

Vlastnosti půdy a struktura lesního ekosystému ve vztahu k jeho dynamice

Soil features and structure of the forest ecosystem in relation to their dynamics

Karel Matějka

IDS, Na Komořsku 2175/2a, 143 00 Praha 4

matejka@infodatasys.cz

Abstract

The structure Σ of a system is ordered pair $\Sigma = \{\mathbf{M}; P_M\}$ of the set \mathbf{M} of elements of the system and set P_M of relationships between elements of the system. For ecosystems and communities, it is possible to recognize species structure, spatial structure, functional structure and temporal structure, for example. Temporal structure corresponds to the concepts of ecosystem dynamics and succession. Climate is one of the key external factors of succession. An analysis of the development of the regional precipitation and the regional temperatures since 1961 was presented. A switch point in the development of precipitation was observed around 1973. A similar point in the development of air temperature was located near to the year 1996. This is consistent with the division of the period 1983-2012 between years 1994/1995 using measurement at the weather station Churáňov. The last period is characterized not only with an increase in average temperatures, but also by increasing the variability of total precipitation.

Soil is an important component of the terrestrial ecosystems. The soil has a complex three-dimensional structure. As an example, the difference between seventh (spruce with beech) and eighth (spruce) forest altitudinal zone (FAZ) was described using surface soil horizons using probes randomly spaced with distances of several meters. Selected features have specific correlations - they form the specific structures, which differ in 7th and 8th FAZ. Differences were also discovered in the species structure of oribatid communities.

The incidence of spruce bark beetle (*Ips typographus*) is one of the factors that significantly affect the status of mountain spruce forests. This beetle can be considered as a key species for the dynamics of these forests and their regeneration. The bark beetle is spread in the stand selectively depending on the status of individual trees. Infestations of the stands are also very variable regarding to the character of the stand (density, origin, prevailing tree form). For the possibility of the bark beetle gradation, fluctuations in the weather are important, especially the incidence of dry and warm periods.

Forest management after the tree dieback has a major influence on the development of the entire ecosystem. For instance, the analysis of state of the epigeic-beetle communities has been shown that active silviculture management with thinning changes the state of the ecosystem much greater than passive non-intervention management. Nature conservation prefers therefore passive management in the climax mountain Norway spruce forests.

For the forest ecosystem is significant spatial arrangement of trees in the canopy, which often determines the spatial structure of small-scale units (plant microcoenoses) of the herb layer. It is particularly evident in some forest communities such as the climax spruce forests near the upper tree limit or successional stages on former treeless plots where trees (*Acer pseudoplatanus* or *Picea abies*) enters individually within scattered small plots (gaps).

Pojem struktura ekosystému je jedním z centrálních pojmů moderní ekologie. Stejně jako ekosystém, vychází i struktura z obecné teorie systémů. Díky tomu, že se jedná o tak obecný předmět našeho bádání v přírodě, dokáže propojit řadu zdánlivě velmi vzdálených témat, jak se budu snažit doložit v následujícím textu na příkladu horských lesů, především klimaxových smrčín.

Cílem následujícího textu je integrace různých poznatků týkajících se (horských) lesů. Jedná se tedy o jakýsi typ rešerše, která by se mohla stát základem pro další diskusi o výzkumu těchto lesů a o jejich managementu, především z hlediska ochrany přírody. Horské klimaxové smrčiny střední Evropy jsou totiž typickým představitelem lesů, kde je účelný pasivní (bezzásahový) ochranný management (KINDLMANN et al. 2012), což v současnosti vyvolává řadu bouřlivých diskusí. Správné pochopení struktury ekosystému (lesního, ale nejen toho) i struktury všech jeho společenstev je předpokladem pro správné řízení ochrany těchto ekosystémů a zachování jejich biodiversity. Proto byla příprava příspěvku podpořena projektem *Pěstební opatření pro zvýšení biodiversity v lesích v chráněných územích* financovaným v rámci EHP fondů v programu CZ02 Biodiverzita a ekosystémové služby / Monitorování a integrované plánování a kontrola v životním prostředí, Adaptační na změnu klimatu, číslo projektu EHP-CZ02-OV-1-015-2014.

Co je to struktura (eko)systému a jaké druhy struktury rozlišujeme?

Jedním z prvních autorů, kteří mluvili o struktuře rostlinných společenstev byl Rejmánek (REJMÁNEK 1972, KUBÍKOVÁ et REJMÁNEK 1973). To bylo v době, kdy se začaly objevovat první soubornější práce popisující strukturu některých typů rostlinných společenstev, například tundry (ROSSWALL et HEAL 1975), jehličnatých lesů (PERSSON 1980). Často byla dávana do souvislosti struktura a disturbance či sukcese (LEVIN et PAINE 1974, ALLEN et FORMAN 1976). Rovněž v České republice vznikaly první práce zabývající se primárně strukturou vegetace (BUREŠOVÁ 1976).

Jak psal již REJMÁNEK (1972): "Struktura je ve fytoocenologii chápána především jako prostorové uspořádání biomasy a poměrné zastoupení životních forem." Ani on se však s takovou definicí nespokojil a na základě rozboru různých prací došel k závěru, že je potřebné vytvořit definici novou: "Strukturu nějakého systému vytvářejí (1) prvky systému, (2) jejich počet a (3) souhrn vztahů mezi nimi včetně jejich spojení a prostorového uspořádání." Pomocí moderního formalizovaného vyjádření můžeme tedy strukturu Σ vyjádřit jako uspořádanou dvojici

$$\Sigma = \{M; P_M\}$$

kde M je množina prvků systému a P_M je množina všech vztahů mezi prvky množiny M . Počet prvků nemusí být explicitně uváděn, protože je dán mohutností množiny M . Mnohdy je složité danou strukturu úplně popsat, ale používáme určitou funkci $F(\Sigma)$ jako vhodnou (často komplexní) charakteristiku struktury Σ . Podle toho, jaký charakter mají uvažované vztahy, můžeme rozeznávat různé druhy struktur.

- **Struktura druhová:** Jedná se o prostý soubor druhů společenstva, který však je doplněn systémem vazeb, tedy interakcí mezi těmito druhy. Jednou z komplexních charakteristik druhové struktury je druhová diversita, která může být popsána pomocí řady indexů (MAGURRAN 2004). Popis druhové struktury je tedy tím, co v současnosti bývá vyjadřováno módním pojmem "biodiversita" (KINDLMANN et al. 2012, pp. 21-26).
- **Struktura prostorová:** Teorie hierarchií našla uplatnění v ekologii již před více jak třemi desetiletími (ALLEN et STARR 1982). Zjednodušeně řečeno, mnoho jevů lze v ekosystémech pozorovat na různých úrovních. Proto i prostorové jednotky krajiny a vegetace krajiny můžeme rozlišovat na řadě úrovní. Poměrně snadno lze tak definovat

z hlediska hierarchií různé prostorové jednotky vegetace: vegetace krajiny, lokálního komplexu fytoocenóz, fytoocenóza (rostlinné společenstvo), mikroytoocenóza a strukturální skupina druhů (SOLON 1983, MATĚJKA 1992a). Při pohledu na střeoevropské horské smrčiny je možno každý jejich komplex vázaný například na horský hřbet spolu s dalšími doprovodnými společenstvy (například rašeliniště, nivy potoků, případné alpské bezlesí) považovat za lokální komplex fytoocenóz. V rámci tohoto lokálního komplexu má zvláštní význam vertikální proměnlivost společenstev, která je v lesích popisována jako postupná směna lesních vegetačních stupňů (MATĚJKA 2014a). Pro popis prostorové struktury lesních ekosystémů má zvláštní význam uspořádání jednotlivých stromů v porostu. Pro kvantifikaci tohoto uspořádání (pravidelné - náhodné - shlukovitě) se užívají metody geostatistické analýzy (CRESSIE 1991, SCHABENBERGER et GOTWAY 2005). Jako komplexní charakteristika prostorové struktury porostu jsou v takovém případě používány například K- a L-funkce (SCHABENBERGER et GOTWAY 2005).

- Struktura funkční může být vnímána minimálně na dvou úrovních. První úroveň se týká analýzy funkčních sítí v ekosystému, přičemž základní taková síť je představována sítí potravní - sem spadá studium vztahů, které lze nazvat vztah predátor - kořist, ale i fytofág - hostitelská rostlina. Druhá úroveň si všímá zastoupení druhů s různými funkčními znaky ve společenstvu. Zde je vyvinuta celá teorie funkční diversity (BOTTA-DUKAT 2005, DE BELLO et al. 2013, KINZIG et al. 2001 aj.; aplikace v lesích viz např. CARLUCCI et al. 2015, HEDWALL et al. 2013, NAAF et WULF 2012), která má vztah k teorii niky (CHASE et LEIBOLD 2003). Komplexní charakteristikou funkční struktury je funkční diversity, která může být vyjádřena takzvaným Rao indexem (BOTTA-DUKAT 2005). Postup založený na předpokladu, že funkční odlišnost rostlin by měla být odrážena tím, v jak klasifikačně nepodobných společenstvech se druhy vyskytují, byl aplikován pro lesy Krkonoš (MATĚJKA 2007).

Struktura časová je vyjádřením časové proměnlivosti systému, tedy dynamiky či sukcese společenstva. Dále bývá pojednávána populační struktura (WHITE 1985).

Časová struktura: dynamika ekosystému a sukcese

Sukcese je jeden ze základních ekologických pojmů (CLEMENS 1916), rozvádět jej však zde není předmětem tohoto článku, proto necht' je odkázáno pouze na základní přehledné texty z ekologie (například ODUM 1977). Z hlediska teorie struktury (ekosystémů, společenstev) je možno na sukcesi a na dynamiku společenstev pohlížet jako na časovou změnu struktury. Popisujeme tedy vztah charakteristik systému vzhledem k času.

