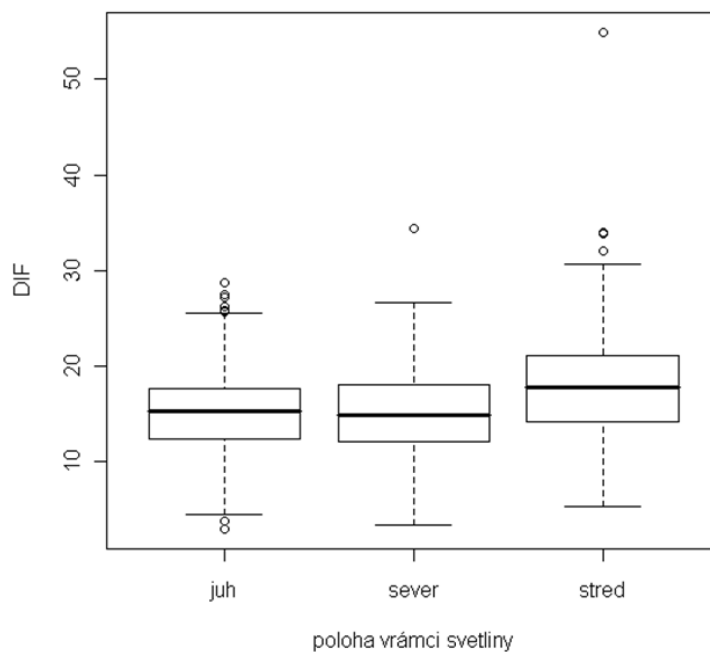
b) Rozdiel v priamom žiarení (DIR) medzi svetlinou a zápojom ($p = 0.0257$)

Čo sa týka rozdielov svetelných podmienok v rámci svetliny, analýza preukázala rozdiely v priamom ($p < 0.001$) aj v difúznom žiarení ($p = 0.00252$) vo vnútri svetliny. (Obr. 12) Zatiaľ čo pri difúznom žiarení sú výrazné rozdiely medzi jednotlivými snímkami vo vnútri svetliny ($p < 0.001$), pri difúznom žiarení tento rozdiel až taký výrazný nie je. Snímky na severnom a južnom okraji svetliny sú si značne podobné ($p = 0.07992$) a jediný rozdiel je v porovnaní so stredovými snímkami ($p = 0.00264$ a $p < 0.001$).

a)



b)



Obr. 12: Rozdiely v svetelných podmienkach v rámci svetliny.

a) Rozdiel v priamom žiarení (DIR) medzi jednotlivými snímkami v rámci svetliny ($p = 5.222 \cdot 10^{-10}$)

b) Rozdiel v difúznom žiarení (DIF) medzi jednotlivými snímkami v rámci svetliny ($p = 0.00252$)

Štatisticky významný bol aj rozdiel v difúznom aj priamom žiarení medzi južnými snímkami zápoja a svetlín ($p < 0.001$), tiež severnými snímkami ($p < 0.001$). Paradoxne najmenej výrazný bol rozdiel v priamom žiarení v snímkach v strede svetliny a v strede zápoja ($p = 0.02425$). V Tab. 2 sú uvedené p-hodnoty pre jednotlivé testované dvojice.

Tab. 2 : Rozdiely v priamom (DIR) a difúznom žiarení (DIF) medzi jednotlivými snímkami. S – sever, J – juh, ST – stred. Zvýraznená p-hodnota nepreukázateľná na hladine významnosti 0.05

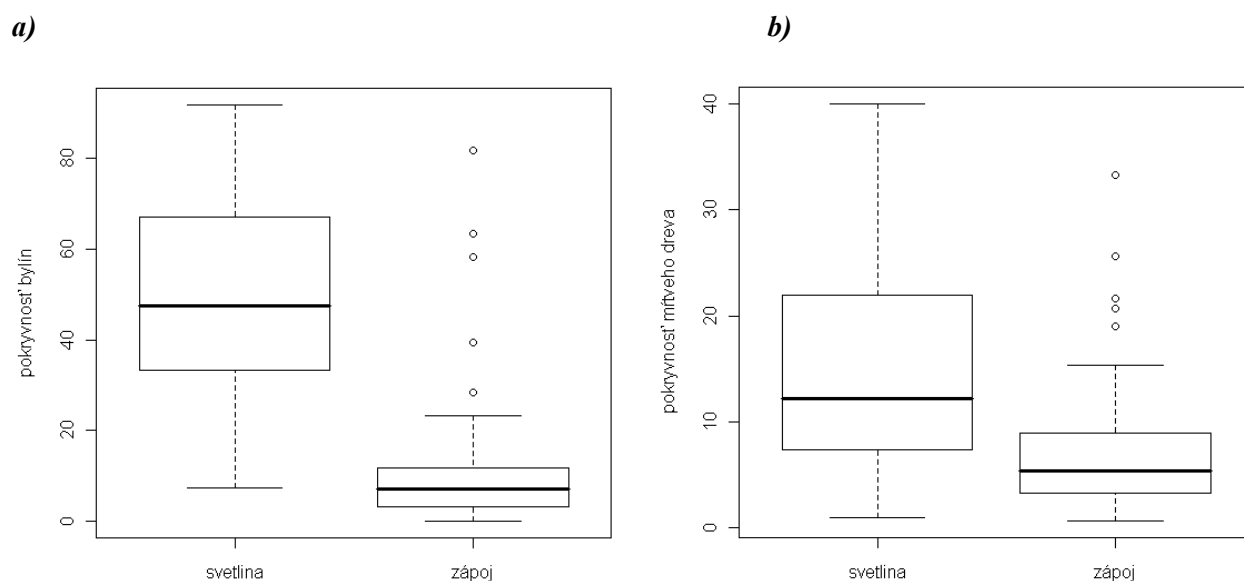
priame žiarenie (DIR)	p-hodnota	difúzne žiarenia (DIF)	p-hodnota
svetlina/zápoj	0.0257	svetlina/zápoj	0.00532
S-ST-J svetliny	5.222e-10	S-ST-J svetliny	0.00252
S-J svetliny	2.012e-09	S-J svetliny	0.07992
S-ST svetliny	0.0003619	S-ST svetliny	0.00264
ST-J svetliny	5.837e-05	ST-J svetliny	1.969e-05
S svetlina/S zápoj	0.0001445	S svetlina/S zápoj	7.075e-11
J svetlina/J zápoj	0.0007789	J svetlina/J zápoj	1.963e-10
ST svetlina/ST zápoj	0.02425	ST svetlina/ST zápoj	5.014e-11

3.2.2 Pokryvnosti jednotlivých zložiek v podraсте

Ďalším testovaným parametrom bola pokryvnosť jednotlivých zložiek v podraсте. Zistené korelačné koeficienty nepoukazovali na závislosti medzi jednotlivými zložkami na ploche snímku. (Tab.3) Medzi svetlinami a zápojom sa významne odlišovali len pokryvnosť bylinnej zložky ($p < 0.001$) a pokryvnosť mŕtveho dreva v snímke ($p = 0.0045$) (Obr. 13) V rámci jednotlivých snímok vo svetline boli významné rozdiely len v pokryvnostiach machu a dreva (pozri Tab.4)

Tab. 3: Korelačné koeficienty pokryvností jednotlivých zložiek v podraсте. Uvedené sú korelačné koeficienty. *BYL* – pokryvnosť bylinného poschodia, *MACH* – pokryvnosť machu, *KAMEN* – pokryvnosť plochy kamením, *DREVO* – pokryvnosť plochy mŕtvym drevom

	BYL	MACH	KAMEN	DREVO
BYL	1	0.234426	-0.07728	0.066459
MACH	0.234426	1	0.051691	0.153723
KAMEN	-0.07728	0.051691	1	0.007249
DREVO	0.066459	0.153723	0.007249	1



Obr. 13: Rozdiely v pokryvnostiach vybraných zložiek podraсту medzi svetlinami a zápojom.

a) Rozdiely v pokryvnostiach bylinného poschodia ($p < 0.001$)

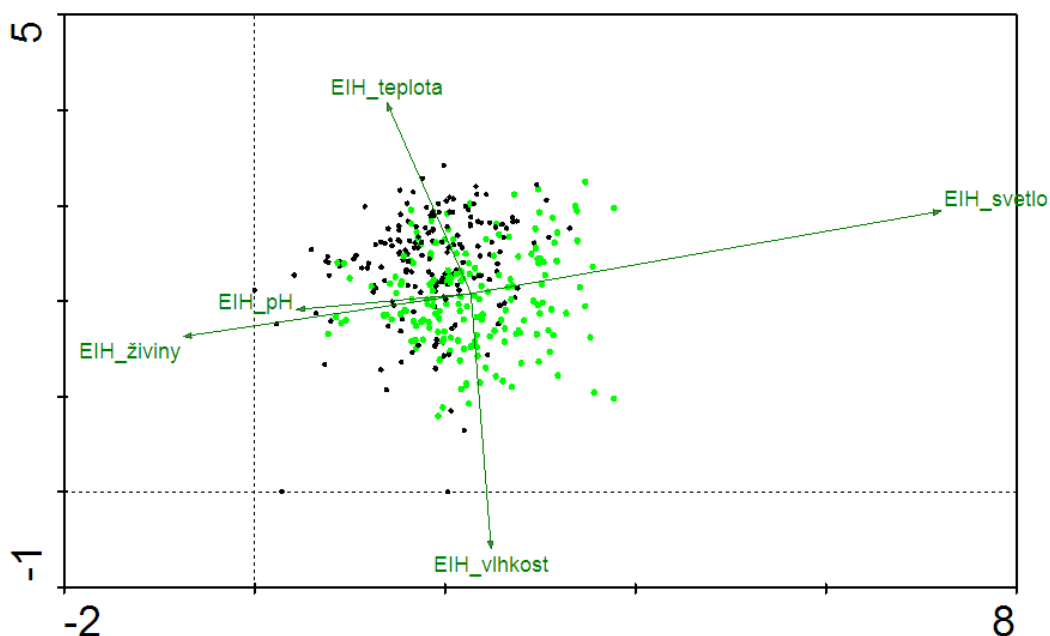
b) Rozdiely v pokryvnostiach mŕtveho dreva ($p = 0.0045$)

Tab. 4: Rozdiely v pokryvnostiach zložiek podrastu v rámci svetlín. Zvýraznené sú p-hodnoty preukázateľné na hladine významnosti 0.05. *BYL* – pokryvnosť bylinného poschodia, *MACH* – pokryvnosť machu, *KAMEN* – pokryvnosť plochy kamením, *DREVO* – pokryvnosť plochy mŕtvym drevom

	BYL	MACH	DREVO	KAMEN
juh - sever	0.8048	0.02902	0.1472	0.5334
juh - stred	0.06305	0.5723	0.3621	0.4443
stred - sever	0.1061	0.07461	0.01102	0.8278

