Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích



Analýza lesních porostů na vulkánu Hallasan: zhodnocení vlivu disturbancí a kompetice na růst a přežívání stromových populací na gradientu nadmořské výšky.

> Jan Altman Diplomová práce 2009 Vedoucí práce: Mgr. Jiří Doležal, PhD.

# diplomová práce v nezkrácené podobě

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

28.4. 2009 v Českých Budějovicích

-----

Jan Altman

#### Diplomová práce

Altman J (2009) Analýza lesních porostů na vulkánu Hallasan: zhodnocení vlivu disturbancí a kompetice na růst a přežívání stromových populací na gradientu nadmořské výšky. [The analysis of forest vegetation on the Hallasan volcano: evaluation of impact of disturbances and competition on growth and survival of tree populations along altitudinal gradient]. - 60 pp., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

#### ANNOTATION

The study was conducted on Mt. Hallasan (1950 a.s.l.) in South Korea. Forest plots were established along altitudinal gradient (950-1770 a.s.l.) from oak-hornbeam (Quercus serrata, C. laxiflora), to mixed-oak (Quercus mongolica, Taxus cuspidata), and fir (Abies koreana, Sorbus commixta) forests. Vascular plants were identified to species, and their total cover and covers of individual species in herb (< 1 m), shrub (1 - 5 m) and tree (> 5 m) layers estimated using Braun-Blanquet scale. Dentrended Correspondence Analyses was used to analyze relationship between environment and species composition, lifeforms spectra and plant diversity. The spatio-temporal variations in stem dispersion, radial growth, and mode of competition among trees were examined using the mapped location of trees and tree-rings. Changes in radial-growth were used to analyse stand disturbance history using 36647 measured tree-rings. Histories of radial-growth of individuals trees were further examined using visual classification to 5 different groups of growth trends. Ripley's K-function was used to determine whether the spatial distribution pattern of trees was random, regular or clumped. Spatial size autocorrelations were used to determine the mode and extant of neighbor interactions. Spatial associations of different groups of trees and random mortality test were also computed for tree stands where Abies koreana was a dominant species.

1. Úvod	. 1
2. Studované území	. 8
3. Metodika	10
3.1 Sběr dat1	0
3.2 Analýza dat1	1
3.2.1 Vegetační a půdní analýza1	1
3.2.2 Dendroekologická analýza letokruhových dat 1	12
3.2.3 Analýza prostorové struktury 1	13
4. Výsledky	15
4.1 Analýza vegetace	15
4.2 Analýza disturbancí	20
4.3 Analýza růstového trendu2	24
4.4 Analýza prostorové struktury	28
5. Diskuze	37
5.1 Flóra a vegetace	37
5.2 Analýza disturbancí	39
5.3 Analýza prostorové struktury	45
6. Závěr	18
7. Poděkování	19
Literatura	50
Přílohy	

# <u>1. Úvod</u>

Horské ekosystémy jsou typické velkou rozmanitostí, jak v druhové skladbě, tak v prostorové struktuře (Wang et al. 2002, Lingua et al. 2008). Oproti jiným ekosystémům se zde na relativně malém území vyskytuje značné množství rostlinných společenstev (Oliver & Larson 1996, Peterken 1996). Tato skutečnost je dána několika typickými faktory pro pohoří. Zejména je to vliv změn nadmořské výšky, orientace svahu k různým světovým stranám a sklonu svahu (Perry 1994). Dalšími neméně důležitými faktory, které ovlivňují vegetační strukturu, jsou dostupnost živin, vody, množství světelného záření nebo intenzita disturbancí (Pausas & Austin 2001). V horských ekosystémech se ekologové, zkoumající rostlinná společenstva, tradičně zabývají modely druhových odpovědí na gradienty prostředí (např. Whittaker 1972, Wisheu & Keddy 1989, Callaway 1998, Šrůtek & Lepš 1994, Doležal & Šrůtek 2002, Wang et al. 2002, Šrůtek et al. 2003) a směřují ke zjištění příčin a mechanizmů změn probíhajících ve skladbě společenstva (Austin & Smith 1989, Austin 1999).

Změna druhové bohatosti je spojována s více ekologickými gradienty (Grime 1979, Palmer 1992). Gradient nadmořské výšky je dobře známý jako jeden z hlavních faktorů vytvářejících prostorovou změnu v druhové bohatosti (Lieberman et al. 1996, Lomolino 2001, Wang et al. 2002). Přestože začátky studia vlivu nadmořské výšky na druhovou bohatost horkých ekosystémů sahají dvě stě let zpátky (Von Humboldt 1849, Darwin 1859), nebyl tento vztah zatím zcela vyřešen. Objevují se dva hlavní typy odpovědí: 1) druhová početnost klesá s rostoucí nadmořskou výškou (MacArthur 1972, Stevens 1992) nebo 2) nelineární (humped-shaped) vztah s vrcholem bohatosti ve středních výškách (Rahbek 1995). Oba typy byly dokumentovány v různých pohořích s různou druhovou skladbou (Stevens 1992, Brown 1995, Rahbek 1995, Rosenzweig 1995, Brown & Lomolino 1998), přičemž vrchol druhové početnosti ve středních nadmořských výškách je častějším typem odpovědi (Rahbek 1995, Colwell & Less 2000).

Modely rostlinných odpovědí na výškový gradient mohou být lépe interpretovatelné, pokud bereme v potaz jak celkovou druhovou bohatost, tak i druhovou bohatost rozdílných funkčních typů rostlin (Pausas & Austin 2001). Pro studium změn druhové bohatosti lze kromě vlastního počtu využít i zastoupení životních forem (Raunkiaer 1934, Wang et al. 2002). Jednotlivé životní formy rostlin lze popsat jako skupinu rostlin s adaptací na podobné ekologické podmínky (Lande 1982, Mera et al. 1999). Druhy v rámci jedné životní formy často využívají stejné zdroje a mají podobné odpovědi na prostředí (Walker 1992, Pausas &

Austin 2001). Z těchto důvodů je identifikace a zhodnocení životních forem velmi důležité k ohodnocení funkce ekosystému (Diaz & Cabido 1997) a také k porozumění modelů druhové bohatosti ve vztahu ke gradientům prostředí (Lieberman et al. 1996, Aiba & Kitayama 1999).

Pro pochopení dlouhodobého vývoje lesního společenstva, zejména pokud studujeme změny proběhlé v minulosti, je vhodné využít analýzu letokruhových dat, která nám do jisté míry umožňuje popsat dynamiku lesa v minulosti na základě počtu a šířek letokruhů, tedy pomocí stáří stromů a jejich růstu (Schweingruber 1996). Dendrochronologická data se nejčastěji využívají ve studiích v kombinaci s klimatickými údaji. Vlivem teplotních podmínek na růst se zabývá např. Krasowski et al. (1993), Yasue et al. (1996), MacDonald et al. (1998), ovlivnění růstu množstvím srážek se věnují např. Orwig & Abrams (1997), Liang et al. (2003). Na růst mají vliv i další faktory, např. vítr, živiny, osvětlení, antropogenní znečištění ovzduší či půdy (Schweingruber 1996). Další práce se zabývají změnou radiálního růstu na gradientech nadmořské výšky (Fritts et al. 1965, Splechtna et al. 2000). Také byly provedeny studie srovnávající podobnost letokruhových dat v rámci geografických zón (Shove 1987, Feliksik 1993).

Struktura lesa, jeho růst a složení jsou výrazně ovlivněny půdními faktory, ekologickými vlastnostmi jednotlivých druhů a dlouhodobými či krátkodobými klimatickými změnami (Black & Abrams 2003, Duncan & Stewart 1991, Oliver & Larson 1996, Aber & Melillo 2001, Nagel et al. 2006). Ovšem ke komplexnímu vysvětlení vývoje lesa a stávajících podmínek je třeba vzít v úvahu historii disturbancí, a to jak lokálních, tak i v rámci širší oblasti (Black & Abrams 2003). Narušení, týkající se všech věkových či velikostních tříd, může výrazně ovlivnit strukturu porostu a jeho složení. Může se tak výraznou měrou podílet na udržení diverzity v lokálním i krajinném měřítku (Hibbs 1982, Frelich 2002). Důležitost rozpoznání disturbanční historie dokazuje široká škála různých technik, sloužících ke zjištění minulých narušení porostu, např. analýza věkové struktury porostu (Foster 1988), determinace jizev způsobených ohněm (Jordan 1966), letokruhová analýza dřevin ze sedimentů (Clark & Royall 1995) či využití historických dat (Black & Abrams 2001). Jako velmi užitečné v identifikování velikosti a frekvence disturbancí se ukázaly dendroekologické přístupy (např. Lorimer & Frelich 1989, Nowacki & Abrams 1997, Black & Abrams 2003, Black & Abrams 2004, Šamonil et al. 2009). Seznam různých dendroekolgických metod užívaných k určení disturbančních událostí poskytuje Rubino & McCarthy (2004).

Rychlost růstu stromů je ovlivněna mnoha faktory, především vztahem mezi věkem a velikostí stromu, klimatem, endogenními či exogenními faktory a nevysvětlitelnou meziroční variabilitou (Cook 1987). Pro identifikaci disturbancí z letokruhových dat je třeba užít

metodu, která efektivně odfiltruje meziroční variabilitu v šířce letokruhů způsobenou klimatem, věkem a velikostí jedince a zároveň umožňuje odhalit růstové změny způsobené disturbancemi. Disturbancí je v tomto případě myšleno uvolnění (release) vrchního korunového zápoje, které má za následek větší dostupnost světla pro jedince, kteří byli předtím zastíněni. Uvolnění růstu je definováno jako událost, kdy je překročena prahová hodnota přírůstu v sérii letokruhů (Lorimer & Frelich 1989, Nowacki & Abrams 1997). Tato hodnota může být vyjádřena jako fixní délka (Canham 1985) a nebo ve formě procentuální změny přírustu (Lorimer & Frelich 1989, Frelich & Lorimer 1991, Nowacki & Abrams 1997). Druhá metoda je výrazně více rozšířena ve studiích zabývajících se daným problémem. V rámci této metody se však jednotlivé práce liší v hodnotě minimální prahové hodnoty, která by již byla brána jako uvolnění růstu. Lorimer & Frelich (1989) stanovili >50% navýšení v radiálním růstu jako hodnotu pro středně velké uvolnění a >100% pro velké uvolnění. V tomto případě je velké uvolnění definováno jako přechod z podrostu (patro bez přímého slunečního záření) do korunového zápoje (koruna přijímá přímé sluneční záření), zatímco středně velké uvolnění indikuje zvětšení prostoru pro růst jedince, který již tvoří korunový zápoj. Práce Lorimera & Frelicha (1989) představuje velký krok v rekonstrukci historie disturbancí z letokruhových dat, avšak aplikace těchto hodnot je omezena pouze na situaci, kdy se strom z podrostu vlivem disturbance dostane přímo do korunového patra (Black & Abrams 2004). Tato situace nastává pouze jednou za život jedince a metoda nám tedy neumožňuje odhalit disturbance menšího rázu. Nowacki & Abrams (1997) rozšířili kritéria pro uvolnění k rozlišení četných disturbancí v průběhu života stromu tak, že stanovili jako minimální prahovou hodnotu pro uvolnění >25% zvýšení růstu. Tato metoda se stala hojně aplikovanou (např. Rentch et al. 2002, Winter et al. 2002, Rentch et al. 2003, Rozas 2003, Bouriaud & Popa 2007). Zvýšení růstové rychlosti pod danou prahovou hranicí může být způsobeno výše zmíněnými faktory, které způsobují variabilitu v délce letokruhů.

Reakce porostu na uvolnění je určena také několika biologickými vlivy. Jedním z nejvíce důležitých faktorů je rozdílnost v uvolňovacím potenciálu mezi jednotlivými druhy, způsobená jejich fyziologickými odlišnostmi (Black & Abrams 2003). Stínomilné druhy reagují na uvolnění výrazněji než méně tolerantní druhy (Lorimer & Frelich 1989, Orwig & Abrams 1994, Nowacki & Abrams 1997). Bylo také prokázáno, že pomalu rostoucí dřeviny mají větší růstový potenciál než rychle rostoucí dřeviny (Minckler 1967a, Schlesinger 1978). Vedle této mezidruhové variability, také stromy v rámci jednoho druhu mohou být více či méně citlivé k disturbancím. Toto může být způsobeno různým stářím stromu daného druhu a jejich různým průměrem kmene, kdy mladí či malí jedinci jsou více citliví vůči disturbancím

než starší, resp. větší jedinci (Lorimer & Frelich 1989). Dalším faktorem, který předurčuje jak se strom zachová v případě uvolnění korunového zápoje, je pozice koruny (Nowacki & Abrams 1997). Jedinci nacházející se v podrostu vykazují výrazně větší procentuální navýšení růstu po disturbanci, než jedinci tvořící vrchní korunové patro. Vysvětlení pro tento jev je, že stromy, jejichž koruny dosahují do nejvyššího patra lesa, mají dostatečné množství zdrojů a rostou tak blízko jejich optima. Takovýto jedinci mají navýšení svého růstu z podstaty omezené, dokonce i v případě dodání zvýšeného množství dostupného světla, živin, vody a prostoru, které následuje po disturbanci. Naopak jedinci v podrostu, kteří mají nedostatečné množství světla, vykazují velké zvětšení růstu v reakci na zlepšení podmínek následovaných po disturbanci (Lorimer & Frelich 1989).

Kromě zjišťování historie disturbancí existují i další metody, jak zjistit historii růstu dřevin pomocí letokruhových dat. Jednou z nich je určení trendu růstu podle tvaru růstové křivky (Oliver & Stephens 1977, Frelich 2002). Mnoho stromů v podrostu nikdy neprojde fází, kdy by byl jejich růst potlačen vlivem kompetice (Frelich 2002). Jedná se především o semenáčky pionýrských dřevin rostoucích v místech kde došlo ke korunovým požárům nebo rozsáhlým vývratům. Podle Frelicha (2002) vykazuje růstová křivka takovýchto jedinců vyrovnaný, klesající nebo parabolický trend růstu. Vyrovnané a klesající trendy růstu trvající celý nebo většinu života jedinců byly nalezeny velmi hojně ve stejnověkých porostech a ve velkých gapech v rámci různověkého lesa (Frelich & Lorimer 1991). Pokud je takovýto strom v době odběru letokruhových dat v korunovém patře, pak byl pravděpodobně v tomto patře celý jeho život. Je totiž velmi nepravděpodobné, že by strom, nad kterým vznikl volný prostor a dostal se tak do korunového patra, v pozdější fázi života nevykázal zvýšení růstové rychlosti (Oliver & Stephens 1977, Frelich 2002). Parabolický trend růstu je rovněž hojně zaznamenáván (Marshall 1927, Lorimer & Frelich 1989). Dvěma posledními typy tvaru růstu, které Frelich (2002) zmiňuje, je: 1) nepravidelný trend růstu (mnoho výrazných vrcholů) a 2) nejasný trend růstu (neustále stoupající růstová rychlost). Oba tyto typy jsou těžko interpretovatelné.

