MASARYKOVA UNIVERZITA
Přírodovědecká fakulta
Ústav botaniky a zoologie

Vliv složení stromového patra a podmínek prostředí na zmlazení dřevin v nížinném lese

Diplomová práce

Pavel Daněk

Vedoucí práce: Mgr. Jan Roleček, Ph.D.

Brno 2013

Bibliografický záznam

Autor	Mgr. Bc. Pavel Daněk Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita Ústav botaniky a zoologie

Název práce	Vliv složení stromového patra a podmínek prostředí na zmlazení dřevin v nížinném lese
Studijní program	Evoluční a ekologická biologie
Studijní obor	Botanika
Vedoucí práce	Mgr. Jan Roleček, Ph.D.
Akademický rok	2013
Počet stran	66+16
Klíčová slova	šíření, druhové složení, semenáč, zmlazení dřevin, světlo, živiny, vlhkost, složení stromového patra, rozklad variance, podmínky prostředí

Bibliographic Entry

Author	Mgr. Bc. Pavel Daněk Faculty of Sciences, Masaryk University Department of Botany and Zoology

Title of Thesis	Relative importance of tree layer composition and site conditions for tree rejuvenation in a lowland woodland
Degree Programme	Ecological and Evolutionary Biology
Field of Study	Botany
Supervisor	Mgr. Jan Roleček, Ph.D.
Academic Year	2013
Number of Pages	66+16
Keywords	site conditions, dispersal, species composition, seedling, sapling, light, nutrients, moisture, tree layer composition, tree regeneration, variance partitioning

Abstrakt

Na experimentálních plochách u Moravského Krumlova jsem studoval relativní vliv složení stromového patra a stanovištních podmínek na zmlazení dřevin v dubovém a smíšeném listnatém lese. Na šesti blízkých lokalitách bylo v roce 1999 prosvětleno stromové patro, a na každé lokalitě tak bylo založeno 15 ploch (pět opakování tří typů zásahu: mírné prosvětlení, silné prosvětlení a kontrola). Celkem jsem nakonec pracoval s daty z 87 ploch, protože les na třech z původních 90 byl před dokončením sběru dat vytěžen. Na těchto plochách jsem zaznamenal druhové složení a abundanci zmlazení ve čtverci 10×10 m^2 s rozlišením dvou výškových úrovní (do a nad 1,3 m) a dále složení stromového patra na třech prostorových škálách: plochy (totožná s plochou na níž bylo studováno zmlazení), porostu (kruh o poloměru 50 m) a krajiny (kruh o poloměru 500 m). Navíc jsem pro každý druh přítomný ve zmlazení zjišťoval vzdálenost nejbližšího fertilního jedince k plochám. Stanovištní podmínky byly reprezentovány proměnnými charakterizujícími světelné poměry, půdní vlhkost a reakci a koncentrace několika hlavních živin v půdě.

Pomocí GLM s negativně binomickým rozdělením závislé proměnné, kterou byla abundance zmlazení jednotlivých druhů jsem testoval vliv všech proměnných, kdy složení stromového patra bylo reprezentováno pouze zastoupením analyzovaného druhu. Pro odfiltrování vlivu prostorové autokorelace jsem použil testy založené na dvoustupňové permutaci. Dále jsem provedl rozklad variability abundance zmlazení na část vysvětlenou složením stromového patra a část vysvětlenou stanovištními podmínkami. Nakonec jsem analyzoval šest dřevin, které byly ve zmlazení nejhojnější: babyku (*Acer campestre*), břek (*Sorbus torminalis*), dub (*Quercus petraea* a *Q. robur* společně), habr (*Carpinus betulus*), jasan (*Fraxinus excelsior*) a lípu (*Tilia cordata*).

Na rozkladu variability se projevil výrazný rozdíl mezi zoochorními druhy (břek a dub) a anemochorními (ostatní). U zoochorních druhů vysvětlovalo složení stromového patra jen velmi malou část celkové variability (do 12 %), zatímco vliv podmínek prostředí byl podstatně vyšší. U anemochorních druhů nebyl v částech variability vysvětlených dvěma studovanými skupinami proměnných takový rozdíl, ovšem i tak se u jednotlivých druhů projevovaly trochu odlišné trendy.

Z proměnných reprezentujících složení stromového patra se u nejvíce druhů projevila významně vzdálenost nejbližšího jedince (u všech anemochorních). Z tří uvažovaných škál měla největší vliv škála porostu (prostřední), podstatně méně se projevila škála plochy a škála krajinná měla jen marginální význam. Ze stanovištních podmínek mělo největší vliv světlo, jehož větší dostupnost měla na zmlazení jak pozitivní efekt (u dubu a habru), tak negativní (u lípy). Z půdních vlastností měly pro většinu druhů význam alespoň některé charakteristiky spojené s vlastnostmi listového opadu (obsah vápníku a hořčíku v půdě, půdní reakce) společně s dalšími (vlhkost, obsah fosforu v půdě). Je však možné, že v některých případech šlo jen o důsledek korelace použitých proměnných s nějakým jiným faktorem (zejména složením stromového patra, a tím dostupností diaspor), jenž byl skutečným původcem pozorované závislosti.

Z hlediska budoucího vývoje vegetace na lokalitách se jevil významný habr, který jako jediný vytvářel rozsáhlejší porosty odrostlého zmlazení na silně prosvětlených plochách, ovšem pouze v dubohabřinách.

Abstract

I studied the relative importance of tree layer composition and site conditions for tree rejuvenation in a lowland woodland near Moravský Krumlov. Tree canopy has been opened on six nearby localities in 1999 with each locality comprising of 15 plots (three types of treatment—less opened canopy, opened canopy and control—repeated five times). In the end I worked with data from 87 plots as stands on three of the original 90 have been felled before data was collected. On these plots I collected data on species composition and abundance of tree rejuvenation in squares 10 × 10 m^2 distinguishing two height classes of regeneration (under and above 1.3 m). Also I collected data on tree layer species composition taking three spatial scales into account—plot (same as squares I studied regeneration on), stand (a circle 100 m in diameter) and landscape scale (a circle 1000 m in diameter). Besides, I measured the distance to closest fertile tree of species present in regeneration. Site conditions were represented by variables describing light regime, soil moisture and reaction and the content of several important nutrients in the soil.

Using GLM with negative binomial distribution of response variable for which I took the species' regeneration abundance, I tested the influence of all variables so that the tree layer was represented by only by conspecific adults. To filter out the influence of spatial autocorrelation I used tests based on a two-level permutation. Then I performed variance partitioning based on explained deviances from GLM to distinguish between the part of variability explained by tree layer composition and the other explained by site conditions. I ended with six woody species which were most abundant in regeneration: *Acer campestre*, *Sorbus torminalis*, *Quercus* sp. (*Q. petraea* and *Q. robur* together), *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* and *Tilia cordata*.

Variance partitioning showed marked difference between animal-dispersed (*Quercus* and *Sorbus*) and wind-dispersed species (remaining). In animal-dispersed species tree layer composition explained only a small portion of variability (12% at most) while the influence of site conditions was substantially higher. In wind-dispersed species the difference between the two portions of variability explained by the two studied groups of variables was not so significant yet different species exhibited partly varied trends.

Out of the variables that represent tree layer composition the distance to closest conspecific fertile tree appeared most important for most species (all wind-dispersed). Out of the three studied scales the stand scale (the middle one) had most influence, substantially less important was the plot scale and the landscape scale manifested only marginal significance. Among site conditions most influence could be attributed to light whose influence on regeneration was either positive (in case of *Carpinus* and *Quercus*) or negative (in case of *Tilia*). Among soil properties at least some characteristics connected with quality of tree litter (soil calcium and magnesium content, soil reaction) showed importance for most species, together with some other (soil moisture, soil phosphorous content). However, it is possible that this was in some cases only a consequence of analysed variables being correlated with some other factor (particularly tree layer compostion, and therefore the availability of seeds) which was actually responsible for the relation observed.

Concerning the future development of studied localities' vegetation, *Carpinus* seems important. It was the only species capable of forming large groups of high regeneration on open canopy plots, but only in oak-hornbeam forests.

Vysoká škola: Masarykova univerzita Fakulta: Přírodovědecká

Ústav botaniky a zoologie Školní rok: 2011/2012

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

pro: Mgr. Pavel Daněk

obor: Systematická biologie a ekologie – zaměření Botanika

Název tématu: Vliv složení stromového patra a podmínek prostředí na zmlazení dřevin v nížinném lese

Anglický název: Relative importance of tree layer composition and site conditions for tree rejuvenation in a lowland woodland

Anotace

V posledních desetiletích probíhají v nížinných lesích střední Evropy sukcesní změny, které mají za následek zvětšování zápoje stromového patra, ústup světlomilných druhů a šíření stínomilných a nitrofilních druhů. Jako jedno z možných opatření k zamezení nebo zvrácení tohoto vývoje tam, kde je nežádoucí (zejména v chráněných územích s výskytem vzácných světlomilných druhů vázaných na světlé lesy) bývá navrhováno prosvětlování stromového patra (tj. vykácení většího nebo menšího počtu stromů v porostu). Po takových zásazích však přirozeně dochází nejen ke změnám druhového složení bylinného patra, ale také ke generativnímu zmlazování dřevin, které mohou zásadně ovlivnit další vývoj porostu a jeho druhové složení. Proto je žádoucí porozumět tomuto procesu a faktorům, které na něj mají vliv. Na experimentální ploše v Krumlovském lese, kde bylo před deseti lety podle promyšleného designu prosvětleno stromové patro, byl proto založen výzkum, jehož cílem je posoudit relativní vliv složení stromového patra a stanovištních podmínek na zmlazení dřevin v dubovém a smíšeném listnatém lese.

Postup

Terénní sběr dat

Stávající experimentální design je následující: na šesti lokalitách s poměrně homogenní strukturou a složením porostu je rozmístěno po 15 ploškách se třemi typy zásahů (mírné prosvětlení, silné prosvětlení, kontrola – bez zásahu). Celkem je experimentálních plošek 90. Na těchto ploškách bylo v minulých letech zaznamenáno druhové složení bylinného a keřového patra a stanoveny následující podmínky prostředí: dostupnost světla, půdní pH, N, P, K, Ca, Mg a C. V rámci zadávané diplomové práce bude doplněno měření půdní vlhkosti, podrobně kvantifikováno generativní zmlazení dřevin stromového patra na ploše 10 × 10 m a stanoveno složení stromového patra na třech prostorových škálech: škále plošky (v rámci plochy 10 × 10 m; po-

drobná kvantifikace zastoupení všech druhů zmlazujících stromů), škále porostu (v kruhu o poloměru 50 m okolo každé plošky; podrobná kvantifikace na čtyřech reprezentativních transektech o šířce 4 m vedených od středu k okraji plochy) a škále území (500 m okolo každé plochy; přibližná kvantifikace zastoupení stromových dřevin ve vymapovaných vegetačních typech). Kromě toho bude stanovena vzdálenost nejbližšího jedince každého druhu stromové dřeviny v okruhu 100 m kolem každé plošky.

Zpracování dat

Data o druhovém složení a podmínkách prostředí budou zapsána do elektronické databáze a vhodně statisticky zpracována. Budou využity korelační, regresní a přímé ordinační analýzy (programy Statistica, R).

Osnova práce
I. Úvod (vymezení problému, literární rešerše). II. Charakteristika přírodních poměrů zájmového území (stručně). III. Metodika. IV. Výsledky. V. Diskuse. VI. Závěr (stručné shrnutí hlavních výsledků, výhledy). VII. Seznam literatury. VIII. Přílohy (vstupní data, mapky, fotodokumentace apod., pokud nejsou součástí samotné práce).

Rozsah grafických prací:

Účelně, dle vlastní úvahy. Práce bude zpracována na PC, včetně grafického vyhodnocení.

Rozsah průvodní zprávy:

Asi 50 stran, včetně tabulek, obrázků a grafů; 12ti bodové písmo.

Seznam odborné literatury:

Mirschel F., Zerbe S. & Jansen F. (2011): Driving factors for natural tree rejuvenation in anthropogenic pine (Pinus sylvestris L.) forests of NE Germany. – Forest Ecology and Management 261: 683–694.

Vedoucí diplomové práce: Mgr. Jan Roleček, Ph.D.

Datum zadání diplomové práce: 30. listopadu 2011

Termín odevzdání diplomové práce: 30. dubna 2013

L.S.

Vyjádření vedoucího oddělení:

.....
vedoucí diplomové práce

.....
ředitel ústavu

MASARYKOVA UNIVERZITA
Přírodovědecká fakulta
4020 ÚSTAV BOTANIKY A ZOOLOGIE
611 37 Brno, Kotlářská 2

V Brně dne 30. listopadu 2011.

.....
převzal (student)

Poděkování

Na tomto místě bych především chtěl poděkovat Roldovi za vstřícný, trpělivý a inspirativní přístup v průběhu těch několika let, co mi byl vedoucím.

Za konzultace statistických zapeklitostí chci poděkovat zejména Davidovi Zelenému a za dílčí rady týkající se této problematiky také Stanovi Pekárovi a Petru Šmilauerovi.

Za společnost (nejen) v terénu děkuji Helči Prokešové a Pavlovi Novákovi, za konzultace otázek týkajících se výzkumných ploch Ondrovi Vildovi a za odhalení chyb v textu práce Markétě Táborské.

Nakonec, ale o to víc, chci poděkovat rodičům, za neustávající podporu v průběhu mého studia… mých studií.



Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou diplomovu práci vypracoval samostatně s využitím informačních zdrojů, které jsou v práci citovány.

V Brně dne 15. května 2013 Pavel Daněk

Obsah

1 Úvod **1**

1.1 Zmlazení . . . 1

1.1.1 Výmladky . . . 2

1.1.2 Zmlazení semenného původu . . . 2

1.2 Od květu po vyklíčení . . . 2

1.2.1 Reprodukce . . . 2

1.2.2 Šíření semen . . . 4

1.2.3 Semenná banka a klíčení . . . 5

1.3 Život semenáče . . . 5

1.3.1 Zdroje . . . 6

1.3.2 Negativní vlivy . . . 7

2 Přírodní poměry a metodika **9**

2.1 Charakteristika území a zkoumaných lokalit . . . 9

2.1.1 Přírodní podmínky . . . 9

2.1.2 Zkoumané lokality . . . 10

2.2 Datový soubor . . . 12

2.2.1 Nomenklatorické pojetí . . . 12

2.2.2 Zmlazení . . . 13

2.2.3 Stromové patro . . . 13

2.2.4 Stanovištní podmínky . . . 15

2.3 Zpracování dat a analýzy . . . 16

2.3.1 Použitý software . . . 16

2.3.2 Analýzy . . . 16

3 Výsledky **19**

3.1 Zaznamenané druhy dřevin . . . 19

3.1.1 Stromové patro . . . 19

3.1.2 Zmlazení . . . 22

3.2 Stanovištní podmínky . . . 23

3.3 Vliv studovaných faktorů na zmlazení . . . 23

3.3.1 Vliv druhového složení stromového patra . . . 23

3.3.2 Vliv podmínek prostředí . . . 25

3.3.3 Relativní význam složení stromového patra a podmínek prostředí . . . 25

3.3.4 Vysoké zmlazení . . . 28

4 Diskuze **31**

4.1 Co ve skutečnosti říkají analyzované proměnné? . . . 31

4.1.1 Vzájemné korelace a vlivy v pozadí proměnných . . . 32

4.2 Co ovlivňuje zmlazení? 35
4.2.1 Zoochorní druhy 35
4.2.2 Anemochorní druhy 37

5 Závěr **39**

Literatura **41**

Přílohy

1

ÚVOD

V posledních desetiletích došlo ve středoevropských nížinných lesích k sukcesním změnám, které mají za následek ústup světlomilných druhů rostlin a naopak šíření druhů stínomilných a nitrofilních. V pozadí těchto procesů může stát několik faktorů, z nichž nejdůležitějšími jsou ústup od tradičního způsobu obhospodařování lesů (pěstování nízkého nebo středního lesa, lesní pastva, hrabání steliva), zvýšené počty velkých býložravců a vyšší atmosférické depozice dusíku (Verheyen *et al.* 2011). Kromě vegetace mají tyto změny vliv také na pokles diverzity fauny, zejména bezobratlých (Beneš *et al.* 2006, Spitzer *et al.* 2008, Vodka *et al.* 2009). Opatřením, které může tento nepříznivý vývoj zbrzdit, případně zvrátit, je prosvětlení porostů (Kopecký *et al.* 2013) vykácením určitého množství dospělých stromů. Po takovém zásahu však bude vedle změn ve složení bylinného patra docházet také ke zmlazování (generativnímu a, v případě ponechání pařezů, u některých druhů i vegetativnímu) dřevin. Jaké druhy to budou a jaký budou mít potenciál prosadit se v lesním podrostu bude záležet především na tom, které druhy dřevin budou v okolí, a budou tak schopny poskytnout diaspory, a jaké podmínky budou panovat na daném stanovišti. A právě srovnání relativního významu těchto dvou hlavních vlivů pro zmlazení dřevin v nížinném lese je věnována tato práce.

1.1 ZMLAZENÍ

Při zmlazování dřevin v lese dochází k podrůstání starých jedinců v porostu mladými jedinci semenného původu (generativně), případně novými výmladky (vegetativně). Tyto nové generace semenáčů (popř. výmladků) se označují jako zmlazení a za určitých podmínek mohou dorůst do stomového patra, stát se jeho součástí a udržovat nebo i měnit strukturu porostu.

1.1.1 Výmladky

V této práci se zabývám primárně zmlazením semenného původu, ale vzhledem k tomu, že v reakci na prosvětlení může docházet i k tvorbě výmladků a výmladkové hospodaření, coby tradiční způsob pěstování lesa, bývá stále častěji doporučováno jako vhodný management podporující ohrožené druhy (Konvička *et al.* 2004), zmíním se okrajově i o tomto fenoménu.

K vyhánění výmladků u dřevin dochází v reakci na disturbanci (oheň, smýcení, vyvrácení větrem), přičemž různé druhy mají tuto schopnost odlišně vyvinutou – listnáče obecně mnohem lépe než jehličnany (Vesk & Westoby 2004). V prvních letech tyto výmladky rostou výrazně rychleji než jak by rostli jedinci vzešlí ze semen, což je jeden z důvodů, proč byly výmladkové lesy (pařeziny) tolik rozšířené v minulosti, kdy byla velká poptávka po palivovém dříví. Doklady o využívání výmladkového hospodaření pocházejí už z doby bronzové a běžnou součástí krajiny byly pařeziny s krátkou dobou obmýtí (5–30 let) přibližně do 19. století (Buckley 1992).

Z běžných dominant středoevropských lesů mají dobrou schopnost tvořit výmladky zejména dub (*Quercus petraea*), habr (*Carpinus betulus*) a lípa (*Tilia cordata*), ovšem každý z těchto druhů reaguje trochu jinak na faktory jako jsou stanovištní podmínky, stáří stromu nebo jeho průměr (Šplíchalová *et al.* 2012).

1.1.2 Zmlazení semenného původu

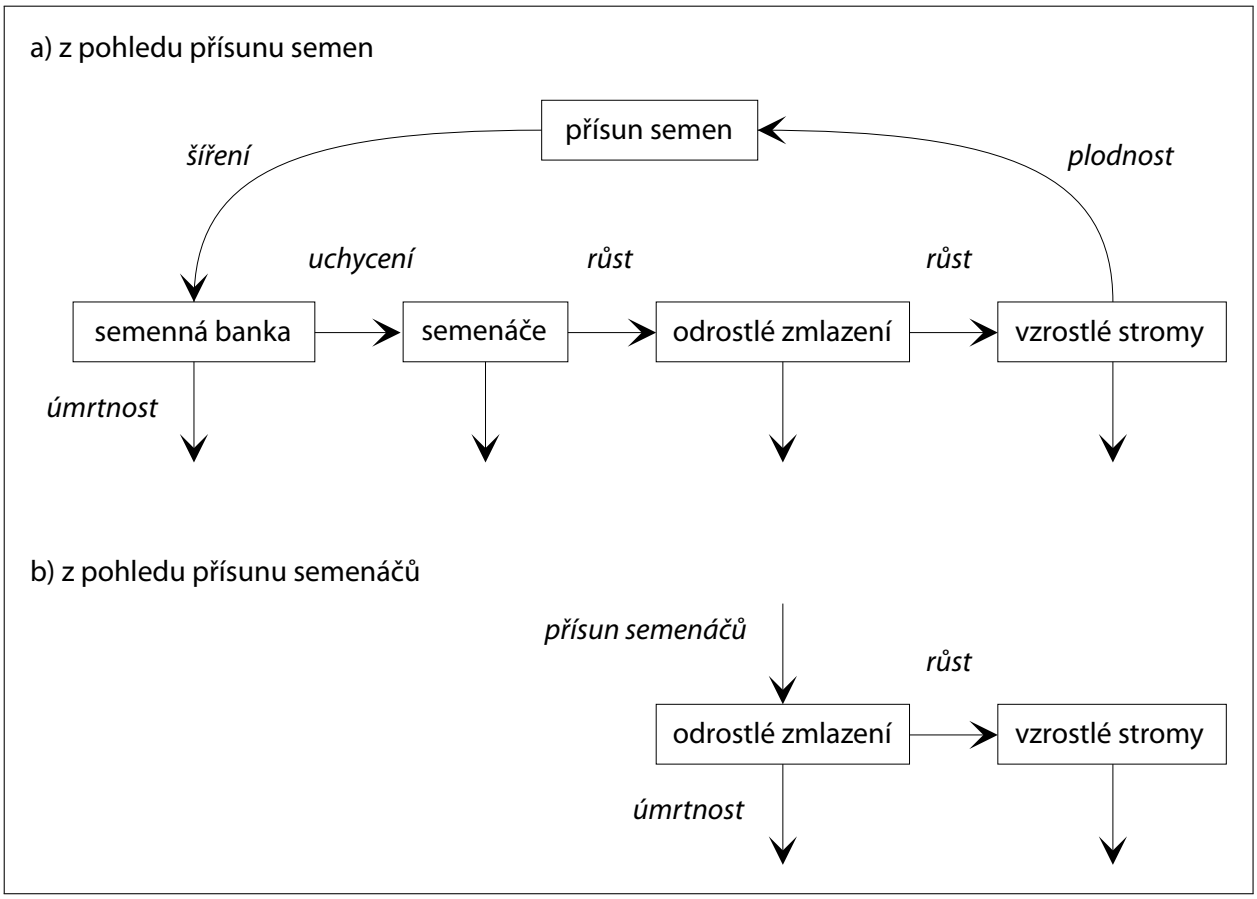
Na zmlazení ze semen, kterému se v této práci věnuji především, je možné pohlížet dvěma způsoby (Clark *et al.* 1999). První pohled zdůrazňuje roli tvorby a šíření semen, jejich klíčení a přežívání mladých semenáčků (obr. 1a), zatímco ten druhý nebere dostupnost mladých semenáčů jako limitující, ale klade více důraz na jejich další přežívání ovlivněné stanovištními podmínkami a kompeticí (obr. 1b). Vzhledem k tomu, že mě zajímá význam jak stanovištních podmínek, tak dostupnosti diaspor (reprezentované složením stromového patra), budu na problematiku zmlazení pohlížet prizmatem prvního přístupu a na následujících stránkách nastíním jednotlivé procesy a faktory, které umožňují vývoj zmlazení, případně tomuto vývoji brání.

1.2 OD KVĚTU PO VYKLÍČENÍ

V této části se věnuji raným fázím vývoje dřeviny – od pylu a vajíčka přes tvorbu semen a jejich šíření až po jejich vyklíčení.

1.2.1 Reprodukce

Pod pojmem reprodukce mám na mysli opylení a následnou tvorbu semen. Na rozdíl od tropických lesů, kde opylení zprostředkovávají převážně živočichové, převládá u temperátních dřevin opylení větrem (Nakashizuka 2001). Tento způsob šíření pylu je výhodný v porostech s vysokým zastoupením jedinců daného druhu, kdy je větší pravděpodobnost, že i prostřednictvím neselektivního vektoru, jakým je vítr, k opylení dojde. Efektivita přenosu pylu větrem však klesá s rostoucím zapojením porostu, kdy se v korunách stromů zachytí velké množství pylu(např.



Obr. 1 Dva pohledy na limitaci zmlazení (podle Clark *et al.* 1999). Výrazy *semenáč* a *odrostlé zmlazení* odpovídají anglickým termínům *seedling* a *sapling*.

buk kvete v době, kdy již má rozvinuté listy), který následně padá na zem (Millerón *et al.* 2012). Například pro buk tak byly i v závislosti na struktuře porostu zjištěny průměrné vnitropopulační vzdálenosti přenosu pylu 60 až 180 m (Millerón *et al.* 2012, Piotti *et al.* 2012).

U zoogamních dřevin (v temperátní zóně opylovaných především hmyzem) je situace trochu jiná. I zde sice vyšší hustota jedinců zvyšuje pravděpodobnost opylení (Antonovics & Levin 1980), avšak zároveň je vzhledem k aktivnímu vyhledávání květů opylovači, kteří jsou lákáni typicky tvorbou nektaru (Pyke 1991), mnohem častější přenos pylu na velké vzdálenosti. To je důležité především pro vzácnější druhy, jako je například jeřáb oskeruše (*Sorbus domestica*), u něhož byl zjištěn přenos pylu v krajním případě až na vzdálenosti 12–16 km (Kamm *et al.* 2009). V České republice se mezi původní hmyzem opylované dřeviny řadí vedle jeřábů (např. ještě *S. aucuparia*, *S. aria* a *S. torminalis*) i další druhy z čeledi *Rosaceae* (*Prunus* spp., *Malus sylvestris*, *Pyrus pyraster*), javory (*Acer campestre*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*) a lípy (*Tilia cordata* a *T. platyphyllos*).

I v případě, že k opylení dojde, není ještě zaručeno, že nastane oplození a vznikne semeno. Stejně jako u jiných rostlin, fungují i u dřevin prezygotické (např. nepřilnutí pylu na čnělku nebo snížená klíčivost pylu) nebo postzygotické (abortování embryí) bariéry, jež mají především zabránit samooplození (Owens 1995).