Lesnický výzkum bohužel dosud často redukuje dynamiku lesa, tedy lesního ekosystému, na dynamiku lesního porostu, respektive na růst stromů (například PRETZSCH 2009). Poté i strukturální charakteristiky, jakými je diversity, bývají prioritně vztahovány pouze k dřevinné složce ekosystému (SCHERER-LORENZEN et al. 2005).

Sukcesi a dynamiku ekosystémů ovlivňují faktory interní (například některé druhy, které mohou podstatně změnit charakter vývoje; často jsou jimi býložravci působící spásání biomasy, ale též hmyz, který má možnost výrazné gradace) a faktory externí (například variabilita klimatu, záplavy; zvláštním faktorem zařaditelným do této kategorie je člověk a jeho vlivy).

Klima jako externí faktor dynamiky ekosystémů

Dynamika lesního ekosystému je závislá na průběhu počasí v konkrétních letech, respektive na změnách klimatických charakteristik ve sledovaném časovém období. Zvláště

změna klimatických charakteristik může působit porušení homeostázy ekosystémů, což se může projevit ústupem některých druhů a zvýšením výskytu druhů jiných. Zvýšení průměrných teplot vzduchu, zvláště v kombinaci s výskytem epizod sucha tak může být v klimaxových smrčínách spojeno s gradací lýkožrouta smrkového, který způsobí rozpad stromového patra a řadu navazujících dějů.

Dnes již existuje rozsáhlá datová báze dokazující, že klima není stabilní, ale neustále se mění, přičemž změny v posledních desetiletích byly podstatné - viz data Mezinárodního panelu ke klimatické změně, IPCC (<http://www.ipcc.ch/>). Pro popis těchto změn je možno použít data z jednotlivých meteorologických stanic (pro území Šumavy byla vyhodnocena stanice Churáňov; MATĚJKA 2014). Pro celé regiony jsou k dispozici takzvané územní charakteristiky, které uveřejňuje Český hydrometeorologický ústav jako průměrné charakteristiky jak pro celou Českou republiku, tak pro jednotlivé kraje (viz historická data na webu www.chmi.cz).

Při posuzování vývoje vybrané charakteristiky (nejčastěji průměrná teplota vzduchu nebo úhrn srážek) se většinou vychází z regresní analýzy, která poskytuje informace o průměrné změně této charakteristiky v čase (KVĚTOŇ 2001, MATĚJKA 2013). Může se však též vycházet z předpokladu, že změna nemusí být plynulá, ale může docházet ke skokové změně. V takovém případě je potřeba hledat období, v rámci něhož je charakteristika více méně stálá, ale přitom se liší průměry dvou po sobě následujících období. Rozdíl průměrů lze statisticky vyhodnotit pomocí t-testu. Sledujeme-li tedy období let 1961 až 2014, můžeme celé období rozdělit na dvě periody [1961;Y] a [Y+1;2014] s proměnnou Y a k tomuto rozdělení období můžeme vypočítat odpovídající hodnotu statistiky t(Y) mající Studentovo t-rozdělení a odpovídající pravděpodobnost chyby p(Y), která je opět funkcí Y. Takto by bylo možno postupovat například pro průměrné roční teploty, ale též pro průměrné teploty v jednotlivých měsících. Lze totiž předpokládat, že teploty i srážky se chovají různě v jednotlivých měsících - někdy ke změně dochází, jindy nemá charakteristika žádnou změnu, změna v různých měsících může mít i odlišný charakter (jednou vzestup, jindy pokles). Při vyhodnocení územních teplot i srážek tak byla vypočtena pravděpodobnost změny $p_m(Y)$ pro každý měsíc $m = 1$ až 12 a dále byla vypočtena suma $\sum_{m=1}^{12} p_m(Y)$, která je funkcí roku Y (obr.

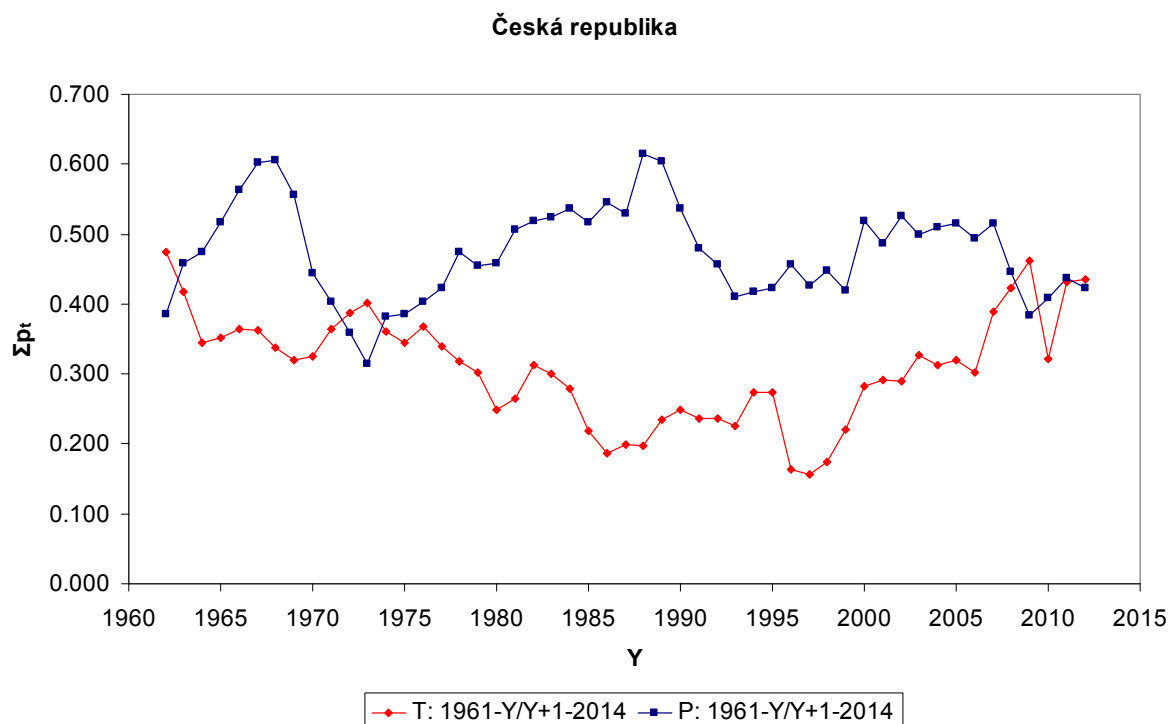
1). Minimum této funkce indikuje pravděpodobný rok změny. Ukazuje se, že jak pro celou Českou republiku, tak pro většinu krajů nastalo k nejméně výraznější změně průměrných teplot po roce 1996 a k nejméně výraznější změně úhrnů srážek po roce 1973. V letech 1996/1997 průměrné teploty skokově vzrostly přibližně o půl stupně Celsia (obr. 2). Kolísání úhrnů srážek však není tak jednoznačné: Do roku 1996 byl pozorován slabý pokles těchto úhrnů, ale od roku 1997 došlo opět k jejich průměrnému zvýšení, přičemž se však výrazně zvýšila meziroční variabilita srážkových úhrnů (obr. 3).

Při vyhodnocení dat stanice Churáňov bylo prováděno dělení kratšího časového intervalu 1983-2011 a na základě výskytu suchých pentád bylo odvozeno členění tohoto intervalu mezi lety 1994 a 1995, tedy o dva roky dříve (Matějka 2014), ale obě subperiody byly charakterizovány obdobně, jako v případě územních charakteristik. Průměrné zvýšení teploty v celém období 1983-2011 bylo vyhodnoceno ve výši 0,4 °C za desetiletí (viz též www.infodatasys.cz/climate). Větší nárůst teplot byl zjištěn na lokalitách ve vyšších nadmořských výškách (stanice Labská bouda 0,5 °C za 10 let), kde byl rovněž zaznamenán nárůst ročních úhrnů srážek (průměrně až o 93 mm za 10 let).