Struktura dlouhověkého temperátního lesa je výsledkem komplexních interakcí mnoha činitelů, mezi které patří kromě disturbancí i vnitro- a mezidruhová konkurence o světlo a živiny (Lepš & Kindlmann 1987, Doležal et al. 2004a, 2006). Úlohu kompetice pro dynamiku lesních porostů lze odvozovat z prostorového rozmístění (*spatial pattern*) jedinců (Lepš & Kindlmann 1987, Vacek & Lepš 1996). Popsání horizontální struktury a prostorových vztahů temperátního lesa bylo věnováno značné úsilí (Turner & Franz 1985, Manabe et al. 2000, Miyadokoro et al. 2003, Koukoulas & Blackburn 2005, Rozas 2006). Různé procesy mohou

vyvolat specifické prostorové rozmístění stromových jedinců v přirozených lesních porostech (Hou et al. 2004). Například shlukovité rozmístění může být způsobeno malou disperzí semen či vegetativním rozmnožováním (Houle 1994, Camarero 2000, Takahashi et al. 2001). Také přítomnost různých mikrostanovišť, topografická pozice a heterogenita vegetace, podporuje vznik shlukovitého rozmístění (Manabe & Yamamoto 1997, Camarero 2000). Naopak kompetice mezi sousedními jedinci o světlo a živiny, při níž dochází k mortalitě (*density-dependent mortality*) potlačených jedinců, vede od shlukovitého k náhodnému nebo až k pravidelnému rozmístění (Steward & Rose 1990, Duncan 1991, Ward et al. 1996). Ačkoliv samotná prostorová analýza součastného stavu nemůže určit přesné procesy zodpovědné za horizontální strukturu, může nám napovědět význam potencionálně důležitých procesů (Chen et al. 2004).

V této studii se zabývám ekologií lesních porostů v horském národním parku Hallasan, nacházejícím se na největším ostrově Jižní Koreje. Z této oblasti nejsou známy studie zabývající se strukturou a dynamikou lesních porostů. Existující práce se zabývají především popisem vegetace (např. Song & Nakanishi 1985, Song 1991, Kang et al. 1997). Podobná situace je i na celém Korejském poloostrově. Existující publikace z této oblasti se zabývají především vývojem sekundárních lesních porostů (např. Lee et al. 2004, Doležal et al. 2009), které v krajině, především v nižších polohách, převažují. Málo prací se zabývá původními druhově bohatými temperátními lesy, jejichž zbytky se dnes nacházejí pouze ve vyšších polohách horských oblastí. Jedná se o smíšené druhově bohaté porosty s dominancí dubů, *Quercus serrata* v nižších polohách a především *Quercus mongolica* ve středních a vyšších polohách. K intenzivnímu narušení těchto lesů vlivem člověka docházelo především v období 1910-1945, během koloniální nadvlády Japonska, a dále v důsledku Korejské války v letech 1950-1953. Zřejmě nejzachovalejší porosty těchto lesů s výraznou vertikální zonací můžeme nalézt právě v národním parku Hallasan.

Předkládaná práce je složena ze tří částí, které nám mohou pomoci pochopit přírodní procesy probíhající na zkoumaném území. Předmětem první části je pokusit se objasnit, jak se mění vegetace, zastoupení životních forem a druhová bohatost podél gradientu nadmořské výšky. Rovněž byl zjišťován vliv dalších faktorů prostředí na společenstvo a vzájemné vztahy charakteristik prostředí.

### Specifické hypotézy

Druhové složení a zastoupení jednotlivých životních forem se bude podél gradientu nadmořské výšky měnit. Druhová bohatost bude dosahovat největších

hodnot ve středních nadmořských výškách, kde se střetávají druhy dubohabřin nižších poloh a jedlin vyšších poloh, a směrem nahoru a dolu bude klesat.

V další části se zabývám analýzou disturbancí pomocí letokruhových dat pro jednotlivé plochy. Analýze byly podrobeny všechny druhy dřevin ve společenstvu a u třech dominantních druhů (*Abies koreana*, *Quercus mongolica* a *Taxus cuspidata*) byla navíc zjišťována odpověď na uvolnění porostu v rámci jednotlivých věkových kategorií.

#### Specifické hypotézy

Vzhledem k horským podmínkám a charakteru studovaného území (1950 m vysoký vulkán Hallasan izolovaný od pevniny) lze očekávat častý výskyt disturbancí (větrné kalamity spojené s výskytem tajfunů) a jejich vliv na strukturu lesních porostů. V nižších až středních polohách (dubohabřiny s *Carpinus laxiflora, Quercus serrata* a *Daphniphyllum macropodum* či smíšené doubravy s *Quercus mongolica* a *Taxus cuspidata*) lze předpokládat disturbance malého prostorového rozsahu a intenzity (narušení koruny, pád jednoho či několika málo stromů a vznik malých světlin), vedoucí k věkově a velikostně strukturovaným porostům na malé prostorové škále. Naopak ve vyšších nadmořských výškách (jedliny s *Abies koreana* a *Sorbus commixta*) lze předpokládat velkoplošné disturbance vedoucí k mozaice prostorově oddělených stejnověkých porostů. Mezi jednotlivými druhy dřevin očekávám různě silnou odpověď, stejně tak mezi různými věkovými kategoriemi. U stínomilných druhů rostoucích pod hlavním korunovým zápojem lze očekávat více zaznamenaných disturbancí a následných făzí uvolnění růstu než u světlomilných stromů.

V poslední části práce zjišťuji typ prostorového rozmístění jedinců (bází kmenů a středu korun) a prostorovou autokorelaci výšek a průměrů stromů na všech plochách. Pro 4 nejvýše položené plochy byl zjišťovány prostorové asociace mezi dominantní jedlí (*Abies koreana*) a jedinci všech ostatních druhů dřevin. Vzhledem k vysoké mortalitě jedlí byl v těchto plochách rovněž proveden test náhodné mortality.

#### Specifické hypotézy

Prostorové rozmístění středů korun bude pravidelnější než v případě bází kmenů. Pravidelné rozmístění korun je výsledkem kompetice o světlo, zatímco shlukovité rozmístění bází kmenu je výsledkem heterogenity prostředí a vegetativního rozmnožování pomocí výmladků. V případě prostorových velikostních autokorelací bude převládat negativní vztah na malé škále pro průměry (DBH), spíše než pro výšky kmenů v důsledku intenzivní kompetice, při níž se zastíněné stromy snaží uniknout větším výškovým než tloušťkovým přírustem, nejsou tedy ve výsledku nutně nižší než dominantní jedinci, ale mají užší kmeny. Pro vztah mezi jedlemi a ostatními druhy je přepokládán negativní vztah v případě intenzivní mezidruhové kompetice. V případě nenáhodné mortality, závislé na lokální hustotě populace, se bude prostorové rozmístění měnit od shlukovitého (živí plus mrtví jedinci) k pravidelnému (živí jedinci).

## <u>2. Studované území</u>

Studie probíhala na vulkanickém ostrově Jejudo (Obr. 1), největším korejském ostrově (1 848 km<sup>2</sup>), který se nachází 90 km korejského pobřeží od a ie nejjižnějším místem Jižní Koreje  $(33^{\circ}10' \approx 33^{\circ}34' \text{ S}, 126^{\circ}10' \approx 127^{\circ}$ V). Ve středu ostrova se nachází horský národní zkoumaný park  $km^2$ ) Hallasan (153,386 se stejnojmenným nejvyšším vrcholem Jižní Koreje, kterým je vyhaslá sopka vysoká 1950 m.n.m. (poslední erupce v roce 1007 (Lautensach 1988)). Hallasan je vulkán, který byl centrálními vytvořen erupcemi v průběhu pliocénu a pleistocénu



(Song & Nakanishi 1985), tedy cca. před 5 - 2 miliony let, resp. 2 - 0,012 miliony let.

Geologický podklad zkoumaného území je tvořen především vyvřelými horninami. Porézní bazalt pokrývá celý ostrov, dále se zde vyskytuje trachyt, andezit a pucolán (http://nature.jeju.go.kr/emain/e\_index.html). Místní půda patří do skupiny půd, které vznikly z čediče, je charakterizována relativně vysokým pH 5 – 6 a hlubokou humusovou vrstvou (Office of Rural Development of Korea 1976).

Klima na ostrově je výrazně ovlivněno vzdušnými masami vznikajícími nad Sibiří v zimě a nad severní částí Tichého oceánu v létě. Díky těmto jevům je průměrná roční teplota na ostrově 11,7°C (u jižního pobřeží je to 15,9°C, zatímco na vrcholu Hallasanu to bude výrazně méně, chybí údaje), což je poměrně málo ve srovnání se stejnými zeměpisnými šířkami v jiných oblastech světa. Srážky jsou koncentrovány do letního období (43% srážek spadne během 3 měsíců), největší jsou v červenci a srpnu, malé srážky jsou v zimě. Průměrný úhrn ročních srážek za posledních 30 let je 2044 mm. V pobřežních oblastech se roční srážky pohybují okolo 1560 mm, kdežto v horských oblastech Hallasanu dosahují až 2766 mm.

Průměrná rychlost větru na ostrově je 4,7m/s. Na ostrově se v průměru 117 dní v roce vyskytují bouře, při kterých rychlost větru dosahuje přes 10 m/s, přičemž nejhojnější období výskytu těchto bouří je zima. Jejudo je místem s nejčastějším výskytem tajfunů v Koreji. V rozmezí let 1940 až 1982 zde bylo zaznamenáno 110 tajfunů, které se vyskytují nejčastěji v létě (všechny hodnoty z tohoto odstavce převzaty z http://nature.jeju.go.kr/emain/e index.html).

## <u>3. Metodika</u>

### <u>3.1 Sběr dat</u>

Práce je založena na datech získaných z trvalých ploch, které byly založeny v letních obdobích let 2006 a 2007. Plochy se nachází na gradientu nadmořské výšky v rozmezí od 950 až do 1770 m.n.m. Celkově bylo vytvořeno 11 trvalých ploch o velikosti 20 x 20 m. Základní informace k jednotlivým plochám jsou uvedeny v *Tabulce 1* (viz Příloha). Každá plocha byla rozdělena na čtyři podplochy o velikosti 10 x 10 m, na kterých byly provedeny fytocenologické snímky. Pokryvnost pro jednotlivé druhy byla odhadována podle Braun-Blanquetovi stupnice: r (1 až 2 jedinci s nepatrnou pokryvností), + (pokryvnost pod 1 %), 1 (1 až 5 %), 2m (kolem 5 %), 2a (5 až 15 %), 2b (15 až 25 %), 3 (25 až 50 %), 4 (50 až 75 %), 5 (75 až 100 %) (Braun-Blanquet 1964). Pro účely následného statistického vyhodnocení mnohorozměrnou analýzou byla Braun-Blanquetova stupnice převedena na devítičlennou stupnici (Van der Maarel 1979). Fytocenologický snímek byl rozdělen vertikálně na jednotlivá patra, tedy na bylinné (E1) - do 1 metru, keřové (E2) - 1 až 5 metrů a stromové (E3) – více jak 5 metrů, přičemž keře a stromy byly často zastoupeny ve více patrech. Dalším provedeným rozdělením rostlinných druhů je zařazení do příslušných životních forem podle Raunkiaerova systému (Raunkiaer 1934): megafanerofyty, nanofanerofyty, micronanerofyty, chamaefyty, hemikryptofyty, terofyty, geofyty, epifyty a hydrofyty. Příslušnost k dané životní formě byla převzata z práce Kim (2004). Dále byly přidány čtyři kategorie: semenáčky stromů (do 1 metru), stromy keřového patra (do 5 metrů), semenáčky keřů (do 1 metru) a keře stromového patra (nad 5 metrů). Z každé plochy byl odebrán jeden směsný vzorek půdy pro následné chemické analýzy z vrchního humusového (Ah) horizontu, který se skládal z osmi odběrů, po 2 z každé podplochy. Dále byly kopány půdní sondy v těsné blízkosti trvalé plochy a byla změřena mocnost Ah horizontu a přechodového A/B horizontu. Pro každou plochu byl spočten index potenciálního ročního přímého ozáření [MJ/cm2] (McCune & Keon 2002, Rovnice 3) pomocí programu JUICE (Tichý 2002).

Ve všech plochách proběhl odběr letokruhových dat k následným analýzám. Celkem bylo ze 484 stromů odebráno 664 vývrtů. Vývrty byly odebírány 0,3 m (menší jedinci) – 1,3 m (statné stromy) nad zemí. Odběr letokruhových dat byl prováděn pomocí Presslerových přírůstových nebozezů (Mora, Švédsko) o délkách: 20, 30 a 40 cm.

Dále bylo provedeno měření biometrických charakteristik dřevin. Každá dřevina, živá i mrtvá, větší než 1,3 m, byla určena do druhu a označena. Poté byla zaznamenána pozice báze každého jedince a středu jeho koruny v rámci plochy a změřen průměr v prsní výšce (DBH), výška nasazení koruny a celková výška. Celkem bylo změřeno 1947 jedinců. Prostorové souřadnice a výška dřevin byli zaznamenávány přístrojem Haglöf Vertex III Hypsometer (přesnost určování souřadnic  $\pm$  0,01 m; přesnost u měření výšek  $\pm$  0,1 m), tímto přístrojem byla také zjišťována orientace svahu. Souřadnice GPS a nadmořská výška k jednotlivým plochám byly měřeny přístrojem Garmin GPSMAP 76S, ke zjištění sklonu svahu byl použit sklonoměr.

### <u>3.2 Analýza dat</u>

## 3.2.1 Vegetační a půdní analýza

Získané údaje o vegetaci byly zhodnoceny pomocí programu CANOCO (Ter Braak 1990) a CANODRAW (Šmilauer 1992) pro zjištění druhových odpovědí na zvolené gradienty prostředí (postup podle Lepš & Šmilauer 2003). K odhadnutí druhové diverzity byly vybrány 3 indexy (Whittaker 1972): 1) druhová bohatost vyjádřena počtem zaznamenaných druhů, resp. nejedná se o skutečný počet přítomných druhů, ale o součet počtu druhů zaznamenaných v jednotlivých patrech 2) Shannon-Wienerovým indexem diverzity  $H = -\sum_{i=1}^{s} P_i \ln P_i$  a

3) vyrovnaností (ekvitabilitou)  $J = \frac{-\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i}{\ln S}$ ; kde S = celkový počet druhů a  $P_i =$  relativní abundance jedince *i*.

