

Biologická Fakulta Jihočeské University



Druhová a prostorová struktura temperátního a boreálního lesa

Magisterská diplomová práce

Jiří Doležal

1998

vedoucí práce: Dr. Miroslav Šrůtek

Hodnocení magisterské diplomové práce Jiřího Doležala
"Druhov a prostorová struktura temperátního a boreálního lesa"
vedoucím práce

Struktura a zaměření studie J. Doležala byly již od počátku koncipovány s přímou návazností na dlouhodobé studium dynamiky temperátního a boreálního lesa severní polokoule. Tento zajímavý projekt byl zahájen profesorem T. Harou (Hokkaido University, Sapporo) již před několika lety zakládáním trvalých ploch a sledováním lesních porostů v oblasti severní poloviny ostrova Honšú a na ostrově Hokkaidó. Hlavní cíl a pokračování projektu bylo vázáno na existenci dalších trvalých ploch a jejich sledování v rámci temperátní a boreální zóny severní polokoule. Na základě vzájemné dohody s prof. Harou jsme s Jirkou Doležalem navrhli založení několika ploch v Evropě. Jirka přišel s myšlenkou zachytit nejdříve severojižní gradient. Rozhodli jsme se tedy založit tři plochy ve směru uvedeného rovnoběžkového gradientu. Zatím se nám podařilo vytýčit a zdokumentovat jednu plochu v Nízkých Tatrách a v oblasti finského Laponska poblíž polárního kruhu. J. Doležal zabezpečoval organizační i technickou stránku naší části společného japonsko-českého projektu. Při sběru dat nám pomáhalo několik studentů a kamarádů Jirky, odborně i fyzicky přispěl i dr. Ota Rauch.

S nepříliš bohatými zkušenostmi s několika studenty především bakalářského studia musím konstatovat, že Jirka Doležal byl mým nejpracovitějším a nejodpovědnějším studentem, který měl o svou práci největší zájem. Především oceňuji Jirkův samostatný přístup jak při sběru, tak při zpracování dat. Výsledkem jeho několikaletého snažení je magisterská práce, která, podle mého názoru, patří k nadprůměrným v rámci botanických prací studentů biologické fakulty Jihočeské university.

Výtky, které k práci mám, jsou spíše formálního charakteru a nijak výrazně nesnižují můj celkový dojem s Jirkova přístupem a výsledkem. Jedná se o následující nedostatky:

1. průběžně se v práci objevují drobné gramatické chyby (háčky, čárky, koncovky slov, chybějící slova apod.); je bohužel obecnou skutečností, že studenti neumí příliš psát v rodném jazyce,
2. oddělování odstavců v kapitole 2., Popis lokality, je odlišné od ostatních kapitol; to je vhodné sjednotit,
3. popisy obrázků a tabulek mají ve vědeckých časopisech jednotné zásady, běžné je umístění popisu pod obrázkem a nad tabulkou; v daném případě autor tuto zásadu místy porušuje, a tím poněkud znepřehledňuje čtení práce,
4. v kapitole 3., Materiál a metody, navrhuje autor užívat zkratku DBH (diameter in breath height, průměr stromu v prsní, výčetní výšce) v celé práci, což ale dále nedodrжуje,
5. není vhodné používat slovních spojení, jako na str. 35 "hrubší dimenze", lépe větší rozměry;
6. mnoho drobných chyb je v seznamu literatury.

Výše uvedené nedostatky by bylo vhodné opravit alespoň ve výtisku uloženém v knihovně fakulty.

Výsledky práce Jiřího Doležala potvrdily obecné zákonitosti ve struktuře a vzájemných vztazích mezi jedinci v lesním porostu. V detailním studiu dynamiky lesa by měl pokračovat v následujícím doktorantském studiu, které by mělo částečně probíhat pod vedením prof. T. Hary v japonském Sapporu.

Práci rozhodně navrhuji k obhajobě a doporučuji ji hodnotit stupněm výborný.

Miroslav Šrůtek
vedoucí magisterské práce

RNDr. Stanislav Vacek, CSc.
Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti
Výzkumná stanice Opočno

Oponentský posudek

magisterské diplomové práce Jiřího Doležala „Druhová a prostorová struktura temperátního a boreálního lesa“

Práce má přiměřený rozsah 40 stran textu a 7 stran příloh. Je členěna do 6 základních kapitol, které jsou celkem vnitřně vyvážené a ve vzájemném poměru. Práce se zabývá vysoce aktuální problematikou struktury přirozeného temperátního a boreálního lesa severní polokoule. Plně navazuje na rozsáhlý ekosystémový výzkum prof. T. Hary a je pokusem o poměrně důkladné kvantitativní zhodnocení základních strukturálních charakteristik. Cíle práce jsou poměrně široké, vycházejí z rozsahu terénních šetření. Pro jejich naplnění diplomant vykonal podle mého názoru v rámci svých možností všechno, co bylo za dané situace možné. Dá se tedy konstatovat, že cíle práce byly naplněny.

Popis zájmových lokalit je formulován poměrně stručně avšak výstižně a lze si z něho udělat alespoň rámcový obraz o charakteru zkoumaných lesních ekosystémů. Některá konstatování v této části práce se mi jeví jako ne příliš odpovídající. Např. konstatování že mocný orstein nevyhovuje chamaefytum (*Vaccinium myrtillus*).

Se zvoleným metodickým přístupem je nejen možno souhlasit, ale je nutno vyzvednout jeho náročnost na pracovní úsilí diplomanta, zejména pak při terénních šetřeních. Po věcné stránce by měl autor diplomové práce při obhajobě doplnit jakým způsobem postupoval, či jaký systém použil při výběru trvalých ploch. Byl brán ohled na jejich homogenitu a reprezentativnost z hlediska daných porostních a stanovištních podmínek?

Z metodického hlediska není zcela zřejmé co diplomant míní termínem bazální plocha stromů (str. 11), dále pak uvádí i termín výčetní kruhová plocha. Nejde snad o synonyma?

Škoda, že diplomant při své práci nemohl více věnovat parametrům koruny, ať již výšce nasazení zelené koruny, délce koruny, šířce koruny, stupni uvolnění koruny, olistění apod. Tyto znaky by zvýšili vypovídající schopnost práce, zejména pak posuzování vývojových stadií porostů.

Zpracování zadaného tématu probíhalo v souladu s metodikou a přineslo řadu zajímavých poznatků. K výsledkům práce nemám zásadní připomínky. Vyskytují se pouze některé formulační a terminologické nepřesnosti. Např. na str. 16, 1. odst. se uvádí „Stupňující se nepříznivé podmínky způsobují rozvolnění porostu a zabraňují stromům dosáhnout jejich maximální velikosti a tudíž optimálního stádia porostu“. Konstatování o optimálním stádiu porostu není z mého pohledu vhodné a proto by to měl diplomant při obhajobě vysvětlit. Např. na str. 17 poslední odstavce se uvádí „ochuzenou střední a částečně i horní vrstvou“, lépe nahradit méně početnou vrstvou; podobně též na str. 18, 1. odst. (bohatá spodní vrstva). Často se používá termín hranice lesa (např. na str. 15, poslední odstavce a dále), jelikož v lesních ekosystémech rozlišujeme několik typů hranic, je nutné v daném případě používat termín horní hranice lesa.

Vyskytuje se zde i několik drobných překlepů, např. na str. 17, 1. odstavce – strukturu porostu učuje. Velmi dobře je zpracována kapitola 5. Diskuse, která by podle mého názoru měla být „Diskuse a závěr“. Samostatná kapitola „Závěr“ zde totiž není. Není mi však jasné

proč diplomant „Tatranský porost nad hranicí lesa považuje za blokové sukcesní stadium“ (... str. 34, poslední odstavec). Toto konstatování by měl autor při obhajobě vysvětlit. Vyskytuje se zde i několik formulačních nepřesností či neobratností, např. na str. 34, 1. odstavec „nahoru po svahu“; z textu lze však ve většině případů pochopit smysl diskutované problematiky.

V závěru lze konstatovat, že diplomant prokazuje poměrně dobrou znalost struktury porostů temperátního a boreálního lesa a schopnost tyto procesy analyzovat a nalézt víceméně vhodný aparát pro jejich popis a rozbor. Z tohoto hlediska je třeba práci hodnotit vysoce pozitivně. Některé uvedené nedostatky je třeba posuzovat jako součást procesu řešení a vyhodnocování této náročné problematiky. Diplomovou magisterskou práci hodnotím kladně a navrhuji klasifikační stupeň výborně.

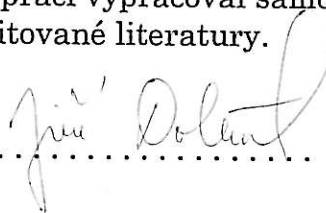
V Opočně dne 28. 5. 1998

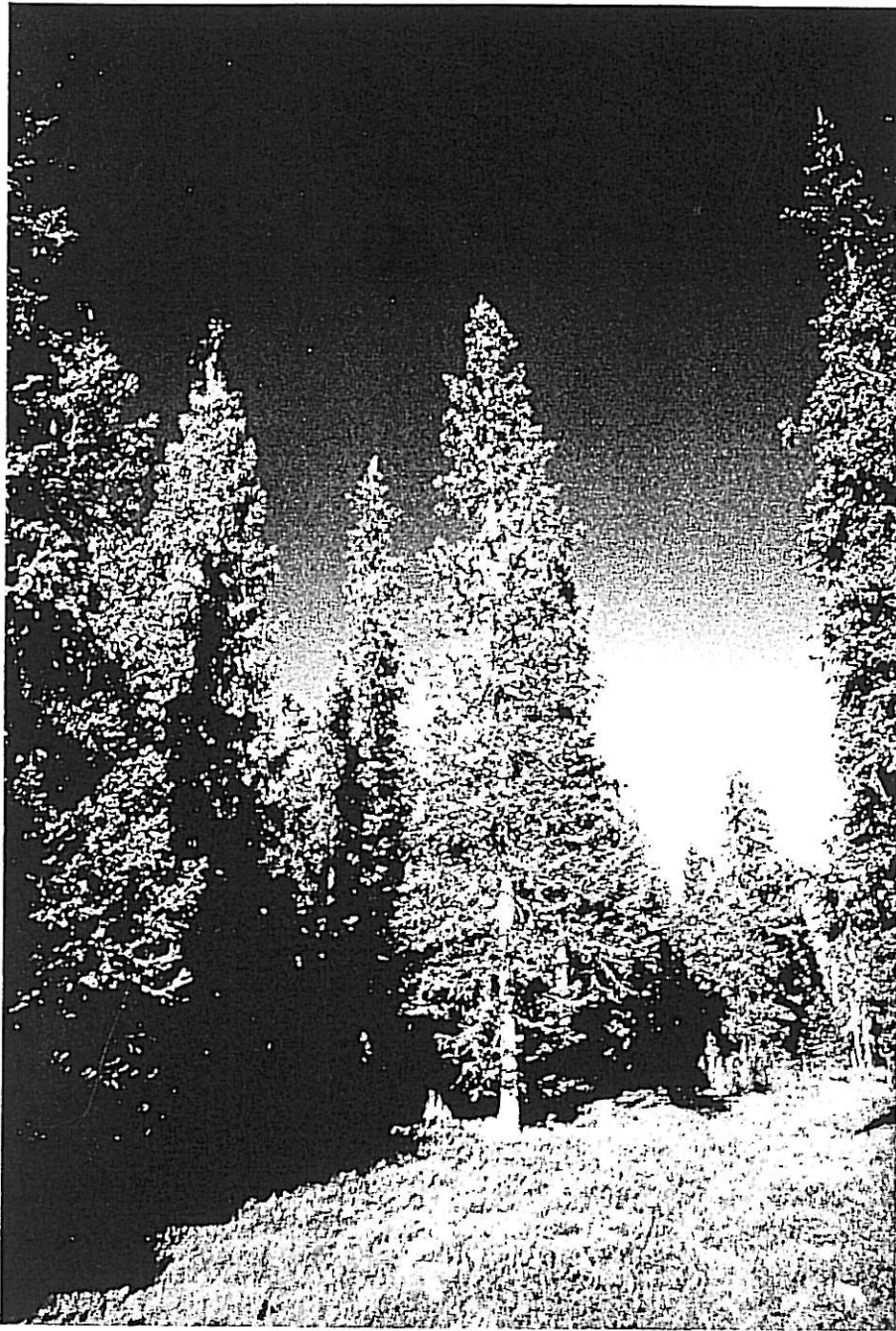
RNDr. Stanislav VACEK, CSc.



Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracoval samostatně,
pouze s použitím citované literatury.

26. dubna 1998

Handwritten signature in cursive script, appearing to read "Jiří Dolán".



LAPONSKO
1997

OBSAH

PŘEDMLUVA.....	1
1. ÚVOD	2
2. POPIS LOKALITY.....	4
2.1 NÍZKÉ TATRY (SLOVENSKÁ REPUBLIKA).....	4
2.2 LAPONSKO (FINSKO)	7
3. MATERIÁL A METODY.....	10
3.1 SBĚR DAT.....	10
3.2 ANALÝZA DAT.....	10
3.2.1 <i>Dendrometrické rozборы</i>	11
3.2.2 <i>Horizontální struktura</i>	11
3.2.3 <i>Vnitrodruhové a mezidruhové vztahy</i>	13
4. VÝSLEDKY	14
4.1 VELKÝ GÁPEL (NÍZKÉ TATRY).....	14
4.1.1 <i>Dendrometrická analýza</i>	14
4.1.2 <i>Vývojové fáze smrkového lesa</i>	15
4.1.3 <i>Vývojové fáze bukového lesa</i>	17
4.1.4 <i>Prostorové uspořádání, vnitrodruhové a mezidruhové vztahy</i>	18
4.2 HYYPIÖKIVALO (LAPONSKO)	24
4.2.1 <i>Dendrometrická analýza</i>	24
4.2.2 <i>Vývojové fáze lesa</i>	25
4.2.3 <i>Prostorové uspořádání, vnitrodruhové a mezidruhové vztahy</i>	27
5. DISKUSE.....	33
6. LITERATURA	38
PŘÍLOHA	

PŘEDMLUVA

Studiem prostorové struktury temperátního i boreálního lesa se v historii botanického, resp. lesnického výzkumu zabývalo mnoho autorů. Zájem o tyto ekosystémy stále pokračuje. Je to samozřejmě dáno významem lesů jako vegetačního typu, který patří mezi plošně nejrozšířenější a také tou skutečností, že v rámci terestrických ekosystémů mají lesy nejvyšší biologickou rozmanitost.

Moje motivace byla primárně vázána na studium horského lesa v Nízkých Tatrách, které patří mezi mé oblíbené horské oblasti. Neméně lákavá však byla možná vazba na dlouhodobý projekt výzkumu dynamiky temperátního a boreálního lesa severní polokoule. Prostřednictvím mého vedoucího diplomové práce dr. M. Šrůtka jsem byl seznámen s profesorem T. Harou, který je iniciátorem a nositelem tohoto projektu. Tato vazba mě vedla k založení další studijní plochy ve finském Laponsku a plánování obdobné plochy ve španělských Pyrenejích. Ta by měla být založena v roce 1998.

Je tedy patrné, že velký dík, vedle poděkování dr. M. Šrůtkovi, patří profesoru T. Harovi, který moji práci podporuje zatím především finančně. Mirku Šrůtkovi děkuji nejenom za cenné rady při zpracovávání tématu, ale i za inspiraci, poskytnutí literatury a ochotu řešit rychle nejasnosti či problémy spojené s vypracováním této práce.

Můj nemalý dík však patří také pracovníkům Správy NAPANT a Odboru tvorby a ochrany ŽP v Banské Bystrici a vědcům z Finského Lesnického Výzkumného Ústavu (Finish Forest Research Institute, FFRI), Výzkumné stanice v Rovaniemi, kteří nám umožnili práci v terénu a pomáhali nám při výběru vhodných lokalit. Jmenovitě se jednalo o ing. Vladimíra Valenta z Odboru ŽP a dr. Esko Murtolu z FFRI.

Za poskytnutí statistických programů a cenné rady velice děkuji dr. J. Lepšovi, dr. P. Šmilauerovi a dr. R. Busingovi (Forestry Sci. Lab, Corvallis, USA). Za zpracování půdních vzorků a bezpečnou jízdu do Finska děkuji dr. O. Rauchovi.

Chci také poděkovat Všem, kteří mi pomáhali v terénu, především Luce Šablaturevé a Michalu Šídlakovi za pomoc při měření v Nízkých Tatrách.

1. ÚVOD

Pozornost, která je věnována studiu regenerace a dynamiky lesa souvisí zejména s následujícími vlastnostmi a významem této rostlinné formace tvořené stromy převážně s těsným korunovým zápojem (sensu Allaby 1994): 1. lesy jsou hlavní zásobárnou globálního uhlíku a mají tedy také velký ekonomický význam a 2. obsahují velkou část biologické rozmanitosti v rámci terestrických ekosystémů.

Výsledky výzkumu lesních ekosystémů mají často za cíl přispívat novými poznatky k obecné ekologické teorii (Bazzaz 1996). Zejména modely dynamiky společenstev založené na poznatcích o sukcesi lesa patří mezi nejpropracovanější studie v ekologii rostlin (Bormann & Likens 1979; Van Hulst 1980; Shugart 1984; Usher 1987).

Prvotním vstupem ke studiu dynamiky lesního porostu bývá dokumentace porostní struktury a morfologie jedinců (Vacek 1979, 1983; Vacek et al. 1984; Parker & Parker 1994). K poznatkům o dlouhodobé dynamice porostu pak vede studium změn porostní struktury v čase (Oliver & Larson 1990; Edmonds et al. 1993).

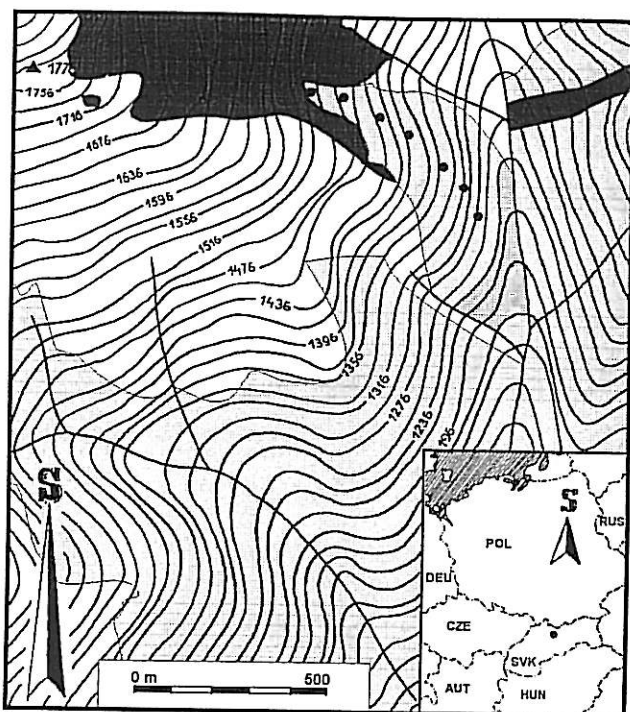
Data získaná studiem porostní struktury a morfologie dřevin mohou být navíc využita k prohloubení znalostí o jednotlivých funkcích lesa a faktorech, které v lese a na les působí. Například práce Vacka (Vacek 1983; Vacek et al. 1984; Vacek 1987), v kterých se zabýval strukturou přirozených porostů smrčín a bučin v Krkonoších, vedly později k dokumentování vnitrodruhové konkurence v populacích dřevin (Vacek & Lepš 1996) a vlivu znečištění ovzduší na odumírání porostů (Vacek 1984). Stohlgren (1993) sledováním prostorové struktury porostů *Sequoiadendron giganteum* odhalil variabilitu v prostorovém uspořádání jedinců stejných velikostí, naznačil rozdíly v historii narušení porostů, různé reakce jedinců na narušení a pomalý růst na okraji porostů. Duncan & Stewart (1991) se snažili na základě znalostí prostorové struktury porostu a věku stromů odlišit stejnověké skupiny stromů v porostu pomocí prostorové autokorelační analýzy. Využitím alometrického vztahu mezi plochou koruny a bazální plochou pro modelování konkurence a růstu jedinců *Pinus taeda* rostoucích mimo zapoj ostatních stromů se věnovali Smith et al. (1992). Cherubini et al. (1996) využili vedle údajů z prostorového uspořádání subalpínských porostů *Picea abies* také analýzu letokruhových dat k rekonstrukci dlouhodobé růstové dynamiky porostů. Tuto metodu pak doporučují pro území, kde nejsou dostupné žádné historické údaje o vývoji porostů. Znalost architektury korun (výšky a průměru) k předpovědi přežívání a vývoje jedinců *Betula lenta* využili Ward & Stephens (1996). O hodnocení konkurenčních vztahů na základě biometrických charakteristik dřevin se pokusily Hara et al. (1991).

Někteří autoři se věnují „pouze“ vzájemnému srovnávání terénních metod sběru dat z prostorového uspořádání stromů a biometrických dat (např. Bunnell & Vales 1990; Dubrasich et al. 1997).

Předložená studie, obdobně jako výše uvedené, vychází z měření prostorového uspořádání dřevin a jejich biometrických charakteristik, a je základem pro výzkum struktury a funkcí vybraných typů lesa. Je součástí rozsáhlejšího projektu dlouhodobého výzkumu dynamiky temperátního a boreálního lesa severní polokoule organizovaného profesorem T. Harou z Hokkaido University v Sapporo.

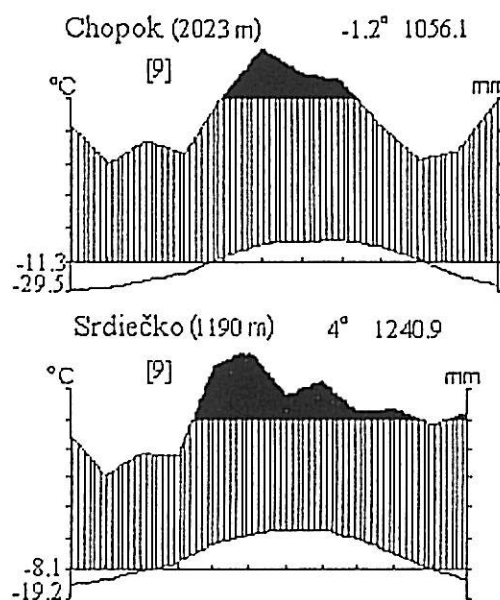
Základní cíle a hypotézy, kterých mělo být dosaženo a na něž mělo být zodpovězeno jsou následující:

1. Změny v nadmořské výšce ovlivňují morfologii dřevin a jejich alometrické vztahy.
2. V lesním porostu lze rozlišit jednotlivá vývojová stadia a jejich střídání je ovlivněno také nadmořskou výškou.
3. Na základě prostorového uspořádání jedinců v porostu lze usuzovat na vnitrodruhové a mezidruhové prostorové vztahy.



- les
 kleč
 louka
 vrchol
- poloha sněmků na transektu

Obr. 1. Mapa jihovýchodní části Velkého Gápel'a s vyznačením studovaného transektu.



Obr. 2. KLIMADIAGRAMY - v prvním řádku vedle jména lokality je nadmořská výška, prům. roční teplota vzduchu a souhrn ročních srážek; měsíční průměry srážek, jež sleduje horní křivka, nejsou v černé vrstvě kráceny 10x; spodní křivka patří prům. měsíčním teplotám. Vlevo dole je absolutní minimum a denní prům. v nejchladnějším měsíci.