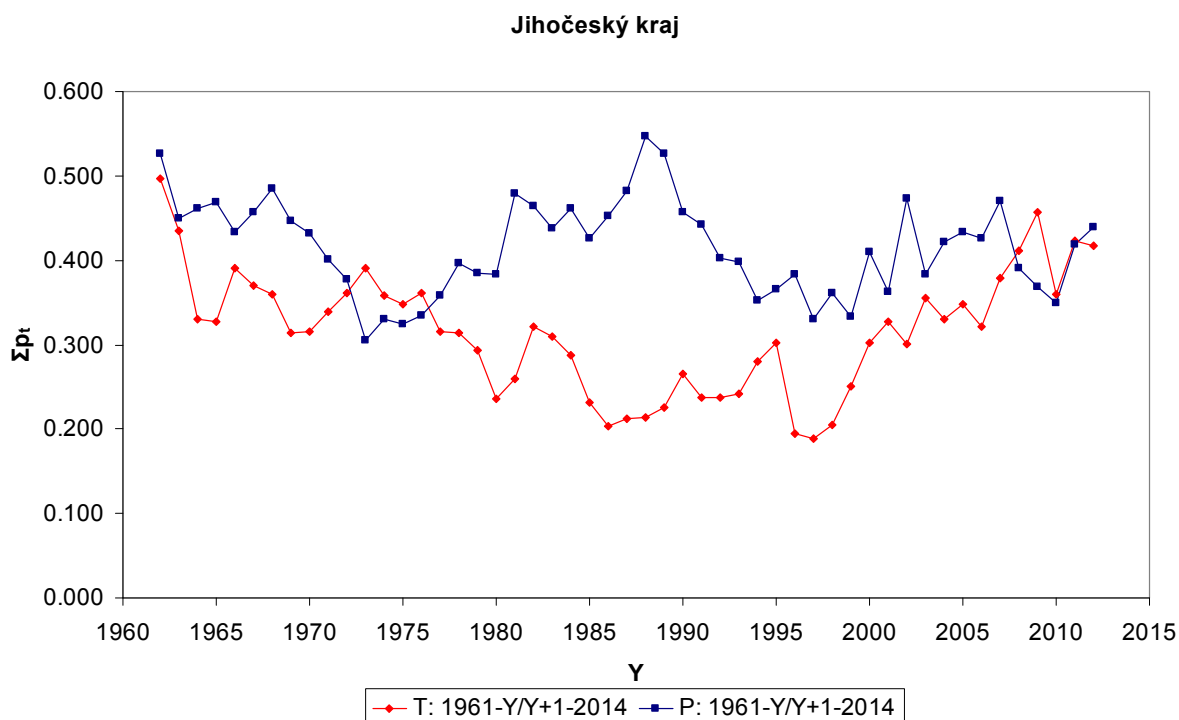
Posledním dvěma známým gradacím populace lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) na Šumavě předcházela období s výrazným suchem ve vegetační periodě (KINDLMANN et al. 2012). V devadesátých letech 20. století se jednalo o gradaci vrcholící v letech 1996 a 1997

po období suchých let 1991 až 1994, gradaci 2006 až 2010 předcházet extrémní rok 2003 (REBETEZ et al. 2006).

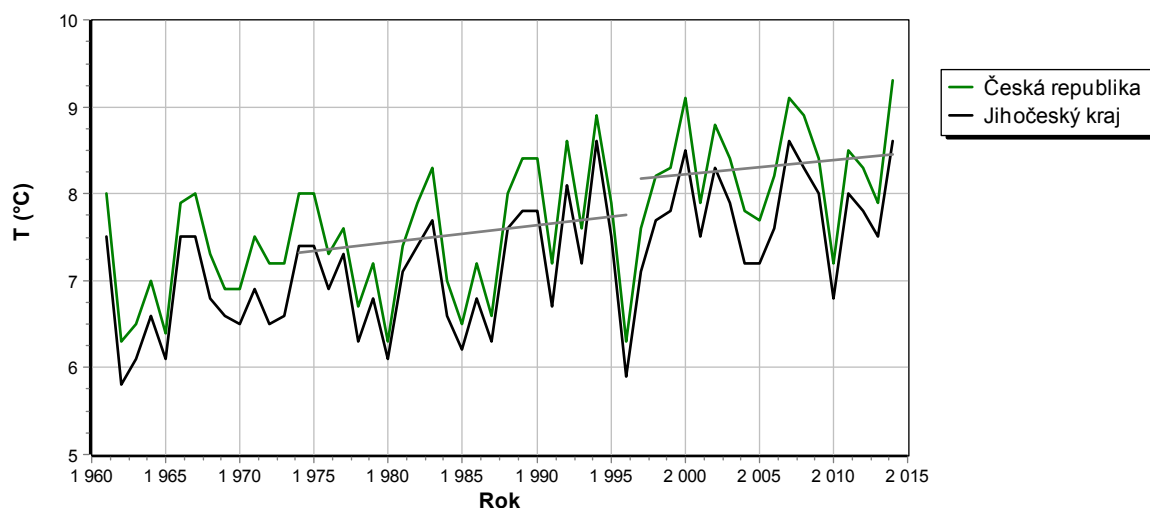
A



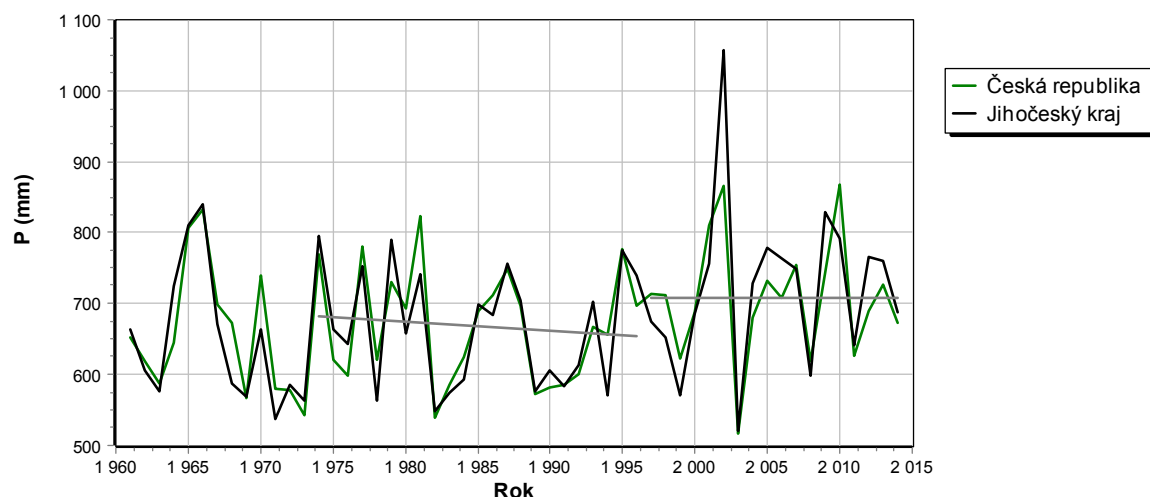
B



Obr. 1. Suma pravděpodobností chyby (p_t) při rozdělení intervalu let 1961-2014 rokem Y na dva intervaly s rozdílnou průměrnou teplotou vzduchu (T) nebo s rozdílným průměrným úhrnem srážek (P). Rozdíl dvou průměrů testován t-testem. Vyhodnoceny územní charakteristiky pro Českou republiku (A) a pro Jihočeský kraj (B).

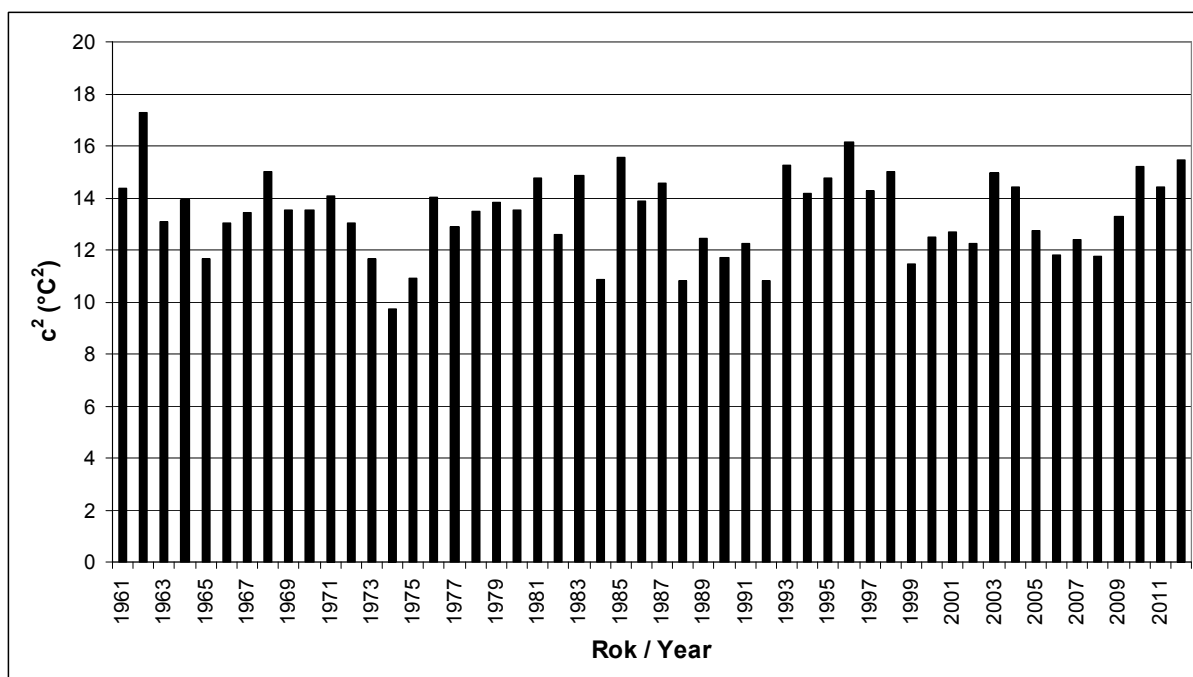


Obr. 2. Průběh průměrných ročních územních teplot vzduchu (T) v České republice a v Jihočeském kraji v letech 1961-2014. Pro rozlišená období 1974-1996 a 1997-2014 jsou znázorněny lineární regrese pro data České republiky.

