

## Lekce 5B Biotické složky prostředí

1. živočichové (ochranné mechanismy rostlin, role zvířat v životních cyklech rostlin, vliv velkých býložravců),
2. lesní společenstvo (koncepty společenstva, struktura lesního společenstva),
3. hlavní lesní typy a jejich vztah ke klimatu (změny struktury lesa podél zeměpisné šířky, délky a nadmořské výšky).

### 5.2. Lesní společenstvo a jeho struktura

Definice:

**společenstvo** – soubor organismů žijících na určité ploše v určité době; mluvíme-li o rostlinách, jde nám o **rostlinné společenstvo**; mluvíme-li o organismech, jde o **biotické společenstvo** nebo **biom**.

Faktory ovlivňující strukturu rostlinných společenstev:

1. Koncepte nik (niche concept)
2. Druhová rozmanitost (species diversity) (viz Lekce 10)
3. Druhová početnost (species abundance)
4. Interakce mezi organismy (konkurence, mutualismus)
5. Fyzická struktura společenstva
6. Sukcese (viz Lekce 11)
7. Dynamika rostlinných společenstev (viz lekce 11)

#### 5.2.5. Fyzická struktura rostlinného lesního společenstva a související faktory

##### 5.2.5.1. Obecná charakteristika

V přístupu k lesnímu ekosystému nebo jeho částem, jakými jsou porosty, je vhodné uvažovat stromy jako součást celé potravní sítě s jejími trofickými hladinami (Fig. 1.3., Packham et al. pp. 13).

V lesním ekosystému lze rozlišit 3 subsystémy (Fig. 1.4., Packham et al. pp. 13):

- a) subsystém zelených rostlin,
- b) subsystém býložravců,
- c) subsystém rozkladačů.

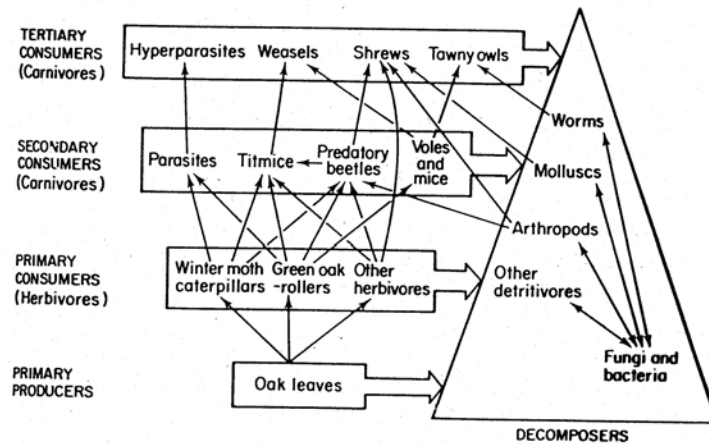


Figure 1.3 Simplified food web based on oak at Wytham Wood, near Oxford. (Data from Varley, 1970.) Note the two-way interactions among the decomposers.

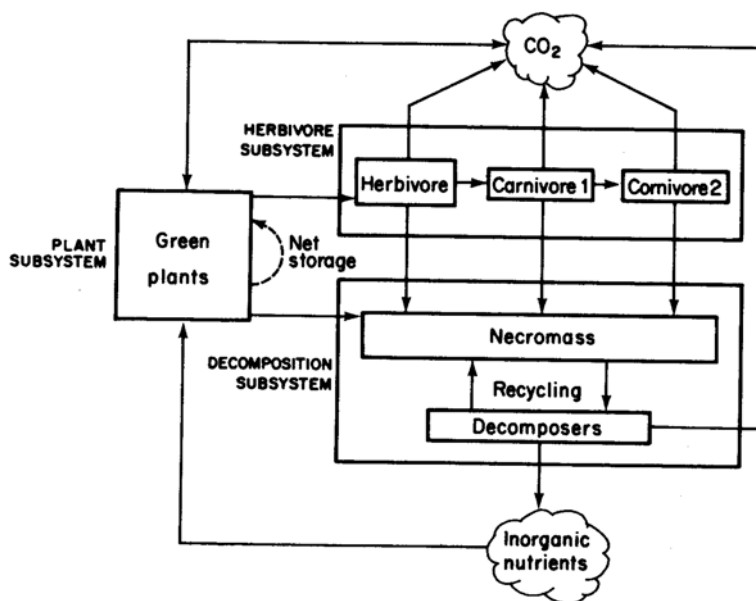


Figure 1.4 A generalized model of the woodland ecosystem showing the three subsystems. Arrows indicate major transfers of matter between organic matter pools (rectangles) and to and from inorganic pools ('clouds'). (Modified from Swift *et al.*, 1979.)