Po úspěšném oplození vzniká vývojem embrya semeno. U stromů můžeme rozlišit dvě hlavní strategie: tvorbu velkého množství malých, nebo menšího počtu velkých semen. První zejména zvyšuje pravděpodobnost, že se semeno dostane na příhodné stanoviště, druhá naopak umožňuje semenům a posléze i semenáčkům přežít stres způsobený nevhodnými podmínkami (Nakashizuka 2001).

Semenné roky

Častým jevem je u dřevin nepravidelná produkce velkého množství semen, která bývá synchronizována v rámci populace určitého druhu. Tento jev se opakuje v několikaletých intervalech, kdy na jeden rok bohaté úrody (semenný rok) připadá většinou několik let se slabou produkcí semen. Vysvětlení tohoto jevu je několik, přičemž za nejdůležitější se považují zvýšení pravděpodobnosti opylení u anemogamních druhů (díky většímu množství květů, a tím větší produkci pylu), nižší míra predace semen (vzhledem k jejich celkovému množství) a environmentální predikce, kdy druhy na základě předchozích událostí (např. požáru) „očekávají" vhodné podmínky pro reprodukci (Kelly 1994).

Jakým způsobem k synchronizaci mezi jedinci dochází nebylo dosud uspokojivě objasněno, ale dílčí studie ukázaly souvislost např. s jarním suchem a teplotami (Sork *et al.* 1993) nebo datem rozvinutí listů v roce předcházejícím semennému (Tapper 1996). Periodicita vysoké produkce semen se u různých druhů zpravidla liší, a to i u druhů příbuzných. Sork *et al.* (1993) například pozorovali cyklus 2, 3 a 4 roky pro tři severoamerické duby (*Q. velutina*, *Q. rubra* a *Q. alba*). Kantorowicz (2000) naopak z Polska uvádí u fylogeneticky značně vzdálených dřevin buku a jedle podobné trendy v plodnosti, které byly patrně způsobeny reakcí na stejné podněty (obě dřeviny rostou často společně).

1.2.2 Šíření semen

Šíření semen (vzhledem k absenci vhodného výrazu použitelného jak pro listnáče, tak jehličnany, budu termín semeno používat i tehdy, kdy se striktně vzato jedná o plod) s sebou přináší tři výhody: vyšší pravděpodobnost dosažení vhodného stanoviště, zabránění vysoké mortalitě v okolí mateřské rostliny a snížení kompetice mezi semenáči (Nakashizuka 2001). Podobně jako u pylu, jsou i u semen dvěma hlavními vektory šíření vítr (anemochorie) a živočichové (zoochorie).

Pro anemochorní druhy je s rostoucí vzdáleností od mateřského stromu typický exponenciální pokles množství dopadajících semen (Johnson 1988), který odráží především jejich terminální rychlost (*terminal velocity* – rychlost, při níž se vyrovnává tíha tělesa a odpor vzduchu; www1) a uplatňuje se jen do určité vzdálenosti (desítky až několik málo set metrů). Malá část semen však tuto hranici překoná (například díky vzestupným vzdušným proudům) a může se dostat na místa vzdálená stovky až tisíce metrů (Greene & Johnson 1995). Terminální rychlost semen (daná jejich tvarem) ovšem není jedinou veličinou, která ovlivňuje, jak daleko semena dopadnou. Například slaběji rozlišená odlučná vrstva nažek způsobuje jejich uvolnění jen při silnějších větrech s potenciálem disperze na větší vzdálenost. Toto pozoroval Johnson (1988) u *Fraxinus pennsylvanica*, který se šířil dál než *Acer saccharum*, přestože nažky javoru měly menší

terminální rychlost (jinými slovy „pomaleji padaly“).

Semena zoochorních druhů se v průměru šíří na větší vzdálenosti od mateřského stromu než semena šířená větrem a zároveň jich jedinci produkují méně (Clark *et al.* 2005). Vzdálenost, jakou semena urazí, je dána druhem živočicha, který je šíří, a i v rámci semen jednoho druhu můžeme vypozorovat odlišné trendy. Jordano *et al.*(2007) zjistili v případě *Prunus mahaleb* průměrnou vzdálenost šíření 51 m malými ptáky, 110 m středně velkými ptáky a 495 m savci. Zvířata semena netransportují „zadarmo“, ale kvůli potravě, kterou jim poskytují dužnaté plody (endozoochorie; např. u zmíněné mahalebky) nebo samotné semeno (synzoochorie; např. u dubu nebo buku). Zatímco u endozoochorních druhů je průchod semene trávícím traktem živočicha často užitečný (někdy dokonce nezbytný) pro vyklíčení semene (odstranění dužiny plodu, narušení osemení, dostatek živin v exkrementu; Traveset *et al.* 2007), u synzoochorních druhů mohou svou reprodukční funkci splnit pouze semena, která nejsou zkonzumována. K tomu může dojít díky faktu, že tato semena jsou suchá a hodí se tak k uschování pro období, kdy je nedostatek jiné potravy. Například sojky a hlodavci ukrývají žaludy dubu (*Quercus petraea*) nebo oříšky lísky (*Corylus avellana*) blízko pod povrchem půdy, kde, pokud si je z nějakého důvodu nevyzvednou, semena netrpí vysycháním a následující sezónu mají ideální podmínky k vyklíčení (Kollman & Schill 1996).

Tak jako u ostatních rostlin, není ani u dřevin výjimečná kombinace různých typů šíření, takže například u břízy (primárně anemochorního druhu) byl pozorován transport nažek v srsti divokých prasat (Heinken & Raudnitschka 2002).

1.2.3 Semenná banka a klíčení

Zralá semena, jež opustí mateřský strom a nejsou zkonzumována, se dostávají do půdní semenné banky. Většinou se jedná pouze o banku přechodnou (Deiller *et al.* 2003, Tanaka 1995), takže semena buď příští sezónu vyklíčí, nebo zpravidla ztrácí životaschopnost. Semena některých raně či středně sukcesních druhů se ale stávají součástí i banky trvalé, např. v případě břízy (Clark *et al.* 1999) nebo japonských habrů (Shibata & Nakashizuka 1995).

Klíčení semen a přežití mladých semenáčků ovlivňují dva důležité faktory: stanovištní podmínky a množství zásobních látek v semenu. Stinné podmínky lesního podrostu by proto měly lépe snášet druhy s většími semeny, což bylo u severoamerických temperátních dřevin potvrzeno pro druhy krytosemenné, ale ne pro nahosemenné, zřejmě kvůli malé flexibilitě v evoluci semen (Hewitt 1998). Druhy s malými semeny pak spíše přecházejí do stavu dormance a stávají se součástí trvalé semenné banky, kde čekají, dokud pro ně poměry na stanovišti nebudou příznivější (např. vlivem disturbance) nebo dokud neuplyne určitá doba (Nakashizuka 2001).

1.3 ŽIVOT SEMENÁČE

Dosavadní život dřeviny byl poměrně rozmanitý, co se forem týče (od vajíčka a pylového zrna přes semeno po mladou rostlinu), ale zároveň byl neustále závislý na zdrojích poskytnutých mateřským jedincem. Od okamžiku, kdy vyčerpají poslední zásobní látky z děložních lístků,

jsou semenáčky odkázány pouze samy na sebe a zdroje dostupné na místě, kde vyrostly. Jejich další vývoj už není spojen s dramatickými změnami základního stavebního plánu, ale spočívá v postupném hromadění biomasy. Zda se semenáči podaří přežít a vyrůst natolik, aby se mohl uzavřít reprodukční cyklus, záleží na tom, jestli bude mít ke svému životu dostatek potřebných zdrojů (světlo, voda, živiny) a zároveň nebude vystaven silnému stresu (patogeny, herbivorie) nebo disturbancím.

1.3.1 Zdroje

Za zásadní limitující faktor bývá v lesním podrostu označováno světlo (Ellenberg 1988), ovšem různé druhy dřevin se v nárocích na ně liší. Na jedné straně tak stojí druhy tolerující stín, které mají často velká semena a dokáží zmlazovat v podrostu vlastního druhu (Houle 1994), kde čekají, než se jim otevře prostor ve vyšších úrovních porostu (např. buk). Druhou skupinou jsou druhy stín netolerující, mezi něž se většinou řadí raně sukcesní dřeviny (často s malými semeny s vyvinutou dormancí), které už od prvního roku růstu potřebují větší mezery v korunovém zápoji, a patří mezi ně například některé břízy nebo borovice (Mirschel *et al.* 2011). Stín špatně toleruje také zmlazení mnoha druhů dubů (evropských i amerických; Ovington & MacRae 1960, Lorimer *et al.* 1994), jejichž semenáčky sice dokáží (díky zásobním látkám obsaženým v žaludu) přežít jeden až dva roky i ve stinných podmínkách (1–2 % plného světla), ale pro další přežití potřebují světla více (Welander & Ottosson 1998). Pro druhy tolerující stín jsou kromě velkých semen typické hlavně nižší hmotnost sušiny na jednotku plochy listu a vyšší fotosyntetická kapacita (Niinemets 2006).

Dalším důležitým faktorem je půdní vlhkost. Zatímco světelné poměry jsou do značné míry určovány vegetací (byť významnou roli hraje také členitost reliéfu společně s expozicí ke světovým stranám) a mohou i na malé prostorové škále vykazovat vysokou variabilitu, půdní vlhkost je, alespoň v členitějším reliéfu, zpravidla dána krajinnou topografií a k její změně dochází pozvolněji. Tuto změnu pak reflektuje i zmlazení dřevin, jež může přecházet od vlhkomilných druhů v údolí přes mezofyty až po sucho tolerující druhy na hřbetech kopců (Frey *et al.* 2007). Nicméně vliv může mít i struktura vegetace, pokud je například v porostních mezerách vlhkosti více díky snížené konkurenci kořenů stromů (Ashton & Larson 1996).

Dostupnost základních živin je pro růst semenáče také významná, ale může se projevit až tehdy, není-li limitujícím některý důležitější faktor, typicky světlo (Phares 1971, Walters & Reich 2000, Finzi & Canham 2000). Vliv množství živin v půdě je poměrně komplexní a zahrnuje mnoho interakcí. Bethers *et al.* (2009) například pozorovali, že více dostupného dusíku způsobilo větší obsah N, P a K v listech *Acer saccharum*, zároveň však došlo k okyselení půdy a vyluhování kationtů Ca, jehož obsah poklesl také v listové biomase. Výsledky jiných studií ukazují, že vlivem atmosférických depozic dusíku se v lesích původně limitovaných právě dusíkem stává limitujícím fosfor (Gradowski & Thomas 2008), což vede například u buku ke zvýšení poměru N:P a nižšímu ročnímu přírůstku kmene (Braun *et al.* 2010). Pokud se do takto limitovaného ekosystému fosfor dodá, růst zmlazení dřevin to sice podpoří, ale zmlazení kompetičně slabších druhů může mít problém konkurovat okolní vegetaci (Sardans *et al.* 2004). Zatímco uhlík a dusík se do ekosystému dostávají z atmosféry (asimilací a fixací), zdrojem jiných důležitých látek

(P, K, Ca, Mg, Fe) je především matečná hornina (Begon *et al.* 2006). Obsah těchto živin v půdě je ovšem silně ovlivněn také druhovým složením stromového patra. Některé dřeviny (např. *Alnus* nebo *Robinia*) žijí v symbióze s mikroorganismy fixujícími vzdušný dusík (Binkley 1995), jiné mohou na půdu působit prostřednictvím listového opadu. Vysoký obsah ligninu v opadu může brzdit jeho dekompozici a podobně působí i kyselý opad (např. buku nebo smrku), který zároveň snižuje půdní pH. Naopak druhy s vysokým obsahem bází v listech (např. lípa nebo jasan) svým opadem zvyšují koncentraci kationtů v půdě a s tím roste i pH (Augusto *et al.* 2002, Hagen-Thorn *et al.* 2004).

1.3.2 Negativní vlivy

Důležitým faktorem, který může negativně ovlivňovat zmlazení, je kompetice o zdroje. Bývá symetrická, například mezi stejně starými jedinci při zřeďování hustého zmlazení (Peet & Christensen 1987), i asymetrická, kdy kompetičně silnější jedinci v keřovém nebo stromovém patře odčerpávají zdroje zmlazení v podrostu, například světlo (Nakashizuka 2001, Beckage *et al.* 2000) nebo vodu (Gerhardt 1996). Na otevřených místech může být silným kompetitorem také bylinná vegetace (Modrý *et al.* 2004), která kromě toho může působit alelopaticky (Maguire & Forman 1983).

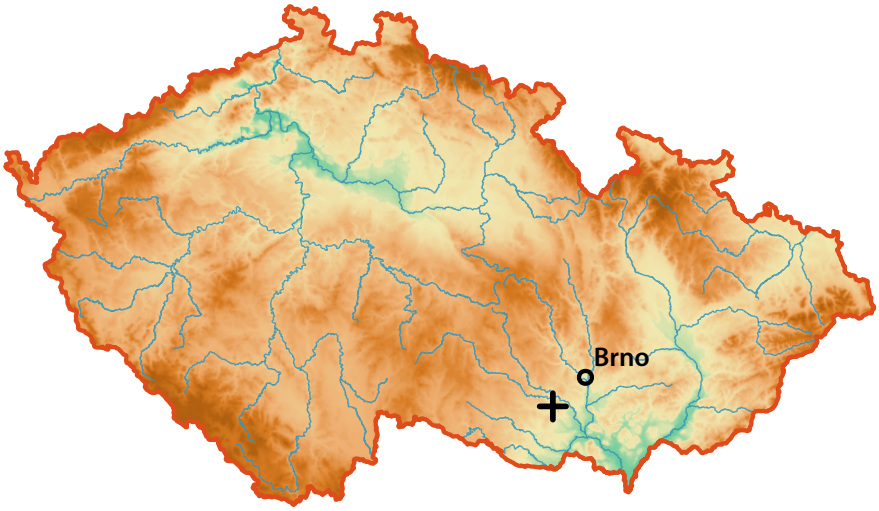
Na zmlazení se negativně podepisuje také herbivorie. Významný je okus většími býložravci jako jsou králíci (Crawley & Long 1995) nebo vysoká zvěř, přičemž různé druhy dřevin jsou pro býložravce jinak atraktivní (Boulanger *et al.* 2009). Druhou důležitou skupinu herbivorů tvoří hmyz. Také u něj může být vyvinuta hostitelská specifita, která se například projevuje většími škodami na listech zmlazení, které roste pod korunou vlastního druhu, kde je větší abundance škůdce (Humphrey & Swaine 1997).

2

PŘÍRODNÍ POMĚRY A METODIKA

2.1 CHARAKTERISTIKA ÚZEMÍ A ZKOUMANÝCH LOKALIT

Data použitá v této práci pochází z Krumlovského lesa, což je lesní komplex nacházející se na jižní Moravě mezi obcemi Moravský Krumlov, Ivančice a Moravské Bránice, přibližně 20 km jihozápadně od Brna (obr. 2).



Obr. 2 Mapa České republiky s vyznačeným umístěním lokalit (+).

2.1.1 Přírodní podmínky

Území se nachází na pomezí dvou geomorfologických celků: Boskovické brázdy (podcelek Oslavanská brázda) na severozápadě a Bobravské vrchoviny (podcelek Leskounská vrchovina) na

jihovýchodě. Hranici těchto jednotek, jež obě náleží do oblasti Brněnská vrchovina, kopíruje železniční trať spojující Moravský Krumlov a Moravské Bránice (www2). Rozsah nadmořských výšek je přibližně 230 až 376 m n. m. (Holý kopec).

Z hlediska geologického je území poměrně rozmanité. Jihovýchodní část (mezi Moravským Krumlovem a Novými Bránicemi) je tvořena granodioritovým tělesem s malými intruzemi žilných magmatitů a ojedinělým ostrůvkem vápence. Na severozápadě (poblíž Budkovic) dominují kvartérní sedimenty (spraše a hlíny), které jsou v údolí Rokytné vystřídány slepenci. Kvartérní sedimenty (kamenité, písčíte a smíšené) v celém území také doprovázejí menší vodní toky (www3). Půdy jsou převážně kambizemě, pouze na jihozápadě do území zasahuje hnědozem (www2).

Klimaticky patří území do teplé oblasti T2 (Quitt 1971) s roční průměrnou teplotou 8 °C (Moravský Krumlov) a srážkovými úhrny kolem 530 mm (Ivančice; Vesecký 1961).

Charakteristiku lesní vegetace Krumlovského lesa zpracoval Novák (2013).

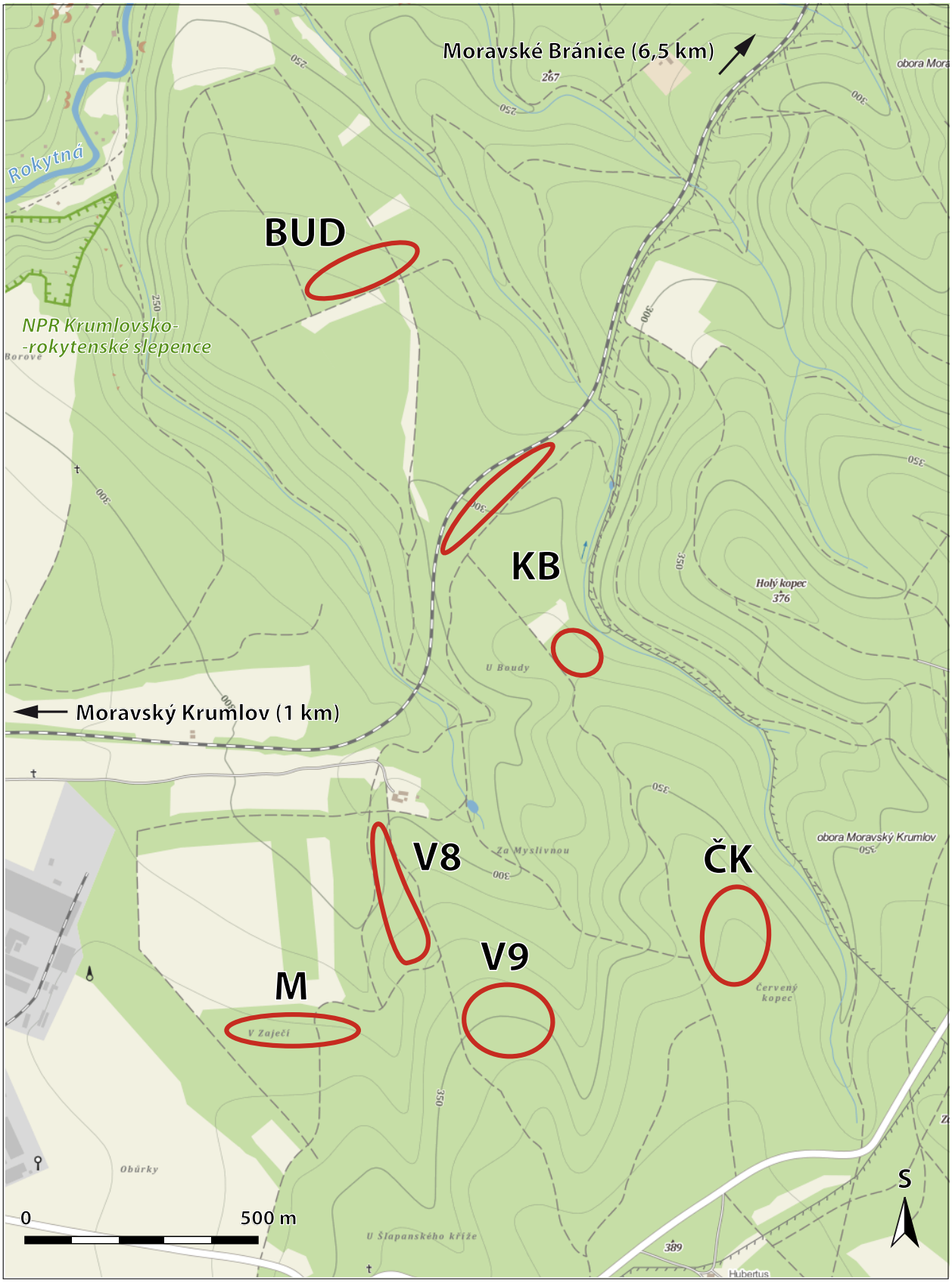
2.1.2 Zkoumané lokality

Lokality leží nedaleko od sebe (největší vzdálenost je cca 1,5 km) v západní části Krumlovského lesa, poblíž železniční stanice Moravský Krumlov (mapa v příloze). V roce 1999 na nich byly založeny pokusné plochy, z nichž většina byla prosvětlena vykácením některých stromů. Na každé lokalitě je tak pět opakování tří typů zásahu označovaných písmeny A, B a C – mírné prosvětlení (A), silné prosvětlení (B) a kontrola (C) (obr. 3). Mírné prosvětlení spočívalo v odstranění asi 30 % stromů, zatímco po silném prosvětlení zůstalo na ploše pouze několik málo výstavků. Kontrolní plochy byly ponechány bez zásahu. Celkem se tedy jednalo o 90 ploch dohledatelných podle barevného označení centrálního a několika okolních stromů (Utinek 2004). V roce 2012 byla bohužel malá část dotčených porostů vytěžena, takže v analýzách pracuji pouze s daty z 87 ploch. Následuje stručná charakteristika jednotlivých lokalit, na které budu v dalším textu odkazovat zkratkami v závorkách.

Budkovice (BUD)
Lokalita se nachází v severní části území a od ostatních je oddělená železniční tratí. Jedná se o mezickou dubohabřinu na spraši, kde ve stromovém patře dominují dub, habr a lípa. Právě na této lokalitě došlo v roce 2012 k těžbě, která zasáhla tři pokusné plochy.

Červený kopec (ČK)
Jde o suchou kyselou doubravu s dominantním dubem a jen vzácně vtroušenými jehličnany (borovice, modřín) a rovněž vzácným výskytem některých druhů teplomilných doubrav (*Potentilla alba*, *Teucrium chamaedrys* a *Vincetoxicum hirundinaria*). Na prosvětlených místech často expanduje *Calamagrostis epigejos*.

Mochnová doubrava (M)
Lokalita, ležící na přechodu spraše a deluvioeolického sedimentu, je z větší části tvořena doubravou asociace *Potentillo albae-Quercetum*, jen ve východní části nad potokem přechází do duboha-



Obr. 3 Mapa území s vyznačením studovaných lokalit. Mapový podklad převzat z www4.

břiny. Ve stromovém patře dominuje dub, na východě se k němu přidává habr a jasan. Velmi bohaté je bylinné patro (až 60 druhů na 100 m^2; Roleček in verb.), s typickými druhy mochnových doubrav (*Galium boreale*, *Serratula tinctoria*), včetně druhů vzácných (*Dianthus superbus*, *Euphorbia angulata*).

U kamenné boudy (KB)
Jedná se o stinnou mezickou dubohabřinu se směsí dubu, habru a lípy na spraši. Na severu je ohraničená zářezem železniční trati, na jehož svazích rostou hojně akát a javor babyka. Pro malou rozlohu tohoto porostu se zde nachází jen jedenáct ploch, zatímco další čtyři byly umístěny v asi 300 m vzdálené dubohabřině podobného charakteru.

U vápenky 8 (V8)
Lokalita sestává z plošiny a svahu pod ní. V jižní části roste ještě na granodioritu světlá doubrava, která v severní části na spraši přechází v dubohabřinu, sestupující i do nižších partií svahu.

U vápenky 9 (V9)
Na mírném svahu na granodioritu roste suchá kyselá doubrava s ojedinělými borovicemi a chudým bylinným patrem s dominantní *Calamagrostis arundinacea* a *Luzula luzuloides*.

2.2 DATOVÝ SOUBOR

Data, s nimiž pracuji, lze rozdělit do dvou skupin: data o druhovém složení a data reprezentující stanovištní podmínky. Ta první popisují jednak druhové složení a strukturu zmlazení na jednotlivých plochách, jednak druhové složení stromového patra na plochách a v jejich okolí na třech prostorových škálách. Ekologické faktory (druhá skupina dat) byly zaznamenávány pouze na škále nejmenší.

Uvažované škály jsou následující:
- plocha: čtverec 10 m × 10 m
- porost: kruh o poloměru 50 m
- krajina: kruh o poloměru 500 m

Přehled všech proměnných a jejich zkratek používaných v dalším textu podává tab. 2.

2.2.1 Nomenklatorické pojetí

Jména taxonů odpovídají Kubátovu Klíči (Kubát *et al.* 2002) a většina dřevin je rozlišována na druhové úrovni, přičemž výjimky jsou tyto:
- *Fraxinus* sp.: Nejspíše jde ve všech případech o *F. excelsior*, ovšem nelze vyloučit výsadby *F. angustifolia*.
- *Quercus* sp.: Zahrnuje taxony *Q. petraea* agg. a *Q. robur*. Od rozlišování těchto druhů dubů jsem upustil, protože by neúměrně zvýšilo časovou náročnost sběru dat, a i tak by nebylo ve všech případech možné (např. u semenáčů). Převážná většina údajů o dubu se vztahuje

k dubu zimnímu, který dominuje na všech lokalitách a typicky je na nich i jediným druhem dubu. Dub letní je v menší míře zastoupen na lokalitě BUD a na krajinné škále jsem se s ním setkával především v luzích podél potoků.

– *Tilia* sp.: V naprosté většině jde o *T. cordata*, která je jediným druhem lípy vyskytujícím se v blízkém okolí lokalit. Nicméně v krajinném kontextu jsem vzácně zjistil i výskyt *T. platyphyllos*.

2.2.2 Zmlazení

Pro jednotlivé zmlazující druhy stromů jsem zaznamenával odhady pokryvností a abundance na nejmenší škále. V zájmu zpřesnění odhadu jsem každou plochu rozdělil na čtyři čtverce (5 m × 5 m) a takto získaná data následně průměroval (pokryvnost) nebo sčítal (počty).

Rozlišoval jsem zmlazení vegetativní (evidentně vyrůstající z pařezu) a generativní (ostatní, většinou pravděpodobně semenného původu). Obě kategorie jsem dále dělil do dvou výškových tříd: nízké (do 130 cm) a vysoké (nad 130 cm).

Poněkud specifickým případem byla lípa, která především na lokalitě BUD vytvářela bohaté polykormony, které byly i při své výšce do 6 metrů často plodné. K rozlišování generativního a vegetativního zmlazení jsem u tohoto druhu tedy přistupoval spíše konzervativně a za jedince semenného původu jsem považoval pouze ty, kteří nejevili příslušnost k žádnému takovému polykormonu.

