

## VLIV PŘÍMĚSI DUBU ZIMNÍHO NA DIVERZITU A DRUHOVÉ SLOŽENÍ BYLINNÉHO PATRA DRUHOTNÝCH SMRČIN VE VÝCHODNÍCH ČECHÁCH

### THE EFFECTS OF SESSILE OAK ADMIXTURES ON THE UNDERSTOREY VEGETATION DIVERSITY AND COMPOSITION IN THE SECONDARY NORWAY SPRUCE FORESTS (EAST BOHEMIA, CZECH REPUBLIC)

JAN ŠEBESTA ✉ - RADOMÍR ŘEPKA - PAVLA SVOBODOVÁ

Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta, Ústav lesnické botaniky, dendrologie a geobiocenologie, Zemědělská 3, CZ - 613 00 Brno

✉ e-mail: jan.sebesta@mendelu.cz

#### ABSTRACT

The species composition of the tree layer can have a large impact on the understorey vegetation in deciduous forests. It is crucial for forest management and environmental protection to study the interaction of the tree and the understorey vegetation, since herb and juvenile tree vegetation contribute significantly to forest ecosystem functioning. In this paper we investigated the effect of sessile oak (*Quercus petraea* agg.) admixture on the understorey vegetation diversity and composition in the secondary Norway spruce (*Picea abies*) forests. The vegetation of 40 phytocoenological relevés in a secondary Norway spruce managed forest was compared along the oak admixture gradient. The composition of the understorey layer vegetation in managed pure spruce forests differed from stands enhanced by sessile oak: the pure spruce stands consisted of homogenous vegetation and contained acid-tolerant species such as *Avenella flexuosa* and *Vaccinium myrtillus* only. We found that the understorey vegetation of the forest stands enhanced by sessile oak in the canopy appeared to be significantly more diverse than the understorey vegetation of pure Norway spruce stands. Apparently, a higher sessile oak admixture proportion had an effect on factors that influence herb vegetation: soil conditions, higher decomposition rates of leaf litter and transmission of light. Hence, the difference in Ellenberg's indicator values for soil reaction and nutrients increased along the sessile oak admixture gradient. The herb species composition shifted towards a more nutrient-demanding, humid and mesotrophic vegetation.

**Klíčová slova:** diverzita bylinného patra, druhové složení bylinného patra, lesní hospodářství, smrk ztepilý, dub zimní

**Key words:** herb-layer diversity, herb-layer composition, forest management, Norway spruce, *Picea abies*, sessile oak, *Quercus petraea* agg.

#### ÚVOD

Biodiverzita lesních ekosystémů v posledních několika desetiletích všeobecně klesá (DURAIAPPAH et al. 2005), proto je její ochrana a udržení jedním z cílů ochrany přírody (European Commission 2011). Ochrana biodiverzity je součástí multifunkčního lesního hospodaření v lesích České republiky (Zpráva 2014), proto musí být jedním ze zájmů lesního hospodaření její zachování.

Většina ekosystémových studií o lesích se zabývá dřevinami, které lesní porost vytvářejí a mají na funkci lesního ekosystému největší vliv (GILLIAM 2007). Druhová diverzita stromového patra v lesích má přímý vliv na ekosystémové procesy, jako je koloběh dusíku, rychlost dekompozice, produktivita nebo resilience ekosystému po disturbancích (BENGTSSON et al. 2000), diverzita stromového patra ovlivňuje také diverzitu bylin a dalších organismů na ně vázaných (BARBIER et al. 2008; VERSTRAETEN et al. 2013; CHAMAGNE et al., v tisku). Druhové složení stromového patra má na bylinný podrost přímý vliv dostupností světla (HÄRDITTE et al. 2003) nebo dostupností vody a živin (CALSTER et al. 2008). Ovlivňuje jej ale i nepřímou modifikací půdních vlastností (AUGUSTO et al. 2002; ŠEBESTA et al. 2011; VERSTRAETEN et al. 2013) anebo kvalitou a množstvím opadu, který ovlivňuje půdní podmínky

(MÖLDER et al. 2008). GILLIAM (2007) uvádí, že ačkoliv patro bylin tvoří jen malý podíl na celkové biomase temperátních lesů, je zde soustředěna většina biodiverzity lesního ekosystému. Druhové složení bylinného podrostu navíc přímo či nepřímou ovlivňuje dynamiku zmlazení dřevin, koloběhy živin a další ekosystémové funkce (HÄRDITTE et al. 2003; GILLIAM 2007; VERSTRAETEN et al. 2013). Proto je znalost dynamiky druhového složení bylinného patra a změn jeho diverzity důležitá nejen pro ochranu přírody, ale i pro praktické lesní hospodaření a volbu vhodné druhové skladby stromů v hospodářských lesích.