2. POPIS LOKALITY

2.1 Nízké Tatry (Slovenská republika)

Území, v němž byla studována autochtonní horská smrčina a bučina, leží v jižní části Nízkých Tater na jihovýchodním svahu Velkého Gápel'a. (1776 m n. m., 48° 55' s.z.š., 19° 30' v.z.d., 2 km JJZ od Ďumbiera). Velký Gápel je součástí bočního hřebene, který vybíhá na jih od Ďumbiera.

Jihovýchodní svah Velkého Gápel'a spadá do Mlynské doliny (1150 m n. m.). Z morfologického hlediska je svah velmi členitý a různorodý, maximální výškové rozpětí od doliny po vrchol činí 700 m při průměrném sklonu 30°. Délka svahu je přibližně 1300 m vzdušnou čarou. Ve spodní části má svah charakter zpevněné suti, zatímco v horních partiích jsou častější skalní stupně a výchozy. Příkrý svah je ve své střední části, přibližně ve výšce 1530 m, přerušen mírně skloněnou plošinou. Zde se nachází horní hranice rozvolněného smrkového lesa (Obr. 1).

V lesní části studovaného svahu je umístěna trvalá zkusná plocha o velikosti 50 m x 400 m, ležící na přechodu bukového a smrkového porostu na gradientu nadmořské výšky. Plocha zachycuje přibližně stejný podíl smrkového a bukového lesa. Horní hrana trvalé plochy je vytyčena na hranici souvislého smrkového lesa (1430 m n. m., Obr. 4b), spodní hrana se nachází v dolní části bukového porostu v nadmořské výšce 1230 m (Obr. 4a)

Geologické podloží lokality tvoří krystalinikum, převažují ruly. Půdní poměry horského svahu přibližují profily dvou půdních sond, z nichž první je umístěná na hranici souvislého smrkového lesa a druhá v dolní části bukového lesa (viz Příloha). Substrátem jsou svahoviny s četnými skalními výchozy. Půdním typem na svahovinách jsou převážně hnědé lesní půdy (kambisoly)

a méně rozšířené oglejené půdy vyskytující se na úpatí svahu v blízkosti potoka. Kromě svahovin jsou přítomné skalní výchozy (15 %), kde se tvoří lithosoly. Názvosloví půdních typů a horizontů je uvedeno podle Kutílka et al. (1989).

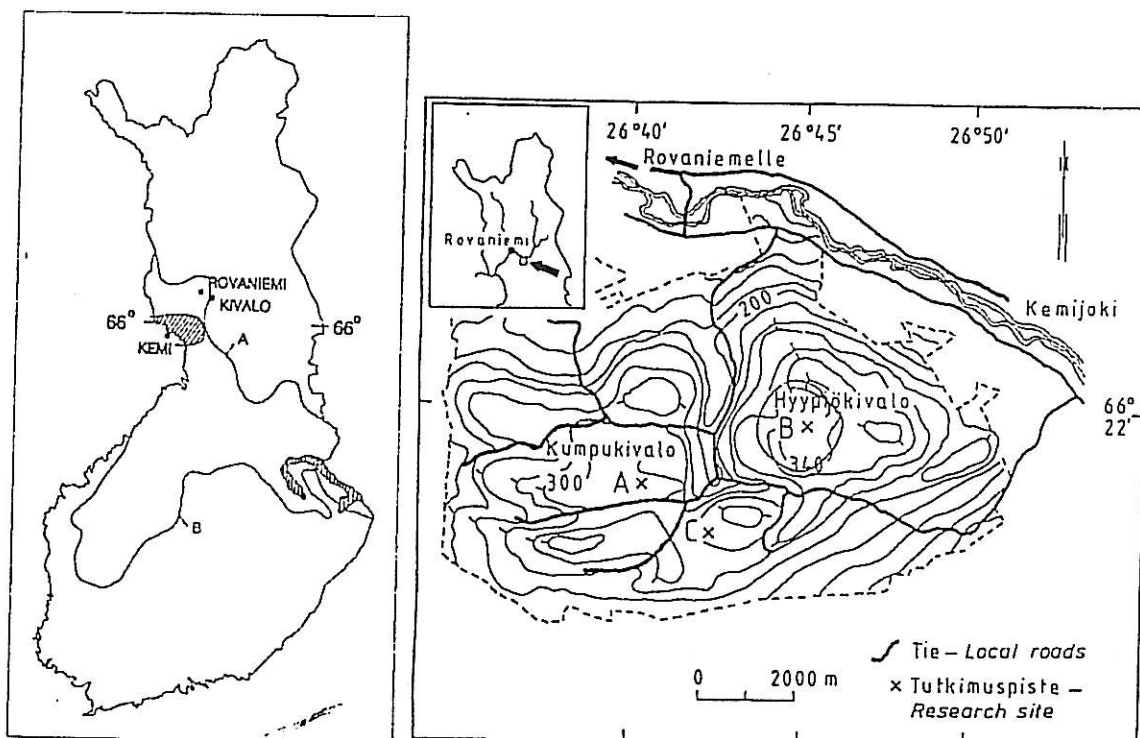
Klimatické poměry charakterizují údaje dvou nejbližších meteorologických stanic: Chopok (2023 m n. m.) a Srdiečko (1183 m n. m.). Srážkově - teplotní poměry jsou znázorněny v klimadiagramech sestavených podle Waltra (1983) na základě dlouhodobých průměrů teplot vzduchu a měsíčních průměrů srážek z let 1973 - 1982 (Holý 1973). Srážky nad 100 mm nejsou v grafech redukovány v měřítku 1/10 (Obr. 2). Jak je z klimadiagramů patrné, rozhodujícími klimatickými faktory pro výskyt zonálních bučin a smrčiny jsou teplota a vítr. Srážky nikdy neklesají pod množství dostačující pro existenci smrku a buku. Délku vegetační sezóny uvádí Korpel (1988) na 155 dní pro lokalitu na jižním svahu Nízkých Tater ve výšce okolo 1380 m n. m..

Nízké Tatry patří z fytogeografického hlediska do oblasti západokarpatské flóry - *Carpathicum occidentale* (Anonymus 1972). Přirozené vegetační podmínky jsou zde velmi rozmanité, pod jejich vlivem se také v členitém horském terénu o velkém rozpětí nadmořských výšek vytvořila mozaika přirozených rostlinných společenstev. Na jihovýchodním svahu Velkého Gápeľa tvoří bučiny a smrčiny souvislý lesní komplex zaujímající submontanní až supramontanní stupeň, na jehož hranici v nadmořské výšce 1530 m přecházejí v subalpínský klečový stupeň. V důsledku nepříznivých klimaticko - edafických podmínek jsou klečové porosty na vrcholových partiích svahu rozvolněné a větší mírou se uplatňuje alpínská vegetace (Doležal 1996). K rámcovému popisu vegetace svahu lze využít údaje z lesní hospodářské knihy pro lesní hospodářský celek Ďumbier, kde je svah dělen do třech vegetačních stupňů (Anonymus 1988):

1. Nižší horský stupeň (1100-1300 m n.m.) - jedlovo-bukové smrčiny s *Fagus sylvatica* (85%), *Abies alba* (5%), *Acer pseudoplatanus* (5%) a *Picea abies* (5%); keřové patro zastupuje *Fagus sylvatica* (95%) a *Acer pseudoplatanus* (5%). Porost patří do skupin lesních typů *Fagetum abietino-piceosum* (50%) (Hančinský 1972), *Abieto-Fagetum* (40%) a *Fageto-Aceretum* (10%); stáří porostu bylo odhadováno na 160 let.
2. Vyšší horský stupeň (1300-1500 m n. m.) - vysokohorské smrčiny s příměsí *Fagus sylvatica* (5%); buk v keřovém patru převládá (95%), zatímco smrk tvoří příměs (5%). Skupina lesních typů *Sorbeto-Piceetum* má 50% zastoupení, *Acereto-Piceetum* 30% a *Fagetum abietino-piceosum* 20%. Stáří smrkového porostu bylo odhadnuto na 165 let.
3. Subalpínský stupeň (1500-1770 m n. m.) - porosty *Pinus mugo* var. *mughus* (Hejný & Slavík 1988) (asociace *Mughetum acidifilum*). S nepatrným zastoupením *Picea abies* (1%) a *Sorbus aucuparia* (4%). Stáří porostu bylo odhadnuto na 140 let.

Obr. 4a.
Pohled do interieru
horského bukového
lesa





Obr. 3. Poloha a mapa studijní oblasti Kivalo ve Finsku. Kivalo leží na hranici severní a centrální boreální vegetační zóny (čára A, levý obrázek). Studijní plocha se nachází v lokalitě Hyypiökivalo blízko bodu B. Body A, B, C značí místa palynologických sond (Hyvärinen & Sepponen 1988).

2.2 Laponsko (Finsko)

Boreální les byl studován na lokalitě Hyypiökivalo, která má rozlohu 157,5 ha a je součástí lesního výzkumného komplexu Kivalo (66° 22' s.z.š., 26° 45' v.z.d.,). Zde je prováděn dlouhodobý výzkum severského lesa Finským lesním výzkumným ústavem se sídlem ve Vantaa, resp. pracovníky výzkumné stanice v Rovaniemi (Obr. 3).

V západní části lokality Hyypiökivalo byla založena na východně orientovaném svahu trvalá studijní plocha velikosti 50 x 260 m (1,3 ha). Její horní okraj se nachází v nadmořské výšce 310 m a dolní ve výšce 270 m n. m. Pozvolný svah s průměrným sklonem 7° je poměrně stejnorodý s minimem skalních výchozů. V horní polovině plochy má svah charakter mírně skloněné plošiny, která se směrem dolů příkřeji láme.

Geologické podloží tvoří granit, překrytý glacigenními sedimenty. Čtyři půdní sondy umístěné v různých částech plochy charakterizují půdní poměry (viz Příloha). Převažujícím půdním typem je podzol, zároveň však byly v jednotlivých profilech nalezeny rozdíly v mocnosti a kompaktnosti podzolvého B horizontu. Heterogenitu půdního profilu ovlivňuje členitost a sklon terénu. V terénních sníženinách, kde se pravděpodobněji udrží voda či tající sníh, dochází k výraznému promývání celého profilu a k zvýšení obsahu oxidů železa a jílu v B horizontu. Tím se stává více kompaktní a méně propustný, což bylo zjištěno v sondě č. 2 s mocným ortsteinem. To zřejmě nevyhovuje chamaefytum (*Vaccinium myrtillus*), kteří zde měli minimální pokryvnost.

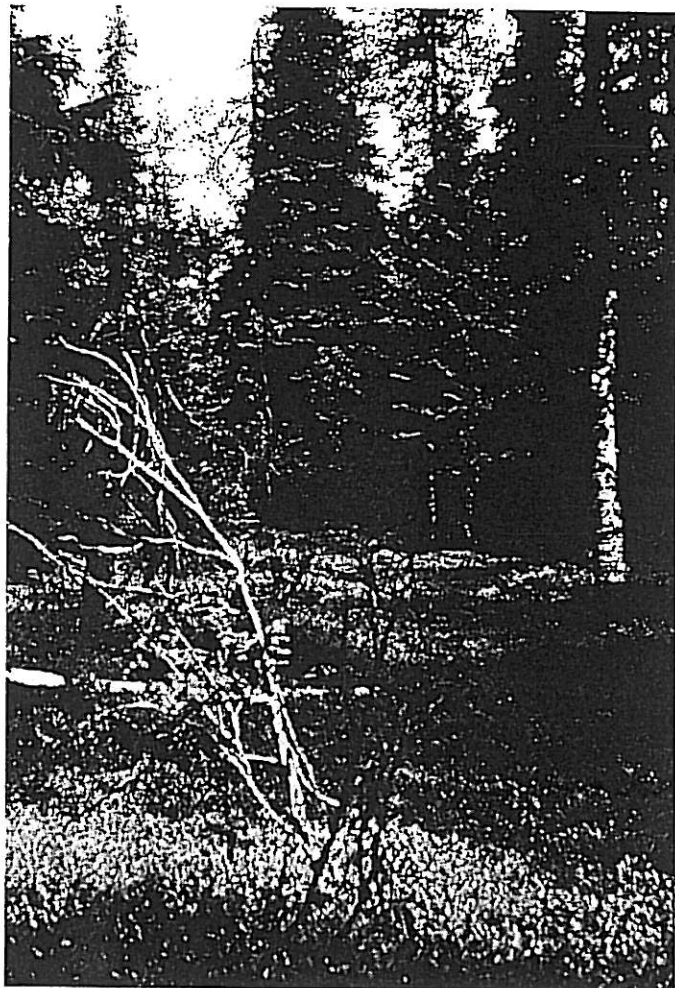
Průměrná roční teplota se pohybuje od 0 do 1 °C; hodnoty ročních srážek jsou v rozmezí od 550 do 600 mm.

K rámcovému popisu lesního porostu studované lokality Hyypiökivalo lze použít údaje uváděné v dokumentaci a pracích výzkumné stanice v Rovaniemi. Vegetační pokryv tvoří ze 78 % lesní společenstva, z nichž 76 % zaujímá lesní typ *Hylocomnium - Myrtillus* s dominantním smrkem ztepilým (*Picea abies*). V lokalitě Hyypiökivalo je průměrný počet 797,3 stromů na 1 ha. Průměrný věk lesa je odhadován na 219 let. Průměrná výška stromů byla určena na 12 m a průměrné DBH bylo 22,2 cm. Průměrný objem všech živých a mrtvých stromů byl vypočten na 88,6 m³ z čehož objem živých stromů je 37,2 m³ a objem odumřelých jedinců 48,7 m³. Na lokalitě se vyskytují tři základní dřeviny boreálního lesa v objemu 81,1 m³/ha (*Picea abies*), 6,7 m³/ha (*Betula pubescens*) a 0,8 m³/ha (*Pinus sylvestris*). Roční přírůstek dřeva činí 1,44 m³/ha (Hyvärinen & Sepponen 1988; E. Murtola osobní sdělení; srov. Lehtelä et al. 1996).

V oblasti Kivalo bylo rozšíření hlavních dřevin po ústupu ledovců v holocénu odhadnuto palynologickou analýzou vzorků ze třech stanovišť, z nichž jedno se nalézá nedaleko naší studijní plochy (Obr. 3) (Hyvärinen & Sepponen 1988). První výskyt smrku ztepilého se datuje do období před 4000 - 3200 lety, před nímž bylo území pokryto smíšeným lesem břízy a borovice. Nejpozději do období před 3200 lety vytváří smrk souvislý porost. V boreálních lesních podmínkách je populační dynamika značně ovlivněna frekvencí a intenzitou lesních požárů (Kuusela 1990). Pro sousední lokalitu Kumpukivalo (Obr. 3) byly zjištěny čtyři významné požáry během posledních 1700 let vedoucí k většinové destrukci smrkového porostu a následnému vzrůstu početnosti břízy. Počáteční sukcesní stádium převládajícího březového lesa bylo postupně nahrazeno smrkem, jehož souvislý porost představuje v těchto podmínkách klimaxové stádium lesa. V sukcesních řadách následujících po čtyřech požárech netvoří borovice lesní, pro svůj malý podíl, sukcesní stádia (Hyvärinen & Sepponen 1988).



Obr. 4b.
Interior temperatního
horského lesa (nahore)
a boreálního smrkového
lesa (dole)



3. MATERIÁL A METODY

Studium struktury temperátního horského a boreálního lesa bylo prováděno ve vegetačním období let 1996 a 1997 (Nízké Tatry) a 1997 (Laponsko). Základem studia bylo vytyčení trvalých ploch o rozloze 2 ha a 1,3 ha (viz výše) na gradientu nadmořské výšky. Plochy jsou vždy umístěny tak, že dvě kratší strany sledují vrstevnice a dvě delší probíhají přibližně po spádnici. Hlavní kritéria pro výběr lokalit byla následující: přirozený charakter lesního společenstva, minimální narušenost porostu a velikost plochy nenarušeného porostu.

Nomenklatura rostlin je uváděna podle Rothmalera et al. (1990).

3.1 Sběr dat

Plochy byly rozděleny na čtverce 10 x 10 m (viz Příloha), jejichž rohové body byly stabilizovány PVC kolíky. V každém čtverci jsou všechny stromy nad 2 m výšky očíslovány bílou barvou a zároveň je vyznačena výčetní výška v 1,3 m. Poloha jednotlivých stromů ve čtverci byla určena změřením pravoúhlých souřadnic pomocí dvou ocelových pásem a úhломěrného hranolu. Nadmořská výška jednotlivých stromů byla změřena výškoměrem (Thommen, Švýcarsko). Průměr kmene v 1,3 m (dále DBH) byl měřen Fluryho průměrkou s přesností na 1 mm, a to změřením dvou průměrů na sebe kolmých (po svahu a po vrstevnici) podle zásad uvedených Vackem (1979). Z těchto dvou měření byl později vypočítán aritmetický průměr. Výšky stromů byly měřeny výškoměrem (Suunto, Finsko) s přesností na 0,5 m. Výška každého stromu ve čtverci byla měřena od paty kmene ke konci terminálního výhonu kmene ze dvou různých stanovišť. Z obou měření byl vypočítán aritmetický průměr. Stromy byly rozlišeny na kategorie: živý, živý s uschlým vrcholem, mrtvý-stojící, mrtvý-padlý, mrtvý-komín (suchý strom po korunovém zlomu) (Vacek 1979).

V 25% základních čtverců (10 x 10m) byly v pravidelné síti (viz Příloha) vytyčeny čtverce 5 x 5 m pro zachycení náletových a nárostových jedinců menších než 2 m. U všech jedinců byly měřeny pravoúhlé souřadnice a dva průměry kmene na sebe kolmé ve výšce 10 cm nad zemí. Výšky náletových a nárostových jedinců byly měřeny s přesností na 1 cm a to od kořenového krčku k terminálnímu vrcholu.

V každém čtverci 5 x 5 m byla vytyčena ploška 50 x 50 cm v níž byly spočteny semenáčky jednotlivých druhů dřevin (nevětvící se rostlina menší 5 cm) a změřena jejich výška.

3.2 Analýza dat

Studijní plocha Velkého Gápeľu leží na strmém výškovém gradientu, který podmiňuje změny v druhové skladbě i struktuře lesního porostu. Pro zachycení těchto změn na celém gradientu různými statistickými metodami byla plocha rozdělena na osm dílčích ploch (A - H) většinou o velikosti 50 x 50 m (0,25 ha). Plocha E má velikost 50 x 60 m a plocha H 50 x 40 m. Příčinou těchto velikostních rozdílů je posun ploch F, G, H dále od místa, kde bylo v minulosti těženo dřevo. Plochy A - D jsou ve smrkovém porostu, zbylé plochy E - H jsou v bukovém porostu.

Obdobně byla rozdělena plocha lokality Hyypiökivalo na dílčí plochy A (50 x 60 m), B (50 x 50 m), C (50 x 70 m), D (50 x 40 m), E (50 x 40 m).

3.2.1 Dendrometrické rozbory

Pro dílčí plochy byly provedeny dendrometrické rozbory měřených stromových veličin, které jsou nezbytné pro pochopení jejich vzájemných vztahů a dokreslí celkový obraz o struktuře a částečně též o vývoji porostu (Ohsawa 1984; Korpel 1989; Oliver & Larson 1990).

Základem dendrometrické analýzy bylo určení počtu živých i mrtvých stromů jednotlivých druhů, maximální a průměrné DBH, maximální a průměrné výšky stromu, bazální plochy stromů a průměrného počtu semenáčků a nárůstu (Tab. 1, 2).

Všichni jedinci dominantních druhů (*Picea abies*, *Fagus sylvatica*, *Betula pubescens*) byli v dílčích plochách rozděleni do průměrových tříd po 10 cm (Obr. 5b, 6, 13). Na základě polygonu rozdělení absolutních četností průměrových tříd lze usuzovat na vývojovou fázi porostu. Ve své práci jsem vycházel zejména z práce Korpela (1989), který rozlišuje tři základní vývojové fáze porostu: fáze dorůstání, optima a rozpadu, mezi nimiž existují přechody.

Rozdělením výšek živých stromů do výškových tříd po 2 m a vnesením jejich absolutních četností do křivek lze získat představu o vertikální struktuře porostu (patrovitosti).

S růstem stromu do výšky a tloušťky úzce souvisí štíhlost (index) kmene, který je poměrem výšky stromu k jeho výčetní tloušťce. Tento koeficient je silně ovlivněn vzrůstovým prostorem. Index štíhlosti vyjadřuje do určité míry plnodřevnost kmene, a proto je poměrně dobrým rozlišovacím znakem růstu (Vacek 1979). Vztah mezi indexem štíhlosti a nadmořskou výškou byl testován regresní analýzou (Zar 1984).

Změna tvaru stromů na gradientu nadmořské výšky byla testována mnohonásobnou regresí (Zar 1984). Charakteristiku tvaru stromu vyjadřuje tzv. alometrická rovnice:

$$\log(\text{výška stromu}) = a + b \log(\text{dbh}) \quad (1)$$

Důkazem, že je uvedený alometrický vztah (a tedy i tvar kmene stromu) ovlivňován nadmořskou výškou je ta skutečnost, že v rovnici:

$$\log(\text{výška stromu}) = a + b_1 \log(\text{dbh}) + b_2 \text{nadmořská výška} \quad (2)$$

je hodnota parciálního regresního koeficientu b_2 průkazně odlišná od nuly.

3.2.2 Horizontální struktura

Při studiu horizontální struktury byly brány v úvahu x , y souřadnice všech jedinců včetně souřadnic bazí padlých kmenů. Všechny výpočty byly určovány z více než 15 lokalizovaných stromů pro jednotlivé dílčí plochy (Diggle 1983).

Rozmístění stromů na ploše bylo vyhodnoceno tzv. K-funkcí (Ripley 1981, Duncan 1991) ve statistickém programu S-plus a porovnáno s grafickým znázorněním rozmístění kmenů na plochách. Výhodou K-funkce je, na rozdíl např. od Clark & Evansova indexu, kde je informace o typu rozmístění zjednodušená v jednom čísle, že zachycuje intenzitu jednotlivých typů rozmístění na různě velkém prostoru, vzdálenosti.

K-funkce je definována rovnicí:

$$K(h) = n(h) / \lambda \quad (3)$$

kde λ je hustota stromů na ploše a $n(h)$ je průměrný počet stromů v kruhu s poloměrem h a s libovolným středovým stromem. Průměrný počet stromů $n(h)$ je vypočten z kruhů o stejném poloměru h . Počet kruhů je roven počtu stromů na ploše. Stromy umístěné na okraji plochy

negativně ovlivňují výpočet K-funkce. Hovoříme o tzv. efektu okraje plochy (edge effect), na jehož zmírnění se používá několik opravných metod (přehled uvádí Haase 1995). Ripley (1981) používá v programu S-plus metodu, ve které má okrajový strom hodnotu 1 pokud jakkoli velký kruh, jehož je středem, leží celý uvnitř plochy. V případě, že kruh leží částečně mimo plochu, má daný strom hodnotu $1/p$, kde p vyjadřuje podíl kruhu ležícího mimo plochu.

Z rovnice lze usuzovat na náhodné rozmístění v případě shody mezi skutečným počtem jedinců a počtem zjištěným z celkové hustoty pro stejnou plochu kruhu. Odchytky jsou ke shlukovitému či pravidelnému rozmístění. Matematicky lze náhodné rozmístění stromů vyjádřit tak, že $K(h) = p^*h^2$. Jestliže jsou stromy na prostorové škále h rozmístěny shlukovitě, má hodnota $K(h)$ tendenci být větší než p^*h , naopak při pravidelném rozmístění má hodnota K tendenci být menší než p^*h .