2.2.3 Stromové patro

Při zaznamenávání stromů jsem bral v úvahu pouze ty, které byly fertilní, a to buď viditelně (přítomnost plodů nebo šišek), nebo alespoň potenciálně. Za potenciálně fertilní jsem považoval jedince, jejichž výčetní tloušťka (průměr ve 130 cm) byla větší než minimální výčetní tloušťka viditelně fertilního jedince daného druhu v území. Tu jsem zjišťoval do jisté míry konzervativně, což znamená, že jsem nebral v úvahu atypické jedince (např. vícekmenné nebo na okraji porostu). Minimální výčetní tloušťky jsem stanovil pouze pro hojnější druhy před započetím samotného sběru dat a jsou uvedeny v tab. 1. V dalším textu už budu pro jednoduchost používat pouze výraz *fertilní* (případně plodný), byť by mu ve většině případů mělo předcházet i slůvko *potenciálně*.

Škála plochy

Složení stromového patra jsem na nejmenší škále zaznamenával jednak prostřednictvím počtu jedinců jednotlivých druhů, jejichž koruny zasahovaly nad čtvercovou plochu, jednak procentuálním odhadem pokryvností těchto druhů.

Škála porostu

Porost jsem charakterizoval čtyřmi 4 m širokými transekty vedoucími od středu kruhu k jeho obvodu, na nichž jsem pro každý druh spočítal jedince, jejichž kmeny měly střed uvnitř transektu. Směr jednotlivých transektů jsem volil tak, aby jejich společné druhové složení bylo re-

Tab. 1 Minimální výčetní tloušťky, po jejichž dosažení byli jedinci uvedených druhů považováni za fertilní.

Druh	Výčetní tloušťka (cm)
Acer campestre	17
Betula pendula	8
Carpinus betulus	14
Fraxinus sp.	13
Larix decidua	11
Pinus sylvestris	10
Quercus sp.	16
Robinia pseudacacia	15
Tilia sp.	20

prezentativní pro celý kruh. Z počtu stromů v transektech jsem vypočítal odhad počtu stromů daného druhu v kruhu:

$$N_i = n_i/(4 \cdot 4 \cdot 50) \cdot \pi \cdot 50^2,$$

kde n_i je suma jedinců druhu i ze všech čtyř transektů. Druhy, které byly v porostu zastoupeny vzácně jsem zaznamenával zvlášť konkrétním počtem jedinců.

Škála krajiny

V okolí ploch jsem vymapoval vegetaci se zastoupením stromů. Krajinu jsem tak rozdělil do segmentů s pokud možno homogenním složením stromového patra, v nichž jsem odhadl relativní zastoupení jednotlivých dřevin na škále 0–10. Pro každý segment jsem následně vypočítal odhad počtu stromů všech přítomných druhů:

$$N_i = f \cdot r_i/10 \cdot 426 \cdot S_i/(\pi \cdot 50^2),$$

kde r_i je relativní zastoupení druhu i (na škále 0–10), 426 je přibližně průměrný počet stromů vypočtený pro 50metrové kruhy reprezentující porost na kontrolních plochách, S_i je plocha segmentu v metrech čtverečních a f je faktor zakmenění pohybující se v intervalu 0 (bezlesí) až 1 (plné zakmenění), který jsem také zaznamenával v terénu. Podobně jako v předchozím případě jsem i zde uvažoval zvlášť druhy, které měly v segmentu jen malé zastoupení.

Nejbližší fertilní stromy

Jako doplňkovou proměnnou k zastoupení druhů na jednotlivých škálách jsem zaznamenával i vzdálenost nejbližšího fertilního jedince. Ta může hrát roli u vzácnějších druhů, které jsou od ploch vzdáleny průměrně více než 50 metrů, ale přesto jsou schopny promlouvat do druhového složení zmlazení na plochách. Podobně i u běžných druhů pak může reflektovat jejich schopnost šířit se. Z hlediska způsobu stanovení a přesnosti jsou hodnoty této proměnné v zásadě tří typů.

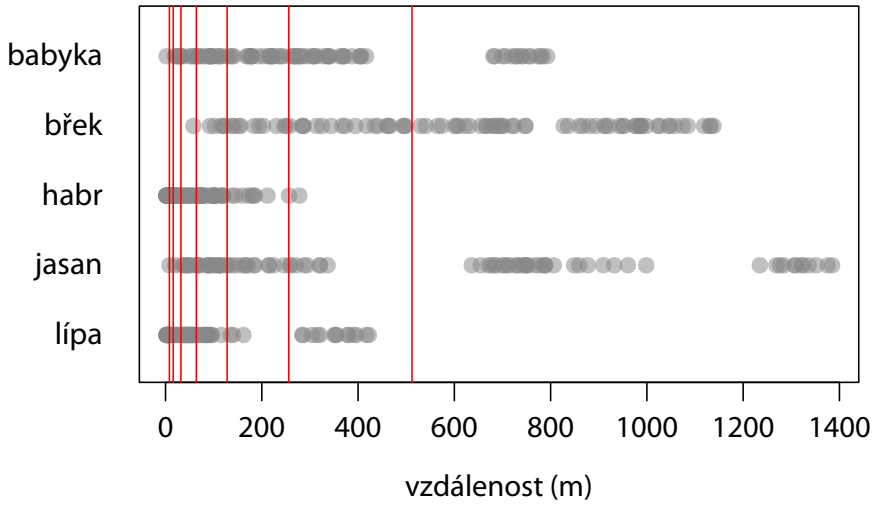
První (a nejpřesnější) údaje jsem získával během zjišťování zastoupení druhů na škále porostu, kdy jsem na každé ploše měřil i vzálenost k nejbližším jedincům všech druhů (cca do 50 metrů).

Druhým krokem bylo zaměření všech jedinců vzácnějších druhů, u nichž bylo pravděpodobné, že budou v rámci svého druhu některé ploše nejblíže (do 100 metrů), přístrojem GPS (Garmin Oregon 450). Minima vzdáleností jsem posléze dopočítal ze zaznamenaných souřadnic

stromů a ploch. Tato data už mohou vzhledem k nepřesnostem v určení zeměpisných souřadnic vykazovat určité zkreslení, odhadem do 20 metrů.

Třetí typ těchto dat je spíše jen vedlejším produktem výše zmíněného dopočítání a jedná se o vzdálenosti v řádech stovek metrů vypočtené mezi zaměřenými stromy a plochami z různých lokalit. Přesnost je sice stejná jako v předchozím případě, ale pro velkou vzdálenost není zaručeno, že se skutečně jedná o nejbližší jedince, takže je třeba brát tyto údaje s rezervou.

Kvůli popsaným problémům jsem vzdálenosti převedl na ordinální proměnnou o osmi úrovních, založenou na logaritmické škále o základu dva. Hranice mezi jednotlivými úrovněmi pak byly 8, 16, 32, 64, 128, 256 a 512 metrů. Výhodnou vlastností je, že tyto hranice respektují disjunkce v datech způsobené výše zmíněným dopočítáváním (obr. 4).



Obr. 4 Vzdálenosti nejbližších fertilních jedinců k jednotlivým plochám. Znázorněno je pět ve zmlazení nejvíce zastoupených druhů vyjma dubu (ten byl na všech plochách centrálním stromem). Červené vertikální linie oddělují osm vzdálenostních tříd použitých jako vysvětlující proměnná v analýzách.

2.2.4 Stanovištní podmínky

Většina ekologických proměnných, s nimiž pracuji, popisuje půdní vlastnosti na plochách a byla změřena v roce 2009 (Vild *et al.* 2013). Jedná se o obsah šesti hlavních živin a minerálních látek (C, K, N, P, Ca a Mg) a půdní reakci. V roce 2012 jsem je doplnil o výsledky měření půdní vlhkosti pomocí přístroje Delta-T HH2 se sondou ThetaProbe ML2x. Všechna měření jsem provedl během jednoho dne po delším období bez dešťů a vlhkost na ploše jsem stanovil jako průměr ze čtyř měření. Pro kvantifikaci množství světla pronikajícího korunovým zápojem jsem měl k dispozici jednak vlastní odhady pokryvnosti stromového patra, jednak z hemisférických fotografií vypočítané proměnné, z nichž jsem nakonec vybral LAI 4 Ring (Frazer *et al.* 1999, Stenberg *et al.* 1994), která se z této skupiny v analýzách jevila jako nejlepší prediktor.

Tab. 2 Dvě skupiny proměnných používané v analýzách. První popisuje složení stromového patra, druhá stanovištní podmínky.

Proměnná	Význam
FJ na ploše	druhá odmocnina z počtu fertilních jedinců daného druhu na ploše
FJ na ploše (%)	relativní zastoupení fertilních jedinců daného druhu v rámci plochy
FJ v porostu	druhá odmocnina z počtu fertilních jedinců daného druhu v kruhu o poloměru 50 m kolem plochy
FJ v krajině	druhá odmocnina z počtu fertilních jedinců daného druhu v kruhu o poloměru 500 m kolem plochy
nejbližší FJ	vzdálenost nejbližšího fertilního jedince daného druhu od středu plochy
Ca	obsah vápníku v půdě (mg/1000 g)
Mg	obsah hořčíku v půdě (mg/1000 g)
K	obsah draslíku v půdě (mg/1000 g)
C	obsah uhlíku v půdě (% sušiny)
N	obsah dusíku v půdě (% sušiny)
C:N	poměr obsahu uhlíku a dusíku v půdě
P	dostupný fosfor v půdě (mg/1000 g)
pH	půdní reakce
vlhkost	relativní půdní vlhkost
pokryvnost E_3	odhad pokryvnosti stromového patra
LAI 4 Ring	index listové plochy (Leaf Area Index) pro zenitový úhel 0–60° vypočítaný z hemisférické fotografie

2.3 ZPRACOVÁNÍ DAT A ANALÝZY

2.3.1 Použitý software

Pro přepis terénních poznámek a uchování primárních dat jsem používal tabulkový procesor Calc z kancelářského balíku LibreOffice. Mapu porostů na krajinné škále jsem překreslil v programu Quantum GIS (Quantum GIS Development Team 2013), kde jsem také provedl prvotní zpracování bodů zaměřených pomocí GPS přístroje.

Veškeré další transformace a výpočty, včetně tvorby grafických výstupů, jsem prováděl v prostředí R (R Core Team 2013). Pro práci s geografickými daty mi byly zvlášť užitečné balíky *rgdal* (Bivand *et al.* 2013), *rgeos* (Bivand & Rundel 2013) a *sp* (Pebesma & Bivand 2005 a Bivand *et al.* 2008), pro zpracování souborů z GPS zařízení balík *XML* (Lang 2012) a pro tvorbu grafických výstupů balík *Cairo* (Urbanek & Horner 2012).

Pro tvorbu některých schémat jsem využil aplikace Adobe InDesign a Illustrator a práce samotná je vysázena prostřednictvím sázecího systému LaTeX, respektive jeho příbuzného s podporou OpenType fontů, XeTeX.

2.3.2 Analýzy

Hlavní analýzy jsou založeny na zobecněných lineárních modelech (Generalized Linear Models; GLM). Ty na rozdíl od běžné lineární regrese umožňují pracovat se závislou proměnnou, která

má jiné než normální rozdělení. Za závislou proměnnou jsem bral počty jedinců ve zmlazení, takže jsem pracoval s negativně binomickým rozdělením, které jsem upřednostnil před Poissonovým, protože se lépe hodí v situacích, kdy dochází k prostorové agregaci organismů (Pekár & Brabec 2009), což je právě případ semen a tím i semenáčů (Clark *et al.* 1999, Harmer & Morgan 2007). V prostředí R jsem použil funkci glm.nb z knihovny *MASS* (Venables & Ripley 2002).

Vliv proměnných na zmlazení jsem zkoumal u šesti druhů (babyka, břek, dub, habr, jasan a lípa), které byly přítomné alespoň na třetině ploch a u nichž diagnostika modelů neukázala zásadní problémy naznačující porušení předpokladů použité metody.

Rozdíly v hodnotách proměnných pro různé skupiny jsem testoval pomocí analýzy rozptylu (ANOVA), tam kde nebyly porušeny předpoklady této metody. Pro testování rozdílu mezi skupinami s odlišnými rozptyly jsem použil Welchovu variantu. Korelace jsem kvůli častému porušení předpokladu normálního rozdělení dat počítal pomocí neparametrické metody (Spearmanův korelační koeficient), i když výsledky metody parametické se výrazně nelišily. V jednom případě (při srovnání vysokého zmlazení habru a dubu) jsem závislou proměnnou kvůli velkému počtu nulových hodnot převedl na presenčně-absenční data a analyzoval je prostřednictvím GLM s binomickým rozdělením závislé proměnné. Pro vizualizaci mnohorozměrných dat jsem použil ordinační diagramy nemetrického mnohorozměrného škálování (NMDS) založeného na Bray-Curtisových distancích.

Vysvětlená variabilita

V běžné lineární regresi založené na metodě nejmenších čtverců (Ordinary least squares, OLS) se pro určení variability vysvětlené modelem používá koeficient determinace (R^2). V GLM, kde se k odhadům používá metoda maximální věrohodnosti, není standardní R^2 dostupný, ale lze místo něj použít jeho analogie, označované jako pseudo-R^2. Já jsem využil jeho nejjednodušší verzi (Cameron & Trivedi 1998), která se počítá z nulové (D_0) a reziduální deviance (D_{resid}) modelu, a budu jej označovat jako vysvětlenou devianci (VD):

$$VD = 1 - \frac{D_0}{D_{resid}}.$$

Podobně jako R^2 lze i vysvětlenou devianci, jejíž hodnoty se také pohybují v intervalu [0, 1], považovat za procento variability vysvětlené modelem.

Pro standardní R^2 existuje i jeho adjustovaná podoba, která zohledňuje velikost modelu a umožňuje tak srovnávat modely s různým počtem proměnných. Peres-Neto *et al.* (2006) navrhli postup, jak adjustovaný R^2 vypočítat v CCA prostřednictvím upraveného Ezekielova vzorce, a tento postup jsem použil i já pro stanovení adjustované vysvětlené deviance (VD_{adj}):

$$VD_{adj} = 1 - \frac{1}{1 - \overline{X}_{perm}}(1 - VD),$$

kde $\overline{X}_{perm}$ je průměrná vysvětlená deviance z 1000 modelů s permutovanou závislou proměnnou.

Rozklad variance

Abych určil variabilitu vysvětlenou každou ze dvou skupin proměnných (složení stromového patra a stanovištní podmínky) a jejich průnik, provedl jsem rozklad variance. Při něm se standardně postupuje tak, že se zjistí variabilita vysvětlená první skupinou proměnných ($a + ab$), druhou ($b + ab$) a oběma dohromady ($a + ab + b$), z čehož je možné dopočítat čisté vlivy jednotlivých skupin a a b a společný vliv ab (Legendre & Legendre 1998).

Tato metoda je primárně určena pro lineární regresi, ale bývá používána i v GLM (např. Randin *et al.* 2009). Namísto R^2 jsem tedy počítal s adjustovanou VD (AVD), kterou jsem zjišťoval pomocí *forward selection* (pro podrobnější popis viz přílohu 8).

Korelace v datech

Design původního prosvětlovacího experimentu bohužel nebyl ideální. Jeho hlavní slabinou je, že se jednotlivé plochy nacházejí na šesti lokalitách a data ze stejné lokality jsou korelovaná, což je vlastnost, s níž běžné regresní techniky (lineární regrese ani GLM) nepočítají, a která může vést k chybám v odhadech parametrů a zejména k falešně signifikantním výsledkům (Pekár & Brabec 2012). Tyto problémy lze řešit např. s pomocí smíšených nebo marginálních modelů, které ovšem (alespoň v prostředí R) neumožňují pracovat s negativně binomickým rozdělením, ale pouze s Poissonovým, jež pro data analyzovaná v této práci vykazuje silnou *overdispersion*, což je vlastnost, kterou tyto metody neumí správně interpretovat, a jejich užití tak prakticky znemožňuje (Pekár in verb.).

Jako doplněk k základním testům jsem proto provedl i testy založené na dvoustupňové permutaci, které by výše uvedené problémy měly do jisté míry filtrovat. Bohužel ani tento přístup není ideální a oproti „naivním" GLM (které budou mít vzhledem k prostorovému uspořádání ploch tendenci k falešně signifikantním výsledkům) je naopak příliš konzervativní. „Pravda" tak bude někde mezi výsledky z obou použitých metod. Bližší popis a diskuze použitých permutací jsou také v příloze 8.

3

VÝSLEDKY

3.1 ZAZNAMENANÉ DRUHY DŘEVIN

3.1.1 Stromové patro

Zastoupení všech druhů dřevin na různých škálách shrnuje tab. 3. Trochu jiný pohled poskytuje obr. 5, znázorňující průměrné počty druhů na lokalitách. Byť tato práce není primárně zaměřena na diverzitu vegetace, věřím, že tyto informace čtenáři pomůžou udělat si lepší představu o charakteru stromového patra na studovaných lokalitách a v jejich okolí.

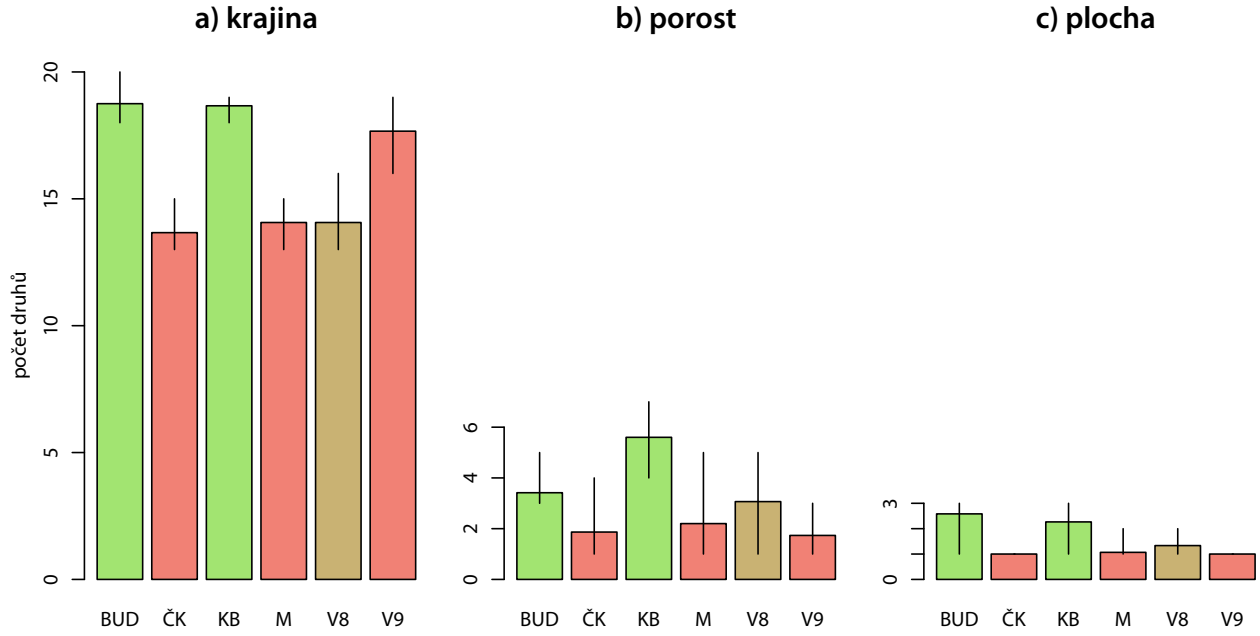
Škála plochy
Přímo na plochách jsem zaznamenal celkově 6 druhů stromů. Dub byl, kvůli způsobu založení ploch, přítomný na všech. Zhruba na čtvrtině ploch rostl habr (21) a lípa (20). Vzácně se na této škále vyskytovaly i babyka, jasan a osika, všechny pouze na jedné ploše. Průměrný počet druhů na ploše se na lokalitách pohyboval od 1 (doubravy) po 2,6 (dubohabřina), celkově pak byl 1,5 (obr. 5c).

Škála porostu
Se zvětšením škály došlo k přibližně zdvojnásobení frekvence výskytu druhů zaznamenaných přímo na plochách. K nim přibyly i další druhy, rostoucí buď na lesních okrajích (bříza a akát), nebo v kulturách jehličnanů a jen vzácně vtroušené v listnatých porostech (modřín a *Pinus sylvestris*). Zvláště výrazné bylo zastoupení akátu a babyky podél železniční trati na lokalitě KB. Celkově se tak počet zjištěných druhů zvýšil na 10, přičemž průměr se mezi lokalitami pohyboval od 1,7 po 5,6 s celkovým průměrem 3 druhy na porost (obr. 5b).

Tab. 3 Zastoupení druhů dřevin ve zmlazení a na různých škálách ve stromovém patře v rámci studovaného území. Sloupec „Ploch" udává počet ploch z celkových 87, na nichž (případně v jejichž okolí na větších škálách) byl druh nalezen. Zahrnuty nejsou některé vzácné druhy, zachycené pouze na krajinné škále (*Prunus avium*, *Quercus cerris*, *Q. frainetto* a *Q. pubescens*).

	Zmlazení				Stromové patro						
	Nízké		Vysoké		Nejblíže	Plocha		Porost		Krajina	
Druh	Ploch	Prům.	Ploch	Prům.	Prům. (m)	Ploch	Prům.	Ploch	Prům.	Ploch	Prům.
Acer campestre	35	17	5	1	>200	1	<0,5	5	<0,5	72	79
Acer negundo	.	.	.	.	>200	.	.	.	.	10	1
Acer platanoides	10	<0,5	.	.	>200	.	.	.	.	42	14
Acer pseudoplatanus	9	<0,5	.	.	>200	.	.	.	.	47	12
Aesculus hippocastanum	.	.	.	.	>200	.	.	.	.	12	<0,5
Alnus glutinosa	.	.	.	.	>200	.	.	.	.	87	337
Betula pendula	1	<0,5	.	.	116	.	.	28	6	87	715
Carpinus betulus	80	87	27	34	58	21	1	45	58	87	2312
Fraxinus sp.	42	7	1	<0,5	>200	1	<0,5	3	<0,5	87	140
Larix decidua	1	<0,5	.	.	121	.	.	17	3	87	184
Picea abies	.	.	.	.	>200	.	.	.	.	70	226
Pinus nigra	.	.	.	.	>200	.	.	.	.	22	1
Pinus sylvestris	.	.	.	.	91	.	.	24	19	87	3236
Populus tremula	1	1	.	.	>200	1	<0,5	2	<0,5	87	252
Populus × *canadensis*	.	.	.	.	>200	.	.	.	.	12	4
Quercus rubra	1	<0,5	.	.	>200	.	.	.	.	5	<0,5
Quercus sp.	87	938	10	1	0	87	7	87	289	87	20721
Robinia pseudacacia	13	2	3	<0,5	>200	.	.	10	1	82	352
Salix caprea	.	.	.	.	>200	.	.	.	.	34	1
Salix fragilis	.	.	.	.	>200	.	.	.	.	45	1
Sorbus torminalis	29	1	1	<0,5	>200	.	.	.	.	50	1
Tilia sp.	49	4	15	<0,5	93	20	1	37	28	87	1006

Prům. = průměrný počet jedinců na ploše, případně průměrná nejmenší vzdálenost fertilního jedince



Obr. 5 Průměrné počty druhů stromového patra na lokalitách pro jednotlivé škály. Barevně je odlišen charakter vegetace na lokalitě: červená – doubrava, zelená – dubohabřina, hnědá – přechodný porost mezi doubravou a dubohabřinou. Vertikální linie zobrazují minimální a maximální hodnoty.

Tab. 4 Zastoupení vymapovaných vegetačních typů a průměrné počty druhů stromů v nich

	Rozloha		
Typ vegetace	ha	%	Prům. počet druhů
doubrava	155,7	40	3,6
dubohabřina	85,6	22	4,8
jehličnany	52,4	14	2,4
nepůvodní listnáče	6,5	2	2,2
lužní les	9,0	2	5,3
smíšený porost	32,6	8	5,2
bezlesí	45,5	12	0,7

Škála krajiny

Zastoupení jednotlivých vegetačních typů a průměrné počty druhů jejich stromového patra shrnuje tab. 4, mapa vymezených segmentů je pak v příloze 2. Celkem jsem zaznamenal 29 druhů dřevin, z nichž se v okolí jednotlivých lokalit vyskytovalo průměrně 13,7 až 18,6 s celkovým průměrem 16 druhů (obr. 5a). Nejvýraznější byl nárůst zastoupení olše, která se, především podél potoků, vyskytovala v rámci této škály v okolí všech 87 ploch. Roztroušeně se vyskytovaly javory (*A. platanoides*, *A. pseudoplatanus* a poblíž nedalekého průmyslového areálu i *A. negundo*), izolovaní jedinci *Sorbus torminalis* a místy byly staré smrkové monokultury. Vzácně jsem zaznamenal i další druhy dubů, např. *Q. pubescens* poblíž NPR Krumlovsko-rokytenské slepence nebo *Q. frainetto* (Novák & Roleček 2013). Kompletní seznam zjištěných taxonů je v tab. 3.

Nejbližší fertilní jedinci

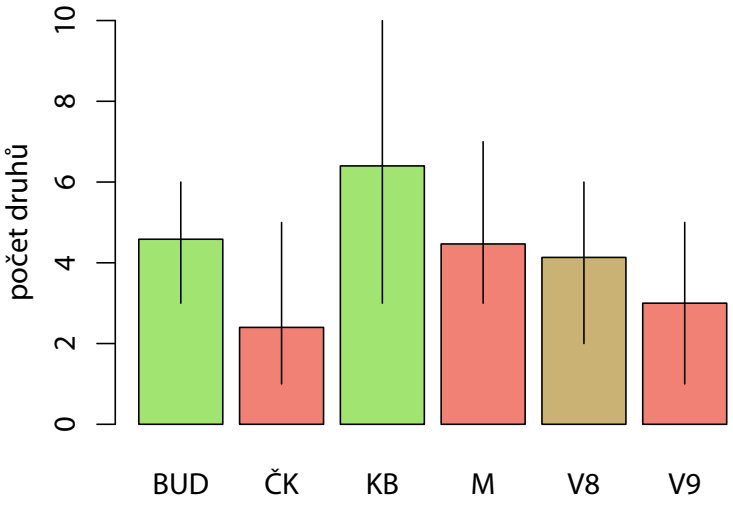
Pokud pominu dub, byl všem plochám v průměru nejblíže habr (58 m) a za ním s rostoucí vzdáleností borovice, lípa, bříza a modřín, všechny v průměru do 200 m. Narozdíl od těchto dřevin, které rostly v blízkosti většiny lokalit, jsem ostatní zaznamenal buď jen poblíž jedné či dvou lokalit, nebo se vyskytovaly až při okraji mapovaného území. Rozložení zjištěných vzdáleností nejbližších jedinců (s limity zmíněnými v metodice) pěti analyzovaných druhů ke všem plochám ilustruje obr. 4.