### Zelené rostliny

Výsledkem fotosyntézy zelených rostlin je hrubá primární produkce ve formě jednoduchých cukrů, ty mohou být syntetizovány na rostl. tkáně, zásobní látky a sekundární metabolity. Tyto transformace vyžadují energii, která se uvolňuje

dýcháním při rozkladu organické hmoty za současné produkce CO<sub>2</sub>. Přitom se uvolňuje teplo odcházející do atmosféry. Množství C skutečně zabudovaného do rostlin se nazývá čistá primární produkce (rozdíl mezi příjmem C ve fotosyntéze a ztrátami během budování těla a dýchání). Ztráty při dýchání jsou veliké (velký podíl nefotosyntetizujících tkání, neboť dospělé stromy mají 1 až 5% listoví). Všechny tkáně stromu jsou dostupné pro další dva subsystémy.

### ***Býložravci***

Spotřebovávají živé tkáně rostlin (listy, květy, plody, části kořenů a dřevo) -> přeměna na výkaly (ztráta ze systému); ztrávené části potravy se však podílejí na druhotné produkci reprezentované tvorbou tkání těla býložravce a jeho potomstva; současně ztráty energie dýcháním zvířat.

Energie dostupná ve tkáních býložravců je využita masožravci a parazity a je tedy progresivně spotřebovávána (kálením a dýcháním) na vyšších hladinách potravního řetězce. Běžná využitelnost energie v terestrických potr. řetězcích je asi 10%.

### ***Rozkladači***

Na dekompozici se podílejí jak biotické, tak abiotické faktory:

- **rozkladači** žijící na odumřelé organické hmotě (nekromase) jsou mikroby (mikroflora - houby a bakterie) a živočichové (členovci, červi, měkkýši a prvoci). Součástí nekromasy jsou odumřelé části z předešlých dvou subsystémů i zbytky těl rozkladačů. Nekromasa je zdrojem energie a živin,
- **požáry, prosakující voda, vysychání a zamokřování** => možnost doplnění nebo náhrada aktivity rozkladačů.

### **5.2.5.2. Fyzická struktura rostlinného společenstva**

Rostlinná společenstva vykazují širokou paletu trojrozměrných struktur a značnou prostorovou heterogenitu:

- životní formy ve společenstvech (viz [Lekce 2](#)),
- vertikální struktura společenstev (také viz výška dřevin),
- prostorová struktura společenstev,
- alelopatie a prostorová struktura,

### **5.2.5.3. Konkurence jako faktor výrazně ovlivňující fyzickou strukturu společenstva**

Definice (Grubb 1985):

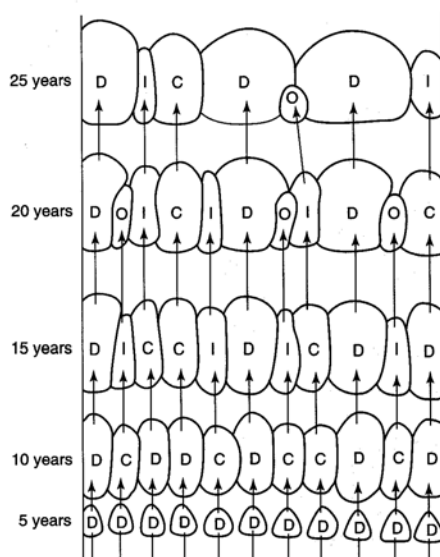
Vzájemný nesymbiotický vztah mezi dvěma druhy, které jsou schopny během svého celého životního cyklu osidlovat jedno stanoviště.

Změny ve struktuře a složení lesního společenstva jsou výsledkem **a)** trvalých snah jednotlivých stromů získat více prostoru v korunové i kořenové úrovni a **b)** uvolňováním prostoru odumíráním jiných jedinců.

Konkurence mezi jedinci téhož druhu (**vnitrodruhová k.**) neovlivňuje druhové složení lesa a nemá přímý vliv na vývoj (sukcesi) změn jednoho typu lesa v jiný na rozdíl od **mezidruhové konkurence**. Rychlost výměny druhů postupně během sukcese klesá až po ustálení skupiny druhů, které mají vzájemně se doplňující ekologické role ve společenstvu => **pozdní sukcesní stádium (late successional forest)**.