Odebrané půdní vzorky byly usušeny, rozmělněny na drobné částice a proceděny přes síto, které mělo velikost oka 2 mm. Částice větší než 2mm (skeleton) byly následně zváženy. Poté byly na jemné půdě (částice < 2 mm) provedeny následující chemické analýzy: půdní reakce, resp. pH (ve vodním roztoku a ve výměnném roztoku KCl, ISO 10390), celkový obsah uhlíku a dusíku (Ehrenberger & Gorbach 1973), množství rozpustného fosfátu v roztoku uhličitanu sodného (Olsen 1982) a obsah výměnného vápníku a hořčíku v roztoku octanu amonného (Moore & Chapman 1986). Také byl spočten poměr C/N. V *Tabulce 2* (viz Příloha) je uveden přehled proměnných, které byli transformovány a typ transformace.

Odebraná letokruhová data byla nalepena ve vodě rozpustným lepidlem Herkules do předem připravených lišt. Poté byla zbroušena na pásové brusce brusným papírem s hrubostí zrna 200. Pro přesnější a snazší konečné odečítání letokruhů byla následně většina vývrtů seříznuta žiletkou značky SOLINGEN a jednotlivé letokruhy zvýrazněny bílou křídou. U druhů, u nichž je hranice mezi jednotlivými letokruhy málo zřetelná (Acer pseudosieboldianum, Cornus kousa), byly odebrané vzorky "zbroušeny" velmi jemným brusným papírem o hrubosti zrna 400. U druhu Acer pseudosieboldianum byl navíc na vývrt nanesen 0,5% roztok toulidinové modře, používající se ke zvýraznění buněčných struktur. V některých případech došlo ke zvýraznění rozdílu mezi jednotlivými letokruhy. Následně byl vzorek opět "vyleštěn" brusným papírem s hrubostí zrna 1000. Připravená letokruhová data byla analyzována na dvou digitálních měřících přístrojích 1) L. KUTSCHENREITER Typ *I*, pod stereomikroskopem značky ARSENAL (letokruhy měřeny od kůry) a 2) TimeTable (odečítací modul ParSer v1.3), pod stereomikroskopem značky Olympus. Oba přístroje odečítají šířky letokruhů s přesností na setinu milimetru. Údaje z 1. přístroje byly zaznamenávány do programu DAS ve formátu .rwl. Poté byla data exportována do formátu Tuscon a importována do programu PAST32 (http://www.sciem.com), kde byla data křížově zdatována a poté exportována do tabulkového formátu. Údaje z 2. přístroje byli měřeny rovnou v programu PAST32, další postup zůstává stejný. Celkově byla změřena délka 36647 letokruhů. Pokud měl jeden jedinec více odebraných vývrtů, tak pro další postup byly tyto hodnoty zprůměrovány, aby ke každému stromu náležela jedna letokruhová série.

Z takto získaných dat byla spočtena procentuální růstová změna (*percent-growth change*) metodou vyvinutou Nowacki & Abrams (1997) podle následující rovnice:

#### $\% GC = [(M_2 - M_1)/M_1] \ge 100$

kde %GC = procentuální růstová změna mezi průměrnou hodnotou šířky letokruhů za předešlých 10 let a následujících 10 let,  $M_1$  = průměr pro předchozích 10 let,  $M_2$  = průměr pro následujících 10 let. Pokud budeme např. chtít zjistit hodnotu %GC pro rok 1980, pak se  $M_1$  = průměr pro léta 1971-1980 a  $M_2$  = průměr pro roky 1981-1990. Vzhledem k tomu, že každá hodnota pro %GC představuje údaje pro 20-ti roční období, tak pro prvních 9 a posledních 10 let údaje nelze spočítat. Jako hranice značící uvolnění byla zvolena hodnota 25% zvýšení růstu. Hodnota %GC byla spočtena pro každý letokruh (mimo konce a začátku jednotlivých sérií) každé série letokruhů. Z důvodu příliš krátké řady hodnot %GC byly do následných analýz zahrnuty pouze stromy s "věkem" (resp. počet změřených letokruhů) ≥30 let. Porost byl následně rozdělen na 6 věkových kategorií: 30-49, 50-69, 70-89, 90-109, 110-129 a  $\geq$  130 let.

Z letokruhových dat byly sestrojeny růstové křivky pro každého jedince, které byly využity k vizuálnímu určení růstového trendu daného jedince. Růstová křivka byla proložena čtvrtým stupněm polynomické funkce pro vyhlazení krátkodobých růstových změn a zachycení průměrného růstového trendu. Při přiřazování růstového trendu byl brán v potaz jak charakter růstové křivky, tak průběh polynomické funkce.

#### 3.2.3 Analýza prostorové struktury

Ze změřených souřadnic byla zhotovena (pro každou plochu) porostní mapa pro vizuální znázornění rozmístění jedinců na ploše pomocí programu DeltaGraph 5.6.2 (http://www.redrocksw.com/deltagraph/windows/index.htm) *Obr. 2, 3* (viz Příloha). Pro zjištění typu (náhodného, pravidelného nebo shlukovitého) rozmístění dřevin v rámci dané plochy byla užita Ripleyho *K(d)* funkce (Ripley 1977):  $K(d) = \frac{1}{n^2} A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{I_d(\delta_{ij})}{w_{ij}}, i \neq j$ ; kde *A* 

je velikost plochy s *n* stromy,  $I_d = 1$  pokud vzdálenost  $\delta_{ij}$  mezi stromem *i* a *j* je menší nebo rovna intervalu *d* a  $w_{ij}$  je vážený faktor upravující okrajový efekt (Haase 1995). Ke konečné analýze byla provedena transformace Ripleyho *K(d)* funkce na *L(d)* funkci, která stabilizuje varianci a zjednodušuje interpretaci (Besag 1977). Rovnice pro spočtení *L(d)* funkce je:

$$L(d) = \sqrt{\frac{K(d)}{\pi}} - d \; .$$

Pro zjištění vztahu velikostně asymetrické kompetice, kdy se přepokládá, že velké stromy získají nepoměrně více zdrojů, především světla, vůči menším sousedním jedincům a potlačí tak jejich růst, což má za následek zvýšenou nerovnost velikostí sousedních jedinců v populaci (Hara 1988), byla spočtena  $K_{mm}(d)$  funkce (Penttinen et al. 1992):  $K_{mm}(d) = (\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}m_i)^{-2}\frac{1}{n^2}A\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}w_{ij}^{-1}I_d(\delta_{ij})m_im_j, i \neq j$ ; kde  $m_{i,j}$  je hodnota zkoumaného parametru (např. DBH) jedince *i*, resp. *j* (vysvětlení zbývajících veličin viz výše). Také výsledná hodnota  $K_{mm}(d)$  funkce byla přepočtena na  $L_{mm}(d)$  funkci:  $L_{mm}(d) = \sqrt{\frac{K(d)}{\pi}} - d$ .

Poslední počítanou prostorovou analýzou, pomocí které se zjišťuje vztah mezi dvěmi předem definovanými skupinami jedinců (např. živý vs. mrtvý) byla dvourozměrná  $K_{12}(d)$ 

funkce (Andersen 1992, Moeur 1993):  $K_{12}(d) = (n_1 n_2)^{-1} A \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} w_{ij}^{-1} I_d(\delta_{ij})$ ; kde  $n_1$  vyjadřuje

počet jedinců v první skupině (např. živý) a  $n_2$  ve druhé skupině (např. mrtvý) (vysvětlení zbývajících veličin viz výše). Opět byla provedena transformace  $K_{12}(d)$  funkce na  $L_{12}(d)$ 

funkci: 
$$L_{12}(d) = \sqrt{\frac{K(d)}{\pi} - d}$$
.

U všech třech výše popsaných funkcí byl proveden Monte-Carlo permutační test (počet permutací = 99), s jehož pomocí byl vytvořen 95% konfidenční interval. Analýza probíhala v rozsahu od 0.5 do 10 m (velikost kroku 0.5 m) nepřesahujícím polovinu velikosti 20 m plochy pro zamezení vlivu okrajového efektu (Haase 1995). Společnou nulovou hypotézou, při testu prostorového rozmístění (K(d) funkce) jedné skupiny/druhu a při porovnání dvou různých skupin jedinců ( $K_{12}(d)$  funkce), je náhodné rozmístění jedinců v rámci plochy. U prostorové velikostní autokorelace ( $K_{mm}(d)$  funkce) jsou velikostní parametry náhodně přiřazovány stromům, jejichž souřadnice se nemění. Všechny 3 výše zmíněné funkce byly spočítány pomocí programu KANAL vytvořeného Luďkem Bercem.

## <u>4. Výsledky</u>

### <u>4.1 Analýza vegetace</u>

Ve všech 44 snímcích (10 x 10 m) jsme dohromady zaznamenali 171 druhů vyšších rostlin. Ve stromovém patře bylo 28 druhů, v keřovém patře 39 druhů a v bylinném 156 (sečtením hodnot dostaneme výrazně vyšší hodnotu než 171, což je způsobeno tím, že se některé druhy vyskytovaly ve více patrech). Z celkového počtu zaznamenaných druhů jich bylo 11 endemických pro Jižní Koreu a některé druhy byly endemické jen pro ostrov Jejudo (např. *Pimpinella hallaisanensis, Leontopodium hallaisanense*). Nejhojněji zaznamenané druhy ve stromovém patře byly: *Quercus mongolica* (ve 22 snímcích), *Acer pseudosieboldianum* (21), *Carpinus tschonoskii* (17), *Hydrangea petiolaris* (16) a *Abies koreana* (15), v keřovém patře: *Taxus cuspidata* (37), *Acer pseudosieboldianum* (19), *Pourthiaea villosa* (16) a *Abies koreana, Prunus maximowiczii* a *Sorbus commixta* (po 15), v bylinném patře: *Asarum maculatum* (39), *Sasa quelpartensis* (36), *Huperzia serrata* (30), *Taxus cuspidata* (26) a *Arisaema ringens* (22).



**Obr. 4** – DCA analýza pro druhy ze všech pater (zobrazeno 26 druhů). *H*, *S* a *T* na konci názvů značí příslušnost k bylinnému (*H*), keřovému (*S*) a stromovému (*T*) patru. *AbieKorS,T-Abies koreana; AcerPseS,T* - Acer pseudosieboldianum; *AgroExaH* - Agrostis exarata subsp. clavata; ArisRinH - Arisaema ringens; AsarMacH - Asarum maculatum; AsarSieH - Asarum sieboldii; CareLanH - Carex lanceolata; CarpLaxT - Carpinus laxiflora; CarpTscT - Carpinus tschonoskii; DaphMacS - Daphniphyllum macropodum; HupeSerH - Huperzia serrata; HydrPetT - Hydrangea petiolaris; LindEryH - Lindera erythrocarpa; ParaAdeH - Parasenecio adenostyloides; PourVilS - Pourthiaea villosa; PrunMaxS,T - Prunus maximowiczii; QuerMonT - Quercus mongolica; SasaQueH - Sasa quelpaertensis; SmilChiH - Smilax china; SorbComS - Sorbus commixta; StyrJapT - Styrax japonica; TaxuCusH,S - Taxus cuspidata

Pomocí analýzy DCA (*detrended correspondence analysis*) byla zjištěna délka gradientu (pro první osu = 4.661), vysvětlená variabilita v druhových datech pro první dvě ordinační osy (1. osa = 13.3%; 2. osa = 4.7%). První dvě ordinační osy DCA jsou vysoce korelovány s proměnnými prostředí (1. osa: r = 0.999; 2. osa: r = 0.967), což ukazuje, že zvolené faktory prostředí silně ovlivňují druhovou různorodost studované vegetace. Na *Obr. 4* je znázorněno 26 druhů ze všech pater, které jsou nejlépe korelovány s 1. a 2. ordinační osou. Vlastnosti prostředí, pokryvnost jednotlivých pater, indexy druhové diverzity a zastoupení životních forem jsou pasivně promítnuty v ordinačním diagramu (*Obr. 5*). Hodnota Shannon-Wienerova indexu diverzity pro jednotlivé podplochy je zobrazena na *Obr. 6*.



**Obr. 5** – DCA analýza znázorňující vztah mezi charakteristikami prostředí, pokryvností jednotlivých pater a zastoupením životních forem. Altitude - Nadmořská výška; C - Celkový obsah uhlíku [%]; Ca - Množství iontů vápníku [ppm]; cations - Celkový počet iontů Mg a Ca; CN - Poměr uhlíku/dusíku; dif. pH - Aktuální pH - výměnné pH; E1 - Pokryvnost bylinného patra [%]; E2 - Pokryvnost keřového patra [%]; E3 - Pokryvnost stromového patra [%]; East - Východ; EpiPhyt - Epifyty; Geophyte - Geofyty; H - Shannon-Wienerův index; HemCryPh - Hemikryptofyty; ChamPhyt - Chamaefyty; J - Ekvitabilita; MegPhaPh - Megafanerofyty; Mg - Množství hořčíkových iontů [ppm]; MicPhaPh - Mikrofanerofyty; N - Celkový obsah dusíku [%]; NanPhaPh - Nanofanerofyty; North - Sever, P - Množství výměnného fosfátu [ppm]; PADI - Potenciální roční přímé ozáření [MJ/cm2]; pHact - Aktuální pH; rock - Pokryvnost kamení [%]; S - Počet druhů; ShruSeed - Semenáčky keřů; ShruTree - Keře > 5 m; skeleton - Skeleton v půdním A horizontu [%]; Slope - Sklon svahu; South – Jih; sumCover - Celková pokryvnost [%]; TherPhyt – Terofyty; thick-a - Tloušťka půdního A horizontu [cm]; thick-ab - Tloušťka půdního A/B horizontu [cm]; TreeSeed - Semenáčky stromů; TreeShru - Stromy v rozmezí 1-5 metrů; West - Západ



Na Obr. 4 – 6 můžeme vidět, jak se v rámci studovaného území mění složení společenstva, zastoupení jednotlivých životních forem, pokryvnosti jednotlivých pater, proměnné prostředí a diverzita podél zkoumaného gradientu nadmořské výšky, který úzce koreluje s 1. ordinační osou. Pro nižší polohy (950-1100 m.n.m.) jsou typické druhy Daphniphyllum macropodum, Lindera erythrocarpa či Styrax japonica (**Obr. 4**). Ve středních až vyšších nadmořských výškách (1100-1400 m.n.m.) převládají Quercus mongolica, Prunus maximowiczii nebo Sasa quelpaertensis a ve vysokých polohách (1400-1800 m.n.m.) Abies koreana, Sorbus commixta nebo Taxus cuspidata (Obr. 4). Různé životní formy reagují na měnící se nadmořskou výšku změnou svého zastoupení ve společenstvu odlišně (Obr. 5). Se zvyšující nadmořskou výškou se zvyšuje podíl chamaefytů, stromů v keřovém patře, geofytů a hemikryptofytů. O něco slabší, avšak stále pozitivní vztah s nad. výškou vykazují semenáčky stromů, terofyty a semenáčky keřů. Naopak negativně korelovány se zvětšující se nad. výškou jsou nano-, mega- i mikrofanerofyty. Méně negativní vztah byl zjištěn u keřů ve stromovém patře a u epifytů. Pokryvnost bylinného a stromového patra se snižuje se zvyšující se nadmořskou výškou stejně jako celková pokryvnost vegetace. Pokryvnost keřového patra se naopak s nadmořskou výškou zvětšuje.