3.1.2 Zmlazení

Generativní zmlazení

Podobně jako ve stromovém patře, byl i ve zmlazení nejhojněší dub, který byl i zde přítomný na všech plochách. Hojný byl rovněž habr, rostoucí na 80 plochách. Dalšími frekventovanými druhy byly babyka, břek, jasan a lípa, všechny nalezeny více než dvacetkrát. Roztrouseně (cca 10krát) se vyskytoval akát a javory klen a mléč a jen ojediněle jsem nalezl zmlazující břízu, modřín, osiku a dub červený. Celkem tedy 13 druhů. Průměrné počty druhů na lokalitách se pohybovaly od 2,4 po 6,4, s celkovým průměrem 4,1 (obr. 6).

Zatímco v nízkém zmlazení (do 1,3 m) početně i pokryvností dominoval dub nad habrem, u vysokého tomu bylo přesně naopak (tab. 5). Habr byl zároveň jediným druhem, jehož zmlazení nad 1,3 m tvořilo větší porosty; jedinci ostatních dřevin se v této kategorii vyskytovali spíše jednotlivě a větších počtů dosahovali jen ojediněle v bezprostřední blízkosti mateřských stromů.



Obr. 6 Průměrné počty zmlazujících druhů na lokalitách. Barevně je odlišen charakter vegetace na lokalitě: červená – doubrava, zelená – dubohabřina, hnědá – přechodný porost mezi doubravou a dubohabřinou. Vertikální linie zobrazují minimální a maximální hodnoty.

Vegetativní zmlazení

Tvorbu výmladků jsem pozoroval pouze u tří druhů: dubu, habru a lípy. U dubu i habru byla zřetelná vazba výmladků na pařezy, případně paty kmenů, zatímco lípa často vytvářela větší polykormony bez náznaku předchozí přítomnosti kmene. Počty ploch, kde vegetativní zmlazení těchto druhů dosahovalo výšky 130 cm byly 21 (dub), 11 (habr) a 22 (lípa).

Tab. 5 Charakteristiky vysokého a nízkého (do a nad 1,3 m) zmlazení pro šest nejčastějších druhů. Procento pokryvnosti odpovídá 1 m^2.

	Nízké				Vysoké			
			Prům. pokryvnost (%)				Prům. pokryvnost (%)	
Dřevina	Ploch	Prům.	Na plochu	Na jedince	Ploch	Prům.	Na plochu	Na jedince
babyka	35	17	<0,5	0,01	5	1	<0,5	0,08
břek	29	1	<0,5	0,01	1	<0,5	<0,5	0,12
dub	87	938	4	<0,01	10	1	<0,5	0,12
habr	80	87	2	0,02	27	34	3	0,08
jasan	42	7	<0,5	<0,01	1	<0,5	<0,5	0,25
lípa	49	4	<0,5	0,02	15	<0,5	<0,5	0,74

Ploch = počet ploch, na nichž byl druh přítomný; Prům. = průměr.

3.2 STANOVIŠTNÍ PODMÍNKY

Rozdíly ve světelných podmínkách se projevily jak mezi třemi variantami experimentálního zásahu, tak mezi lokalitami (obr. 7). Zatímco různé varianty prosvětlovacího zásahu se projevily více v pokryvnosti stromového patra, odlišné druhové složení porostů mělo větší vliv na LAI. Hlavní roli v tomto rozdílu hraje vysoké habrové zmlazení, které ovlivňuje pouze hodnoty LAI. Obě proměnné tak mají trochu jinou interpretaci: LAI vypovídá spíše o světelných poměrech v bylinném patře, pokryvnost E_3 pak více o světle dostupném pro nejvyšší jedince v podrostu.

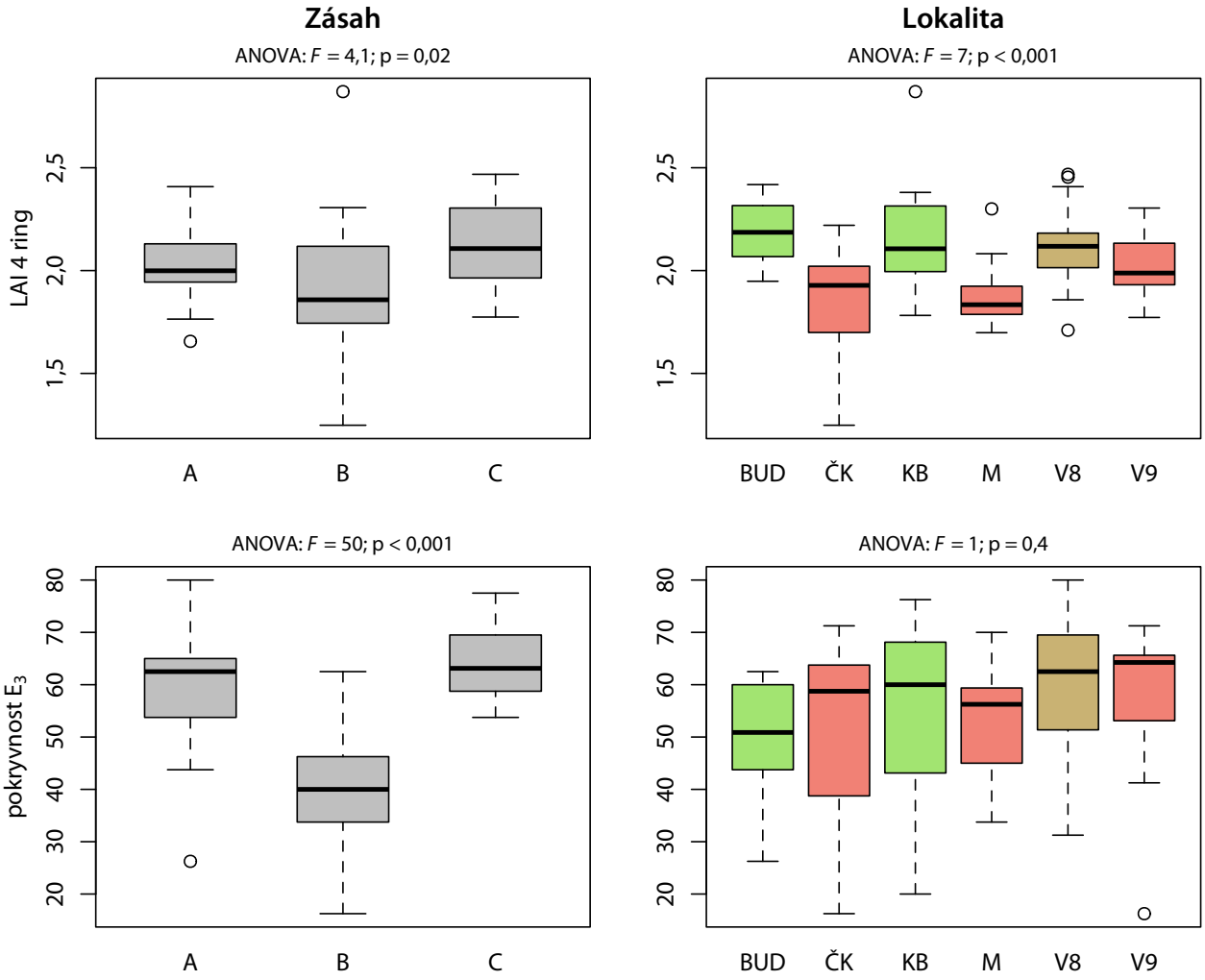
Půdní vlastnosti se poměrně výrazně lišily mezi lokalitami (viz přílohu 5). V dubohabřinách byla oproti kyselým doubravám vyšší půdní vlhkost, obsah vápníku (a s ním silně korelovaného hořčíku) a půdní reakce a naopak nižší obsah uhlíku a fosforu, přičemž v obsahu dusíku ani draslíku se mezi sebou vegetační typy systematicky nelišily. Mezická doubrava na lokalitě M se ve většině charakteristik blížila spíše dubohabřinám.

3.3 VLIV STUDOVANÝCH FAKTORŮ NA ZMLAZENÍ

3.3.1 Vliv druhového složení stromového patra

Abundance zmlazení reagovala na proměnné z této skupiny očekávaným způsobem, tedy rostla s vyšším zastoupením téhož druhu ve stromovém patře a klesala s rostoucí vzdáleností fertilních jedinců.

Škála plochy neměla u většiny analyzovaných druhů na zmlazení významný vliv. Výjimkou byly v tomto ohledu pouze jasan (VD = 9 %) a lípa (VD = 13 %). U jasanu je třeba brát signifikantní výsledek s určitou rezervou, protože jak je vidět z tab. 3, fertilní jedinec tohoto druhu rostl pouze na jediné ploše. Naproti tomu u lípy, přítomné ve stromovém patře na dvaceti plochách, lze už tento vztah považovat za věrohodný. Relativní zastoupení se ukázalo jako významné navíc i pro dub a habr, ovšem s řádově nižší signifikancí a permutační testy tento vztah nepotvrdily.



Obr. 7 Srovnání dvou proměnných (LAI vypočítané a z hemisférických fotografií a odhadnuté pokryvnosti stromového patra) popisujících světelné podmínky na plochách a jejich variabilita mezi lokalitami a mezi prosvětlovacími zásahy. A – mírné prosvětlení, B – silné prosvětlení, C – kontrola. Barevně je odlišen charakter vegetace na lokalitě: červená – doubrava, zelená – dubohabřina, hnědá – přechodný porost mezi doubravou a dubohabřinou.

Další prostorová škála v pořadí, tedy škála porostu, se projevila jako významná pro více druhů. Závislost četnosti zmlazení na početnosti fertilních stromů se zachovala u jasanu i lípy a navíc se nově projevila i u habru, kde byla z hlediska vysvětlené deviance (50 %) nejlepší proměnnou. Významná závislost vyšla také pro dub, ale podobně jako na předchozí škále neobstála při použití permutačních testů (p = 0,25).

Složení stromového patra na krajinné škále mělo vliv na čtyři dřeviny: babyku, břek, habr a lípu. U této proměnné je však nejvyšší míra korelace hodnot v rámci lokality (500m kruhy kolem ploch mají velký průnik), což je zřejmě důvod, proč tuto závislost nepotvrdily permutační testy. I přesto je ale možné uvažovat o významu této škály pro zmlazení břeku a lípy, kde jsou i adjustované vysvětlené deviance poměrně velké (9 a 13 %) a p-hodnoty naopak malé (0,1 a 0,06).

Poslední z této skupiny proměnných, vzdálenost nejbližšího fertilního jedince, byla statisticky významná pro všechny analyzované anemochorní druhy (babyku, habr, jasan i lípu) a kromě habru to pro ně byla i proměnná vysvětlující nejvíce variability ze všech (včetně proměnných prostředí). To potvrzují i permutační testy, které byly s těmi běžnými vzácně ve shodě (byť samozřejmě s nižšími VD).

3.3.2 Vliv podmínek prostředí

Jelikož jsou některé proměnné popisující půdní vlastnosti poměrně silně korelované (viz přílohu 3), objevují se u nich při testování vlivu na zmlazení analogické trendy. Z tab. 6 je vidět podobná odpověď semenáčů na trojici silně pozitivně korelovaných ($\rho > 0{,}7$) proměnných Ca, Mg a vlhkost. Regresní koeficienty jsou záporné pro dub a kladné pro všechny ostatní druhy a závislost je až na jedinou výjimku vždy signifikantní. Podobný trend se objevuje také v reakci na obsah fosforu, který je s předešlou trojicí proměnných negativně korelován ($\rho < -0{,}5$), a v menší míře i na hodnotu pH. Nejsilněji se vliv těchto proměnných projevil u lípy (VD pro Ca, Mg, P i vlhkost kolem 19 %) a tyto závislosti nezpochybnily ani permutační testy. Podobná situace byla i u habru, jen s tím rozdílem, že z permutačních testů vyšla signifikantně pouze závislost na pH, ovšem i p-hodnoty pro ostatní proměnné byly relativně nízké (do 0,1), takže je možno jejich vliv považovat za významný. Nejlepším prediktorem četnosti zmlazení babyky byla půdní reakce (VD = 22 %), zatímco vliv ostatních faktorů se jevil menší. U břeku zůstal i po permutacích signifikantní negativní vliv množství dostupného fosforu a pozitivní půdní vlhkosti (VD 32 a 22 %). U dubu ani jasanu randomizace význam proměnných z této skupiny nepotvrdila, ačkoliv adjustovaná p-hodnota 0,06 pro model s pH u dubu naznačuje, že půdní reakce může mít na zmlazení této dřeviny vliv.

Druhou skupinu korelovaných proměnných tvoří obsah uhlíku a dusíku v půdě a jejich poměr. Obsah těchto živin měl vliv především na semenáče břeku, jejichž početnost klesala s rostoucím množstvím jak dusíku, tak uhlíku (ten byl s 32% VD pro břek nejlepší vysvětlující proměnnou), což potvrdily i permutační testy. Poměr C:N byl navíc významný i pro zmlazení babyky (VD = 18 %) a zřejmě i habru.

Koncentrace draslíku se signifikantně promítla pouze do zmlazení jasanu, ale může jít jen o artefakt vysoké koncentrace jedinců tohoto druhu na lokalitě M (viz graf v příloze 11), neboť randomizace tento vztah nepotvrdila ($p = 0{,}34$).

Dvě proměnné popisující světelné poměry na plochách byly každá významná pro jiné druhy. Pokryvnost stromového patra promlouvala do abundancí habru a jasanu (VD 9 a 5 %) a tato závislost zůstala po adjustaci signifikantní u první ze zmíněných dřevin. Vliv LAI se projevil zejména dubu a lípy, v menší míře pak u babyky. Zatímco s vyšší pokryvností E_3 klesala početnost zmlazení všech jí ovlivněných dřevin, závislost na LAI byla různá: lípa (a babyka) byly soustředěny spíše na plochách s vyššími hodnotami (stinných), dub preferoval plochy světlejší.

3.3.3 Relativní význam složení stromového patra a podmínek prostředí

Přehled výsledků rozkladu variability četnosti zmlazení pro šest nejhojnějších druhů podává tab. 8 a ilustruje jej obr. 8. Průběh maximalizace adjustované vysvětlené deviance přibližují

Tab. 6 Vliv sledovaných proměnných na zmlazení šesti druhů dřevin založený na GLM bez permutací. Vztahy signifikantní na hladině 0,05 jsou tučně. Význam jednotlivých proměnných je uveden v tab. 2. Sloupec Vliv udává charakter závislosti – pozitivní (+) nebo negativní (–). Proměnná lokalita je faktor určující příslušnost ploch k lokalitám.

	Babyka			Břek			Dub			Habr			Jasan			Lípa		
Proměnná	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p
FJ na ploše	+	<1	0,57	.	.	.	+	<1	0,59	+	3	0,05	**+**	**9**	**	**+**	**13**	***
FJ na ploše (%)	+	<1	0,57	.	.	.	**+**	**6**	**0,01**	**+**	**4**	**0,03**	**+**	**9**	**	**+**	**10**	**
FJ v porostu	+	3	0,12	.	.	.	**+**	**6**	**0,01**	**+**	**50**	***	**+**	**7**	**0,02**	**+**	**24**	***
FJ v krajině	**+**	**15**	***	**+**	**14**	**	–	3	0,07	**+**	**5**	**0,01**	–	2	0,18	**+**	**17**	***
nejbližší FJ	**–**	**38**	***	–	4	0,09	.	.	.	**–**	**41**	***	**–**	**44**	***	**–**	**27**	***
Ca	**+**	**11**	**	**+**	**12**	**	**–**	**5**	**0,02**	**+**	**12**	***	**+**	**8**	**0,01**	**+**	**19**	***
Mg	**+**	**12**	**	**+**	**14**	**	–	3	0,08	**+**	**21**	***	**+**	**18**	***	**+**	**18**	***
C	–	5	0,07	**–**	**28**	***	+	<1	0,55	–	2	0,11	**–**	**10**	**	–	<1	0,87
N	–	<1	0,58	**–**	**15**	***	+	<1	0,89	–	<1	0,91	–	2	0,17	+	<1	0,96
C:N	**–**	**18**	***	**–**	**8**	**0,02**	+	<1	0,48	**–**	**8**	**	**–**	**10**	**	–	<1	0,90
P	**–**	**18**	***	**–**	**32**	***	+	<1	0,84	**–**	**15**	***	**–**	**16**	***	**–**	**20**	***
K	+	<1	0,55	–	<1	0,68	–	<1	0,39	–	<1	0,50	**–**	**10**	**	+	<1	0,42
pH	**+**	**21**	***	–	<1	0,76	**–**	**7**	**	**+**	**13**	***	+	3	0,11	**+**	**5**	**0,03**
vlhkost	**+**	**17**	***	**+**	**22**	***	**–**	**5**	**0,02**	**+**	**24**	***	**+**	**13**	**	**+**	**18**	***
pokryvnost E_3	+	<1	0,55	–	1	0,40	+	<1	0,36	**–**	**9**	**	**–**	**5**	**0,04**	+	2	0,24
LAI 4 Ring	**+**	**7**	**0,03**	–	<1	0,90	**–**	**15**	***	+	3	0,07	+	1	0,32	**+**	**15**	***
lokalita	**–**	**64**	***	**–**	**40**	***	**+**	**19**	***	**–**	**63**	***	**+**	**58**	***	**–**	**35**	***

FJ: fertilní jedinec; VD: vysvětlená deviance; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Tab. 7 Vliv sledovaných proměnných na zmlazení šesti druhů dřevin. Vysvětlené deviance (VD) i p-hodnoty jsou adjustovány s využitím dvoustupňové permutace. Vztahy signifikantní na hladině 0,05 jsou tučně. Význam jednotlivých proměnných je uveden v tab. 2. Sloupec Vliv udává charakter závislosti – pozitivní (+) nebo negativní (–). Proměnná lokalita je faktor určující příslušnost ploch k lokalitám.

	Babyka			Břek			Dub			Habr			Jasan			Lípa		
Proměnná	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p
FJ na ploše	+	<1	0,70	.	.	.	+	<1	0,67	+	<1	0,30	**+**	**8**	**0,01**	**+**	**10**	**0,04**
FJ na ploše (%)	+	<1	0,72	.	.	.	+	3	0,15	+	1	0,23	**+**	**8**	**	+	7	0,08
FJ v porostu	+	<1	0,30	.	.	.	+	2	0,25	**+**	**47**	***	**+**	**5**	**0,04**	**+**	**22**	**
FJ v krajině	+	2	0,34	+	9	0,10	–	<1	0,34	+	<1	0,43	–	<1	0,89	+	13	0,06
nejbližší FJ	**–**	**33**	**	–	<1	0,39	.	.	.	**–**	**37**	***	**–**	**32**	**	**–**	**24**	***
Ca	+	4	0,24	+	8	0,08	–	2	0,20	+	7	0,16	+	<1	0,57	**+**	**16**	**
Mg	+	4	0,26	+	10	0,07	–	<1	0,33	+	16	0,06	+	6	0,29	**+**	**15**	**
C	–	<1	0,38	**–**	**25**	**	+	<1	0,67	–	<1	0,44	–	<1	0,38	–	<1	0,91
N	–	<1	0,79	**–**	**12**	**0,02**	+	<1	0,92	–	<1	0,94	–	<1	0,75	+	<1	0,97
C:N	**–**	**13**	**0,05**	–	5	0,11	+	<1	0,64	–	4	0,14	–	<1	0,43	–	<1	0,94
P	–	11	0,11	**–**	**28**	**	+	<1	0,91	–	11	0,10	–	5	0,25	**–**	**17**	**
K	+	<1	0,76	–	<1	0,77	–	<1	0,53	–	<1	0,70	–	2	0,34	+	<1	0,52
pH	**+**	**17**	**0,02**	–	<1	0,83	–	5	0,06	**+**	**10**	**0,04**	+	<1	0,65	+	3	0,13
vlhkost	+	8	0,17	**+**	**18**	**0,02**	–	2	0,23	+	18	0,07	+	<1	0,51	**+**	**15**	**0,02**
pokryvnost E_3	+	<1	0,63	–	<1	0,45	+	<1	0,37	**–**	**8**	**	–	<1	0,43	+	<1	0,22
LAI 4 Ring	+	2	0,26	–	<1	0,92	**–**	**14**	**	+	<1	0,32	+	<1	0,80	**+**	**14**	**
lokalita	–	2	0,32	–	<1	0,61	+	<1	0,94	–	<1	0,46	+	<1	0,86	–	<1	0,43

FJ: fertilní jedinec; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

přílohy 12 a 13.

Z obr. 8 je na první pohled vidět rozdíl mezi zoochorními (břek a dub) a anemochorními druhy (ostatní). U první skupiny je pouze velmi malý čistý vliv složení stromového patra (4–5 % variability) oproti podmínkám prostředí (cca 30 %).

V rámci zbylé čtveřice dřevin už není rozdíl mezi variabilitou vysvětlenou dvěma skupinami proměnných takto markantní, byť je zde také přítomen. Čtveřici lze rozdělit na dvě dvojice s podobnými odezvami: jednu tvoří habr a jasan, u nichž četnost zmlazení více ovlivňovalo složení stromového patra než stanovištní podmínky, a druhou babyka s lípou, kde tomu bylo naopak. U první dvojice je také větší část sdílené variability (29 a 41 % z celkové vysvětlené oproti 14 a 26 %).

	Vysvětlená variabilita (%)				
Dřevina	Celkem	Strom. patro	Prostředí	Sdílená	Sdílená (%)
babyka	74	36	48	10	14
břek	45	12	40	7	16
dub	35	6	31	2	4
habr (vše)	70	58	33	20	29
habr (vysoké)	81	35	47	0	0
jasan	62	51	35	25	41
lípa	52	28	37	14	26

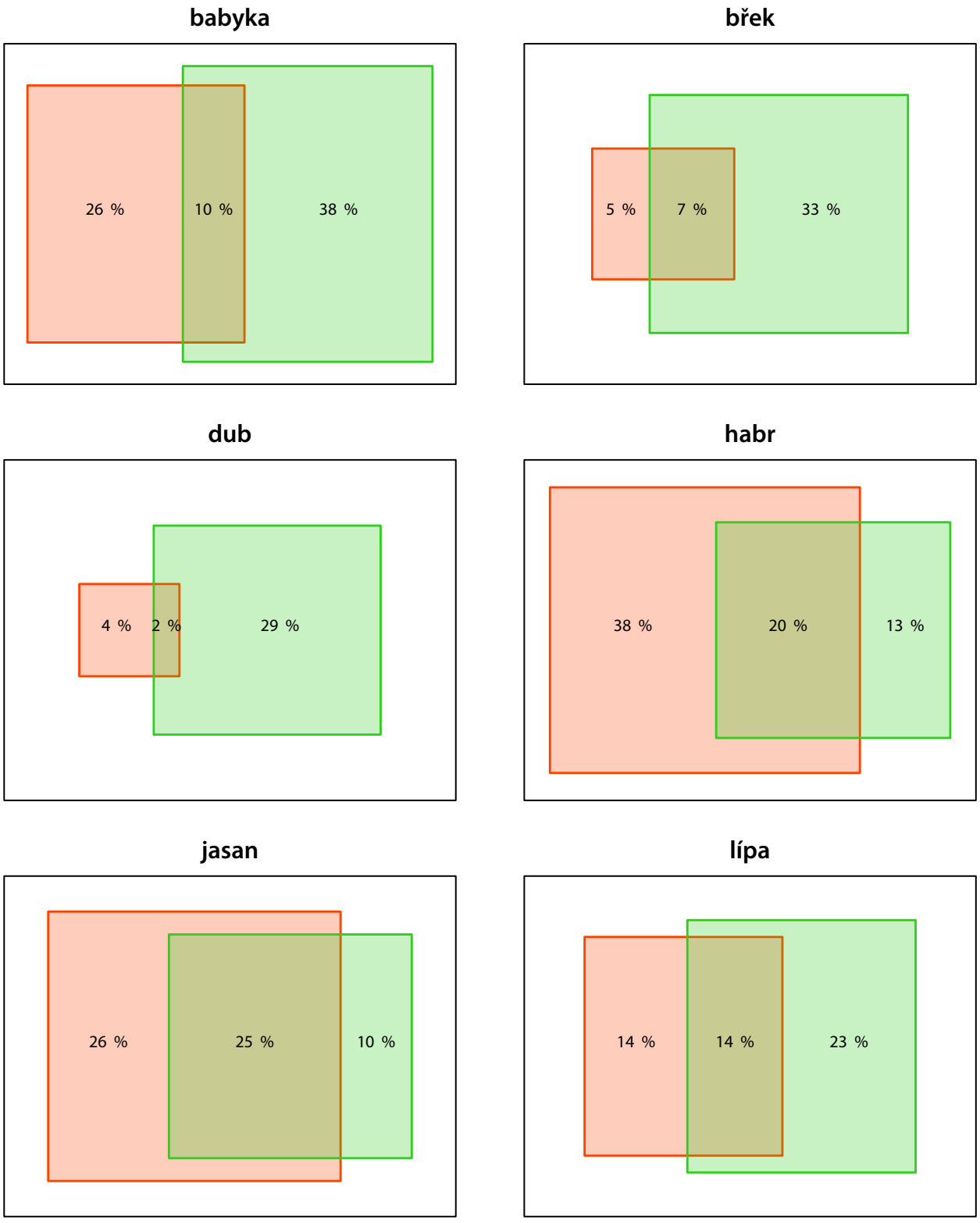
Tab. 8 Rozklad variability abundance zmlazení šesti druhů dřevin (u habru i zvlášť pro zmlazení vyšší než 1,3 m). Hodnoty pro obě skupiny proměnných zahrnují i variabilitu sdílenou. Poslední sloupec udává podíl sdílené a celkové variability.