Konkurence probíhá ve stejnověkových i různověkových porostech a podrostu lesa.

Zejména porosty po požárech (lávové proudy na Havaji, *Metrosideros polymorpha*; [dia 454, 460, 479, 481, 486, 490](#) *Abies mariesii*, Japonsko) a povodních a vytvářejí **stejnověké porosty (even-aged stands)**, které vykazují téměř stejný věk, výšku a DBH jedinců. Konkurence o světlo, živiny a vody je závislá na hustotě jedinců ([Fig. 15.11.](#), Barnes et al. pp. 388).



**Figure 15.11.** Differentiation of trees of a pure even-aged stand into crown classes. D, dominant; C, codominant; I, intermediate; O, oppressed (suppressed). (After Smith *et al.*, 1997. Reprinted from *The Practice of Silviculture* by D. M. Smith, B. C. Larson, M. J. Kelty, and P. K. S. Ashton, © 1997 by John Wiley & Sons, Inc. Reprinted with permission of John Wiley & Sons, Inc.)

Postupně někteří jedinci (vliv faktorů prostředí a genetických dispozic) rostou rychleji, vytvářejí větší koruny na úkor jiných, které jsou postupně přerůstány a hynou. Kořenová konkurence je silnější neboť jedinec si může v půdě konkurovat najednou s několika stovkami dalších stromů na rozdíl od nadzemních částí.

Z hlediska životního cyklu stromů lze hovořit o určité dominantní strategii dřevin uplatňované během jejich života ([Fig. 15.11.](#), Barnes et al. pp. 388). Z hlediska aktuálního postavení stromu v porostu lze rozlišit několik výškových tříd stromů, většinou 5 až 6 tříd ve stejnověkém porostu ([Fig. 1.7.](#), Packham et al. 31, Barnes et al. pp. 387-388):

1. **dominantní stromy** - rostoucí nad průměrnou korun. úrovní s dostatkem světla ze zhora a částečně ze stran,
2. **subdominantní s.** - kratší než předešlé, mají dostatek světla ze zhora, jsou mírně omezovány ze stran dominantními jedinci; třída 1 a 2 tvoří hlavní stromové patro,
3. **střední s.** - dostávají přímé světlo dírami v porostu, jsou menší a ovlivňované boční konkurencí vyšších stromů,
4. **potlačené s.** - jsou překryté stromy předešlých výškových tříd, světlo je filtrováno přes koruny ost. stromů, popř. se vyskytují sluneční skvrny; trpí silnou konkurencí vyšších stromů, jsou slabé a postupně odumírají,
5. **mrtvé stromy** - mnoho v hustých porostech.

V nestejnověkých porostech lze nalézt tzv. "vlčí stromy (wolf trees)" - největší dominanty bez účinné boční konkurence, silně zavětvené se širokými korunami, omezující nižší jedince (dia např. stromů porostního pláště)

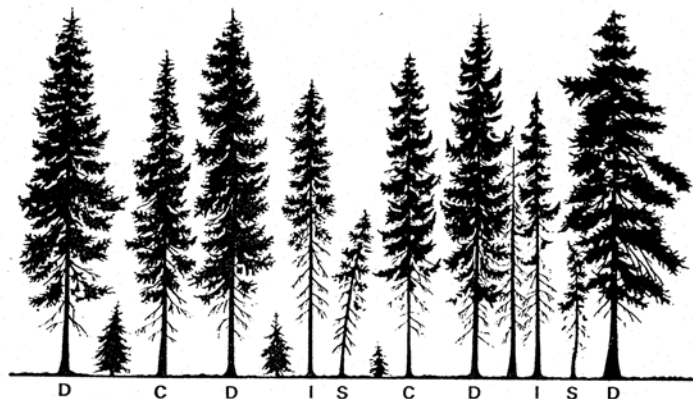


Figure 1.7 Even-aged crown classification in a stand of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) as it grows with naturally regenerating saplings (unlabelled) in the Wyre Forest, England. The tree on the extreme right, adjacent to a glade, is as close to a wolf tree as occurs in this area of Worcestershire. The tree fourth from the right is dead. D, dominant; C, co-dominant; I, intermediate; S, suppressed.