**Obr.** 7 – Znázornění měnící se druhové bohatosti vyjádřené počtem druhů (*number of species*) podél gradientu nadmořské výšky (*altitude*) pro bylinné patro (*Herb layer*), keřové patro (*Shrub layer*), stromové patro (*Tree layer*) a celková druhová bohatost (*Total species richness*). Jednotlivé hodnoty byly proloženy polynomickou funkcí druhého stupně. Dále je zobrazena rovnice regrese a hodnota spolehlivosti *R*.

Druhová bohatost zkoumaného území se zvyšuje s rostoucí hodnotou nad. výšky, což nám ukazuje jak počet jedinců, ekvitabilita, tak Shannon-Wienerův index diverzity (**Obr. 5** a **6**). Zajímavý je negativní vztah druhové bohatosti a zastoupení nanofanerofyt (jedná se především o bambus, konkrétně druh *Sasa quelpartensis*) a megafanerofyt. Dále je druhová diverzita negativně korelována s velikostí zápoje stromového patra, naopak pozitivně s pokryvností keřového patra. Také byla zjišťována druhová bohatost jednotlivých pater a celková druhová bohatost podél gradientu nadmořské výšky (**Obr. 7**). Podél zkoumaného gradientu se počet druhů v bylinném patře zvyšuje, počet keřů zůstává přibližně stejný, početnost druhů ve stromovém patře vykazuje výrazný pokles a celková druhová bohatost se zvyšuje (**Obr. 7**).

Rovněž se měřené charakteristiky prostředí mění podél gradientu nadmořské výšky. Nejvíce pozitivně korelován s nadmořskou výškou je obsah skeletonu v půdním A horizontu, méně potencionální roční přímé ozáření a množství celkového půdního uhlíku a dusíku, které



jsou vzájemně ve velmi těsném vztahu. Negativní vztah vůči nadmořské výšce vykazuje množství celkového půdního fosfátu a iontů Ca a Mg (*Obr. 5*).

Analýza rozmístění hlavních dřevin podél gradientu nadmořské výšky (*Obr. 8*) nám znázorňuje, že se v nižších polohách hojně vykytuje *Daphniphyllum macropodum* (roste pouze v polohách do ± 1000 m.n.m.) a o něco méně *Acer pseudosieboldianum*, jehož zastoupení s rostoucí nadmořskou výškou klesá. Ve středních až vyšších polohách (1100-1600 m.n.m.) je optimum výskytu druhů *Carpinus tschonoskii*, *Quercus mongolica* a *Abies koreana* ve stromovém patře, která je v nejvyšších polohách (nad 1600 m.n.m.) nahrazena jedinci svého druhu v keřovém patře. Společně s jedlí má optimum v těchto polohách *Taxus cuspidata*.

Zkoumané plochy by se daly zařadit do tří různých vegetačních zón. Nejnižší studované plochy od 950 do 1200 m.n.m. (plochy číslo 46,47,48,50 a 51) se dají popsat jako **dubohabřiny**, kde jsou hlavními dřevinami *Carpinus laxiflora* a *Daphniphyllum macropodum*, které jsou ve středních polohách nahrazen druhy *Carpinus tschonoskii* a *Quercus serrata*, který se výše nevyskytuje. Ve vyšších polohách  $\pm$  1300 – 1450 m.n.m. (p.č. 49 a 52) se setkáme se **smíšenými doubravami**, ve kterých dominuje *Quercus mongolica*.

Spolu s ním najdeme v nižších částech smíšených doubrav *Carpinus tschonoskii* a naopak na výše položených místech se objevu *Abies koreana*. Nejvýše položené plochy  $\pm$  1500 – 1800 m.n.m. (p.č. 53, 54, 55 a 56) se vyskytují **jedlové porosty**, ve kterých je dominantní složkou *Abies koreana*. V podrostu najdeme hojněji než v nižších polohách *Taxus cuspidata*.

## 4.2 Analýza disturbancí

Celkem bylo do analýzy disturbancí zahrnuto 408 jedinců, což představuje přes 84% všech dřevin, z kterých byla letokruhová data odebírána (zbývající jedinci byli mladší 30 let). Pro jednotlivé plochy byl počet jedinců následující: 950 m.n.m., p.č. 46 (30 jedinců z 5 druhů), 950 m.n.m., p.č. 51 (35; 8), 1120 m.n.m., p.č. 50 (19; 7), 1130 m.n.m., p.č. 48 (21; 7), 1200 m.n.m., p.č. 47 (15; 4), 1345 m.n.m., p.č. 49 (67; 10), 1415 m.n.m., p.č. 52 (20; 5), 1535 m.n.m., p.č. 53 (41; 5), 1569 m.n.m., p.č. 54 (48; 5), 1730 m.n.m., p.č. 55 (54; 5) a 1770 m.n.m., p.č. 56 (58, 2). Stáří jedinců se pohybovalo od stanovené minimální hodnoty 30 let až po 236 let. Druhy *Carpinus laxiflora* a *C. tschonoskii* byly pro dendroekologické analýzy brány jako *Carpinu sp.*, na ploše č. 46 byly rovněž *Quercus mongolica* a *Q. serrata* zařazeny do jedné skupiny *Quercus sp.* 

Disturbance byly detekovány pro všechny dřeviny, které vykázaly procentuální růstovou změnu (%GC) větší než 25%. Na *Obr. 9* je přehled všech ploch se znázorněnou průměrnou %GC pro všechny druhy dřevin, od kterých byla odebrána letokruhová data alespoň ze 3 jedinců. Vidíme zde, že disturbance byly zaznamenány (překročení 25% hranice pro růstovou změnu) na všech plochách, s výjimkou jedliny 1730 m.n.m. (p.č. 55). Na *Obr. 9* najdeme několik úseků, kdy více druhů vykazuje uvolnění ve stejném období (nejvýraznější je tento jev na ve smíšené doubravě 1345 m.n.m. (p.č. 49), období mezi léty 1940-1950. Ovšem většinou se úseky, kdy byly zjištěny disturbance, mezi jednotlivými druhy liší (*Obr. 9*).

Pro podrobnější informace odpovědí druhů byl porost rozdělen na různé věkové skupiny. Na *Obr. 10* a *11* jsou prezentovány grafy pro tři vybrané druhy: *Abies koreana*, *Quercus mongolica* a *Taxus cuspidata*. Tyto druhy byly vybrány z více důvodů, které ostatní druhy nesplňují: 1) vyskytují se v širším rozsahu nadmořských výšek, 2) vyskytují se většinou v hojnějším počtu, 3) vykazují větší věkovou různorodost a 4) měření šířek letokruhů by mělo být prakticky bezchybné.





Na narozdíl od *Obr. 9* mají jednotlivé křivky na *Obr. 10* a *11* podobné trendy v rámci dané plochy. U *Quercus sp.* v dubohabřině (950 m.n.m., p.č. 46) (*Obr. 10*) vidíme, že dvě nejstarší věkové kategorie (70-89 a 90-109 let) již v desátém roce svého života, resp. v 10. měřeném letokruhu (křivka %GC je počítána až pro 10. měřený rok, viz Metodika), vykazují poměrně velkou hodnotu %GC, zatímco nejmladší skupina (50-69 let) vykazuje v počátku svého růstu záporné hodnoty %GC. Všechny tři věkové kategorie vykazují společný trend v letech 1972-1982, avšak pouze dvě z nich indikují disturbanci v porostu. Také mezi

jednotlivými věkovými kategoriemi najdeme různé odpovědi na disturbance. Tato situace je nejvýraznější u *Taxus cuspidata* v dubohabřinách (950 m.n.m., p.č. 46 a 1130 m.n.m., p.č. 48) (*Obr. 10*) a v jedlinách (1535 m.n.m., p.č. 53, 1569 m.n.m., p.č. 54 a 1770 m.n.m., p.č. 56) (*Obr. 11*). Za pozornost také stojí *Quercus mongolica* v dubohabřině (1130 m.n.m., p.č. 48) (*Obr. 10*), kde všechny věkové kategorie mají stejný trend růstu. Ovšem skupina stromů >130 let na disturbance kolem let 1932 a 1974 reaguje menším zvýšením %GC, na rozdíl od zbylých skupin, které překračují hranici 25%.

Překvapivým zjištěním byl nízký věk *Abies koreana*, která představuje hlavní dominantu jedlových porostů v nejvyšších polohách (*Obr. 11*). Celkově nejpočetnější věkovou kategorií na všech čtyřech plochách byly jedle staré 30-49 let. Méně již bylo jedinců ze skupiny 50-69 let a jedinci staří 70-89 let se vyskytovali ve dvou níže položených plochách jedlin (1535 m.n.m., p.č. 53 a 1569 m.n.m., p.č. 54) stále ještě poměrně hojně, zatímco ve dvou vyšších plochách (1730 m.n.m., p.č. 55 a 1770 m.n.m., p.č. 56) byl jejich počet vzhledem k vysokému zastoupení předchozích dvou skupin velmi malý. Zbylé věkové kategorie, pokud se vůbec vyskytují, jsou reprezentovány 1 až 2 jedinci. Pokud se podíváme pouze na hojněji zastoupené kategorie, tj. pro dvě nižší plochy jedinci se stářím do 89 let a pro dvě výše položené plochy jedici do 69 let, vidíme, že pokud vykazují disturbance, tak pouze v počátcích svého života (s výjimkou skupiny 30-49 na ploše 1730 m.n.m., p.č. 55).



*cuspidata* pro danné věkové kategorie (počet jedinců uveden v závorce za hodnotou věkové skupiny) v plochách (*plot*) č. 53 – 56 (řazeno podle nadmořské výšky = *a.s.l.*). Čárkovaná linie značí 25% hodnotu, která byla stanovena jako hranice, jejíž překročení indikuje disturbanci.

## 4.3 Analýza růstového trendu

Celkově bylo rozlišeno 5 různých typů trendu růstu (*Obr. 12*): 1) sestupný růst, 2) vyrovnaný růst, 3) unimodální růst (jeden vrchol v průběhu růstu), 4) bimodální růst (dva vrcholy během růstu) a 5) nejasný trend růstu. V *Tabulce 3* a *4* je uvedeno procentuální zastoupení jednotlivých typů pro jednotlivé druhy v rámci zkoumaných ploch.



**Tabulka 3** - Přehled četnosti zastoupení jednotlivých růstových trendů. Tučně vyznačena hodnota nejhojněji se vyskytujícího růstového trendu pro daný druh, pokud jedna převažuje. Menším písmem pod tečkovanou čárou jsou druhy, pro které nebyly k dispozici růstové křivky alespoň od 4 jedinců daného druhu. V závorce za názvem druhu je uveden počet jedinců.

nadmořská		Zastoupení jednotlivých růstových trendů [%]					
	druh (počet jedinců)	costuppí	uromoní	iadan urahal	dua urahalu	noiocní	
číslo plochy	arun (pocet jeamea)	růst	růst	růstu	růstu	růst	
cisio pideny		Tust	Tust	Tustu	Tustu	Tust	
	Acer pseudosieboldianum (7)	14	86	-	-	-	
	Carpinus sp. (9)	56	22	-	-	22	
950 m.n.m.	Taxus cuspidata (9)	11	67	-	11	11	
plocha 46	Daphniphyllum macropodum (2)	-	100	-	-	_	
	Quercus mongolica (1)	-	-	100	-	-	
	Quercus serrata (2)	50	50	-	-	-	
	Acer pseudosieboldianum (14)	57	7	29	-	7	
	Daphniphyllum macropodum (8)	25	-	12.5	12.5	50	
	Lindera ervthrocarpa (8)	62.5	25	12.5	-	-	
950 m n m	Carpinus sp. (1)	-	100	-	-	-	
plocha 51	Euonymus oxyphyllus (1)	-	100	-	-	-	
pioena 51	Prunus yedoensis (1)	100	-	-	-	-	
	Quercus serrata (1)	100	-	-	-	-	
	Styrax japonica (2)	100	-	-	-	-	
	Taxus cuspidata (1)	-	-	-	-	100	
	Carpinus sp. (7)	-	29	43	14	14	
	Taxus cuspidata (4)	50	-	25	-	25	
1120 m.n.m.	Acer pseudosieboldianum (1)	-	-	-	-	100	
plocha 50	Lindera erythrocarpa (1)	-	-	-	-	100	
I · · · · ·	Maackia fauriei (3)	67	33	-	-	-	
	Quercus mongolica (2)	50	50	-	-	-	
	$Viburnum\ erosum\ (1)$	-	-	-	100	-	
	Quercus mongolica (11)	64	18	9	9	-	
	Taxus cuspidata (9)	-	67	-		33	
1130 m.n.m.	Acer pseudosieboldianum (1)	-	-	100	-	-	
plocha 48	Carpinus sp. (2)	-	-	50	-	50	
	Cornus kousa (1)	100	-	-	-	-	
	Kalopanax pictus (1)	-	-	100	-	-	
	Maackia jauriei (2)	<u> </u>	30	- 11	-	-	
1200 m.n.m.	Quercus mongolicu (3)	22	-			-	
	<i>Acer pseudosiebolaianum</i> (5)	-	-	67 100	-	-	
procina 17	Taxus cusnidata (1)	-	-	-	-	- 100	
	Abies koreana (10)	50	10	30	_	10	
	Acer pseudosieholdianum (20)	65	5	20	5	5	
	Cornus kousa (10)	60	-	20	10	10	
	Ouercus mongolica (13)	30	8	20	15	15	
1345 m.n.m.	Tarus cuspidata (6)	22	0	23 50	15	13	
plocha 49	Taxus cuspitalia (0)		-	50		1 /	
	Arta almijolia (1)	100	-	-	-	-	
	Erarinus rhynchonhylla (1)	-	100	-	-	-	
	Kalonanar nictus (1)	-	- 100	100	-	-	
	Prunus maximowiczii (3)	100	-	-	-	_	
1415 m.n.m. plocha 52	Ouercus mongolica (14)	65	14	21			
	Abies koreana (1)	100	-	-		-	
	Acer pseudosieholdianum (?)	50	_	-	_	50	
	Cornus kousa (1)	-	100	-	-	-	
	Prunus maximowiczii (2)	-	-	50	50	-	
	Taxus cuspidata (2)	100	-	-	-	-	

**Tabulka 4** - Přehled četnosti zastoupení jednotlivých růstových trendů. Tučně vyznačena hodnota nejhojněji se vyskytujícího růstového trendu pro daný druh, pokud jedna převažuje. Menším písmem pod tečkovanou čárou jsou druhy, pro které nebyly k dispozici růstové křivky alespoň od 4 jedinců daného druhu. V závorce za názvem druhu je uveden počet jedinců.