3.3.4 Vysoké zmlazení

Jediným druhem, který vytvářel větší porosty vysokého zmlazení na více plochách, byl habr (tab. 5). Z charakteristik stromového patra hrály nejvyšší roli zastoupení habru na úrovni porostu (VD = 37 %, tab. 9) a vzdálenost nejbližšího fertilního jedince (VD = 16 %). Z environmentálních faktorů bylo nejvýznamnější světlo, reprezentované pokryvností stromového patra (VD = 33 %), méně pak množství hořčíku a fosforu v půdě a půdní vlhkost (po permutacích vycházely tyto proměnné nesignifikantně).

Při srovnání vysokého a veškerého habrového zmlazení (tab. 9 a obr. 9) se ukazuje, že zatímco pro obě výškové třídy semenáčů bylo důležitější složení stromového patra, na počty semenáčů vyšších než 1,3 m měly větší vliv stanovištní poměry. Zároveň došlo k výraznému snížení podílu sdílené variability (z 29 na, po zaokrouhlení, 0 %, tab. 8).

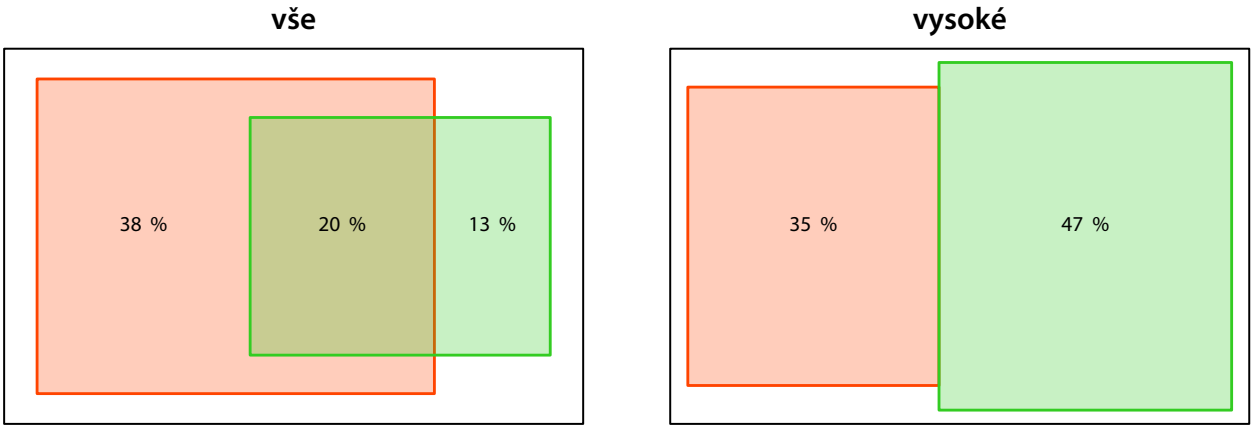
Dílčí analýzy (binomická regrese se závislou proměnnou kódující pouze presenci/absenci) vysokého zmlazení dubu ukázaly, že jeho výskyt je vázán na plochy s vysokým zmlazením habru (VD = 9 %, p = 0,03) a vysokým vegetativním zmlazením dubu (VD = 0,13 %, p = 0,006).



Obr. 8 Rozklad variability abundance zmlazení na část vysvětlenou složením stromového patra (červený obdélník vlevo) a stanovištními faktory (zelený obdélník vpravo). Procentuální hodnoty udávají čistý vliv skupin proměnných a vliv společný. Černý rámeček ohraničuje 100 % variability a barevné obdélníky jsou k němu proporcionální.

Tab. 9 Vliv sledovaných proměnných na zmlazení habru (všeho a jen nad 1,3 m). Uvedeny jsou výsledky z obou typů analýz a vztahy signifikantní na hladině 0,05 jsou tučně. Význam jednotlivých proměnných je uveden v tab. 2. Sloupec Vliv udává charakter závislosti – pozitivní (+) nebo negativní (–). Proměnná lokalita je faktor určující příslušnost ploch k lokalitám.

	GLM						Permutované GLM					
	Vše			Vysoké			Vše			Vysoké		
Proměnná	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p	Vliv	VD	p
FJ na ploše	+	3	0,05	+	<1	0,91	+	<1	0,30	+	<1	0,90
FJ na ploše (%)	**+**	**4**	**0,03**	+	<1	0,67	+	1	0,23	+	<1	0,59
FJ v porostu	**+**	**50**	***	**+**	**37**	***	**+**	**47**	***	**+**	**36**	***
FJ v krajině	**+**	**5**	**0,01**	+	1	0,41	+	<1	0,43	+	<1	0,62
nejbližší FJ	**–**	**41**	***	**–**	**16**	***	**–**	**37**	***	**–**	**14**	**0,02**
Ca	**+**	**12**	***	+	3	0,22	+	7	0,16	+	<1	0,42
Mg	**+**	**21**	***	**+**	**7**	**0,05**	+	16	0,06	+	4	0,11
C	–	2	0,11	–	<1	0,63	–	<1	0,44	–	<1	0,70
N	–	<1	0,91	+	<1	0,87	–	<1	0,94	+	<1	0,95
C:N	**–**	**8**	**	–	2	0,25	–	4	0,14	–	<1	0,23
P	**–**	**15**	***	**–**	**8**	**0,03**	–	11	0,10	–	5	0,12
K	–	<1	0,50	–	<1	0,54	–	<1	0,70	–	<1	0,65
pH	**+**	**13**	***	+	4	0,12	**+**	**10**	**0,04**	+	2	0,23
vlhkost	**+**	**24**	***	**+**	**12**	**	+	18	0,07	+	8	0,10
pokryvnost E_3	**–**	**9**	**	**–**	**33**	***	**–**	**8**	**	**–**	**32**	***
LAI 4 Ring	+	3	0,07	+	3	0,22	+	<1	0,32	+	<1	0,33
lokalita	**–**	**63**	***	**–**	**36**	***	–	<1	0,46	–	<1	0,41



Obr. 9 Rozklad variability abundance habrového zmlazení na část vysvětlenou složením stromového patra (červený obdélník vlevo) a stanovištními faktory (zelený obdélník vpravo). Procentuální hodnoty udávají čistý vliv skupin proměnných a jejich průnik. Černý rámeček ohraničuje 100 % variability a barevné obdélníky jsou k němu proporcionální. Vlevo pro všechno zmlazení, vlevo pouze pro vysoké (nad 1,3 m).

4

DISKUZE

4.1 CO VE SKUTEČNOSTI ŘÍKAJÍ ANALYZOVANÉ PROMĚNNÉ?

Dříve než budu diskutovat vlastní výsledky a pouštět se do jejich interpretací, považuji za nezbytné poodkrýt, co se vlastně skrývá (respektive neskrývá) za některými proměnnými použitými v analýzách a diskutovat, jestli tak určité, třeba signifikantní, výsledky skutečně říkají to, co by čtenář intuitivně očekával.

Fertilní nebo *potenciálně* fertilní jedinci?
Jak jsem popsal v sekci 2.2.3, o zahrnutí jedince do dat popisujících druhové složení stromového patra rozhodovala primárně jeho výčetní tloušťka (VT; podobně postupovali např. Hewitt & Kellman 2002). Z toho vyplývají dva možné typy chyb: zahrnutí sterilního jedince (s netypicky velkou VT) nebo nezahrnutí fertilního jedince (s netypicky malou VT). Protože jsem hraniční VT pro přijetí jedince stanovoval konzervativně, neměl by první typ chyby být častý. Množství chyb druhého typu jsem se snažil redukovat ověřováním přítomnosti plodů i u jedinců, jejichž VT byla pod hraniční hodnotou – z praktických důvodů pouze na malých škálách nebo u vzácnějších druhů. Na základě výše zmíněného a zkušenosti z terénu se domnívám, že mnou použitý způsob kvantifikace fertilních jedinců adekvátně aproximuje jejich přítomnost ve studovaném území a neměl by být zdrojem významných (potažmo systematických) chyb zabraňujících správné interpretaci proměnných na něm založených.

Fertilní jedinci na ploše
Tato proměnná je silně ovlivněna designem prosvětlovacího experimentu, při němž byly pokusné plochy zakládány kolem centrálního stromu, jímž byl vždy dub. Tím je inherentně dána zvýšená pravděpodobnost nereprezentativnosti druhového složení stromového patra na této škále

v porostech, kde dub nedominuje, a to tím větší, čím méně stromů na ploše je, tedy zejména na plochách se silným prosvětlením. Toto může být částečně důvod, proč se složení stromového patra na škále plochy jevilo méně významné než na škále porostu.

Pokryvnost stromového patra

Poněkud specifický případ představují odhady pokryvnosti stromového patra. V roce 2012, kdy jsem tato data sbíral, přišly pozdní jarní mrazy, jejichž důsledkem bylo hůře vyvinuté olistění některých dřevin. Tento jev byl zejména patrný v části dubohabřin (lokality BUD a KB), do jejichž interiéru tak (subjektivně) pronikalo více světla, než je v této vegetaci obvyklé. To se samozřejmě promítlo do odhadů pokryvnosti E_3, které budou pro tyto biotopy oproti běžnému stavu poněkud podhodnocené. Vidět je to na obr. 7, kde jsou medián i maximum pokryvností E_3 u lokality BUD nižší než u ostatních lokalit (včetně poměrně světlých doubrav), a ani hodnoty pro lokalitu KB nejsou vzhledem k ostatním lokalitám tak vysoké, jak by se v případě dubohabřiny dalo očekávat. V úvahu připadaly v zásadě tři varianty, jak toto řešit: a) nijak, přijmout stav z roku 2012, b) využít odhady pokryvností z fytocenologických snímků zapsaných v roce 2009, c) pokusit se anomálii korigovat při zapisování pokryvností. Možnost c) jsem vyloučil, protože by do dat vnášela netriviální míru subjektivity, zatímco od řešení b) mě odradila nejistota, zda by převzatá data o pokryvnosti stromového patra nereprezentovala (i přes jasně dané středy ploch) trochu jinou část porostu, než tu, na níž jsem zapisoval zmlazení. Rozhodl jsem se tedy ponechat mnou pozorované pokryvnosti i s vědomím zmíněných nedostatků. Tato proměnná totiž především rozlišuje různou intenzitu prosvětlovacího zásahu, takže popsané odchylky od typického stavu by neměly být kritické. Rozdíly ve světelných podmínkách na jednotlivých lokalitách by měla korektně reflektovat proměnná LAI, která byla vypočtena z fotografií pořízených v roce 2009 za typického olistění (viz sekci 3.2).

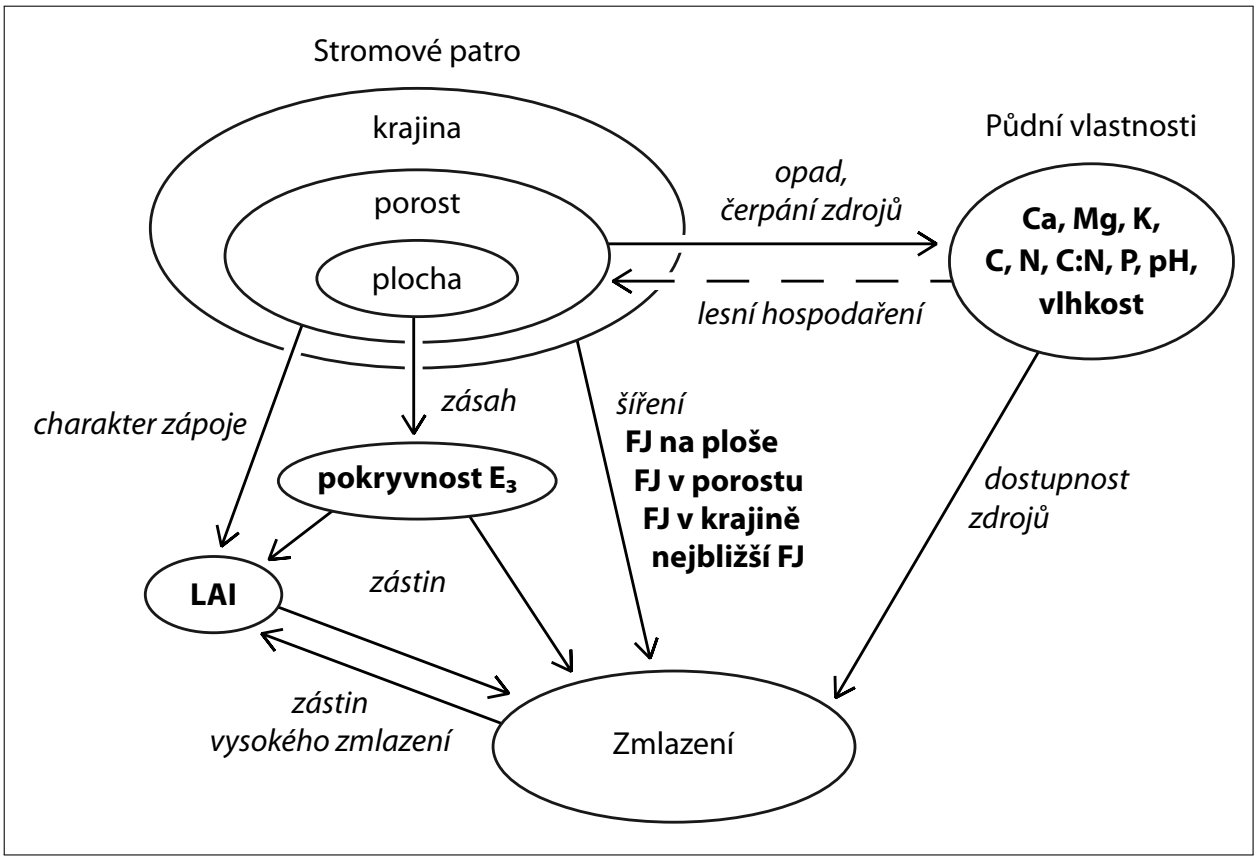
4.1.1 Vzájemné korelace a vlivy v pozadí proměnných

Úplně jednoduchá není situace ani u dalších environmentálních proměnných. V kapitole Výsledky hovořím často o *vlivu* proměnných na zmlazení, ale nemám samozřejmě na mysli závislost kauzální, nýbrž statistickou, tedy korelaci. Za ní se může skutečně skrývat vztah kauzální (ve smyslu A je příčinou B), ale také zprostředkovaný (např. když A sice samo o sobě nemá vliv na B, ale je korelováno s C, které už B ovlivňuje).

Obr. 10 podává přehled nejdůležitějších vztahů mezi sledovanými entitami a proměnnými, které je reprezentují. Na následujících řádcích rozeberu ty, které nemusí být na první pohled zřejmé, ale mnohdy mohou být významné pro správnou interpretaci výsledků analýz.

Vliv stromového patra na půdní vlastnosti (*opad, čerpání zdrojů*)

Vedle toho, že jsou stromy v okolí ploch potenciálními zdroji semen, ovlivňují také stanovištní podmínky na plochách. Kromě vlivu na světelné poměry (který jsem už zmínil a ještě se jím budu zabývat) jednak změnami půdních charakteristik (obsah živin, pH; Augusto *et al.* 2002), jednak čerpáním zdrojů, zejména vody (při experimentálním omezení kompetice stromů narušením jejich kořenového systému dochází ke zvýšení půdní vlhkosti a tím i podpoření růstu



Obr. 10 Schéma vztahů mezi součástmi studovaného systému, studovanými proměnnými a vybranými procesy, významnými pro zmlazování dřevin. Studované (a zohledněné) entity jsou psány normálním řezem písma, proměnné, které je zastupují, tučným a vlivy (procesy, faktory) kurzívou. Šipku z A do B s popiskem C lze číst jako „A ovlivňuje B prostřednictvím C", případně „z vlastností A je pro B nejvýznamnější C".

ostatní vegetace, včetně semenáčů dřevin; Gerhardt 1996, Lindh *et al.* 2003).

Z toho vyplývá, že statisticky významná závislost mezi půdní proměnnou a zmlazením některého druhu nemusí být kauzální, ale pouze důsledkem korelace mezi danou proměnnou a složením stromového patra, a tím vlastně dostupností semen.

Vliv člověka (*lesní hospodaření*)

Všechny studované porosty jsou součástí hospodářského lesa, takže skladba dřevin je do značné míry dána člověkem, ať už šlo o přímou výsadbu, nebo výběr preferovaných dřevin ze spontánně formovaných lesních porostů. Z pohledu analýz se může jednat o podobnou situaci jako v předešlém případě, jen s vyměněnou příčinou a následkem: člověk mohl na určitých půdách preferovat některé dřeviny, a tím mohla (stejně jako výše) vzniknout korelace mezi půdními vlastnostmi a složením stromového patra, jejímž prostřednictvím by se dostupnost semen opět odrážela v signifikancích půdních proměnných.

Světelné poměry (*charakter zápoje*)

Základní rozdíl mezi dvěma proměnnými popisujícími světelné poměry na plochách (LAI a pokryvností stromového patra) jsem nastínil už ve výsledkové části (sekce 3.2). Vzhledem k tomu, že pokryvnost stromového patra odráží v největší míře intenzitu prosvětlovacího zásahu, je její interpretace přímočará.

Jinak je tomu ovšem u LAI. Z obr. 10 je patrné, že tuto proměnnou ovlivňují tři faktory, a to (s klesající důležitosti): *charakter zápoje* (0,15) > *prosvětlovací zásah* (0,12) > *vysoké zmlazení* (0,08). V závorce jsou uvedeny hodnoty R^2 (lineární model se závislou proměnnou LAI) vysvětlujících proměnných: pokryvnost E_3, početnost vysokého zmlazení a počet FJ dubu v porostu (vyšší zastoupení dubu znamená zároveň nižší zastoupení ostatních dřevin).

Vliv zmlazení vyššího než 1,3 m na LAI je dán tím, že hemisférické fotografie jsou pořizovány z výšky jednoho metru nad zemí, takže zejména v případě bohatě vyvinutého zmlazení může být tento faktor hodně významný. V průměru se o něco více projevuje prosvětlovací zásah, který ovlivňuje střední část hemisférické fotografie. Poslední faktor, charakter zápoje, je nejvýznamnější na kontrolních (neprosvětlených) plochách, kde hraje největší roli množství světla propuštěného korunami stromů v okolí plochy. První dva faktory jsou v interpretační rovině poměrně dobře uchopitelné, byť efekt vysokého zmlazení může být poněkud problematický v případě, že toto není plošně rozsáhlé a jeho vliv (zástin) tak není reprezentativní pro celou plochu. V případě charakteru zápoje jde o podobnou situaci jako u půdních proměnných, kdy druhové složení stromového patra určuje, kolik světla bude procházet korunami (porost dubu je světlejší než porost habru či lípy; Le Duc & Havill 1998, Knight *et al.* 2008), a tím opět zprostředkovává možnou kontaminaci analýzy vlivu LAI vlivem dostupnosti semen.

Shrnutí

Ukazuje se, že všechny environmentální proměnné kromě pokryvnosti stromového patra mohou být prostřednictvím jednoho či více faktorů ovlivněné druhovým složením porostu, a tím v sobě nést informaci, kterou bychom v nich na první pohled nečekali (zejména dostupnost semen některých druhů). Tento fakt je zapotřebí mít na zřeteli především při interpretaci výsledků analýz vlivů jednotlivých proměnných na zmlazení.

„Vícerozměrný" pohled na vztah mezi druhovým složením stromového patra a proměnnými prostředí poskytuje ordinační diagram v příloze 6. Kromě jednotlivých druhů dřevin na škále porostu ukazuje také vztah proměnných prostředí a lokalit.

Určitou kvantifikaci těchto závislostí představují výsledky korelací mezi počty jedinců nejčastějších druhů ve stromovém patře na škále porostu a všemi proměnnými prostředí v příloze 4. Ze Spearmanových korelačních koeficientů vychází téměř polovina signifikantně, což by značilo hodně silný vztah mezi stromy a podmínkami prostředí. Na místě je však jistá opatrnost, protože některé ze signifikantních výsledků jsou pravděpodobně způsobeny rozmístěním experimentálních ploch a z něj plynoucími pseudoreplikacemi. Ty mohou způsobit zesílení signálu v datech, který je ve skutečnosti jen šum. Konzervativnější pohled na korelace podávají p-hodnoty získané dvoustupňovou permutací, po jejímž použití statisticky významných výsledků výrazně ubyde. Ty, které zbyly, je možné považovat za věrohodné a patrně způsobené

některým z výše diskutovaných vlivů, a tím pádem interpretovatelné.

4.2 CO OVLIVŇUJE ZMLAZENÍ?

Vliv složení stromového patra dobře odlišil zoochorní a anemochorní druhy (obr. 8) a tohoto rozdělení se budu držet i v následujícím textu.

4.2.1 Zoochorní druhy

Dva zoochorní druhy, břek a dub, vykazují z hlediska výskytu v území naprosto opačné tendence, a přesto se projevují velmi podobně, pokud jde o části variability početnosti jejich zmlazení vysvětlené dvěma analyzovanými skupinami proměnných. U každé z dřevin jsou za to však odpovědné jiné faktory.

Dub

Z tab. 8 vyčteme, že složení stromového patra vysvětluje 6 % celkové variability abundance dubového zmlazení. To je nejmenší ze všech zjištěných vysvětlených deviancí (VD) a důvod je prostý – plodné duby jsou hojné v okolí všech ploch a kvůli způsobu založení experimentu i přímo na nich. Zmlazení by tedy nemělo být limitováno nedostupností žaludů a podle výsledků analýz ani není.

Proměnné prostředí vysvětlují 31 % variability, z nichž by měl největší podíl připadat na LAI, jehož vliv zůstal jako jediný signifikantní i po permutacích. Za zmínku stojí určitě i marginálně signifikantní půdní reakce. Poměrně zajímavou informaci poskytuje i průběh maximalizace VD (příloha 13), kde jako druhá proměnná přidaná do modelu figuruje pokryvnost E_3 s docela vysokým příspěvkem k celkové VD (10 %).

Jako zásadní se tedy pro zmlazení dubu jeví světlo, což už bylo mnohokráte potvrzeno (Harmer & Morgan 2007, Lorimer *et al.* 1994, Ovington & MacRae 1960, Welander & Ottosson 1998). Větší výpovědní hodnota LAI než pokryvnosti E_3 je dána několika výše diskutovanými faktory. Zahrnuje informaci o vysokém zmlazení, zejména habrovém, tedy silném kompetitorovi. Dále je LAI korelováno se zastoupením habru ve stromovém patře (viz přílohu 4), které opět zprostředkovává informaci o pravděpodobné přítomnosti kompetitora. Negativní vliv (zejména stínění) zmlazení habru na semenáče dubu, případně jejich nižší četnost v porostech s habrem, pozorovali také Le Duc & Havill (1998) nebo Gonzalez *et al.* (2008). Důvod, proč přidání proměnné pokryvnost E_3 do modelu s LAI tolik zvýšilo VD, není jasný. Zarážející je navíc fakt, že vliv této proměnné je pozitivní, tedy zmlazení bylo více na plochách se zapojenější korunou. Roli tak mohou hrát komplikovanější procesy jako silnější kompetiční tlak na prosvětlených plochách (viz níže).

Dále se ukázalo, že zmlazení dubu je četnější na stanovištích s nižší půdní reakcí. Dub má kyselý opad, který snižuje pH půdy (van Oijen *et al.* 2005), což může způsobovat vymývání kationtů z půdy. Na bázemi chudých půdách poté hůře přežívají náročnější druhy, zatímco dubu toto prostředí nevadí, takže může být omezen negativní vliv kompetice. Kompetici jiných

dřevin může také limitovat špatná dostupnost jejich semen, protože kyselé substráty jsou vázány na doubravy bez příměsi dalších dřevin.

Zajímavá je problematika odrostlého dubového zmlazení. Zatímco v nízkém zmlazení dub dominuje (frekvencí výskytu, průměrným počtem jedinců na plochu i průměrnou pokryvností; tab. 5), ve vysokém zmlazení (nad 1,3 m) tuto úlohu přebírá habr. Dubové žaludy obsahují poměrně velké množství zásobních látek, které semenáčkům pomáhají přežít v prvním (až druhém) roce i v podmínkách, které pro druh nejsou optimální. O přežití v následujících letech už stanovištní podmínky rozhodují daleko více, přičemž důležitá je především dostupnost světla (Welander & Ottosson 1998, von Lüpke 1998). Z toho důvodu by vysoké zmlazení habru mělo bránit přežívání semenáčů dubu, leč tento vztah je v praxi poněkud komplikovanější – mezi výskytem (presence/absence) vysokého dubového a habrového zmlazení se totiž ukázala pozitivní závislost. Tento jev si vysvětluji vlivem herbivorie. Odrostlé dubové semenáče byly až na jedinou výjimku vždy výrazně méně početné než habrové, takže bohatý porost jindy konkurujícího habru mohl v tomto případě fungovat jako ochrana před býložravci (podobný trend u dubu pozorovali např. Boulanger *et al.* 2009). Tento vztah mezi dubem a habrem však může vzniknout pouze tehdy, pokud oba druhy osídlují stanoviště současně, případně pokud má dub náskok. Prosazení v zapojeném habrovém zmlazení je pro dub kvůli nedostatku světla obtížné, a v takovém případě je vliv habrového zmlazení na dubové naopak negativní.

Vysoké dubové zmlazení nebylo hojné ani v acidofilních doubravách, což lze zčásti vysvětlit absencí habru jako ochrany před býložravci. Druhým důvodem může být vysoký obsah fosforu v půdě, kvůli němuž došlo po prosvětlení stromového patra k expanzi bylin na úkor dubu (něco podobného pozorovali při hnojení fosforem Sardans *et al.* 2004). Tomu odpovídají i data z fytocenologických snímků (Vild *et al.* 2013) – pokud se spočítají průměrné pokryvnosti bylinného patra po jednotlivé kombinace lokalit a zásahů, vychází výrazně nejvyšší hodnota pro silně prosvětlené plochy v acidofilní doubravě na lokalitě ČK (54% oproti maximu 38 % z ostatních kombinací a celkovému průměru 30 %). Právě kvůli omezení kompetice rostlin bylinného (i keřového) patra se například při přirozené obnově lesa doporučuje zvyšovat množství světla v podrostu postupně s tím, jak zmlazení dubu odrůstá (Küßner 2003, Welander & Ottosson 1998, Ziegenhagen & Kausch 1995).