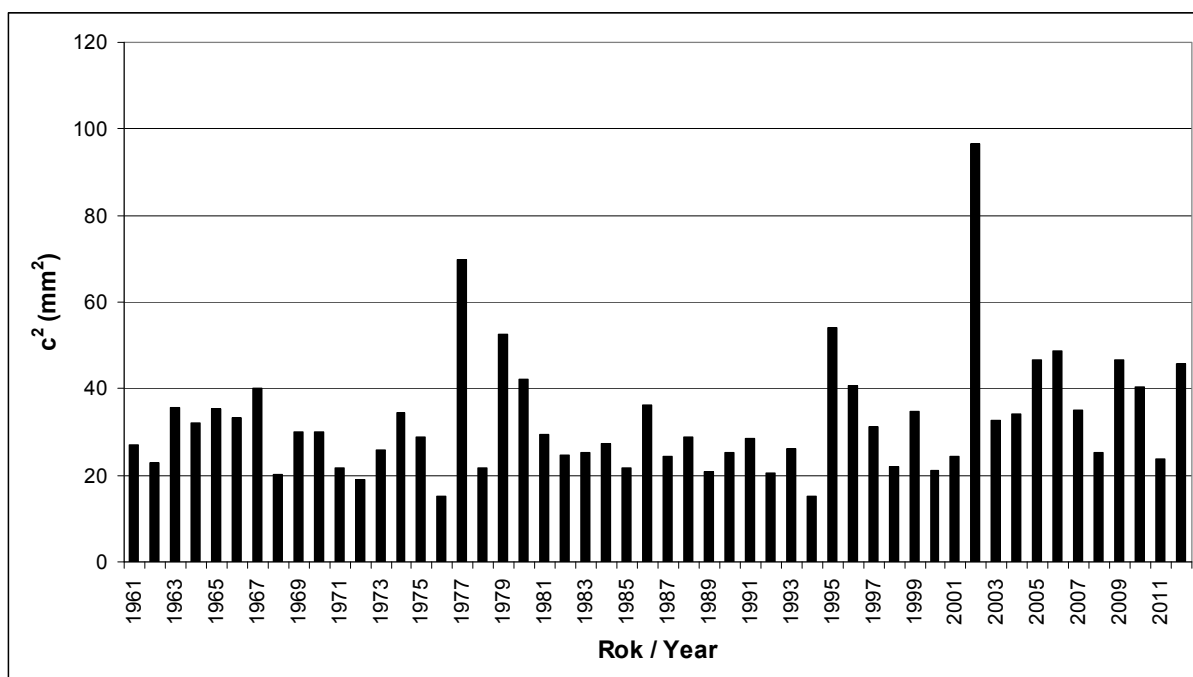


Obr. 3. Průběh ročních úhrnů územních srážek (P) v České republice a v Jihočeském kraji v letech 1961-2014. Pro rozlišená období 1974-1996 a 1997-2014 jsou znázorněny lineární regrese pro data České republiky.

Pro vývoj vegetace jsou zvláště důležité extrémní počasí, které se projevují náhlými změnami počasí v krátké době. Takové změny totiž působí stresově na většinu organismů. Jak tedy vypadalo počasí na Šumavě z tohoto hlediska od roku 1961, přičemž k dispozici je řada měření z meteorologické stanice Churáňov. Dosud byla zpracována z této stanice data pětidenních průměrů (MATĚJKA 2014b) a výsledky ukázaly na významný předěl mezi roky 1994 a 1995, kdy se charakter počasí signifikantně změnil. Variabilita hodnot denních průměrů teplot a denních úhrnů srážek byla vyhodnocena obdobně jako v práci MATĚJKA (2014b) pomocí semivariací (c^2) za časové úseky 10 po sobě následujících dnů. Zatímco pro teploty vzduchu vychází semivariance pro periodu 1961-1994 ($c^2 = 13,3 \text{ } ^\circ\text{C}^2$) stejná jako pro periodu 1995-2012 ($c^2 = 13,6 \text{ } ^\circ\text{C}^2$) (obr. 4), pro srážky vidíme výrazný nárůst: semivariance se zvýšila mezi periodou 1961-1994 ($c^2 = 29,2 \text{ mm}^2$) a periodou 1995-2012 ($c^2 = 39,1 \text{ mm}^2$) o 34% (obr. 5).



Obr. 4. Průměrná semivariance (c^2) pro rozdíly průměrných denních teplot vzduchu během desetidenních intervalů v letech 1961-2012 dle měření na stanici ČHMÚ Churáňov. Výpočet obdobně jako v MATĚJKA (2014b).



Obr. 5. Průměrná semivariance (c^2) pro rozdíly denních úhrnů srážek během desetidenních intervalů v letech 1961-2012 dle měření na stanici ČHMÚ Churáňov. Výpočet obdobně jako v MATĚJKA (2014b).

Skutečnosti vzrůstající variability srážek (po suchém období následuje období s vysokým úhrnem srážek) si musíme být vědomi, když chceme vyhodnotit variabilitu průtoků vody v tocích ve vztahu k poškození lesních porostů lýkožroutem smrkovým na Šumavě. **Jakákoli změna průtoků po roce 1995 je totiž s největší pravděpodobností dána změnou úhrnů a rozložení srážek v jednotlivých letech, nelze ji interpretovat jako vliv lýkožrouta a rozpadu lesních porostů.**

Půda a její prostorová heterogenita

Půda představuje trojrozměrný systém, který je vyvinut v tenké vrstvě na zemském povrchu. Jeho základní jednotka je označována jako pedon - je to souvislý objekt, který je relativně homogenní v horizontálním směru, ale ve směru vertikálním zahrnuje kompletní sekvenci půdních horizontů. Mluvíme-li o prostorové struktuře půdy, musíme tedy uvažovat o všech třech rozměrech.

Z hlediska hierarchického pak musíme rozlišit různé pedologické jednotky od biomů, přes krajiny, representanty jednotlivých půdních typů (ty je možno mapovat, viz například KOZÁK et al. 2010), které bývají spojeny s určitými ekosystémy (respektive s typy ekosystémů, případně s typy rostlinných společenstev), až po mikropedony představující prostorovou variabilitu půdy v rámci ekosystému. Každý mikropedon tak může být reprezentován jedním půdním profilem. Vzhledem k destruktivitě spojené se studiem (odkrýváním) půdního profilu, bývá počet studovaných profilů silně limitován. Navíc odkrytí půdního profilu nám umožní studovat charakter profilu v danou chvíli, ale naruší charakter půdy v širším okolí, čímž znemožní dynamické studium půdy v tomto místě po delší dobu. Určitým řešením může být odběr půdních vzorků za pomoci sondy.

Rozdíl půd 7. a 8. lesního vegetačního stupně

Rozdílnost půd různých typů ekosystémů je možno dokumentovat rozlišením vegetačních stupňů, jmenovitě pak hranicí 7. a 8. LVS. Tato hranice je spojena s hranicí intenzivních podzolizačních procesů odlišující skupinu kambizemí a podzolů. Vzorky povrchové vrstvy půdy byly odebrány sondou ze čtyř horských lesních ekosystémů v rámci výškového transektu na jihovýchodním svahu Plechého na Šumavě ke srovnání procesů v bukových smíšených lesích 6. až 7. LVS (Fs) a v klimaxových smrkových lesích 8. LVS (Pa). Několik chemických vlastností (celkový obsah organické hmoty, vlastnosti huminových kyselin a fulvokyselin, uvolnitelný P, Ca, Mg, Fe a Al) byly srovnávány s druhovou strukturou společenstev pancířníků (*Oribatida*) ve stejných vzorcích (MATĚJKA et STARÝ 2009). Byly zjištěny výrazné rozdíly mezi oběma typy ekosystémů: obsah Mg ($0,42 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ v Fs ekosystémech ve srovnání s $0,30 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ v Pa ekosystémech), kvalita organické hmoty (poměr obsahu C huminových kyselin k obsahu C v celkových extrahovatelných humusových látkách byl $0,53$ v Fs ekosystémech a $0,66$ v Pa ekosystémech) i množství organické hmoty (například obsah C huminových kyselin byl 59 a $86 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ v Fs a Pa ekosystémech). Rozdílná dynamika dekompozice organické hmoty a transport minerálních prvků vedou k některým opačným korelačním závislostem mezi chemickými vlastnostmi půdy: korelace mezi celkovými a rozpustnými popelovinami ($r = +0,96$ a $-0,86$ v Fs a Pa ekosystémech) a korelace celkové popeloviny – obsah P ($r = +0,76$ a $-0,92$ v Fs a Pa ekosystémech) představují nejvýraznější příklady. Společenstva pancířníků jsou zřetelně odlišná v obou typech ekosystémů. Odhaleny byly rozdílné korelace mezi parametry druhové struktury společenstev pancířníků (například druhová diversita a celková abundance pancířníků) a chemickými vlastnostmi povrchové vrstvy půdy. To indikuje rozdíly v tom, jaké proměnné jsou determinující pro strukturu společenstev pancířníků ve smíšeném bukovém nebo ve smrkovém lesním ekosystému.