Staré lesní jehličnaté, listnaté nebo smíšené porosty (**old-growth forests**) bývají různověké (např. rozsah věku na 1 ha může být až 300 let), s diverzifikovanou velikostní strukturou. Často mohou být různověké porosty tvořeny stejnověkými skupinami stromů.

Znalost distribuce věkových tříd různých stromových druhů v porostu může odhalit obecný trend vývoje populací druhů v porostu. Je třeba však znát poslední podstatné disturbance porostu (např. požár) a jejich umístění v čase (Fig. 15.12., Barnes et al. pp. 389).

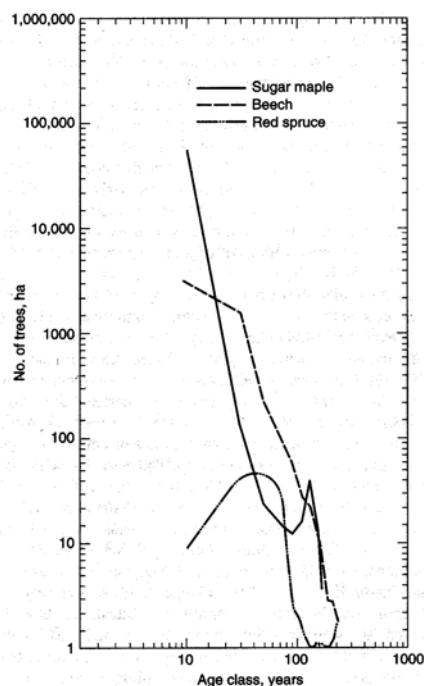


Figure 15.12. Numbers of trees per hectare (log scale) in an old-growth northern hardwood forest over midpoints of 20-yr age classes (log scale) for sugar maple, beech, and red spruce. (After Leak, 1975. Reprinted with permission of the Ecological Society of America.)

Ve **Fig. 15.12.** *Acer saccharum* a *Fagus grandifolia* vykazují značný pokles v populaci, kdy se objevuje mnoho vytrvávajících semenáčů v zastíněném podrostu, mnoho starších jedinců přežívá také, včetně několika přerůstavých veteránů. *Picea rubens* vykazuje nedostatek přežívajících semenáčů a postupné vyloučení (vyhynutí) starších jedinců z porostu.

### **Vertikální struktura**

V. struktura je jedním z výsledků konkurence mezi jedinci a druhy. Vertikální struktura patrovitého lesa (např. **Fig. 1.1.**, Packham et al. pp. 6):

- dominantní patro přerůstavých stromů,
- několik subdominantních pater tvořených mladými jedinci druhu dominantního patra a dospělými jedinci ostatních druhů, které nejsou schopny dorůst do patra dominantních stromů,
- patra vysokých a nízkých keřů,
- patra vysokých a nízkých bylin a trav aj.,
- zemní patra mechů, jätrovek a lišejníků.

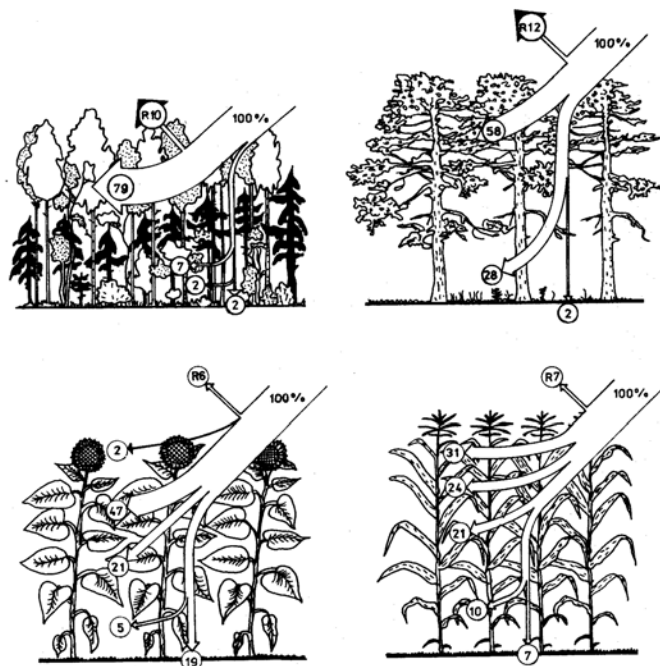
Druhy jednotlivých pater jsou geneticky adaptované nebo přizpůsobené k nejlepšímu využití podmínek prostředí (prostoru, světla, vody, živin a mikroklimatu).