Toto je použito k vytvoření tzv. L-funkce:

$$L(h) = \{K(h)/p\}^2 - h \quad (4)$$

Kladné hodnoty $L(h)$ představují shlukovité rozmístění, záporné hodnoty pravidelné rozmístění. Funkce $L(h)$ porovnává skutečný počet stromů (pro danou vzdálenost h) s počtem očekávaným při náhodném rozmístění; pokud je skutečný počet stromů vyšší než očekávaný, rozmístění je shlukovité. Grafickým znázorněním hodnot $L(h)$ proti h získáme dobrou představu o rozmístění stromů na různě velkém prostoru.

Statisticky průkazná odchylka od úplného náhodného rozmístění byla zhodnocena permutačním testem (99 opakování). Jím zjištěné hodnoty $L(h)$ byly použity pro sestavení horní a dolní křivky 99 % konfidenčního intervalu. Překročení křivek konfidenčního intervalu skutečnými hodnotami $L(h)$ lze považovat za statisticky průkaznou odchylku od úplného náhodného rozmístění (Diggle 1983).

Pro dílčí plochy A - H na Velkém Gápele bylo zjištěno prostorové rozmístění živých a odumřelých stromů a průměrových tříd živých stromů. Snahou rozdělení stromů do tříd bylo charakterizovat vývojová stádia porostu a následně K-funkcí testovat hypotézu o změně shlukovitého rozmístění v náhodné až pravidelné se stárnutím porostu (Martens et al. 1997). Pro dva hlavní druhy tvořící dva odlišné typy lesa byly vymezeny čtyři průměrové třídy:

Picea abies: Tř.:1: $\leq 10\text{cm}$ 2: $>10 \leq 35\text{cm}$ 3: $>35 \leq 55\text{cm}$ 4: $>55\text{cm}$

Fagus sylvatica: Tř.:1: $\leq 7\text{cm}$ 2: $>7 \leq 20\text{cm}$ 3: $>20 \leq 40\text{cm}$ 4: $>40\text{cm}$

V ploše A a B nedosahují stromy, v důsledku extrémních abiotických podmínek, max. DBH srovnatelných s max. DBH stromů v níže položených plochách; tomu bylo přizpůsobeno rozdělení stromů do průměrových tříd (Obr. 9b).

Obdobně byly živé stromy dvou dominantních druhů v plochách A - E ve Finsku rozděleny do průměrových tříd:

Picea abies: Tř.:1: $\leq 12\text{cm}$ 2: $>12 \leq 24\text{cm}$ 3: $>24 \leq 32\text{cm}$ 4: $>32\text{cm}$

Betula pubescent: Tř.:1: $\leq 10\text{cm}$ 2: $>10 \leq 20\text{cm}$ 3: $>20\text{cm}$

Statisticky byly vyhodnoceny průměrové třídy s počtem stromů vyšším než 15. Pokud bylo stromů málo, došlo k posunu rozsahu a změně počtu tříd.

3.2.3 Vnitrodruhové a mezidruhové vztahy

Na základě prostorového rozmístění jedinců jednoho či více druhů lze usuzovat na jejich vzájemné vztahy, které mohou být pozitivní, negativní a nezávislé. Při pozitivním vztahu se jedinci tolerují a jsou schopni spolu koexistovat. Negativní vztah znamená, že se druhy odpuzují a konkurují si.

Vnitrodruhové a mezidruhové vztahy byly zjišťovány tzv. dvouproměnnou K -funkcí v statistickém programu vytvořeném Duncanem (1989). Tento program byl použit v několika studiích např.: Hatton (1989), Legendre & Fortin (1989), Stewart & Rose (1990), Duncan (1991). Program počítá dva odhady $K(h)$: K_{12} a K_{21} pro dva druhy (či dvě skupiny téhož druhu).

Hodnoty K_{12} udávají typ rozmístění stromů druhu 2 vzhledem k druhu 1. Obdobně hodnoty K_{21} udávají rozmístění druhu 1 s ohledem na druh 2. Při výpočtu K_{12} z rovnice (3) udává hodnota $n(h)$ průměrný počet stromů (druhu 2) v kruhu s poloměrem h a středovým stromem druhu 1.

Lineární kombinací hodnot K_{12} a K_{21} dostaneme jediný odhad $K_{12}(h)$, jehož transformací podle rovnice (4) získáme hodnotu $L_{12}(h)$. Grafickým znázorněním hodnot $L_{12}(h)$ vs. h získáme představu o vztazích mezi jedinci na různě velkém prostoru. Hodnoty L_{12} větší než nula naznačují pozitivní vztah, hodnoty L_{12} menší než nula negativní vztah.

Funkcí K_{12} byly zhodnoceny vnitrodruhové vztahy smrk-buk (Tatry) a smrk-bříza (Laponsko). Pro každý druh byl zhodnocen vztah mezi živými a mrtvými jedinci a mezi jedinci nejmenších a největších průměrových tříd.

Mezidruhové vztahy byly zjištěny mezi všemi jedinci buku a smrku (Tatry) a smrku a břízy (Laponsko). Na základě vztahu mezi nejmenšími a největšími jedinci jednoho či více druhů lze usuzovat na způsob obnovy lesa. Proto byl zhodnocen vztah mezi malými jedinci smrku a velkými buky, a naopak malými jedinci buku a velkými jedinci smrku (Tatry). Pro laponská data byly mezidruhové vztahy analyzovány mezi malými jedinci břízy a velkými jedinci smrku, malými jedinci smrku a velkými jedinci břízy.

4. VÝSLEDKY

4.1 Velký Gápel (Nízké Tatry)

4.1.1 Dendrometrická analýza

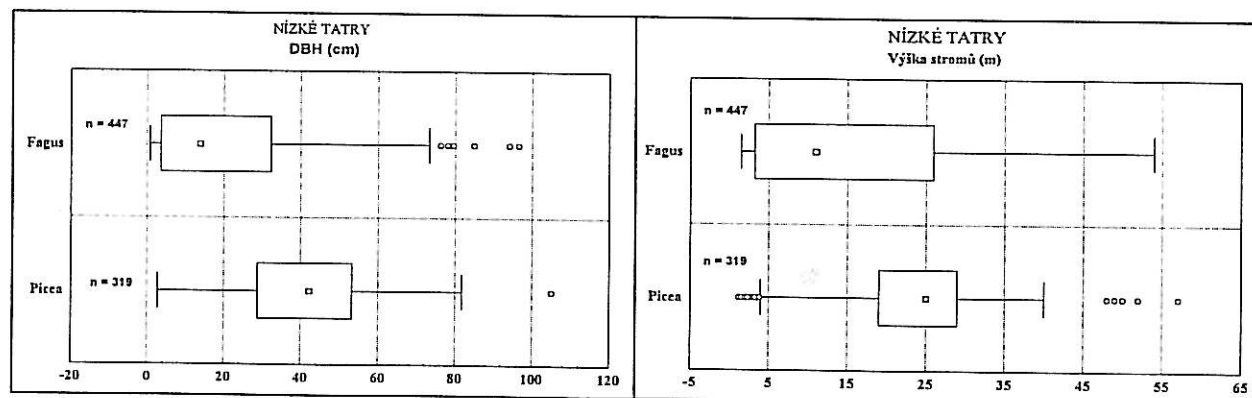
Plochy A, B, C, D umístěné na výškovém gradientu ve smrkovém porostu mají velikost 1 ha s absolutním počtem 359 živých stromů vyšších než 2 m. Bazální plocha (vypočtená z DBH) činí 46,8 m² na 1 ha. Plochy E, F, G, H umístěné v bukovém porostu mají absolutní počet 438 stromů na 1 ha s bazální plochou 37,1 m² (Tab. 1).

Tab. 1. Základní charakteristika lesního porostu v plochách A - H (50x50 m, * 50x60 m, ** 50x40 m)

Plocha	A	B	C	D	E*	F	G	H**
Nadmořská výška (m n.m.)	1410	1390	1370	1350	1330	1310	1280	1240
Počet živých stromů <i>P. abies</i>	74	79	74	61	26	3	9	1
Počet živých stromů <i>F. sylvatica</i>	31	9	18	13	89	134	95	82
Počet mrtvých stromů	25	42	47	39	16	25	24	14
Mrtvé stromy (%)	19.23	32.31	33.81	34.51	12.21	15.43	18.75	14.43
Max. výška stromů (m)	29	32	36	40	40	46	54	57
Průměrná výška stromů (m)	14.5	21.9	22.4	22	13	15	25.5	22.3
Max. DBH (cm)	64	67	69.7	79.4	94.5	96.5	78	85
Průměrná DBH (cm)	25.4	38.7	40.3	39.6	22.9	18.6	28.4	25.4
Index štíhlosti kmene	63.8	59	58.9	65.1	82.2	120.8	110.1	129.7
Bazální plocha (m ² /ha)	33.1	44.25	60.1	49.6	36.4	34.9	39.4	37.9
Nárůst (průměrný počet/25m ²)	0	0	0	1.1	2.3	10.9	2.6	3.75
Semenáčky (prům. počet/0.25m ²)	4.25	14.7	8.75	6.4	9.9	4.25	5.3	13.6

V poměrně stejnorodém smrkovém porostu se buk podílí na celkovém počtu stromů 20 % a jeřáb 2 %, ovšem jejich podíl z celkové bazální plochy je pouze 5,5 %. Jde o nárůstové jedince s průměrnou výškou 8,7 m. V bukovém porostu (plocha E - H) tvoří příměs převážně smrk, dále jedle, javor a jeřáb s celkovým 13,7 % zastoupením (průměrná výška je 24 m). Příměs tvoří z poloviny starší jedinci vyšší 30 m, tudíž podíl příměsi na celkové bazální ploše je 24,8 %.

Obr. 5a. Box-and-Whisker diagram pro hodnoty tlouštěk (dbh) a výšek živých stromů smrku a buku na celé studijní ploše (2 ha). Medián je znázorněn čtverečkem uvnitř čtyřúhelníku, jenž značí mezikvartilové rozpětí.



Absolutní počet odumřelých stojících i ležících kmenů ve smrkovém porostu je 153. V bukovém porostu bylo nalezeno 79 odumřelých kmenů na 1 ha.

Široký gradient nadmořské výšky mění celkovou fyziognomii porostu (Tab. 1). Maximální výška porostu se průkazně snižovala s nadmořskou výškou ($r = -0.66$, $N = 272$, $P < 0.01$) (Tab. 1; Obr. 7). Se stoupající nadmořskou výškou klesá i výčetní průměr ($r = -0.81$, $N = 298$, $P < 0.01$) (Obr. 6). Nejnižších hodnot indexu štíhlosti dosahují stromy podúrovňové a nejvyšší nadúrovňové (viz např. Vyskot et al. 1971; Packham et al. 1992). Stromy úrovňové dosahují středních hodnot a svými největšími tloušťkami se vyrovnávají stromům nadúrovňovým. V rozvolněných místech porostu má index štíhlosti větší hodnoty, stromy v těchto místech dosahují relativně větší výšky a menší výčetní tloušťky. Střední hodnoty tohoto indexu z dílčích ploch jsou uvedeny v tabulce 1. Se stoupající nadmořskou výškou klesá štíhlost kmene ($r = -0.42$, $N = 797$, $P < 0.01$).

Alometrickou rovnicí (1) je vyjádřen vztah výšky a výčetního průměru (dbh) u všech 797 stromů. Vypočtené regresní koeficienty jsou:

$$\log(\text{výška stromu}) = 0.228 + 0.907 \log(\text{dbh})$$

Výška stromů je tedy průkazně závislá na výčetní tloušťce ($R^2 = 0.822$). Přidáním nadmořské výšky jako další vysvětlující proměnné získáme rovnici:

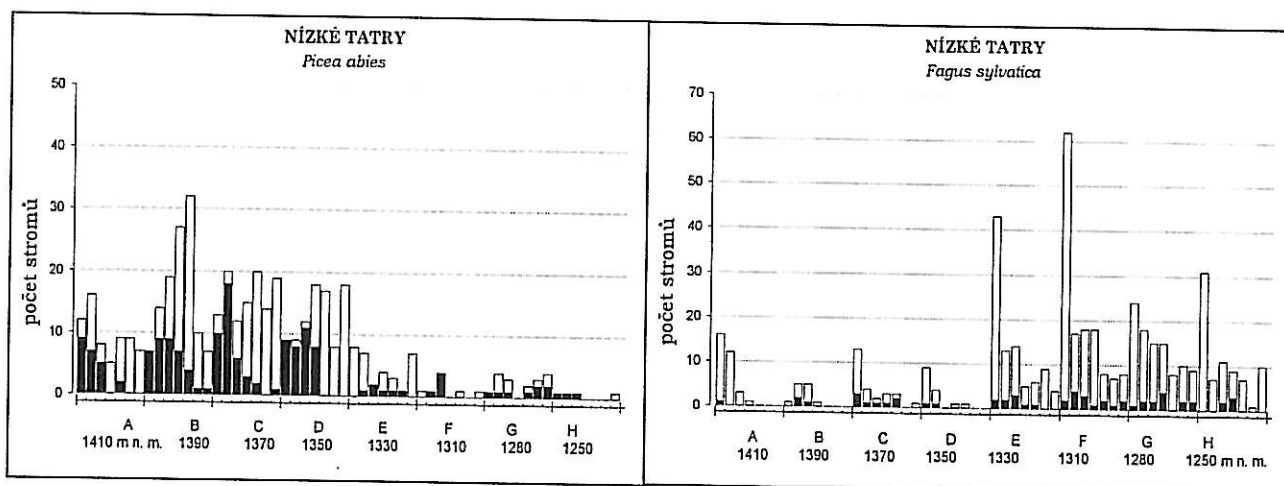
$$\log(\text{výška stromu}) = 2.269 + 0.950 \log(\text{dbh}) - 0.19 \text{ nadmořská výška}$$

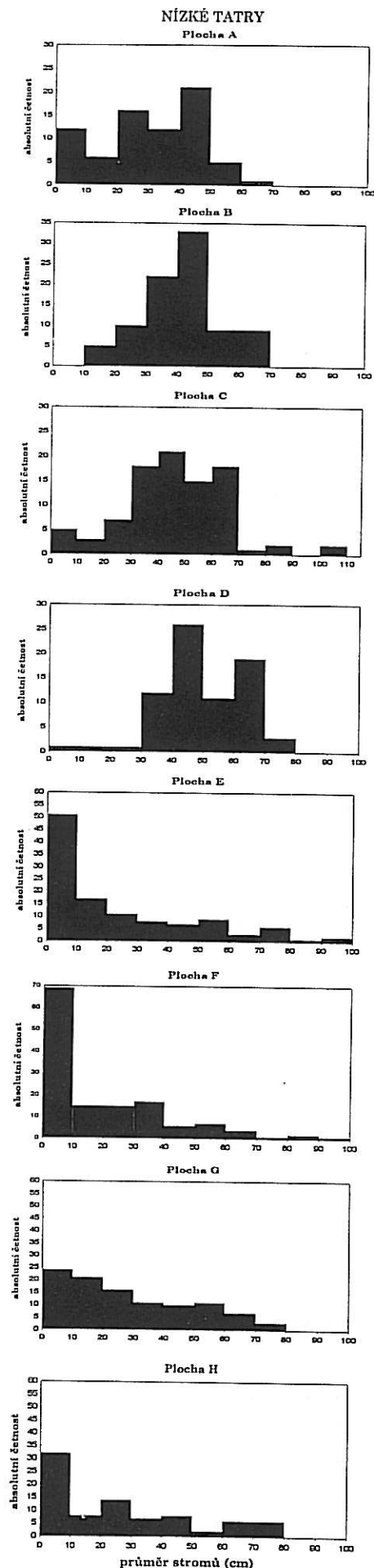
($R^2_{adj} = 0.855$ pro b_2 , $P < 0.01$), v níž parciální regresní koeficient b_2 vyšel záporný. Se stoupající nadmořskou výškou se mění tvar stromu; při stejném průměru kmene jsou stromy nižší.

4.1.2 Vývojové fáze smrkového lesa

Studovaný smrkový porost se nachází přibližně ve stádiu optima až středního stádia rozpadu. Tyto vývojové stupně porostu lze pozorovat v ploše B, C, D, které se nacházejí pod hranicí souvislého lesa. Negativní vliv nadmořské výšky zde zřejmě není natolik nepříznivý, aby zabránil průběhu celého vývojového cyklu lesa počínaje regenerací, dorůstáním, stádiem optima a konče rozpadem lesa.

Obr. 5b. Absolutní četnosti tlouštěk (dbh, osa x) živých a odumřelých stromů dominantních druhů v plochách A-H na gradientu nadmořské výšky. Odumřelé stromy jsou vyznačeny černě. Hlavní značky na ose x oddělují jednotlivé plochy; vedlejší značí průměrové třídy se stupnicí po 10 cm.





Obr. 6. Histogramy absolutních četností tloušťek (dbh) živých stromů v plochách A - H.

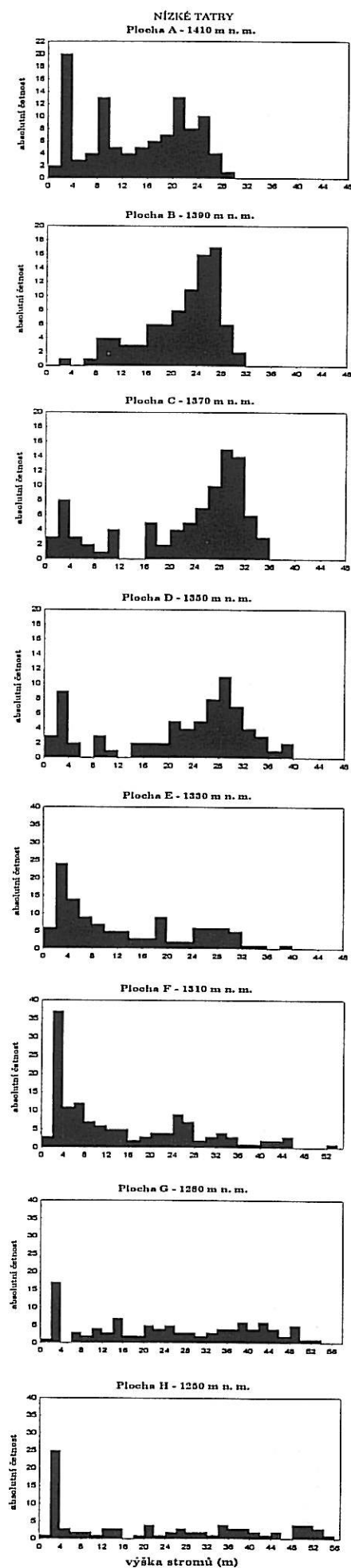
Odlíšná je situace v ploše A, jež leží těsně nad hranicí souvislého smrkového lesa. Stupňující se nepříznivé podmínky způsobují rozvolnění porostu a zabraňují stromům dosáhnout jejich maximální velikosti a tudíž optimálního stádia porostu. Na druhou stranu vysoký počet mladých jedinců a vůbec nejvyšší počet všech jedinců ve srovnání s ostatními třemi plochami, ukazuje na dobrou regenerační schopnost lesa (Obr. 6; Tab. 1). Ta je také podmíněna větším podílem volných míst v rozvolněném porostu (Obr. 9a).

Plocha B se nachází v části typické pro střední fázi stádia optima. Dokazuje to největší počet smrkových jedinců s relativně menší bazální plochou ve srovnání s plochou C, která představuje střední fázi stádia rozpadu. V ploše C se nachází jedinci s největší výčetní tloušťkou (105 cm), ale i největším počtem odumřelých stojících a ležících kmenů. Počet odumřelých jedinců v ploše B je také značný, ovšem podíl čerstvých ještě nerozložených jedinců je vyšší než v ploše C (Obr. 5b; Tab. 1).

Polygon rozdělení počtu jedinců do průměrových tříd ve stádiu optima (plocha B) se značně blíží symetrické křivce normálního rozdělení, charakteristické pro stejnověké porosty (Obr. 6). Začátek stádia rozpadu, který lze pozorovat v ploše D, se projevil snížením počtu stromů středních průměrů (30 - 45 cm) a zvýšením počtu silnějších jedinců (DBH: 50 - 60 cm). Tento trend se zvyrazňuje ve střední fázi stádia rozpadu, což znázorňuje pravostranný průměrový polygon plochy C (Obr. 6).

Pro stádium optima a začátek stádia rozpadu (plocha B, D) je charakteristický nízký počet až úplná absence mladých jedinců podrostu, především smrku, ale i buku. Stagnace obnovy je způsobena silnou clonou nadpočetné (přehuštěné) střední vrstvy. S pokračujícím rozpadem lesa vznikají volná místa příznivá pro vývoj semenáčků. K obnově dochází i na rozpadajících se kmenech. V důsledku postupné obnovy a vývoje nové generace v ploše C má průměrový polygon náznak dvouvrcholového rozdělení.

Ve stádiu optima (plocha B) je nejmenší výšková diferencovanost porostu charakterizovaná polygonem výškové početnosti s výraznou pravostrannou asymetrií. Ve stádiu rozpadu se snižuje poloha polygonu v nejvyšších stupních a s nástupem nové generace se polygon výškové početnosti mění na dvouvrcholový, což svědčí o náznaku patrovitosti porostu (plocha A, C, D) (Obr. 7).



Obr. 7. Histogramy absolutních četností výšek živých stromů v plochách A - H.

4.1.3 Vývojové fáze bukového lesa

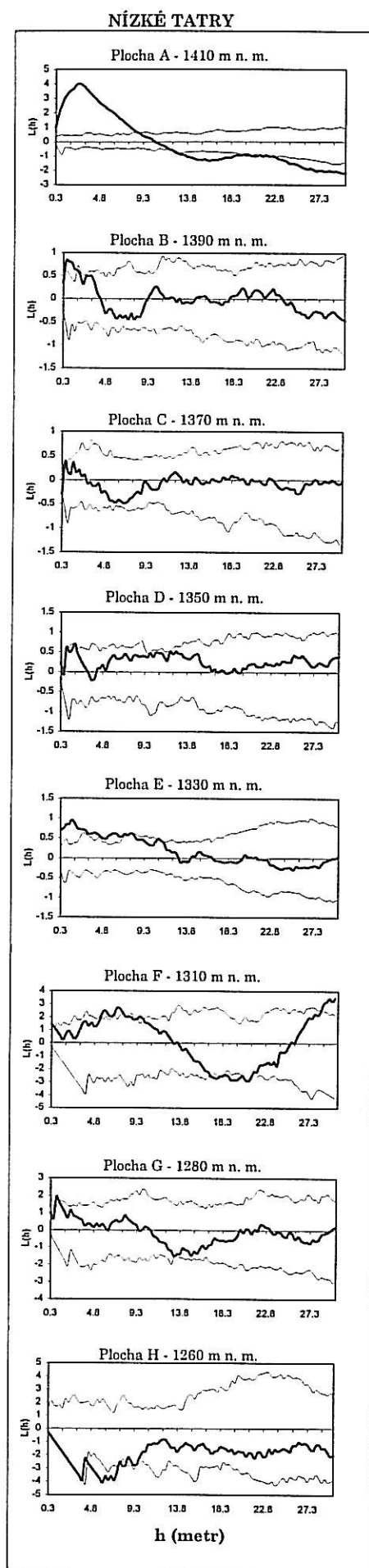
V bukovém porostu na ploše E, F, G, H je smrk i jedle v menšině, takže vývoj a strukturu porostu určuje především buk. Byly zde zachyceny fáze stárnutí, rozpadu až postupné obnovy lesa. Vzhledem k rozdílné velikosti ploch E - H byly absolutní počty stromů v průměrových třídách převedeny na procentuelní hodnoty pro možnost jejich vzájemného srovnání.