3.3 Ellenbergove indikačné hodnoty pre svetliny a zápoj

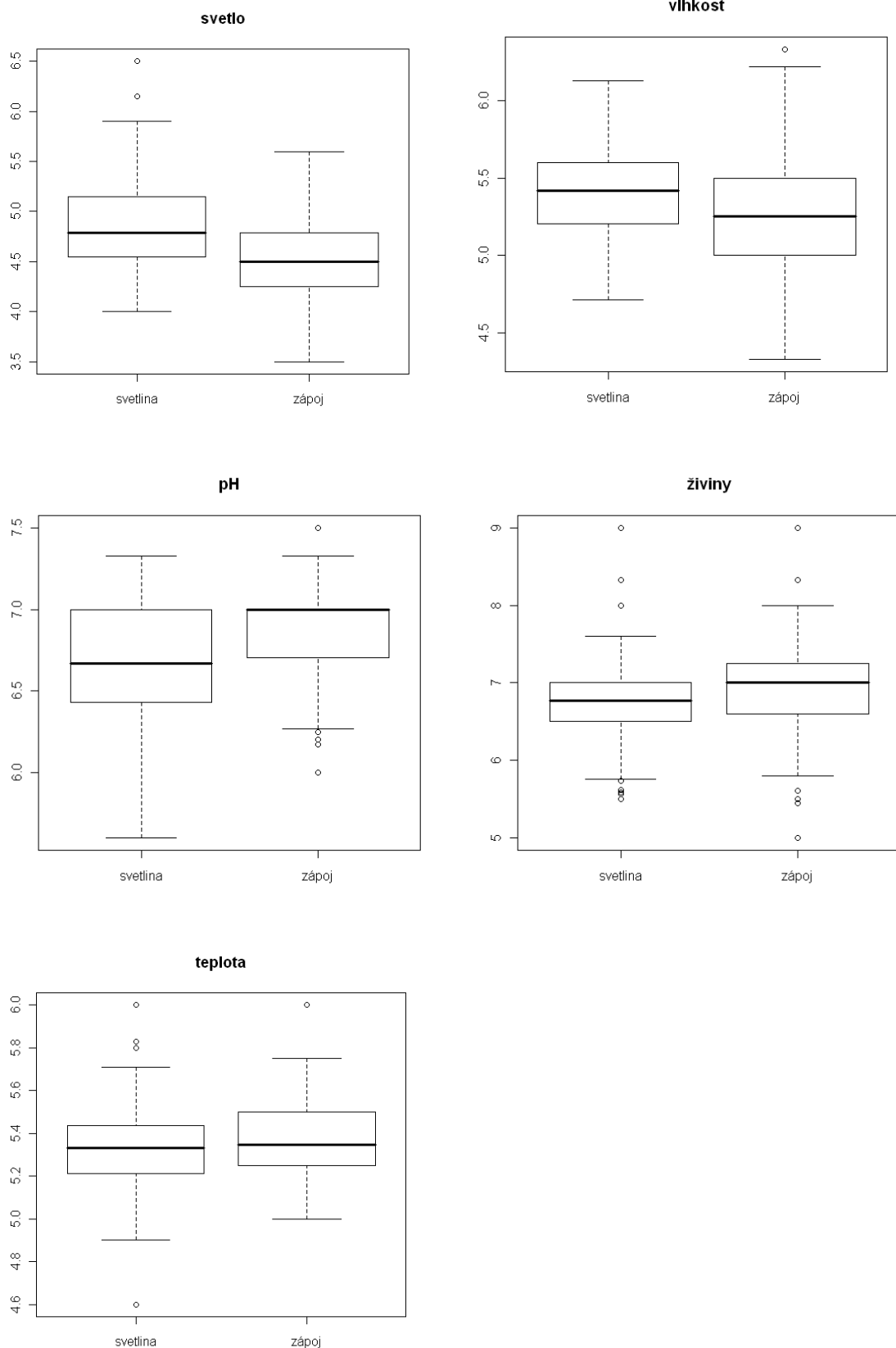
Porovnanie Ellenbergových indikačných hodnôt vo svetlinách a pod zápojom poslúžilo k priblíženiu abiotických podmienok prostredia. Analýza poukázala na rozdiel medzi svetlinami a zápojom vo všetkých sledovaných faktoroch ($p < 0.001$), až na teplotu ($p=0.088$). (Tab. 5, Obr. 15) Z obr. 14 je vidieť, že okrem svetelného gradientu je tam ešte výrazný gradient vlhkostný, ktorý poukazuje na výskyt vlhkomilnejších druhov vo svetlinách ($p = 0.001$).



Obr. 14: DCA analýza snímok s pasívne premietnutými Ellenbergovými indikačnými hodnotami. Graf znázorňuje potenciálne gradienty vyskytujúce sa v dátach. zelené body – svetliny, čierne body – zápoj.

Tab. 5: Rozdiel v EIH medzi svetlinami a zápojom. Zvýraznená p hodnota preukázateľná na hladine významnosti 0.05.

	p hodnota
svetlo	1.814e-10
vlhkosť	2.988e-05
pH	0.003717
živiny	0.01464
teplota	0.2767

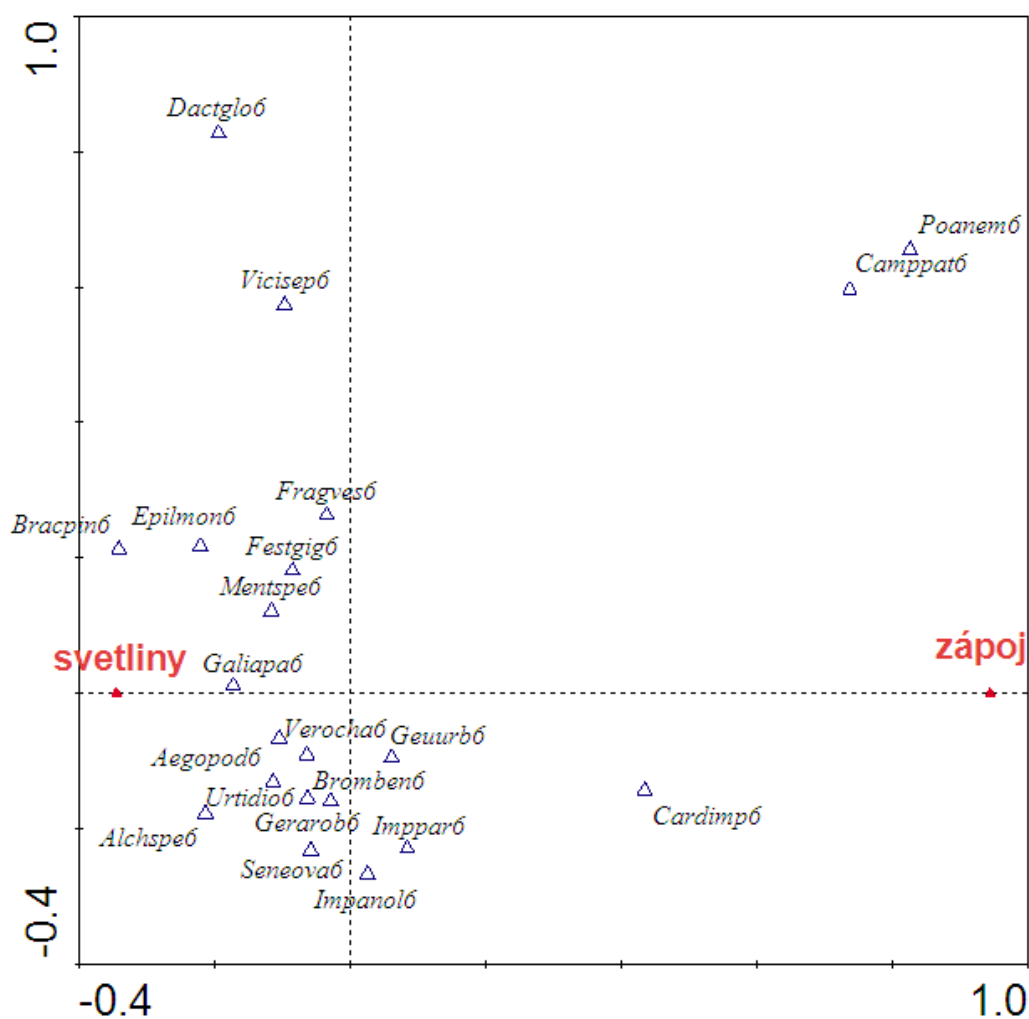


Obr. 15: Porovnanie Ellenbergových indikačných hodnôt medzi svetlinami a zápojom.. p-hodnoty pre jednotlivé parametre sú uvedené v Tab.5.

3.4 Vplyv svetlín na druhové zloženie podrastu

Najpočetnejšími druhmi bylinného poschodia v rámci svetlín sú semenáčky jaseňa štíhleho *Fraxinus excelsior* vyskytnúcich sa v 84.75 % snímok a prhľava dvojdomá *Urtica dioica* s 73 % výskytom. Podobne aj pod zápojom dominujú semenáčky jaseňa ($n = 83$ %) a druhým najpočetnejším druhom je kuklík mestský *Geum urbanum* s výskytom v 46 % snímkach.

Analýza CCA potvrdila zaujímavé rozdiely v druhovom zložení bylinného podrastu svetlín a zápoja ($p = 0.002$, $F = 18.31$, 1. osa = 1.1 % variability, 2. osa = 6.7% variability). Väčšina druhov je sústredená v rámci svetlín. Medzi druhy, ktoré viac inklinujú k zápoju patria *Poa nemoralis*, *Campanula patula*, *Cardamine impatiens*. Z grafu je však evidentné, že o čosi silnejší je efekt na 2. ose. Pravdepodobne živinový gradient - výskyt druhov mezických stanovišť ako *Urtica dioica*, *Geranium robertianum*, *Impatiens noli-tangere* na jednej strane gradientu a *Fragaria vesca*, *Vicia sepium* a *Dactylis glomerata* na druhej strane, ktorý nekoreluje s efektom svetliny, hoci som na začiatku predpokladala, že práve živiny budú určovať rozdiel medzi svetlinou a zápojom (Obr. 16). Druhy s najvyššou mierou fidelity k svetline sú uvedené v tabulke Tab.6.

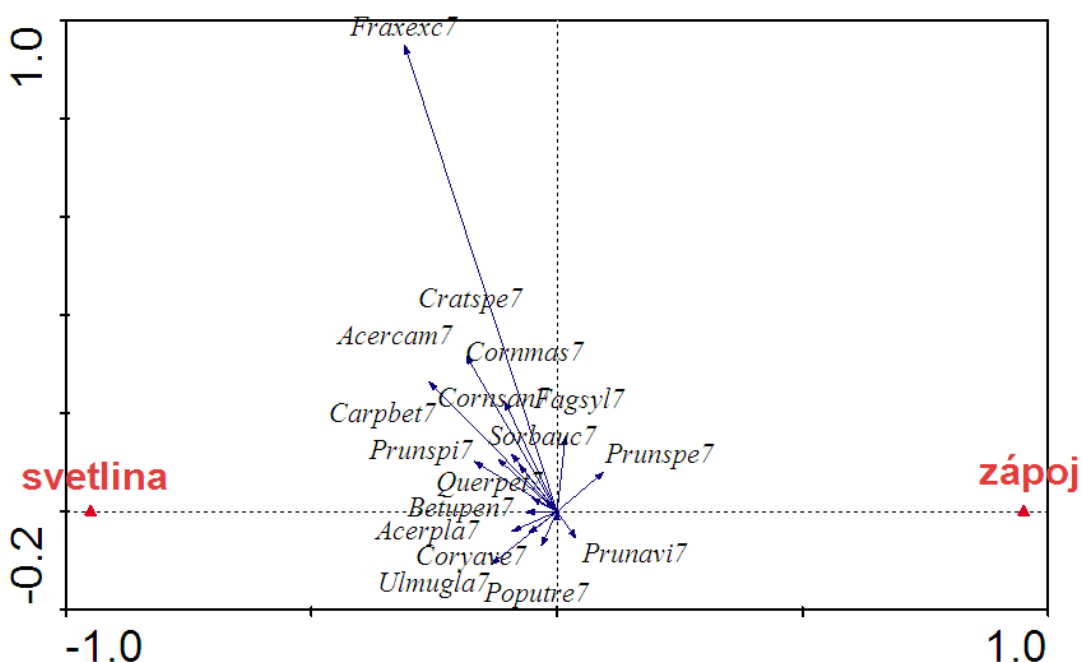


Obr. 16: Vplyv svetlinovej disturbance na druhové zloženie bylinného podrastu pionierskych lesov. CCA, kovariáty = lokalita. Monte-Carlo test, $p = 0.002$, 1. osa vysvetľuje 1.1 % variability, 2. osa vysvetľuje 6.7 %, variability. Znárodné sú len druhy s najvyššími hodnotami skóre podľa prvej osy. Zoznam skratiek v prílohe 7.5.

Tab. 6: Fidelita druhov k svetline. Hodnoty Fischerovho exaktného testu pri hladine $p < 0.01$.

