



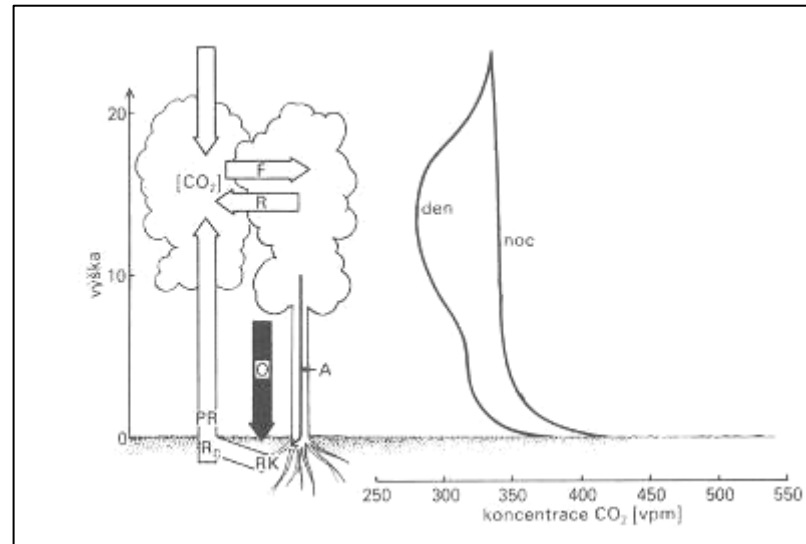
Dynamika středoevropského lesa

Středoevropský les – dynamika

Základní pojmy

dynamika

- změna stavu systému v čase;
- pravidla této změny;
- na různé časové škále fungují, a my studiem nacházíme, jiná pravidla;
- dynamika cirkadiánní

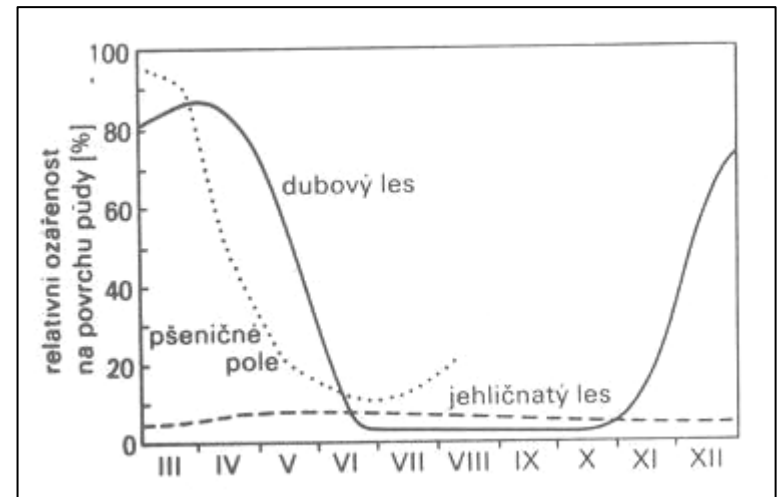


Středoevropský les – dynamika

Základní pojmy

dynamika

- změna stavu systému v čase;
- pravidla této změny;
- na různé časové škále fungují, a my studiem nacházíme, jiná pravidla;
 - dynamika cirkadiánní;
 - dynamika cirkaanuální (sezónní)



Středoevropský les – dynamika

Základní pojmy

dynamika

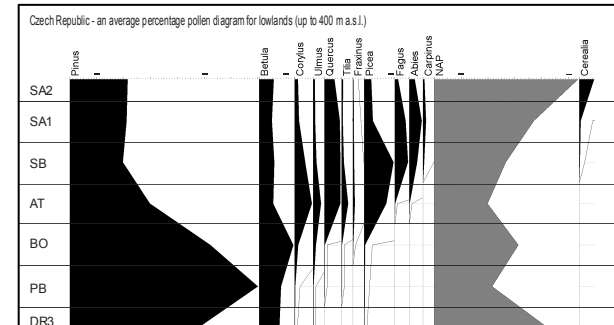
- změna stavu systému v čase;
- pravidla této změny;
- na různé časové škále fungují, a my studiem nacházíme, jiná pravidla;
 - dynamika cirkadiánní;
 - dynamika cirkaanuální (sezónní);
 - **dynamika sukcesní (roky, desetiletí až několik staletí)**

Středoevropský les – dynamika

Základní pojmy

dynamika

- změna stavu systému v čase;
 - pravidla této změny;
 - na různé časové škále fungují, a my studiem nacházíme, jiná pravidla;
 - dynamika cirkadiánní;
 - dynamika cirkaanuální (sezónní);
 - **dynamika sukcesní (roky, desetiletí až několik století);**
 - dynamika sekulární (staletí, tisíciletí a víc) – v lesních systémech
- studuje paleoekologie, paleontologie.



Středoevropský les – dynamika

Základní pojmy

sukcese

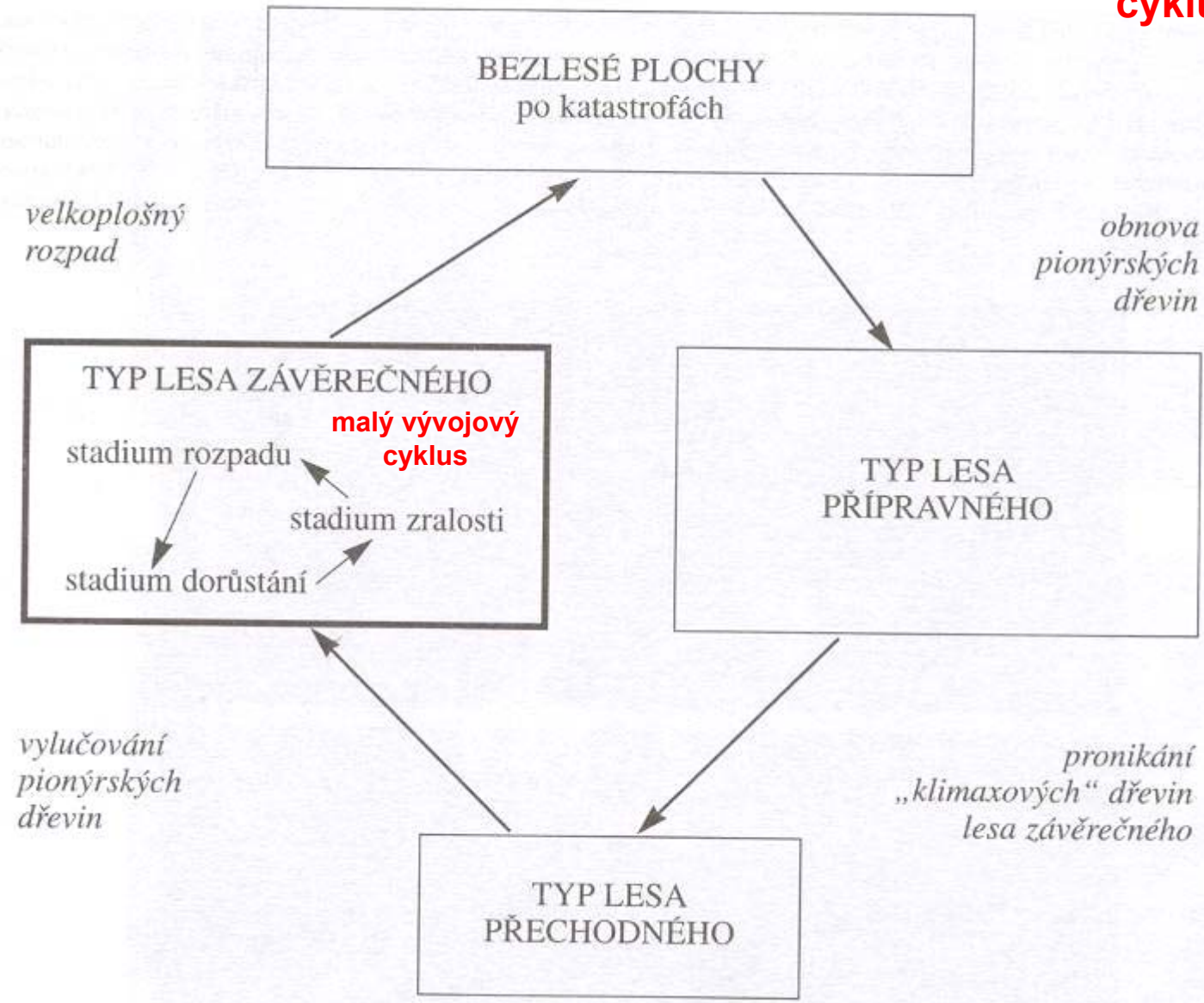
- přirozený střednědobý (roky, desítky let, maximálně několik stovek let) směřovaný vývoj společenstva/ekosystému na lokalitě. Vede od raných k pozdním sukcesním stádiím („klimaxu“).

klimax

- definice naivní: společenstvo, které dosáhlo stabilního stavu;
- definice pragmatická: hypotetický konečný stav sukcese, ke kterému směřuje vývoj sukcesních stadií;
- jde spíš o abstrakci, určitý ideální stav, odpovídající abiotickým (s důrazem na klima) a biotickým podmínkám;
- koncept klimaxu odhlíží od některých důležitých hybných sil dynamiky společenstev, například od nahodilých disturbancí;
- monoklimax *versus* polyklimax (climax pattern).