Břek

Zatímco dub byl ve stromovém patře nejčastější dřevinou, břek byl naopak nejvzácnější. Plodné jeřáby jsem vůbec nezaznamenal na dvou nejmenších škálách a i na největší škále byly v blízkosti pouze 50 ploch. Naproti tomu jeho zmlazení bylo přítomné na třetině ploch, což naznačuje, že se tento druh dobře šíří. To potvrzují i studie prostorové genetické struktury břeku, které nenašly výraznou genetickou izolaci ani na velké vzdálenosti (desítky kilometrů; Oddou-Muratorio *et al.* 2001, Hoebee *et al.* 2006). Typickým vektorem šíření této dřeviny jsou ptáci, ale prokázána byla i konzumace (a tím šíření) plodů spadených na zem šelmami (Herrera 1989).

Vzhledem k dobrému potenciálu šířit se by měl jeřáb být schopen „najít" místa, která mu vyhovují. Poměrně vysoký počet proměnných, které jsou pro výskyt zmlazení tohoto druhu významné, naznačuje afinitu ke stanovištím s vyšším obsahem vápníku a hořčíku v půdě, vyš-

ší půdní vlhkostí a naopak nižším obsahem uhlíku, dusíku a fosforu. Jedná se tedy především o mezická stanoviště s vegetací dubohabřin, případně doubrav asociace *Potentillo-Quercetum*. To je v souladu s výsledky Rasmussen & Kollmann (2004), kteří mezi fytocenologickými snímky (z Německa, Dánska a Švýcarska) s břekem zjistili 75% zastoupení snímků odpovídajích vegetaci svazu *Carpinion*.

4.2.2 Anemochorní druhy

Všechny anemochorní druhy (babyka, habr, jasan a lípa) měly společný větší podíl variability vysvětlené složením stromového patra než jaký byl u druhů zoochorních. To souvisí s faktem, že pro každý z nich byla signifikantní alespoň jedna z proměnných zastupujících dostupnost semen, a to i při použití permutačních testů. Podobný rozdíl mezi anemochorními a zoochorními druhy pozorovali například Gonzalez *et al.* 2008. Abundanci zmlazení nejlépe predikovala vzdálenost nejbližšího fertilního jedince, která byla významná pro všechny čtyři druhy. Ze tří uvažovaných škál měla největší vliv škála porostu (významná pro tři druhy) a naopak nejmenší škála krajinná (podle výsledků permutačních testů marginálně signifikantní pouze pro lípu). Důvody, proč tomu tak bylo, naznačuje ordinační diagram v příloze 7, z něhož je vidět, že variabilita druhového složení stromového patra je největší na škále porostu, za níž následuje škála plochy a nejhomogennější jsou data ze škály krajinné. Malá variabilita druhového složení na velké škále je způsobena relativní homogenitou krajinného kontextu studovaných lokalit (viz mapu v příloze 2), v jejichž okolí dominují doubravy nebo vegetace bez zastoupení potenciálně zmlazujících dřevin (bezlesí, kultury jehličnanů). Malou rozmanitost druhového složení stromového patra na plochách lze zase přičíst výše diskutované nereprezentativnosti dat z této škály, kvůli níž je zvýšena pravděpodobnost přítomnosti dubu na úkor jiných dřevin.

Co se týče podmínek prostředí, vykazovaly anemochorní dřeviny v některých ohledech podobné tendence (i když signifikantní byly obecně různé proměnné), a to zejména v afinitě k vyšší půdní vlhkosti a reakci a vyššímu obsahu vápníku a hořčíku v půdě.

Habr

Habr byl z anemochorních druhů nejčastější, a to jak ve stromovém patře, tak ve zmlazení. Variabilita vysvětlená přítomností fertilních jedinců ve stromovém patře je vysoká (70 %), zatímco variabilita vysvětlená stanovištními podmínkami je v rámci všech dřevin druhá nejmenší (31 %) a zároveň je poměrně vysoký podíl variability sdílené (29 %). Z těchto výsledků usuzuji, že habr je na studovaných lokalitách primárně limitován šířením. To znamená, že pokud někde jsou fertilní jedinci, je pravděpodobné, že se tam bude dařit i zmlazení.

Z hlediska proměnných prostředí platí do značné míry to, co jsem shrnul výše pro všechny anemochorní druhy. Signifikantně se projevila vazba na vyšší půdní reakci, což odpovídá vlastnostem habrového opadu, který je bazičtější než například dubový (Augusto *et al.* 2002). Čím se habr od ostatních anemochorních druhů lišil, je pozitivní reakce na prosvětlovací zásah (signifikantní negativní vztah k pokryvnosti E_3). Habr byl jediným druhem, který takto na prosvětlení reagoval, což nejspíše svědčí o jeho dobrém kompetičním potenciálu (který také potvrzují např. Le Duc & Havill 1998). Výrazná je především jeho schopnost vytvářet porosty

vysokého zmlazení. Rozklad variability abundance této výškové kategorie zmlazení (tab. 9 a obr. 9) ukázal prakticky nulový podíl sdílené variabiliy mezi dvěma analyzovanými skupinami proměnných, což ostře kontrastuje s výše zmíněným 29% relativním podílem pro obě výškové kategorie dohromady.

Babyka, jasan a lípa

Tyto tři dřeviny sice měly ve studovaném území odlišné zastoupení fertilních jedinců (na škále porostu jsem babyku a jasan zaznamenal na 3 a 5 plochách, zatímco lípu na 37), ale počty ploch s výskytem těchto druhů už byly vyrovnanější (35, 42 a 49). Pokud jde o vysvětlenou variabilitu, jsou si podobné babyka s lípou, které mají obě vyšší podíl variability vysvětlené podmínkami prostředí, zatímco u jasanu více vysvětlil vliv složení stromového patra. Z toho vyplývá, že jasan je spíše limitován šířením, zatímco první dva druhy mají větší nároky na vhodná stanoviště.

U jasanu je výrazný rozdíl mezi výsledky testů jednotlivých proměnných pomocí běžných a permutovaných modelů. První metoda zjistila signifikantní závislost zmlazení na osmi proměnných, zatímco druhá na žádné. To je zřejmě dáno vysokými abundancemi jasanového zmlazení na lokalitě M (viz přílohu 11), kde zároveň rostl jeden fertilní strom. V tomto případě více důvěřuji výsledkům permutačních testů a budu se tak věnovat pouze proměnným reprezentujícím dostupnost semen. Jako významné se jeví všechny kromě krajinné škály, což je na první pohled v protikladu s výsledky z Českého krasu (Střeštík & Šamonil 2006), kde mezi zmlazením jasanu a vzdáleností fertilního jedince nezjistili žádný vztah. To bylo ovšem způsobeno faktem, že jasan byl ve studovaném území hojný a průměrná vzdálenost mezi zmlazením a nejbližším fertilním jedincem byla 15,3 m.

Babyka a lípa se sice podobaly co do výsledků rozkladu variability, ale za tento fakt jsou u obou druhů zodpovědné trochu jiné proměnné. Rozdíl u proměnných týkajících se složení stromového patra spočívá ve významu šíření na malou vzdálenost u lípy (vedle vzdálenosti nejbližšího fertilního jedince je signifikantní i vliv jejich zastoupení na ploše a v porostu), které se u babyky významně neprojevuje (signifikantní je pouze vzdálenost nejbližšího plodného jedince). To může znamenat, že se javor šíří lépe než lípa, což také pozoroval Johnson (1988).

U lípy se jako u jediného druhu ukázal negativní vliv dostupnosti světla, konkrétně LAI. To zřejmě souvisí s relativní stinností lipových porostů, v nichž aby semenáče přežily, musí snášet větší zástin. Toleranci stínu mladými semenáči lípy potvrzuje pigott (pigott), zároveň však dodává, že ve vyšším věku se u semenáčů nároky na světlo zvyšují. Významný je také obsah vápníku, hořčíku a fosforu v půdě, společně s půdní vlhkostí. Zejména na první dvě jmenované veličiny bude mít zřejmě vliv charakter listového opadu lípy.

5

ZÁVĚR

Složení stromového patra a podmínky prostředí mohou mít pro zmlazení různých druhů dřevin různý relativní význam. Výskyt zmlazení druhů zoochorních, případně těch, které jsou ve stromovém patře dosti hojné, nelze vysvětlit pomocí proměnných popisujících složení stromového patra, alespoň ne těch uvažovaných v této práci. Naopak druhy anemochorní vykazují určité trendy, které jsou různou měrou dány jejich schopností šířit se a nároky na charakter stanoviště. Zároveň se ukazuje, že na pozadí některých zjištěných významných (alespoň z pohledu statistických analýz) závislostí mohou stát ve skutečnosti jiné procesy než ty, jejichž vliv testujeme.

Literatura

Antonovics J. & Levin D. A. (1980): The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411–452.

Ashton M. S. & Larson B. C. (1996): Germination and seedling growth of *Quercus* (section *Erythrobalanus*) across openings in a mixed-deciduous forest of southern New England, USA. – *For. Ecol. Manage.* 80: 81–94.

Augusto L., Ranger J., Binkley D. & Rothe A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. – *Ann. For. Sci.* 59: 233–253.

Beckage B., Clark J. S., Clinton B. D. & Haines B. L. (2000): A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. – *Can. J. For. Res.* 30: 1617–1631.

Begon M., Townsend C. R. & Harper J. L. (2006): *Ecology: from individuals to ecosystems*. – Blackwell Publishing.

Beneš J., Čížek O., Dovala J. & Konvička M. (2006): Intensive game keeping, coppicing and butterflies: The story of Milovicky Wood, Czech Republic. – *For. Ecol. Manage.* 237: 353–365.

Bethers S., Day M. E., Bruce Wiersma G., Fernandez I. J. & Alexander Elvir J. (2009): Effects of chronically elevated nitrogen and sulfur deposition on sugar maple saplings: Nutrition, growth and physiology. – *For. Ecol. Manage.* 258: 895–902.

Binkley D. (1995): The influence of tree species on forest soils: Processes and Patterns. – In: Mead D. J., Cornforth I. S. [eds], *Proceedings of the trees and soil workshop, Lincoln University 28 February–2 March 1994*: 1–33, Agronomy Society of New Zealand Special Publication No. 10, Lincoln Univ. Press, Canterbury.

Bivand R. S., Keitt T. & Rowlingson B. (2013): *rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library*. R package version 0.8-5. URL: http://CRAN.R-project.org/package=rgdal.

Bivand R. S., Pebesma E. J. & Gomez-Rubio V. (2008): *Applied spatial data analysis with R*. – Springer, NY.

Bivand R. S. & Rundel C. (2013): *rgeos: Interface to Geometry Engine – Open Source (GEOS)*. R package version 0.2-13. URL: http://CRAN.R-project.org/package=rgeos.

Boulanger V., Baltzinger C., Saïd S., Ballon P., Picard J. F. & Dupouey J. L. (2009): Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. – *For. Ecol. Manage.* 258: 1397–1406.

Braun S., Thomas V. F., Quiring R. & Flückiger W. (2010): Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. – *Environ. Pollut.* 158: 2043–2052.

Buckley G. P. (1992): *Ecology and Management of Coppic Woodlands*. – Chapman & Hall, London.

Cameron A. C. & Trivedi P. K. (1998): *Regression analysis of count data*. – Cambridge University Press.

Clark C. J., Poulsen J. R., Bolker B. M., Connor E. F. & Parker V. T. (2005): Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. – *Ecology* 86: 2684–2694.

Clark J. S., Beckage B., Camill P., Cleveland B., HilleRisLambers J., Lichter J., McLachlan J., Mohan J. & Wyckoff P. (1999): Interpreting recruitment limitation in forests. – *Am. J. Bot.*

86: 1–16.

Crawley M. J. & Long C. R. (1995): Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. – *J. Ecol.* 83: 683–696.

Deiller A. F., Walter J. M. N. & Trémolières M. (2003): Regeneration strategies in a temperate hardwood floodplain forest of the Upper Rhine: sexual versus vegetative reproduction of woody species. – *For. Ecol. Manage.* 180: 215–225.

Ellenberg H. H. (1988): *Vegetation ecology of central Europe*. – Cambridge University Press, Cambridge.

Finzi A. C. & Canham C. D. (2000): Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. – *For. Ecol. Manage.* 131: 153–165.

Frazer G. W., Canham C. D. & Lertzman K. P. (1999): *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. – Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

Frey B. R., Ashton M. S., McKenna J. J., Ellum D. & Finkral A. (2007): Topographic and temporal patterns in tree seedling establishment, growth, and survival among masting species of southern New England mixed-deciduous forests. – *For. Ecol. Manage.* 245: 54–;63.

Gerhardt K. (1996): Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. – *For. Ecol. Manage.* 82: 33–48.

Gonzalez M., Deconchat M., Balent G. & Cabanettes A. (2008): Diversity of woody plant seedling banks under closed canopy in fragmented coppice forests. – *Ann. For. Sci.* 65: 511–511.

Gotelli N. J. & Graves G. R. (1996): *Null models in ecology*. – Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Gradowski T. & Thomas S. C. (2008): Responses of Acer saccharum canopy trees and saplings to P, K and lime additions under high N deposition. – *Tree Physiol.* 28: 173–185.

Greene D. F. & Johnson E. A. (1995): Long-distance wind dispersal of tree seeds. – *Can. J. Bot.* 73: 1036–1045.

Hagen-Thorn A., Callesen I., Armolaitis K. & Nihlgård B. (2004): The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. – *For. Ecol. Manage.* 195: 373–384.

Harmer R. & Morgan G. (2007): Development of *Quercus robur* advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. – *Forestry* 80: 137–149.

Heinken T. & Raudnitschka D. (2002): Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. – *Forstw. Cbl.* 121: 179–194.

Herrera C. M. (1989): Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. – *Oikos* 55: 250–262.

Hewitt N. (1998): Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. – *Oecologia* 114: 432–440.

Hewitt N. & Kellman M. (2002): Tree seed dispersal among forest fragments: II. Dispersal abilities and biogeographical controls. – *J. Biogeogr.* 29: 351–363.

Hoebee S. E., Menn C., Rotach P., Finkeldey R. & Holderegger R. (2006): Spatial genetic structure of *Sorbus torminalis*: The extent of clonal reproduction in natural stands of a rare tree species with a scattered distribution. – *For. Ecol. Manage.* 226: 1–8.

Houle G. (1994): Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species – *Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Betula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia*. – *J. Ecol.* 82: 39–53.

Humphrey J. W. & Swaine M. D. (1997): Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. II. Insect defoliation of trees and seedlings. – *J. Appl. Ecol.*34: 585–593.

Johnson W. C. (1988): Estimating dispersibility of *Acer*, *Fraxinus* and *Tilia* in fragmented landscapes from patterns of seedling establishment. – *Landsc. Ecol.* 1: 175–187.

Jordano P., Garcia C., Godoy J. A. & García-Castaño J. L. (2007): Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 3278–3282.

Kamm U., Rotach P., Gugerli F., Siroky M., Edwards P. & Holderegger R. (2009): Frequent long--distance gene flow in a rare temperate forest tree (*Sorbus domestica*) at the landscape scale. – *Heredity* 103: 476–482.

Kantorowicz W. (2000): Half a century of seed years in major tree species of Poland. – *Silvae Genet.* 49: 245–248.

Kelly D. (1994): The evolutionary ecology of mast seeding. – *Trends Ecol. Evol.* 9: 465–470.

Knight K. S., Oleksyn J., Jagodzinski A. M., Reich P. B. & Kasprowicz M. (2008): Overstorey tree species regulate colonization by native and exotic plants: a source of positive relationships between understorey diversity and invasibility. – *Diversity Distrib.* 14: 666–675.

Kollmann J. & Schill H. P. (1996): Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. – *Vegetatio* 125: 193–205.

Konvička M., Čížek L. & Beneš J. (2004): *Ohrožený hmyz nížinných lesů: ochrana a management*. – Sagittaria, Olomouc.

Kopecký M., Hédl R. & Szabó P. (2013): Non-random extinctions dominate plant community changes in abandoned coppices. – *J. Appl. Ecol.* 50: 79–87.

Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds] (2002): *Klíč ke květeně České republiky*. – Academia, Praha.

Küßner R. (2003): Mortality patterns of *Quercus*, *Tilia*, and *Fraxinus* germinants in a floodplain forest on the river Elbe, Germany. – *For. Ecol. Manage.* 173: 37–48.

Lang D. T. (2012): *XML: Tools for parsing and generating XML within R and S-Plus*. R package version 3.95-0.1. URL: http://CRAN.R-project.org/package=XML.

Le Duc M. G. & Havill D. C. (1998): Competition between *Quercus petraea* and *Carpinus betulus* in an ancient wood in England: seedling survivorship. – *J. Veg. Sci.* 9: 873–880.

Legendre P. & Legendre L. (1998): *Numerical ecology*. – Elsevier.

Lindh B. C., Gray A. N. & Spies T. A. (2003): Responses of herbs and shrubs to reduced root competition under canopies and in gaps: a trenching experiment in old-growth Douglas-fir forests. – *Can. J. For. Res.* 33: 2052–2057.

Lorimer C. G., Chapman J. W. & Lambert W. D. (1994): Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. – *J. Ecol.* 82: 227–237.

Maguire D. A. & Forman R. T. (1983): Herb cover effects on tree seedling patterns in a mature hemlock-hardwood forest. – *Ecology* 64: 1367–1380.

Millerón M., de Heredia U. L., Lorenzo Z., Perea R., Dounavi A., Alonso J., Gil L. & Nanos N. (2012): Effect of canopy closure on pollen dispersal in a wind-pollinated species (*Fagus sylvatica* L.). – *Plant Ecol.* 213: 1715–1728.

Mirschel F., Zerbe S. & Jansen F. (2011): Driving factors for natural tree rejuvenation in anthropogenic pine (*Pinus sylvestris* L.) forests of NE Germany. – *Forest Ecology and Management* 261: 683–694.

Modrý M., Hubený D., & Rejšek K. (2004): Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. – *For. Ecol. Manage.* 188: 185–195.

Nakashizuka T. (2001): Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. – *Trends Ecol. Evol.* 16: 205–210.

Niinemets Ü. (2006): The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. – *J. Ecol.* 94: 464–470.

Novák P. (2013): *Lesní vegetace Krumlovského lesa a okolí*. – Ms. [Dipl. pr.; depon. in: knihovna Ústavu botaniky a zoologie Přírod. Fak. Masaryk. Univ., Brno.]

Novák P. & Roleček J. (2013): Dub balkánský (*Quercus frainetto*) – nová lokalita na jihozápadní Moravě a zhodnocení výskytu v ČR. – *Zpr. Čes. Bot. Společ.* 48 (in press).

Oddou-Muratorio S., Guesnet D., Ozdemir E., Petit R. J. & Demesure B. (2001): Patterns of seed dispersal in a scattered forest tree species (*Sorbus torminalis*) based on multi-scale investigation of population genetic structure for chloroplast DNA. In: *Genetic Response of Forest Systems to Changing Environmental Conditions*: 271–280, Springer Netherlands.

van Oijen D., Feijen M., Hommel P., den Ouden J. & Waal R. (2005): Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. – *Appl. Veg. Sci.* 8: 155–166.

Ovington J. D. & MacRae C. (1960): The growth of seedlings of *Quercus petraea*. – *J. Ecol.* 48: 549–555.

Owens J. N. (1995): Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees. – *Tree Physiol.* 15: 477–484.

Pebesma E. J. & Bivand R. S. (2005): Classes and methods for spatial data in R. – *R News* 5: 9–13.

Peet R. K. & Christensen N. L. (1987): Competition and tree death. – *BioScience* 37: 586–595.

Pekár S. & Brabec M. (2009): *Moderní analýza biologických dat. Zobecněné modely v prostředí R*. – Scientia, Praha.

Pekár S. & Brabec M. (2012): *Moderní analýza biologických dat. Lineární modely s korelacemi v prostředí R*. – Masarykova univerzita, Brno.

Peres-Neto P. R., Legendre P., Dray S. & Borcard D. (2006): Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. – *Ecology* 87: 2614–2625.

Phares R. E. (1971): Growth of red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings in relation to light and nutrients. – *Ecology* 52: 669–672.

Pigott C. D. (1991): Biological flora of the British Isles. No. 174. *Tilia cordata* Miller. – *J. Ecol.* 79: 1147–1207.

Piotti A., Leonardi S., Buiteveld J., Geburek T., Gerber S., Kramer K., Vettori C. & Vendramin G. G. (2012): Comparison of pollen gene flow among four European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations characterized by different management regimes. – *Heredity* 108: 322–331.

Pyke G. H. (1991): What does it cost a plant to produce floral nectar? – *Nature* 350: 58–59

Quantum GIS Development Team (2013): *Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project*. URL: http://qgis.osgeo.org.

Quitt E. (1971): *Klimatické oblasti Československa*. – Geografický ústav ČSAV, Praha.

Randin C. F., Jaccard H., Vittoz P., Yoccoz N. G. & Guisan A. (2009): Land use improves spatial predictions of mountain plant abundance but not presence-absence. – *J. Veg. Sci.* 20: 996–1008.

Rasmussen K. K. & Kollmann J. (2004): Defining the habitat niche of *Sorbus torminalis* from phytosociological relevés along a latitudinal gradient. – *Phytocoenologia* 34: 639–662.

R Core Team (2013): *R: A Language and Environment for Statistical Computing.* – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: http://www.R-project.org.

Sardans J., Rodà F. & Peñuelas J. (2004): Phosphorus limitation and competitive capacities of Pinus halepensis and *Quercus ilex* subsp. *rotundifolia* on different soils. – *Plant Ecology* 174: 307–319.

Shibata M. & Nakashizuka T. (1995): Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. – *Ecology* 76: 1099–1108.

Sork V. L., Bramble J. & Sexton O. (1993): Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. – *Ecology* 74: 528–541.

Spitzer L., Konvička M., Beneš J., Tropek R., Tuf I. H. & Tufová J. (2008): Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. – *Biol. Conserv.* 141: 827–837.

Stenberg P., Linder S., Smolander H. & Flower-Ellis J. (1994): Performance of the LAI-2000 plant canopy analyzer in estimating leaf area index of some Scots pine stands. – *Tree Physiol*. 14: 981–995.

Střeštík S. & Šamonil P. (2006): Ecological valence of expanding European ash (*Fraxinus excelsior* L.) in the Bohemian Karst (Czech Republic). – *J. For. Sci.* 52: 293–305.

Šplíchalová M., Adamec Z., Kadavý J. & Kneifl M. (2012): Probability model of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stump sprouting in the Czech Republic. – *Eur. J. For. Res*. 131: 1611–1618.

Tanaka H. (1995): Seed demography of three co-occurring *Acer* species in a Japanese temperate deciduous forest. – *J. Veg. Sci.* 6: 887–896.

Tapper P. G. (1996): Long-term patterns of mast fruiting in *Fraxinus excelsior*. – *Ecology* 77: 2567–2572.

Traveset A., Robertson A. W. & Rodríguez-Pérez J. (2007): A review on the role of endozoochory on seed germination. – In: Dennis A. J. [ed.], *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*: 78–103, CABI Publishing, Wallingford, UK.

Urbanek S. & Horner J. (2012): *Cairo: R graphics device using cairo graphics library for creating high-quality bitmap (PNG, JPEG, TIFF), vector (PDF, SVG, PostScript) and display (X11 and Win32) output*. R package version 1.5-2. URL: http://CRAN.R-project.org/package=Cairo.

Utinek D. (2004): Conversions of coppices to a coppice-with-standards in Urban Forest of Moravský Krumlov. – *J. For. Sci.* 50: 38–46.

Venables W. N. & Ripley B. D. (2002): *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. – Springer, New York.

Verheyen K., Baeten L., De Frenne P., Bernhardt-Römermann M., Brunet J., Cornelis J., Decocq G., Dierschke H., Eriksson O., Hédl R., Heinken T., Hermy M., Hommel P., Kirby K., Naaf T., Peterken G., Petřík P., Pfadenhauer J., Van Calster H., Walther G.-R., Wulf M. & Verstraeten G. (2011): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. – *J. Ecol.* 100: 352–365.

Vesecký A. [ed.] (1961): *Podnebí Československé socialistické republiky. Tabulky*. – Hydrometeorologický ústav, Praha.

Vesk P. A. & Westoby M. (2004): Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. – *J. Ecol.* 92: 310–320.

Vild O., Roleček J., Hédl. R, Kopecký M. & Utinek D. (2013): *Restoration of coppice-with-standards woodland: the impact on plant species diversity as the indicator of conservation value.* – Poster, 22nd EVS International Workshop, Rome, Italy 9–11 April 2013.

Vodka Š., Konvička M. & Čížek L. (2009): Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. – *J. Insect Conserv.* 13: 553–562.

von Lüpke B. (1998): Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. – *For. Ecol. Manage.* 106: 19–26.

Walters M. B. & Reich P. B. (2000): Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. – *Ecology* 81: 1887–1901.

Welander N. T. & Ottosson B. (1998): The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. – *For. Ecol. Manage.* 107: 117–126.

Ziegenhagen B. & Kausch W. (1995): Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. – *For. Ecol. Manage.* 72: 97–108.

Internetové zdroje

www1: Wikipedia, Terminal velocity. http://en.wikipedia.org/wiki/Terminal_velocity [6. 5. 2013].