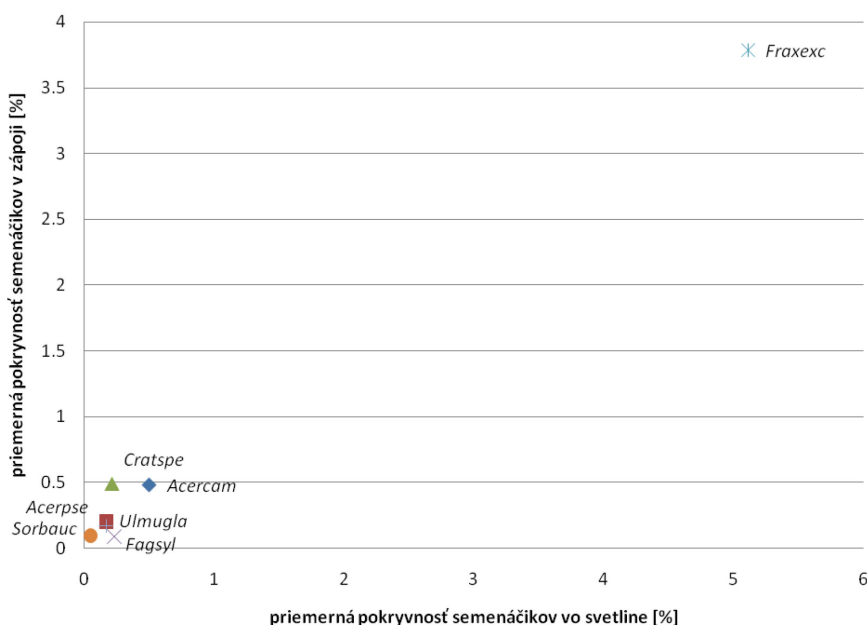
Druh	Svetlina	Zápoj
<i>Urtica dioica</i>	27.4	---
<i>Festuca gigantea</i>	16.1	---
<i>Geranium robertianum</i>	14.9	---
<i>Brachypodium pinnatum</i>	14	---
<i>Dactylis glomerata</i>	14	---
<i>Senecio ovatus</i>	13.2	---
<i>Geum urbanum</i>	11.6	---
<i>Poa nemoralis</i>	11.5	---
<i>Galium aparine</i>	11.1	---
<i>Aegopodium podagraria</i>	11	---
<i>Epilobium montanum</i>	10.6	---
<i>Rubus idaeus</i>	9.5	---
<i>Avenella flexuosa</i>	9.4	---
<i>Fragaria vesca</i>	9.4	---
<i>Impatiens noli-tangere</i>	8.8	---
<i>Mentha species</i>	8.6	---
<i>Scrophularia nodosa</i>	8.6	---
<i>Ranunculus repens</i>	8.3	---
<i>Veronica chamaedrys</i>	7.5	---
<i>Alchemilla species</i>	7.3	---
<i>Cornus sanguinea</i>	7.3	---
<i>Vicia sepium</i>	6.8	---
<i>Oxalis acetosella</i>	6.6	---
<i>Crataegus species</i>	6.4	---
<i>Torilis japonica</i>	5.6	---
<i>Sambucus nigra</i>	5.5	---
<i>Carpinus betulus</i>	5.4	---
<i>Veronica officinalis</i>	5.3	---
<i>Rosa canina agg.</i>	5.1	---
<i>Prunella vulgaris</i>	4.8	---
<i>Milium effusum</i>	4.4	---

Efekt svetliny som sa snažila ukázať aj na druhovom zložení semenáčikov drevín. Tu som predpokladala, že rozdiel bude výrazný, a že svetliny budú predstavovať akési okno pre druhy náročné na svetlo. Rozdiel medzi svetlinami a zápojom bol preukázaný ($p = 0.002$, $F = 19.65$, vysvetlené 7.5 % variability), no ako aj z grafu možno vidieť (Obr. 17), väzba na svetlinu či zápoj nie je jednoznačná. Výrazné sú samozrejme pionierske dreviny ako *Fraxinus excelsior*, *Betula pendula*, *Acer platanoides*, *Acer campestre* či *Ulmus glabra*, ktoré využívajú oslnenosť pôdy na dne svetliny a aktivujú svoj rýchly rastový potenciál. Výrazne dominantným v celom poraste bol jaseň štíhli *Fraxinus excelsior*, ktorý „naoko“ zmladzuje rovnako vo svetlinách aj v zápoji, no svetlina mu zrejme ponúka o čosi lepšie podmienky.



Obr. 17: Vplyv svetlinovej disturbancie na zloženie semenáčikov pionierskych lesov. RDA, kovariáty = lokalita. Monte-Carlo test, $p = 0.002$, 1. osa = 7.5 % variability, 2. osa = 21% variability. Zoznam skratiek v prílohe 7.5.

Na obr. 18 je znázornená priemerná pokrývnosť najčastejšie sa vyskytujúcich semenáčikov vo svetline a v zápoji. Pokryvnosti sú viac-menej podobné na obidvoch stanovištiach. Hoci sa teda vyskytujú na obidvoch stanovištiach rovnako často, otázka je, kde majú väčšiu šancu na úspech.



Obr. 18: Priemerná pokrývnosť najčastejšie sa vyskytujúcich semenáčikov vo svetline a v zápoji. Korelačný koeficient $r=0.995548$ ($p<0.001$).

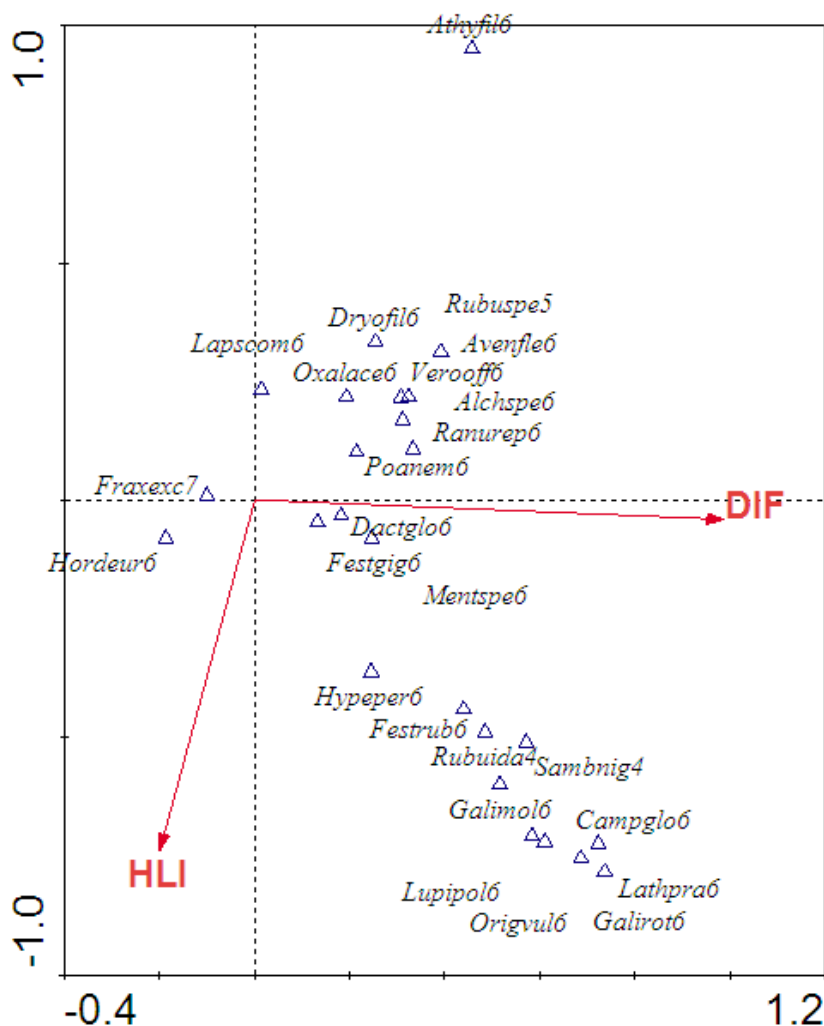
3.4.1 Rozdiely v druhovom zložení vo vnútri svetlín

Otázka vplyvu vnútornej heterogenity svetlín na druhové zloženie bylinného podrastu, bola jedna zo základných, ktoré som si kládla na začiatku práce. Predpokladala som, že sa okrajové snímky svetlín budú líšiť od snímok v stredovej časti svetliny. Vychádzala som z predpokladu, že kvalita a kvantita svetelných podmienok sa medzi týmito snímkami líši, čo by mohlo mať vplyv aj na druhovú skladbu. Tieto moje predpoklady sa však nepotvrdili, pretože test efektu vnútornej heterogenity nepreukázal rozdiely medzi snímkami v druhovom zložení ($p = 0.832$). Podobne dopadla aj analýza mikrostanovišť koreňových vývrátov a korún, ktoré boli súčasťou vývratu. Ani koreňové vývraty ($p = 0.563$) ani koruny padnutých stromov ($p = 0.267$) sa druhovým zložením signifikantne nelíšia od ostatných snímok v rámci svetliny.

3.4.2 Závislosť druhového zloženia na vybraných podmienkach prostredia

Priama gradientová analýza závislosti druhového zloženia na vybraných podmienkach prostredia preukázala významný vplyv difúzneho žiarenia (DIF) ($p = 0.002$) a ožiarenosti stanovišťa (HLI) ($p = 0.002$) na druhové zloženie svetlín. Celkom tieto premenné vyjadrujú 3.21 % variability.

(Obr. 19)

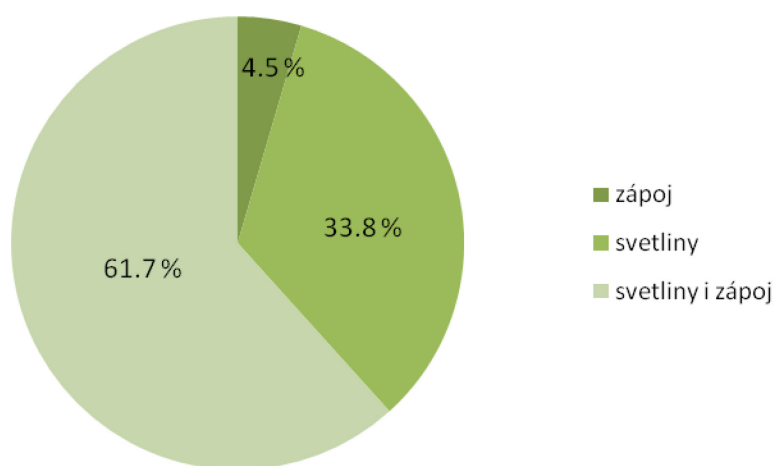


Obr. 19: Vplyv vybraných podmienok prostredia na druhové zloženie podrastu svetlín. CCA, Monte Carlo test, $p=0.0325$, kovariáty = svetliny. 1. osa vysvetľuje 3.21 % celkovej variability, 2. osa 1.43 % variability. Skratky druhov v prílohe 7.5

3.5 Vplyv svetlín na diverzitu podrastu

3.5.1 Alfa diverzita

Celkovo bolo v rámci fytoecologických snímok zaznamenaných 154 druhov vyšších rastlín, z toho 52 druhov sa vyskytovala výhradne vo svetlinách, 7 druhov len pod zápojom a 95 druhov sa vyskytovalo v obidvoch prostrediach (Obr. 20). Zoznam druhov vyskytujúcich sa vo svetlinách a pod zápojom je uvedený v prílohe 7.6.