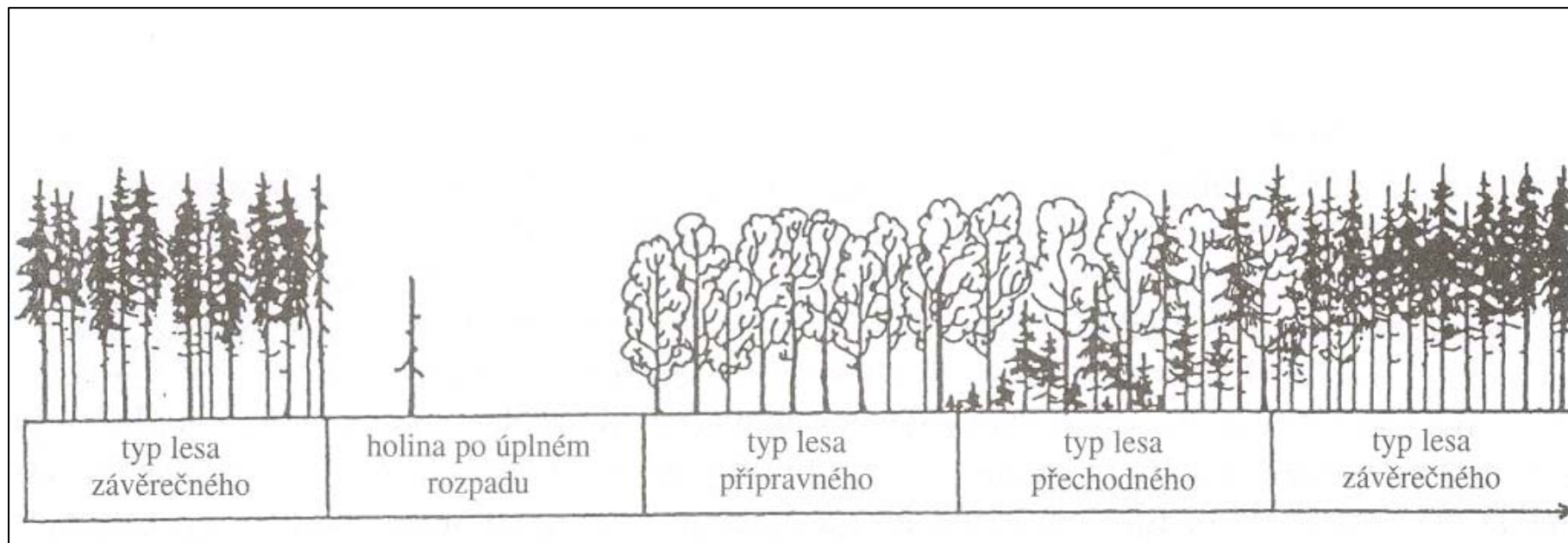
Středoevropský les – dynamika

velký vývojový
cyklus



Středoevropský les – dynamika

Velký vývojový cyklus



Míchal & Petříček (eds.) 1999

Středoevropský les – dynamika



bezlesá plocha po disturbanci



sukcese pionýrských dřevin – les přípravný



dynamický klimax *Abies sibirica* – les závěrečný



sukcese klimaxové dřeviny – les přechodový

Středoevropský les – dynamika

Velký vývojový (generační) cyklus – probíhá na ploše řádově hektarů a trvá řádově desítky let (dáno rychlostí kolonizace a věkem dožití pionýrských dřevin). Začíná na ploše bez souvislého porostu dřevin po katastrofickém rozpadu porostu. Jde vlastně o sekundární sukcesi.

stadia velkého vývojového cyklu: **les přípravný – les přechodový – les závěrečný**

les přípravný: je tvořen porosty krátkověkých světlomilných pionýrských dřevin (břízy, osika, jíva, jeřáb, borovice, olše)

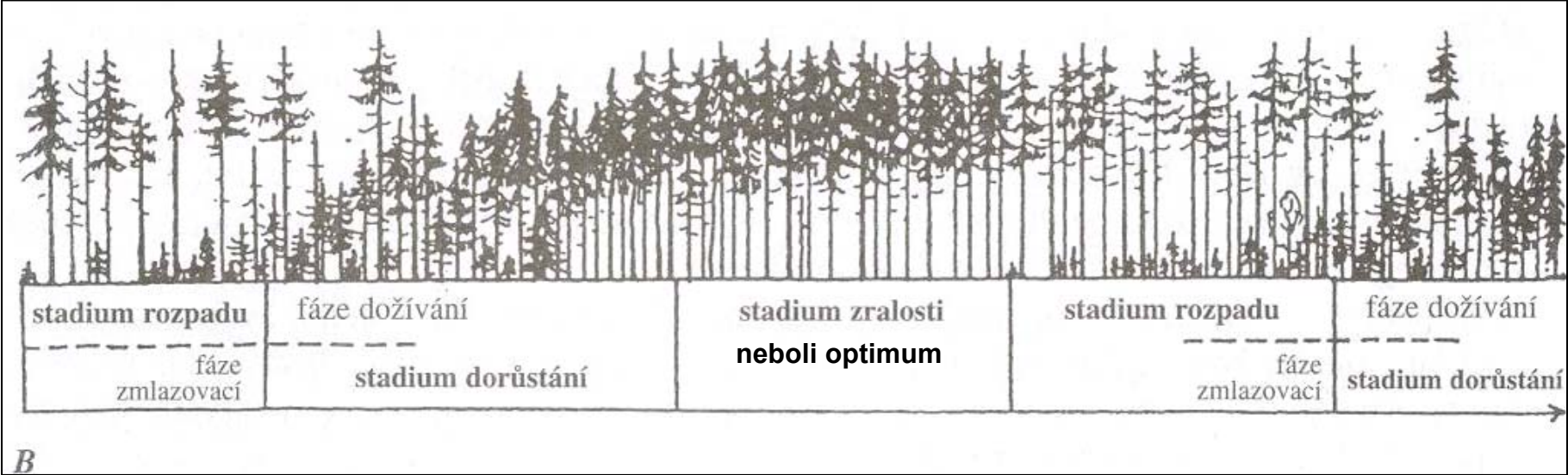
les přechodový: je tvořen směsí dřevin lesa přípravného a podrůstajících stínomilných dlouhověkých dřevin následného lesa závěrečného

les závěrečný: vzniká po ústupu světlomilných dřevin a je tvořen převážně „klimaxovými“ stínomilnými a dlouhověkými dřevinami – jejich druhové složení odpovídá charakteru stanoviště. Porost nemusí být nijak homogenní – v přirozených podmínkách bývá tvořen jemnozrnnou mozaikou stadií malého vývojového cyklu (viz níže).

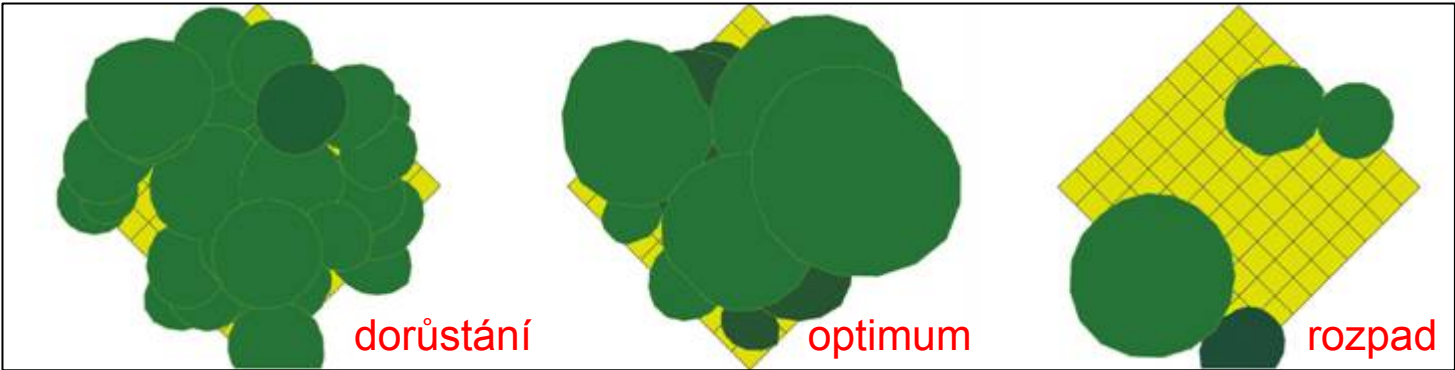
Toto rozdělení je pochopitelně zjednodušující. Např. na extrémních (oligotrofních, suchých, mokřích) stanovištích nemají náročné klimaxové dřeviny šanci (vzniká „subklimax“), vývoj může být výrazně ovlivněn disturbancemi, pořadím kolonizujících druhů a podobně.