		Zastoupení jednotlivých růstových trendů [%]					
nadmorska výška a číslo plochy	druh (počet jedinců)	sestupný růst	vyrovnaný růst	jeden vrchol růstu	dva vrcholy růstu	nejasný růst	
	Abies koreana (30)	50	17	27	3	3	
1535 m n m	Sorbus commixta (8)	12.5	25	50	-	12.5	
plocha 53	Taxus cuspidata (8)	25	-	62.5	-	12.5	
protina 00	Aria alnifolia (1)	-	-	-	-	100	
	Prunus maximowiczii (1)	-	-	-	-	100	
	Abies koreana (29)	59	7	31	-	3	
	Prunus maximowiczii (6)	16.5	50	16.5	-	16.5	
1569 m.n.m.	Quercus mongolica (12)	42	33	17	8	-	
plocha 54	Sorbus commixta (8)	50	12.5	-	12.5	25	
	Taxus cuspidata (14)	22	14	50	7	7	
	Magnolia sieboldii (1)	-	100	-	-	-	
1730 m.n.m. plocha 55	Abies koreana (52)	60	17	19	-	4	
	Prunus maximowiczii (6)	-	50	33	-	16	
	Sorbus commixta (2)	50	-	-	-	50	
	Symplocos chinensis (2)	50	50	-	-	-	
	Taxus cuspidata (2)	100	-	-	-	-	
1770 m n	Abies koreana (81)	67	17	12	-	4	
plocha 56	Taxus cuspidata (9)	33.5	11	33.5	-	22	
procente 50	Prunus maximowiczii (3)	-	33	-	-	67	

Pro jednotlivé druhy bylo v rámci všech ploch spočteno procentuální zastoupení jednotlivých růstových trendů (*Tabulka 5*). Pro *Abies koreana, Quercus mongolica* a *Taxus cuspidata* byl převažující sestupný trend růstu (*Tabulka 5*). U *Abies koreana* a *Quercus mongolica* byl druhým nejhojnějším typem unimodální růst následovaný vyrovnaným růstem, zatímco pro *Taxus cuspidata* byl sestupný růst následován nejasným typem růstu, jednovrcholovým růstem a více byl zastoupen také vyrovnaný růst (*Tabulka 5*). Celkově mezi všemi druhy byl nejhojněji zaznamenán sestupný trend růstu. (*Tabulka 5*).

**Tabulka 5** - Přehled četnosti zastoupení jednotlivých růstových trendů u jednotlivých druhů. Tučně vyznačena hodnota nejhojněji se vyskytujícího růstového trendu (pokud jedna převažuje). *Total* = celkové zastoupení pro všechny druhy ve všech plochách

	Zastoupení jednotlivých růstových trendů [%]					počet
druh	sestupný růst	vyrovnaný růst	jeden vrchol růstu	dva vrcholy růstu	nejasný růst	ploch s výskytem druhu
Abies koreana	64	11	20	1	4	6
Acer pseudosieboldianum	31	14	31	1	23	7
Aria alnifolia	50	-	-	-	50	2
Carpinus sp.	9	42	32	2	14	6
Cornus kousa	53	33	7	3	3	3
Daphniphyllum macropodum	13	50	6	6	25	2
Euonymus oxyphyllus	-	100	-	-	-	1
Fraxinus rhynchophylla	-	-	100	-	-	1
Kalopanax pictus	-	50	50	-	-	2
Lindera erythrocarpa	31	13	6	-	50	2
Maackia fauriei	59	42	-	-	-	2
Magnolia sieboldii	-	100	-	-	-	1
Prunus maximowiczii	19	22	17	8	33	6
Prunus yedoensis	100	-	-	-	-	1
Quercus mongolica	50	18	26	5	2	7
Quercus serrata	75	25	-	-	-	2
Sorbus commixta	38	13	17	4	29	3
Styrax japonica	100	-	-	-	-	1
Symplocos chinensis	50	50	-	-	-	1
Taxus cuspidata	34	14	20	2	30	11
Viburnum erosum	-	-	-	100	-	1
Total	37	28	16	6	13	11

## 4.4 Analýza prostorové struktury

Pro souřadnice bází kmenů a středů korun živých jedinců větších než 1,3 metru byla provedena jednosměrná prostorová analýza K-funkcí ke zjištění typu a intenzity rozmístění na škále od 0.5 do 10 m. Ve všech plochách bylo pro souřadnice kmenů odhaleno shlukovité rozmístění jedinců s největší intenzitou na malé vzdálenosti (< 2.5 m) (*Obr. 13 a 14*). Prostorové rozmístění korun bylo vždy méně shlukovité než rozmístění bází kmenů, a to především v listnatých porostech dubohabřin a smíšených doubrav nižších a středních poloh, kde rozmístění korun bylo náhodné s tendencí k pravidelnému oproti shlukovitému u bází kmenů. Shlukovité rozmístění je na některých plochách v celém rozsahu sledovaných vzdáleností (950 m.n.m., p.č. 46 a 1120 m.n.m., p.č. 50), což vyplývá ze značné heterogenity



porostu: nerovnoměrně rozmístěné shluky stromů, obklopené světlinami s hustým podrostem bambusu *Sasa quelpartensis* (*Obr. 13* a *14*).

**Obr. 13** – Výsledky jednosměrné Ripleyho K(d) funkce transformované na L(d) funkci pro všechny druhy (pouze živý jedinci) v plochách (*plot*) č. 46 – 51 (řazeno podle nadmořské výšky = *a.s.l.*). Tenké linie značí 95% konfidenční obálku (získanou z 99 Monte-Carlo permutací), silná linie průběh L(d) funkce. Oblast nad horní konfidenční obálkou značí shlukovité, mezi obálkami náhodné a pod spodním konfidenčním intervalem pravidelné rozmístění jedinců. *Stems* = analýza pro polohu bází kmenů, *Crowns* = analýza pro polohu středu korun, *Distance* = vzdálenost, *n* = počet jedinců, pro které byla funkce počítána



**Obr. 14** – Výsledky jednosměrné Ripleyho K(d) funkce transformované na L(d) funkci pro všechny druhy (pouze živý jedinci) v plochách (*plot*) č. 52 – 56 (řazeno podle nadmořské výšky = *a.s.l.*). Tenké linie značí 95% konfidenční obálku (získanou z 99 Monte-Carlo permutací), silná linie průběh L(d) funkce. Oblast nad horní konfidenční obálkou značí shlukovité, mezi obálkami náhodné a pod spodním konfidenčním intervalem pravidelné rozmístění jedinců. Stems = analýza pro polohu bází kmenů, Crowns = analýza pro polohu středu korun, Distance = vzdálenost, *n* = počet jedinců, pro které byla funkce počítána

Prostorové rozmístění korun na některých plochách vykazuje rovněž shlukovité rozmístění na malé vzdálenosti (plochy č. 46, 47, 48, 50, 52, 53, 54 a 55; *Obr. 13* a *14*). Tato situace je nejvýraznější u jedlových porostů (1535-1730 m.n.m., p.č. 53,54 a 55).



**Obr. 15** – Prostorové autokorelace průměrů kmene v prsní výšce (*DBH*) a výšek stromů (*height*) spočteny pomocí  $K_{mm}(d)$  funkce transformované na  $L_{mm}(d)$  funkci pro všechny druhy (pouze živý jedinci) v plochách (*plot*) č. 46 – 51 (řazeno podle nadmořské výšky = *a.s.l.*). Tenké linie značí 95% konfidenční obálku (získanou z 99 Monte-Carlo permutací), silná linie průběh  $L_{mm}(d)$  funkce. Oblast nad horní konfidenční obálkou značí pozitivní autokorelaci, mezi obálkami je daný znak ve společenstvu náhodně rozmístěn a pod spodním konfidenčním intervalem vykazuje negativní autokorelaci. *Distance* = vzdálenost, *n* = počet jedinců, pro které byla funkce počítána



**Obr. 16** – Prostorové autokorelace průměrů kmene v prsní výšce (*DBH*) a výšek stromů (*height*) spočteny pomocí  $K_{mm}(d)$  funkce transformované na  $L_{mm}(d)$  funkci pro všechny druhy (pouze živý jedinci) v plochách (*plot*) č. 46 – 51 (řazeno podle nadmořské výšky = *a.s.l.*). Tenké linie značí 95% konfidenční obálku (získanou z 99 Monte-Carlo permutací), silná linie průběh  $L_{mm}(d)$  funkce. Oblast nad horní konfidenční obálkou značí pozitivní autokorelaci, mezi obálkami je daný znak ve společenstvu náhodně rozmístěn a pod spodním konfidenčním intervalem vykazuje negativní autokorelaci. *Distance* = vzdálenost, *n* = počet jedinců, pro které byla funkce počítána

Pro průměr kmene v prsní výšce (DBH) a pro výšku jedinců byly spočteny prostorové autokorelace pomocí funkce  $K_{mm}(d)$  transformované na  $L_{mm}(d)$  funkci pro všechny živé jedince (*Obr. 15* a *16*). K negativní korelaci na nejmenších škálách mají blíže šířky než výšky

kmenů. Výraznější negativní autokorelace pro DBH byla zaznamenána v jedlových porostech vyšších poloh, které mají ve srovnaní s dubohabřinami a smíšenými doubravami nižších poloh podstatně vyšší denzitu stromů, a tudíž větší kompetici mezi sousedními stromy. Výšky kmenů nevykazovaly statisticky průkazný rozdíl od náhodného prostorového rozmístění.

Pro jedlové porosty vyšších poloh byla spočtena  $K_{12}(d)$  analýza zjišťující vzájemný vztah dvou skupin stromů: dominantní jedle oproti jedincům všech ostatních druhů přítomných dřevin (*Obr. 17*). Tato analýza byla provedena zvlášť pro soubor všech jedinců (živých i mrtvých) a následně pouze pro živé jedince. Pozitivní asociace na krátké vzdálenosti byla nalezena ve dvou případech (1535 m.n.m., p.č. 53 a 1730 m.n.m., p.č. 55), a to především pokud se analyzovaly živé a mrtvé stromy společně, což indikuje, že jedle i ostatní druhy dřevin mají společnou regenerační niku. Pokles intenzity pozitivní asociace pro živé stromy, tj. po vyloučení mrtvých stromů z nichž přibližně 90% tvoří jedle, naznačuje negativní vliv přítomnosti jedinců ostatních dřevin na přežívání jedle, který vede k prostorovému oddělení (*spatial segregation*) populací v důsledku mezidruhové konkurence. S opačnou situací se setkáváme v jedlovém porostu v nejvyšší nadmořské výšce (1770 m.n.m.). Zde je jedle před mortalitou negativně korelovaná s ostatními dřevinami na vzdálenosti 1.5-2 m, zatímco po mortalitě dochází k poklesu prostorové segregace, což naznačuje, že přežívání jedle bylo více ovlivněno vnitrodruhovou kompeticí než mezidruhovou.



**Obr. 17** – Dvourozměrná  $K_{12}(d)$  funkce transformovaná na  $L_{12}(d)$  funkci zjišťující vztah mezi Abies koreana a ostatními druhy (other species) byla spočtena v plochách (plot) č. 53 – 56 (řazeno podle nadmořské výšky = a.s.l.) jak pro všechny jedince (live + dead individuals) tak pouze pro živé jedince (live individuals). Tenké linie značí 95% konfidenční obálku (získanou z 99 Monte-Carlo permutací), silná linie průběh  $L_{12}(d)$  funkce. Oblast nad horní konfidenční obálkou značí pozitivní vztah mezi stanovenými skupinami, mezi obálkami jsou obě skupiny ve společenstvu náhodně rozmístěny a pod spodním konfidenčním intervalem vykazují negativní vztah. Distance = vzdálenost, počet jedinců je uveden v závorce za jednotlivými skupinami.



**Obr. 18** – Dvourozměrná  $K_{12}(d)$  funkce transformovaná na  $L_{12}(d)$  funkci zjišťující vztah mezi živými (*live individuals*) a mrtvými jedinci (*dead individuals*) všech druhů byla spočtena v plochách (*plot*) č. 53 – 56 (řazeno podle nadmořské výšky = *a.s.l.*). Tenké linie značí 95% konfidenční obálku (získanou z 99 Monte-Carlo permutací), silná linie průběh  $L_{12}(d)$  funkce. Oblast nad horní konfidenční obálkou značí pozitivní vztah mezi stanovenými skupinami, mezi obálkami jsou obě skupiny ve společenstvu náhodně rozmístěny a pod spodním konfidenčním intervalem vykazují negativní vztah. *Distance* = vzdálenost, počet jedinců je uveden v závorce za jednotlivými skupinami.

Pro jedlové porosty byl také zjišťován prostorový vztah živých a mrtvých jedinců pomocí  $K_{12}(d)$  funkce. U tří níže položených ploch byl zjištěn pozitivní vztah mezi mrtvými a živými jedinci na vzdálenosti 0.5-1 m (1535-1730 m.n.m., p.č. 53, 54 a 55), zatímco v jedlovém porostu na horní hranici lesa (1770 m.n.m., p.č. 56) byla prostorová asociace mrtvých a živých jedinců neutrální (*Obr. 18*).