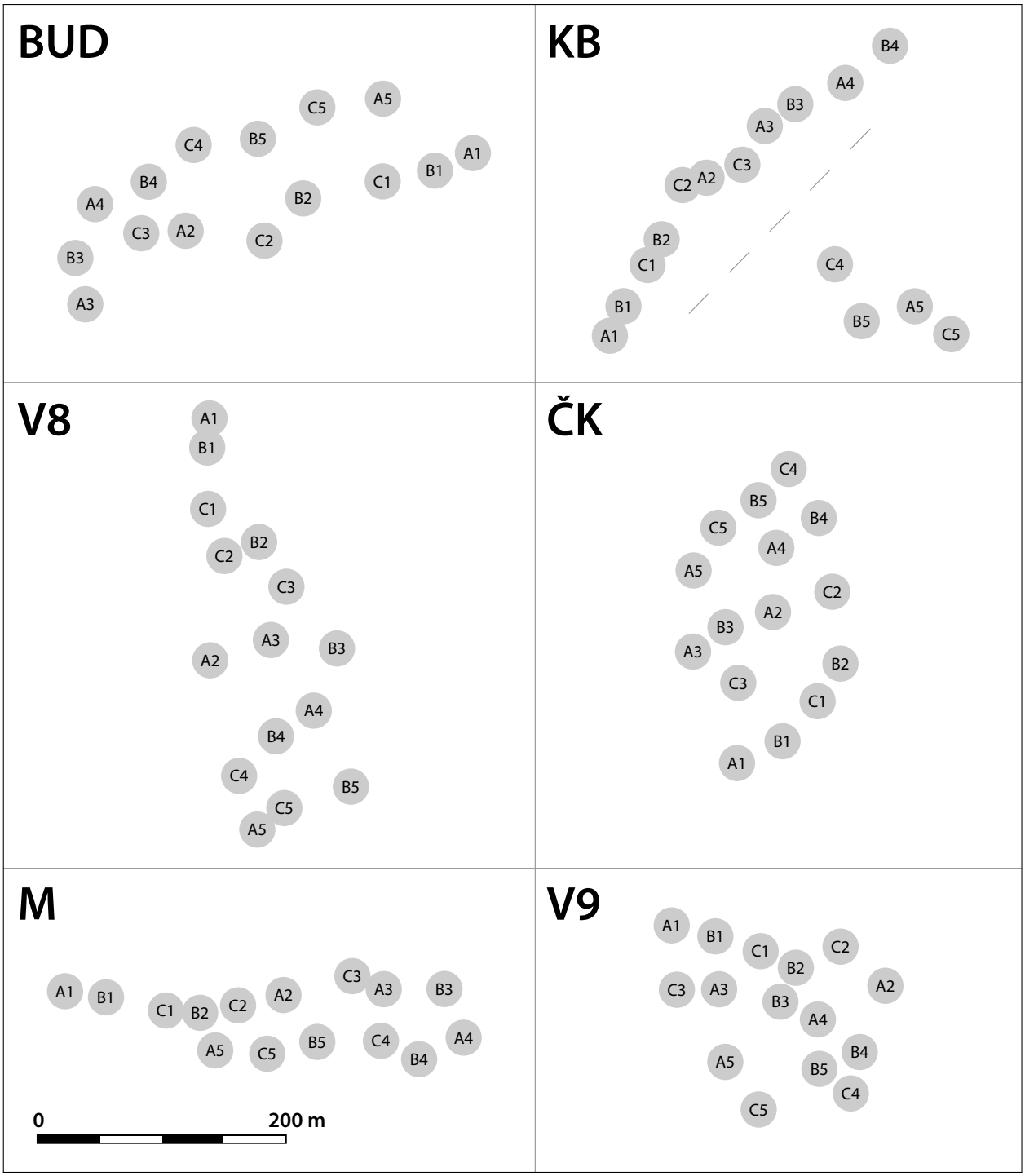
www2: Národní geoportál INSPIRE. http://geoportal.gov.cz [27. 4. 2013].

www3: Geologické a geovědní mapy. http://www.geologicke-mapy.cz [27. 4. 2013].

www4: Mapy.cz. http://www.mapy.cz [27. 4. 2013].

Příloha 1

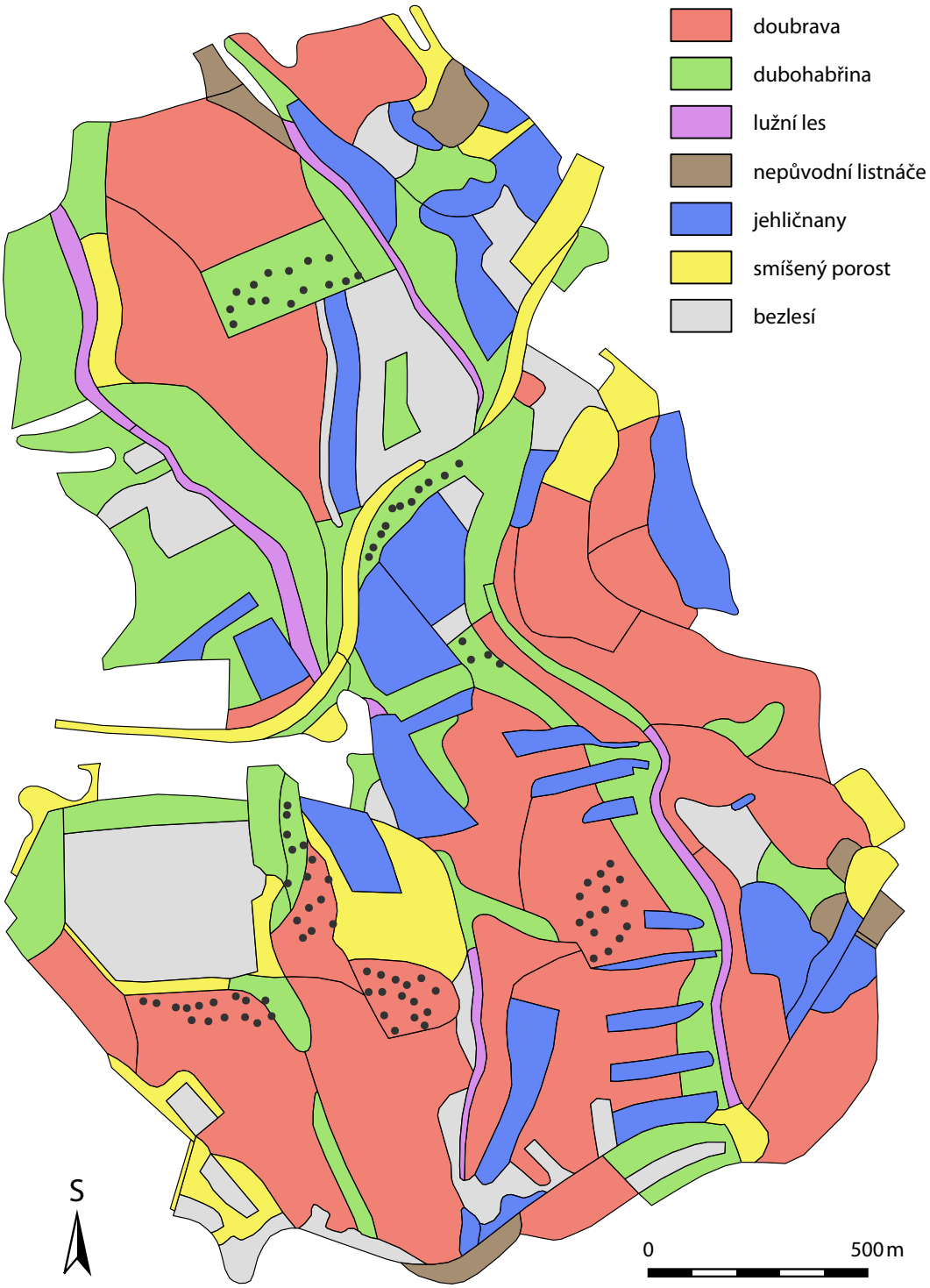
Rozložení pokusných ploch na jednotlivých lokalitách.



A – mírné prosvětlení, B – silné prosvětlení, C – kontrola. Pozice ploch byly vyneseny podle zaměřených zeměpisných souřadnic, takže mohou být zatížený určitou chybou (odhadem do 15 m).

Příloha 2

Mapa území se zakreslenými segmenty rozlišených vegetačních typů.



Černé body označují pozice ploch na šesti lokalitách.

Příloha 3

Korelace proměnných prostředí.

	C	N	C:N	Ca	Mg	P	K	pH	vlhkost	pokryvnost E_3	LAI 4 Ring
C	.	**0,89**	**0,57**	**-0,36**	**-0,36**	**0,38**	**0,22**	**-0,23**	**-0,45**	0,11	0,05
N	**0,89**	.	**0,21**	-0,17	-0,18	0,19	0,20	-0,05	**-0,31**	<0,01	0,08
C:N	**0,57**	**0,21**	.	**-0,45**	**-0,44**	**0,50**	0,19	**-0,43**	**-0,43**	**0,23**	-0,04
Ca	**-0,36**	-0,17	**-0,45**	.	**0,93**	**-0,50**	0,21	**0,64**	**0,73**	-0,06	**0,26**
Mg	**-0,36**	-0,18	**-0,44**	**0,93**	.	**-0,51**	**0,29**	**0,51**	**0,72**	-0,02	**0,25**
P	**0,38**	0,19	**0,50**	**-0,50**	**-0,51**	.	**0,31**	**-0,22**	**-0,66**	0,19	-0,13
K	**0,22**	0,20	0,19	0,21	**0,29**	**0,31**	.	0,07	-0,01	**0,32**	**0,24**
pH	**-0,23**	-0,05	**-0,43**	**0,64**	**0,51**	**-0,22**	0,07	.	**0,39**	-0,15	0,16
vlhkost	**-0,45**	**-0,31**	**-0,43**	**0,73**	**0,72**	**-0,66**	-0,01	**0,39**	.	-0,14	**0,28**
pokryvnost E_3	0,11	<0,01	**0,23**	-0,06	-0,02	0,19	**0,32**	-0,15	-0,14	.	**0,32**
LAI 4 Ring	0,05	0,08	-0,04	**0,26**	**0,25**	-0,13	**0,24**	0,16	**0,28**	**0,32**	.

Spearmanovy korelační koeficienty, tučně jsou korelace významné na hladině 0,05.

Příloha 4

Korelace proměnných prostředí se zastoupením pěti nejběžnějších druhů na škále porostu.

Dřevina	C	N	C:N	Ca	Mg	P	K	pH	vlhkost	pokryvnost E_3	LAI 4 Ring
babyka	-0,02	0,09	**-0,27**	0,20	0,14	0,06	0,07	**0,28**	0,12	-0,07	0,19
dub	0,01	-0,18	**0,34**	**-0,58**	**-0,50**	**0,31**	-0,17	**-0,57**	**-0,39**	0,13	**-0,40**
habr	-0,13	0,01	**-0,30**	**0,60**	**0,53**	**-0,27**	0,15	**0,51**	**0,51**	0,02	**0,55**
jasan	-0,14	-0,17	0,01	-0,01	0,03	-0,11	-0,08	-0,07	0,13	-0,05	0,12
lípa	-0,13	0,05	**-0,31**	**0,58**	**0,47**	**-0,42**	-0,02	**0,49**	**0,46**	-0,06	**0,39**

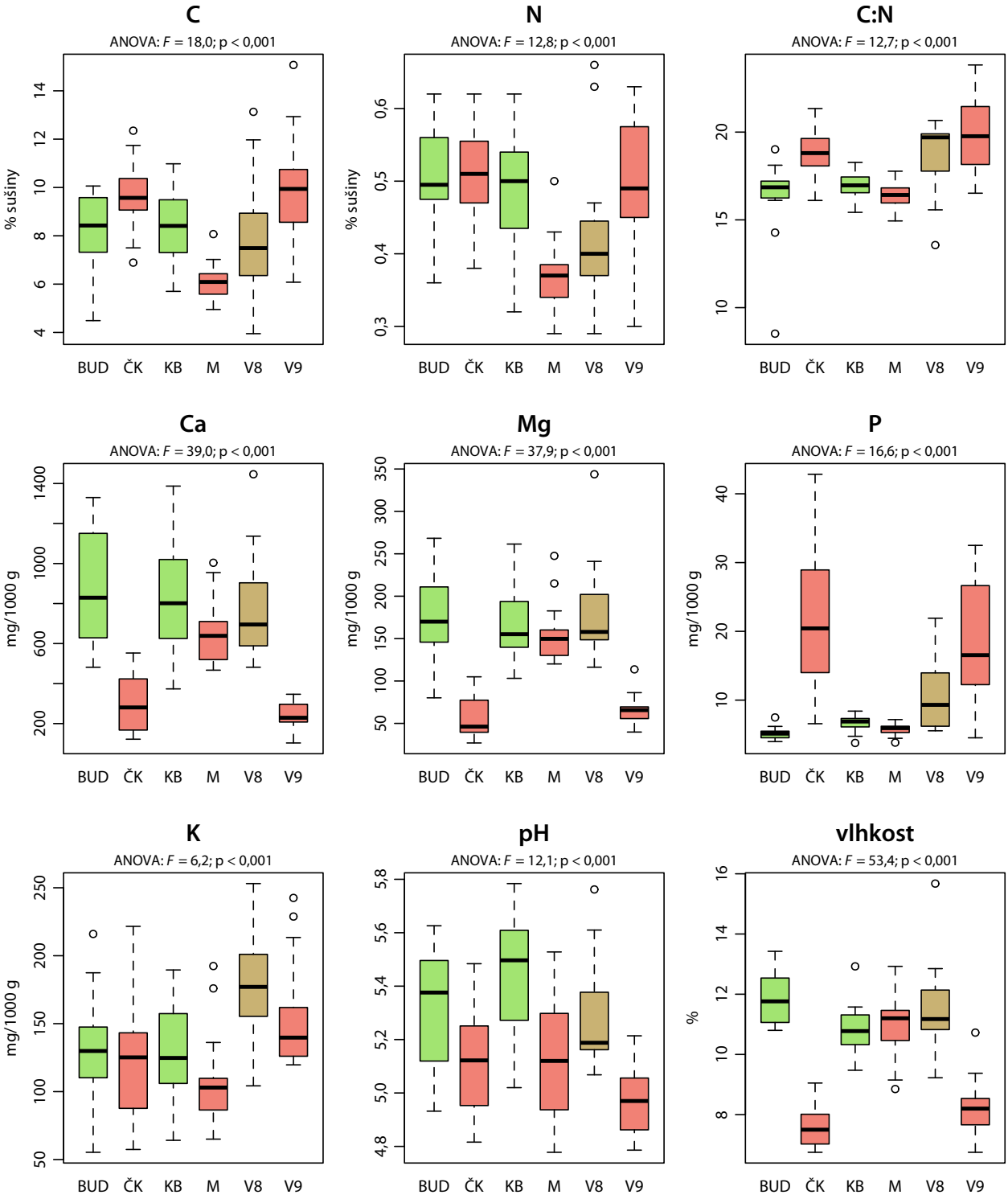
Spearmanovy korelační koeficienty, tučně jsou korelace významné na hladině 0,05.

Dřevina	C	N	C:N	Ca	Mg	P	K	pH	vlhkost	pokryvnost E_3	LAI 4 Ring
babyka	0,88	0,55	**0,04**	0,28	0,49	0,80	0,62	**0,04**	0,62	0,56	0,18
dub	0,97	0,47	0,20	**0,05**	0,10	0,32	0,44	**<0,01**	0,25	0,40	0,07
habr	0,66	0,97	0,20	**0,05**	0,12	0,44	0,51	**0,02**	0,15	0,87	**<0,01**
jasan	0,20	0,17	0,91	0,97	0,87	0,39	0,49	0,60	0,33	0,69	0,29
lípa	0,68	0,88	0,28	0,07	0,10	0,18	0,92	**0,01**	0,13	0,67	0,10

Tabulka p-hodnot týchž korelací jako nahoře po adjustaci dvoustupňovou permutací (vypočítáno z 1000 permutací). P-hodnoty nižší než 0,05 jsou vyznačeny tučně.

Příloha 5

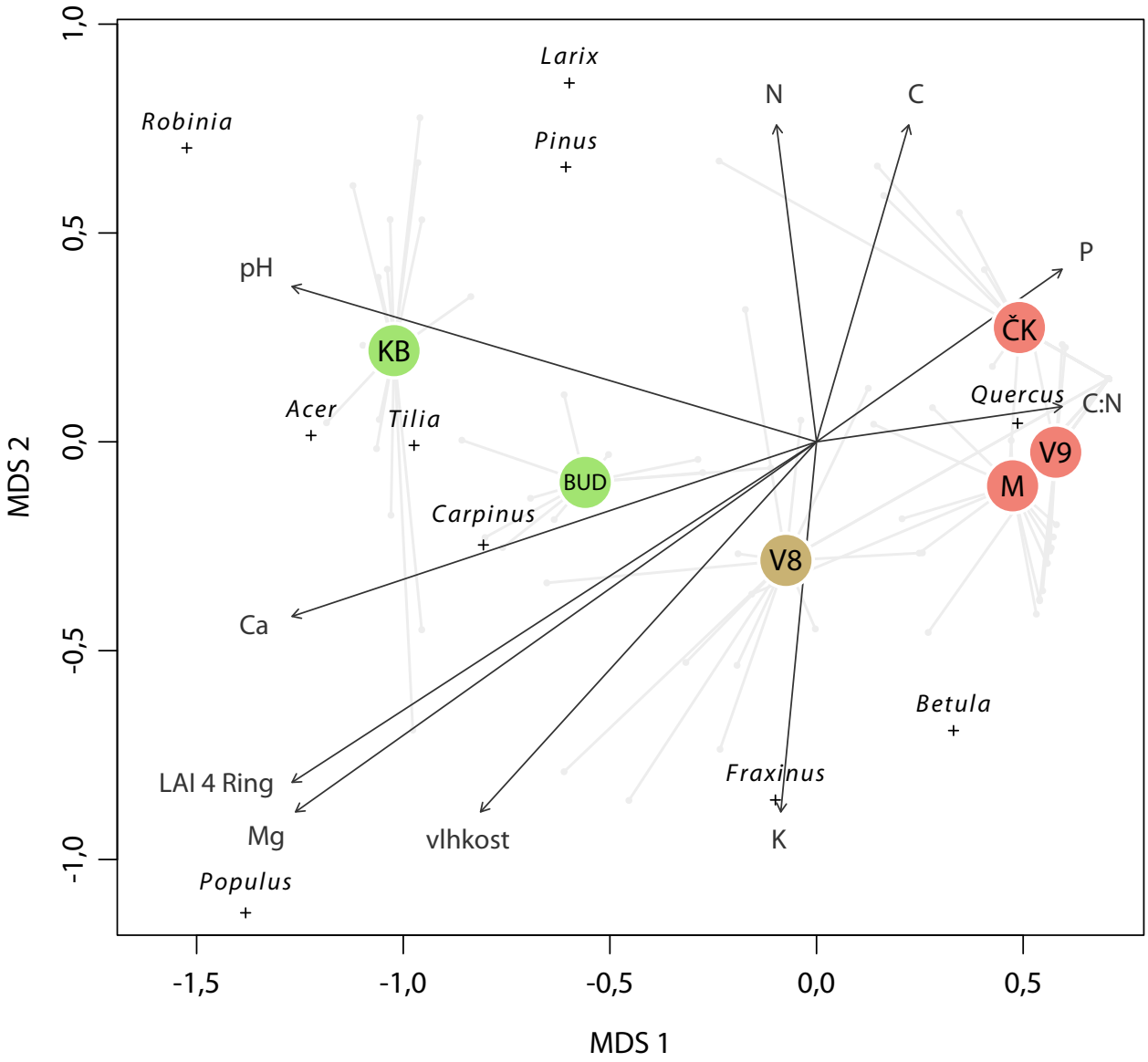
Variabilita půdních vlastností pro jednotlivé lokality.



Barevně je odlišen charakter vegetace na lokalitě: červená – doubrava, zelená – dubohabřina, hnědá – přechodný porost mezi doubravou a dubohabřinou. Pro testování rozdílů mezi skupinami byla použita Welchova ANOVA.

Příloha 6

Ordinační diagram složení stromového patra na škále porostu.



Malé světle šedé body zobrazují plochy a čarami stejné barvy jsou spojeny s centroidy příslušných lokalit (barevně je odlišen charakter vegetace na lokalitě: červená – doubrava, zelená – dubohabřina, hnědá – přechodný porost mezi doubravou a dubohabřinou). Křížky (+) jsou vyznačeny druhy stromového patra (viz tab. 3). Šipky znázorňují pasivně promítnuté proměnné prostředí, přičemž zobrazeny jsou pouze ty, které měly signifikantní (α = 0,05, metoda Monte Carlo s 1000 permutacemi) vazbu na druhové složení, tj. všechny kromě *pokryvnosti* E_3. Použito mnohorozměrné nemetrické škálování (NMDS) založené na Bray-Curtisových distancích.

Příloha 7

Ordinační diagram srovnávající složení stromového patra na různých škálách.

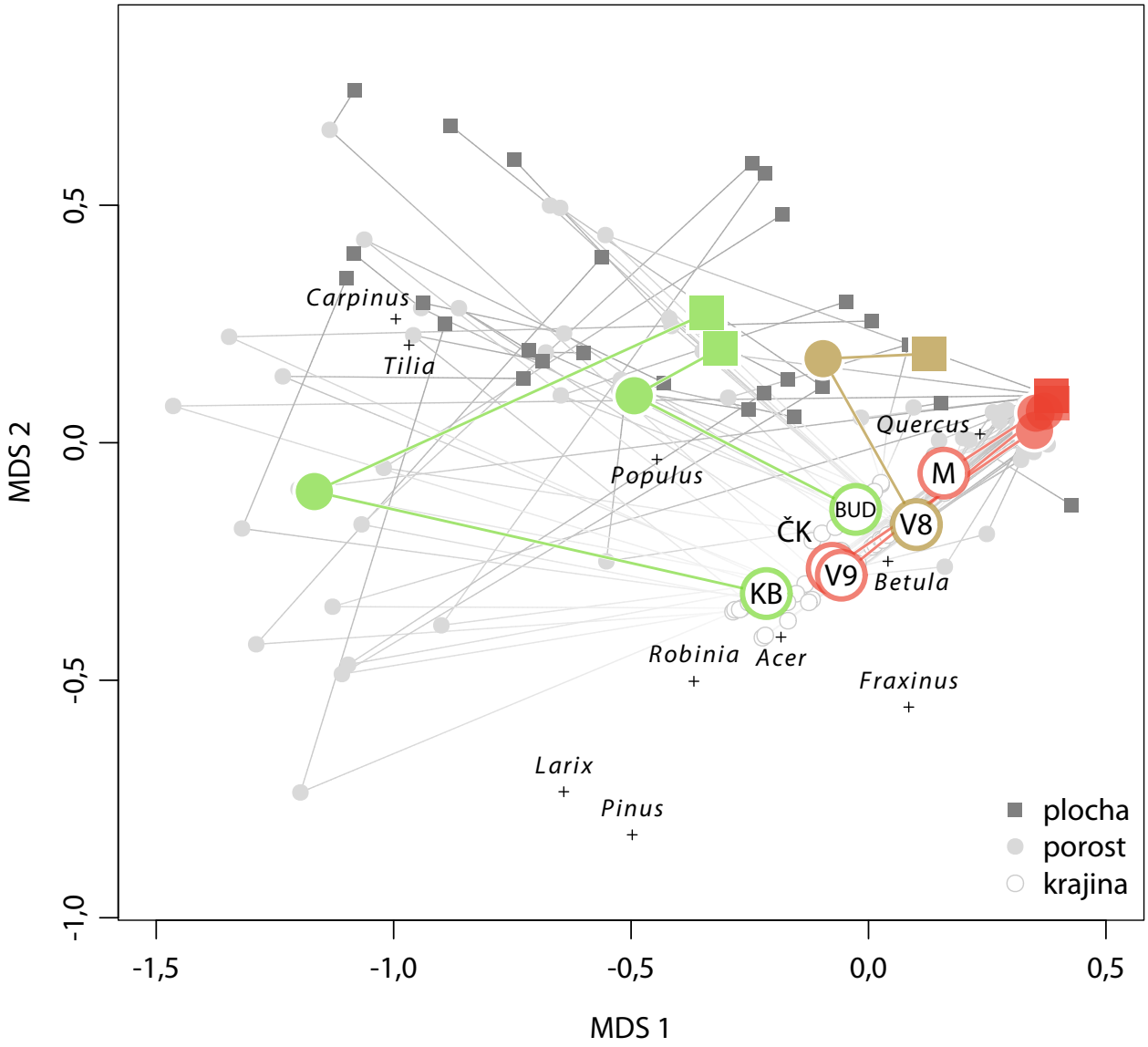


Diagram výsledků nemetrického mnohorozměrného škálování (NMDS, Bray-Curtis distance) založeného na relativním zastoupení druhů ve stromovém patře, přičemž v úvahu byly brány pouze druhy přítomné na škále porostu. Odstíny šedi jsou zobrazeny plochy, barevně jejich centroidy v rámci šesti lokalit (barvy odlišují charakter vegetace na lokalitě: červená – doubrava, zelená – dubohabřina, hnědá – přechodný porost mezi doubravou a dubohabřinou). Body odpovídající stejným plochám (resp. lokalitám) na různých škálách (typ symbolu) jsou spojeny čarami. Křížky (+) jsou vyznačeny druhy stromového patra (viz tab. 3).

Příloha 8
Detaily některých postupů použitých během analýzy dat

Výpočet adjustované vysvětlené deviance skupiny proměnných

Při zjišťování adjustované vysvětlené deviance (AVD) pro skupinu proměnných bylo třeba vyřešit problém, který lze označit jako „neaditivnost". Projevuje se tak, že AVD modelu s určitou skupinou vysvětlujících proměnných může být menší než AVD modelu, v němž některé z těchto proměnných nejsou zahrnuty, jinými slovy, že AVD není monotónní vzhledem k počtu proměnných, což je pro rozklad variance vlastnost nepřípustná. Problém vzniká zejména u větších modelů, kdy je přírůstek vysvětlené deviance způsobený přidáním další proměnné relativně malý a adjustace tak sníží AVD pod hodnotu AVD původního modelu. Řešením je stanovit AVD modelu jako maximální AVD, jíž dosáhne model z nějakou podmnožinou vysvětlujících proměnných původního modelu. Toto nelze kvůli výpočetní náročnosti spočítat prostým vyzkoušením všech možností, a proto jsem tuto podmnožinu vysvětlujících proměnných budoval pomocí *forward selection*, kdy jsem v každém kroku do modelu přidával proměnnou, která maximalizovala AVD. Jak se během přidávání proměnných měnila AVD, ilustrují grafy v příloze 12. Obecně lze říci, že AVD nejprve strmě rostla, dokud se přidávaly proměnné vysvětlující dosud nevysvětlenou část variability, poté stagnovala, až případně nakonec začala klesat. Za AVD skupiny proměnných, z nichž jsem během *forward selection* vybíral, jsem pak považoval maximum z dosažených AVD.