Středoevropský les – dynamika

Malý vývojový cyklus



Míchal & Petříček (eds.) 1999



Ujházy & Křižová 2004

Středoevropský les – dynamika

Malý vývojový cyklus – probíhá na ploškách o řádové rozloze desítek arů a trvá řádově stovky let (dáno věkem dožití klimax. dřevin); odehrává se v rámci „klimaxového“ porostu stadia malého vývojového cyklu: **stadium dorůstání – st. optima/zralosti – st. rozpadu**

stadium dorůstání: v dožívajícím lese předchozí generace dochází k intenzivní kompetici odrůstajícího náletu, porost je maximálně prostorově, výškově i věkově rozrůzněný. Jedinců dřevin nejprve přibývá, postupně však dochází k samozředování a jedinců ubývá (slabší odpadávají); biomasa neustále roste. Ve chvíli semknutí korunového zápoje a vyrovnání výšky korun přechází porost do stadia optima.

stadium optima/zralosti: zapojený porost dřevin maximálně využívá dopadajícího slunečního záření, porost vypadá homogenní a stejnověký (ačkoli nemusí být), chybí generace dorůstání (přílišný zástín). Dřeviny dosahují maximální biomasy.

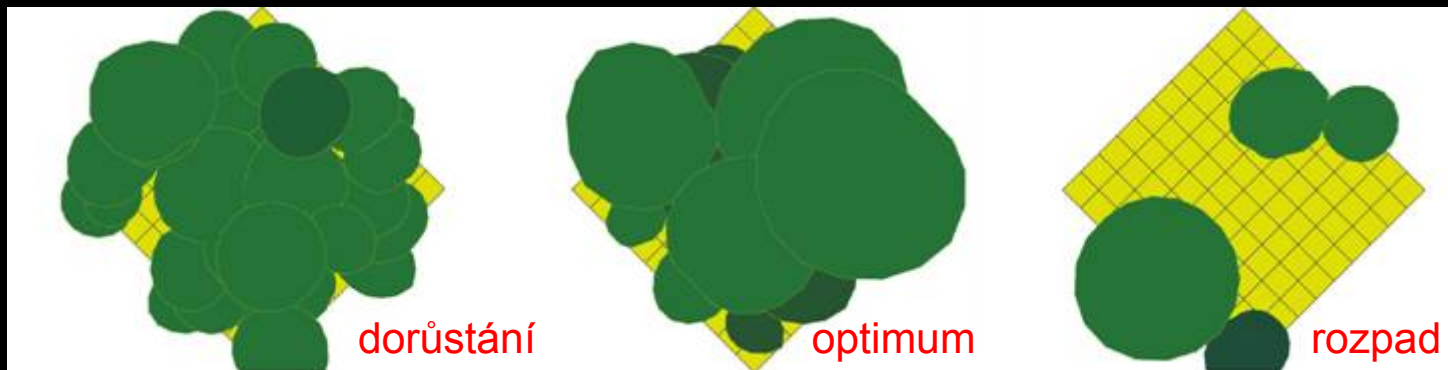
stadium rozpadu: nastává ve chvíli fyzického dožití jedinců stromového patra. Dochází ke snižování biomasy stromového patra, hromadění mrtvé dřevní hmoty a k intenzivnímu zmlazování dřevin. V případě velkoplošného rozpadu, způsobeného často disturbancí (požár, polom), může dojít k odbočce k velkému vývojovému cyklu (zánik lesního prostředí v pravém slova smyslu a nástup pionýrských dřevin).

Opět je to schématické zjednodušení. Jednotlivá „stadia“ mohou přecházet jedno do druhého (například po disturbanci ve stadiu optima samozřejmě znovu začíná dorůstání) a na různých velkých plochách se vzájemně prolínat.

Středoevropský les – faktory prostředí

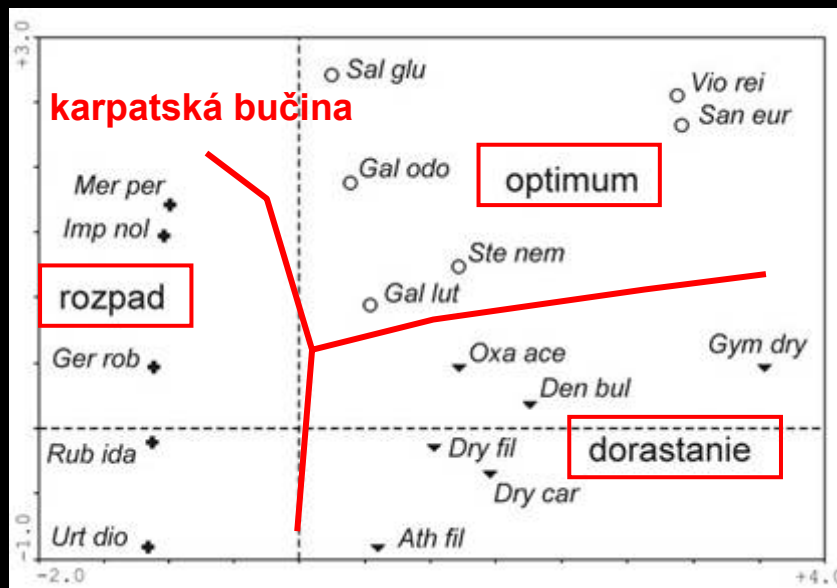
Světlo a ostatní záření

Množství světla v lesním interiéru se výrazně mění se změnou zápoje stromového patra během vývoje lesního porostu (řádově desetiletí až staletí), a na tyto změny reaguje svým složením i bylinné patro:



Změny bylinného patra v průběhu sukcese

rozpad – expanze nitrofytů, regujících na zvýšený přístup živin po prosvětlení stromového patra a následném rozkladu opadu



optimum – „normální“ flóra bučin

dorůstání – na světlo nenáročné druhy, jež obstojí pod hustým zápojem odrůstajících buků

Středoevropský les – dynamika

Dynamika lesů je dána především biologickými vlastnostmi dominantních dřevin

nížinné listnaté lesy – doubravy, smíšené doubravy

bučiny

horské smrčiny

borové lesy

olšiny

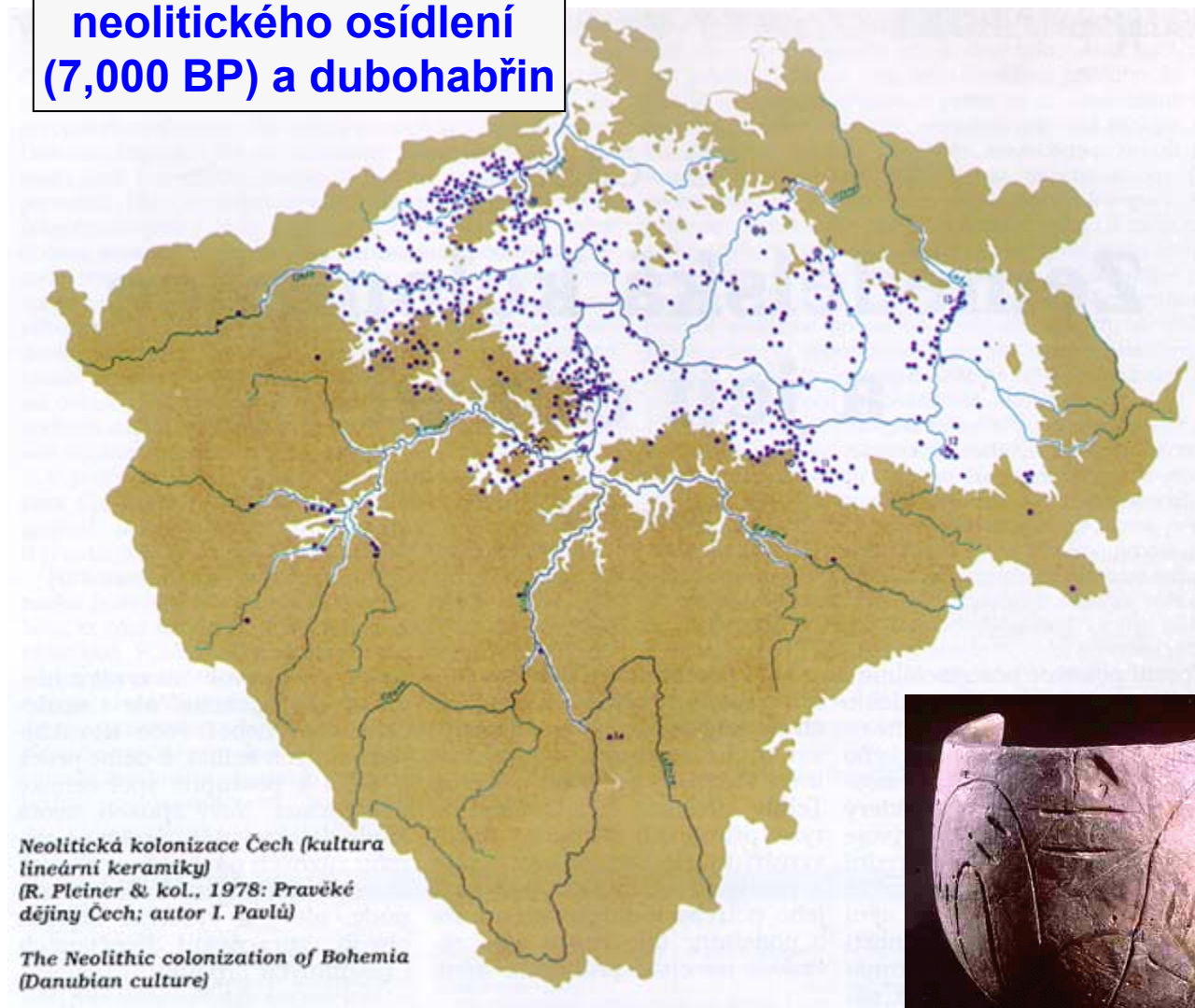
Středoevropský les – dynamika

Dynamika nížinných listnatých lesů

- dominantní dřevina dub
- rozšíření v nižších polohách výrazně ovlivněných člověkem (zčásti přeměněny na ornou půdu, zčásti dlouhodobě obhospodařovány – pařeziny, pastva...)
- těžko rekonstruovat přirozenou dynamiku - monografka Neuhäuslová: *„Dynamika přirozených společenstev spočívala ve střídání obnovovacích fází, které již nikde v našem státě nelze zachytit.“* (Míchal & Petříček [eds.] 1999)