	Plocha			
průměr (cm)	E	F	G	H
0 - 10	44.74	51	23.3	39
10.1 - 20	14.91	11.1	20.3	8.5
20.1 - 30	9.65	11.1	15.5	17.0
30.1 - 40	6.53	12.5	10.6	8.5
40.1 - 50	6.14	3.7	9.7	9.7
50.1 - 60	8.17	4.4	10.6	2.43
60.1 - 70	2.63	2.96	6.79	7.3
70.1 - 80	5.26	0.7	2.9	7.3
80.1 - 90	0.87	1.48	0	0
90.1 - 100	1.75	0.7	0	0

Plocha G představuje pokročilou fázi stádia optima (fázi stárnutí) až začátek stádia rozpadu. Dokazuje to největší bazální plocha stromů (39.4 m²), daná značným podílem stromů o průměru 50 - 70 cm, ale i největší počet odumřelých jedinců s vysokým podílem čerstvě padlých stromů hrubších dimenzí (Tab. 3; Obr. 5b, 6).

Plocha H je svou prostorovou strukturou podobná ploše G, ovšem fáze stárnutí zde pokračuje. Zvyšuje se podíl nejsilnějších jedinců (DBH: 70 - 80 cm) a snižuje podíl stromů středních průměrů (Obr. 6). Uvolněním růstového prostoru dochází k obnově a zvýšení podílu mladých jedinců nižších než 4 m (Obr. 7).

Střed fáze stádia rozpadu zachycuje přibližně plocha E s ochuzenou střední a částečně i horní vrstvou stromů. Rozpad lesa se zpomaluje, zůstává v něm několik největších a nejodolnějších jedinců a více se zvýrazňuje spodní vrstva (Obr. 7). Odumřelých stromů je méně než u předchozích dvou ploch v důsledku rychlého rozkládání odumřelých buků (Obr. 5)



Obr. 8. Výsledek analýzy *K-funkce* znázorňuje rozmístění všech živých stromů v plochách A až H lesního porostu lokality Velký Gápel (Nízke Tatry). Silná křivka hodnot $L(h)$ vyjadřuje shlukovité (+L), náhodné či pravidelné (-L) uspořádání při různé vzdálenosti h (metr). Shlukovitost či pravidelnost je průkazná, když silná křivka přesáhne tenké křivky 99 %ho konfidenčního intervalu.

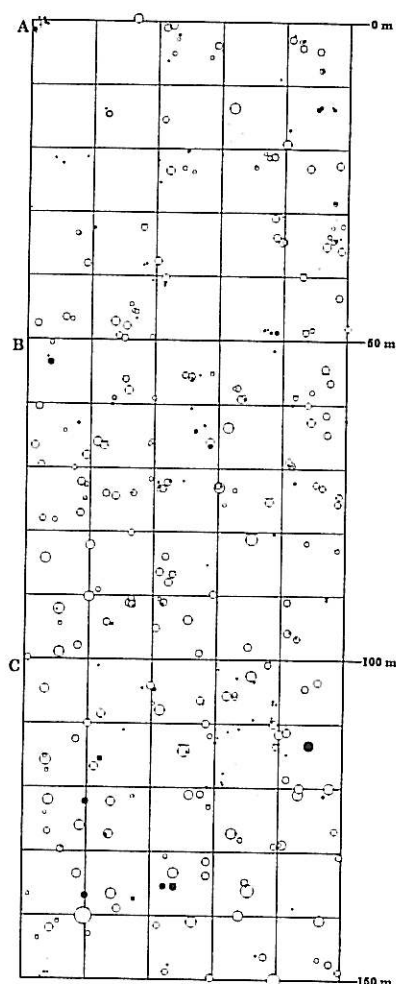
Plocha F se nachází v pokročilé fázi stádia rozpadu a v pokročilosti nástupu nové generace. Řídkou horní vrstvu doplňuje bohatá spodní vrstva, která se místy dostává do postavení střední vrstvy. Tato místa jsou již v pokročilém stádiu dorůstání. V nich dochází k zřed'ování, takže z celkového počtu odumřelých jedinců je podíl stromů středních průměrů (20 - 30 cm) nejvyšší. (Obr. 5b). Pro pokročilou fázi stádia rozpadu této plochy je charakteristický největší počet stromů (vyšších 2 m), a také největší průměrný počet náletových a nárostových jedinců v ploškách o velikosti 25 m² (Tab. 1).

4.1.4 Prostorové uspořádání, unitoruhové a mezidruhové vztahy

Prostorové uspořádání a vzájemné vztahy lokalizovaných stromů do značné míry závisí na stupni vývoje celého porostu určeném především celkovým počtem a velikostním zastoupením jeho jedinců.

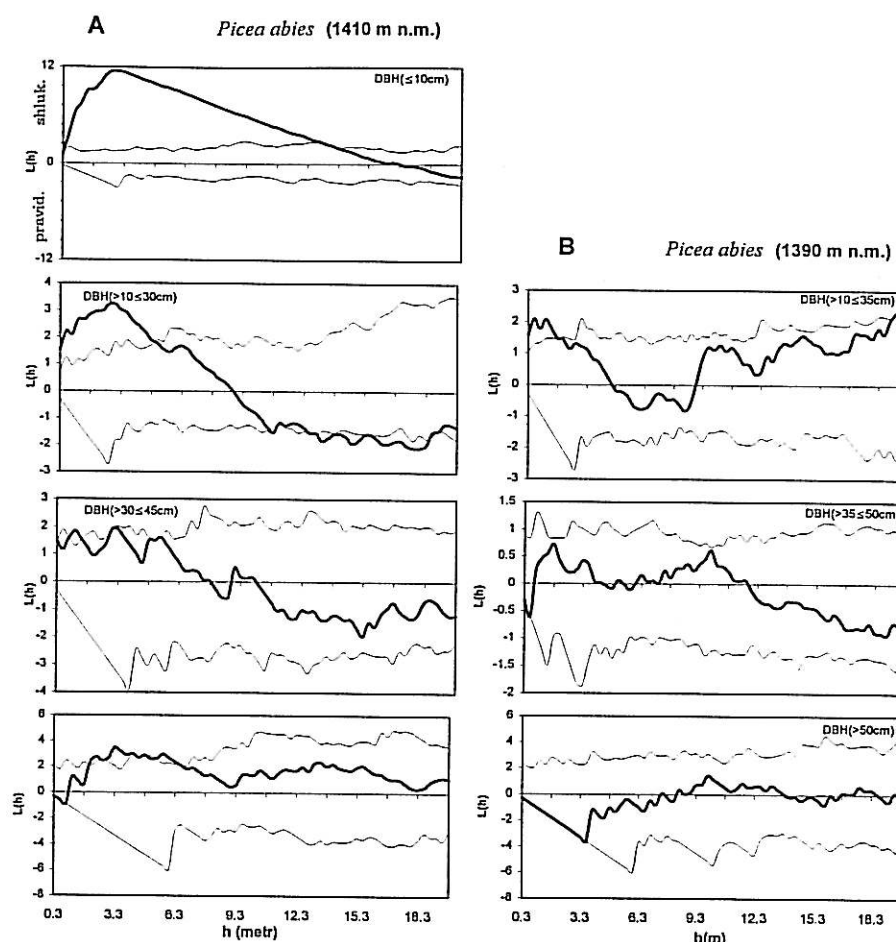
Průkazně shlukovité rozmístění na vzdálenosti větší než 1 m bylo zjištěno v pokročilém stádiu rozpadu a stádiu dorůstání, obecně v plochách obou typů lesa s největším počtem jedinců (plocha A, E, F) a značným podílem mladých jedinců nové generace. Tendenci k pravidelnému rozmístění lze sledovat v plochách ve fázi stárnutí a přilehlé fázi stádia rozpadu (plocha C, G, H) s vysokým podílem největších jedinců a menším podílem jedinců mladých. Porovnáním vývojově odlišných ploch tak bylo zjištěno, že se stárnutím porostu dochází k postupné změně shlukovitého rozmístění v náhodné až pravidelné (Obr. 8).

V rámci jednotlivých ploch lze nalézt skupiny jedinců s odlišným prostorovým uspořádáním. Pokud byly živé stromy analyzovány samostatně v průměrových třídách, měnilo se prostorové uspořádání se stoupajícím DBH od shlukovitého u nejmenších jedinců přes náhodné až po průkazně pravidelné u nejsilnějších jedinců (Obr. 9a, 10, 11). Téměř ve všech studovaných plochách lze nalézt vzájemně propojené skupiny jedinců s různým prostorovým uspořádáním, kde zvýšený podíl jedné z nich určuje celkovou strukturu porostu. Při vyšším podílu starších jedinců je tendence k pravidelnosti (plocha C, H; Obr. 8), naopak při vyšším počtu mladších jedinců je celkové uspořádání shlukovité (plocha E, F; Obr. 8).



Obr. 9a. Situační plánec znázorňující rozmístění stromů v ploše A - C. Nevyplněná kolečka značí smrk, černá kolečka buk. Čárka nad kolečkem označuje suchý strom.

NÍZKÉ TATRY

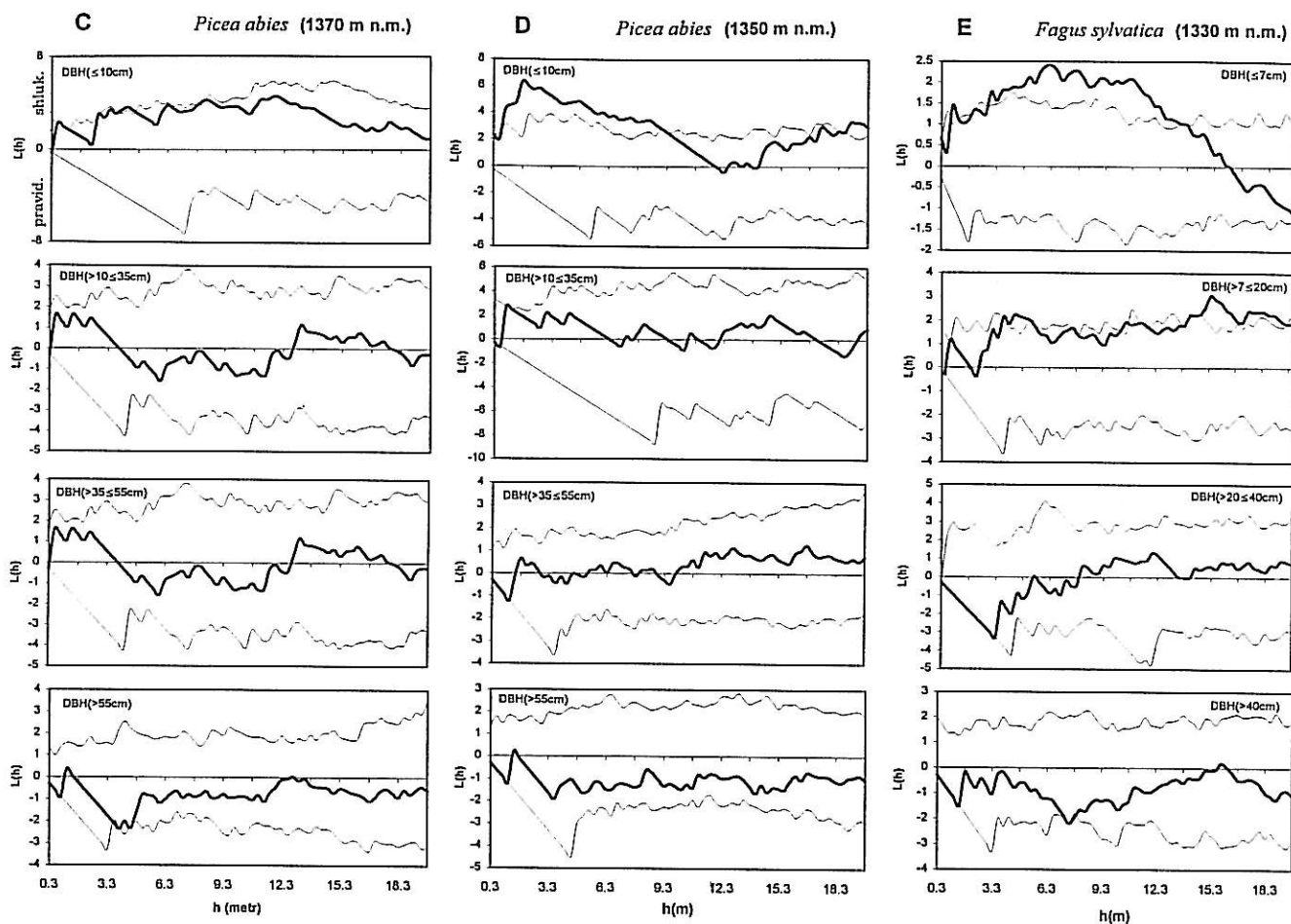


Obr. 9b. Výsledek analýzy *K-funkce* znázorňuje rozmístění velikostně odlišných stromů (průměrové třídy) v ploše A a B smrkového porostu lokality Velký Gápel (Nízké Tatry). Silná křivka hodnot $L(h)$ vyjadřuje shlukovitě (+ L), náhodně či pravidelně (- L) uspořádání při různé vzdálenosti h . Shlukovitost či pravidelnost je průkazná, když silná křivka přesáhne tenké křivky 99 % konfidenčního intervalu.

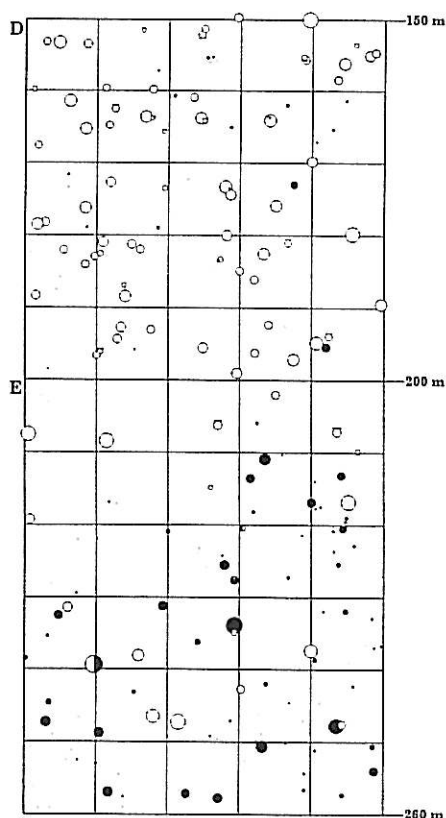
V ploše A je průkazně shlukovitě rozmístění s nejčastějším průměrem shluku stromů okolo 6,5 m. Od vzdálenosti 12,3 m mají shluky pravidelné uspořádání (Obr. 8). Jedinci všech průměrových tříd v ploše A jsou rozmístění průkazně shlukovitě, což potvrzuje negativní vliv nadmořské výšky zabraňující porostu dosáhnutí stádia optima (Obr. 9a). Mezi velkými a malými jedinci smrku byl nalezen pozitivní vztah. Pod velkými jedinci smrku se zřejmě vytváří vhodnější mikroklimatické podmínky pro ecesi a růst semenáčků. Pozitivní vztah vyšel i mezi živými a mrtvými jedinci. Jejich vzájemná prostorová blízkost napovídá, že ve shlucích stromů jsou slabší jedinci odstraňováni přirozenou konkurencí. V ploše A převažují odumřelí jedinci s průměrem menším než 20 cm (Obr. 5b).

V ploše B byl nalezen pozitivní vztah mezi nejmenší a největší průměrovou třídou (dále malými a velkými jedinci) smrku na vzdálenost 4 m, naproti tomu v ploše C již převažuje negativní vztah na vzdálenost 10 m (Obr. 12). Změna vnitrodruhového vztahu zřejmě závisí na stupni vývoje porostu i vlivu nadmořské výšky. V porostu s pokročilým stupněm rozpadu (plocha C) je více volných míst, kde dochází k obnově, takže vzájemné uspořádání malých a velkých jedinců smrku je spíše pravidelné. V hustém porostu plochy B je vzájemné uspořádání rozdílných skupin na malém prostoru shlukovitě. Lze předpokládat, že s klesající nadmořskou výškou se zlepšují stanovištní podmínky. V příhodnějších podmínkách plochy C tak rostou lépe noví jedinci dál od starých stromů, a tím se vyhnou konkurenci o světlo, živiny a vodu.

NÍZKÉ TATRY



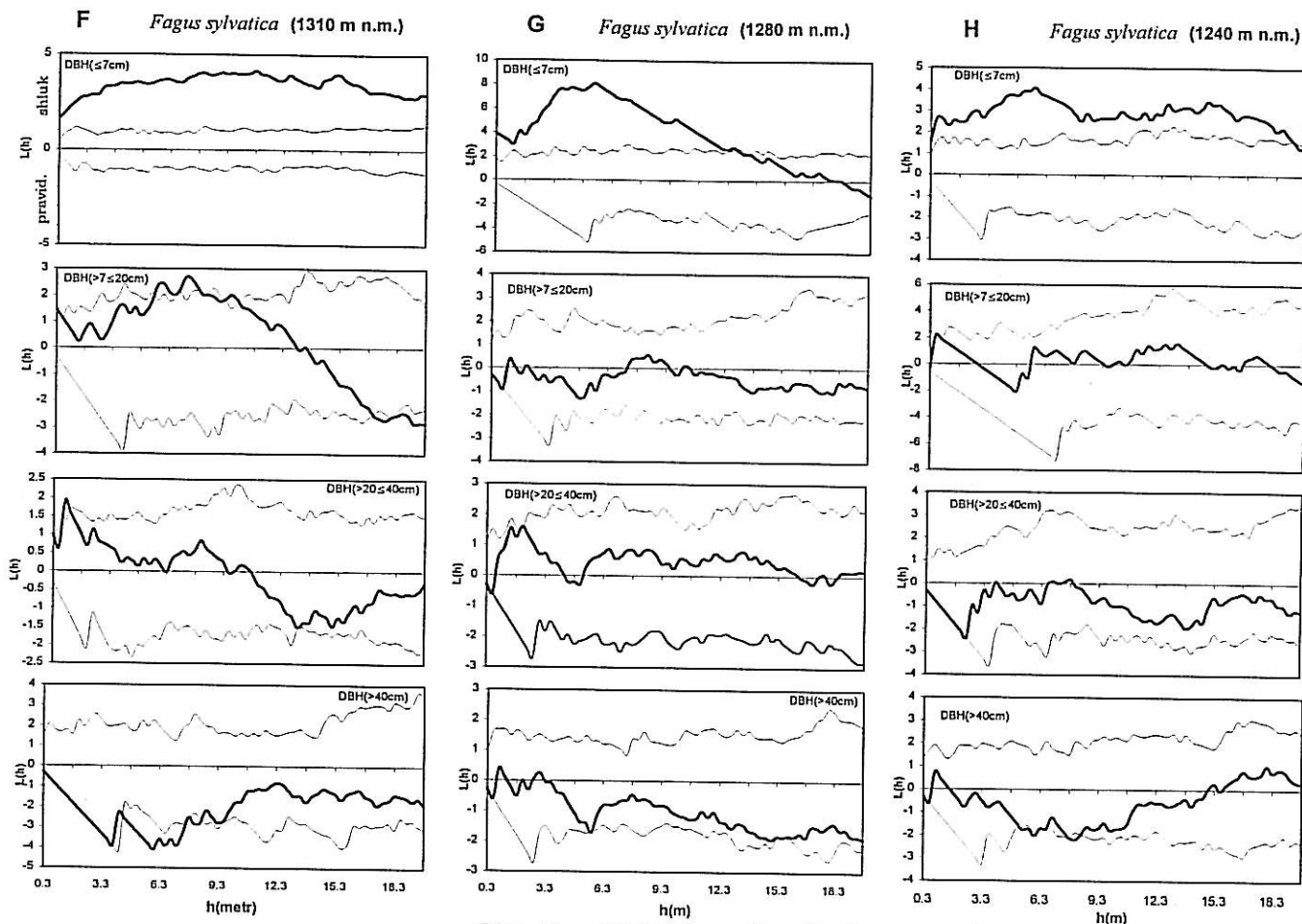
Obr. 10. Výsledek analýzy *K*-funkce znázorňující rozmístění velikostně odlišných stromů (průměrové třídy) v ploše C, D a E lesního porostu lokality Velký Gápeř (Nízké Tatry). Silná křivka hodnot $L(h)$ vyjadřuje shlukovitě (+ L), náhodné či pravidelné (- L) uspořádání při různé vzdálenosti h . Shlukovitost či pravidelnost je průkazná, když silná křivka přesáhne tenké křivky 99 % konfidenčního intervalu. Rozmístění stromů dokumentuje plánek vlevo dole.



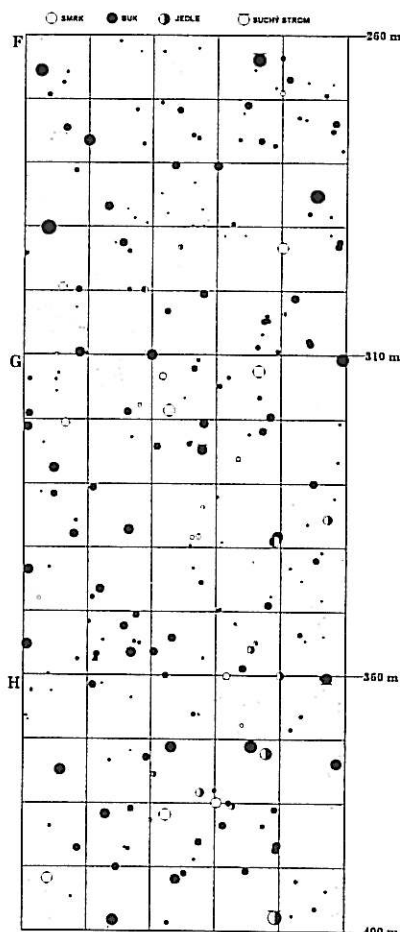
V extrémnějších podmínkách směrem k horní hranici lesa se zdá být výhodnější obnova v blízkosti starších jedinců s lokálně příznivějšími podmínkami. Nepříznivé podmínky pro obnovu smrku panují i na dolní hranici jeho výskytu (plocha E; Obr. 12), kde byl zjištěn pozitivní vztah mezi malými a velkými jedinci smrku od 0 do 7 metrů. Nepříznivé podmínky pro smrk jsou vytvářeny konkurenčním tlakem ze strany buku.