Korelační vztahy mezi obsahem rozpustných popelovin a celkových popelovin ukazují na přítomnost podzolizačních procesů v půdách 8. LVS. Tam totiž jsou minerální elementy vázány na organickou hmotu, která se na půdní povrch dostane s opadem. Poté, co dojde k částečné dekompozici této hmoty, jsou minerální prvky rychle vyplavovány do spodních půdních horizontů. Obdobný princip byl potvrzen i v rámci výzkumných ploch v Krkonoších, kde se tento korelační koeficient ukázal jako vhodný znak pro odlišení 7. a 8. LVS i v místech, která díky absolutní dominanci *Picea abies* ve stromovém patře budí dojem

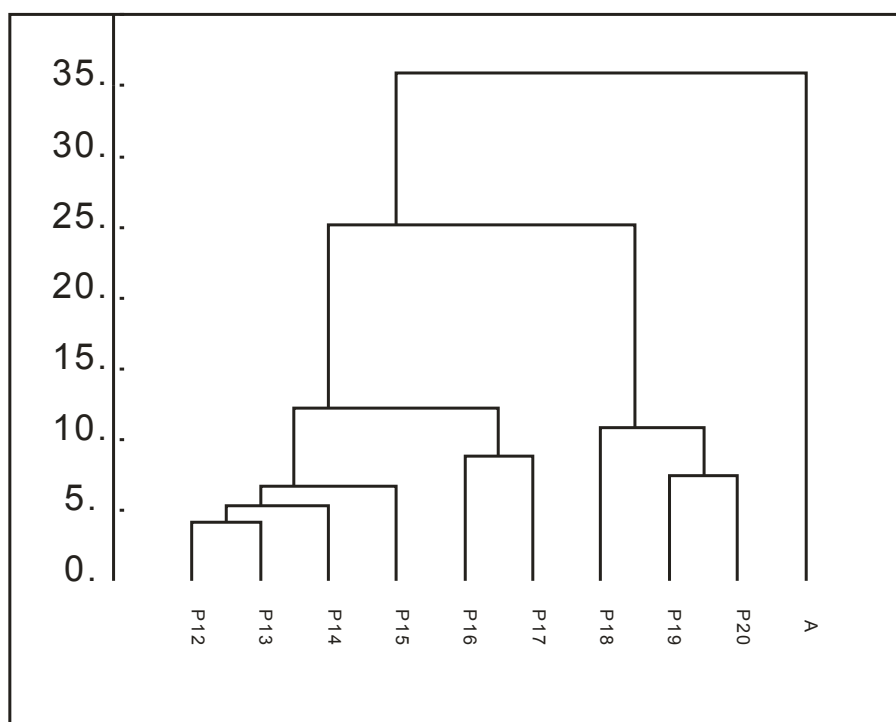
příslušnosti k 8. LVS. Odhalení těchto korelačních závislostí v ekosystému je podmíněno prostorovou variabilitou půd, je tedy odrazem prostorové struktury půdy. Na tuto strukturu jsou navázána i společenstva půdních organismů, například studovaných pancířníků, kteří jsou pouze omezeně pohybliví a indikují vlastnosti prostředí (půdy) právě v místech jejich výskytu.

Rozpad stromového patra a epigeičtí brouci

Oproti pancířníkům jsou epigeičtí brouci výrazně pohyblivější, mohou tedy reagovat na vlastnosti celého ekosystému, v němž se mohou pohybovat mezi různými místy, která jim momentálně vyhovují - nejen z hlediska fyzikálních vlastností prostředí (například teplota, osluněnost, vlhkost), ale též dle potravní nabídky.

Výškový transekt na svahu vrcholu Plechý

V jižní části Národního parku Šumava byl sledován systém výzkumných ploch uspořádaných do výškového transektu na jihovýchodním svahu Plechého (nejníže jsou položeny plochy P12 až P17 v místech smíšených lesů, nejvyšší polohu v klimaxových smrčínách mají plochy P18 až P20). Jedná se o lokality v lesích s bezzásahovým managementem. K ploše P18 byly odběry prováděny též z paralelní plochy A umístěné na holině na rakouské straně státní hranice. Na všech plochách byly umístěny v roce 2009 pasti pro odchyt epigeických brouků (BOHÁČ et MATĚJKA 2010).



Obr. 6. Klasifikace lesních lokalit s bezzásahovým managementem podél výškového transektu na jihovýchodním svahu Plechého Wardovou metodou s kvadrátem euklidovské distance. Doplněna byla lokalita A na pasece paralelní k ploše P18. Druhy jsou reprezentovány celkovým počtem jedinců odchytených v průběhu roku 2009 (červen až listopad). Data BOHÁČ et MATĚJKA (2010).

Vliv holosečného hospodaření výrazně ovlivnil strukturu společenstev brouků, takže lokalita A se výrazně lišila od všech ostatních lokalit (obr. 6). Počet druhů zde byl nižší než na ostatních plochách a převládaly zde ubikvistní druhy tolerantní k výrazným změnám mikroklimatu a charakteristické pro nezastíněné biotopy. Odvoz mrtvého dřeva na rakouské

straně výrazně ochudil počet po-travních skupin brouků (schází xylofágní a mycetofágní druhy) a zcela eliminoval náročné reliktní a pralesní druhy.

Plochy v sousedství rakouských holin na české straně s ponechaným mrtvým dřevem se liší společenstvy brouků s výrazně vyšším zastoupením náročnějších, zejména lesních druhů brouků, od společenstev holin. Vysoké je zastoupení některých podkorních druhů, zejména predátorů kůrovců jako pestrokrovečník mravenčí (*Thanasimus formicarius*), podkorní drabčící (*Nudobius lentus*, *Quedius plagiatus*) a lesknáček podlouhlý (*Pitiophagus ferrugineus*). Na těchto plochách se vyskytují některé náročnější druhy z hlediska vlhkosti půdního substrátu (např. drabčící *Acidota crenata* a *Quedius obscuripennis*) a boreoalpinní druhy alpinského bezlesí (např. drabčící *Eucnecosum brachypterum* a *Anthophagus alpestris*).

Oblast Modravská

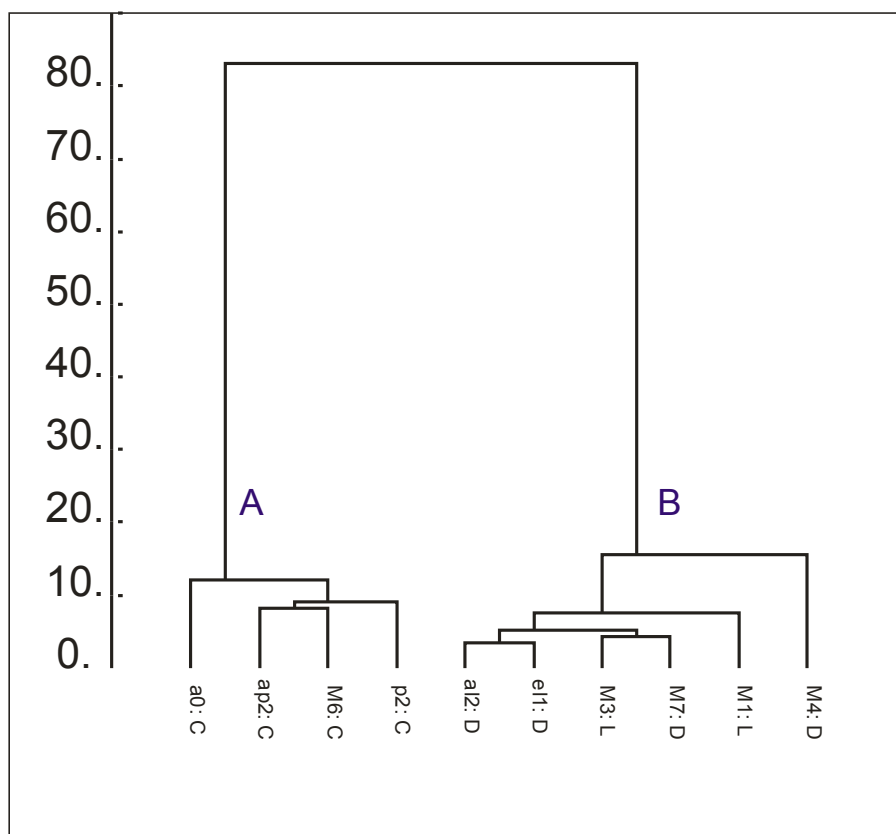
Na Modravsku bylo v roce 2010 vybráno celkem 10 ploch pro porovnání vlivu různého managementu na stav společenstev epigeických brouků v rámci území, kde v 90. letech 20. století došlo k výrazné gradaci lýkožrouta smrkového a k následnému velkoplošnému rozpadu smrkových porostů (KINDLMANN et al. 2012, p. 146-151). Jednalo se o plochy s živým nebo právě se rozpadajícím lesním porostem (L), plochy s kompletně odumřelým lesním porostem v důsledku žíru lýkožrouta smrkového (D) a plochy na asanovaných holinách s vytěženým a odvezeným dřevem (C). Na těchto plochách byly umístěny pasti pro odchyt epigeických brouků, které byly opakovaně vybírány (BOHÁČ et MATĚJKA 2011, KINDLMANN et al. 2012, pp. 178-185).

Numerická klasifikace sledovaných ploch (obr. 7) ukazuje jasně odlišnost holin (C) od ostatních ploch (D + L). Plochy s živým – odumírajícím a úplně odumřelým stromovým porostem – nelze navzájem odlišit na základě složení společenstva epigeických brouků.

Druhy typické pro paseky mohou být charakterizovány jako takzvaní r-stratégové. Jedná se o eurytopní druhy, které se často vyskytují na stanovištích silně ovlivněných člověkem. Druhy typické pro plochy skupin D a L mají užší ekologickou valenci. Jsou mezi nimi i velmi vzácné horské druhy. Například druh *Atrecus longiceps* je indikátorem přirozených horských původních lesů (pralesů). Mezi těmito dvěma skupinami druhů stojí menší přechodná skupina, jejíž členové jsou schopni žít ve všech sledovaných ekosystémech.

Společenstva epigeických brouků tak jasně ukazují význam bezzásahového (pasivního) managementu horských smrčín. Tyto druhy, které zde byly využity jako indikátory pro zachování či ohrožení přirozené biodiversity, dokumentují negativní vliv kácení a odvozu dřeva z lesů po jejich napadení lýkožroutem. Ukazuje se tak, že v ekosystému po rozpadu stromového patra stále zůstávají mikrostanoviště, kde je většina původních lesních druhů schopna přežít a naopak sem neinvadují druhy narušených stanovišť (KINDLMANN et al. 2012, pp. 178-185).