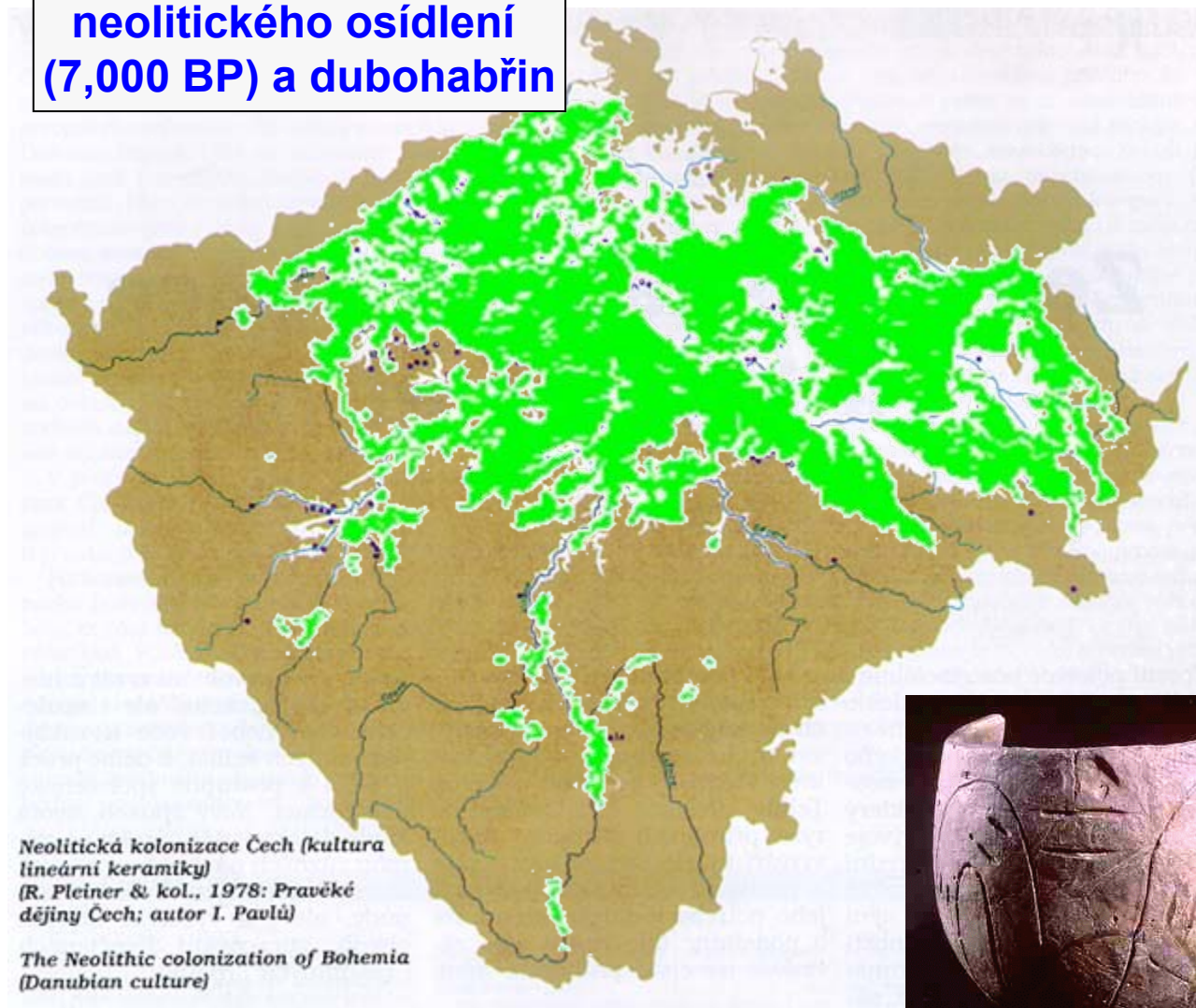
Vliv člověka na vznik doubrav

Koincidence rozšíření
neolitického osídlení
(7,000 BP) a dubohabřin



Vliv člověka na vznik doubrav

Koincidence rozšíření
neolitického osídlení
(7,000 BP) a dubohabřin



Doubravy



Doubravy



Středoevropský les – dynamika

Dynamika nížinných listnatých lesů

čisté doubravy

- jednovrstevné porosty se světlým stromovým patrem (dub jako světlomilná dřevina roste ve velkých rozestupech), při dostatku světla a nepřítomnosti konkurence může odrůstat nová generace dubů;
- přirozeně snad na chudých/suchých půdách, kde konkurenti (habr, lípa, jasan, javory) nemají dost živin/vláhy - přechod do acidofilních borových doubrav a borů;
- na bohatších stanovištích zřejmě antropogenní společenstvo (subkontinentální doubravy);
- dub je dlouhověký (dřevo impregnované taninem odolává houbovým infekcím), výškový růst dokončuje kolem 100 let věku, poté až 200 let trvá stadium optima – struktura se víceméně nemění, kmeny přirůstají do šířky;
- následně po semenných letech v podrostu hustý dubový nálet, který však bez prosvětlení stromového patra záhy kompletně odumírá (světlomilnost).