Velké plochy původně smíšených lesů ve střední Evropě byly přeměněny na kultury s převahou jehličnatých dřevin a v současné době se převádějí zpět na smíšené nebo listnaté lesy (SPIECKER et al. 2004), přičemž ekologický vliv této přeměny je dnes důležitým tématem ochrany přírody (např. MÖLDER et al. 2008). V naší studii se zaměřujeme na vliv příměsi dubu zimního (*Quercus petraea* agg.) v hospodářských smrčinách (*Picea abies*) na druhové složení a diverzitu bylinného patra. Přinášíme tím důležitou znalost nezbytnou pro převádění jehličnatých lesů na lesy smíšené a znalost využitelnou při rozhodování o lesním hospodaření na platformě mimoprodukčních funkcí lesa. Zobecňovat výsledky výzkumů zabývajících se rozdílem

v druhové diverzitě jehličnatých a listnatých lesů je poměrně obtížné, většina studií přináší specifické výsledky, přičemž studie nemívají srovnatelné podmínky prostředí (BARBIER et al. 2008). BARBIER et al. (2008) dále ve své metaanalýze uvádějí pět studií s vyšší diverzitou v jehličnatých a devět prací s vyšší diverzitou v listnatých lesích. Kromě studií uvádějících, že druhová diverzita je vyšší v listnatých než v jehličnatých lesích (VOCKENHUBER et al. 2011) nebo studií odhalujících opačný efekt (AUBERT et al. 2004; CHAMAGNE et al., v tisku), najdeme i příspěvky, jež neodhalily žádné odlišnosti (VERSTRAETEN et al. 2013).

Cílem této práce bylo zjistit vliv příměsi dubu zimního v hospodářském smrkovém lese na diverzitu a druhové složení bylinného patra.

## MATERIÁL A METODIKA

### Přírodní podmínky

Modelové území leží v centrální části Železných hor a bylo situováno do lesního komplexu mezi obcemi Žumberk, Smrček, Silnice, Mezihoří a Chrast u Chrudimi ve východních Čechách. Většina lesních porostů na vybraném území jsou hospodářské lesy s dominantním smrkem ztepilým. Vybrané studijní plochy leží v nadmořských výškách 290–410 m, všechny plochy se nacházejí na plochých terénech se sklonem do 5°. Území leží v rozmezí druhého a třetího lesního vegetačního stupně. Půdní poměry jsou charakterizovány převládajícími kyselými kambizeměmi, na plošinách zaujímají velkou rozlohu pseudogleje (CULEK 1996). Klimaticky území náleží do mírně teplé oblasti MT 10 (QUITT 1975); nejbližší klimatická stanice Hlinsko má průměrnou roční teplotu 6,3 °C, průměrné srážky 786 mm (TOLASZ et al. 2007). Na převážné části území byly potenciální přirozenou vegetací kyselá bučina *Luzulo-Fagetum*, na menší části území to byly acidofilní doubravy *Genisto germanicae-Quercion* (NEUHÄUSLOVÁ et al. 1998).

### Sběr a zpracování dat

Pro účel této studie jsme nejprve vybrali potenciálně vhodné porosty. Základním kritériem byly podobné edafické a klimatické podmínky; vybrané porosty patří do souborů lesních typů 2K – kyselá buková doubrava (*Fageto-Quercetum acidophyllum*) a 3K – kyselá dubová doubrava (*Querceto-Fagetum acidophyllum*) (VIEWEGH 2003; VIEWEGH et al. 2003). Plochy jsme vybírali v porostech se zakmeněním alespoň 0,8, kde byla dominantní dřevina starší než 50 let a porostní skupiny byly větší než 0,5 ha. Dalším požadovaným kritériem byla druhová skladba dřevinného patra s dominantním smrkem ztepilým a gradientem zastoupení dubu zimního od 10 % do 40 %. Ve vybraných porostech jsme v každé kategorii zastoupení dubu zimního pořídili 10 fytoocenologických zápisů. Celkem jsme pořídili 40 zápisů na čtvercových plochách o rozloze 400 m<sup>2</sup>. Pokryvnosti druhů jsme odhadovali na Braun-Blanquetově stupnici dominance a abundance (WESTHOFF, MAAREL 1978), použili jsme nomenklaturu druhů podle Kubáta (KUBÁT et al. 2002). Sběr dat probíhal v srpnu roku 2013.

Data jsme zpracovali v programu Juice 7.0 (TICHÝ 2002) a R 3.0 (R Development Core Team 2013) s použitím knihovny vegan (OKSANEN et al. 2013). Jako charakteristiku druhové diverzity jsme použili Simpsonův index diverzity (SIMPSON 1949) a počet druhů. Rozdíly mezi sledovanými skupinami jsme dále hodnotili fytoindikací pomocí Ellenbergových indikačních hodnot (ELLENBERG 1996) pro světlo, půdní reakci a zásobení půdy dusíkem. Rozdíly v diverzitě a mezi Ellenbergovými indikačními hodnotami byly testovány analýzou rozptylu (ANOVA) pomocí nevážených průměrů (SEIDLING, FISCHER 2008). Rozdíly v druhovém složení byly analyzovány metodou nemetrického mnohorozměrného škálování (NMDS) (OKSANEN et al. 2013).