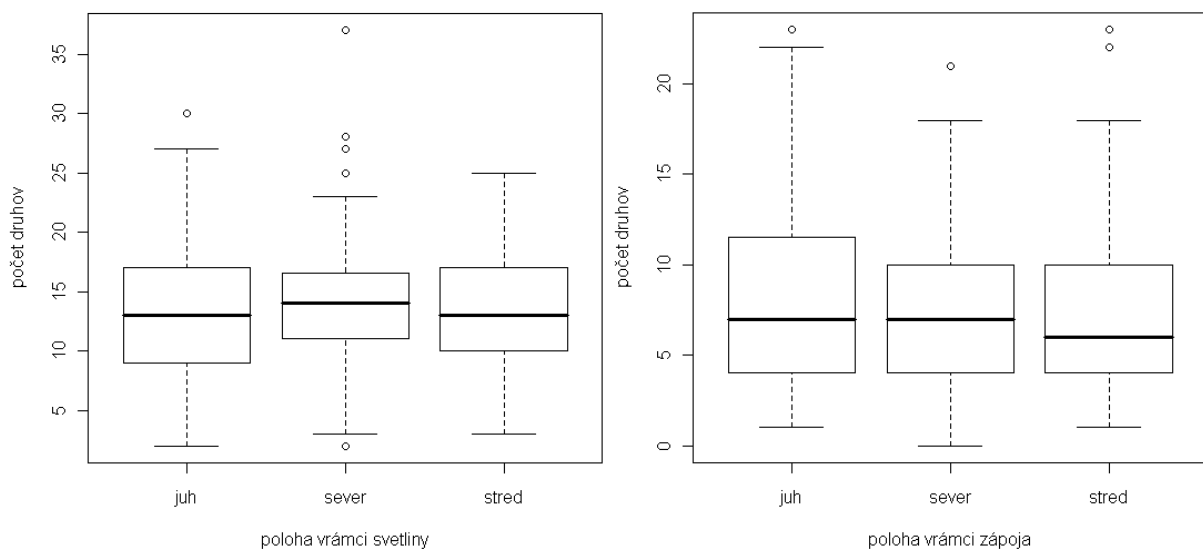


Obr. 20: Percentuálne zastúpenie všetkých zaznamenaných druhov v jednotlivých prostrediach. Len pod zápojom 4.5 % (7 druhov), vo svetlinách 33.8 % (52 druhov) a v obidvoch prostrediach 61.7 % (95 druhov) z celkového počtu 154 zaznamenaných druhov.

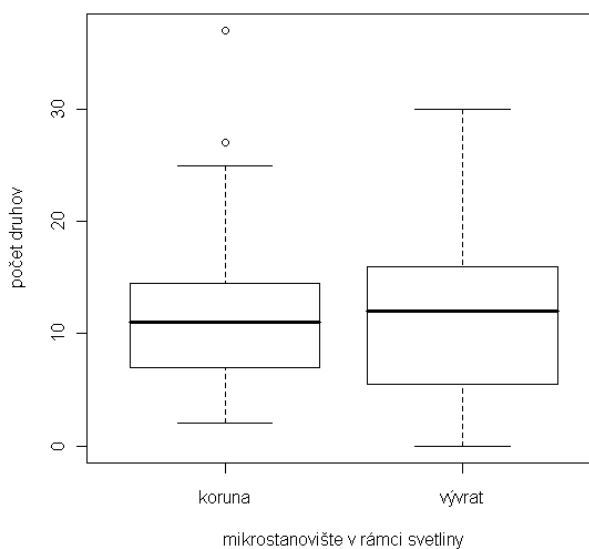
Testovala som aj efekt okraja svetliny na druhovú diverzitu v rámci svetlín a pod zápojom. Rozdiel v počte druhov medzi rôzne položenými snímkami v rámci svetliny sa nepreukázal ($p = 0.8202$), podobne ani medzi snímkami pod zápojom (0.5426) (Obr. 21a).

Rovnako sa nepotvrdil ani rozdiel medzi počtom druhov v korunách padnutých stromov ($p = 0.2215$) a vývratoch ($p = 0.4734$), tvoriacich mikrostanovištia vo vnútri svetlín. Testovaný bol aj ich vzájomný rozdiel, ktorý tiež nevyšiel signifikantne ($p = 0.1657$) (Obr. 21b).

a)



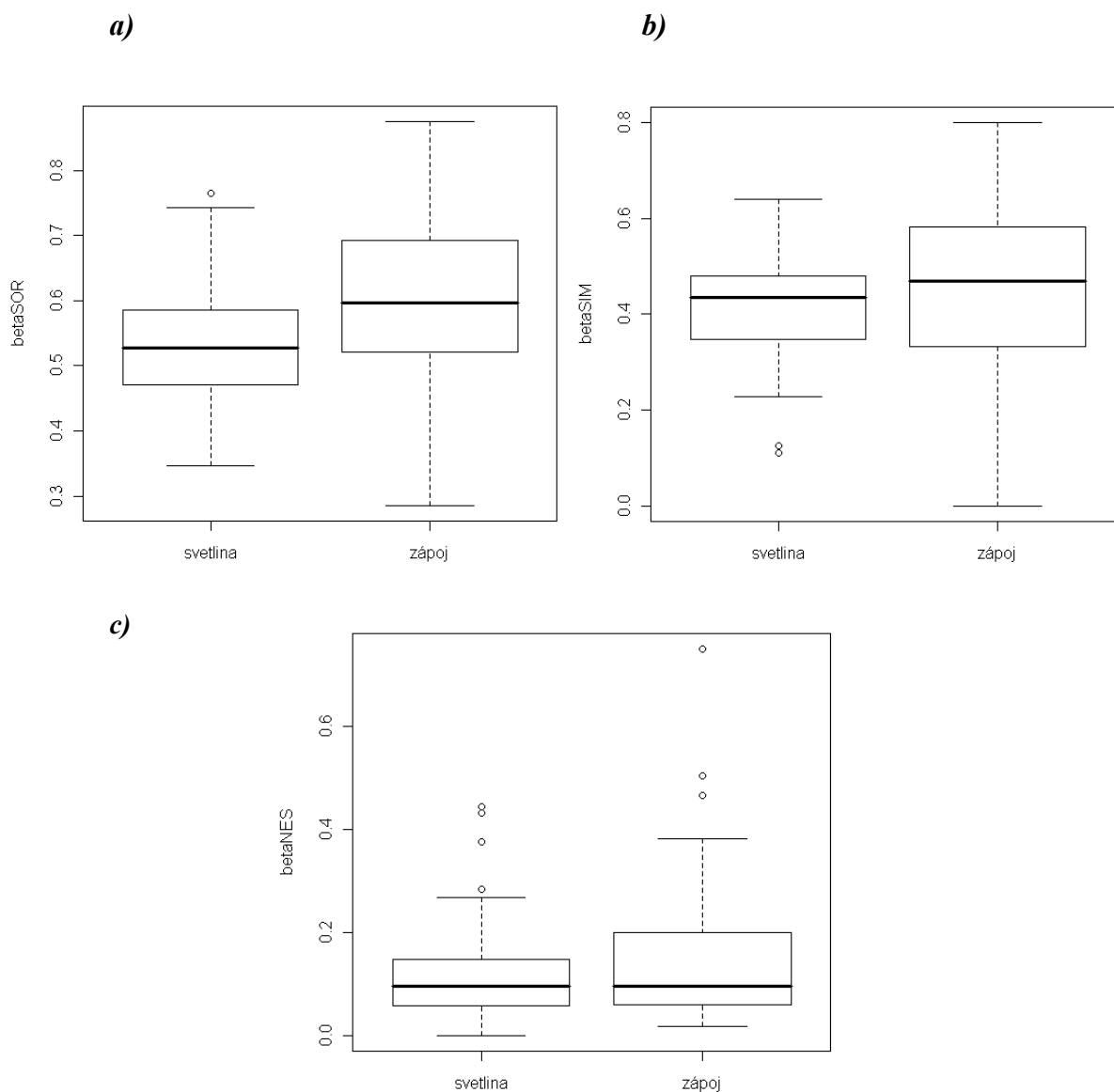
b)



Obr. 21: a) Porovnanie hodnôt alfa diverzity v jednotlivých snímkoch vo vnútri svetliny. Rozdiel nie je signifikantný ani vo svetline ($p = 0.8202$) ani pod zápojom ($p = 0.5426$)
b) Porovnanie hodnôt alfa diverzity medzi mikrostanovišťami vo vnútri svetliny. Testovaný bol rozdiel medzi korunou/vývratom a náhodne vybraným snímkom aj medzi nimi navzájom ($p = 0.1657$).

3.5.2 Beta diverzita

Pre každú svetlinu a zápoj som vypočítala tri indexy diverzity popisujúce rôzne zložky heterogenity prostredia. Zatiaľ čo miera obratu v druhovom zložení β_{SIM} a celková miera nepodobnosti vyjadrená β_{SOR} boli preukázateľne vyššie pod zápojom (β_{SIM} : $p = 0.041$; β_{SOR} : $p = 0.002$), hniezdovitosť β_{NES} sa nelíšila medzi stanovišťami (β_{NES} : $p = 0.6687$). (Obr. 22) Z toho usudzujem, že v zápoji sa jednotlivé snímky líšia viac ako vo svetlinách, a že tento rozdiel je daný predovšetkým obratom druhov (t.j. každý snímok prispieva svojimi unikátnymi druhmi).

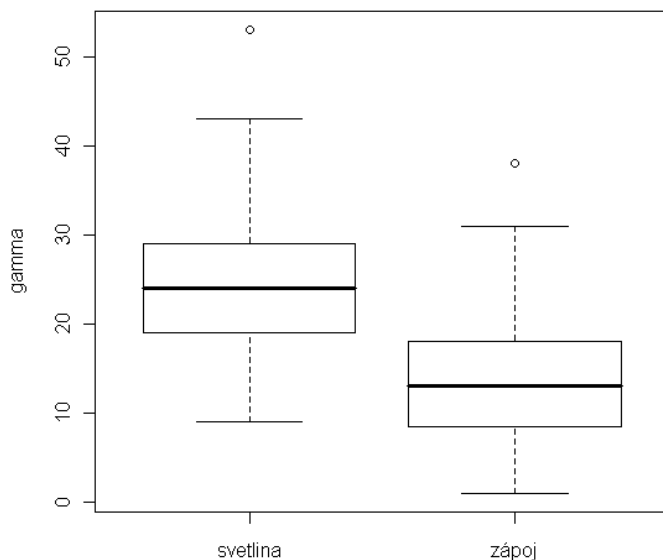


Obr. 22: Heterogenita svetlín a zápoja vyjadrená:

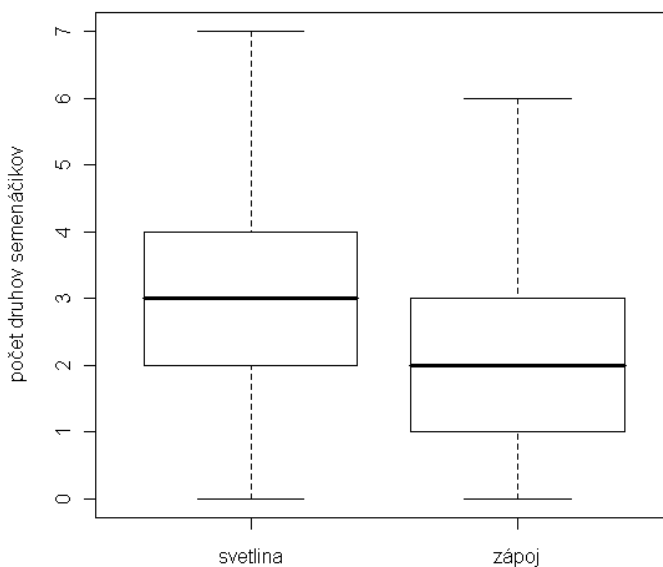
- a)** celkovou mierou nepodobnosti ($p = 0.002$),
- b)** obratom druhového zloženia ($p = 0.041$),
- c)** hniezdovitosťou ($p = 0.6687$)

3.5.3 Gama diverzita

Gama diverzita predstavuje celkový počet druhov, ktoré sa vyskytli v rámci trojice snímok vo svetlinách a pod zápojom. Párový t-test poukázal na rozdiel v počte druhov medzi svetlinami a zápojom ($p < 0.001$), pričom väčší počet druhov je charakteristický pre svetliny (Obr. 23). Testovala som aj rozdiel v počte semenáčikov medzi svetlinami a zápojom, ktorý tiež vyšiel signifikantne ($p = 0.0107$), s tým že väčší podiel druhov majú tiež svetliny (Obr. 24).