Smíšené doubravy



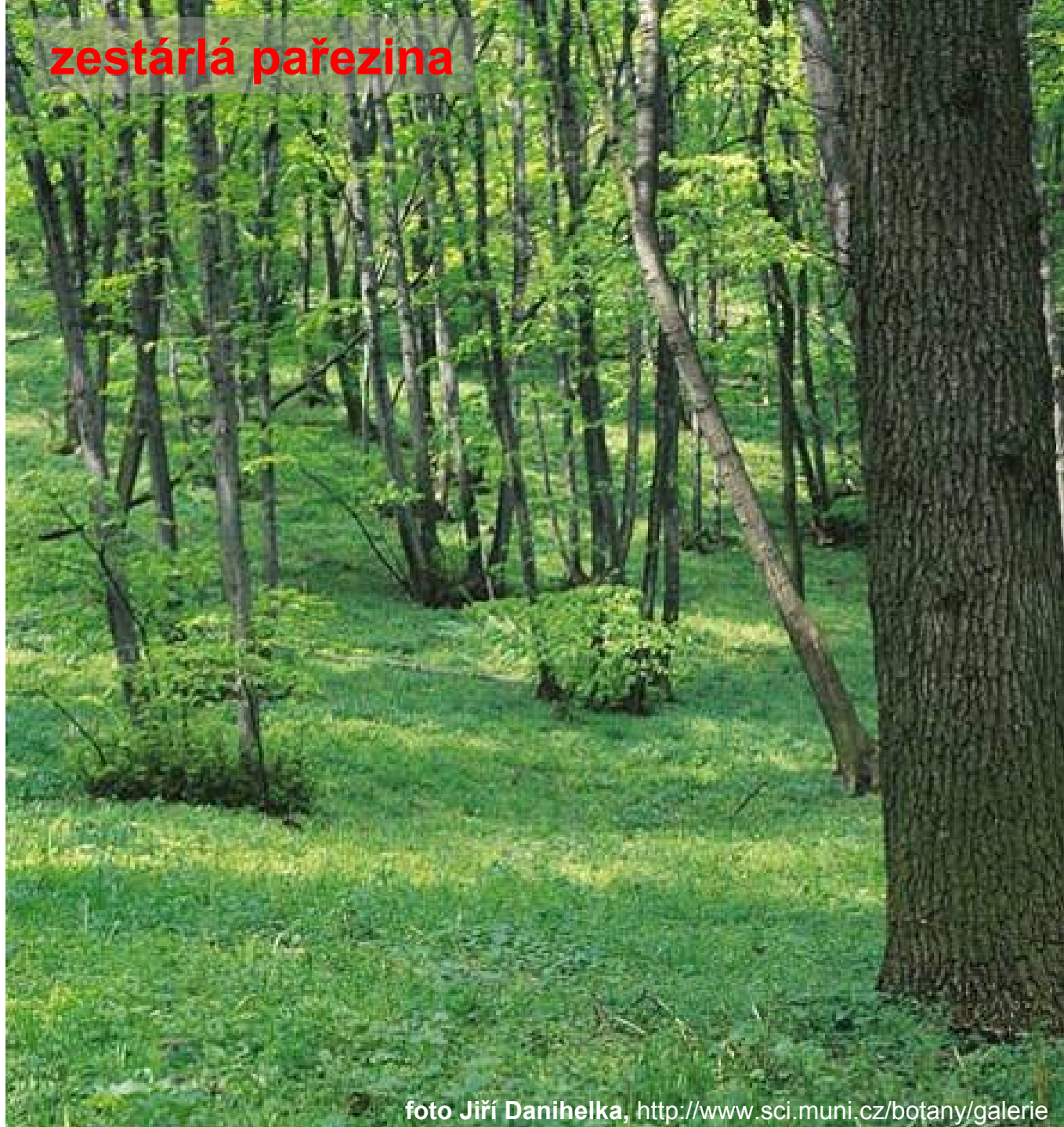
Středoevropský les – dynamika

Dynamika nížinných listnatých lesů

smíšené doubravy

- všude v nižších polohách se na bohatších stanovištích pod světlým horním patrem dubu vytváří zapojená, výškově vyrovnaná etáž habru, lípy, babyky, jasanu, případně buku, nebo i keřů (např. lísky);
- případné podúrovňové duby v zástinu odumírají a víc nezmlazují;
- za dobu života dubů se v dolní etáži mohou vystřídat dvě až tři generace stínomilných dřevin;
- ve věku kolem 250 let dochází k postupnému rozpadu patra dubu;
- zmlazení dubu brání zápoj stromů dolní etáže; v případě rozpadu druhé etáže a celkového prosvětlení stromového patra je zase pomalu rostoucí dub vytlačen rychlerostoucími stínomilnými kompetitory; přirozená obnova smíšených doubrav dosud nebyla zjištěna;
- řada, možná velká část smíšených doubrav vznikla stárnutím pařezin a pařezin s výmladky (viz foto) nebo zacelováním řídkých pastevních porostlin soliterních dubů (viz foto);
- nově vzniklý stromový porost bývá tvořen výhradně stínomilnými druhy druhé etáže.

zestárlá pařezina



**zacelená dubová
porostlina**



Bučiny



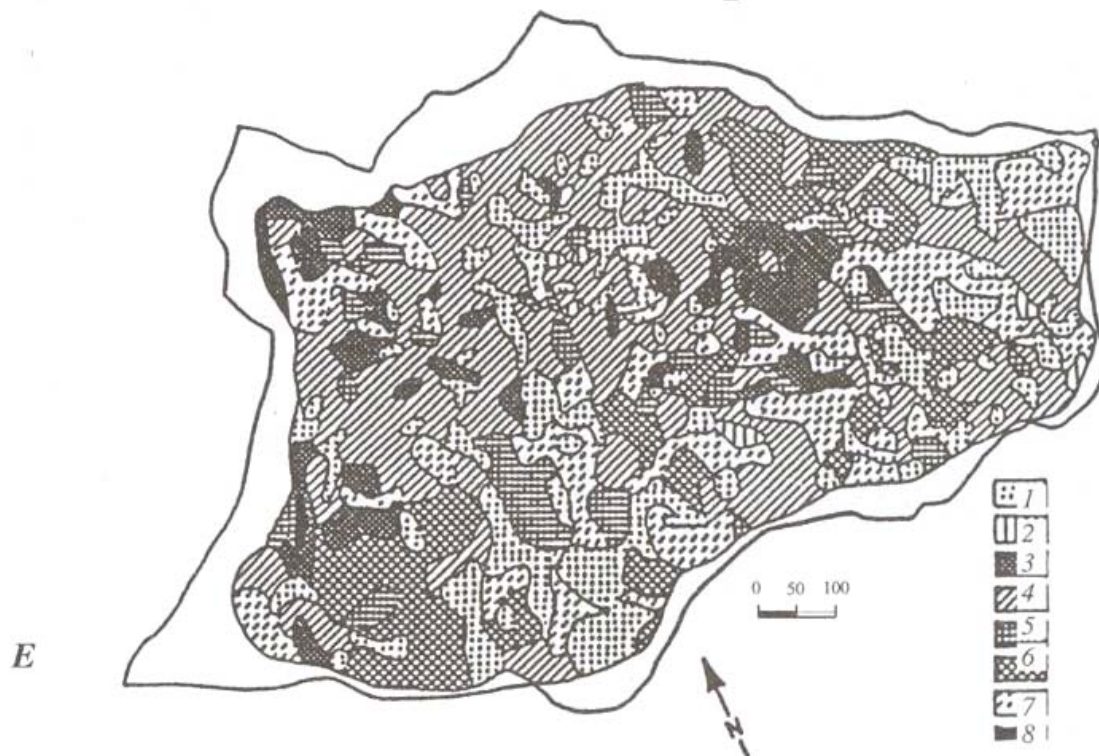
Středoevropský les – dynamika

Dynamika bučin

- bučiny a bukojedliny jsou u nás klimaxovou vegetací středních a vyšších poloh, na živinami chudých i bohatých stanovištích;
- malý vývojový cyklus bučiny trvá průměrně 200-220 let;
- pro pralesy neovlivněné katastrofálními disturbancemi je charakteristická velmi heterogenní struktura „permanentního rozpadu“, tvořená prolínajícími se stadii dorůstání, optima a rozpadu;
- úplné vyloučení obnovy neexistuje na plochách větších než 1 ha po dobu větší než 20-40 let;
- stadium optima je plošně nejméně rozsáhlé (souvisle ne více než 0,5 ha) a brzy (do 50 let) zaniká - populární bukové porosty charakteru „sloupové síně“ jsou produktem lidského hospodaření v bučinách;
- na počátku stadia rozpadu je prosvětlování zápoje prvními odumírajícími jedinci často kompenzováno zrychleným růstem okolních jedinců stromového patra, takže zmlazení se odkládá – často velmi dlouho (v takových podmínkách je zvýhodněna jedle, jež v mládí toleruje dlouhodobé silné zastínění).

Středoevropský les – dynamika

Dynamika smrkové jedlobučiny



Prales Rothwald, část Kleiner Urwald (46,5 ha, Rakousko) ve východních výběžcích severních vápencových Alp v nadmořské výšce 940 až 1500 m na půdách typu terra fusca a různých subtypech rendzin, se smíšenými porosty jedle, buku a smrku (podle Rakušanů převážně Asperulo-Abieti Fagetum cardaminetosum trifoliae).

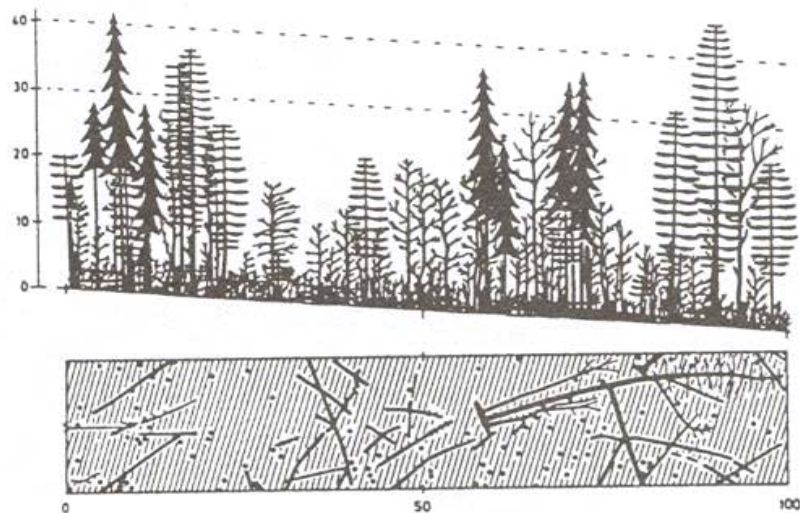
Vývojová stadia a fáze na transektech 100 x 20 m (ZUKRIGL-ECKHART-NATHER 1963) – souvislé zmlazení šrafovaně: A – stadium dorůstání, B – stadium zralosti, C – stadium rozpadu, D – výběrná fáze stadia dorůstání.

Dole připojena mapka (E) rozložení vývojových stadií a fází této pralesní rezervace: 1 – stadium dorůstání, pokročilá fáze, 2 – stadium dorůstání, počáteční fáze, 3 – stadium zralosti, 4 – stadium zralosti, fáze dožívání, 5 – stadium dorůstání, 6 – stadium dorůstání, výběrná fáze, 7 – rozpadové stadium, 8 – bezlesý mokřad (SCHREMPF et MAYER 1987). Průměrná plocha zmapované vývojové fáze dosahuje 0,27 ha.