Celkově lze tedy konstatovat, že **druhá struktura společenstev epigeických brouků je vhodným indikátorem pro posouzení stupně narušení lesních společenstev v důsledku zvoleného lesnického managementu**, jak bylo ukázáno na příkladu lokalit v okolí Plechého, tak na Modravsku.



Obř. 7. Klasifikace lokalit v oblasti Modravská Wardovou metodou s kvadrátem euklidovské distance. Plochy byly rozděleny do skupin lokalit s živým nebo právě se rozpadajícím lesním porostem (L), s kompletně odumřelým lesním porostem (D) a na asanované holiny (C). Druhy jsou reprezentovány celkovým počtem jedinců odchycených v průběhu roku 2010 (červen až říjen). Data BOHÁČ et MATĚJKA (2011).

Mikrofytocenózy - základní stavební kámen horské smrčiny

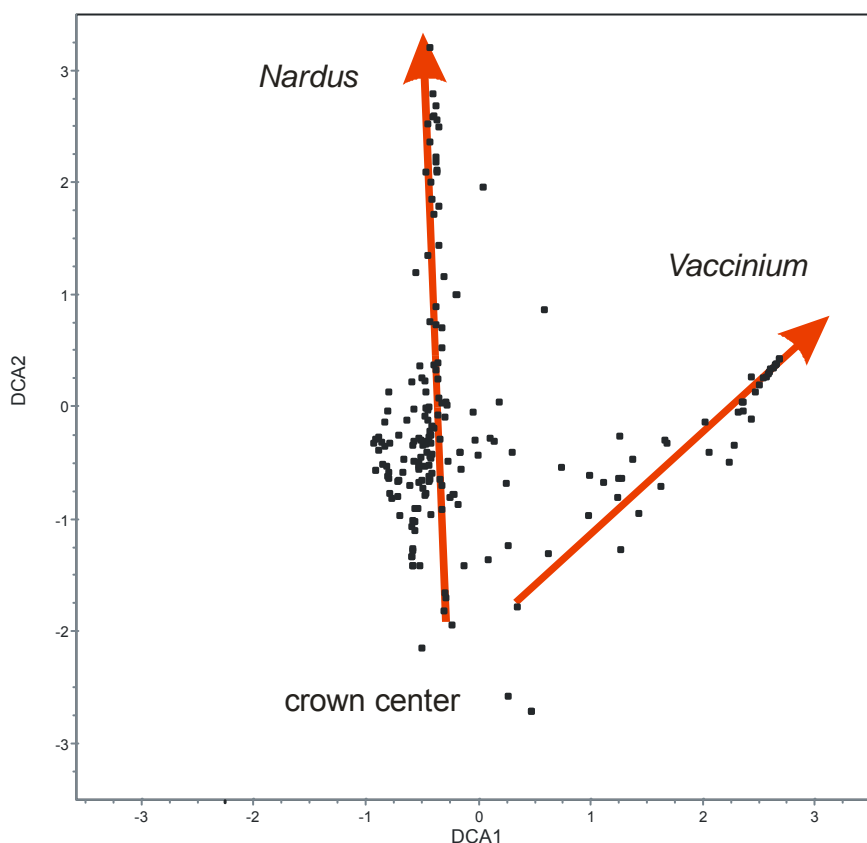
V klimaxové smrčíně se uplatňují většinou druhy, které jsou běžné v subalpinských trávnících a vysokostébelných nivách, snášejí tedy plné oslunění.

Tato společenstva jsou druhově relativně chudá, takže na malých plochách (velikosti okolo 1 m²) se vyskytuje často i jednodruhový porost představující mikrofytocenózu (MATĚJKA 1992a). Za těchto podmínek lze mikrofytocenózy typizovat pomocí dominantních druhů v podrostu. Známe tedy typy mikrofytocenóz *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis villosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Luzula sylvatica* a *Athyrium distentifolium* (MATĚJKA 1992b, SVOBODA et al. 2006), jejichž zastoupení je typické pro konkrétní horskou smrčinu.

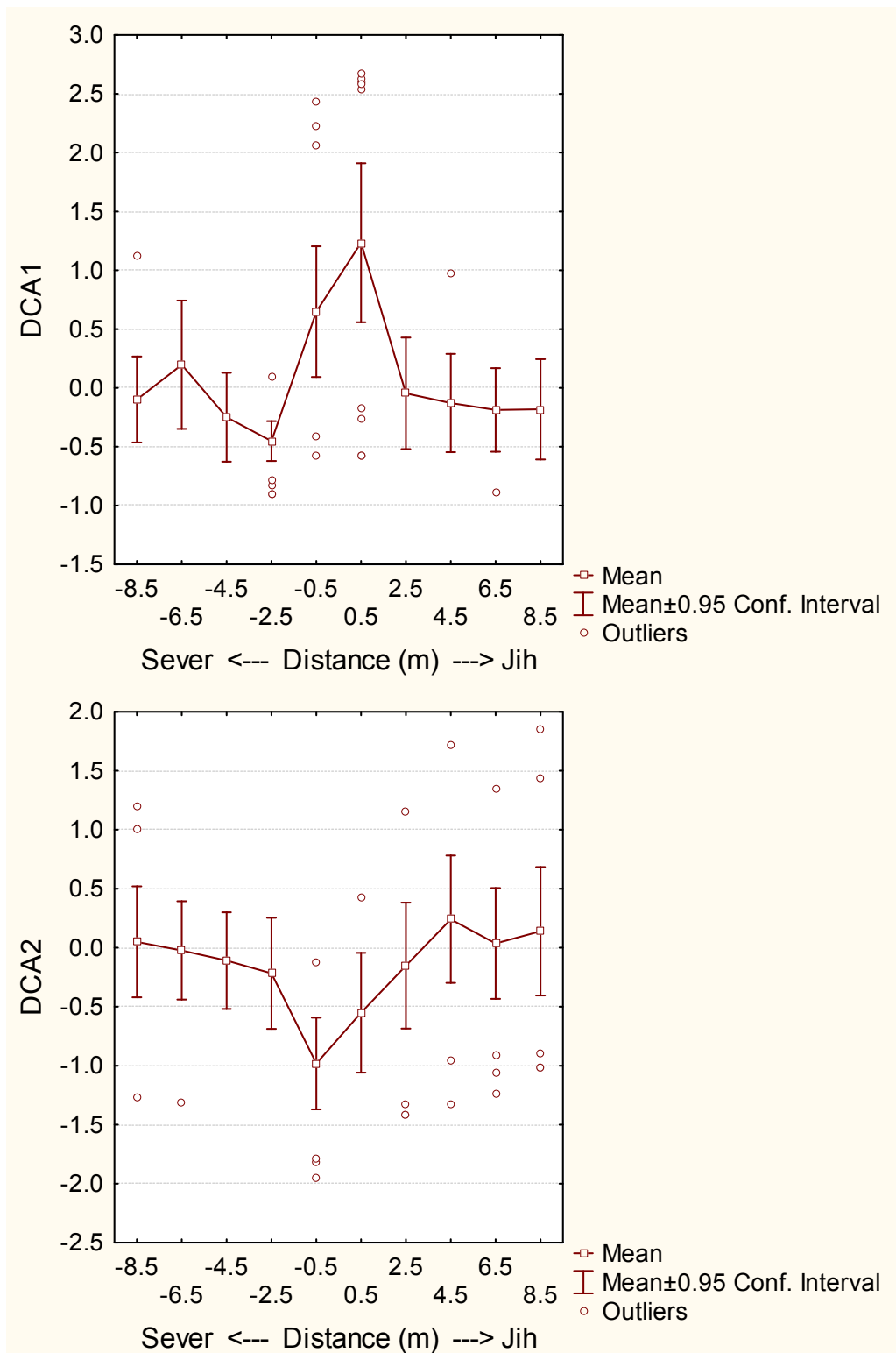
Prostorová heterogenita rostlinného společenstva většinou vzrůstá vstupem dřevin do dřívě bylenných fytoocenóz, tedy sukcesí od bezlesí k lesu, která může probíhat pomocí dvou mechanismů (MATĚJKA 2011, pp. 40-41). Prvním je tzv. "time window", kdy se vyskytne jeden časový okamžik, kdy může dojít k hromadnému klíčení a uchycení semenáčků dřevin. Tehdy většinou vznikají homogenní porosty (např. *Crataegus* sp. div. [OSBORNOVÁ et al. 1990], *Salix caprea* a *Betula pendula* na opuštěných polích [MATĚJKA 1998], *Alnus glutinosa* na loukách po záplavách), v rámci nichž prostorová heterogenita je většinou nízká. Druhý typ může být označen jako "space window" model, kdy dřeviny vstupují do bylenného porostu na malých specifických ploškách, často v průběhu delšího časového období. Taková sukcese byla popsána v literatuře vícekrát, často jako vstup *Picea abies* do horských luk po ukončení kosení (HRIVNAK et UJÁZY 2005, BEDNAŘÍK 2014). Časté je rovněž vnikání dřevin do

porostu na rozhraní dvou různých ploch, čímž se vzrůst prostorové variability projevuje jako vznik liniových prvků v krajině s ekotonálním charakterem (MATĚJKA 2010).