V ploše E představující přechodovou zónu mezi oběma typy lesa, ukázala mezidruhová prostorová analýza nezávislý vztah mezi všemi živými jedinci smrku a buku (Obr. 12). Mezi malými jedinci buku a velkými jedinci smrku byl zjištěn negativní vztah, stejně jako v ploše C a D, a to v rozmezí od 2 do 4 až 9 m. Tendence k pravidelnému rozmístění byla zjištěna i mezi velkými jedinci buku a malými jedinci smrku s průkazně záporným vztahem

NÍZKÉ TATRY



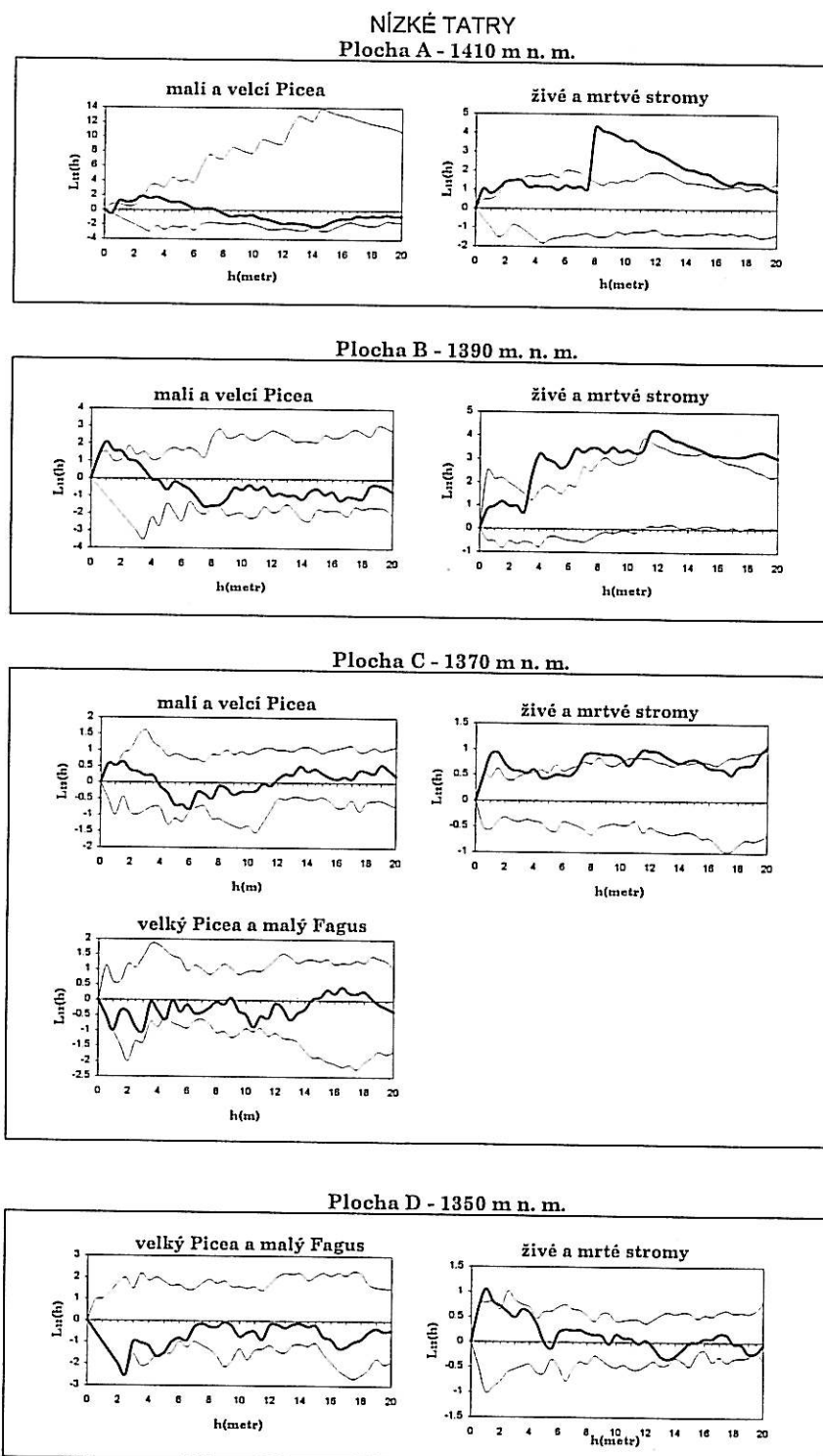
Obr. 11. Výsledek analýzy *K- funkce* znázorňuje rozmístění velikostně odlišných stromů (průměrové třídy) v ploše F, G a H bukového porostu lokality Velký Gápel (Nízké Tatry). Silná křivka hodnot $L(h)$ vyjadřuje shlukovitě (+ L), náhodně či pravidelně (- L) uspořádání při různé vzdálenosti h . Shlukovitost či pravidelnost je průkazná, když silná křivka přesáhne tenké křivky 99 % konfidenčního intervalu. Rozmístění stromů dokumentuje plánek vlevo dole.



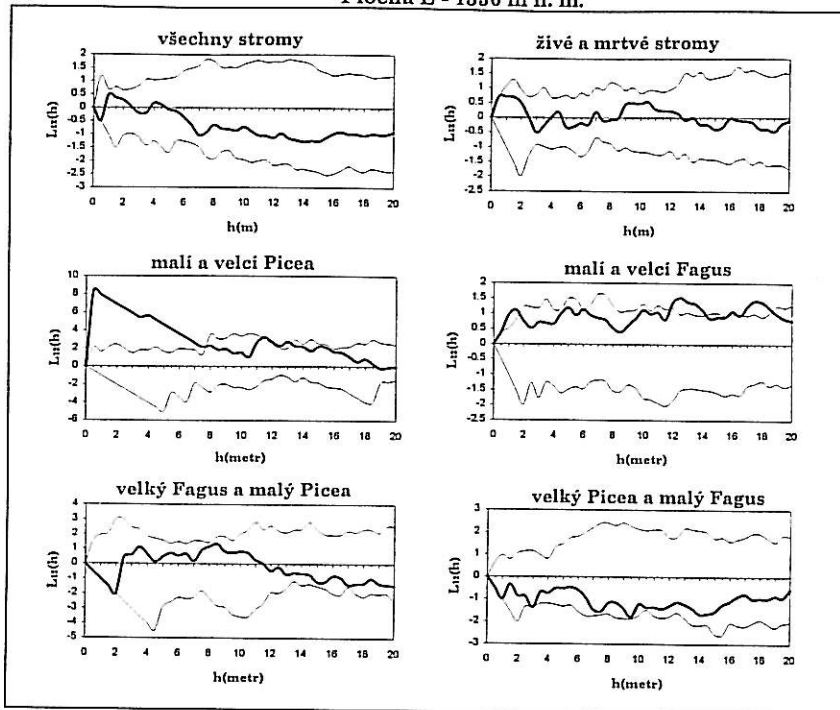
do vzdálenosti 2 m (Plocha E; Obr. 12). Vnitrodruhový vztah mezi malými a velkými jedinci buku se mění z pozitivního vztahu v ploše E v negativní v ploše F, G (Obr. 12). V ploše E, na horní hranici bukového lesa, se vzhledem k zhoršujícím životním podmínkám (nižší teploty, konkurence smrku) zdá výhodné růst nových buků v blízkosti nejsilnějších stromů. Průkazně pozitivní vztah byl nalezen na vzdálenost do 2 m od nejsilnějších jedinců (Obr. 12). V ploše F je průkazně negativní vztah (od 9 do 14 m) pravděpodobně výsledkem způsobu obnovy lesa, ke které dochází na volných místech vzniklých pádem nejstarších jedinců. Těchto volných míst je více vzhledem k pokročilosti stádia rozpadu plochy F.

Ve smrkovém porostu byl na všech plochách A - D zjištěn pozitivní vztah mezi živými a mrtvými jedinci, na jehož základě lze usuzovat na způsob odumírání jedinců, v tomto případě blízkému konkurenčnímu vyloučení slabších jedinců silnějšími.

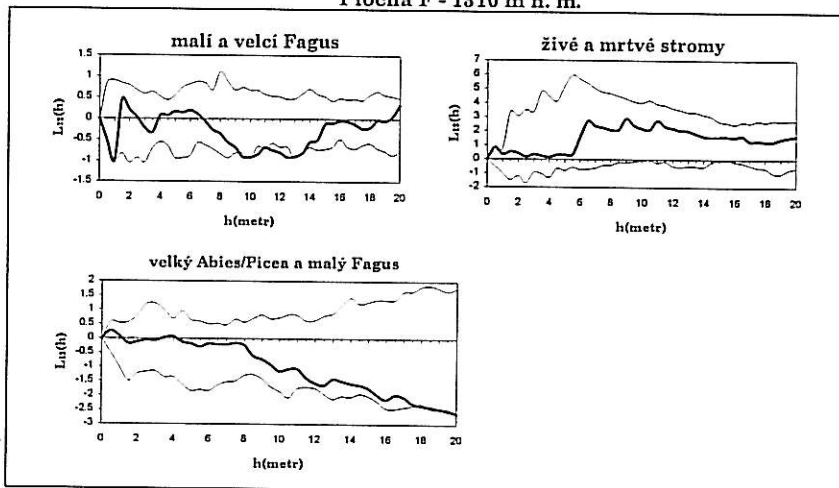
Obr. 12. Výsledky K_{12} -funkce. Grafické znázornění prostorových vnitrodruhových a mezidruhových vztahů v smrkovém (*Picea abies*) a bukovém (*Fagus sylvatica*) porostu na gradientu nadmořské výšky (plocha A - H) lokality Velký Gápel (Nízké Tatry). Změnu prostorového vztahu do vzdálenosti 20 m popisuje tmavá křivka hodnot L_{12} . Kladné hodnoty značí pozitivní prostorový vztah; záporné hodnoty představují vzájemné oddálení jedinců. Nezávislý vztah je charakterizován průběhem tmavé křivky podél nulových hodnot L_{12} v mezích konfidenčního intervalu (tenké křivky). Překročení křivek 99 % intervalu znamená průkazný pozitivní či negativní vztah. Vzájemné prostorové rozmístění bylo určeno mezi nejmenší a největší průměrovou třídou jedinců (malí a velcí) a mezi živými a odumřelými jedinci (živé a mrtvé stromy).



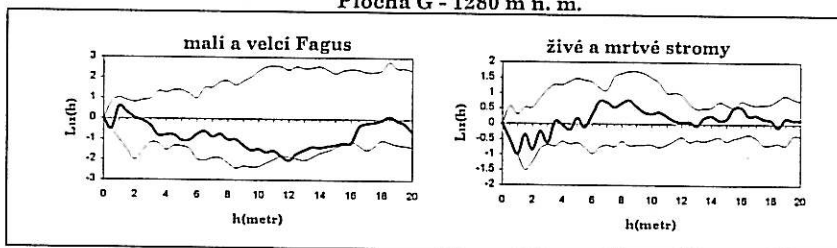
Plocha E - 1330 m n. m.



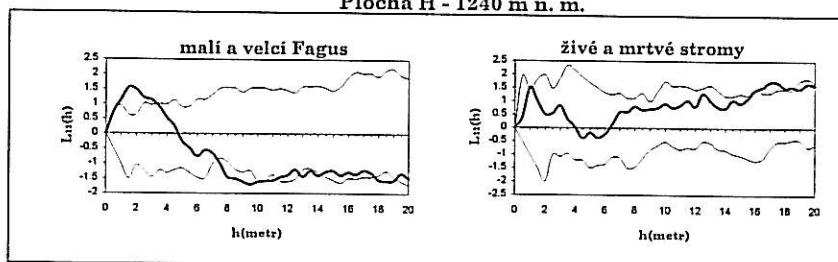
Plocha F - 1310 m n. m.



Plocha G - 1280 m n. m.



Plocha H - 1240 m n. m.



V bukovém porostu byl vztah živých a mrtvých jedinců většinou nezávislý při tendenci k pozitivnímu vztahu do vzdálenosti 1 m. Výsledek spíše napovídá, že mortalita jedinců je způsobena faktory, nezávislými na hustotě jedinců, např. větrným vyvrácením nebo patogenní infekcí včetně houbové nákazy. Konkurenci mezi jedinci nelze zcela vyloučit, lze ji však těžko pozorovat, vzhledem k rychlému rozkládání se buku. Rychleji se rozkládají slabší jedinci a ti jsou také nejvíce vylučováni přirozeným zředováním (Obr. 12).

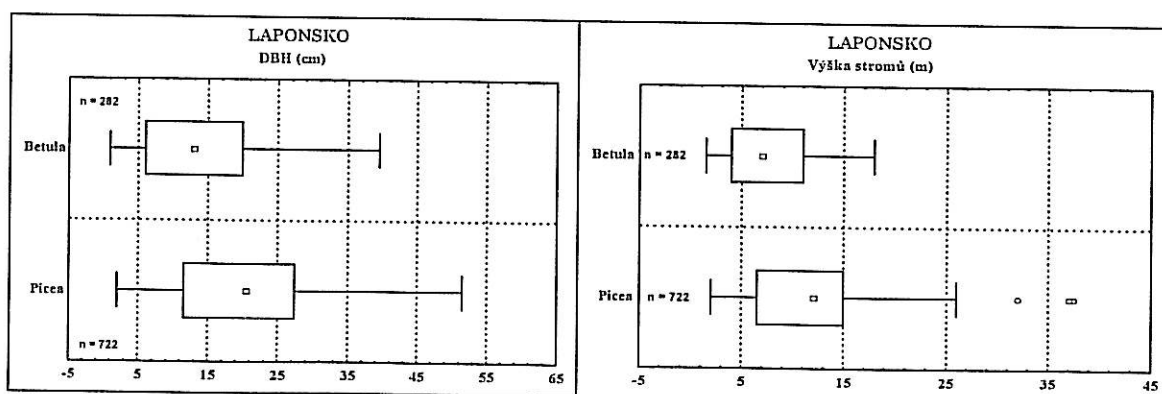
4.2 Hyypiökivalo (Laponsko)

4.2.1 Dendrometrická analýza

Na studované ploše o velikosti 1,3 ha bylo nalezeno celkem 899 živých stromů, z nichž 621 zastupuje smrk ztepilý (*Picea abies*) a 270 bříza pýřitá (*Betula pubescens*). Smrk zaujímá svou celkovou kruhovou výčetní plochou 99,72 m² a bříza 18,73 m². Zbylé jedince tvoří druhy *Populus tremula* (0,42 m²) a *Salix caprea* (0,32 m²) V keřovém patru je hojný *Juniperus communis* (Příloha, Obr. 25). Průměrná výčetní tloušťka, vypočtena ze všech stromů, je 17,9 cm a průměrná výška porostu je 9,8 m. K zachycení strukturních změn na velmi mírném gradientu nadmořské výšky s převýšením přibližně 50 m byly určeny základní porostní parametry pro jednotlivé plochy A až E. Jejich přehled uvádí **tabulka 2**:

Plocha	A	B	C	D	E
velikost	50m*60	50m*50	50m*70	50m*40	50m*40
	m	m	m	m	m
Nadmořská výška (m n.m.)	310	305	295	285	275
Živé stromy (počet/plochu)	229	190	238	131	111
Živé stromy (počet/ha)	763	760	680	655	555
Poměr <i>Picea/Betula</i> (%)	59 / 39	73 / 27	70 / 29	67 / 30	86 / 14
Počet mrtvých stromů	34	26	33	21	7
Max. výška stromů (m)	21	20.5	19	21.5	22.5
Průměrná výška stromů (m)	8.3	9.9	9.7	10.2	12.45
Max. DBH (cm)	50	48.5	51.5	40.5	40
Průměrná DBH (cm)	15.6	17.9	17.85	18.43	21.8
Bazální plocha (m ² /ha)	84.9	95.2	90.1	91.9	100.4
Nárost (prům. počet/25m ²)	7.6	6.5	4.5	3.3	3.1

Obr. 13. Box-and-Whisker diagram pro tloušťky (dbh) a výšky živých stromů smrku a břízy .



Změna výšek a DBH všech stromů na celé ploše (1,3 ha) nebyla testována v závislosti na nadmořské výšce, ale na vzdálenosti stromů od spodního okraje plochy. Vzdálenost stromů od začátku plochy přesněji vystihuje jejich vzájemnou polohu vzhledem k malému rozpětí nadmořské výšky na ploše.

Se vzrůstající vzdáleností (rostoucí nadmořskou výškou) se snižovala výška všech stromů ($r = -0.22$, $N = 899$, $P < 0.01$) a také výčetní průměr ($r = -0.16$, $N = 899$, $P < 0.01$) (Tab. 2; Obr. 14, 15, 16). Neznamená to ovšem, že ve výše položené části svahu stromy dorůstají nižší velikosti než v níže položené části, neboť maximální výška porostu nebyla průkazně závislá na vzrůstající vzdálenosti od začátku plochy ($P = 0.95$). Průměrná výška porostu se však směrem nahoru po svahu snižuje ($r = -0.64$, $N = 26$, $P < 0.01$), což je způsobeno zvyšujícím se podílem břízy, která dosahuje celkově menšího vzrůstu než smrk.

Změny výšek a výčetních průměrů zřejmě více souvisí s různým stupněm vývoje jednotlivých částí studovaného porostu než s vlivem mírného gradientu nadmořské výšky. Ovšem regresní analýzou byla zjištěna průkazná závislost mezi tvarem stromu a nadmořskou výškou. Charakteristika tvaru stromu je vyjádřena alometrickou rovnicí:

$$\log(\text{výška stromu}) = 0.649 + 0.844 \log(\text{dbh})$$

v níž vyšla průkazná závislost testovaných veličin, měnících se na gradientu nadmořské výšky:

$$\log(\text{výška stromu}) = 0.0512 + 0.838 \log(\text{dbh}) - 0.079 \text{ nadmořská výška}$$

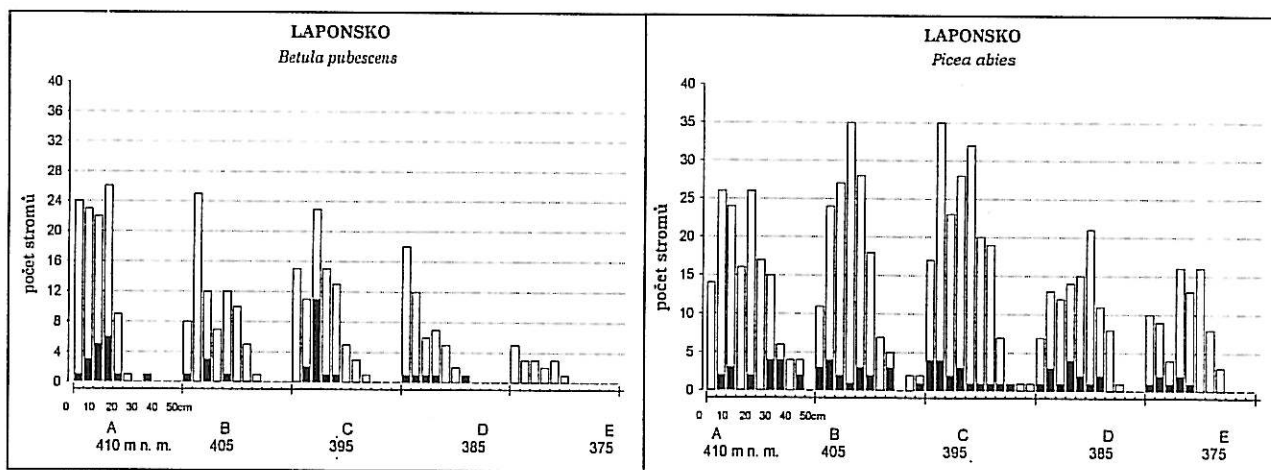
($R^2_{adj} = 0.716$ pro b_2 , $P < 0.01$). Výsledkem je zjištění, že při stejném výčetním průměru jsou stromy ve vyšší nadmořské výšce nižší

4.2.2 Vývojové fáze lesa

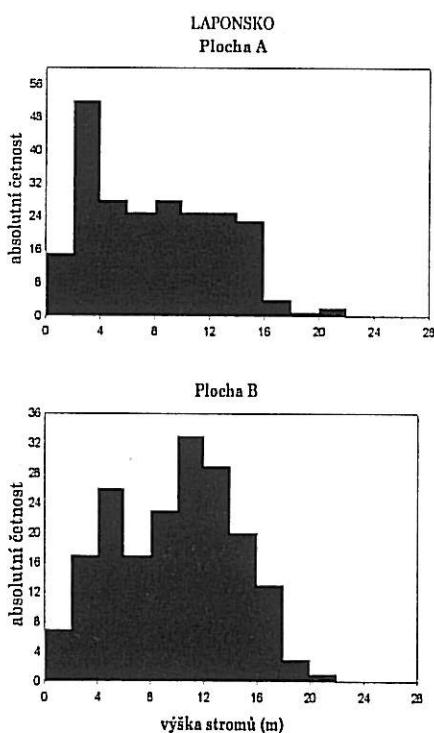
Vývojový cyklus studovaného boreálního smrkového lesa je ve srovnání s horským smrkovým lesem v Tatrách zřejmě složitější pro vysoký podíl břízy pýřité, která má rozdílnou ekologii a ontogenezi než smrk. Vývojová stádia porostu byla odhadnuta na základě zastoupení jedinců v průměrových třídách (Obr. 14); jejich absolutní hodnoty jsou převedeny na procenta pro možnost srovnání velikostně odlišných dílčích ploch A až E - **Tabulka 3:**

	<i>Picea abies</i>						<i>Betula pubescens</i>				
	Plocha						Plocha				
Průměr (cm)	A	B	C	D	E	Průměr (cm)	A	B	C	D	E
0 - 5	10.4	5.7	7.8	6.8	12.5	0 - 5	25.8	9.3	21.1	36.9	29.4
5.1 - 10	17.8	14.3	18.6	11.3	9.7	5.1 - 10	22.5	33.3	12.6	23.9	17.6
10.1 - 15	15.5	17.86	12.6	12.5	4.2	10.1 - 15	19.1	12	16.9	10.9	17.6
15.1 - 20	11.8	24.29	15.1	11.3	19.4	15.1 - 20	22.4	9.3	19.7	13.1	11.7
20.1 - 25	17.8	17.86	18.6	14.7	16.6	20.1 - 25	8.9	14.6	16.9	10.8	17.6
25.1 - 30	12.6	11.4	11.4	22.7	22.2	25.1 - 30	1.1	13.3	7.04	4.38	5.9
30.1 - 35	8.1	5	10.8	10.2	11.1	30.1 - 35	0	6.6	4.2	0	0
35.1 - 40	1.5	1.4	3.6	9.1	4.2	35.1 - 40	0	1.3	1.4	0	0
40.1 - 45	2.9	0	0	1.1	0	40.1 - 45	0	0	0	0	0
45.1 - 50	1.48	1.4	0.6	0	0	45.1 - 50	0	0	0	0	0
50.1 - 55	0	0.7	0.6	0	0	50.1 - 55	0	0	0	0	0

Plochy A a C se velmi podobají v zastoupení velikostních skupin a obě představují přibližně střední fázi stádia dorůstání. V plochách je velký podíl jedinců smrku malých a středních tloušťek do 25 cm s několika nejsilnějšími jedinci, kteří zde přežívají z minulého vývojového cyklu s výčetním průměrem kolem 50 cm (Tab. 3). Vysoký je také podíl břízy (až 40 %), mající v této fázi více růstového prostoru. Stromy zaujímají svou kruhovou výčetní plochou nejmenší prostor (kolem 85 m² na ha) ve srovnání s statními plochami (Tab. 2). Pomalý rozklad dřevní hmoty, způsobený nízkými teplotami, vede k hromadění kmenů odumřelých kmenů ve stádiu rozpadu a přetrvávajících v následující fázi dorůstání. Na ploše A a B byl zvýšený podíl ležících kmenů o průměru 40 - 50 cm (Obr. 14).



Obr. 14. Absolutní četnosti tloušťek (dbh, osa x) živých a odumřelých stromů smrku a břízy v plochách A -E na gradientu nadmořské výšky. Odumřelé stromy jsou vyznačeny černě. Hlavní značky na ose x oddělují jednotlivé plochy; vedlejší značí průměrové třídy se stupnicí po 5 cm.