Středoevropský les – dynamika

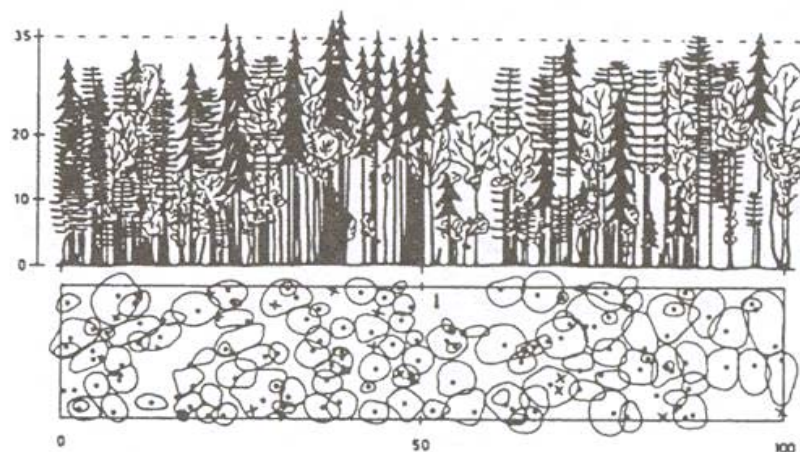
Dynamika smrkové jedlobučiny

stadium dorůstání



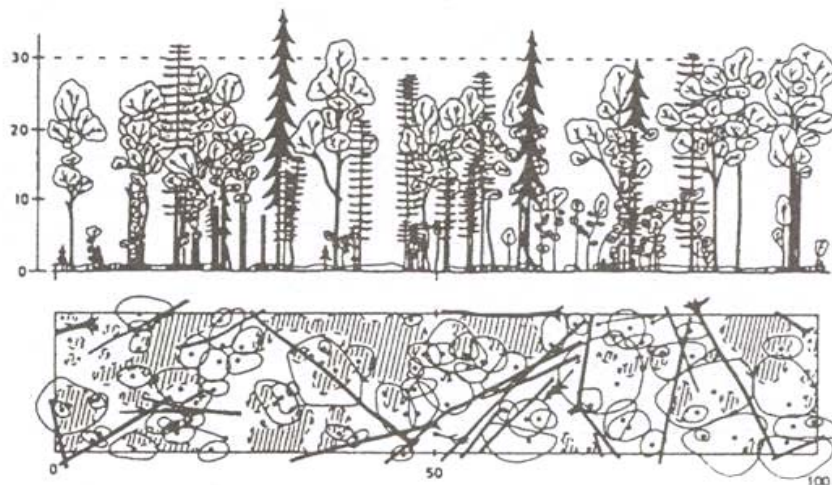
A

stadium optima



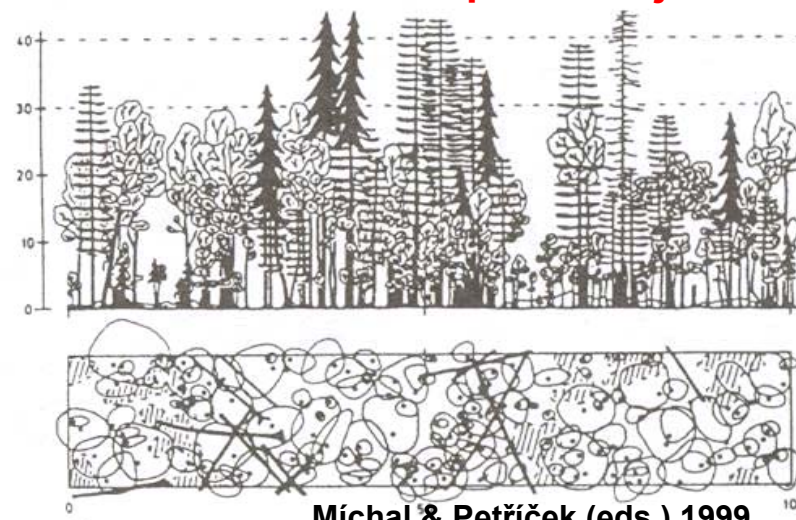
B

stadium rozpadu



C

stadium dorůstání – pokročilejší fáze



D

Středoevropský les – dynamika

Dynamika bučin

jedle v bučinách: snáší dlouhodobý zástín v mládí, roste velmi pomalu - pro dosažení stromového patra potřebuje náskok 15-20 let před bukem a smrkem. Dále potřebuje přirozené, strukturně heterogenní porosty, kde má i v dospělosti dostatek světla (může si udržet „hlubokou korunu“). Historicky byla zřejmě zvýhodněna v člověkem narušovaných bučinách (milíření, pastva).

smrk v bukojedlinách: od středních poloh může být smrk na vhodných stanovištích přimíšenou dřevinou bukojedlových lesů. Zástín snáší hůř než jedle a buk, v zapojených porostech proto špatně zmlazuje, zmlazení se mnohdy omezuje na padlé kmeny a holou půdu odkrytou vývraty (jinde vadí souvislá vrstva bukového listí). Chová se ovšem i jako r-stratég a příležitostně plošně kolonizuje rozsáhlejší bezlesé plochy uvolněné po kalamitním rozpadu porostů (např. po polomu), odkud je po čase vytlačen bukem.

Borové lesy



Středoevropský les – dynamika

Dynamika borů

- přirozeně se vyskytují na extrémních stanovištích (sucho nebo nedostatek živin, případně oboje), většinou maloplošně, za zvláštních okolností (viz níže) však mohly mít plošné rozšíření;
- zejména vztah borů a kyselých doubrav je těžko rekonstruovat (borovice silně podpořena člověkem);
- i za přirozených podmínek mohly na potenciálních stanovištích kyselých (borových) doubrav vznikat dlouhodobá stadia s převahou borovice po katastrofickém rozpadu doubrav (typicky např. po požáru), nebo při narušení obnovy dubu lidskou činností (lesní pastva, hrabání steliva).