## VÝSLEDKY

### Druhová diverzita

Na všech studijních plochách jsme v podrostu zaznamenali celkem 35 druhů cévnatých rostlin, z toho bylo 11 dřevin. Se zvyšujícím se zastoupením dubu zimního počet druhů v podrostu stoupal (obr. 1a), stejně jako pokryvnost podrostu (obr. 1b). Na plochách se zastoupením dubu zimního vyšším než 20 % byl průměrný počet druhů 5,8, zatímco na čistě smrkových plochách byl průměrný počet druhů jen 2,4. Rozdíly mezi plochami s různým zastoupením dubu zimního byly vyhodnoceny jako statisticky významné (tab. 1). V porostech bez příměsi dubu zimního v podrostu rostlo 7 druhů bylin a 3 druhy dřevin. V porostech s příměsí dubu do 10 % rostlo 12 druhů bylin a 3 druhy dřevin. V porostech s příměsí dubu do 20 % vzrostl počet druhů na 17, z toho 8 druhů byly dřeviny. V porostech, kde bylo zastoupení dubu zimního vyšší než 20 %, jsme v podrostu našli 28 druhů, z čehož bylo 7 druhů dřevin. S vyšším zastoupením dubu vzrůstala i celková pokryvnost bylinného patra. V porostech s příměsí dubu do 20 % se pokryvnost podrostu pohybovala mezi 13 % až 15 %, v porostech s příměsí dubu nad 20 % byla průměrná pokryvnost podrostu 29 %. Rozdíly v pokryvnosti však nebyly statisticky významné ( $p = 0,228$ ).

Rozdíly ve vlastnostech prostředí mezi porosty s různým zastoupením dubu zimního byly hodnoceny na základě vybraných Ellenbergových indikačních hodnot (ELLENBERG 1996) pro faktory: světlo, půdní reakce a obsah půdního dusíku. Nároky druhů na světlo s rostoucím zastoupením dubu zimního klesaly. Čím vyšší byla příměs dubu zimního, tím nižší byly nároky druhů na světlo. Nároky druhů na půdní reakci se s rostoucím zastoupením dubu zimního naopak zvyšovaly. Podobný vývoj byl u dalšího faktoru prostředí, kdy se zvyšujícím se podílem dubu zimního se zvyšovaly i nároky druhů na obsah dusíku a živin v půdě. Všechny sledované indikační hodnoty mezi porosty s odlišným zastoupením dubu zimního se od sebe na zvolené hladině významnosti významně lišily (tab. 1).

### Druhové složení

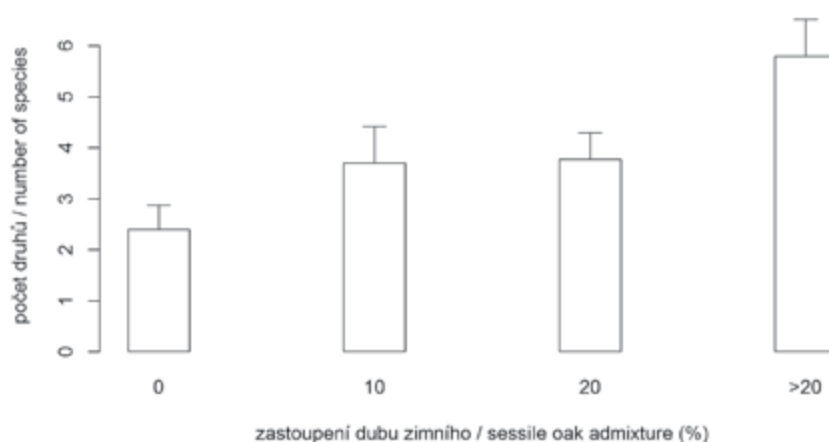
Zastoupení dubu zimního v porostech smrku ztepilého mělo statisticky významný vliv na druhové složení patra přizemní vegetace (analýza RDA,  $F = 1,918$ ,  $p = 0,045$ ). Ordinační analýza NMDS na základě druhového složení podrostu poměrně jasně odlišuje jednotlivé skupiny ploch s různým zastoupením dubu zimního (obr. 2). Část druhového složení je sdílená, což je vyjádřeno částečným překrytím výsledných polygonů. Nejvíce se odlišuje polygon porostů smrku ztepilého, zobrazený černou linkou a polygon porostů s nejvyšším zastoupením dubu zimního, zobrazený světle šedou barvou. Rozdíly jsou způsobené odlišným druhovým složením podrostu bylin a juvenilních dřevin, jak je patrné i ze synoptické tabulky (tab. 2), kde je uveden seznam druhů. Na většině ploch se vyskytovaly acidofilní druhy *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense* a *Vaccinium myrtillus*. V čistých smrkových porostech druhy *Avenella flexuosa* a *Vaccinium myrtillus* dominovaly a byl zde více zastoupen acidofilní druh *Carex pilulifera*, který se v porostech s příměsí dubu zimního vůbec nevyskytoval. Se vzrůstajícím podílem dubu zimního v porostu se v bylinném patru přidaly druhy *Rubus idaeus* a *Senecio ovatus*. V porostech, kde zastoupení dubu zimního přesáhlo 20 %, vzrostla fidelita humidestruentních a vlhkomilnějších druhů jako jsou *Galeopsis pubescens*, *Geranium robertianum*, *Luzula pilosa* a dalších (tab. 2).

Také u zmlazení dřevin se projevuje zvyšování druhové diverzity mladých stromků se vzrůstajícím zastoupením dubu zimního v hlavní úrovni. Na plochách se zastoupením dubu zimního do 10 % jsme v patru zmlazení našli jen dvě dřeviny: *Picea abies* a *Sorbus aucuparia*. Na plochách s více než 20 % dubu zimního v hlavním dřevinném patře se ve zmlazení navíc vyskytovaly dřeviny *Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, *Betula pendula*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris* a *Tilia cordata* (tab. 2).