Variabilita ve stromovém patru je závislá na druhovém složení a stanovištních podmínkách => je-li **dostatek dostupné vody**, existuje-li **dostatečná ochrana proti silným výsušným větrům**, pak existuje předpoklad vertikální rozmanitosti a výskytu velkých stromů. V **trvale teplém a vlhkém klimatu** tropického deštného lesa dosahuje společenstvo maximální vertikální strukturovatelnosti (**Fig. 10-7**, Perry pp. 211) s uzavřenou korunovou úrovní v 25-45 m, mozaikou děr v různých výškách, druhy podrostu, vrůstající druhy do hlavní korunové úrovně, mnoho (buttressed) stromů přesahující hlavní kor. úroveň o 5-10(20) m, liány, epifyty aj.

Naopak porosty pionýrských druhů po velkých disturbancích (např. požár nebo bořivé větry) vytvářejí jedno patro stromů. Podobně monospecifické porosty požárových dřevin jako *Populus tremuloides* a *Pinus banksiana* (**dia 601+604+606** *Pinus banksiana*, RMNP; **556+557** *Populus tremuloides*, RMNP). Mnohdy jde ale jen o rozsáhlé skupiny (desítky až stovky hektarů) stejnověkých porostů, které se postupně začínají diferencovat tvorbou děr a regenerací.

Variabilita ve vertikální struktuře je dále ovlivňována členitostí terénů (fyziografií), půdními podmínkami, variabilitou požárů a patogeny.

Vrchol stromové patra a předrůstavé stromy dostávají maximální příděl slunečního záření; druhy a jedinci nižších pater jsou fyziologicky a strukturálně adaptovány na pokles slunečního záření. Velmi významnou pro výškovou stratifikace rostlin v lese je tedy **existence rozhraní mezi hlavní korunovou úrovní a zastíněným podrostem**. Korunová úroveň však není nikdy nenarušená => v děrách se vyskytují světlomilné druhy subdominantních stromů, keřů a bylin. Navíc jsou vlivem variability v architektuře korun různých druhů dřevin odlišné světelné podmínky v podrostu různých druhů dřevin (**obr. 2.2.**, Larcher pp. 34). Vertikální strukturovanost je proto mnohem více podmíněna **tvorbou a rekolonizací děr** v lese než koexistencí specializovaných druhů (stromy nebo keře) podrostu.



**Obr. 2.2.** Oslabování záření v různých rostlinných porostech: boreální smíšený les smrku a břízy (Kajrjukštis 1967), borový les (Cernusca 1977), slunečnicové pole (Hiroi a Monsi 1966) a kukuřičné pole (Allen et al. 1964). Z dopadajícího fotosynteticky účinného záření se 6 – 12 % odráží od povrchu porostu (R); většina záření je absorbována vrstvou, v níž je listovní nej hustší, a zbytek dosahuje povrchu půdy. V distribuci záření uvnitř porostů se vyskytují zcela charakteristické rozdíly podle hustoty, uspořádání a sklonu listů. Další příklady: tropický deštný les (Odum a Pigeon 1970, Allen et al. 1972), kakaovníková plantáž (Alvim 1977), mediteránní sklerofylní porosty (Eckardt et al. 1977), keříčkovitá vřesoviště (Cernusca 1976), pšenice (Baldy 1973), rýže (Udagawa et al. 1974), rákos (Dykyjová a Hradecká 1976), povíjnice jedlá (Bonhomme 1969).

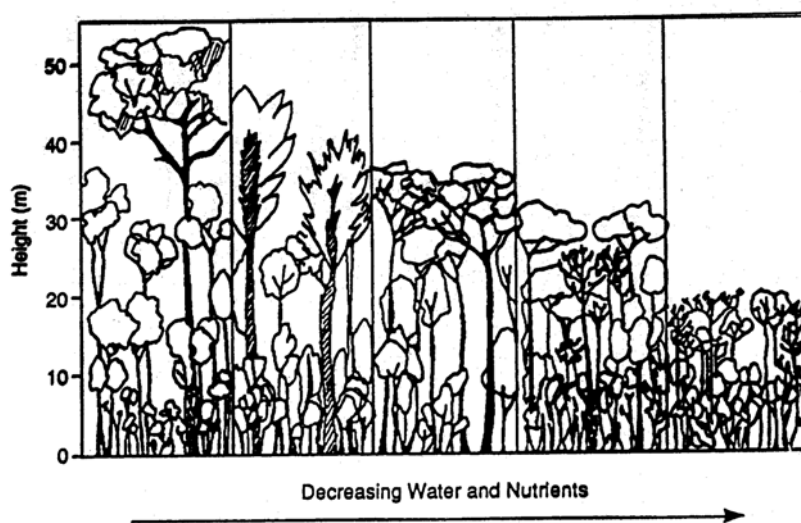
Nejvyšší dřeviny (*Sequoiadendron giganteum* a *Sequoia sempervirens*) (> 80 m, obvod až 20 m) se vyskytují v temperátních deštných lesích na západním pobřeží S. Ameriky od Kalifornie po poloostrov Olympic (Washington State). Strukturovanost však nedosahuje složitosti trop. dešt. lesa.