Obr. 15. Absolutní četnosti výšek stromů

V ploše B je porost také ve stádiu dorůstání, celkově je však pro vyšší podíl nejslabších jedinců (10 - 25 cm) vývojově mladší než porost v ploše A a C (Tab. 3)

Plochy D a E ležící nejnižší na svahu mají porost přibližně v pokročilé fázi stádia dorůstání až přechodu do stádia optima. V porostu jsou nejvíce zastoupeni jedinci středních výčetních průměrů (20 - 40 cm), takže celková kruhová plocha dosahuje v tomto stádiu nejvyšší hodnotu; v ploše E činí 100,4 m² na 1 ha (z toho 94,8 % tvoří smrk a 4,9 % bříza). Směrem dolů po svahu se zvyšuje průměrná výška porostu, která je v ploše E 12,45 m a maximální výška porostu je 22,5 m. S dorůstáním smrků se zhoršují světelné podmínky pro růst břízy, takže její podíl v ploše E byl ve srovnání s ostatními plochami pouhých 14 %.

Obr. 16. Absolutní četnosti výšek stromů

4.2.3 Prostorové uspořádání, vnitrodruhové a mezidruhové vztahy

Pro studovanou lokalitu je charakteristický rozvolněný porost s převážně shlukovitým uspořádáním. V plochách A, B a C bylo zjištěno průkazně shlukovité uspořádání všech živých jedinců do vzdálenosti 4 až 5 m a v plochách D a E do vzdálenosti přibližně 21 m (Obr. 17a). Mezi populací smrku a břízy převládá pozitivní vztah, v jednotlivých plochách statisticky průkazný na různé vzdálenosti (Obr. 17b).

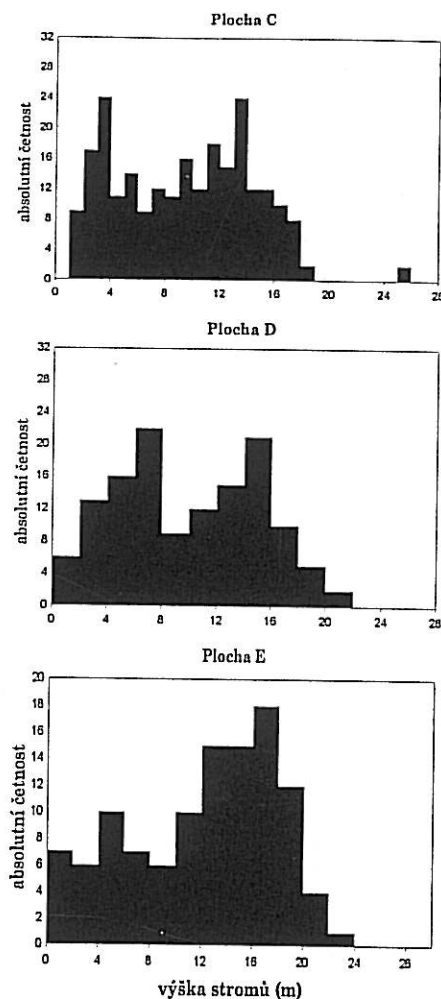
Vývojovou blízkost porostů jednotlivých ploch představujících sled fází stádia dorůstání, dokumentuje podobnost horizontální struktury. Prostorovou analýzou

zvláště smrku a břízy bylo zjištěno převážně náhodné uspořádání všech jedinců smrku (Obr. 18, 19) Pouze v ploše E vyšla průkazná shlukovitost smrků zhruba od 3 do 7 metrů. Horizontální struktura břízy je ve všech plochách shlukovitá. Tendence k vytváření skupin stromů je patrná ze schémat kruhových projekcí kmenů. Základem pro projekce jsou výčetní průměry. Tyto skupiny zřejmě vznikly z jedné obnovní buňky vegetativním způsobem rozmnožování. Vedle takovýchto skupin jsou na plochách těž jednotlivé stromy.

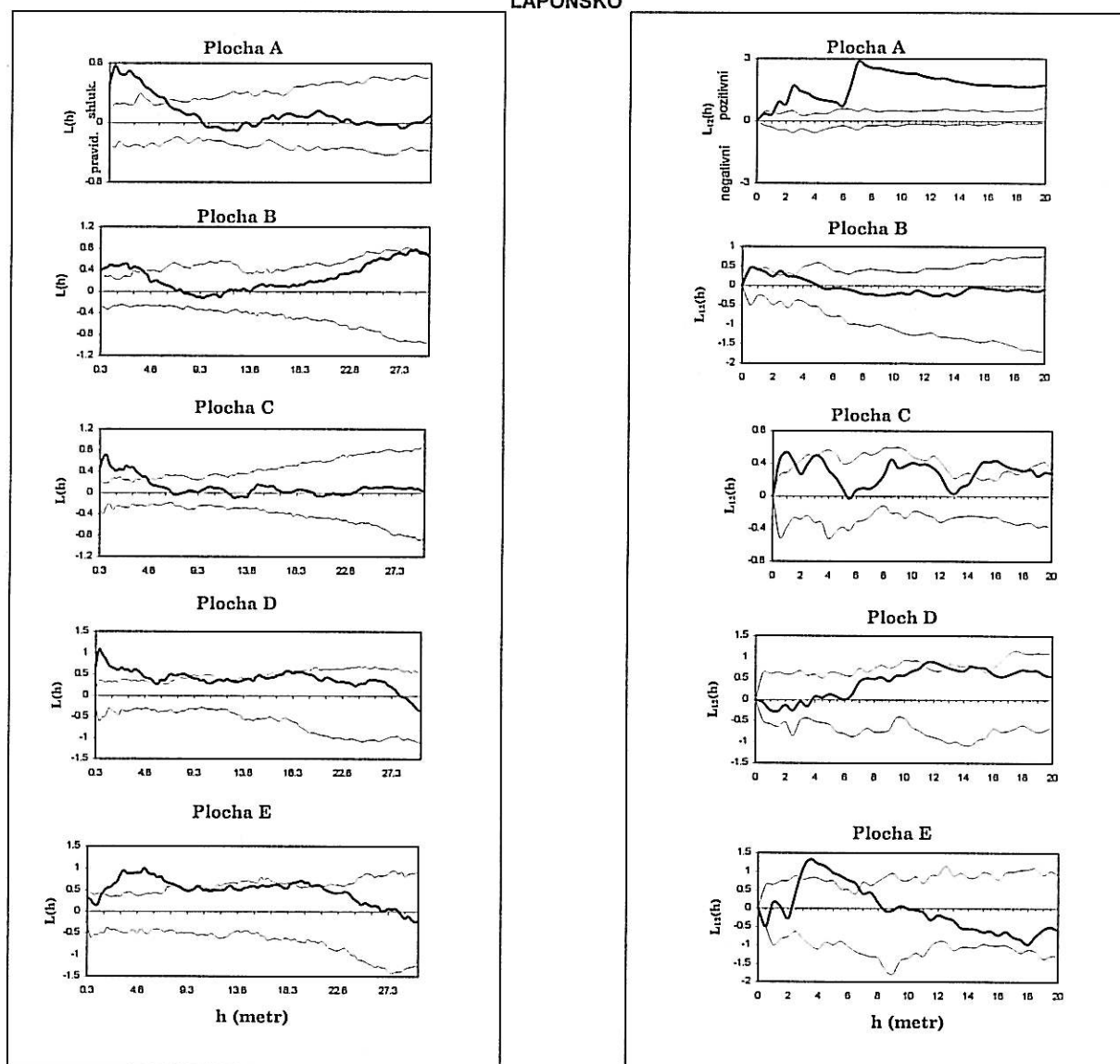
Prostorové rozmístění velikostně odlišných skupin stromů (průměrových tříd) se lišilo se stoupajícím DBH od shlukovitého u nejmenších smrků (< 12 cm DBH) po náhodné rozmístění stromů dvou větších průměrových tříd (Obr. 18, 19). Převážná absence pravidelného rozmístění, typického pro nejsilnější jedince ve stádiu optima, svědčí o nevyzrálém stavu porostu, který teprve dorůstá do maximální velikosti. V porostu převažují jedinci nejmenších a středních výčetních průměrů do 30 cm (Tab. 3), přičemž stromy v těchto podmínkách dosahují maximálních průměrů mezi 50 a 60 cm (Tab. 2). Rozmístění průměrových skupin břízy odpovídá celkové prostorové struktuře všech jedinců břízy. Malé břízy se vyskytují ve shlucích kolem větších jedinců, jejichž rozmístění v prostoru je spíše náhodné (Obr. 18, 19).

Výsledky analýzy vnitro- a mezidruhových vztahů u smrku a břízy znázorňují grafy na Obr. 20, 21. Vnitrodruhový vztah malých a velkých jedinců smrku je průkazně negativní v ploše A do vzdálenosti 5 m, nezávislý v ploše B, E a průkazně pozitivní v ploše C do vzdálenosti 4,5 m. V ploše D je mezi velikostně odlišnými skupinami tendence k pozitivnímu vztahu do vzdálenosti přibližně 5 m. Mezi malými a velkými jedinci břízy existuje průkazně pozitivní vztah ve všech plochách. V ploše E nebyl vnitrodruhový vztah břízy analyzován pro její malý počet.

Ve vztahu malých, vyvíjejících se jedinců břízy a velkých jedinců smrku převažuje, očekávaně vzhledem k světlomilnosti břízy, negativní vztah. Průkazně negativní vztah byl nalezen v ploše



LAPONSKO

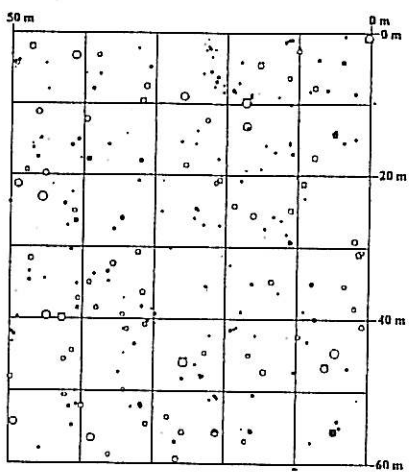


Obr. 17a. Výsledek analýzy K -funkce znázorňuje rozmístění všech živých stromů v plochách A až E lokality Hyypiökivalo (Laponsko). Silná křivka hodnot $L(h)$ vyjadřuje shlukovité (+L), náhodné či pravidelné (-L) uspořádání při různé vzdálenosti h (metr). Shlukovitost či pravidelnost je průkazná, když silná křivka přesáhne tenké křivky 99 %ho konfidenčního intervalu.

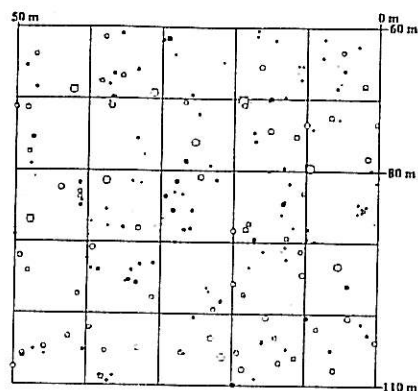
Obr. 17b. Výsledek $K_{1/2}$ -funkce znázorňuje prostorový vztah populací smrku (*Picea abies*) a břízy (*Betula pubescens*) na vzdálenosti 20 m, a to v ploše A - E studijního porostu lokality Hyypiökivalo. Silná čára značí pozitivní či negativní vztah, průkazný při překročení tenkých křivek 99 % konfidenčního intervalu.

A (2 až 7 m) a B (5,5 m), tendence k negativnímu vztahu a tedy vzájemnému vyloučení v ploše D a E. Naopak, průkazně pozitivní vztah byl zjištěn v ploše C na vzdálenost od 5 do 11 m (Obr. 20). Smrk snáší větší zastínění než bříza a jeho nárost je schopen růst pod jejím částečným zástínem. Mezi malými jedinci smrku a velkými jedinci břízy převažuje pozitivní vztah na ploše A, B, C. Nezávislý vztah byl zjištěn v ploše D s tendencí k vzájemnému vyloučení do 1,5 m (Obr. 21).

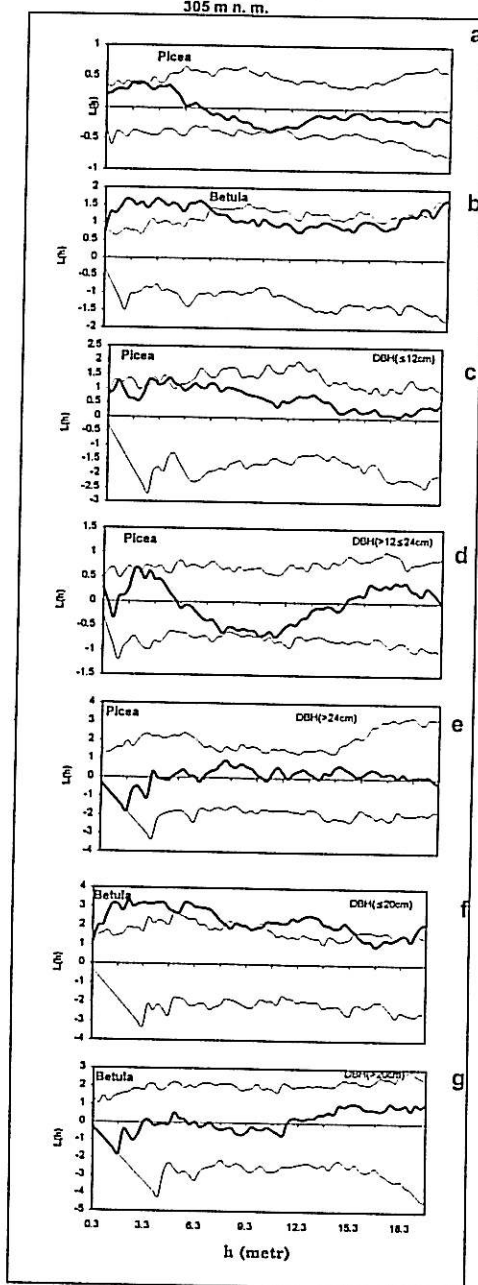
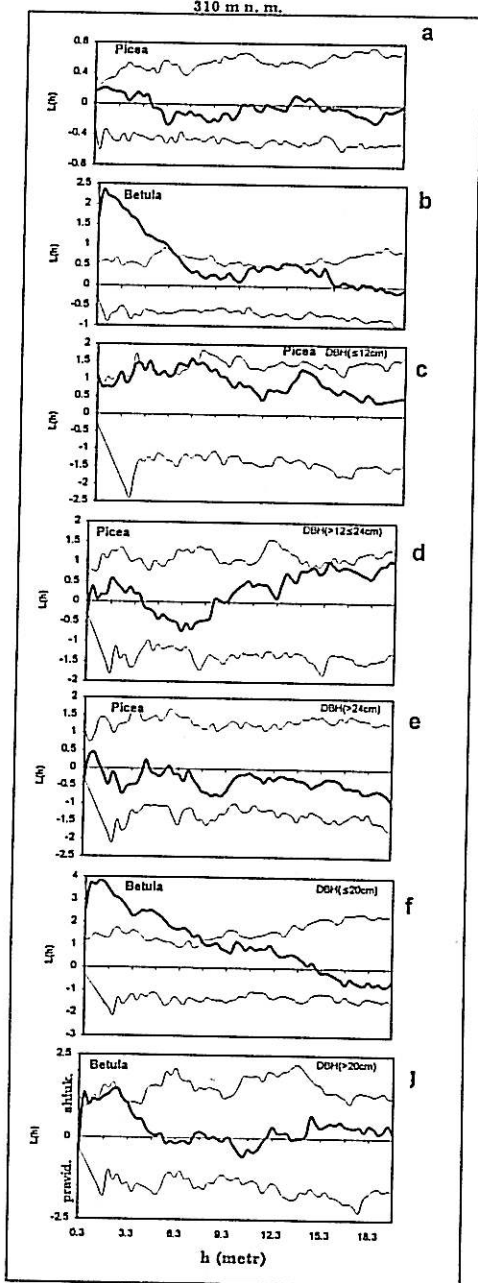
Převážně pozitivní vztah mezi mrtvými a živými jedinci, průkazný na krátké vzdálenosti, napovídá, že mortalita závisí na hustotě populace. V ploše A s největší hustotou živých stromů i největším počtem odumřelých jedinců byl vypočítán výrazně pozitivní vztah do vzdálenosti 4 m (Obr. 20, 21).



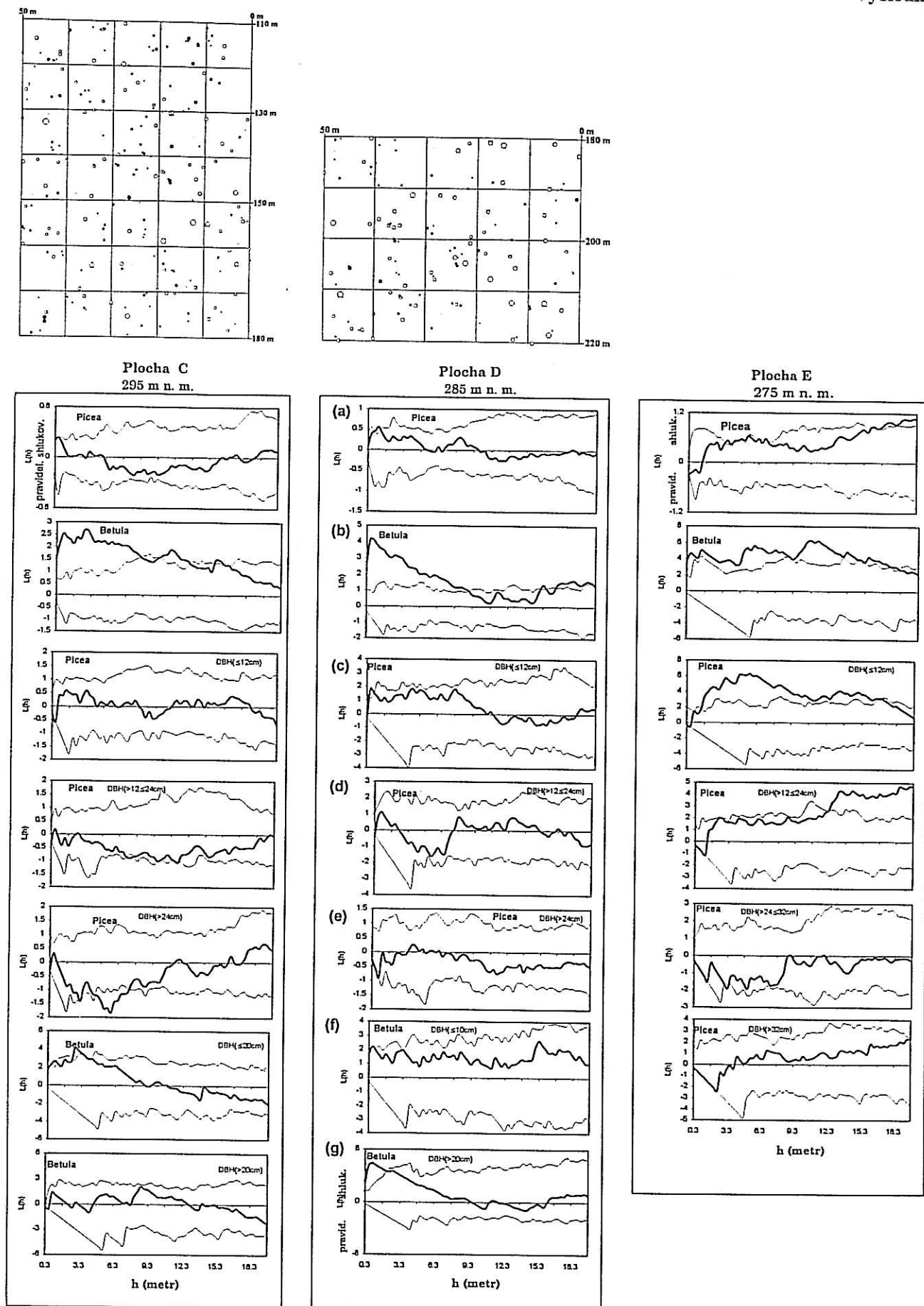
Laponsko - plocha A
310 m n. m.



Laponsko plocha B
305 m n. m.



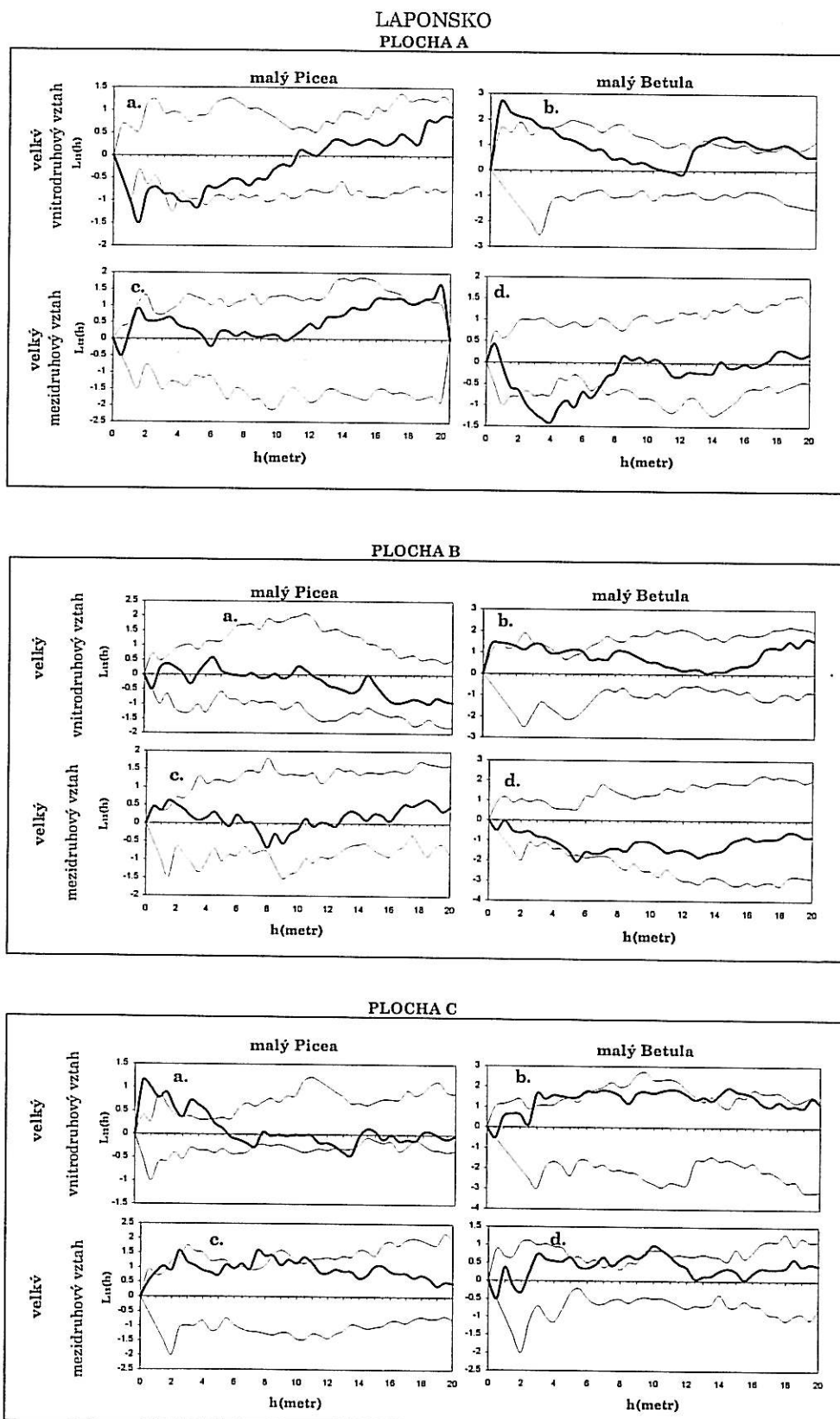
Obr. 18. Výsledek analýzy K-funkce znázorňuje prostorové rozmístění populace (a) smrku (*Picea abies*, živé stromy), (b) břízy (*Betula pubescens*) a průměrových tříd (DBH) obou druhů (c, d, e, f, g) v ploše A, B lokality Hyypiökivalo. Silná křivka hodnot $L(h)$ značí lukovité (+L), náhodné či pravidelné (-L) uspořádání. Rozmístění stromů dokumentují plánky nahoře, kde prázdné kolečka značí smrk, černé břízu.