**Tab. 1.**

Rozdíly v počtu a pokryvnosti druhů podrostu a Ellenbergových indikačních hodnotách (EIH) podle procenta zastoupení dubu zimního (*Quercus petraea* agg.); F-hodnota je testová hodnota, p-hodnota – hodnota významnosti  
Differences in the number of species and Ellenberg indicator values (EIV) by the percentage of sessile oak (*Quercus petraea* agg.) admixture; F-value – statistical test, p-value – level of significance

	Zastoupení dubu/ Oak admixture (%)				F-hodnota/F-value	p-hodnota/p-value
	0	10	20	>20		
počet druhů/number of species	2,40	3,70	3,78	5,80	5,160	0,005
pokryvnost podrostu/understorey cover	13,10	12,40	15,78	29,00	1,514	0,228
EIH světlo/EIV light	5,12	5,13	5,13	4,47	2,788	0,039
EIH půdní reakce/EIV soil reaction	2,22	2,45	2,22	3,58	4,121	0,014
EIH živiny/EIV nutrients	3,06	3,31	3,06	4,04	4,262	0,012

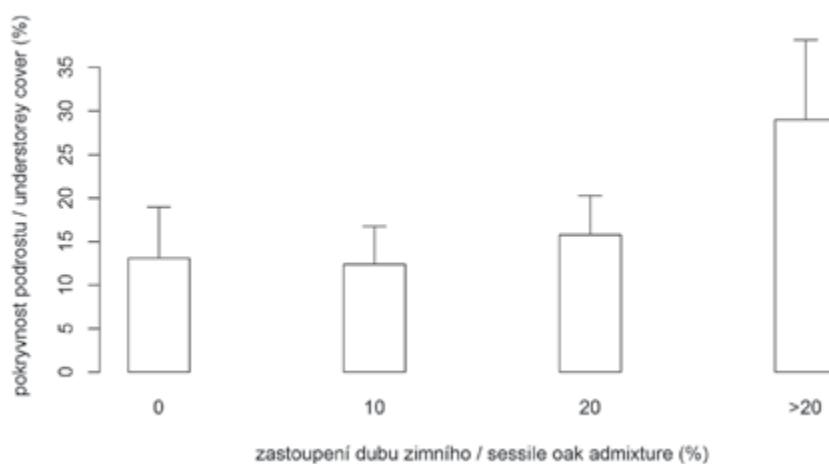


**Obr. 1a.**

Rozdíly v počtu druhů patra podrostu v porostech smrku ztepilého (*Picea abies*) s různým procentem zastoupení dubu zimního (*Quercus petraea* agg.); rozdíly jsou statisticky významné ( $p < 0,05$ )

**Fig. 1a.**

Differences in the number of species of the understorey layer in the spruce (*Picea abies*) forest stands and stands with different sessile oak (*Quercus petraea* agg.) admixture proportions; differences are statistically significant ( $p < 0.05$ )



**Obr. 1b.**

Rozdíly v pokryvnosti bylinného patra v porostech smrku ztepilého (*Picea abies*) s různým procentem zastoupení dubu zimního (*Quercus petraea* agg.); rozdíly jsou statisticky významné ( $p < 0,05$ )

**Fig. 1b.**

Differences in the number of cover of the understorey layer in the spruce (*Picea abies*) forest stands and stands with different sessile oak (*Quercus petraea* agg.) admixture proportions; differences are statistically significant ( $p < 0.05$ )