Se **zvyšující se ariditou** (popř. **snížující se teplotou**) se snižuje vertikální strukturovanost lesa => např. savany s roztroušenými dřevinami; další snižování srážek, popř. zvyšování frekvence požárů vylučuje výskyt stromů => zakrslé dřevnaté keře (např. vřesoviště); polštařovité byliny nebo dřevnaté rostliny (alpínské a arktické biotopy; dia 405+411+416, Paektusan); sklerofilní keře (pouště), lišejníkové formace (pobřežní společenstva vyšší zeměpisných šířek (Fig. 73, Miller)

**Býložraví obratlovci** výrazně ovlivňují vertikální vývoj společenstva. Může dojít k destrukci lesa (dia 570+575, los z RMNP), např. sloni v Africe, ovce a králíci v Anglii, jelen v S. Americe (Romme et al. 1995, White et al. 1998).

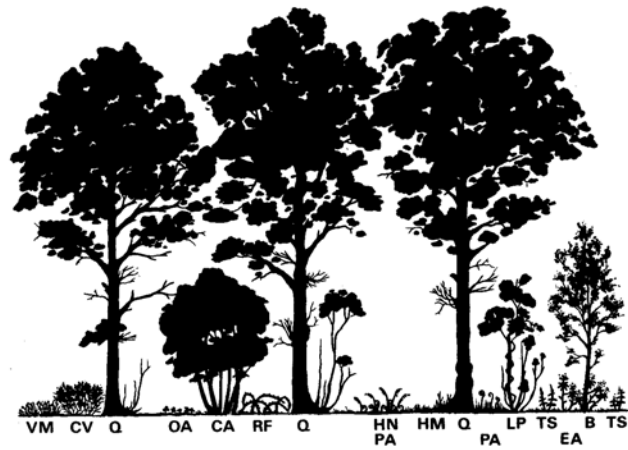
Vliv složité vertikální struktury na počet druhů => např. v tropickém lese se vytvářejí díky složité struktuře (Fig. 10-7, Perry pp. 211; srov. Fig. 1.1., Packham et al. pp. 6) nové biotopy pro další druhy rostlin a živočichů (liány, epifyty). Existuje např. úzká korelace mezi vertikální diversitou olistění a množstvím ptačích druhů (Fig. 10-2, Perry pp. 199).

Ovlivněno je mikroklima, tj. teplota, vzduchové proudění, výměna plynů, turbulence, opylení hmyzem .



**FIGURE 10-7.** • The relationship between resource availability (nutrients and water) and forest structure in Borneo. Source: Adapted from Brunig, 1983.





**Figure 1.1** Stratification of shoot systems in the Wyre Forest, Shropshire. The oak trunks have the basal curve characteristic of individuals which have re-grown from coppice stools, while the mosses and liverworts of the bryophyte layer are too small to depict. The most acid area is on the left, while near the centre is an aspect society in which bluebell, creeping soft-grass and bracken follow each other in a seasonal sequence. (Drawn by P. R. Hobson.)

VM, bilberry; CV, heather; Q, oak (*Quercus petraea* or *Q. robur*); OA, wood sorrel; CA, hazel; RF, bramble; HN, bluebell; HM, creeping soft-grass; PA, bracken; LP, honeysuckle growing over weak oak coppice regeneration; TS, wood sage; EA, wood spurge; B, silver birch.