V lese s řídkým stromovým patrem, jakým je horská smrčina při horní hranici lesa, kdy navíc jsou stromy zavětveny hluboko k zemi, má zásadní vliv prostorové rozmístění typů mikrofytocenóz poloha daného místa vzhledem k nejbližšímu stromu a k jeho koruně, jak bylo prokázáno v území Židovského lesa (BEDNAŘÍK et MATĚJKA 2011). Tam bylo vybráno 20 různě velkých stromů *Picea abies* a ve vzdálenostech 0, 2, 4, 6 a 8 m jižně, respektive severně od středu kmene bylo zapsáno vždy 10 fytoecologických snímků na ploše 1 m² charakterizujících danou mikrofytocenózu. Popsána byla diferenciace mikrofytocenóz v závislosti od středu kmene s použitím numerické klasifikace a ordinace (obr. 8-9). Ukázalo se, nejenže pod korunami smrku jsou vyvinuty specifické mikrofytocenózy (do vzdálenosti od kmene většinou okolo 2 m), ale i ve větších vzdálenostech (na severní straně přibližně do 5 m od kmene) jsou mikrofytocenózy ovlivněny přítomností dřeviny.



Obr. 8. Diferenciace mikrofytocenóz vzhledem k poloze plošky (velikost 1 m²) vůči středu koruny nejbližšího stromu a v závislosti na dominantě bylinného patra v prostoru Židovského lesa (www.infodatasys.cz/proj007/zidovskyles.htm).

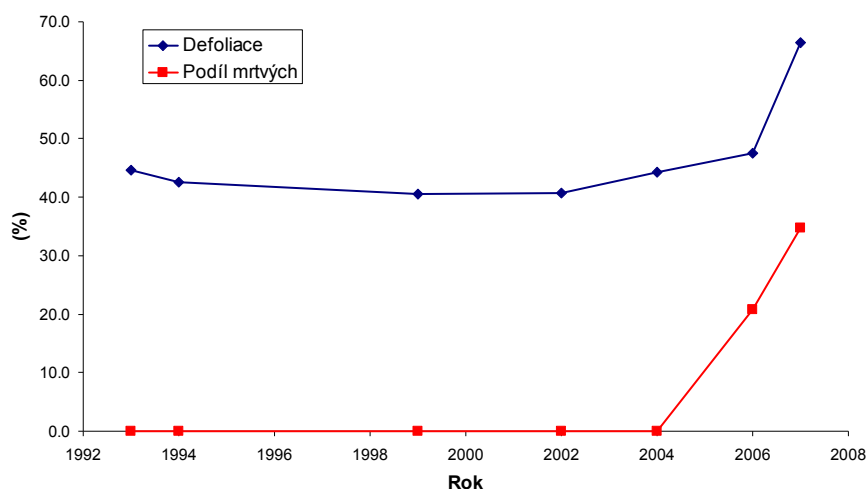


Obr. 9. První a druhá ordinační osa DCA pro mikrofytoocenózy v závislosti na poloze plošky (velikost 1 m²) vůči středu koruny nejbližšího stromu v prostoru Židovského lesa (www.infodatasys.cz/proj007/zidovskyles.htm).

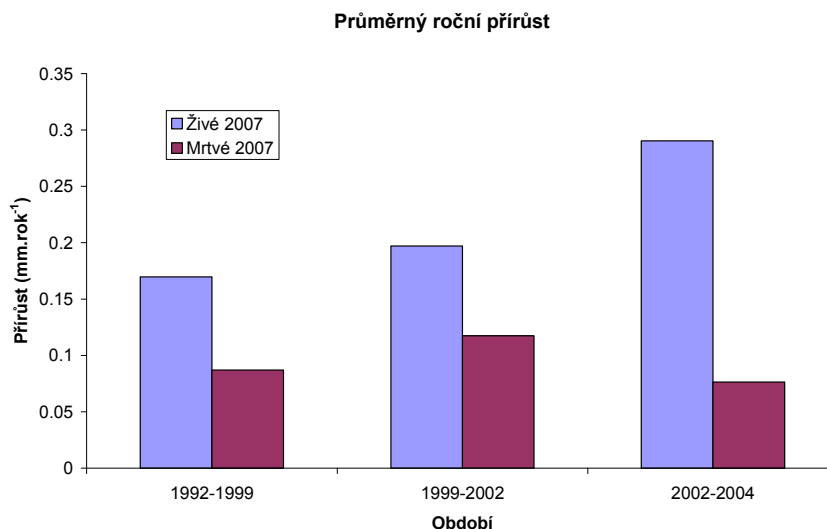
Lýkožrout smrkový se v lese šíří selektivně

Je rezistence stromu důležitá nebo jeho napadení kůrovcem je náhodný proces?

Na začátku devadesátých let byla založena v centrální části Národního parku Šumava, na lesní správě Stožec plocha T (Trojmezí). Jedná se o smrkový porost v místech původních horských smrčín, nadmořská výška 1343 m, na mírném svahu (4 až 7°, severovýchodní expozice). Rostlinné společenstvo odpovídá asociaci *Athyrio alpestris-Piceetum* Hartman 1959. Za celou dobu sledování od roku 1990 do roku 2003, respektive 2004 v porostu neodumřel jediný strom. Stav porostu se začal zhoršovat, vyjádřeno průměrnou defoliací, od roku 2004 (obr. 10). Po klimaticky extrémním roce 2003 zde došlo k postupné gradaci lýkožrouta smrkového. Podle stavu jedinců v roce 2007 byly stromy rozděleny do dvou skupin - "živé 2007" a "mrtvé 2007", přičemž v roce 2007 byli z databáze vyřazeni jedinci, kteří byli poškozeni vichřicí spojenou s bouří Kyrill (vývraty, celkem 6 stromů). Pro tyto dvě skupiny byl zpětně v databázi měřených hodnot zjištěn jejich diametrální přírůst (obr. 11). Ukázalo se, že obě skupiny se výrazně lišily, což dokazuje, že lýkožrout primárně napadal stromy s horší růstovou kondicí, přičemž tento rozdíl fyziologického stavu stromů byl patrný již deset let před jejich napadením. Přitom odumřelé stromy byly v porostu rozmístěny náhodně, netvořily žádné shluky, ani se významně nelišily ve své výšce nebo tloušťce (MATĚJKA 2008).



Obr. 10. Vývoj průměrné defoliace stromů živých v roce 2007 a podílu mrtvých stromů na ploše T (Šumava).



Obr. 11. Průměrný roční diametrální přírůst *Picea abies* na Šumavě, na ploše T (poblíž Trojmezí) u skupiny jedinců, kteří byli v roce 2007 živi ve srovnání se skupinou jedinců, kteří mezi roky 2005 až 2007 odumřeli v důsledku žíru lýkožrouta smrkového (MATĚJKA 2008).

Na čem závisí prostorové rozmístění porostů napadených kůrovcem?

V území Národního parku Šumava je velmi zajímavou oblastí území takzvaného Židovského lesa na Modravsku (viz www.infodatasys.cz/proj007/zidovskyles.htm). Jedná se o jedno z posledních území, které bylo do roku 2007 minimálně zasaženo gradací lýkožrouta. Zdejší smrkové porosty jsou mozaikou společenstev vzniklých spontánní sukcesí (centrální část území kolem vrcholu Medvědí hory) a vzrostlých výsadeb - kulturních porostů na místech dřívějších přirozených smrčín (v přilehlém okolí). Oba typy porostů mají výrazně odlišnou prostorovou strukturu: sukcesí vzniklé porosty jsou rozvolněné, věkově různorodější, smrk je zde často zavětven až k zemi; vysazené porosty jsou oproti tomu výrazně hustší, mají více méně pravidelné rozmístění jedinců, jejichž věk je vyrovnanější (BEDNAŘÍK 2014, BEDNAŘÍK et al. 2014). Přibližně od roku 2009 i zde docházelo ke gradaci lýkožrouta smrkového, který však selektivně napadal s mnohem vyšší intenzitou pouze určité porosty, přičemž se jednalo o výsadby s jejich nepřirozenou strukturou, což je zřetelné z příslušných leteckých snímků (obr. 12). Hranice porostů kompletně odumřelých a porostů s minimálním napadením je velmi ostrá, často je určitelná s přesností jednotek metrů.



2008



2011



2013

Obr. 12. Vývoj poškození smrkových porostů vlivem žíru lýkožrouta smrkového v oblasti Židovského lesa, část severozápadně od vrcholu Medvědí hory mezi lety 2008 a 2013. Rozteč zobrazených křížků je 250 m. Letecké snímky Správa NP Šumava.

Závěr

Mluvíme-li o struktuře nějakého systému, musíme popsat soubor (množinu) objektů, z nichž se tento systém skládá a soubor vztahů, které existují mezi těmito objekty. Podle toho, jaký charakter mají zkoumané vztahy, můžeme rozlišit různé struktury - například strukturu druhovou, strukturu prostorovou, strukturu funkční atd. Druhová struktura společenstva je vlastně popisem jeho druhového složení, jehož jednou ze základních charakteristik je druhová diversita, čímž se dostáváme ke vztahu druhové struktury a biodiversity.

Pro lesní ekosystém má značný význam prostorové uspořádání jedinců stromového patra, které často určuje i prostorové uspořádání maloplošných jednotek (mikrofytocenóz) bylinného patra, což je zřetelné zvláště v některých lesních společenstvech, jako jsou klimaxové smrčiny v blízkosti horní hranice lesa nebo sukcesní společenstva, kdy do bývalého bezlesí individuálně vstupují některé dřeviny (často *Acer pseudoplatanus* nebo *Picea abies*).

Jedním z faktorů, který významně ovlivňuje stav horských smrčín je výskyt kambifágního druhu lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), který lze považovat za klíčový druh pro dynamiku těchto lesů a pro jejich obnovu. V lese se šíří selektivně v závislosti na stavu jednotlivých stromů v porostu, ale současně napadá s velmi různou intenzitou i porosty, které se nacházejí v těsném sousedství. Pro možnost jeho gradace jsou důležité výkyvy počasí, především výskyt suchých a teplých let předcházejících gradaci tohoto druhu.