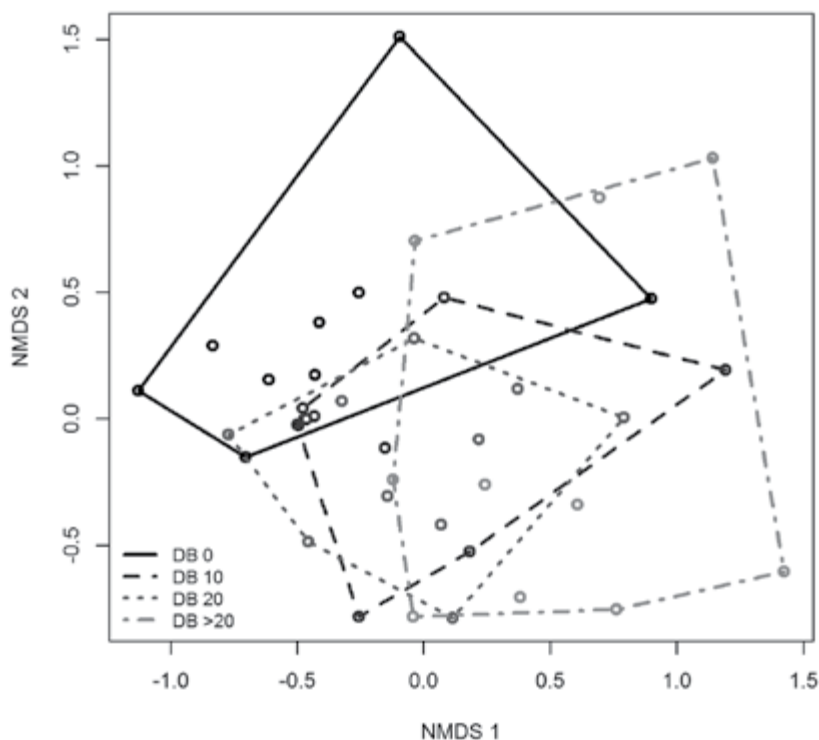
## DISKUSE

Naše studie ukázala, že ve smrkových lesích s rostoucím zastoupením dubu zimního roste druhová diverzita a pokryvnost patra podrostu (obr. 1) a mění se jeho druhové složení (obr. 2). Pozitivní efekt diverzity stromového patra na druhovou diverzitu podrostu je uváděn v obdobných studiích (VÖCKENHUBER et al. 2011), což je obecně vysvětlováno větší heterogenitou prostředí (MÖLDER et al. 2008; VÖCKENHUBER et al. 2011) anebo propustností světla (GILLIAM 2007). BENGSSON et al. (2000) v této souvislosti také uvádějí, že smíšené lesy lépe odolávají napadení škůdci, což má v důsledku pozitivní vliv na vyšší druhovou bohatost podrostu. Na druhou stranu, v některých pracích nebyl nalezen žádný efekt (VERSTRAETEN et al. 2013), nebo byl objeven efekt opačný, kdy s rostoucí diverzitou stromového patra bohatost bylinného podrostu klesala (AUBERT et al. 2004; CHAMAGNE et al., v tisku). Domníváme se, že nárůst druhové diverzity v bylinném patře a patře zmlazení s rostoucím zastoupením dubu zimního přímo souvisí s vyšší propustností světla zápoje dubu zimního (viz GILLIAM 2007) a kvalitou dubového opadu s rychlejší dekompozicí (MÖLDER et al. 2008), který podmiňuje vyšší frekvenci světlomilnějších a nitrofilních druhů jako jsou *Rubus idaeus*, *Galeopsis pubescens* nebo *Geranium robertianum*. Naopak nižší druhovou diverzitu bylin i dřevin ve smrkovinách může způsobovat mocnost a specifikum opadu jehličí, většina druhů lesního podrostu je totiž lépe adaptována na pronikání listnatým opadem (VERSTRAETEN et al. 2013), což ovlivňuje následné uchycení semenáčků bylin i juvenilních dřevin. Domníváme se ale, že lepší pronikání semenáčků listnatým opadem nelze spojovat s vyšší

diverzitou přímo, což je známé např. z druhově chudých společenstev bučin.

V naší studii se půdní vlastnosti prostředí (půdní reakce a dostupnost živin) vyjádřené Ellenbergovými indikačními hodnotami zvyšují se zvyšujícím se zastoupením dubu zimního. Ve smrkovinách převažují acidofilní druhy jako *Avenella flexuosa*, *Carex pilulifera* a *Vaccinium myrtillus* a také průměrná indikační hodnota pro půdní reakci je v těchto porostech nižší. Výsledky uvedené v práci VERSTRAETEN et al. (2013) ukázaly, že oproti smíšeným lesům hostí smrkové lesy více acidofilních druhů. Tento efekt vysvětlujeme podobně jako VERSTRAETEN et al. (2013) a ŠEBESTA et al. (2011) přirozenou acidifikací půd v jehličnatých porostech, který je způsoben pomalejší dekompozicí jehličnatého opadu s nižší koncentrací živin a vysokou koncentrací uhlíku a ligninu v něm. Nemůžeme vyloučit ani vliv vyšší intercepce atmosférických polutantů jehličnany (viz AUGUSTO et al. 2003), zejména díky jejich stálezelenému charakteru. Naopak dekompozice dubového opadu je rychlejší a koncentrace živin je vyšší než ve smrkovém opadu (VERSTRAETEN et al. 2013), což pozitivně ovlivňuje půdní prostředí (pH, bazickou saturaci, zásobení dusíkem) a v důsledku i vyšší druhovou diverzitu, což prokázaly i jiné studie (BARBIER et al. 2008; MÖLDER et al. 2008). Zastoupení vlhkomilnějších druhů v porostech s dubem zimním může být dáno nižší průměrnou vlhkostí ve smrkových než v listnatých porostech (např. AUGUSTO et al. 2002). Vyšší intercepce vody v korunách smrku způsobuje její nižší dostupnost v podrostu.

VERSTRAETEN et al. (2013) a GILLIAM (2007) se domnívají, že klíčovým faktorem, který v lesích obvykle ovlivňuje bylinné patro a zmlazení juvenilních dřevin, je světlo. Úroveň transmitance světla smrko-



Obr. 2.

NMDS analýza vyjadřující rozdíly v druhovém složení podrostu mezi plochami s různým zastoupením dubu (DB); rozdíly jsou znázorněny pozicemi fytoecologických snímků na prvních dvou osách v ordinačním prostoru. Plochy s různým zastoupením dubu jsou vyznačeny odlišným odstínem a šrafou; rozdíly mezi plochami s různým zastoupením dubu jsou statisticky významné ( $p < 0,05$ )

Fig. 2.

NMDS analysis diagram of understorey composition between spruce forest stands and stands with different oak (DB) admixture proportions; differences are shown as phytosociological relevés position at 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> axes of ordination. Different symbols of points and lines for stands are used, differences are statistically significant ( $p < 0.05$ )

Tab. 2.