Poslední provedenou analýzou byl test náhodné mortality (*random mortality test*) (Kenkel 1988, Vacek & Lepš 1996) pro jedlové porosty pomocí  $K_{mm}(d)$  funkce (*Obr. 19*), při které byl z populace náhodně odstraňován stejný počet jedinců jako bylo mrtvých stromů. V případě nenáhodné mortality, kdy více stromů odumře v hustších shlucích, je výsledné prostorové rozmístění živých stromů pravidelné, což bylo zjištěno ve dvou porostech (plochy v 1569 a 1730 m.n.m.), s největší denzitou (více než 290 jedinců na 400 m<sup>2</sup> z nichž 21% bylo mrtvých). Porosty kde došlo k samozředění v důsledku intenzivní kompetice se nacházely ve střední části jedlových porostů, zatímco ve dvou okrajových plochách (1535 a 1770 m.n.m., p.č. 53 a 56) nedošlo ke změně v prostorovém rozmístění v důsledku mortality.



## <u>5. Diskuze</u>

#### 5.1 Flóra a vegetace

Hallasan je z biologického pohledu jedinečné území, jelikož zde můžeme najít původní lesní porosty, které vykazují výraznou zonaci podél gradientu nadmořské výšky (Yim et al. 1990). Je to jedno z mála území, kde je dnes možné nalézt dubohařiny, jaké se dříve vyskytovaly v níže položených oblastech jižní části Korejského poloostrova, kde byly prakticky zcela zničeny (všechna větší města jsou situována na původním území těchto lesů) (Kim 1990). Porosty těchto dubohabřin najdeme v nižších polohách Hallasanu, kde ustupuje dub mongolský teplomilnějším druhům jako je *Quercus serrata*, *Carpinus cordata* a *C. laxiflora*. Řadí se do asociace *Saso-Carpinetum laxiflorae* s těžištěm rozšíření v nadmořských výškách od 800 do 1200 m.n.m. (Yim et al. 1990). Typickými zástupci stromového patra je stálezelené *Daphniphyllum macropodum* spolu s opadavými druhy jako *Carpinus laxiflora*, *Lindera erythrocarpa*, *Quercus serrata* a *Styrax japonica*. Keřovému patru dominují *Ilex crenata* a *Taxus cuspidata*. Bylinné patro není příliš bohaté kvůli hustému podrostu bambusu *Sasa quelpartensis*.

Ve středních nadmořských výškách (1200-1400 m.n.m.) se můžeme setkat se skupinou *Hepatico-Quercetum mongolicae* (Yim et al. 1990). Jedná se o přechodové společenstvo smíšených doubrav mezi výše popsanými dubohabřinami a jedlovými porosty, které rostou ve vyšších nadmořských výškách. Zde je již ve stromovém patře hojně zastoupen *Quercus mongolica* spolu s *Acer pseudosieboldianum* a *Carpinus tschonoskii*. Rovněž zde již nalezneme *Abies koreana*. Hojně se zde vyskytuje liána *Schizophragma hydrangeoides*. Keřové patro tvoří především *Cornus kousa* a *Taxus cuspidata*. V bylinném patře opět převažuje *Sasa quelpartensis* a najdeme zde i další druhy jako *Asarum maculatum* či *Disporum smilacinum*.

V nejvyšších polohách vulkánu Hallasan (1400-1900 m.n.m.) jsou porosty *Quercus mongolica* nahrazeny jehličnany s dominancí *Abies koreana*, která tvoří široký pás a horní hranici lesa společně s dalšími dřevinami keřového a stromového patra jako *Betula ermanii*, *Prunus maximowiczii*, *Rhododendron mucronulatum var. ciliatum*, *Sorbus commixta*, a *Taxus cuspidata* (Song 1991, Kang et al. 1997). V pestrém bylinném patře rostou *Asarum sieboldii*, *Ciracaea alpina*, *Maianthemum bifolium*, *Ligularia fischerii* a méně *Sasa quelpartensis*. Toto jedlové společenstvo se řadí do skupiny *Saso-Abietum koreanae* (Yim et al. 1990).

Ve studovaných lesních porostech bylo dohromady zaznamenáno 171 druhů vyšších rostlin. Ve stromovém patře bylo 28 druhů, v keřovém patře 39 druhů a v bylinném 156 druhů. Nakai (1952) uvádí pro korejskou flóru 4196 druhů, 223 čeledí, 968 rodů, z nichž 1116 druhů bylo endemických pro danou oblast. Recentnější práce (Lee 1982) uvádějí 4164 druhů, 170 čeledí, 897 rodů a z toho pouze 407 druhů endemických. Ve studovaných lesních společenstvech v národním parku Hallasan bylo nalezeno 11 druhů, z možných 75 (Kong & Watts 1993), které jsou endemické pro Korejský poloostrov včetně přilehlých ostrovů (*Abies koreana, Asarum maculatum, Berberis amurensis v. quelpaertensis, Carex erythrobasis, Carex gifuensis, Dryopteris fragrans, Geranium shikokianum, Hepatica insularis, Leontopodium hallaisanense, Pimpinella hallaisanensis a Prunus yedoensis). Dominantní dřevinou horských smíšených doubrav je Quercus mongolica, který se vyskytuje v širokém rozsahu nadmořských výšek. Rovněž má široký areál výskytu, můžeme ho nalézt v horských oblastech celého Korejského poloostrova, dále pokrývá rozsáhlá území v severovýchodní Číně (Mandžusko), v Rusku od Vladivostoku po řeku Amur (Šikote-Alin) a rovněž se vyskytuje v severním Japonsku (Hokkaido, Honshu).* 

Lesní porosty na gradientu nadmořské výšky vykazují velice rozdílnou druhovou bohatost. Minimálně bylo zaznamenáno 13 a maximálně 48 druhů v ploše o velikosti 10 x 10 m. Druhová bohatost stoupá s nadmořskou výškou, nicméně tento vztah neplatí pro druhovou bohatost jednotlivých vegetačních pater. Zatímco v bylinném patře můžeme směrem se vzrůstající nadmořskou výškou zaznamenat více druhů, v keřovém patře zůstává počet druhů přibližně stejný a ve stromovém patře klesá. Klesající množství druhů stromového patra podél gradientu nadmořské výšky bylo popsáno v různých pohořích (Kessell 1979, Whittaker 1956, Holdridge et al. 1971). Celkový počet druhů se podél gradientu nadmořské výšky zvětšuje. Nezvyklý trend lze vysvětlit vysokým zastoupením bambusu Sasa quelpartensis na všech plochách mimo dvou nejvýše položených, které rovněž vykazují největší druhovou bohatost. Vlivem bambusu rodu Sasa na druhouvou bohatost a regeneraci lesních porostů se zabývá mnoho prací, např. Makita (1997), Takahashi & Kohyama (1999), Abe et al. (2002). Bambus Sasa quelpartensis roste velkoplošně a tvoří zapojený porost vysoký kolem 60 cm. Jedná se o monokarpický druh, který po vykvetení odumře, často na rozsáhlých plochách. Před hromadným kvetením se relativní osvětlenost pod zápojem bambusu pohybuje okolo 4-5% (Makita 1997). Sasa quelpartensis patří v rámci životních forem do skupiny nanofanerofyt a v našich datech tvoří převážnou část v zastoupení této životní formy, která je negativně korelovaná jak s nadmořskou výškou, tak všemi zjišťovanými indexy diverzity. Bambus je citlivý na vymrzání, proto jeho výšková hranice může být dána nízkými teplotami na konci vegetační sezóny a začátkem zimy (Narukawa & Yamamoto 2002) a promrzáním půdního profilu. *Sasa* tvoří mělký kořenový systém, který je kompenzován rozsáhlým systémem oddenků, který se tvoří v husté síti pod povrchem půdy do hloubly 20 cm. Hustý podrost bambusu tedy najdeme na hlubších půdách s menším obsahem skeletu.

Jednotlivé životní formy rostlin lze popsat jako skupinu rostlin s adaptací na podobné ekologické podmínky (Lande 1982, Mera et al. 1999). V důsledku toho může být kompetice o zdroje intenzivnější uvnitř dané životní formy než mezi rozdílnými funkčními typy (Walker 1992, Pausas & Austin 2001). Výsledky prezentované v této práci ukazují, že podél gradientu nadmořské výšky se mění zastoupení jednotlivých životních forem odlišně. Zatímco se podíl chamaefytů, stromů v keřovém patře, geofytů, hemikryptofytů, semenáčků stromů, terofytů a semenáčků keřů zvětšuje se zvyšující se nadmořskou výškou, tak nano-, mega-, mikrofanerofyty, keře ve stromovém patře a epifyty jsou se stanoveným gradientem negativně korelovány. Pozitivní vztah tedy vykazují životní formy, které mají dokonalejší ochranu obnovovacích orgánů (Wang et al. 2002).

Nadmořská výška má na změnách ve složení zkoumaného společenstva největší podíl. Ovšem i ostatní charakteristiky prostředí mají vliv na strukturu a druhové složení porostu (skeleton a tloušťka půdních horizontů). Za pozornost stojí zvyšující se podíl uhlíku a dusíku v půdě podél gradientu nadmořské výšky. Knoepp & Swank (1998) dochází ke stejným výsledkům a vysvětlují tento jev větší rychlostí mineralizace ve vyšších nadmořských výškách. Rovněž měnící se množství kationtů a různé hodnoty pH ovlivňují často druhové složení stromového patra (Van Breemen 1997, Jeong et al. 1997, Finzi 1998).

## 5.2 Analýza disturbancí

Při studiu disturbancí pomocí letokruhových dat je zásadní otázkou výška prahové hodnoty značící uvolnění radiálního růstu a časový interval, pro který bude tento údaj počítán. V předložené práci byla použita metoda podle Nowacki & Abrams (1997), kde 25% růstová změna pro srovnávané desetileté úseky je brána jako hranice indikující disturbanci v okolí zkoumaného jedince. Desetiletý interval byl zvolen, jelikož je dostatečně dlouhý na to, aby odfiltroval krátkodobé změny v růstu způsobené vlivem klimatu (Leak 1987), a zároveň je dost dlouhý pro zachycení střednědobých změn způsobených narušením porostu (Nowacki & Abrams 1997). Přestože může být hranice 25% pro detekování disturbancí nízká, je zřejmě v současnosti nejčastěji používanou metodou mezi dendroekology (Nowacki & Abrams 1997, Abrams et al. 1999, Rentch et al. 2002, Winter et al. 2002, Rentch et al. 2003, Rozas 2003,

Rubino & McCarthy 2004, Bouriaud & Popa 2007). Stanovená hranice je dokonce v některých případech příliš vysoká k detekování uvolnění porostu vlivem korunové disturbance. Například Šamonil et al. (2009) stanovil hranici uvolnění pro buk Fagus sylvatica na základě známých disturbancí na 12%, tedy 2x menší hodnotě než která je použita v předkládané práci. Jediným problematickým bodem této analýzy je klesající schopnost stromů s narůstajícím věkem reagovat na disturbance (Black & Abrams 2004). Ovšem je prakticky nemožné vyvinout metodu, která by podchytila celkovou variabilitu vykazovanou jednotlivými stromy v průběhu jejich života (Nowacki & Abrams 1997). Využití jednotné metody se stejnou hladinou má ovšem četné výhody, např. můžeme takto eliminovat rozdíly mezi věkovými a velikostními třídami a také nám umožňuje lepší srovnání jednotlivých disturbancí v průběhu všech fází života stromu (Black & Abrams 2004). Stanovení jednotné hranice pro uvolnění rovněž ulehčuje přímé srovnání disturbanční historie mezi různými oblastmi. Nowacki & Abrams (1997) definují několik obecných principů odpovědí druhů na uvolnění porostu: 1) stromy s menší korunou a stromy v podrostu reagují na uvolnění v podrostu více než stromy s větší korunou či stromy horní etáže (Minckler 1967b), 2) vystavení většímu gapu vyvolává větší růstovou odpověď než přítomnost malého gapu (Lamson et al. 1990), 3) u pomalu rostoucích stromů je výraznější růstová odpověď než u rychle rostoucích stromů (Schlesinger 1978) a 4) mladé a tenké stromy reagují výrazněji než starší nebo větší stromy (Minckler 1967a). Využití této metody však neslouží k pouhému určení času, kdy proběhlo narušení v porostu. Daná metoda nám umožňuje lépe porozumět celkové dynamice porostu.

Z výsledků předkládané práce je patrné, že různé druhy vykazují disturbanci okolního porostu v různou dobu a s různou intenzitou. Tento jev je odrazem různé ekofyziologie druhů a dosažením různých výšek porostu jednotlivými druhy. Následkem toho je, že při částečném uvolnění horního patra stromy v korunovém zápoji, které se vyskytují vedle vzniklého gapu, na tuto disturbanci téměř nereagují, zatímco jedinci, kteří byli do té doby v podrostu, reagují výrazným navýšením %GC, avšak ještě menší jedinci vyskytující se pod předchozí skupinou nemusí opět na uvolnění vůbec zareagovat, protože jsou stále silně zastíněni.

Světlomilné druhy mohou růst pod zápojem pouze omezenou dobu (Frelich 2002). Ve smíšených doubravách tvoří vrchní korunový zápoj především druhy *Quercus mongolica*, *Carpinus laxiflora* a *C. tschonoskii*. U těchto druhů lze očekávat spíše jedno výrazné období uvolnění růstu s velkou hodnotou procentuální změny v počátku života, která značí nástup do korunového patra. Další fáze uvolnění by měly dosahovat nižších hodnot. Křivky procentuální růstové změny u těchto druhů naznačují takovýto průběh (*Obr. 9*), i když zde může být situace zkreslena zprůměrováním křivek různě starých stromů, které se dostávaly do korunového zápoje v odlišnou dobu. U druhu *Quercus mongolica* nám zmíněny předpoklad lépe charakterizuje analýza jednotlivých věkových kategorií (*Obr.* 10). V rámci dané věkové kategorie vždy platí, že první zaznamenané uvolnění je zároveň nejvýraznější. Jedinou výjimkou je plocha v dubohabřinách (1130 m.n.m.), u níž bylo první uvolnění ve věkové kategorii nad 130 let menší než následující, a pro věkovou kategorii 110-129 let, kde byly menší první dvě hodnoty %GC než třetí. Pro věkovou kategorii stromů starších než 130 let nám druhé, výraznější uvolnění s největší pravděpodobností indikuje nástup do korunového zápoje. První zaznamenané uvolnění mohlo ve výraznějším růstu "zabrzdit" více faktorů, např. zranění způsobené okusem, napadení hmyzem, výrazně nepříznivé klimatické podmínky nebo jednoduše nebyl vzniklý gap dostatečně velký, aby umožnil větší vzestup. Rovněž pro věkovou kategorii 110-129 let značí pravděpodobně až třetí uvolnění nástup do korunového patra. Ve většině případů u světlomilných druhů v našich datech je hodnota značící nástup do korunového zápoje větší než 100%. Právě tato hodnota byla stanovena v práci Lorimer & Frelich (1989) jako stav, kdy strom přechází z podrostu do korunového zápoje.