### **Horizontální struktura lesních společenstev**

**Fig. 1.7.** (Barnes et al. 13):

#### *Ekosystémový typ*

- opadavé lesy na ledovcovém terénu v jižním Michiganu,
- vylíšeny tři typy ekosystémů na základě fyziografie (glaciální sedimenty a morény), půdy, typu odvodnění, složení stromového patra a podrostu,
- **staré doubravy** s *Quercus glauca* (typ 1) preferují jemnou půdní texturu jílovitých půd,
- **doubravy** s *Quercus velutina* (typ 2) lze zaznamenat na sušších písčitých půdách s hrubou texturou,
- **doubravy** s *Quercus rubra* (typ 3) na vlhkých jílovitých půdách s jemnou texturou (zvlněné morény),
- na morénách se před doubravami vyskytoval buko-javorový les (*Fagus grandifolia-Acer saccharum*); doubravami s *Q. glauca* a *Q. velutina* však prošel požár a na morénách zničil druhy citlivé na požár => nástup dominance *Q. rubra* s občasným výskytem vysokého buku a invazí javoru v zastíněném podrostu.

#### *Lesní typ*

- část doubravy s *Q. glauca* byla vytěžena => současný výskyt všech tří dubů, *Fraxinus americana*, *Acer nigrum*, *Ulmus americana*, *Prunus serotina*, *Sassafras albidum*,
- druhy zmladily z pařezů nebo invadovaly plochy semeny z okolních porostů,
- lze tedy rozlišit dva složením výrazně odlišné lesní typy (1a + 1b) na stanovišti jednoho ekosystémového typu.

### Prostorová struktura lesních společenstev

Přirozená lesní společenstva je lépe než jako diskrétní snadno odlišitelné jednotky chápat jako soubory rostlinných druhů s určitou frekvencí výskytu na gradientech prostředí. Jestliže se vyskytuje ostrý kontakt jednoho společenstva s druhým je to výsledek náhlé změny podmínek prostředí, narušení (disturbancí) nebo odlišné vegetační a krajinné historie obou společenstev (Fig. 1.10., Crawley pp. 32; litorální společenstva mělkých jezer). Je tedy vhodné vědět do jaké míry je určité prostorové pattern dáno abiotickými podmínkami stanoviště (obsah živin a vody v půdě, nadm.

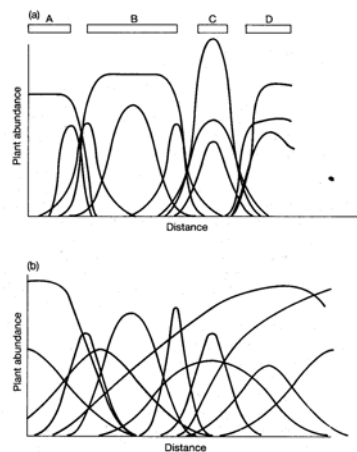


Fig. 1.10. The spatial structure of plant communities. Transects through two hypothetical plant communities: (a) where there are clear, discrete communities (A, B, C, D) separated by narrow intermediate zones known as ecotones (shown by the gaps between the open bars); (b) where there are no clear boundaries between communities, and plant species come and go along the transect more or less independently of one another. After Whittaker (1972).

výška apod.) a do jaké míry je to výsledek biotických vztahů (konkurence, šíření semen, herbivorie apod.) a jak se tyto dva děje ovlivňují (např. jak ovlivňuje obsah živin v půdě konkurenční schopnost druhů). Přechody mezi dvěma společenstvy se nazývají **ekotony (ecotones)**.

**Ostré přechody** mezi společenstvy jsou výsledkem:

- kontaktu dvou rozdílných geologických substrátů => ostrě ohraničené půdní typy s různým obsahem a dostupností živin a vody,
- kontaktem různých krajinných forem (kontakty alpinských pohoří s předhůřím),
- ostrých hranic dané topografickou polohou, která ovlivňuje lokální klima (např. jižní a severní svahy kopců; Fig 2-4., Slavíková et al. pp. 16 – Lekce 1; dia – Oblík),
- ostrých hranic ve struktuře vegetace (např. ostré hranice mezi bory na skalnatých hřbetech kopců a svahy, mokřadní louky a les, dia 565 boreal forest, RMNP).

Dočasné ostré hranice mohou být vytvořeny různými typy narušení (požáry, bořivé větry, slaný sprej z moře, zemědělské obhospodařování krajiny, těžba dřeva apod.

Postupné změny ve vývoji stanoviště a vegetace se projevují v **postupných změnách ve složení lesního společenstva** (změny podél výškového a rovnoběžkového gradientu – dia boreal parkland, společenstva jedné orientace, obdobný obsah vody a živin v půdě, relativní kontinuum makroklimatu dané oblasti).