Obr. 23: Porovnanie hodnôt gamma diverzity (celkového počtu druhov) medzi svetlinami a zápojom. ($p < 0.001$)

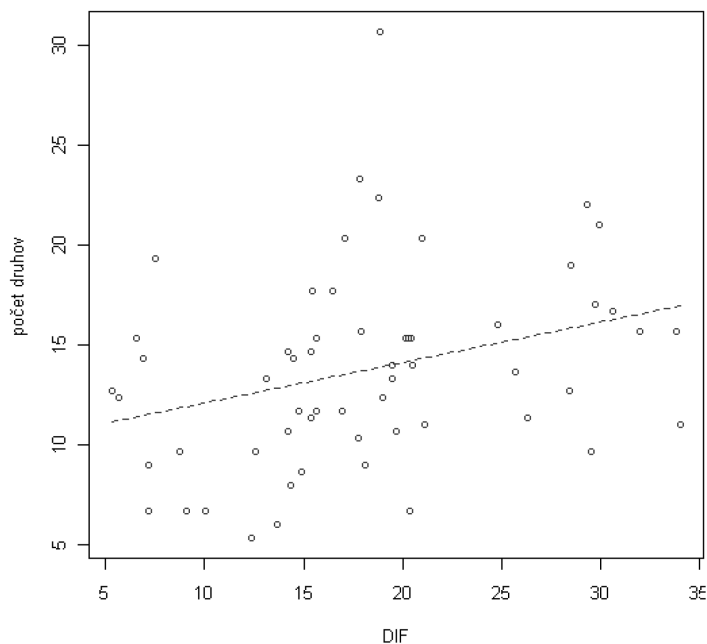


Obr. 24: Rozdiel v počte semenáčikov medzi svetlinami a zápojom. ($p = 0.0107$)

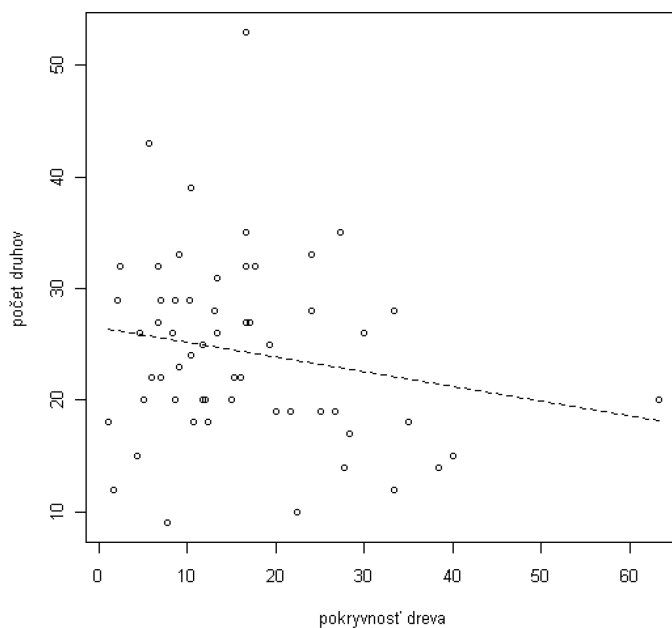
3.5.4 Závislosť diverzity na podmienkach prostredia

Závislosť alfa diverzity na podmienkach prostredia

Závislosť alfa diverzity svetlín na vybraných podmienkach prostredia bola testovaná zobecneným lineárnym modelom. Postupnou regresiou vyšla preukázateľne závislosť na difúznom žiarení ($p = 0.0235$) a pokrývnosti drevnej hmoty ($p = 0.0084$) (Obr. 25 a Obr. 26). Pre alfa diverzitu zápoja sa nepodarilo preukázať závislosť k žiadnej zo sledovaných premenných.



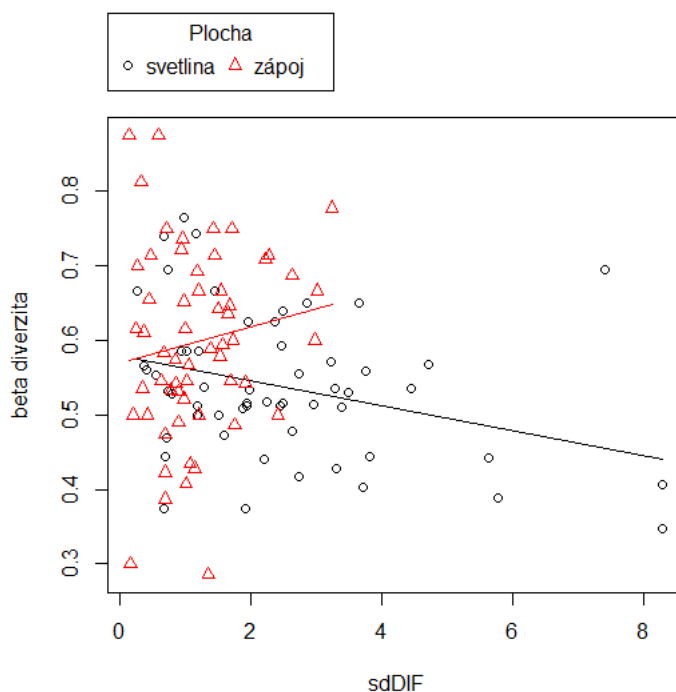
Obr. 25: Závislosť alfa diverzity na množstve difúzneho žiarenia DIF (lineárny model, F -statistika = 17.72, R -squared = 0.1547, $p = 0.0235$).



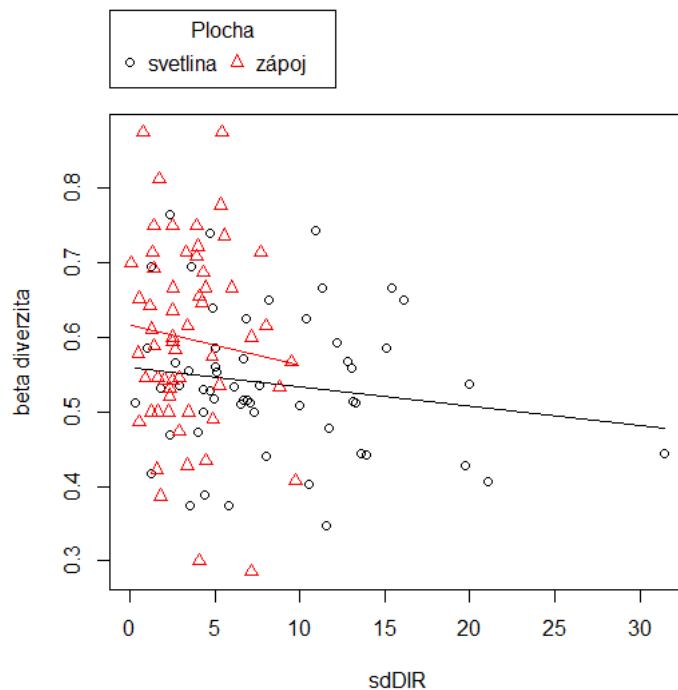
Obr. 26: Závislosť alfa diverzity vo svetlinách na množstve mŕtveho dreva (lineárny model, F -statistika = 5.532, R -squared = 0.0248, $p = 0.0084$).

Závislosť beta diverzity na podmienkach prostredia

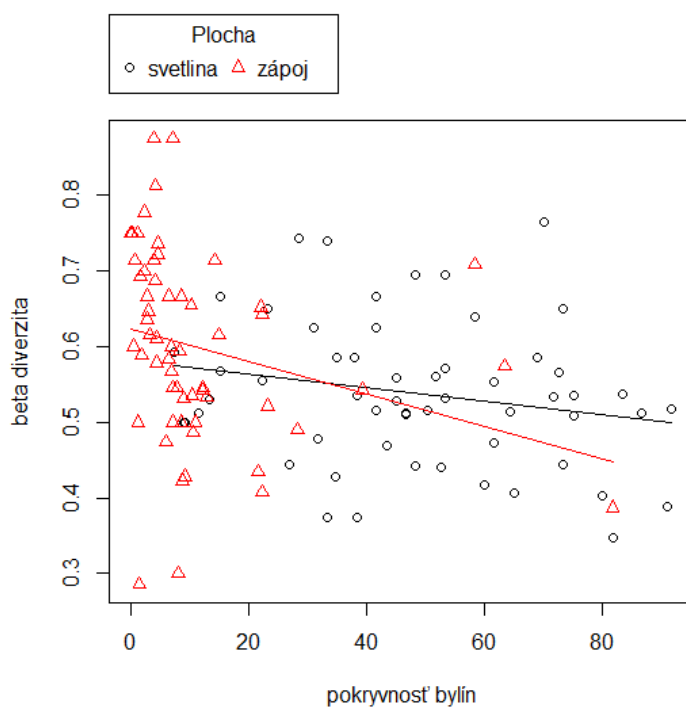
Pre výpočet závislosti beta diverzity na vybraných parametroch prostredia som pracovala s indexom celkovej nepodobnosti β_{SOR} . Efekt variability difúzneho žiarenia sa preukázal rovnako vo svetlinách ($p < 0.001$) ako v zápoji ($p < 0.001$). Zatiaľčo so stúpajúcou variabilitou difúzneho žiarenia klesala aj heterogenita svetlín, v zápoji bol efekt presne opačný (Obr. 27). Čo sa týka variability priameho žiarenia (Obr. 28), tam bol efekt rovnaký pre svetliny ($p = 0.04376$) aj zápoj ($p = 0.02891$). Tu môžeme vidieť, že škála svetelnej variability je vo svetlinách pomerne široká, zatiaľčo zápoj sa javí viac menej konzistentne. Okrem svetelných podmienok (respektíve ich variability), vyšiel významne aj vzťah medzi pokryvnosťou bylín a beta diverzitou ($p = 0.0304$ pre svetliny a $p = 0.04012$ pre zápoj) (Obr. 29).



Obr. 27: Závislosť beta diverzity a variability difúzneho žiarenia (*sdDIF*), lineárny model
svetliny: *F*-statistika = 15.555, *R*-squared = 0.069, $p < 0.001$
zápoj: *F*-statistika = 10.747, *R*-squared = 0.017, $p < 0.001$



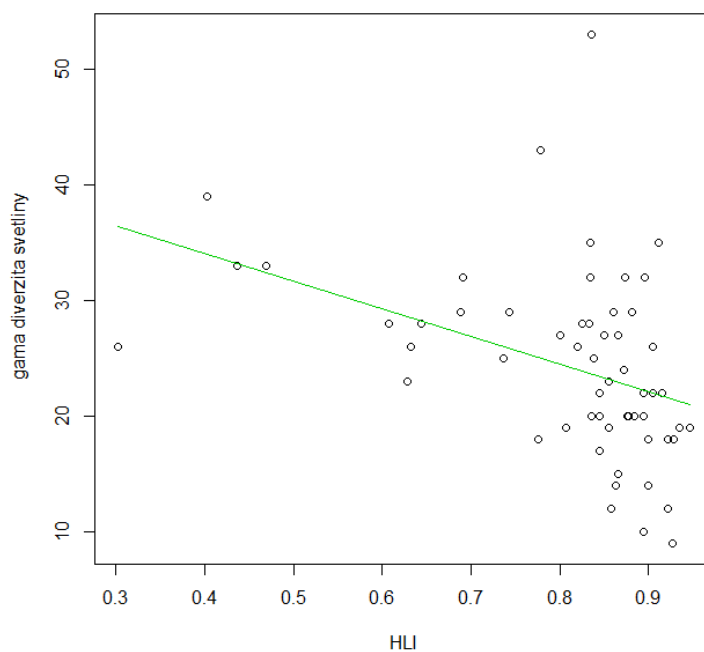
Obr. 28: Závislosť beta diverzity a variability priameho žiarenia (sdDIR), lineárny model svetliny: F -statistika = 5.323, R -squared = 0.016, p = 0.04376 zápoj: F -statistika = 6.028, R -squared = 0.011, p = 0.02891



Obr. 29: Závislosť beta diverzity a pokryvnosti bylín, lineárny model svetliny: F -statistika = 8.514, R -squared = 0.022, p = 0.0304 zápoj: F -statistika = 6.325, R -squared = 0.059, p = 0.04012

Závislosť gama diverzity na podmienkach prostredia

Na úrovni gama diverzity sa preukázala len závislosť na HLI (heat load index), t.j. ožiarenosti stanovišťa. (Obr. 30) Postupná regresia vylúčila všetky ostatné premenné. Na hranici preukázateľnosti bola závislosť gama diverzity na pokryvnosti bylinného poschodia ($p = 0,0598$). Gama diverzita zápoja nezávisí preukázateľne na žiadnej zo sledovaných premenných prostredia.