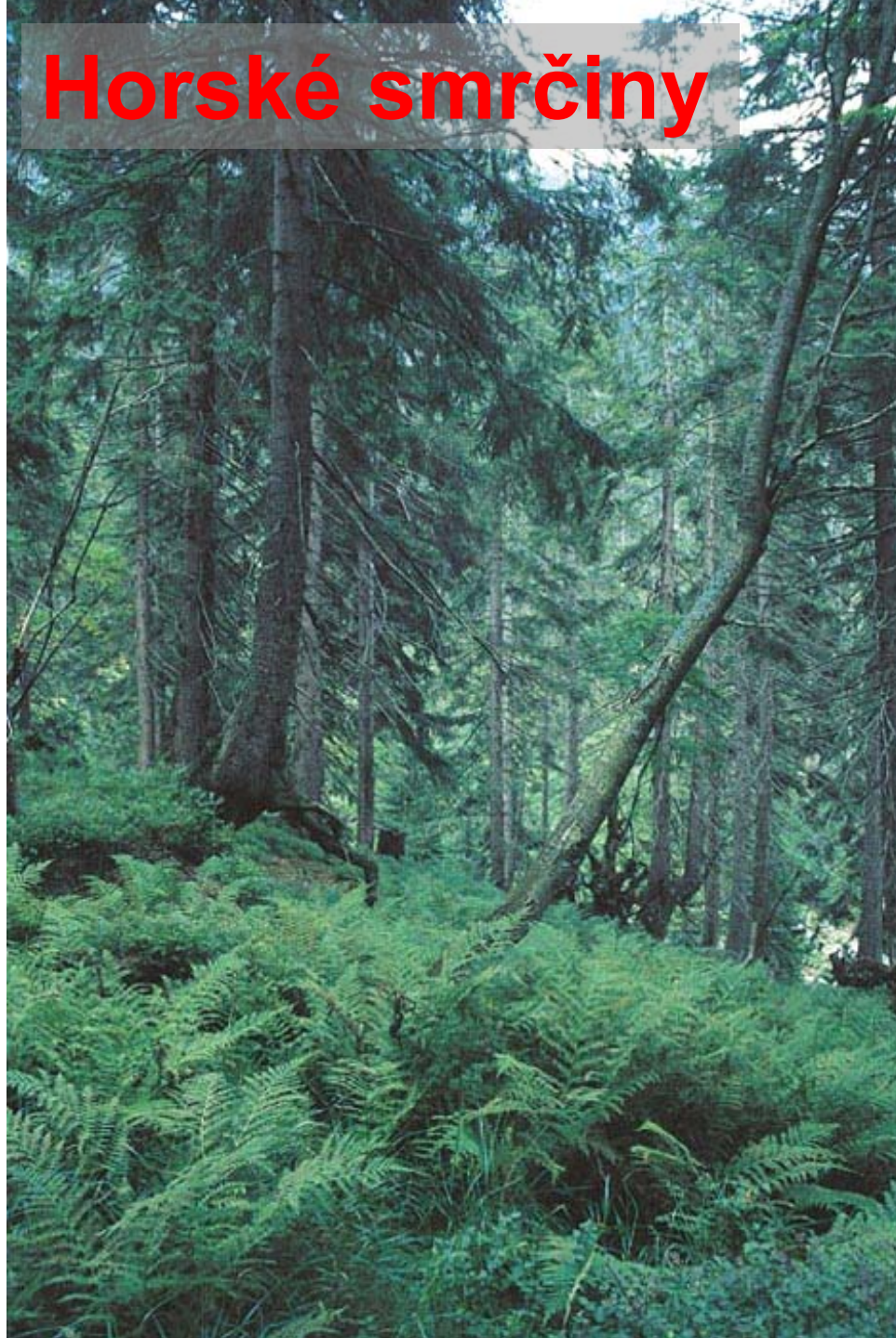
Středoevropský les – dynamika

Dynamika borů

Přelom pozdního glaciálu a holocénu charakterizuje ve zkoumaném území naprostá dominance borovice lesní. Borovice (spolu s břízou) tehdy nesporně zaujímala jak extrémní, tak i průměrná mezická stanoviště. Mimořádné množství uhlíkových partikulí v sedimentu poukazuje na vysokou frekvenci požárů, jejichž výskyt byl podmíněn nejen relativně kontinentálním preboreálním klimatem (Ložek 1973, 1999), ale jistě také charakterem lesní vegetace s převažující borovicí. Zřejmě také proto není s nástupem holocénu ve zkoumaném území spojen prudký pokles křivek většiny bylin (viz např. křivku *Artemisia*), jak je běžné u většiny pylových diagramů na našem území. Hranice mezi biostratigrafickými zónami DR3 a PB je velmi neostrá a její přesné stanovení bylo možné až na základě výsledků statistické analýzy (CONSLINK) a na základě radiokarbonového datování. Ve znamení absolutní dominance borovice v lesních porostech není jen úplný počátek holocénu, ale také celá jeho starší polovina. V kombinaci s výsledky analýzy mikroskopických uhlíků můžeme důvodně předpokládat, že se v regionální vegetaci vyvinul dlouhodobě stabilní stav, který předpokládal pravidelné požáry a který proto můžeme nazvat **požárovým klimaxem**. Jakou roli hrály v jeho udržování populace mezolitických lovců a sběračů se v tomto případě můžeme pouze dohadovat.

P. Pokorný in Kolbek (ed.) 2003

Horské smrčiny



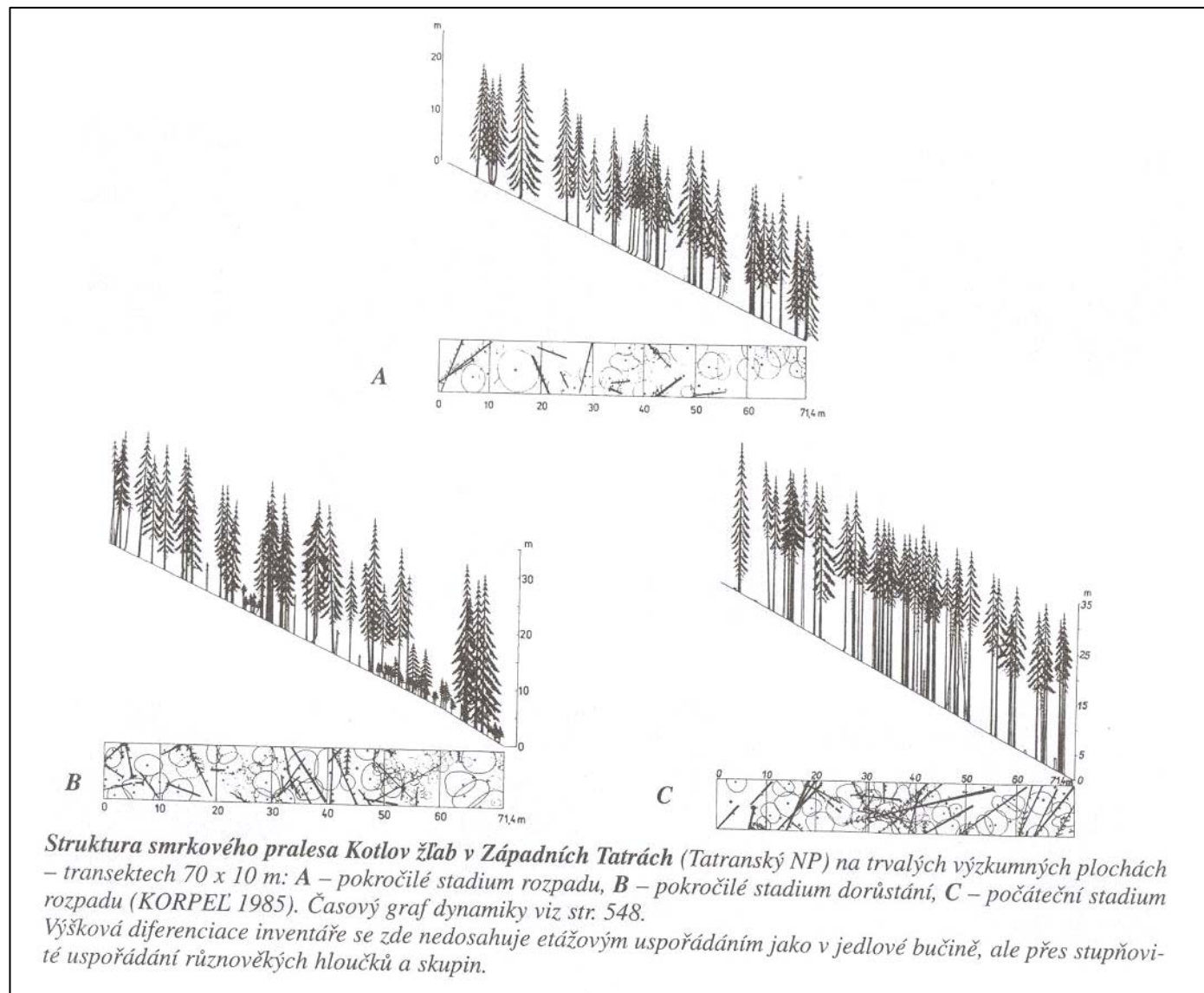
Středoevropský les – dynamika

Dynamika horských smrčín

- extrémní lesy rostoucí při horní hranici lesa, za podmínek **snížené konkurenceschopnosti ostatních dřevin**;
- porosty jsou vlivem nepříznivých podmínek **mezernaté**, stromy vytvářejí hloučky, kmeny jsou nízko zavětvené – často jde spíš o soubor soliterů než o zapojený porost;
- pro zmlazování jsou spíš než světlo **limitující nepříznivé abiotické podmínky**, semenáčků na plochu porostu je relativně málo, dochází k nárazovému zmlazování na světlinách;
- i konkurenční vylučování stromů při dorůstání je relativně méně významné než v jiných typech lesů - **mortalita všech věkových skupin je podobná**;
- stadium optima bývá vyvinuto velmi omezeně, horské smrčiny jsou „permanentně v rozpadu“.