#### 5.2.5.4. Klasifikace stromů založené na vertikální strukturovanosti (dia 580 Q. macrocarpa, RMNP)

České lesnictví využívá tzv. Kraftovy stupnice stromových tříd, upravené Konšelem (obr. 4, tab. 5, Bezecny et al. 15 a 19):

1. stromy předrůstavé,
2. stromy úroňové hlavní - s dokonalou korunou, nositelé hmotového a jakostního přírůstu,
3. stromy úroňové vedlejší - schopny nahradit stromy v úrovni, čisté kmeny úroňových stromů, kryjí půdu,
4. stromy vrůstavé a ustupující - chrání půdu před zabuřeněním, mají funkci výchovnou,
5. stromy zastíněné živé,
6. stromy uhynulé a hynoucí.

stromová třída	POROST HLAVNÍ			POROST VEDLEJŠÍ		
	stromy předrůstavé	stromy úroňové, hlavní s dokonalou korunou	stromy úroňové, vedlejší, se stíněnou korunou	stromy vrůstavé a ustupující	stromy zastíněné životaschopné	stromy uhynulé nebo hynoucí
1	+					
2a		—				
2b			•			
3						
4					/	
5						•

5. Klasifikace stromových tříd.

V lesnictví je prostorovou strukturou (skladbou) míněno buď rozmístění stromů v porostu nebo rozmístění korun v nadzemním prostoru. Je vyjádřena **sponem, zakmeněním, hustotou a zápojem**:

- a) spon - vzájemná vzdálenost vysazených sazenic a jejich prostorové uspořádání (=> spon pravidelný a nepravidelný),
- b) hustota - počet stromů na jednotce plochy (ovlivněno věkem, výchovnými zásahy apod.),
- c) zakmenění - u starších stromů jde o poměr skutečné zásoby dřeva k zásobě uvedené v růstových tabulkách; u mladších stromů se jedná o podíl redukované plochy k celkové ploše porostu,
- d) zápoj - vzájemný dotyk, prolínání nebo rozetup korun stromů v porostu:
  - přehoustlý (větve sousedů se prolínají),
  - dokonalý (větve se dotýkají),
  - uvolněný (malé mezery mezi stromy),
  - dočasně přerušovaný (mezery po 1 až 2 stromech, postupně se zaplňují),
  - mezernatý (trvale přerušovaný),

zápoj podle rozmístění korun (**obr. 3**, Bezečný et al. 14):

- horizontální:
  - mělký (koruny kratší než 1/3 výšky stromu, tvoří jedinou vrstvu),
  - hluboký (koruny hlubší než 1/3 výšky stromu, tvoří jedinou vrstvu),
- vertikální:
  - složený (několik pater korun),
  - odstupňovaný (patra korun nelze rozlišit => nestejnověké přirozené porosty).

**Literatura**

- Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R. & Spurr, S.H. (1998). *Forest ecology*. 4<sup>th</sup> edition. J. Wiley & Sons, New York, 774 pp.
- Bezcený, P. (ed.) 1981. *Pěstování lesů*. SZN, Praha, 328 pp.
- Crawley, M.J. 1986. The structure of plant communities. *In*: Crawley, M.J. (ed.), *Plant ecology*, pp. 1-50. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Grubb, P. J. 1985. Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. *In*: White, J. (ed.), *The population structure of vegetation*, pp. ..., W. Jung, Dordrecht.
- Larcher, W. 1988. *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia, Praha, 368 pp.
- Miller, G.T. 1994. *Living in the environment*. 8<sup>th</sup> edition. Wadsworth Publishing Company, Belmont, 759 pp.
- Packham, J.R., Harding, D.J.L., Hilton, G.M. & Stuttard, R.A. 1992. *Functional ecology of woodlands and forests*. Chapman & Hall, London, 408 pp.
- Romme, W. H., Turner, M. G. Wallace, L. L. & Walker, J. S. 1995. Aspen, elk, and fire in northern Yellowstone National Park. *Ecology* 76:2097-2106.
- Slavíková, J. 1986. *Ekologie rostlin*. SPN, Praha, 367 pp.
- White, C. A., Olmsted, Ch. E. & Kay, Ch. E. 1998. Aspen, elk, and fire in the Rocky Mountain national parks of North America. *Wildlife Society Bulletin* 26:449-462. (Romme 1995)