Přehled druhů bylin a juvenilních dřevin s uvedením jejich frekvence podle zastoupení dubu zimního (*Quercus petraea* agg.) v porostech smrku ztepilého (*Picea abies*); druhy jsou řazeny abecedně

Overview of herb and juvenile woody species with their frequency between stands with different percentage proportion of sessile oak (*Quercus petraea* agg.) in Norway spruce stands; the species are ranked alphabetically

	Zastoupení dubu zimního/ Sessile oak proportion (%)			
	0	10	20	> 20
	Frekvence druhů podrostu/ Frequency of understorey species (%)			
<i>Athyrium filix-femina</i>	0	0	0	10
<i>Avenella flexuosa</i>	80	80	80	70
<i>Calamagrostis epigejos</i>	0	10	0	10
<i>Carex digitata</i>	0	0	0	10
<i>Carex pilulifera</i>	10	0	0	0
<i>Carex sylvatica</i>	0	0	10	10
<i>Convallaria majalis</i>	0	20	0	20
<i>Epilobium montanum</i>	0	0	0	10
<i>Galeopsis pubescens</i>	0	0	0	10
<i>Galium rotundifolium</i>	0	10	10	10
<i>Galium aparine</i>	0	0	0	10
<i>Geranium robertianum</i>	0	0	0	10
<i>Hieracium murorum</i>	10	10	0	10
<i>Hieracium sabaudum</i>	0	10	10	10
<i>Impatiens parviflora</i>	0	20	0	30
<i>Luzula pilosa</i>	0	0	10	20
<i>Melampyrum pratense</i>	20	10	30	20
<i>Mycelis muralis</i>	0	10	20	30
<i>Oxalis acetosella</i>	10	0	0	20
<i>Potentilla erecta</i>	0	0	0	10
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	10	0	10	20
<i>Rubus idaeus</i>	0	10	0	0
<i>Senecio ovatus</i>	0	10	0	0
<i>Vaccinium myrtillus</i>	70	90	90	80
<i>Abies alba</i>	0	0	0	20
<i>Acer pseudoplatanus</i>	0	0	10	0
<i>Betula pendula</i>	0	0	10	10
<i>Fagus sylvatica</i>	0	0	0	10
<i>Fraxinus excelsior</i>	0	0	0	10
<i>Picea abies</i>	10	40	40	10
<i>Pinus sylvestris</i>	0	10	10	0
<i>Populus tremula</i>	0	0	10	0
<i>Quercus petraea</i> agg.	10	30	70	70
<i>Sorbus aucuparia</i>	10	0	20	20
<i>Tilia cordata</i>	0	0	10	0

vým zápojem je v hospodářských smrčinách považována za nižší než v opadavých lesích (AUGUSTO et al. 2002). V hospodářských lesích je dostupnost světla ovlivňována jejich prosvětlováním v rámci hospodářského cyklu. Vzhledem k obvyklé praxi méně častých, ale intenzivních zásahů se proto domníváme, že propustnost zápoje může být ovlivněna jak druhem dřeviny, tak lesnickým hospodařením. HÄRD-TLE et al. (2003) se domnívají, že lesní hospodaření ovlivňuje bylinný podrost a zmlazení především působením lesní techniky a těžebními operacemi, které vytvářejí drobná stanoviště a nové mikrostruktury v porostu. Podle předpokladu Davise (DAVIS et al. 2000) disturbance zvyšují invazibilitu společenstev, což je v souladu s výsledky naší studie. Invazní *Impatiens parviflora* a ruderalně-nitrofilní druhy *Galeopsis pubescens* a *Geranium robertianum* v porostech s přimíšením dubu zimního zvyšují svoji abundanci. Invadující druhy mají v narušeném prostředí přístup k dostupným zdrojům a zároveň je zde konkurence o tyto zdroje malá. Rostliny, které nesnášejí dlouhodobé silné zastínění, jako jsou *Rubus idaeus*, *Impatiens parviflora*, *Galeopsis pubescens*, *Luzula pilosa*, se potom objevují jen v porostech, kde je alespoň přimíšen zastoupen dub zimní. Ačkoliv zápoj v smrkových porostech propouští méně světla než zápoj v porostech s dubem zimním (VERSTRATEN et al. 2013), zjistili jsme, že ve smrkových porostech jsou nároky druhů na světlo vyjádřené průměrnými Ellenbergovými indikačními hodnotami vyšší. Tento rozpor vysvětlujeme artefaktem vyšší druhové diverzity bylinné vegetace v porostech s dubem zimním a dominancí brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*) ve smrkových porostech. V dubových porostech, kde je vyšší druhová diverzita, se objevuje spektrum lesních druhů, které mají nároky na světlo většinou střední nebo nízké, což indikační hodnotu celkově průměruje anebo snižuje. Ve smrkových porostech indikační hodnotu pro světlo naopak nadměrně zvyšuje vysoká abundance acidofilní brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*) s vysokými nároky na světlo, která ale v kyselých smrčinách relativně dobře snáší zastínění (ZVEREVA, KOZLOV 2005). Podle práce BARBIER et al. (2008) je druhová diverzita podrostu více než s druhovým složením dřevin spjata s hospodařením, prosvětlením zápoje, disturbancí půdy a těžebními operacemi.

Lesní hospodaření je do velké míry s druhovým složením dřevinného patra spojené, a proto je v hospodářských lesích obtížné odhalit jejich sdílený, resp. čistý vliv na druhovou diverzitu bylinného patra. BARBIER et al. (2008) též upozorňují, že není možné vysvětlovat stav druhové diverzity pouze vlivem zastoupení jehličnatých nebo listnatých dřevin. Tyto skupiny se totiž ve využití mechanismů světla protínají. Chceme také zdůraznit, že výsledky se týkají podrostu, který v našem pojetí zahrnuje nejen byliny, ale i juvenilní dřeviny. Lesní hospodaření, jen využívá anebo toleruje zastoupení listnatých dřevin ve smrkových porostech, nepřímo podporuje vyšší abundanci a druhovou diverzitu juvenilních dřevin, které mohou být následně využity pro obnovu lesních porostů.