Jak vlastní gradaci lýkožrouta, tak následky rozpadu stromového patra horských smrčín (například dynamiku odtékající vody z ekosystémů) je potřeba hodnotit se znalostí dynamiky klimatu. Proto bylo upozorněno na fakt, že přibližně od roku 1995 došlo vedle zvýšení průměrných teplot vzduchu i k výraznému rozkolísání srážkových úhrnů.

Literatura

- ALLEN E.B., FORMAN R.T.T. (1976): Plant species removals and old-field community structure and stability. - *Ecology* 57: 1243.
- ALLEN T.F.H., STARR T.B. (1982): *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. - University of Chicago Press, Chicago & London, 310p.
- BEDNAŘÍK J. (2014): Sekundární sukcese smrku ztepilého (*Picea abies* /L./ Karst.) v oblasti Medvědí hory (I. zóna NP Šumava Modravské slatě). - URL: <http://www.infodatasys.cz/proj007/Bednarik2014.pdf>
- BEDNAŘÍK J., ČADA V., MATĚJKA K. (2014): Forest succession after a major anthropogenic disturbance: a case study of the Jewish Forest in the Bohemian Forest, Czech Republic. - *Journal of Forest Science*, 60: 336-348.
- BEDNAŘÍK J., MATĚJKA K. (2011): Ekosystémy vzniklé sekundární sukcesí *Picea abies* v oblasti Medvědí hory (Šumava). - URL: <http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/RokILes2009.pdf>
- DE BELLO F., CARMONA C.P., MASON N.W.H., SEBASTIA M.T., LEPŠ J. (2013): Which trait dissimilarity for functional diversity: trait means or trait overlap? - *Journal of Vegetation Science*, 24: 807-819.
- BOHÁČ J., MATĚJKA K. (2010): Sledování epigeických brouků na výškovém transektu na Plechém (Šumava) v roce 2009. - URL: http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/rep2009_Bohac.pdf
- BOHÁČ J., MATĚJKA K. (2011): Communities of epigeic beetles in the montane spruce forests of different decline stages in the Modrava area (Bohemian Forest). - URL: http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/rep2010_Bohac.pdf
- BOTTA-DUKAT Z. (2005): Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. - *Journal of Vegetation Science*, 16: 533-540.
- BUREŠOVÁ Z. (1976): Alpínská vegetace Krkonoš: struktura a ekologie porostů na Luční (1547 m) a Studničné hoře (1555 m). - *Opera Corcontica*, 13, 67-94.
- CARLUCCI M.B., DEBASTIANI V.J., PILLAR V.D., DUARTE L.D.S. (2015): Between- and within-species trait variability and the assembly of sapling communities in forest patches. - *Journal of Vegetation Science*, 26: 21-31.
- CHASE J.M., LEIBOLD M.A. (2003): *Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches*. - Univ. of Chicago Press, Chicago & London, 212p.
- CLEMENTS F.E. (1916): *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. - Carnegie Inst. Washington. Publ. 242.
- CRESSIE N.A.C. (1991): *Statistics for spatial data*. - John Wiley & Sons, New York etc., 900p.
- HEDWALL P.O., STRENGBOM J., NORDIN A. (2013): Can thinning alleviate negative effects of fertilization on boreal forest floor vegetation? - *Forest Ecology and Management*, 310: 382-392.
- KINZIG A.P., PACALA S.W., TILMAN D. [eds.] (2001): *The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions*. - Princeton Univ. Press, Princeton & Oxford, 365p.

- KOZÁK J., NĚMEČEK J., BORŮVKA L., KODEŠOVÁ R., JANKŮ J., JACKO K., HLADÍK J. (2010): Soil atlas of the Czech Republic. - Czech University of Life Science, Prague, 150p.
- KUBÍKOVÁ J., REJMÁNEK M. (1973): Poznámky k některým kvantitativním metodám studia struktury rostlinných společenstev. - *Preslia* 45: 154-164.
- KVĚTOŇ V. (2001): Normály teplot vzduchu na území České republiky v období 1961-1990 a vybrané teplotní charakteristiky období 1961-2000. Národní klimatický program Česká republika, Vol. 30, ČHMÚ, Praha, 197p.
- LEVIN S.A., PAINE R.T. (1974): Disturbance, patch formation, and community structure. - *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71: 2744-2747.
- MAGURRAN A.E. (2004): Measuring biological diversity. - Blackwell Publishing, Malden etc., 256p.
- MATĚJKA K. (1992a): Some aspects of the theory of the ecosystem spatial structure. I. Theory. - *Ekológia ČSFR*, 11: 369-377.
- MATĚJKA K. (1992b): A case study of mountain spruce forest - problems and comments. In K. Matějka (Ed.), Investigation of the mountain forest ecosystems and of forest damage in the Czech Republic. Proceedings of the workshop held in České Budějovice on March 17 and 18 in 1992. - České Budějovice, pp. 42-50.
- MATĚJKA K. (1998): Vývoj vegetace na opuštěných polích v oblasti Chelčic. [Plant communities development on old fields in the area of Chelčice (South Bohemia)] In: Křižová E., Ujházy K. [eds.], Sekundární sukcesie II. - TU Zvolen, pp. 75-93.
- MATĚJKA K. (2007): Nové postupy pro hodnocení diversity společenstev (s příklady lesních ekosystémů). In: Křižová E., Ujházy K. (Eds.), Dynamika, stabilita a diverzita lesních ekosystémů. - TU vo Zvolene, Zvolen, pp. 161-170.
- MATĚJKA K. (2008): Vývoj lesního ekosystému v oblasti Trojmezí (Šumava). - URL: <http://www.infodatasys.cz/sumava/trojmezi.pdf>
- MATĚJKA K. (2010): Ekotonální prvky s porosty dřevin v krajině Šumavy, jejich výskyt a klasifikace. - *Studia Oecologica*, 4: 15-32.
- MATĚJKA K. (2011): Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě - zpráva spoluřešitele za rok 2010. - URL: <http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/IDSreport2010.pdf>
- MATĚJKA K. (2013): Vývoj teplot a srážek v ČR od roku 1961. - URL: <http://www.infodatasys.cz/climate/KlimaCR1961.htm>
- MATĚJKA K. (2014a): Lesní vegetační stupně s převahou smrku v ČR. - URL: http://www.infodatasys.cz/public/Lesnik21_2014km.pdf
- MATĚJKA K. (2014b): Počasí na Churáňově (Šumava) v období 1983-2011 a jeho možná interpretace z hlediska dynamiky ekosystémů. - URL: <http://www.infodatasys.cz/climate/churanov1983-2011.pdf>
- MATĚJKA K., STARÝ J. (2009): Differences in top-soil features between beech-mixture and Norway spruce forests of the Šumava Mts. - *Journal of Forest Science*, 55(12): 540-555.
- NAAF T., WULF M. (2012): Does taxonomic homogenization imply functional homogenization in temperate forest herb layer communities? - *Plant Ecology*, 213: 431-443.
- ODUM E.P. (1977): Základy ekologie [Fundamentals of Ecology]. - Academia, Praha.

- OSBORNOVÁ J., KOVÁŘOVÁ M., LEPŠ J., PRACH K. [Eds.] (1990): Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. In: Geobotany, Vol. 15. - Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 168p.
- PERSSON T. (1980): Structure and function of northern coniferous forests. An ecosystem study. In: Ecological Bulletins, Vol. 32. - Stockholm, 609p.
- PRETZSCH H. (2009): Forest dynamics, growth and yield. - Springer, Berlin et Heidelberg, 664p.
- REBETEZ M., MAYER H., DUPONT O., SCHINDLER D., GARTNER K., KROPP J. P., MENZEL A. (2006): Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis. *Annals of Forest Science*, 63: 569-577.
- REJMÁNEK M. (1972): Struktura rostlinných společenstev. - *Acta Ecologica Naturae ac Regionis*, 1972/1: 40-43.
- ROSSWALL T., HEAL O.W. [Eds.] (1975): Structure and function of tundra ecosystems. - *Ecological Bulletins*, Vol. 20.
- SCHABENBERGER O., GOTWAY C.A. (2005): Statistical methods for spatial data analysis. - Chapman & Hall / CRC, Boca Raton (FL).
- SCHERER-LORENZEN M., KÖRNER C., SCHULZE E.D. [Eds.] (2005): Forest diversity and function. Temperate and boreal systems. In: *Ecological Studies*, Vol. 176. - Springer, Berlin et Heidelberg, 399p.
- SOLON J. (1983): The local complex of phytocenoses and the vegetation landscape - fundamental units of the spatial organisation of the vegetation above phytocenose level. - *Acta Bot. Hung.*, Budapest, 29: 377-384.
- SVOBODA M., MATĚJKA K., KOPÁČEK J. (2006): Biomass and element pools of understory vegetation in the catchments of Čertovo Lake and Plešné Lake in the Bohemian Forest. - *Biologia*, Bratislava, 61(Suppl. 20): S509-S521.
- HRIVNAK R., UJHÁZY K. (2005): Changes of the mountain grassland vegetation after abandonment and colonization by Norway spruce. - *Ekológia-Bratislava*, 24: 231-253.
- WHITE J. [Ed.] (1985): The population structure of vegetation. In: *Handbook of vegetation science*, Vol. 3. - Dordrecht, 669p.

Příspěvek byl publikován na semináři Lesník 21. století, který se konal 26. 2. 2015 na Šumavě ve Stachách. Další doprovodný materiál je dostupný v prezentaci uveřejněné na adrese http://www.infodatasys.cz/presentation_cz/Lesnik21_2015km.htm