Obr. 19. Výsledek analýzy K - funkce znázorňuje prostorové rozmištnění na vzdálenosti 20 m, a to u populací (a) smrku (*Picea abies*, živé stromy), (b) břízy (*Betula pubescens*) a průměrových tříd (DBH) obou druhů (c, d, e, f, g) v ploše C, D a E lokality Hyypiökivalo. Silná křivka hodnot $L(h)$ značí shlukovité (+L), náhodné či pravidelné (-L) uspořádání. Rozmištnění stromů dokumentují plánky nahoře, kde prázdné kolečka značí smrk, černé břízu.

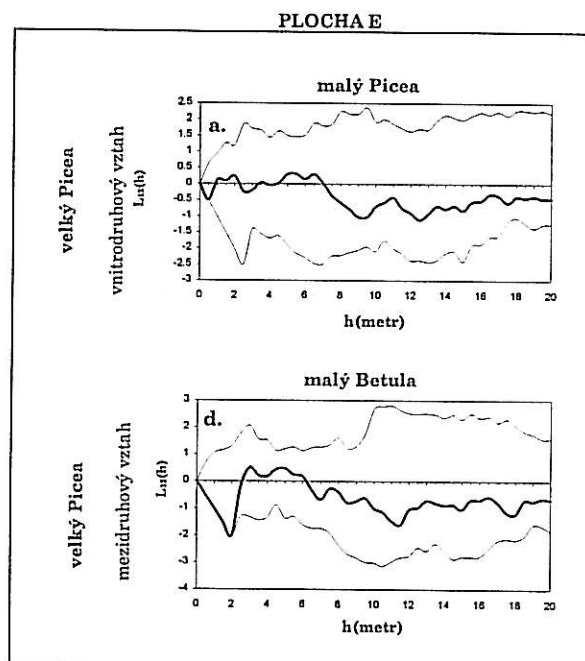
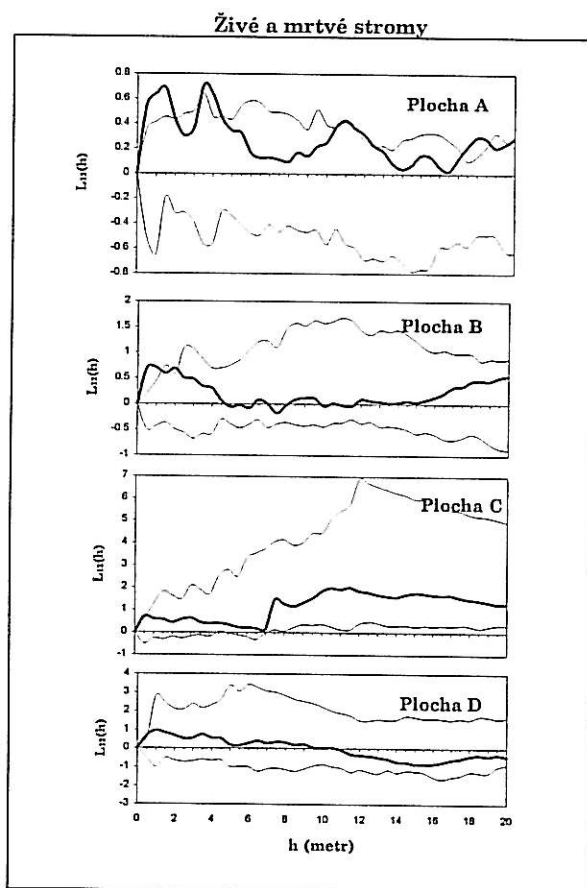
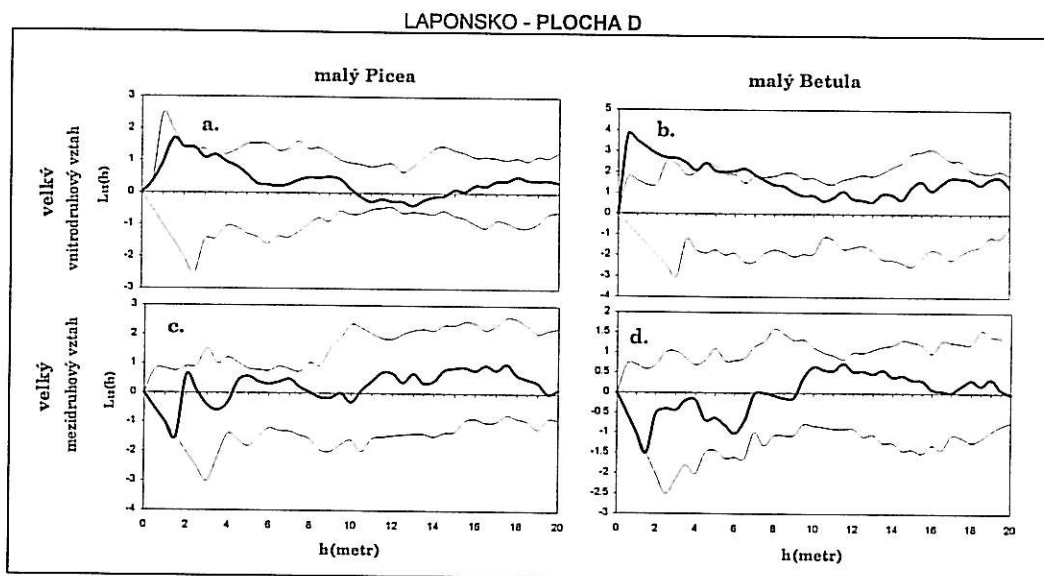
Obr. 20. Výsledky K_{12} -funkce znázorňují prostorové vztahy smrku (*Picea abies*) a břízy (*Betula pubescens*) v plochách A - C studijního porostu lokality Hyypiökivalo (Laponsko). Silná křivka grafu (hodnoty L_{12}) představuje *pozitivní* (kladné hodnoty L_{12}) či *negativní* (záporné hodnoty L_{12}) vztah vybraných skupin stromů na vzdálenosti 20 m [h (metr)]. Prostorový vztah je statisticky průkazný, když silná křivka překročí tenké křivky 99 % konfidenčního intervalu. Průběh silné křivky uvnitř konfidenčního intervalu značí nezávislý vztah. V grafech jsou znázorněny vztahy mezi:

- malými a velkými jedinci smrku (velký vs. malý *Picea*)
- malými a velkými jedinci břízy (velký vs. malý *Betula*)
- malými jedinci smrku a velkými jedinci břízy
- malými jedinci břízy a velkými jedinci smrku



Obr. 21. Výsledky K_{12} -funkce znázorňují prostorový vztah smrku (*Picea abies*) a břízy (*Betula pubescens*) na vzdálenosti 20 m, a to v ploše D a E studijního porostu lokality Hyypiökivalo (Laponsko). Silná čára značí pozitivní či negativní vztah, průkazný při překročení tenkých křivek 99 % konfidenčního intervalu. Testovány byly nejmenší a největší průměrové třídy:

- a. malí a velcí jedinci smrku
- b. malí a velcí jedinci břízy
- c. malí jedinci smrku a velcí jedinci břízy
- d. malí jedinci břízy a velcí jedinci smrku



Obr. 1. Výsledky K_{12} -funkce znázorňují prostorový vztah všech živých a mrtvých jedinců v plochách A - D studijního porostu v Laponsku. Silná čára značí pozitivní či negativní vztah, průkazný při překročení tenkých křivek 99 %ho konfidenčního intervalu.

5. DISKUSE

Prostorové rozmístění a prostorové vztahy mezi jedince v rostlinných populacích jsou častým námětem ekologických studií (např. Pielou 1977; Szwagrzyk et Czerwczak 1993; Haase et al. 1997). V mnoha případech lze totiž sledováním těchto charakteristik dokumentovat populační dynamiku i vnitrodruhové a mezidruhové vztahy v rostlinných společenstev (Vacek et Lepš 1996; Martens et al 1997). Mimoto prostorové uspořádání odráží, zejména v lesním společenstvu, stupeň vývoje stromového porostu (Kenkel 1988). Obdobnému zájmu přírodovědců se těší i alometrické vztahy u živých organismů (Gould 1966). Toto studium změn fyzikálních a fyziologických vlastností organismů vztahených k velikosti organismů je časté zejména v idiotaxonomii. Může však odhalovat i zajímavé vztahy ve vývoji organismů na daném stanovišti (například závislost výšky stromu na jeho výčetním průměru a změny tohoto vztahu podél gradientu nadmořské výšky; Šrůtek et Lepš 1994).

Srovnávací studie zahrnující rozsáhlejší území, resp. několik typů určitého ekosystému (např. lesa), tak časté není a je spíše vázáno na vzájemnou konfrontaci výsledků vlastního lokálního studia a poznatků z literatury (Oliver et Larson 1990; Hamilton et al. 1997).

V mém případě byla prostorová struktura a vzájemné vztahy jedinců v lesním porostu studována především u populací smrku ztepilého (*Picea abies*) v obou centrech rozšíření jeho evropského areálu (Anonymus 1972). V severské oblasti byla vybrána lokalita Hyypiökivalo ležící ve finském Laponsku nedaleko města Rovaniemi. Ve středoevropsko-balkánské části areálu je situována druhá lokalita, a to v oblasti slovenských Karpat v horském celku Nízkých Tater. Vlastní studie je zaměřena na jihovýchodní svah Velkého Gápeľa s velkým výškovým rozpětím. V jeho horní části porostlé smrkem jsou tedy klimatické podmínky srovnatelné s lokalitou Hyypiökivalo, kde leží sledovaný porost na krátkém nepřilíš strmém svahu. Vedle smrku byl také studován buk lesní (*Fagus sylvatica*) a bříza pýřitá (*Betula pubescens*).

V následující diskusi se pokusím odpovědět na hypotézy a otázky předložené v úvodu práce: (1) Na Velkém Gápeľu představuje výškový gradient s rozpětím 200 m n.v., zachycený studijní plochou, hlavní faktor změn v druhové struktuře a alometrických vztazích stromů. V této souvislosti však nelze opomíjet ani orientaci studovaného svahu a jeho podloží (Hamilton et al. 1997). V nadmořské výšce zhruba 1330 m přechází na krátké vzdálenosti (zhruba 50 m) bukový porost ve smrkový (srov. Sillinger 1933). Podobné náhlé změny vegetace na strmém výškovém gradientu popisuje Beals (1969) z hor Etiopie.

Studovaná plocha končí na horní hranici souvislého lesa (1420 m n. m.). Dále dochází ke značnému snižování hustoty porostu a poklesu počtu stromů přibližně až do výšky 1530 m n. m.. Na celém výškovém gradientu od montánního po subalpínský stupeň je vliv nadmořské výšky na morfologii stromů (např. výšku a dbh) patrnější než v části zachycené studijní plochou (Doležal 1996). Analýzou získaných dat však byly změny dendrometrických charakteristik stromů, tj. snižování výšky a výčetního průměru se stoupající nadmořskou výškou, jednoznačně prokázány. Hlavní příčinou těchto změn jsou především nižší průměrné roční teploty, jenž zkracují vegetační období a zpomalují rychlost růstu rostlin (Perry 1994; Hamilton et al. 1997). S nadmořskou výškou se také mění tvar stromů charakterizován alometrickým vztahem závislosti výšky stromů na dbh (McMahon 1973). Tento vztah je negativně ovlivněn stoupající nadmořskou výškou. Při stejném průměru jsou stromy ve vyšších nadm. výškách nižší, maximální výška porostu se tedy snižuje (srov. Šrůtek et Lepš 1994).

Naproti tomu na studovaném svahu lokality Hyypiökivalo, s mírným převýšením 50 metrů, zůstává maximální výška porostu přibližně stejná. Toto zjištění nám pro daný porost nepotvrzuje hypotézu, podle které ve vyšších zeměpisných šířkách dokáže malé převýšení výrazně ovlivnit růstovou schopnost stromů a tedy i jejich morfologii. (Kuusela 1990). Stejně jako v Nízkých Tatrách byl i na lokalitě Hyypiökivalo zjištěn úzký alometrický vztah mezi výškou a dbh stromů a jeho závislost na změnách nadmořské výšky. Nelze tedy zcela zamítnout výše uvedenou hypotézu. Maximální výška zůstává stejná, ale průměrná výška porostu se směrem nahoru po svahu snižuje. To je způsobeno zvyšujícím se podílem břízy s celkově menším vzrůstem ve srovnání se smrkem. Větší podíl břízy vyplývá ze stavu smrku ve stádiu dorůstání v němž má tato světlomilná dřevina obecně lepší růstové podmínky (Hannelius & Kuusela 1995).

Ze srovnání obou lokalit vyplývá obecně známá skutečnost, že ke snižování výšky a průměru stromů dochází nejen se zvyšující se nadmořskou výškou, ale také se zeměpisnou šířkou (Spurr & Barnes 1973; Kimmins 1987; Kuusela 1990; Perry 1994).

(2) Základní porostní charakteristiky zahrnující celkovou hustotu stromů, podíl odumřelých jedinců, výškovou, tloušťkovou i objemovou diferencovanost a v neposlední řadě i prostorové rozmístění odráží vývojový stupeň porostů (Spurr & Barnes 1973).

Vzhledem ke snaze předkládané studie zachytit vývojově odlišné části na celém 200 m výškovém gradientu byla studijní plocha na Velkém Gápele (2 ha) rozdělena na osm hypotetických částí (plochy A - H, 1420 - 1230 m n.m.) v nichž byly určeny základní porostní charakteristiky.

Stupeň vývoje smrkového porostu negativně ovlivňuje stoupající nadmořská výška, což dokumentuje také Vacek (1979) ze smrkového porostu na výškovém gradientu v Krkonoších. Na tatranském svahu je rozdíl patrný především mezi částmi porostu nad a pod horní hranicí souvislého lesa. Pod hranicí lesa (plocha B, C, D) není vliv nadmořské výšky natolik nepříznivý, aby zabránil vzniku zapojeného porostu s rovnoměrnou rozestupovou vzdáleností jeho největších jedinců. Ta je charakteristická pro stádium optima (Korpel 1989). Porost pod hranicí lesa prochází všemi stádii vývojového cyklu lesa počínaje regenerací, dorůstáním, stádiem optima a konče rozpadem lesa (Spurr & Barnes 1973; Korpel 1989). V současnosti se nachází v pokročilé fázi stádia optima až střední fázi rozpadu s lokálně nastupující novou generací. Odlišná je situace nad hranicí zapojeného lesa (plocha A), kde nepříznivé abiotické podmínky zabraňují stromům dosáhnout optimálního stádia růstu (srov. Hamilton et al. 1997). Porost je značně rozvolněný s tendencí k vytváření skupin stromů (Příloha - Obr. 23, 24). Negativní vliv větru a radiace ve vyšší nadmořské výšce na celkový přírůstek stromů během vegetační sezóny potvrdil Tranquillini (1979), který popisuje v této souvislosti i řadu ekofyziologických projevů dřevin (srov. Sakai & Larcher 1987).

Smrkový porost nad horní hranicí lesa připomíná svým vzhledem lesní porost laponské plochy ve stádiu dorůstání, ovšem s určitým rozdílem (Arno et Hammerly 1985). Tatranský porost nad hranicí lesa představuje blokové sukcesní stádium, zatímco laponský porost přechodové stádium smíšeného březo-smrkového lesa (plocha A, B, C) směřujícího pravděpodobně do stádia zapojeného lesa s převahou smrku (plocha D, E). Možnost laponského porostu dosáhnout stádia optima potvrzuje výskyt několika nejsilnějších přibližně stejně velikých jedinců ve všech částech studijní plochy přežívajících zde z minulého vývojového cyklu. Tito jedinci o průměru mezi 40 a 60 cm pak tvoří klimaxové stádium pozorované v jiných částech Hyypiökivala (Hyvärinen & Sepponen 1988; Kuusela 1990). O stavu dorůstání studované části lesa svědčí

převládající podíl jedinců menších a středních tloušťek i menší průměrná výška a dbh stromů ve srovnání s hodnotami vypočítanými pro celý porost lokality Hyypiökivalo (E. Murtola os. sdělení). Nadmořská výška nemá na laponské ploše, vzhledem k malému rozpětí, pravděpodobně výraznější vliv na vývojový cyklus jednotlivých částí jako je tomu u tatranského porostu nad horní hranicí souvislého lesa.

Vývojová stádia a fáze bukového porostu, a jim odpovídající charakter prostorové struktury se měnily a vzájemně prolínaly v úzkých plošných rámcích. Na relativně malých plochách o velikosti shluku až skupiny se střídaly podle tloušťky a výšky rozdílné porostní části, které na ploše větší než 0,2 ha představují výškově i tloušťkově výrazně diferencovanou strukturu (Obr. 6, 12; srov. Korpel 1989). V případě vyššího podílu jedle či smrku je trvání vývojových fází základních dřevin rozdílné. Hromadné dožívání jedné dřeviny na stejné ploše probíhá současně s růstovou prosperitou druhé dřeviny, čímž se horizontální i vertikální struktura stává ještě složitější (Perry 1994). Na studovaném tatranském svahu do nadmořské výšky zhruba 1330 m určuje strukturu a vývoj lesa především buk vzhledem k malému podílu jedle a smrku. Vertikální profil lesa se může rozložit do jedno- případně dvou či vícevrstevných skupin s tendencí k patrovitému vzhledu porostu (Obr. 7). Odlišný stupeň vývoje částí bukového lesa (plocha E - H) zahrnuje fázi stárnutí a sled fází rozpadu, v nichž se postupně zvýrazňuje nová generace, která se místy dostává do postavení střední vrstvy typické pro pokročilé stádium dorůstání (Obr. 6).

Za obecně velmi dobrý ukazatel vývojové fáze porostů je považován podíl odumřelých jedinců s různým stupněm rozložení a tloušťkovým zastoupením (Korpel 1989). V bukového porostu však mezi vývojovými fázemi nebyly výraznější rozdíly v počtu i tloušťkovém podílu odumřelých jedinců ve srovnání se smrkovým porostem (Tab. 1). Odumřelý buk se snadněji zlomí a padne a tedy se začíná i rychleji rozkládat. V pralesovitých podmínkách jedlovo-bukového stupně se padlý kmen buku rozloží přibližně po 15 letech, tedy 3- až 4-krát rychleji než smrk a jedle (Korpel 1989). Proto ve stádiu rozpadu bukového porostu (plocha E, H) nenastalo hromadění odumřelých stromů, jak tomu bylo ve stádiu rozpadu smrkového lesa (plocha C, D). Větší rozdíl než v celkovém množství odumřelého dřeva je v tloušťce odumřelých stromů a především jejich stupni rozkladu (srov. Korpel 1989). Ve fázi stárnutí (plocha G) byl zaznamenán vyšší podíl čerstvě padlých buků hrubších dimenzí. V místech dorůstání porostu do optimální velikosti (plocha F) s intenzivním zředováním převažují slabší kmeny s pokročilým rozkladem.

V našem případě je dokumentováno odumírání jedinců související pravděpodobně s přirozeným procesem stárnutí jedinců a s vnitro- a mezidruhovou konkurencí. Edmonds et al. (1993) uvádějí, že v jimi studovaných porostech dochází k odumírání vlivem nedefinovaného potlačení (konkurence, stárnutí apod.) průměrně v 56 % odumřelých jedinců. Choroby a hmyz se podílí na odumírání jedinců v 18 % a vítr v 12 %.

(3) Na základě porovnání vývojově odlišných částí porostu obou studovaných lokalit bylo zjištěno, že se stárnutím porostu dochází k postupné změně shlukovitěho rozmístění v náhodné až pravidelné. Změnu shlukovitěho rozmístění v náhodné až pravidelné považuje Perry (1994) za obecný trend ve vývoji rostlinných společenstev. K podobným závěrům dospěli Oliver & Larson (1990), kteří navíc srovnávali idealizovaný vývoj porostu s realnou situací ve studovaných lesích.

Vývojová stádia v lesích na obou lokalitách nebyla tvořena homogením porostem jedné velikostní skupiny, ale spíše vzájemně propojenými velikostně odlišnými jedinci či skupinami jedinců s různým prostorovým uspořádáním. Při vyšším podílu mladých jedinců nové generace

charakteristické pro pokročilé stádium rozpadu a počáteční stádium dorůstání měl celý porost spíše shlukovité uspořádání (srov. Oliver & Larson 1990). Tendenci k pravidelnému rozmístění bylo možné sledovat ve fázi optima a přilehlé fázi rozpadu porostu s vysokým podílem největších jedinců. Konvergenci k pravidelnému rozmístění stromového patra si mnoho autorů vysvětluje postupným odstraňováním slabších jedinců přirozenou mortalitou v důsledku konkurence o živiny, světlo a vodu, což vede k přibližně stejné vzdálenosti jedinců ve stádiu optimálního růstu (např.: Peet & Christensen 1987; Busing 1991; Edmonds et al. 1993; Martens et al. 1997).

S výjimkou porostu nad horní hranicí souvislého lesa, vykazovali největší jedinci stromového patra v bukovém i smrkovém porostu tatranské plochy náhodné až pravidelné rozmístění průkazné do vzdálenosti převážně 12 m. Vacek (1979, 1983) považuje rovnoměrnou rozestupovou vzdálenost za předpoklad pravidelného rozvoje korun jednotlivých stromů, a tím i optimálních růstových podmínek vedoucích ke stabilitě celého porostu. Nad hranicí souvislého lesa převládalo shlukovité rozložení všech jedinců způsobené především heterogenitou stanoviště, kterou podmiňují různé typy exogenních narušení (vliv větru a lavin) (Jeník 1961; Souza 1984). Kromě negativního vlivu může narušení, především středních intenzit, pozitivně ovlivnit obnovu lesa (Perry 1994). Souvislý porost travin (zejména *Calamagrostis villosa*, Příloha - Obr. 23) mezi skupinami stromů může být stržen lavinami, čímž se vytváří prostor pro ecesi a růst nových jedinců (Jeník 1961). K vytváření shlukovitého rozmístění též přispívají extrémní mikroklimatické podmínky (srov. Šrůtek & Lepš).

V laponském smíšeném porostu převládá shlukovité uspořádání všech jedinců, k němuž pravděpodobně značně přispívá rozmístění břízy. Shlukovitost břízy na krátké vzdálenosti do 2 m byla výsledkem vegetativního rozmnožování. Podobně Szwagrzyk & Czerwczak (1993) pozorovali u lípy srdčité (*Tilia cordata*) v Bělověžském pralese shlukovité rozmístění na malé vzdálenosti způsobené vegetativní reprodukcí. U smrkové populace převládá náhodné rozmístění, a to i u skupiny největších jedinců. Převážující nepřítomnost pravidelného rozmístění může vyplývat z převahy středně velkých jedinců stádia dorůstání. Tomppo (1986) uvádí pro klimaxový smrkový boreální les ve Finsku náhodné až pravidelné uspořádání.