Obr. 30: Závislosť gama diverzity vo svetlinách na HLI, t.j. ožiarenosti stanovišťa (lineárny model, F -statistika = 10.96, R -squared= 0.1487, $p = 0.001633$).

4 Diskusia

4.1 Diskusia použitej metodiky

4.1.1. Mapovanie svetlín a problém s datovaním svetlín

Mapovanie svetlín v pionierskych lesoch bolo výrazne ovplyvnené štruktúrou porastu. Pionierske lesy v študovanej lokalite sú charakteristické mozaikovitosťou, kde sa striedajú relatívne otvorené kroviská so zapojeným lesným porastom. Často sa preto stávalo, že padnuté stromy sa nachádzali na hranici takýchto zapojených porastov a čiastočne zasahovali do otvorenej plochy krovísk a nevytvárali tak to pomyslené „okno“ v zapojenom poraste stromov.. Celkovo sú tieto lesy pomerne rozvoľnené a svetlé čo je dôsledkom charakteristického druhového zloženia. Druhy ako *Crataegus sp.*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior* či *Betula pendula*, nevytvárajú ani pri relatívne hustom poraste 100% zapojené korunové poschodie. To spôsobuje, že porasty sekundárnych pionierskych lesov sú plné „svetelných okien“, ktoré nie sú dôsledkom svetlinovej disturbancie, ale len dôsledok štruktúry vegetácie. Preto aj moje ďalšie úvahy o vplyve svetlín na zloženie a diverzitu podrastu týchto lesov smerujú skôr k parametrom ako vlhkosť, teplota a chemizmus pôdy, ktoré sa môžu meniť na dne svetliny pri spadnutom strome. Z finančných aj technických príčin som tieto parametre netestovala podrobne, no určite by som v nich videla veľký potenciál pri vysvetľovaní variability podrastu v týchto lesoch.

Najväčšou nevýhodou pri zvolenej technike mapovania bol problém s určením veku jednotlivých svetlín. Metodika opakovaného pozorovania z predošlých prieskumov mi priniesla presné údaje len o časti svetlín, ktoré vznikli v roku 2006. V rámci výskumných podmienok som sa snažila využiť všetky dostupné a mne známe techniky datovania svetlín (Runkle 1992). Hoci som mala snahu datovať svetliny čo najpresnejšie predpokladám, že chyba pri datovaní sa môže pohybovať v rozmedzí 2-3 rokov.

Ideálnym spôsobom odporúčaným pre určenie veku svetlín je dendrochronologické datovanie padnutého stromu (*gap maker*) a tiež stromov, ktoré ohraničujú vzniknutú svetlinu (Schliemann & Bockheim 2011). Takto sa dá určiť presná doba, kedy došlo k otvoreniu zapojeného porastu. Lorimer & Frelich (1989) vo svojej práci poukazujú na fakt, že po otvorení korunového zápoja a zvýšení intenzity žiarenia, využívajú okolité stromy možnosť rásť a profitovať z dostupného žiarenia, čo sa prejaví na šírke letokruhov. Problém pri tejto metóde bol však v stromoch samotných. Hlohy na lokalite mali tendenciu zvnútra vyhnívať a teda datovanie bolo vo väčšine prípadov skoro nemožné. Pri niektorých malých svetlinách sa svetelné podmienky pri otvorení korunového zápoja nelíšili od tých pod zápojom. A teda nebolo by možné touto metódou presne stanoviť, kedy sa zápoj otvoril.

Z hľadiska datovania boli problematické aj svetliny tvorené viacerými stromami. Za vznikom takejto svetliny mohla byť buď jedna udalosť, pri ktorej došlo k pádu viacerých stromov, no nedá sa vylúčiť možnosť, že stromy padali postupne v určitých časových rozstupoch už do otvoreného priestoru svetliny tým ho mohli rozširovať. Rovnako aj toto by bolo možné zistiť dendrochronologickým datovaním jednotlivých stromov.

Ďalšou z metód na určenie veku svetliny bola analýza semenáčikov, ktoré mali rovnaký vek a vo svetline patrili k najstaršej generácii. Môj prvotný predpoklad bol, že ich rast bol iniciovaný disturbanciou, ktorá vytvorila svetlinu. Na niektorých lokalitách túto metódu sťažovala aktivita vysokej zvery, ktorá tieto mladé stromčeky obžierala.

Rýchly rozklad drevej hmoty mi znemožňoval prípadnú dendrochronologickú analýzu padnutého stromu, na druhej strane miera rozkladu konkrétneho stromu mi poskytla pomocné údaje a taktiež pomáhala odhadovať vek svetliny. Najčastejšie sa miera rozkladu mŕtveho dreva udáva v štyroch stupňoch (od čerstvého a tvrdého až po úplne mäkké, rozpadavé drevo). Keďže drevo rôznych druhov drevín má rôznu dobu rozkladu, dalo by sa určiť aspoň približne kedy strom odumrel a padol. Tieto údaje sú však len veľmi hrubé, pretože pri samotnom rozklade záleží na mnohých ďalších podmienkach priamo vo svetline, napr. vlhkosť pôdy, absencia, alebo aktivita drevokazných húb, ale aj samotný spôsob poškodenia stromu vytvárajúceho svetlinu. Stromy, ktoré nemali porušenú kôru a boli len vyvrátené dokázali ešte istý čas prežívať, no súčasne menili štruktúru porastu a zvyšovali jeho heterogenitu. Iné, ktoré boli napríklad rozštiepené bleskom a padli, podliehali rozkladu o niečo rýchlejšie. Rýchlejšie podlieha rozkladu aj tá drevná hmota, ktorá bola v priamom kontakte s pôdou.

Metód zisťovania veku svetlín je niekoľko a pre presnejší odhad je možné použiť viacero z nich.

4.2 Diskusia výsledkov

4.2.1 Základná charakteristika svetlín v pionierskych lesoch

Na základe vyššie zobrazených analýz je evidentné, že svetliny v pionierskych lesoch Doupovských hor sú pomerne rôznorodé, jednak z hľadiska druhov, ktoré sa podieľajú na ich vzniku, ale tiež veľkostne. Vyplýva to aj z pomerne vysokej rôznorodosti porastu pionierskych lesov. Dominantami sú druhy pionierske, ktoré obsadzovali voľné plochy po opustení lokality. Predstavujú ich najmä *Acer campestre*, *Crataegus* sp., *Betula pendula* či *Fraxinus excelsior*. No nájdeme tam aj druhy z pôvodných záhrad ako *Prunus avium*, *Pyrus communis*, *Pyrus pyraeaster*, *Malus domestica*; pôvodné lesné druhy *Fagus sylvatica*, *Picea excelsior*; či druhy viazané na špecifické stanovištia ako *Salix caprea*, *Salix fragilis*, *Alnus glutinosa*.

Charakteristickou skupinou svetlín v rámci týchto lesov boli hlohové svetliny. Bolo evidentné, že dominantné porasty hlohov začínajú pomaly starnúť a rozpadat' sa. Tu je na mieste aj otázka, ktoré dreviny ich nahradia a ako rýchlo k tejto zmene dôjde. Výskyt hlohových svetlín nebol viazaný len na hlohoviská (porasty tvorené z veľkej časti hlohom), no vyskytovali sa aj v iných porastoch. Z toho by sme mohli usudzovať, že dochádza ku generačnej a postupne aj druhovej výmene v rámci toho pionierskeho lesa. Druhým druhom, ktorý sa vo veľkej miere podieľal pri tvorbe svetlín v týchto pionierskych porastoch bol *Acer campestre*. Podobne ako hloh, pravdepodobne kolonizoval opustené plochy medzi prvými, preto patrí medzi druhy, ktoré sa postupne obmieňajú. Podľa predpokladu boli medzi *gap makerami* aj druhy ovocné ako *Prunus avium* či *Pyrus communis*, ktoré dožívajú z pôvodných usadlostí. Ďalším druhom, ktorý sa pomerne často vyskytoval vo svetlinách bol *Picea excelsior*, ktorý tiež pravdepodobne patrí medzi druhy vysádzané počas bývalého osídlenia.

Čo sa týka príčin vzniku svetlín, z troch kategórií bolo zlomenie najčastejšou príčinou. To môže poukazovať na to, že porasty začínajú starnúť a ani jedinci už nevydržia neustále odolávať vonkajším vplyvom, zatiaľ čo vývraty môžeme prisudzovať skôr nepriaznivým topografickým podmienkam (napr. svetliny s *Prunus avium* boli situované na okraje medzí medzi bývalými políčkami a s postupným rozpadávaním medze padali aj tieto čerešne).

Zo zozbieraných dát je možné vidieť, že veľkú časť svetlín tvoria relatívne menšie svetliny do 200 m². Veľkosť svetlín je samozrejme závislá na veľkosti drevín, ktoré ich vznik spôsobujú. Veľkú časť svetlín v študovaných pionierskych lesoch tvorili hlohy, ktorých výška sa väčšinou pohybuje do 5 m. Rovnako aj spôsob vzniku môže mať výrazný vplyv na veľkosť svetlín. Väčšina svetlinových stromov je zlomených respektíve majú polámanú korunu a teda aj relatívne veľké stromy spôsobujú skôr menšie svetliny, keďže sa na tvorbe otvorenia nepodieľajú celou svojou výškou. Z grafu závislosti počtu stromov tvoriacich svetlinu a plochy svetliny (Obr. 10) je vidieť, že jednostromové svetliny sú pomerne veľkostne heterogénne. To môže byť dôsledok rôznorodého druhového zloženia *gap makerov*. Pomerne veľké svetliny neboli v porastoch pionierskych lesov až také časté. Vo veľkej miere boli tvorené viacerými jedincami v monodominantných porastoch (brezy, topole osiky). Niektoré práce poukazujú na to, že s narastajúcim vekom porastu tvoriaceho korunový zápoj sa zväčšuje aj plocha svetliny (Yamamoto 1999). K podobnému záveru došli aj Clebsch a Busing (1989) vo svojej práci. Ak teda predpokladáme, že aktuálny porast pionierskych lesov je už vo fáze obnovy, výška porastu by sa už nemala zväčšovať. Jedine v prípade, že by sa tam objavili nové kompetične silnejšie druhy. Neočakávam teda, že by sa v študovaných porastoch zväčšovali plochy svetlín na základe výšky porastu, no skôr to budú viac-stromové (simultánne odumieranie) svetliny starých druhov.

S veľkosťou svetlín súvisí aj rýchlosť uzatvárania a úspešnosť kolonizácie priestoru novými druhmi. Zatiaľ čo svetliny menšie sa môžu pomerne rýchlo uzatvoriť dorastaním korún z okolitých stromov, väčšie svetliny musia počkať na uzatvorenie prostredníctvom druhov z bylinného podrastu. Zloženie tohto podrastu závisí predovšetkým na úspešných schopnostiach dostupných druhov. Hoci sa hustota (pokryvnosť) semenáčikov medzi svetlinami a zápojom nelíši, môžu sa v podraze týchto lesov nachádzať v akejsi „hybernácii“ a práve otvorenie korunového zápoja im môže pomôcť k naštartovaniu rastu. Je dôležité však poznamenať, že korunový zápoj nie je natoľko kompaktný, aby úplne zamedzil rastu semenáčikov aj bez disturbancie, čo môže byť zapríčinené i relatívne rozvoľnenou štruktúrou mladého lesa (Brúna 2009).