Naopak stínomilné dřeviny, které dokážou žít ve fázi zastínění až 300 let (Frelich & Lorimer 1991), mohou vykazovat během svého růstu různě silné disturbance a větší frekvenci jejich výskytu. V našem případě by se jednalo především o *Acer pseudosieboldianum*, který jen vzácně dosáhne vrchního patra porostu a většinou žije pod korunovým zápojem světlomilných dřevin. Podobně se chová *Taxus cuspidata*, který nikdy nedosahuje stromového patra, ať už se jedná o smíšené doubravy, jedliny či přechodové společenstvo. Na *Obr. 9-11* můžeme vidět, že zmíněné druhy vykazují větší počet disturbancí a největší hodnota uvolnění není nutně v počátku růstu. Opět má v této situaci větší výpovědní hodnotu *Obr. 10* a *11*, kde je druh *Taxus cuspidata* rozdělen na věkové kategorie a dochází tak ke zprůměrování pouze přibližně stejně starých jedinců.

Zajímavá situace je u *Abies koreana*, která v přechodovém společenstvu (1345 m.n.m.) nedosahovala korunového patra, byla tedy vystavena stejným podmínkám jako stínomilné dřeviny. Dokonce starší stromy (> 130 let) měly několik fází uvolnění, což je typické pro stínomilné dřeviny, jak je popsáno výše. Ovšem v jedlových porostech vyšších poloh tvoří *Abies koreana* korunový zápoj a vykazuje trendy typické pro světlomilné dřeviny. Výjimkou je věková skupina 110-129 let na ploše v 1569 m.n.m. tvořená pouze jedním stromem, který má v počátku svého růstu výraznou fázi uvolnění, indikující nástup do korunového patra, ovšem k ještě výraznějšímu uvolnění dochází ke konci měřeného období. Zvýšený radiální růst sice kolem roku 1984 vykazují všechny věkové kategorie, avšak pouze

zmíněná skupina přesahuje prahovou hodnotu 25%. To je možné vysvětlit např. korunovým zlomem v minulosti, kdy při následném uvolnění porostu se růst výrazně navýšil, takže se nová koruna opět dostala nad menší jedince, stejně tak se může jednat o růstovou anomálii daného jedince.

Překvapivým zjištěním byl nízký věk jedlových porostů, resp. jejich dominanty *Abies koreana*. Nejpočetnější věkovou kategorií zde byly jedle staré 30-49 let. Méně již bylo jedinců ze skupiny 50-69 let. Jedinci staří 70-89 let se vyskytovali ve dvou níže položených plochách (1535 a 1569 m.n.m.) stále ještě poměrně hojně, zatímco ve dvou vyšších plochách (1730 a 1770 m.n.m.) byl jejich počet vzhledem k vysokému zastoupení předchozích dvou skupin velmi malý. Zbylé věkové kategorie, pokud se vůbec vyskytují, jsou reprezentovány jedním až dvěma jedinci. Při bližším prozkoumání hojně zastoupených kategorií vidíme, že pokud vykazují výskyt disturbancí, tak pouze v počátcích růstu. To, že se disturbance vyskytují pouze v počátku u celé věkové skupiny, nebo se nevyskytují vůbec, může indikovat velkoplošnou disturbanci, po které zůstalo pouze několik jedinců a nově nastupující generace má ideální světelné podmínky (Frelich 2002).

Různé dřeviny vykazují disturbanci okolního porostu v různou dobu svého života a s různou intenzitou. Jak ovšem vysvětlit rozdílnost v odpovědích na uvolnění porostu mezi jednotlivými věkovými kategoriemi v rámci jednoho druhu? Nejvýraznější jsou tyto odlišnosti u druhu Taxus cuspidata. Například v dubohabřinách (950 m.n.m.) můžeme u tisu rozeznat čtyři disturbance v letech 1906-1926, 1932-1942, 1963-1973 a poslední kolem roku 1994. Ovšem věková kategorie 110-119 let tvořená jediným zástupcem reaguje na první dvě uvolnění porostu oproti ostatním skupinám se zpožděním. Tato zpožděná reakce může být způsobena tím, že v době uvolnění je daný jedinec stále zastíněný. Taxus má díky své plasticitě možnost uniknout zastínění pomocí bočních větví, které později nahradí hlavní vrchol a vykazuje tedy disturbanci s určitým časovým odstupem. Dalším možným vysvětlením je, že daný jedinec nebyl vůbec ovlivněn disturbancemi, které indikují ostatní jedinci a jím vykázané uvolnění porostu se naopak týkalo jen okolí tohoto jedince (např. vývrat sousedního stromu). V tomto konkrétním případě je vzhledem k tomu, že ostatních 8 jedinců vykazuje jednotný trend, první vysvětlení pravděpodobnější (na ploše 20 x 20 m je 8 jedinců jednoho druhu již poměrně reprezentativní vzorek). Ovšem v dubohabřině (1130 m.n.m., p.č. 48) je již pravděpodobnější druhé vysvětlení. Stejná situace je u tohoto druhu v jedlových porostech (1535 m.n.m., p.č. 53, 1569 m.n.m., p.č. 54 a 1770 m.n.m., p.č. 56).

Pro určení frekvence disturbancí v minulosti je třeba brát v potaz, že stromy, jejichž růst nebyl potlačen zastíněním, mají větší šanci na přežití než zastíněné stromy, a zároveň tito

jedinci nemusí zachytit disturbance tak, jako zastínění jedinci, kteří byly již z populace kompeticí eliminováni (Antos & Parish 2002). Z tohoto důvodu byla frekvence disturbancí zjišťována pro posledních 100 let, kde máme často k dispozici údaje od více druhů či více věkových skupin. Pro dubohabřiny, smíšené doubravy a dvě níže položené plochy jedlin se obecně frekvence distrubancí pohybuje v rozmezí 10-30 let. K podobným výsledků dochází Abrams et al. (1999), kdy 25-35% stromů vykazuje uvolnění zhruba každých deset let. Výsledky Cao & Ohkubo (1999) se naopak přiklánějí k horní hranici frekvence výskytu disturbancí, tedy kolem 30 let. Pro výše položené jedliny (1730 a 1770 m.n.m.) je však situace poněkud odlišná. *Abies koreana* v těchto dvou plochách nevykazuje žádné uvolnění porostu. Pokud se podíváme na dvě nejhojněji zastoupené věkové kategorie (30-49 a 50-69 let), tak na ploše 1730 m.n.m. (p.č. 55) vykazují obě skupiny uvolnění na počátku svého růstu a skupina 30-49 let také na jeho konci, zatímco v 1770 m.n.m. již pouze skupina 50-69 let vykazuje slabé uvolnění na počátku růstu a nejmladší věková kategorie nevykazuje žádné uvolnění. Na základě těchto informací můžeme dojít k závěru, že v těchto porostech se disturbance vyskytují s menší frekvencí než v nižších polohách.

Výše popsané informace využijeme také k popisu intenzity disturbancí v jednotlivých porostech. V porostech s častým výskytem zaznamenaných disturbancí (950-1569 m.n.m.) jsou tyto narušení porostu malého rozsahu (vývrat jednotlivých stromů či malé skupiny stromů o velikosti 100-200 m<sup>2</sup>), tedy menšího rozsahu než velikost zkoumaných ploch (400 m<sup>2</sup>). Malá velikosti gapů, jejichž vznik je většinou způsobený větrem, byla hojně zaznamenána v temperátních lesích. Cao & Ohkubo (1999) hovoří o tom, že v temperátních lesích centrálního Japonska výrazně převládají malé gapy. Kramer et al. (2001) na Aljašce zjistili, že většina disturbancí byla v rozsahu do 300 m<sup>2</sup>, McCarthy & Weetman (2006) v Kanadě jako převládající velikost gapů uvádí hodnotu menší než 200 m<sup>2</sup> a Lima & Moura (2008) uvádí, že v jihovýchodní Brazílii jsou prakticky všechny gapy do velikosti 150 m<sup>2</sup>. Jiná je ovšem situace v nejvýše položených jedlinách na studovaném svahu. Tyto téměř stejnověké porosty, které vykazují uvolnění prakticky jen v počátcích růstu, měly od počátku svého života ideální světelné podmínky. Disturbance v těchto porostech tedy probíhají s menší frekvencí, ovšem s větší intenzitou, kdy disturbance zasáhne rozsáhlejší území než zkoumaných 400 m<sup>2</sup>. Takovéto zjištění by podporovalo práci Kang et al. (1997), kde je zmíněno pozorovaní synchronní regenerace u druhu Abies koreana právě z nejvýše položených porostů jedlin na Hallasanu. Tento jev, který se nazývá "wave regeneration" je znám u porostů jedlí z Japonsku a USA (např. Kimura 1982, Moloney 1986).

Další provedenou metodou ke zjištění historie růstu pomocí letokruhových dat bylo zjištění trendu růstu u jednotlivých dřevin. V našich datech bylo rozlišeno 5 skupin růstu: 1) sestupný růst, 2) vyrovnaný růst, 3) unimodální růst (jeden vrchol v průběhu růstu), 4) bimodální růst (dva vrcholy během růstu) a 5) nejasný trend růstu. Nejhojněji byl mezi 484 jedinci z 21 druhů zaznamenán sestupný růst (37%), následovaný vyrovnaným trendem růstu (28%), růstem s jedním vrcholem (16%), nejasným růstem (13%) a nejméně se vyskytoval bimodální růst (6%). Sestupný a vyrovnaný trend růstu mělo celkem 65% jedinců. Tyto dva trendy nám značí, že růst takovýchto jedinců nikdy neprošel fází potlačení růstu vlivem kompetice (Frelich 2002). Tento fakt potvrzují i naše data, kdy u světlomilných dřevin Quercus mongolica či Carpinus sp. tyto dva trendy převládají. Ovšem rovněž dřeviny rostoucí v podrostu vykazují oba tyto dva trendy růstu nemalou měrou, např. Taxus cuspidata (48%). Můžeme tedy říci, že sestupný či vyrovnaný trend růstu vykazují jedinci rostoucí po celý svůj život zhruba ve stejných světelných podmínkách. Oba dva tyto trendy růstu byly hojně zaznamenány ve stejnověkých porostech a v gapech v rámci různověkého lesa (Hough & Forbes 1943, Frelich & Lorimer 1991), tedy ve stejných podmínkách jako u studovaných porostů na Hallasanu. Unimodální a bimodální růst byl dohromady zaznamenán u 22% jedinců. Tento trend vykazují jedinci, kteří reagují na uvolnění porostu zvýšeným radiálním přírustem, který se projevuje jako vrchol na růstové křivce u unimodální odpovědi, popř. dva vrcholy u bimodální odpovědi. Tito jedinci prošli fází potlačení růstu nedostatečnými světelnými podmínkami. Tento typ růstu je také v literatuře hojně zaznamenáván (Marshall 1927, Lorimer & Frelich 1989). V dlouhověkém lesním společenstvu na ostrově Hokkaido se dokonce tento druh odpovědi vyskytoval nejhojněji (Abrams et al. 1999). Posledním zaznamenaným typem růstu je nejasný růstový trend (13%), který nevykazuje ani jednu z výše popsaných možností a nejčastěji je zastoupen neustále se zvyšujícími letokruhy. Tento trend většinou v našich datech vykazují mladí jedinci, u kterých pravděpodobně později nastane změna a rychlost růstu začne klesat. Obecně je s nejasným typem růstu problém v tom, jak jej interpretovat. Jedinou věcí, kterou víme o takovýchto jedincích s jistotou, je, že pokud se jedinec vyskytoval v době odběru letokruhů v korunovém patře, musel v něm také být v době kdy vykazuje nejvyšší hodnotu šířky letokruhů (Frelich 2002).

Biologické procesy, jako je regenerace porostu, jeho vývoj, kompetiční procesy či citlivost na faktory prostředí, mohou způsobit prostorovou heterogenitu porostu (Sterner et al. 1986, Vacek & Lepš 1996, Hou et al. 2004). Analýza prostorové struktury lesního porostu nám dává užitečnou informaci o ekologických procesech v daném lese (Kenkel 1988, Hou et al. 2006).

Po celé délce zkoumaného gradientu na vulkánu Hallasan byly báze kmenů více shlukovitě rozmístěny než koruny, které byly pravidelněji rozmístěné, především v dubohabřinách a smíšených doubravách. Výrazné shluky kmenů na malé škále jsou způsobeny především polykormony, či shluky jedinců na malém prostoru, jelikož hustý podrost bambusu neumožňuje dostatečnou regeneraci dřevin ze semenáčků. Abe et al. (2002) dokazuje, že vliv porostu bambusu na regeneraci stromů je větší než vliv korunových světlin, jak tomu bývá v porostech bez bambusu. Pravidelnější rozmístění korun nám jen potvrdilo předpoklad, že koruny se snaží v prostoru pravidelně rozptýlit, aby tak mohly uniknout kompetici o světlo (Canham et al. 2004). Pro dubohabřiny a smíšené doubravy je ovšem tento jev více patrný, než pro jedlové porosty, v kterých koruny vykazují podobně jako báze kmenů shlukovité rozmístění. V případě *Abies koreana* je shlukovitá distribuce korun zapříčiněna fyziologickým omezením růstu této dřeviny. Jedle, na rozdíl od většiny listnatých druhů dřevin, nemůže vytvořit z boční větve, v místě s lepšími světelnými podmínkami náhradní vrchol, proto je tedy v jedlových porostech prostorové rozmístění bází kmenů a středů korun podobné.

Prostorové autokorelace průměrů a výšek ukázaly více negativní vztah u DBH než u výšek na malých vzdálenostech. Toto rozložení může být způsobeno kompeticí o světlo. Situace často vypadá tak, že ve shluku jedinců je jeden dominantní strom. Ostatní jedinci, kteří začali růst v jeho okolí (např. jsou všichni součástí jednoho polykormonu), mají omezený přístup ke světla. Zastínění jedinci tedy budou investovat více do výškového růstu, než do tloušťkového, aby se dostali do vrchního korunového patra, kde jsou optimální světelné podmínky. Po dosažení korunového zápoje může strom opět investovat více do tloušťkového růstu. Tímto způsobem tedy vzniká rozdílnost v průměru jedinců a zároveň srovnání výšek v porostu. Můžeme si také všimnout toho, že u jedlových porostů je výraznější negativní autokorelace pro DBH než u dubohabřin a smíšených doubrav. Tento fakt je způsoben větší denzitou stromů v jedových porostech a tudíž větší kompeticí mezi sousedními stromy. Vztah mezi tloušťkovým a výškovým růstem byl hojně studován v různých oblastech

a vykazuje prakticky vždy popsané trendy (Rich et al. 1986, Sumida et al. 1997, Henry & Aarssen 1999, Doležal et al. 2006).