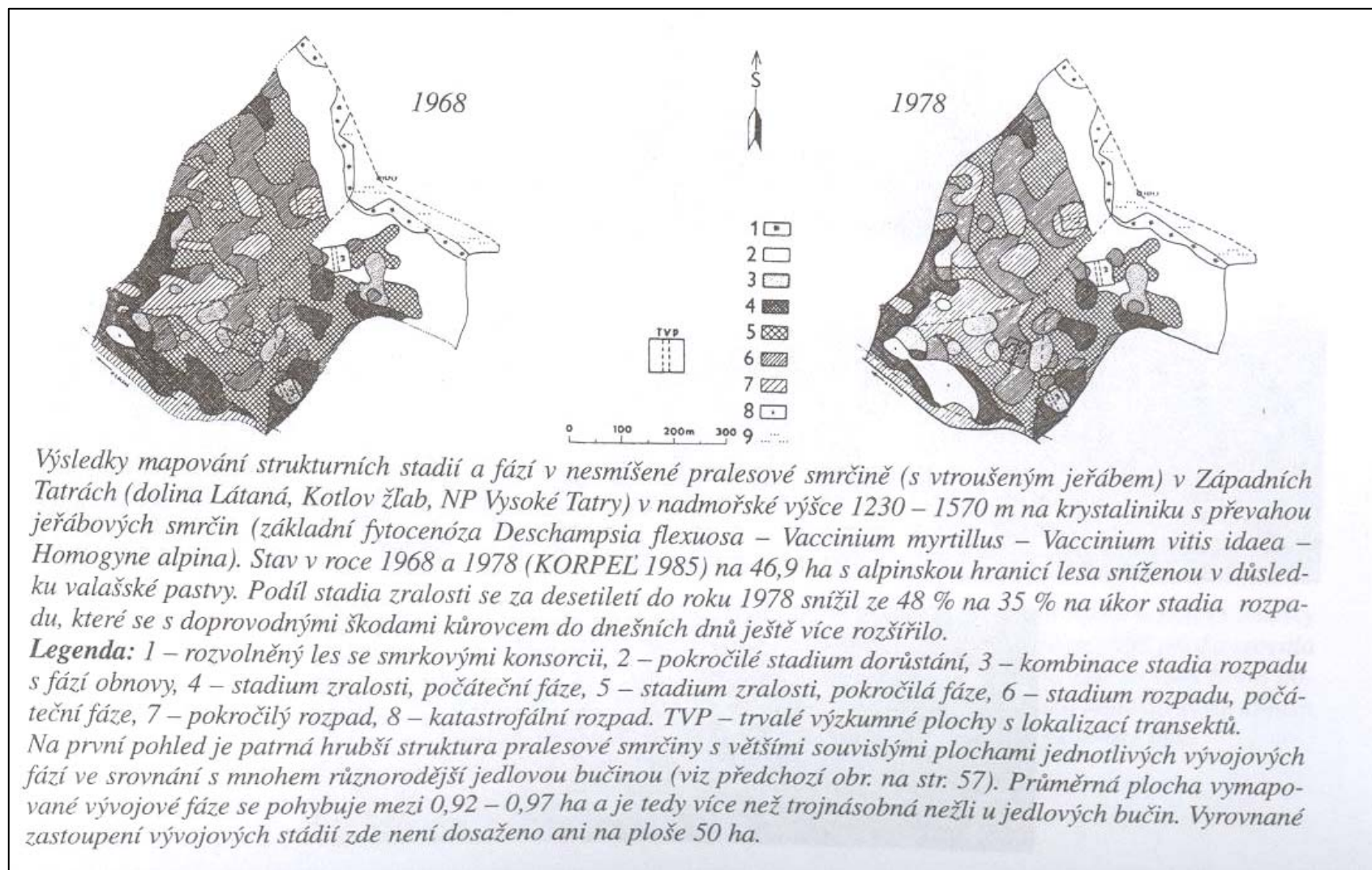
Středoevropský les – dynamika

Dynamika horských smrčín



Středoevropský les – dynamika

Dynamika horských smrčín



Středoevropský les – dynamika

Dynamika mokřadních olšin: cyklická sukcese vs. malý vývojový cyklus

Fáze nástupu – mladé olše osídlují slatinnou půdu v ostřicovém slatiništi nebo mokřadní vrbině; probíhá akumulace slatiny

Fáze výstavby – porost olše se zapojuje, roste transpirace, klesá hladina podzemní vody, stagnuje tvorba slatiny, pronikají sciofytní byliny

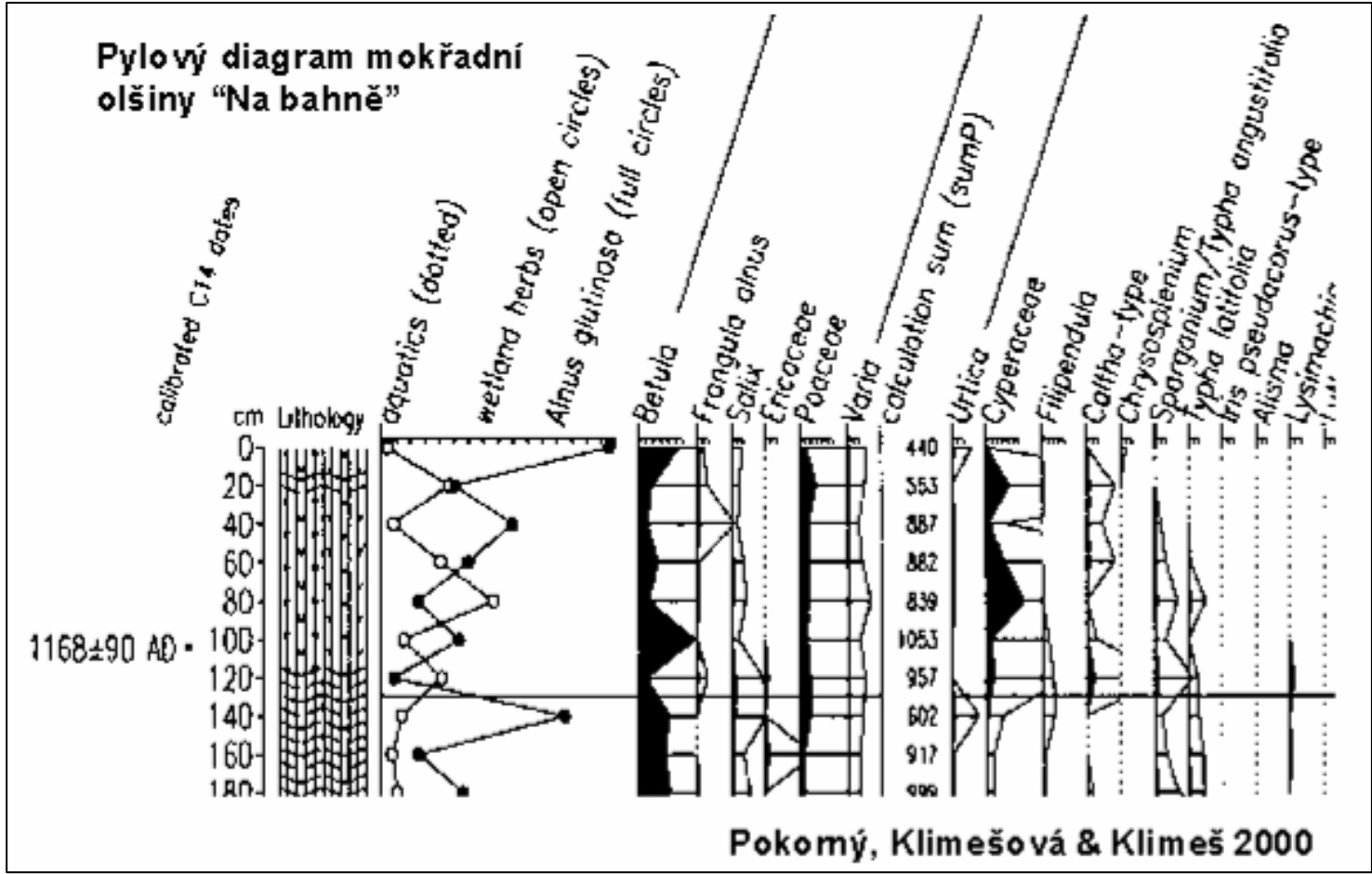
Fáze zralosti – dobře vyvinuté stromové patro, v zástínu olše nezmlazuje, slatina se rozkládá, vznikají kopečky a prohlubně, v prohlubních voda

Fáze ústupu – ve stáří 100–150 let olše odumírají věkem a vyvracejí se, snižuje se transpirace, roste zamokření a prosvětlení, vracejí se slatiništní druhy, obnovuje se akumulace slatiny



Středoevropský les – dynamika

Dynamika mokřadní olšiny: cyklická sukcese vs. malý vývojový cyklus



Středoevropský les – dynamika

Dynamika mokřadní olšin: cyklická sukcese vs. malý vývojový cyklus

Alternativním vysvětlením cyklické dynamiky olšin je, že vegetace jednoduše **reaguje na kolísání hladiny vody** – za vysokých stavů se prosadí rákosina (a podobná nelesní mokřadní vegetace), za nižších stavů se ujímá olšina (olšiny jsou časté v nivách, na periferiích vodních nádrží a na prameništích, kde jsou meziroční kolísání hladiny podzemní vody celkem běžnou záležitostí).

Při stabilních vlhkostních podmínkách by potom dynamika olšiny odpovídala normálnímu **malému vývojovému cyklu** (Douda 2004, Falinsky 1986), s obnovou na malých ploškách, bez výrazného stádia rákosiny. Při postupném odumírání olší bez výrazného prosvětlení porostu může za vhodných podmínek vzniknout vegetace s dominantní *Betula pubescens*.

Literatura

Archibold O. W. 1995: Ecology of World Vegetation. Chapman & Hall.

Douda J. 2004: Dynamika a geobiocenologická typizace mokřadních olšin. Sborník konference Hodnocení stavu a vývoje lesních geobiocenóz, LDF, MZLU v Brně, 15.-16. 10. 2004.

Ellenberg H. 1996: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Ed. 5. Ulmer, Stuttgart.

Horník S. 1986: Fyzická geografie II. SPN, Praha.

Jalas J. & Suominen J. 1999: Atlas Florae Europaeae. <http://www.fmn.helsinki.fi>

Jeník J. 1980: Struktura slatinné ošiny (*Carici elongatae-Alnetum*) v regresivní fázi. In: Zborn. ref. z 3-go zjazdu Slov. Bot. Spol. pi SAV, Zvolen, 1980. SAV, Bratislava. pp. 53-57.

Kolbek J. (ed.) 2003: Vegetace Chráněné krajinné oblasti Křivoklátsko a Biosférické rezervace Křivoklátsko. 3. Společenstva lesů, křovin, pramenišť, balvanišť a acidofilních lemů.

Kimmins J. P. 2004: Forest ecology, a foundation for sustainable forest management and environmental ethics in forestry. 3rd ed. Prentice Hall, Upper Sadle River.

Míchal I. & Petříček V. (eds.) 1999: Péče o chráněná území II. Lesní společenstva. AOPK ČR, Praha.

Pokorný P., Klimešová J. & Klimeš L. 2000. Late Holocene history and vegetation dynamics of a floodplain alder carr-a case study from Eastern Bohemia, Czech Republic. *Folia Geobotanica* 35(1): 43-58.

Slavík B. 1990: Fytokartografické syntézy ČR. 2. BÚ ČSAV, Průhonice.

Spurr S. H. & Barnes B. V. 1980: Forest ecology. John Wiley and Sons, New York.

Tomášek M. 2003: Půdy České republiky. ČGS, Praha.

Vokoun J. (ed.) 2002: Příručka pro průzkum lesních půd. Taxonomický klasifikační systém půd ČR (Jan Němeček a kol.) v lesnické praxi. ÚHÚL, Brandýs nad Labem.