No a v neposlednej miere závisí od veľkosti svetliny aj miera vnútornej gradientovej škály. Väčšie svetliny majú väčšiu vnútornú gradientovú rozpätie a viac druhov sa tu môže diferencovať (Fahey and Puettmann 2007).

4.2.2 Podmienky prostredia vo svetlinách a zápoji

Svetlo a jeho zložky predstavovalo základný testovaný parameter v rámci svetlín v pionierskych porastoch. Rozdiel medzi svetlinami a zápojom potvrdili viacerí autori (napr. Moore & Vankant 1986; Collins et al. 1985). Svetelné podmienky sú považované za jeden zo základných parametrov, ktoré sa menia pri vzniku svetliny v lesnom zápoji. Nie je to však 100% pravidlo, pretože niektoré štúdie nepreukázali rozdiel vo svetelných podmienkach medzi zápojom a svetlinou. (Anderson & Leopold 2002) To mohol byť aj prípad pionierskych lesov. V spoločenstve sa nachádza veľké množstvo rôznych druhov drevín a ako som už vyššie spomínala, porast je tvorený skôr mozaikou rôznych skupiniek stromov, ktoré nemusia spolu vytvárať „dokonale“ uzatvorený korunový zápoj. Navyše ak sa v takýchto porastoch vyskytujú skôr malé svetliny, výsledný svetelný pôžitok vo svetlinách nemusí byť až tak významne odlišný. Výsledky tejto práce však dokazujú, že vo svetlinách je zvýšené množstvo dostupného žiarenia či už difúzneho alebo priameho. Vďaka otvoreniu korunového zápoja sa teda intenzita žiarenia v spodných vrstvách lesa v rámci svetlín zvýšila, čo môže ovplyvňovať aj ďalšie podmienky prostredia (vlhkosť, prízemnú teplotu). Na druhej strane sú prípady, kedy svetlo nemusí hrať hlavnú rolu pri vplyve na vegetáciu. Anderson et al. (1969) zistil, že v ihličnatých lesoch je pre druhové zloženie oveľa dôležitejší zvýšený prísun zrážok ako svetelné podmienky.

Okrem svetelných podmienok sa svetliny od zápoja líšia aj pokryvnosťou bylinného podrastu a v množstve drevnej hmoty, ktorá sa na ploche nachádza. Viacerí autori píšú o zvýšenej pokryvnosti (Moore & Vankat 1986), čo môže mať za následok zvýšenie herbivórie

práve v týchto miestach (Kuijper et al. 2009). Zvýšená herbivória môže na jednej strane viesť k zníženiu počtu druhov, odstránením druhov citlivých na takýto typ disturbance, na druhej strane to však môže znamenať aj presadenie kompetične silnejších druhov a zmenu druhového zloženia (Naaf 2007).

4.2.3 Vplyv svetlín na druhové zloženie podrastu

V mojej štúdii sa svetliny javia ako „oázy“ druhov v „púšti“ zapojeného lesa. Väčšina druhov je viazaných na svetliny, zatiaľ čo pod zápojom sa nevyčlenili žiadne charakteristické druhy. Podľa pozorovania z terénu som skôr očakávala, že zápoj a svetliny si budú druhovo relatívne podobné (vzhľadom k rozvoľnenosti zápoja) a jediný rozdiel bude v pokryvnosti. To sa však úplne nepotvrdilo a svetliny sa javia ako centrá diverzity v rámci pionierskych lesov.

V rámci lesných spoločností definovali niektorí autori skupiny druhov, ktoré sa odlišujú svojimi nárokmi na svetlo (Collins et al. 1985). Predpokladala som teda, že v prostredí svetlín by sa mohli nachádzať aj druhy okrem iného náročnejšie na množstvo svetla a tým zvýšiť diverzitu daného stanovišťa. Pri pohľade na druhy charakteristické pre svetliny (*Urtica dioica*, *Festuca gigantea*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*) sa jedná skôr o druhy charakteristické pre mezické stanovišťa. Na druhej strane gradientu sa vyčlenili druhy ako *Campanula patula*, *Poa nemoralis*, *Rumex sanguineus*, ktoré viac preferujú prostredie pod zápojom. Hoci *Campanula patula* by patrila skôr na lúky a pastviny, no je prítomnosť pod zápojom môže byť spôsobená rozvoľneným prostredím pionierskych lesov. Prípadne prenosom diaspór zvieratami, ktoré sú v lokalite veľmi početné.

Čo sa týka rozdielu v skladbe semenáčikov medzi svetlinami a zápojom, efekt svetlín sa zdá byť v tomto ohľade skôr zanedbateľný. Čo však môžu svetliny ovplyvňovať je rýchlosť akou sa semenáčky môžu vyvíjať, rásť a dosiahnuť korunového poschodia. Podobný jav sledovali aj Abe et al. (1995), ktorí zistili, že hustota semenáčikov stromov nie je závislá na otvorení zápoja, ale vytvára sa ešte pred jeho vznikom pod uzavretým zápojom (tzv. „banka“ semenáčikov). Vznik svetliny potom už len umožní presadiť sa existujúcim jedincom v podraсте. Z pomedzi všetkých druhov dominuje na študovanej ploche jaseň *Fraxinus excelsior*, ktorý svojím počtom semenáčikov niekoľkonásobne prevyšuje množstvo semenáčikov ostatných drevín. Jeho dominancia je čiastočne kompenzovaná okusom zvierat. (pozorovanie z terénu)

4.2.4 Vplyv svetliny na diverzitu podrastu

Rozdiel v druhovom zložení (alfa diverzita) v rámci svetlín sa medzi jednotlivými snímkami vo vnútri svetliny nepreukázal. Hoci som pôvodne predpokladala, že by sa minimálne

stredové snímky mohli líšiť od okrajových. Dôvodom môže byť vek svetliny, ktorý popisujú vo svojej práci aj Collins & Pickett (1987). Tí rovnako sledovali efekt okraju a stredu otvoreného korunového zápoja. V ich prípade sa väčšina druhov sústredila k stredu svetliny. No súčasne dodávajú, že otvorenie korunového zápoja nemá počas prvých 4 rokov od vzniku svetliny vplyv na pokrytie a bohatosť druhového zloženia. Čo teda môže byť aj môj prípad, keďže svetliny, ktoré som mapovala mali do 5 rokov. Ďalším z dôvodov podobnosti týchto snímok môže byť relatívne malá veľkosť svetlín (priemer 131 m²), pričom vyššie spomínaná štúdia uvádza efekt podmienok prostredia až od veľkosti 150 m². (Collins & Pickett 1987)

Nezistila som ani rozdiel v počte druhov medzi snímkami vývratov a korunami spadnutých stromov.

Čo sa týka diverzity na úrovni svetlín (gama), tá sa významne líšila medzi svetlinami a zápojom a to nie len medzi bylinami, ale aj semenáčikmi. K podobnému záveru dospel Gysel (1951), no niektoré štúdie nezachytila vplyv svetlín na diverzitu porastu (Brewer 1980, Moore & Vankant 1986). Davison and Forman (1982) počas 30ročného sledovania vývoja svetlín zistili, že aj keď sa časom zvyšuje pokryvnosť bylinného poschodia, diverzita svetlín sa znižuje (ubudnú vzácne druhy), zatiaľ čo pod zápojom zostáva viac menej konzistentná.

Zaujímavý bol efekt beta diverzity, kde som zaznamenala vyššie hodnoty pre zápoj ako pre svetliny. Predpokladám teda, že v zápoji sa medzi sebou líšia jednotlivé snímky viac než vo svetlinách a tento rozdiel je daný obratom druhov (t.j. každá plocha prispieva svojimi unikátnymi druhmi, keďže sa nepreukázala hniezdovitá štruktúra medzi snímkami). Mimo iné môžeme tiež usudzovať, že zatiaľ čo svetliny sú druhovo viac menej nasýtené a konzistentné, pod zápojom môžeme nájsť stále nové druhy. Tým, že zatienená plocha uživí menej druhov je obrad druhov vyšší, a preto je „druhovú hustotu“ na plochu nižšia.

4.2.5 Vplyv podmienok prostredia na druhové zloženie a diverzitu

Práve svetelné podmienky sú považované za jeden z najdôležitejších parametrov prostredia, ktoré významne ovplyvňujú pokryvnosť (Elemans 2004), diverzitu a zloženie podrastu (Jelaska et al. 2006). Aj v rámci sekundárnych pionierskych lesov sa potvrdil vplyv svetelných podmienok na druhové zloženie svetlín. Išlo konkrétne o difúzne žiarenie a ožiarenosť stanovišťa *HLL*. Hoci sú priame a difúzne žiarenia čiastočne korelované, vplyv priameho žiarenia sa nepreukázal. Nemôžem však bezvýhradne tvrdiť, že svetelné podmienky sú jediným určujúcim faktorom druhového zloženia, pretože som nemala k dispozícii ďalšie parametre ako sú vlhkosť, živinové zloženie, teplotné výkyvy a maximá, ktoré môžu mať významný vplyv ako na zloženie tak na diverzitu podrastu. Efekt týchto parametrov čiastočne

zobrazuje analýza Ellenbergových hodnôt. Informácia o týchto hodnotách však prichádza priamo od druhov, a preto nemôžem tieto parametre používať ako vysvetľujúcu premennú pre druhové zloženie. Poskytujú mi však aspoň čiastočnú predstavu o rozdielnych podmienkach medzi svetlinami a zápojom. Okrem teploty sa ostatné parametre významne líšili medzi svetlinami a zápojom. Na preukázanie vplyvu týchto premenných na zloženie či diverzitu by však bolo potrebné ich priame meranie.

Čo sa týka alfa a beta diverzity, tie záviseli predovšetkým na množstve difúzneho žiarenia a tiež na množstve drevnej hmoty a pokryvnosti bylinného poschodia. Zatiaľ čo s rastúcou pokryvnosťou bylinného poschodia rástol aj počet druhov, celková miera nepodobnosti vyjadrená Sørensenovým indexom klesala. Vysvetľujem si to tým, že druhy, ktoré sa podieľali na vysokej pokryvnosti svetlín boli viac menej tie isté. Podobný efekt pod zaznamenaný aj pod zápojom. Okrem pokryvnosti závisela diverzita aj na svetelných podmienkach. Zatiaľ čo pri alfa diverzite so zvyšujúcim difúznym žiarením rástol aj počet druhov, pri beta diverzite sa tento vzťah nepodarilo preukázať. Zato však sa som zistila vzťah medzi variabilitou svetelných podmienok a beta diverzitou. Variabilita difúzneho žiarenia poukazuje na fakt, že aj v zápoji môže dôjsť k čiastočnému otvoreniu koruny a zvýšeniu množstva dostupného žiarenia a naopak svetliny môžu byť zatienené okolitými porastom stromov, čím sa zníži ich svetelný pôžitok. Zo závislosti s beta diverzitou vyplýva, že aj malé otvorenie korunového zápoja môže zvýšiť druhový obrat, zatiaľ čo pri svetlinách malé zatienenie neznamená zvýšenie obratu druhov.

Pri gama diverzite bol zaujímavý vplyv ožiarenosti stanovišťa, kde s vyššími hodnotami ožiarenosti klesal počet druhov vo svetline. To môže poukazovať na špecifické podmienky prostredia, ktoré sa vo svetlinách vytvoria, a ktoré vylúčia druhy citlivejšie na svetlo (napr. typické lesné druhy spod zápoja).

4.2.6 Vplyv vnútornej heterogenity svetliny na druhové zloženie a diverzitu podrastu

Orientácia svetliny, vývratové koláče, koruny spadnutých stromov. Rôzne práce poukazujú práve na tieto prvky vo svetline ako na dôležité parametre ovplyvňujúce podrast (Collins et al. 1985, Falinski 1978, Putz 1983). Vytvárajú totiž mikrostanovištia s odlišnými abiotickými podmienkami, zvyšujú priestorovú heterogenitu v rámci svetliny, čím umožňujú presadiť sa druhom s rôznymi nárokmi. V práci som testovala jednak vplyv vývratov a korún padnutých stromov na druhy v podraze a tiež som predpokladala, že oslnenie južnej časti svetliny a severnej časti sa bude líšiť a teda že by sa tieto stanovištia mohli líšiť aj druhovo. Tento predpoklad, sa však nepotvrdil.