## ZÁVĚR

V překládané práci jsme zjistili, že v čistě smrkových porostech se vyskytují výhradně acidofilní druhy bylin a druhová diverzita podrostu je zde významně menší než v porostech s přimíšením dubu zimního, což je v souladu se závěry mnoha obdobných studií. V porostech s přimíšením dubu zimního roste druhová diverzita přízemní vegetace a juvenilních dřevin, přibývají humidestruentní, nitrofilní a mezotrofní druhy. Uvedený rozdíl vysvětlujeme přímým i nepřímým vlivem druhového složení stromového patra. V porostech, kde dominuje smrk ztepilý a kde převažují acidofilní druhy bylin, se humusová vrstva a půda okyselují přirozeně, tvar a stálezelená koruna smrku navíc může zachycovat více okyselujících polutantů. Ve smrkových porostech je mocnost opadu vyšší a jeho kvalita a rychlost dekompozice horší, díky čemuž se potom mohou obtížněji uchycovat druhy, které nejsou na substrát smrkového opadu adaptované. Na druhové složení bylinného podrostu může mít vliv i lesnický management, díky ně-

muž se v podrostu porostů s dubem zimním mohou objevovat také ruderalní druhy. Ačkoliv zápoj ve smrkových porostech propouští méně světla než zápoj v porostech s dubem zimním, v naší studii jsou ve smrkových porostech nároky druhů na světlo vyjádřené Ellenbergovými indikačními hodnotami vyšší. Tento rozpor vysvětlujeme dominancí brusnice borůvky ve smrkových porostech a také artefaktem vyšší druhové diverzity v porostech s dubem zimním. V porostech s dubem zimním jsou nároky druhů podrostu na vlhkost vyšší než v porostech smrku ztepilého, což může být způsobeno lesnickým hospodařením a také vyšší intercepcí korun smrku ztepilého.

Na závěr bychom chtěli dodat, že výsledky předložené práce mohou být pro praktické lesní hospodaření využitelné pro prosazování smíšených porostů. Příměsí dubu zimního do smrkových porostů významně podporuje vyšší druhovou diverzitu podrostu, což je prioritou multifunkčního lesního hospodaření. Vyšší druhová diverzita juvenilních dřevin má potenciál pro využití přirozeného zmlazení na obnovu a postupný převod na smíšené strukturované lesy.

#### Poděkování:

Článek vznikl za finanční podpory projektu Landteam „Vytvoření a rozvoj multidisciplinárního týmu na platformě krajinné ekologie“ (reg. č. CZ.1.07/2.3.00/20.0004). Autoři děkují Janu Hrdličkovi za korekturu anglického textu.