V lesních porostech se často předpokládá shlukovité rozmístění na větší vzdálenosti (> 15 m) vyplývající z heterogenity stanoviště a mozaikovitě struktury vývojových stádií (Spurr & Barnes 1973; Koop 1989). Na obou studovaných plochách (Tatry, Laponsko) většinou nebyla zaznamenána tendence k shlukovitosti s rostoucí vzdáleností. Heterogenitu lesního porostu tvoří pravděpodobně mozaika mikrostanovišť (Koop 1986; Oliver & Larson 1990), příliš malých k viditelným změnám velkoplošného rozmístění. Struktura mikrostanovišť mění se během vývoje lesa podmiňuje vznik maloplošné mozaiky různě starých jedinců (Koop 1986). Velkoplošné stanovištní rozdíly, které by mohly ovlivnit prostorové rozmístění velkých stromů, nejsou pravděpodobně obvyklé v těchto typech lesa (Oliver & Larson 1990).

V obou studovaných lokalitách se prostorový vztah jedinců uvnitř i mezi populacemi jednotlivých druhů utvářel především v závislosti na stupni vývoje porostu, typu regenerace a vlivu nepříznivých abiotických podmínek. Nad horní hranicí souvislého lesa v Tatrách jsou pravděpodobně primární příčinou pozitivní vazby malých stromů na starší jedince nepříznivé podmínky vedoucí k vegetativní reprodukcí, či vývoji semenáčků pod ochranou starších jedinců, kde jsou mikroklimatické podmínky lokálně příznivější (srov. Ohsawa 1984; Šrůtek & Lepš 1994). Ochranu staršími jedinci využívá smrk i na dolní hranici svého výskytu, kde nepříznivé podmínky pro jeho obnovu představuje konkurenční tlak nastupujícího buku. Konkurence obou

dřevin je však zřejmě vzájemná a navíc malý buk je oslabován snižujícími se teplotami (Homma 1997), což společně vede k jeho pozitivní vazbě na starší jedince.

Průkazný negativní vztah mezi rozmístěním malých a velkých jedinců byl zjištěn v porostech obou ploch (Tatry, Laponsko), ovšem pouze v částech s výrazně odlišnými věkovými skupinami, vzájemně spíše oddělenými (přechod stádia rozpadu a dorůstání). To potvrzuje názor, že volná místa v porostu (gaps) mají velký vliv na regeneraci lesa (Duncan & Stewart 1991; Dahir & Lorimer 1996). Naproti tomu obecná představa rozdělení lesa na diskrétní volná a zapojená místa bez specifikace stupně vývoje porostu je přílišným zjednodušením studia lesní dynamiky (Busing 1991).

Ve smíšené zóně buku a smrku byly jejich populace nezávislé s tendencí k negativnímu vztahu na větší vzdálenosti. Tento výsledek je částečně shodný s prostorovým vztahem obou populací na lokalitě Stožec (Szwagrzyk & Czerwczak 1993), jehož příčinou bylo vývojové stádium s mozaikou míst hustě porostlých mladými smrky oddělenými od míst s přežívajícími exempláři buku. V přechodné smíšené zóně tatranského svahu je obdobný vztah výsledkem jiné situace. Nezávislost obou populací na krátké vzdálenosti je dána smíšeným porostem ve střední části přechodné zóny (Obr. 12; plocha E) s převahou nejstarších jedinců, zatímco tendence k negativnímu vztahu na delší vzdálenosti je způsobena převážnou absencí smrku v dolní a buku v horní části přechodné zóny.

Mezi populacemi dominantních druhů smrku a břízy v laponském lese a smrku a buku v tatranském porostu, nebyl zaznamenán průkazně negativní vztah na nejkratší vzdálenosti, z čehož lze předpokládat, že mezi nimi není přímý negativní vztah jako alelopatie (Obr. 12, 20, 21; Whittaker 1975). Průkazně negativní vztah na střední vzdálenosti okolo 6 m může být výsledkem nepřímého působení, jakým je konkurence o světlo, živiny a vodu (Peet & Christensen 1987). Negativní vztah na větší vzdálenosti často značí oddělenost populací danou stanovištními rozdíly (Oliver & Larson 1990).

Pozitivní vztah na krátké vzdálenosti byl zjištěn mezi mrtvými a živými jedinci především v hustších částech porostů obou lokalit (Laponsko Obr. 21; Tatry Obr. 12) s lokálními shluky, v nichž byli dominantní i potlačovaní jedinci (srov. Kenkl 1988; Vacek & Lepš 1996). Odumřelí jedinci menších průměrů byli pozorováni ve shlucích smrku i břízy. Výsledky podporují všeobecný předpoklad závislosti mortality na hustotě populace (Oliver & Larson 1990). Převážně nezávislý vztah mezi živými a mrtvými jedinci v bukovém porostu nemusí vždy znamenat náhodné odumírání. Přirozené zředování populace je hůře zachytitelné vzhledem k rychlému rozkladu buku (viz výše). Rychleji se rozkládají slabší jedinci a ti jsou také nejvíce vylučováni vnitrodruhovou konkurencí (Keddy 1989).

Srovnávací studium především prostorové struktury a vzájemných vnitro- a mezidruhových vztahů horského temperátního a boreálního lesa odhalilo, resp. potvrdilo obecně známé vlastnosti těchto ekosystémů (Kuusela 1990; Oliver & Larson 1990). Současně nastínilo možné směry dalšího studia, jako je regenerace porostů (generativní a vegetativní rozmnožování dřevin), competiční vztahy mezi mladými a starými jedinci v porostu, dlouhodobé sledování růstu jedinců apod.

6. LITERATURA

- Allaby, M. (1994). *The concise Oxford dictionary of ecology*. Oxford University Press.
- Andersen, M. (1992). Spatial analysis of two-species interactions. *Oecologia* (Berl.) 91: 134-140.
- Anonymus (1972). *Slovensko - Príroda*. Obzor, Bratislava.
- Anonymus (1988). *Prehľad mapových listů: Lesný hospodársky celok Ďumbier*. Ms. [Depon. In: LZ Čierny Balog].
- Arno, S.F. & Hammerly, R.P. (1985). *Timberline. Mountain and arctic forest frontiers*. The Mountaineers, Seattle.
- Bazzaz, F.A. (1996). *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press.
- Beals, E. W. (1969). Vegetational changes along altitudinal gradient. *Sciencia* 165: 981 - 985.
- Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979). *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag, Berlin.
- Bunnell, F.L. & Vales, D.J. (1990). Comparison of methods for estimating forest overstory cover: differences among techniques. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 101-107.
- Busing, R.T. (1991). A spatial model of forest dynamics. *Vegetatio* 92: 167-179.
- Dahir, S.E. & Lorimer, C.G. (1996). Variation in canopy gaps formation among developmental stages of northern hardwood stands. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1875 - 1892.
- Diggle, P.J. (1983). *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London..
- Doležal, J. (1996). *Analýza vegetace podél gradientu nadmořské výšky v Nízkých Tatrách..* Ms. (Bakalářská práce. Depon. in: Společná knihovna AV ČR a BF JU, České Budějovice).
- Dubrasich, M.E., Hann, D.W. & Tappeiner II, J.C. (1997). Methods for evaluating crown area profiles of forest stands. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 385-392.
- Duncan, R.P. (1991). Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. *Journal of Ecology* 79: 1073 - 1084.
- Duncan, R.P. & Stewart, G.H. (1991). The temporal and spatial analysis of tree age distributions. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1703-1710.
- Duncan, R.P. (1989). *Spatial analysis programmes*. Ms. (Depon. in: School of forestry. University of Cantenbury. Christchurch. New Zealand).
- Edmonds, R.L., Thomas, T.B. & Maybury, K.P. (1993). Tree population dynamics, growth, and mortality in old-growth forests in the western Olympic Mountains, Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 512-519.
- Gould, S.J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Review* 41: 587-640.
- Haase, P. (1995). Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6: 575-582.
- Haase, P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C. & Incoll, L.D. (1997). Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 8: 627 - 634.
- Hamilton, L.S., Gilmour, D.A. & Cassells D.S. (1997). Montane forests and forestry. In: Messerli, B. & Ives, J.D. (eds), *Mountains of the world*. pp: 281-311, The Parthenon Publishing Group, New York.
- Hannelius, S. & Kuusela, K. (1995). *Finland the country of evergreen forest*. Forssa Printing House Ltd. Tampere.
- Hara, T., Kimura, M. & Kikuzawa, K. (1991). Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of *Abies veitchii*, *A. mariesii* and *Betula ermanii*. *Journal of Ecology* 79: 1085-1098.
- Hatton, T.J. (1989). Spatial analysis of a subalpine heath woodland.. *Australian Journal of Ecology* 14: 621 - 633.

- Hejný, S. & Slavík, B. (eds)(1988). *Květena ČSR 1*. Academia, Praha.
- Holý, D. (1973). *Hodnotenie klimatických pomerov Nízkých Tater*. Jasná.
- Homma, K. (1997). Effects of snow pressure on growth form and life history of tree species in Japanese beech forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 781-788.
- Hyvärinen, V. & Sepponen, P. (1988). Tree species history and local forest fires in the Kivalo area of Northern Finland. *Folia Forestalia* 720: 1-26 (in Finnish).
- Jeník, J. (1961). *Alpínská vegetace Krkonoš, Kralického Sněžníku a Hrubého Jeseníku*. Nakladatelství ČSAV, Praha.
- Keddy, P.A. (1989). *Competition*. Chapman & Hall, London.
- Kenkl, N.C. (1988). Pattern of self-thinning in jack pine: Testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- Kimmins, J.P. (1987). *Forest ecology*. Macmillan Publishing Company, New York.
- Koop, H. (1989). *Forest dynamics. SILVI-STAR: A comprehensive monitoring system*. Springer, Berlin.
- Korpel, Š. (1989). *Pralesy Slovenska*. Veda. SAV. Bratislava.
- Kutílek, M., Němeček, J. & Smolíková, L. (1989). *Pedologie a paleopedologie*. Akademie. Praha.
- Kuusela, K. (1990). *The Dynamics of Boreal Coniferous Forests*. Sitra, Helsinki.
- Lahtelä, M., Hotanen, J.R. & Sepponen, P. (1996). Understorey vegetation in fresh and herb-rich upland forests in Southwest Lapland. *Silva Fennica* 30: 11-29.
- Legendre, P. & Fortin, M. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107 - 138.
- Martens, S.N., Breshears, D.D., Meyer, C.W. & Barnes, F.J. (1997). Scales of above-ground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. *Journal of Vegetation Science* 8: 655-664.
- McMahon, T. (1973). Size and shape in biology. *Science* 179: 1201-1204.
- Ohsawa, M. (1984). Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Vegetatio* 57: 15-52.
- Oliver, C.D. & Larson, B.C. (1990). *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, New York.
- Packham, J.R., Harding, D.J.L., Hilton, G.M. & Stuttard, R.A. (1992). *Functional ecology of woodlands and forests*. Chapman and Hall, London.
- Parker, A.J. & Parker, K.C. (1994). Structural variability of mature longpole pine stands on gently sloping terrain in Taylor Park Basin, Colorado. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 2020-2029.
- Peet, R.K. & Christensen, N.L. (1987). Competition and tree death. *BioScience* 37: 586-595.
- Perry, D.A. (1994). *Forest ecosystems*. The John Hopkins Univ. Press. Baltimore.
- Philip, M.S. (1994). *Measuring trees and forests*. CAB International, Wallingford.
- Pielou, E.C. (1977). *Mathematical ecology*. John Wiley. New York.
- Ripley, B.D. (1981). *Spatial statistics*. John Wiley, New York.
- Rothmaler, W., Schubert, R. & Vent, W. (1990). *Excursionsflora von Deutschland. Band 4. Kritischer Band*. Volk und Wiessen Verlag, Berlin.
- Sakai, A. & Larcher, W. (1987). *Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stree*. Springer-Verlag, Berlin.
- Shugart, H.H. (1984). *A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models*. Springer-Verlag, Berlin.
- Sillinger, P. (1933). *Monografická studie o vegetaci Nízkých Tater*. Praha.
- Smith, W.R., Farrar, R.M., Murphy, P.A., Zeiser, J.L., Meldahl, R.S. & Kush, J.S. (1992). Crown and basal area relationships of open-grown southern pines for modeling competition and growth. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 341-347.
- Souza, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 335 - 392.
- Spurr, S.H. & Barnes, B.V. (1973). *Forest ecology*. The Ronald Press Company, New York.

- Stewart, G.H. & Rose, A.B. (1990). The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forest, New Zealand. *Vegetatio* 87: 101 - 114.
- Stohlgren, T.J. (1993). Spatial patterns of giant sequoia (*Sequoiadendron giganteum*) in two sequoia groves in Sequoia National Park. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 120-132,
- Szwagrzyk, J. & Czerwczak, M. (1993). Spatial patterns of trees in natural forest of East-Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 4: 469-467.
- Šrůtek, M. & Lepš, J. (1994). Variation in structure of *Larix olgensis* stands along altitudinal gradient on Paektu-san, Changbai-shan, North Korea. *Arctic and Alpine Research* 26: 166-173.
- Tomppo, E. (1986). Models and methods for analysing of spatial pattern of trees. *Comm. Inst. For. Fenn.* 138: 1 - 65
- Usher, M.B. (1987). Modeling successional processes in ecosystems. In: Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwaeds, P.J. (eds), *Colonization, succession and stability*, pp. 31-55. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Vacek, S. & Lepš, J. (1996). Spatial dynamics of forest decline: the role of neighbouring trees. *Journal of Vegetation Science* 7: 789-798.
- Vacek, S. (1979). *Struktura a vývoj autochtonní smrčiny*. Ms. [depon In: katedra botaniky, PpF UK Praha]
- Vacek, S. (1983). Morfologická proměnlivost autochtonních smrkových populací v Krkonoších. *Lesnictví* 29: 265-284.
- Vacek, S. (1984). Ekologické souvislosti poškození v porostech na horní hranici lesa v Krkonoších. *Opera Corcontica* 21: 157-165.
- Vacek, S. (1987). Morfologická proměnlivost buku lesního v Krkonoších. *Zprávy lesnického výzkumu* 32: 1-6.
- Vacek, S., Balcar, Z. & Jurásek, A. (1984). Struktura původních bučin ve východních Krkonoších. *Lesnictví* 30: 767-782.
- Van Hulst, R. (1980). Vegetation dynamics or ecosystem dynamics: dynamic sufficiency in succession theory. *Vegetatio* 43: 147-151.
- Vyskot, M. et al. (1971). *Základy růstu a produkce lesů*. SZN, Praha.
- Walter, H. (1983). *Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere*. Springer -Verlag, Berlin.
- Ward, J.S. & Stephens, G.R. (1996). Influence of crown class on survival and development of *Betula lenta* in Connecticut, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 277-288.
- Whittaker, R.H. (1975). *Communities and ecosystems. 2nd edition*. Macmillan Publ., New York.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical analysis. 2nd edition*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

PŘÍLOHA

Půdní poměry na horském jihovýchodním svahu Velkého Gápeľa (Nízké Tatry).

Zkratky půdních horizontů značí:

L - nerozložený opad (litr)

F - částečně rozložený opad, který lze identifikovat; podíl amorfnní hmoty se pohybuje od 10 do 70 %

H - amorfnní hmota zaujímá více než 70 % s částečným minerálním podílem

E - eluviální albikový horizont

Bh až Bs - iluviální horizonty

Přechod F-H značí organominerální horizont.

Půdní sonda č.1

Sonda byla umístěna v nadmořské výšce zhruba 1500 m na horní hranici souvislého smrkového lesa. Substrátem jsou svahoviny a skalní výchozy na nichž se tvoří hnědé lesní půdy a lithosol.

horizont	barva	mocnost (cm)	skelet %
L		4 - 3	
FH		3 - 0	5
A		0 - 10	20
B	tmavě rezivohnědý	10 - 25	35
B	světle žlutorezivý	25 - 45	65
B	světle šedožlutý	45 - 80	75
B	tmavě šedožlutý	> 80	75

Půdní sonda č.2

umístěná v bukovém horském porostu (1250 m n. m.), substrátem jsou svahoviny na nichž jsou vyvinuté hnědé lesní půdy. Při úpatí svahu v blízkosti potoka jsou oglejené formy jiných půdních typů.

horizont	barva	mocnost (cm)	skelet %
L		15 - 11	20
F	černohnědý	11 - 4	35
H	hnědý	4 - 0	40
A	šedohnědý	0 - 5	50
B	žlutohnědý	5 - 25	75
B	rezivohnědý	25 - 50	75 - 80
B	světle žlutookrový	50 - 80	75 - 80

Horizonty F, H jsou promíchané vlivem eroze pohyblivého svahu

Půdní poměry na studijní ploše lokality Hyypiökivalo (Laponsko)

Na studijní ploše jsou substrátem glacialní sedimenty. Půdním typem jsou podzoly. V rámci celého svahu se kompaktnost a tím i propustnost B podzolového horizontu měnila, čímž byla zvětšena heterogenita jinak dosti stejnorodých horizontů.

Půdní sonda č. 1 (horní část plochy- 305 m n. m.)

- morenový substrát s podzolem na plošině až mírném svahu.

horizont	barva	mocnost (cm)	skelet (%)
L		< 1cm	1
F		1 - 7	
H		7 - 0	2
E	bíla	0 - 8	30
Bh	čokoládově hnědý	8 - 11	25
Bs	rezivooranžový	11 - 26	25
Bs	žlutošedý	26 - 44	28
Bs	šedý	44 - 64	35
Bs	šedý	67 - 100	

Přechody horizontů:

H E.....ostrý
E Bh....ostrý
Bh Bs....mírný

Půdní sonda č. 2

- podzol s dobře vyvinutým ortsteinem na mírném svahu

horní polovina sondy

horizont	barva	mocnost (cm)	skelet. (%)
L		8 - 7	5
F		7 - 3	
H		3 - 0	
E	bělošedý	0 - 18	15
Bh		18 - 24	35
Bs	rezivohnědý	24 - 37	35
Bs		37 - 60	35
Bs	rezivokrový	60 - 80	25
Bs	šedý	80 - 120	25

dolní polovina sondy

horizont	mocnost (cm)	skelet. %
LF	6 - 4	5
H	4 - 0	
E	0 - 30	15
Bh	30 - 40	35
Bs	40 - 60	35
Bs	60 - 80	35
Bs	80 - 110	25

Přechody horizontů:

E Bh.....ostrý
Bh Bs.....pozvolný difúzní
Bs.....pozvolný

Půdní sonda č. 3

- podzol bez ortsteinu s náznaky kompaktních spodikových horizontů

horizont	barva	mocnost (cm)	skelet %
L		< 1cm	1
F		7 - 4	
H		4 - 0	2
E	šedobílý	0 - 10	30
Bh	rezavý	10 - 13	25
Bs	rezivožlutý	13 - 17	25
Bs	světle žlutý	27 - 45	28
Bs		45 - 60	35
Bs	šedý z načervenalým pískem	60 - 90	
Bs	šedý jíl - horní část	90 - 120	

Přechody horizontů:

E Bh.....ostrý

Bh Bs....zřetelný

Půdní sonda č. 4 (dolní část pl. - 280 m n. m.)

horizont	barva	mocnost (cm)	skelet %
L			
F		4 - 0.5	
H		0.5 - 0	
E	šedobílý	0 - 15	20
Bh	rezavý	10 - 13	25
Bs	rezivožlutý	15 - 23	25
Bs	světle žlutý	23 - 38	25
Bs		38 - 68	28

Plocha

A	1	2	3	4	5
	6	7	8	9	10
	11	12	13	14	15
	16	17	18	19	20
	21	22	23	24	25
B	26	27	28	29	30
	31	32	33	34	35
	36	37	38	39	40
	41	42	43	44	45
	46	47	48	49	50
C	51	52	53	54	55
	56	57	58	59	60
	61	62	63	64	65
	66	67	68	69	70
	71	72	73	74	75
D	76	77	78	79	80
	81	82	83	84	85
	86	87	88	89	90
	91	92	93	94	95
	96	97	98	99	100
E	101	102	103	104	105
	106	107	108	109	110
	111	112	113	114	115
	116	117	118	119	120
	121	122	123	124	125
F	126	127	128	129	130
	131	132	133	134	135
	136	137	138	139	140
	141	142	143	144	145
	146	147	148	149	150
G	151	152	153	154	155
	156	157	158	159	160
	161	162	163	164	165
	166	167	168	169	170
	171	172	173	174	175
H	176	177	178	179	180
	181	182	183	184	185
	186	187	188	189	190
	191	192	193	194	195
	196	197	198	199	200

Příloha ke kapitole 3.1. Sběr dat

Schéma celkové studijní plochy o rozloze 2 ha na Velkém Gápele. Číslovány jsou základní čtverce 10 x 10 m. Dílčí plochy pro statistické zhodnocení jsou odlišeny písmeny A - H a jejich hranice jsou vyznačeny silnou čarou. Nárostový jedinci byli lokalizováni v ploškách 5 x 5 m, jejichž umístění uvnitř základních čtverců je znázorněno v dílčí ploše A. Na laponské lokalitě byla použita stejná metodika.

Obr. 22. Orientační měření průměrů dvou kmenů smrku srostlých na bázi (Velký Gápel' - horní hranice lesa).



Půdní profil v boreálním lese s výrazným vyběleným (albikovým) horizontem.



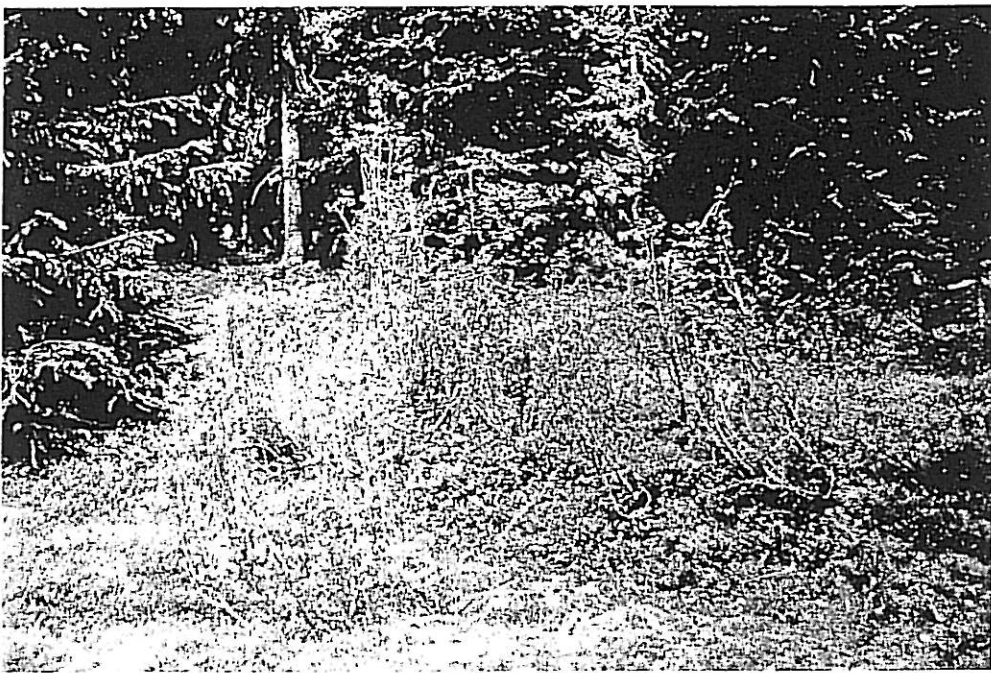


Obr. 23. Horní hranice lesa na Velkém Gápelu (Nízké Tatry). Rozvolněný smrkový porost se zapojeným bylinným patrem s převahou *Calamagrostis villosa* (nahore); růstová forma smrku (dole).



Obr. 24. Polykormon buku lesního v n. v. 1430 m ;Velký Gápel, Nízké Tatry.





Obr. 25. Stromové patro (*Picea abies*), keřové patro (*Juniperus communis*) a bylinné patro (*Cornus suecica*) v boreálním lese (Hyypiökivalo, Laponsko).