5 Záver

Majú svetliny sekundárnych lesov vplyv na druhové zloženie podrastu?

Potvrdila sa odlišnosť druhového zloženia svetlín a zápoja. Aj keď je veľa druhov spoločných pre obidve stanovišťa. Svetliny okrem typických lesných druhov obsahujú aj niekoľko druhov bylín, ktoré sú typické pre okolitú rozvoľnenú krajinu.

Majú svetliny sekundárnych lesov vplyv na diverzitu podrastu?

Môžeme povedať, že svetliny predstavujú akési ostrovy zvýšenej diverzity porastu sekundárnych lesov. Celkovo bol zaznamenaný vo svetlinách väčší počet druhov. Hoci sa rozdiely v diverzite medzi jednotlivými mikrostanovišťami v rámci svetliny nepotvrdili, z hľadiska beta diverzity bola vegetácia svetlín oveľa heterogénnejšia ako pod zápojom.

Ako vplyvajú vybrané podmienky prostredia na druhové zloženie a diverzitu svetlín?

Hoci sa svetelné podmienky medzi svetlinami a zápojom významne líšia, ich efekt na druhové zloženie a diverzitu je len čiastočný. Často sa v dátach ukazuje výraznejší gradient (živinový, vlhkostný). Z vybraných parametrov prostredia malo najvýznamnejší efekt na druhové zloženie a diverzitu difúzne žiarenie.

Aký vplyv má efekt vnútornej heterogenity svetlín (vývratové koláče, koruny spadnutých stromov, efekt svetových strán) na zloženie a diverzitu svetlín?

Nepodarilo sa preukázať, že by vnútorná heterogenita svetlín (či už efekt vývratov alebo orientácia voči svetovým stranám) mala nejaký preukázateľný vplyv na zloženie či diverzitu podrastu.

6 Literatúra

- Abe S., Masaki T. & Nakashizuka T. (1995):** Factors influencing sapling composition in canopy gaps of temperate deciduous forest. *Vegetatio* 120: 21–32.
- Albrecht L. (1990):** Grundlagen, Ziele und Methodik der waldökologischen Forschung in Naturwaldreservaten. *Naturwaldreservate in Bayern. Schriften des Bayerischen StMfELF* 1: 1–221.
- Anderson R.C., Loucks O.L. & Swain A.M. (1969):** Herbaceous response to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. *Ecology* 50: 255–263.
- Anderson K.L. & Leopold D.J. (2002):** The role of canopy gaps in maintaining vascular plant diversity at a forested wetland in New York State. *Journal of the Torrey Botanical Society* 129(3): 238–250.
- Arriaga L. (1988):** Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeastern Mexico. *Biotropica* 20: 178–184.
- Babůrek J. (1998):** Geologie Doupovských hor. In: **Augustin [eds]:** Historický sborník Karlovarska VI: 5–14.
- Baselga A. (2010):** Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143.
- Baselga A., Orme D., Vileger S., De Bortoli J. & Leprieur F. (2013):** Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. Package version 1.3.
- Brewer R. (1980):** A half-century of changes in the herb layer of climax deciduous forest in Michigan. *Journal of Ecology* 68: 823–832.
- Brokaw N.V.L. (1982):** The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158–160.
- Brokaw N.V.L. (1985):** Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682–687.
- Brokaw N.V.L. & Schneiner S.M. (1989):** Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70: 538–541.
- Brůna J. (2009):** Modelování změn krajinného pokryvu v opuštěné krajině s využitím série leteckých snímků. Ms. Diplomová práce, depon. in: Knihovna UŽP PřF UK, Praha.

- Canham C.D. (1988):** An index for understory light levels in and around canopy gaps. *Ecology* 69: 1634–1638.
- Clebsch E.E.C. & Busing R.T. (1989):** Secondary Succession, Gap Dynamics, and Community Structure in a Southern Appalachian Cove Forest. *Ecology* 70: 728–735.
- Collins B.S., Dunne K.P., Pickett S.T.A. (1985):** Responses to forest herb to canopy gaps. In: **Pickett S.T.A. & White P.S. [eds]:** The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York.
- Collins B.S. & Pickett S.T.A. (1987):** Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forests. *Vegetatio* 70: 3 – 10.
- Davison S.E. & Forman T.T. (1982):** Herb and shrub dynamics in a mature oak forest: a thirty-year study. *Bulletin Torrey Botanical Club* 109: 64–73.
- Drhovská L. (2007):** Význam historické struktury krajiny pro současnou vegetaci křovin. Ms. Diplomová práce, depon. in: Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Elemans M. (2004):** Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species. *Acta oecologica* 26: 197–202.
- Ellenberg H., Weber H.E., Diill R., Wirth V., Werner W. & Paulissen D. (1991):** Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–248.
- Fahey R.T. & Puettmann K.J. (2008):** Patterns in spatial extent of gap influence on understory plant communities. *Forest Ecology and Management* 255: 2801–2810.
- Falinski J.B. (1978):** Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotop. *Vegetatio* 38: 175–183.
- Fraser G.W., Canham C.D. & Lertzman K.P. (1999):** Gap Light Analyser. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, CANADA and Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, USA.
- Geiger R. (1965):** The climate near the ground. Harvard University Press, USA.
- Grime J.R. (1979):** Plant Strategies & Vegetation processes. John Wiley & Sons.

- Gysel L.W. (1951):** Borders and openings of beech-maple woodlands in southern Michigan. *Journal of Forestry* 49: 13–19.
- Hart J.L., Grissino-Mayer H.D. (2009):** Gap-scale disturbance processes in secondary hardwood stands on the Cumberland Plateau, Tennessee, USA. *Plant Ecology* 201: 131–146.
- 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.
- Honnay O., Degroote B. & Hermy M. (1998):** Ancient-forest plant species in Western Belgium: A species list and possible ecological mechanisms. *Belg. Journal of Botany* 130: 139–154.
- Hurlbert S.H. (1984):** Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiment. *Ecological Monographs* 54: 187–211.
- Chlupáč I., Brzobohatý R., Kovanda J., Stráník Z. (2002):** Geologická minulost České republiky. Akademie, Praha.
- Jelaska S.D., Antoni O., Božic M., Križan J., Kušan V. (2006):** Responses of forest herbs to available understory light measured with hemispherical photographs in silver fir–beech forest in Croatia. *Ecological Modelling* 194: 209–218.
- Jelínek F. (1981):** Sukcese a struktura vegetace an úhorech Doupovských hor. Ms. Dizertačná práce, depon. in: Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Kapos V., Pallant E., Bien A. & Freskos S. (1990):** Gap frequencies in lowland rain forest sites on contrasting soils in Amazonian Ecuador. *Biotropica* 22: 218–225.
- Klagová Z. (2010):** Princípy výmeny dominant v pionierskych lesoch. Bakalárska práca. depon. in: Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.
- Komár A. (1993):** Vojenský újezd Hradiště. *Sborník České geografické společnosti* 98: 75–87.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtěk J. Jun., Kaplan. Z., Kirshner J. & Štěpánek J. [eds.] (2002):** Klíč ke květeně České republiky (Key to the Flora of the Czech republic), Academia, Praha.
- Kuijper D.P.J., Cromsigt J.P.G.M., Churski M., Adamb B., Jedrzejewska B. & Jedrzejewski W. (2009):** Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management* 258: 1528–1535.

- Lorimer C.G. & Frelich L.E. (1989):** A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* / *Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 19: 651–663.
- MacDonald D., Crabtree J., Wiesinger G., Dax T., Stamou N., Fleury P., Gutierrez Lazpita J. & Gibon A. (2000):** Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: environmental consequences and policy response. *J. Env. Management* 59: 47–69.
- Martínez-Ramos M., Alvarez-Buylla E. & Sarukhán J. (1989):** Tree Demography and Gap Dynamics in a Tropical Rain Forest. *Ecology* 70: 555–558.
- McCune B. & Dylan K (2002):** Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *JVS* 13: 603–606.
- Míchal I., Petříček V. et al. (1999):** Péče o chráněná území, II. Lesní společenstva, Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky, Praha.
- Moore M.R. & Vankat J.L. (1986):** (Responses of the Herb Layer to the Gap Dynamics of a Mature Beech-Maple Forest. *American Midland Naturalist* 115:336–347.
- Naaf T. & Wulf M. (2007):** Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. *Forest Ecology and Management* 244: 141–149.
- Neuhäuslová Z., Blažková D., Grulich V., Husová M., Chytrý M., Jeník J., Jirásek J., Kolbek J., Kropáč Z., Ložek V., Moravec J., Prach K., Rybníček K., Rybníčková E. & Sádlo J. (2001):** Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Academia, Praha.
- Nobis M. (2005):** SideLook 1.1 – Imaging software for the analysis of vegetation structure with true-colour photographs.
- Nobis M. & Hunziger U. (2005):** Automatic thresholding for hemispherical canopy photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology* 128: 243–250.
- Pickett S.T.A. & Thompson J.N. (1978):** Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13: 27–37.
- Podrázský V. (1999):** Ekologie lesa. Česká zemědělská Univerzita v Praze, Lesnická fakulta, Katedra pěstování lesů.

- Putz F.E. (1983):** Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64: 1069–1074.
- R Development Core Team (2009):** <http://www.R-project.org> R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Runkle J.R. (1981):** Gap regeneration in some old growth forests of the Eastern United States. *Ecology* 62: 1041–1051.
- Runkle J.R. (1985):** Disturbance regimes in temperate forests. In: **Pickett S.T.A. & White P.S. [eds]:** The ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, New York, USA.
- Runkle J.R. (1992):** Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps. USDA Forest Service Pacific Northwest Research Station General Technical Report PNWGTR283.
- Skalický V. (1988):** Regionálne fyto geografické členenie. In: **Hejný S. & Slavík B. [eds]:** Květena ČSR 1: 103–121. Akademie, Praha.
- Schliemann S.A. & Bockheim J.G. (2011):** Methods of studying treefall gaps: A review. *Forest Ecology and Management* 261: 1143–1151.
- ter Braak C. J. F. & Šmilauer P. (2002):** CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, NY, US.
- Thompson J.N. (1980):** Treefalls and colonization patterns of temperate forest herbs. *American Midland Naturalist* 104: 176–184.
- Tichý L. (2002):** JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13: 451–453.
- Valtr P. (1993):** Urbanistická, krajinářská a ekologická problematika Doupovských hor. *Sborník České geografické společnosti* 98: 102–107.
- Vojta J. (2002):** Doupovské hory – poklad v zakázaném světě. *Živa* 4: 186–189.
- Vojta J. (2007):** Relative importance of historical and natural factors influencing vegetation of secondary forests in abandoned villages. *Preslia* 79: 223–244.

- Vojta J. & Kopecký M. (2006):** Vegetace sekundárních lesů a křovin Doupovských hor. Zprávy České Botanické Společnosti, Praha, 41, Mater. 21: 209–225.
- Welden C.W., Hewett S.W., Hubbell S.P., Foster R.B. (1991):** Sapling survival, growth and recruitment – relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72: 35–50.
- Whitmore T.C. (1989):** Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536–538.
- Wilder Ch.M., Holtzclaw Jr. F.W., Clebsch E.E.C. (1999):** Succession, sapling density and growth in canopy gaps along a topographic gradient in second growth East Tennessee Forest. *The American Midland Naturalist* 142: 201–212.
- Yamamoto S. & Nishimura N. (1999):** Canopy gap formation and replacement pattern of major tree species among developmental stage of beech (*Fagus crenata*) stands, Japan. *Plant Ecology* 140: 167–176.
- Zajíčková Linda (2009):** Faktory ovlivňující rozšíření dřevin v opuštěné krajině. Ms. Diplomová práce, depon. in: Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.