Permutační testy

Obecný princip je v tomto případě takový, že se n-krát proloží model s permutovanou závislou proměnnou a procento z těchto modelů, které mělo vyšší vysvětlenou devianci než původní model, udává pravděpodobnost, že je model lepší než nulový, tedy p-hodnotu. Průměr ze všech takto získaných deviancí lze také použít jako $\overline{X}_{perm}$ ve vzorci pro výpočet adjustované vysvětlené deviance.

Permutaci je možné provést různými způsoby, přičemž ta část variability, která zůstává zachovaná i po permutaci, je variabilita, kterou považujeme za součást nulového modelu (cf. Gotelli & Graves 1996). Jedním extrémním případem je permutace bez jakýchkoli restrikcí, kdy se může kterákoli hodnota dostat na kteroukoli pozici, a u níž by p-hodnota měla vycházet asymptoticky stejně jako u původního modelu. Druhým extrémem je pak „permutace", kdy naopak k výměnám pozic vůbec nedochází a výsledkem je vždy původní pořadí. Celý původní model tak pokládáme za nulový a výsledná p-hodnota je tedy 1. Mezi těmito dvěma extrémy lze v závislosti na struktuře dat vytvořit další typy permutace.

V případě mých dat jsou dvě úrovně, na něž je možné permutace vztáhnout: uvnitř lokalit (*within*) a mezi lokalitami (*between*). Při permutaci *within* se zachovává pouze příslušnost k lokalitě, zatímco data v rámci jednotlivých lokalit jsou permutována. Z toho vyplývá, jak bude v tomto případě vypadat nulový model: jeho součástí bude i mezilokalitová variabilita (protože ta bude ve všech permutacích stále přítomna), a z toho důvodu ji nebudou testy založené na této permutaci brát v úvahu. Tato vlastnost by byla vhodná, pokud by mezilokalitová variabili-

ta neexistovala, případně pokud by byla náhodná a šlo ji považovat za šum. V mých datech je ovšem tato variabilita součástí zkoumaných procesů a takto ji filtrovat by znamenalo studovat rozdíly pouze v rámci jednotlivých lokalit (na malé škále), a připravit se tak o význam rozdílů na vegetačním gradientu.

Permutací *between* by se docílil přesný opak. Data by si zachovala vnitrolokalitovou strukturu, ale měnila by se příslušnost k lokalitě, takže testy založené na této metodě by odhalily pouze procesy, které by se projevovaly na mezilokalitové úrovni (velké škále). Nutno dodat, že na mých datech je tento typ permutace jen teoretickou možností, protože napříč lokalitami není žádné univerzální pořadí jejich ploch, a tak každá permutace *between* by automaticky byla zároveň i permutací *within*.

Jistou naději skýtá kombinace permutací *between* a *within*, kterou budu označovat jako dvouúrovňovou. Co budou testy založené na této permutaci považovat za nulový model? Stejně jako doposud půjde o to, co tato permutace zachovává. Není to malo- ani velkoškálová variabilita, takže obě tyto složky budou promlouvat do inferencí. Jediné, co budou mít různé permutace společné bude, že hodnoty ze stejné lokality budou zůstávat u sebe, tedy bude zachována vnitrolokalitová korelace. A to je část „informace" v datech, která způsobuje problémy ve výsledcích GLM, a bylo by dobré ji filtrovat.

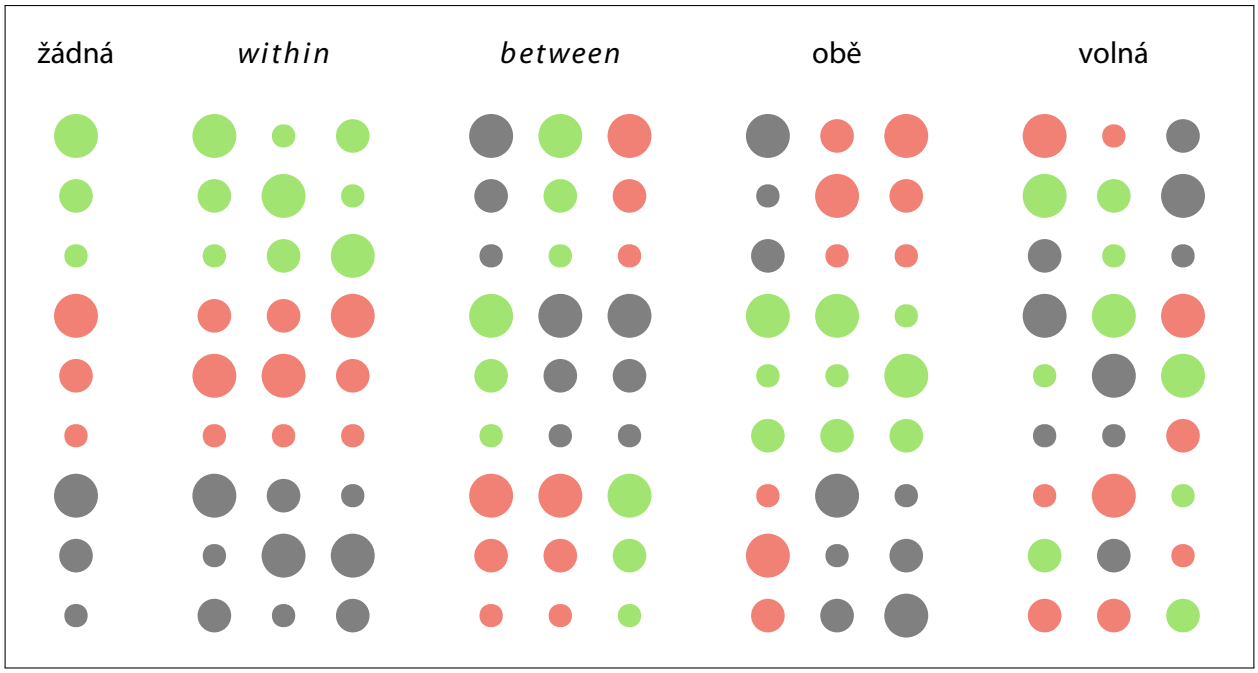
Bohužel ani tento přístup není dokonalý. Předpokládá totiž, že všechny plochy uvnitř jedné lokality jsou si stejně podobné, což není pravda. Skutečná korelační struktura na lokalitách bude samozřejmě složitější, kdy si sousední plochy budou nejpodobnější, zatímco vztah mezi plochami na opačných stranách lokality bude mnohem volnější (v závislosti na heterogenitě lokality). Tato dvoustupňová permutace je tedy zřejmě ve skutečnosti příliš konzervativní, a proto jsem nakonec analýzy nezaložil primárně na ní. Domnívám se nicméně, že pro konfrontaci výsledků GLM (s rizikem falešné průkaznosti) je tato metoda užitečná, a z toho důvodu její výsledky také zohledňuji.

Pozornému čtenáři jistě neušlo, že výše popsaný způsob permutace počítá se stejným počtem ploch na všech lokalitách, zatímco v mých datech je pět lokalit s 15 a jedna se 12 měřeními. Data z lokality BUD jsem proto pro účely permutace vždy rozšířil o 3 hodnoty, které jsem vypočítal jako medián původních 12 hodnot.

Nakonec bylo třeba zohlednit jeden technický problém, kdy obzvláště u větších modelů při maximalizaci adjustované deviance docházelo po permutaci závislé proměnné k chybám algoritmu GLM. V extrémních (ale vzácných) případech to vedlo k až přibližně 50% neúspěšnosti algoritmu při prokládání modelu. Po kontrole rozdělení VD z úspěšně fitovaných modelů jsem se rozhodl neúspěchy nebrat v potaz, protože rozdělení získaných VD odpovídalo situacím, kdy k chybám nedocházelo, a za neúspěchy při prokládání modelů tak patrně nebyla příčina, která by následně systematicky vychylovala hodnoty AVD.

Příloha 9

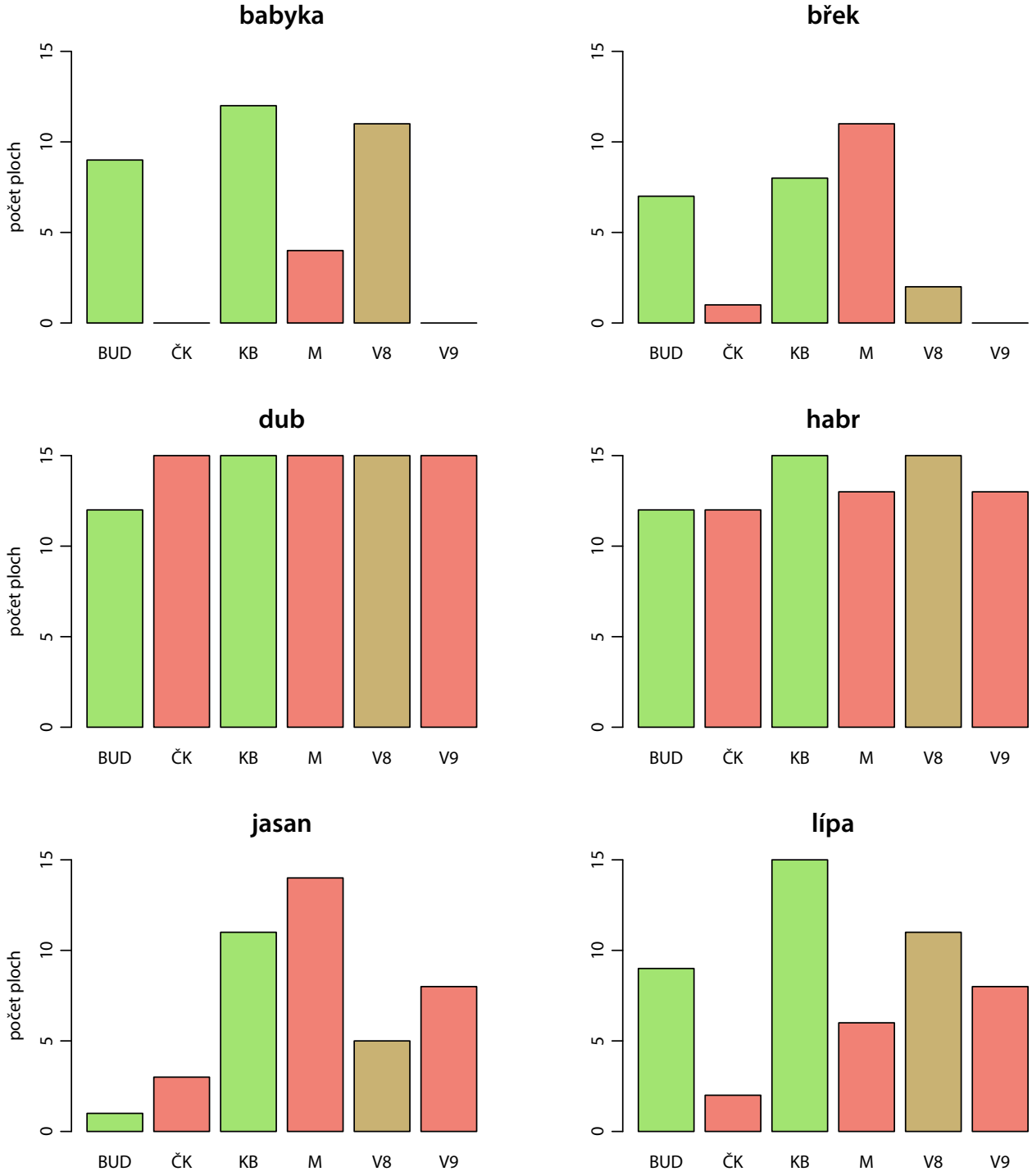
Vizualizace různých typů permutace.



V prvním sloupci jsou nepermutovaná data, poté následují tři permutace od každého ze čtyř typů. Barevně jsou rozlišeny lokality, velikost symbolů určuje pořadí plochy v rámci lokality (pro případ se třemi lokalitami a třemi plochami na nich).

Příloha 10

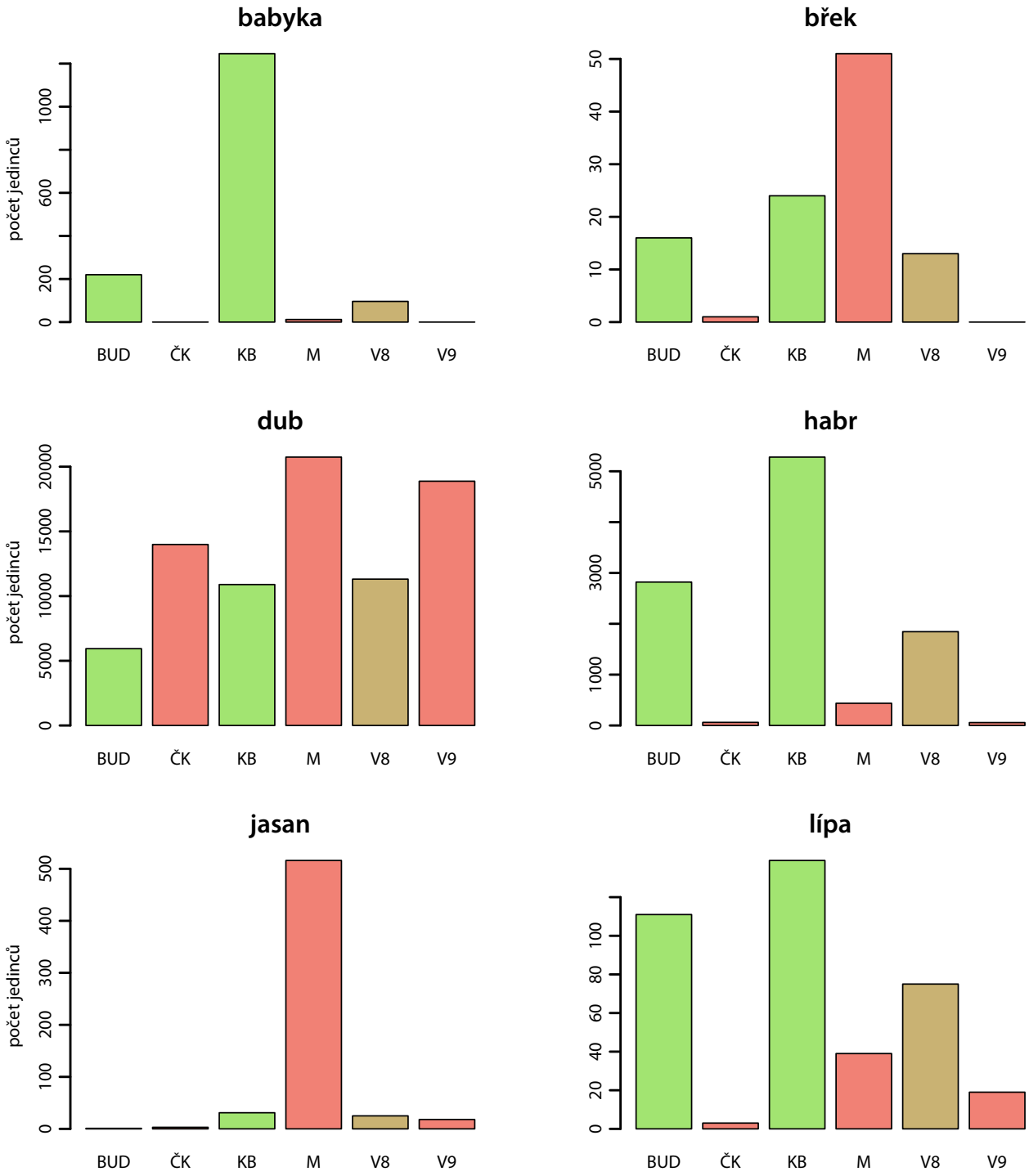
Frekvence výskytu zmlazení na plochách pro jednotlivé lokality.



Barevně je odlišen charakter vegetace na lokalitě: červená – doubrava, zelená – dubohabřina, hnědá – přechodný porost mezi doubravou a dubohabřinou. Na lokalitě BUD je pouze 12 ploch.

Příloha 11

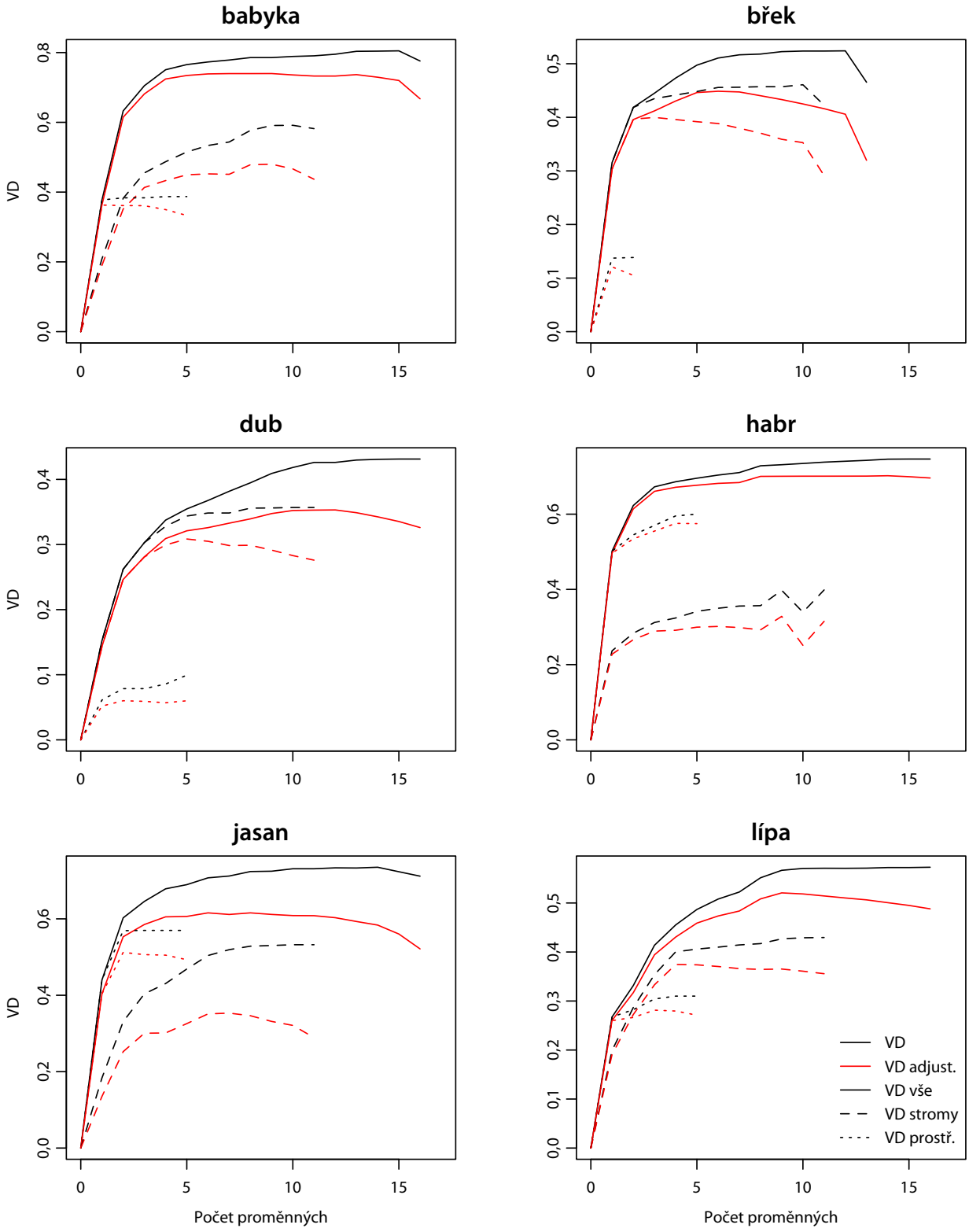
Sumy početností zmlazení na jednotlivých lokalitách.



Barevně je odlišen charakter vegetace na lokalitě: červená – doubrava, zelená – dubohabřina, hnědá – přechodný porost mezi doubravou a dubohabřinou.

Příloha 12

Průběh maximalizace adjustované vysvětlené deviance (VD) pomocí *forward selection*.



Příloha 13

Průběh výběru proměnných při počítání adjustované vysvětlené deviance (VD) pro skupiny proměnných pomocí *forward selection*.

Proměnné jsou seřazeny podle toho, jak byly přidávány během *forward selection*, přičemž nejprve je uveden průběh při výběru ze všech proměnných, pak pouze z faktorů prostředí (zelený podklad) a nakonec ze složení stromového patra (červený podklad). Druhý sloupec obsahuje změnu VD způsobenou přidáním dané proměnné, třetí pak celkovou VD po tomto přidání. Maximální dosažená VD je vyznačena tučně.

Babyka

Proměnná	ΔVD	VD
nejbližší FJ	+36	36
pH	+25	61
P	+7	68
K	+4	72
N	+1	73
FJ na ploše (%)	+	74
FJ v krajině	+	74
C	–	74
FJ na ploše	+	**74**
pokryvnost E_3	–	74
vlhkost	–	73
Ca	–	73
Mg	+	74
FJ v porostu	–1	73
C:N	–1	72
LAI 4 Ring	–5	67

Proměnná	ΔVD	VD
pH	+19	19
P	+16	35
N	+6	41
C	+2	43
C:N	+2	45
K	+	45
Ca	–	45
Mg	+3	48
vlhkost	+	**48**
pokryvnost E_3	–1	47
LAI 4 Ring	–3	44

Proměnná	ΔVD	VD
nejbližší FJ	+36	**36**
FJ na ploše	–	36
FJ na ploše (%)	–	36
FJ v krajině	–1	35
FJ v porostu	–2	33

Břek

Proměnná	ΔVD	VD
P	+30	30
C	+9	40
nejbližší FJ	+2	41
C:N	+2	43
Mg	+2	45
pH	+	**45**
pokryvnost E_3	–	45
Ca	–1	44
N	–1	43
LAI 4 Ring	–1	42
FJ v krajině	–1	42
vlhkost	–1	41
K	–9	32

Proměnná	ΔVD	VD
P	+30	30
C	+9	40
Mg	+	**40**
LAI 4 Ring	–	40
pH	–	39
pokryvnost E_3	–	39
vlhkost	–1	38
Ca	–1	37
C:N	–1	36
N	–1	35
K	–6	29

Proměnná	ΔVD	VD
FJ v krajině	+12	**12**
nejbližší FJ	–2	11

Dub

Proměnná	ΔVD	VD
LAI 4 Ring	+14	14
pokryvnost E_3	+10	25
pH	+3	28
FJ na ploše	+3	31
FJ v krajině	+1	32
P	+	33
FJ v porostu	+1	33
vlhkost	+1	34
Mg	+1	35
Ca	+	35
K	+	35
nejbližší FJ	+	**35**
C:N	–	35
N	–1	34
FJ na ploše (%)	–1	34
C	–1	33

Proměnná	ΔVD	VD
LAI 4 Ring	+14	14
pokryvnost E_3	+10	25
pH	+3	28
P	+2	30
vlhkost	+1	**31**
C:N	–	30
Ca	–1	30
Mg	+	30
N	–1	29
K	–1	28
C	–1	28

Proměnná	ΔVD	VD
FJ na ploše (%)	+5	5
FJ v krajině	+1	**6**
nejbližší FJ	–	6
FJ v porostu	–	6
FJ na ploše	+	6

Habr

Proměnná	ΔVD	VD
FJ v porostu	+50	50
vlhkost	+12	61
FJ na ploše	+5	66
C:N	+1	67
pokryvnost E_3	+1	68
Mg	+	68
C	+	68
N	+2	70
FJ na ploše (%)	+	70
nejbližší FJ	+	70
Ca	+	70
K	+	70
LAI 4 Ring	+	70
P	+	**70**
pH	–	70
FJ v krajině	–	70

Proměnná	ΔVD	VD
vlhkost	+23	23
pokryvnost E_3	+4	27
pH	+2	29
P	+	29
LAI 4 Ring	+1	30
Mg	+	30
C:N	–	30
K	–1	29
Ca	+4	**33**
C	–8	25
N	+6	32

Proměnná	ΔVD	VD
FJ v porostu	+50	50
FJ na ploše	+4	53
nejbližší FJ	+2	56
FJ v krajině	+2	**58**
FJ na ploše (%)	–	57

Jasan

Proměnná	ΔVD	VD
nejbližší FJ	+40	40
pH	+15	55
P	+3	59
FJ v krajině	+2	61
C:N	+	61
pokryvnost E_3	+1	62
Mg	–	61
K	+	**62**
FJ na ploše (%)	–	61
vlhkost	–	61
FJ na ploše	–	61
FJ v porostu	–1	60
LAI 4 Ring	–1	59
Ca	–1	58
C	–2	56
N	–4	52

Proměnná	ΔVD	VD
Mg	+14	14
Ca	+12	25
N	+5	30
LAI 4 Ring	+	30
K	+2	33
vlhkost	+3	35
pokryvnost E_3	+	**35**
P	–1	35
pH	–1	33
C	–1	32
C:N	–3	29

Proměnná	ΔVD	VD
nejbližší FJ	+40	40
FJ v krajině	+11	**51**
FJ na ploše (%)	–1	51
FJ na ploše	–	50
FJ v porostu	–1	49

Lípa

Proměnná	ΔVD	VD
nejbližší FJ	+26	26
C:N	+6	32
P	+8	39
Mg	+4	43
LAI 4 Ring	+3	46
FJ v porostu	+1	47
FJ na ploše (%)	+1	48
pokryvnost E_3	+2	51
K	+1	**52**
pH	–	52
C	–	51
Ca	–	51
vlhkost	–	51
N	–1	50
FJ v krajině	–1	50
FJ na ploše	–1	49

Proměnná	ΔVD	VD
P	+19	19
LAI 4 Ring	+8	27
Ca	+6	33
C:N	+4	**37**
pokryvnost E_3	–	37
K	–	37
Mg	–	37
C	–	36
N	+	37
pH	–	36
vlhkost	–1	36

Proměnná	ΔVD	VD
nejbližší FJ	+26	26
FJ v porostu	+1	27
FJ na ploše (%)	+1	**28**
FJ na ploše	–	28
FJ v krajině	–1	27