## LITERATURA

- AUBERT M., BUREAU F., ALARD D., BARDAT J. 2004. Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Canadian Journal of Forest Research*, 34 (1): 233–248.
- AUGUSTO L., DUPOUEY J. L., RANGER J. 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 60: 823–831.
- AUGUSTO L., RANGER J., BINKLEY D., ROTHE A. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59: 233–253.
- BARBIER S., GOSSELIN F., BALANDIER P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254: 1–15.
- BENGTSSON J., NILSSON S.G., FRANC A., MENOZZI P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132: 39–50.
- CALSTER H. VAN, BAETEN L., VERHEYEN K., KEERSMAEKER L. DE, DEKEYSER S., ROGISTER J.E., HERMY M. 2008. Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understory vegetation in a former coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management*, 256: 519–528.
- CULEK M. 1996. Biogeografické členění České republiky. Praha, Enigma: 347 s.
- DAVIS M.A., GRIME J.P., THOMPSON K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Ecology*, 88: 528–534.
- DURAIAPPAN A.K. et al. 2005. Ecosystems and human well-being. Biodiversity synthesis. A report of the Millennium Ecosystem Assessment. Washington (DC), World Resources Institute: 86 s.
- ELLENBERG H. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Stuttgart, Ulmer: 1095 s.
- European Commission. 2011. Our life insurance, our natural capital: an EU biodiversity strategy to 2020. [online]. EU: 16 s. [cit. 2015-03-09]. Dostupné na World Wide Web: [http://ec.europa.eu/environment/nature/biodiversity/comm2006/pdf/EP\\_resolution\\_april2012.pdf](http://ec.europa.eu/environment/nature/biodiversity/comm2006/pdf/EP_resolution_april2012.pdf).
- GILLIAM F.S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57: 845–858.
- HÄRDITZLE W., OHEIMB G. VON, WESTPHAL CH. 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management*, 182: 327–338.
- CHAMAGNE J. et al. Do the rich get richer? Varying effects of tree species identity and diversity on the richness of understory taxa. *Ecology* (v tisku/in press).
- KUBÁT K. (ed.) 2002. *Klíč ke květeně České republiky*. Praha, Academia: 927 s.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing. Vienna, Austria. Dostupné na: <http://www.R-project.org/>
- MÖLDER A., BERNHARDT-RÖMERMANN M., SCHMIDT W. 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management*, 256: 272–281.
- NEUHÄUSLOVÁ et al. 1998. *Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. 1 : 500 000*. Praha, Academia.
- OKSANEN J., BLANCHET F. G., KINDT R., LEGENDRE P., MINCHIN P. R., O'HARA R., SIMPSON G. L., SOLYMOS P., STEVENS M. H. H., WAGNER H. 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7. [cit 2015-03-01]. Dostupné na: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- QUITT E. 1975. *Klimatické oblasti. Climatic regions of the Czech Socialist Republic*. Brno, Geografický ústav ČSAV: 1 mapa
- SEIDLING W., FISCHER R. 2008. Deviances from expected Ellenberg indicator values for nitrogen are related to N throughfall deposition in forests. *Ecological Indicators*, 8: 639–646.
- SIMPSON E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688. DOI: 10.1038/163688a0
- SPIECKER H. et al. (eds.) 2004. *Norway spruce conversion – options and consequences*. Leiden – Boston, Brill: 269 s.
- ŠEBESTA J., ŠAMONIL P., LACINA J., OULEHLE F., HOUŠKA J., BUČEK A. 2011. Acidification of primeval forests in the Ukraine Carpathians: Vegetation and soil changes over six decades. *Forest Ecology and Management*, 262: 1265–1279.
- TICHÝ L. 2002. Juice, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13: 451–453.
- TOLASZ R., MÍKOVÁ T., VALERIANOVÁ A., VOŽENÍLEK V. (eds.) 2007. *Climate atlas of Czechia*. Olomouc, ČHMÚ; Univerzita Palackého: 225 s.
- VERSTRAETEN G., BAETEN L., FRENNE P. DE, VANHELLEMONT M., THOMAS A., BOONEN W., MUYS B., VERHEYEN K. 2013. Understorey vegetation shifts following the conversion of temperate deciduous forest to spruce plantation. *Forest Ecology and Management*, 289: 363–370.
- VIEWEGH J. 2003. *Czech Forest (Site) Ecosystem Classification*. Prague, Czech University of Life Sciences. [cit. 2015-03-01]. Dostupné na: Available at: [http://fld.czu.cz/docs/forestry\\_classification.pdf](http://fld.czu.cz/docs/forestry_classification.pdf)
- VIEWEGH J., KUSBACH A., MIKESKA M. 2003. Czech forest ecosystem classification. *Journal of Forest Science*, 49: 75–82.
- VOCKENHUBER E.A., SCHREBER CH., LANGENBRUCH C., MEISSNER M., SEIDEL D., TSCHARNTKE T. 2011. Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13: 111–119.

- WESTHOFF V., MAAREL E. VAN DER 1978. The Braun-Blanquet approach. In: Whittaker R.H. (ed.): Classification of plant communities. The Hague, W. Junk: 289–399.
- Zpráva. 2014. Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2013. [online]. Praha, Ministerstvo zemědělství ČR: 136 s. [cit. 2015-03-09]. Dostupné na World Wide Web: <http://www.uhul.cz/ke-stazeni/informace-o-lese/zelene-zpravy-mze>.
- ZVEREVA E.L., KOZLOV M.V. 2005. Growth and reproduction of dwarf shrubs, *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea*, in a severely polluted area. *Basic and Applied Ecology*, 6 (3): 261–274.

## THE EFFECTS OF SESSILE OAK ADMIXTURES ON THE UNDERSTOREY VEGETATION DIVERSITY AND COMPOSITION IN THE SECONDARY NORWAY SPRUCE FORESTS (EAST BOHEMIA, CZECH REPUBLIC)

### SUMMARY

As the biodiversity of forest ecosystems is in decline, one of the goals of multifunctional forest management is its safeguarding and preservation. Herb layer and its organisms as well as its diversity have a direct influence on ecosystem processes, such as nitrogen cycle and speed of decomposition. We focused on effects of forest understorey vegetation composition and diversity on adding sessile oak as a secondary species to stands of Norway spruce.

The study found that only acid-tolerant herb species *Avenella flexuosa* and *Vaccinium myrtillus* occur in purely Norway spruce stands; the species diversity of the understorey vegetation is significantly lower than in the forests with sessile oak admixture (Fig. 1). The stands with any proportion of sessile oak have higher species diversity of the understorey vegetation, humidestruent, nitrophilous and mesotrophic species appear. The properties of the soil expressed by Ellenberg's indicator values are raised by an increasing proportion of sessile oaks, show of soil reaction and soil nutrients rise (Tab. 1). We explain this difference by the direct as well as indirect effect of the tree layer species composition. The light regime, tree layer composition, forest management and soil acidity seem the most important variables to explain the differences in species diversity and composition of understorey vegetation between spruce and oak stands. The soil in Norway spruce stands can acidify naturally, however, it is also more prone to human-caused acidification. The litter in Norway spruce stands is higher in thickness, and its quality is worse. Therefore, other species not adapted to Norway spruce litter substrate with low rate of decomposition penetrate roots with difficulty there. Forests management has influence on the composition of the ground flora and as a consequence of the human interventions, nitrophilous ruderal and invasive species can be present in the understorey vegetation of sessile oak mixtures.

The results of this study can be used in practical forest management to promote mixed stands. Sessile oak admixtures in Norway spruce stands significantly enhance the understorey species diversity, which is a priority of multifunctional forest management. The higher species diversity of juvenile woody plants has a big potential in terms of natural regeneration for the restoration of gradual transition to structured mixed forests.