V jedlových porostech byl zjišťován vztah mezi dominantním druhem těchto porostů, tedy Abies koreana, a všemi ostatními jedinci zahrnutými do jedné skupiny. Analýza byla provedena zvlášť pro živé a mrtvé jedince a poté pouze pro živé jedince. Na ploše 1569 m.n.m. (p.č. 54) bylo rozmístění jedinců dvou stanovených skupin v obou případech nezávislé. Můžeme si zde všimnout, že obě dvě skupiny vykazují přibližně stejný počet mrtvých jedinců. Na ostatních plochách se již situace odlišná. Mortalita ve zbývajících plochách jedlin je prakticky způsobena pouze vymíráním jedlí. Plochy 1535 a 1730 m.n.m. vykazují na malé vzdálenosti pozitivní vztah mezi oběma skupinami, což nám indikuje společnou regenerační niku obou skupin (Tilman & Kareiva 1997). Při analýze pouze živých jedinců je však tento vztah o poznaní slabší, než pokud byli zahrnuti i mrtvý jedinci. Tento stav, kdy po oddělení mrtvých jedinců, kteří jsou tvořeni prakticky jen jedinci z jedné skupiny, a vztah mezi skupinami je poté více náhodný, je s největší pravděpodobností způsobený mezidruhovou kompeticí. Jedinci ostatních druhů negativně ovlivňují přežívání jedle, a dochází tak l prostorovému oddělení obou skupin (spatial segregation). Tento jev byl popsán např. v Pacala (1997) či Doležal et al. (2004b). Naopak na nejvýše položené ploše jedlin (1770 m.n.m., p.č. 56) jsou na vzdálenosti 1.5-2 m skupiny negativně korelovány. Po odebrání mrtvých jedinců (opět prakticky jen Abies koreana) jsou jedinci obou skupin rozmístěni náhodně. Tato situace může být způsobena silnější vnitrodruhovou kompeticí u Abies koreana.

Porosty jedlin byly dále rozděleny na živé a mrtvé jedince a byla testována mortalita jedinců a byl zjišťován vztah těchto dvou skupin pomocí  $K_{12}(d)$  funkce. U nejvýše položené plochy 1770 m.n.m prostorové rozmístění živých a mrtvých jedinců nevykazovalo žádný vztah. U třech níže položených ploch jedlin byla prokázána na malé škále (< 1m) pozitivní prostorová asociace mezi těmito dvěma skupinami. Mortalita v těchto porostech do vzdálenosti 1m je tedy způsobená kompetičním vyloučením sousedních jedinců. Dochází zde tedy k samozřeďování porostu. Rozas & Prieto (2000) rovněž dokumentovali v severním Španělsku mortalitu způsobenou kompeticí okolních jedinců v porostech opadavého lesa s dominancí *Fagus sylvatica*.

Pro stejné porosty byl proveden test náhodné mortality pomocí  $K_{mm}(d)$  funkce (Kenkel 1988). Plochy jedlin 1535 a 1770 m.n.m., které představují okrajové části zkoumaného jedlového porostu nevykazují na hustotě závislou mortalitu. Jiná situace je na plochách 1569 a 1730 m.n.m., kde menší pravděpodobnost přežití měli jedinci v hustších shlucích porostu.

Živí jedinci mají mezi sebou negativní vztah, zatímco mrtví jedinci vztah pozitivní. Zajímavá je odlišnost mezi jednotlivými plochami, kdy krajní plochy vykazují jiný trend, než zbylé dvě plochy. Vacek & Lepš (1996) rovněž dochází ke zjištění, že okrajové plochy zkoumaného areálu smrku ztepilého podél gradientu nadmořské výšky reagují odlišně od zbytku ploch.

## <u>6. Závěr</u>

Zpracováním dat získaných v lesních porostech ostrova Hallasan v Jižní Koreji se podařilo získat následující výsledky:

- Druhová bohatost studovaných lesů se zvyšuje podél gradientu nadmořské výšky. Největší vliv na druhovou diverzitu má hustý porost bambusu.
- Podél gradientu nadmořské výšky se zastoupení jednotlivých životních forem mění různě.
- 3) Byly vylišeny dva hlavní typy dynamiky disturbancí lesních společenstev. V lesích do ~1600 m.n.m. se distrubance vyskytují pravidelně v rozsahu 10-30 let s malou intenzitou (~100-200 m<sup>2</sup>), zatímco v porostech nad 1700 m.n.m. se disturbance vyskytují s menší frekvencí, ale jsou většího rozsahu > 400 m<sup>2</sup>.
- Většina jedinců se vyskytuje v prostředí se stejnými světelnými podmínkami po celý svůj život.
- Prostorové rozmístění korun je pravidelnější než rozmístění kmenů pro dubohabřiny a smíšené doubravy, zatímco u jedlin jsou shlukovitě rozmístěné jak kmeny, tak i koruny.
- 6) V jedlových porostech je mortalita způsobena mezidruhovou i vnitrodruhovou kompeticí. Analýza náhodné mortality ukázala, že v okrajových částech areálu jedlin je mortalita zapříčiněna méně vnitrodruhovou kompeticí než ve střední části.

## 7. Poděkování

Děkuji mému školiteli Jiřímu Dolymu Doležalovi za téma této práce, odborné vedení a rady, jak při terénních pracích, tak při konečném zpracování práce. Tomášovi Černému za předání zkušeností o rozpoznávání flóry dané oblasti, data z půdních analýz a poskytnutí dat z roku 2007 o jedlových porostech, které nashromáždil společně s Mirkem Šrůtkem a Petrem Petříkem, kterým tímto také děkuji. Prof. Jong-Suk Songovi za překlady korejské literatury a pomoc při určování "nerozpoznatelných" rostlinných druhů. Štěpánovi Janečkovi a Michlikovi 3x díky za společnou práci v terénu při monzunových sprškách a bouřích, bez kterých by to přece nebylo ono. Tomášovi Tymlovi za pomoc při konečném zpracování. Zuzce Ondráčkové za opravy gramatiky, která opravdu není mou silnou stránkou. A samozřejmě rodičům za všeobecnou podporu při studiu.

Tato práce byla podporována Grantovou Agenturou ČR (206/05/0119) a Korea Science and Engineering Foundation.

## <u>Literatura</u>

- Abe, M., Izaki, J., Miguchi, H., Masaki, T., Makita, A. & Nakashizula, T. 2002. The effects of Sasa and canopy gap formation on tree regeneration in old beech forest. Journal of Vegetation Science 13: 565-574.
- Aber, J.D. & Melillo, J.M. 2001. Terrestrial Ecosystems. 2nd ed. Sanders College Publishing.
- Abrams, M.D., Carolyn, A.C., Terazawa, K., Umeki, K., Takiya, M. & Akashi, N. 1999. A 370-year dendroecological history of an old-growth *Abies-Acer-Quercus* forest in Hokkaido, northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1891-1899.
- Aiba, S. & Kitayama, K. 1999. Structure, composition and species diversity in an altitudesubstrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140: 139–157.
- Andersen, M. 1992. Spatial analysis of two-species interactions. Oecologia 91: 134-140.
- Antos, J.A. & Parish, R. 2002. Structure and dynamics of nearly steady-state subalpine forest in south-entral British Columbia, Canada. *Oecologia* 130: 126-135.
- Austin, M.P. 1999. The potential contribution of vegetation ecology to biodiversity research. *Ecography* 22: 465–484.
- Austin, M.P. & Smith, T.M. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 34-47.
- Besag, J.E. 1977. Comments on Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B* 39: 193-195.
- Black, B.A. & Abrams, M.D. 2001. Influences of Native Americans and surveyor biases on metes and bounds witness tree distribution. *Ecology* 82: 2574-2586.
- Black, B.A. & Abrams, M.D. 2003. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. *Ecological Applications* 13: 1733-1749.
- Black, B.A. & Abrams, M.D. 2004. Development and application of boundary-line release criteria. *Dendrochronologia* 22: 31-42.
- Bouriaud, O. & Popa, I. 2007. Dendroecological reconstruction of forest disturbance history, comparison and parametrization of methods for Carpathian Mountains. *Analele ICAS* 50: 135-151.
- Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie-Grundzuge der Vegetationskunde*. Springer Verlag, Wien.
- Brown, J.H. 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago.

Brown, J.H. & Lomolino, M.V. 1998. Biogeography. Sinaur Sunderland, Mass.

- Callaway, R.M. 1998. Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. *Oikos* 82: 561–573.
- Camarero, J.J., Gitiérrez, E. & Fortin, M.J. 2000. Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 134: 1-16.
- Canham, C.D. 1985. Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 112: 134-145.
- Canham, C.D., LePage, P.T. & Coates, K.D. 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 778-787.
- Cao, K.F. & Ohkubo, T. 1999. Suppression and release during canopy recruiment in *Fagus crenata* and *Acer mono* in two old-growth beech forests in Japan. *Plant Ecology* 145: 281-290.
- Chen, J., Song, B., Rudnicki, M., Moeur, M., Bible, K., North, M., Shaw, D.C., Franklin, J.F.
  & Braun, D.M. 2004. Spatial relationship of biomass and species distribution in an old-growth *Pseudotsuga-Tsuga* forest. *Forest Science* 50: 364-375.
- Clark, J.S. & Royall, P.S. 1995. Transformation of a northern hardwood forest by aboriginal (Iroquois) fire: charcoal evidence from Crawford Lake, Ontario, Canada. *Holocene* 5: 1-9.
- Colwell, R.K. & Lees, D.C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 70–76.
- Cook, E.R. 1987. The decomposition of tree ring series for environmental studies. *Tree-Ring Bulletin* 47: 37-59.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- Diaz, S. & Cabido, M. 1997. Plant functional types end ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463–473.
- Doležal, J. & Šrůtek, M. 2002. Altitudinal changes in composition and structure of mountaintemperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecology* 158: 201–221.
- Doležal, J., Ishii, H., Vetrova, V.P., Sumida, A. & Hara, T. 2004a. Tree growth and competition in a *Betula platyphylla-Larix cajanderi* post-fire forest in Central Kamchatka. *Annals of Botany* 94: 333-343.

- Doležal, J., Šťastná, P., Hara, T. & Šrůtek, M. 2004b. Neighbourhood interactions and environmental factors influencing old-pasture succession in the Central Pyrenees. *Journal of Vegetation Science* 15: 101-108.
- Doležal, J., Šrůtek, M., Hara, T., Sumida, A. & Pentillä, T. 2006. Neighborhood interactions influencing tree population dynamics in nonpyrogenous boreal forest in northern Finland. *Plant Ecology* 185: 135-150.
- Doležal, J., Song, J.S., Altman, J., Janeček, S., Černý, T., Šrůtek, M. & Kolbek, J. 2009. Tree growth and competition in a post-logging *Quercus mongolica* forest on Mt. Sobaek, South Korea. *Ecological Research* 24: 281-290.
- Duncan, R.P. 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed podocarp stand. Journal of Ecology 79: 1073-1084.
- Duncan, R.P. & Stewart, G.H. 1991. The temporal and spatial analysis of tree age distributions. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1703-1710.
- Ehrenberger, F. & Gorbach, S. 1973. *Methoden der organischen Elementar- und Spurenanalyse*. Verlag Chemie, Weinheim.
- Feliksik, E. 1993. Teleconnection of the radial growth of fir (Abies alba Mill.) within central Europe. *Dendrochronologia* 11: 171–175.
- Finzi, A.C., Canham, C.D. & van Breemen, N. 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecological Applications* 8: 447-454.
- Foster, D.R. 1988. Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah Forest, southwestern New Hampshire, USA. *Journal of Ecology* 76: 105-134.
- Frelich, L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frelich, L.E. & Lorimer, C.G. 1991. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the Upper Great Lakes region. *Ecological Monographs* 61: 145-164.
- Fritts, H.C., Smith, D.G., Cardis, J.W. & Budelsky, C.A. 1965. Tree-ring characteristics along vegetation gradient in northern Arizona. *Ecology* 46: 393–401.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. J. Wiley & Sons, Chichester.
- Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6: 575-582.
- Hara, T. 1988. Dynamics of size structure in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution* 3: 129-133.

- Henry, H.A.L. & Aarssen, L.W. 1999. The interpretation of stem diameter-height allometry in trees: biochemical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters* 2: 89-97.
- Hibbs, D.E. 1982. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 12: 522-527.
- Holdridge, L.R., Grenke, W.C., Hatheway, W.H., Liang, T. & Tosi, J.A. 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon, New York.
- Hou, J.H., Mi, X.C., Liu, C.R. & Ma, K.P. 2004. Spatial patterns and associations in *Quercus-Betula* forest in northern China. *Journal of Vegetation Science* 15: 407-414.
- Hou, J.H., Mi, X.C., Liu, C.R. & Ma, K.P. 2006. Tree competition and species coexistence in a *Quercus-Betula* forest in the Dongling Mountains in northern China. *Acta Oecologica* 30: 117-125.
- Hough, A.F. & Forbes, R.D. 1943. The ecology and silvic of forests in the high plateaus of Pennsylvania. *Ecological Monographs* 13: 299-320.
- Houle, G. 1994. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species -- Acer rubrum, A. saccharum, Betula alleghaniensis and Fagus grandifolia. Journal of Ecology 82: 39-53.
- Jeong, M.H., Kim, C.H., Kil, B.S., Yoo, H.G. & Shin, S.E. 1997. The forest vegetation of Mt. Kaya National park, Korea. *Korean Journal of Ecology* 20: 145-151.
- Jordan, C.F. 1966. Fire-produced discontinuous growth rings in oak. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 93: 114-116.
- Kang, S.J., Kwak, A.K. & Kikuchi, T. 1997. A phytosociological description of the Abies koreana forest on Mt. Halla in Cheju Island, Korea. *Korean Journal of Ecology* 20: 293–298.
- Kenkel, N.C. 1988. Pattern of self-thinning in Jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- Kessell, S.R. 1979. Gradient Modelling. Springer, New York, Heidelberg, Berlin.
- Kim, H.S. 2004. Checklist of Korean plants. Life Science Publishing Co., Soul.
- Kim, J.W.1990. A syntaxonomic scheme for the deciduous oak forests of South Korea. *Abstracta Botanica* 14: 51–81.
- Kimura, M. 1982. Changes in population structure, productivity and dry matter allocation with the progress of wave regeneration od *Abies* stands in Japanese subalpine regions.In: Waring, R.H. (eds.) *Carbon uptake and allocation in subalpine ecosystems as a key to management*, pp. 57-63. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon.

- Knoepp, J.D. & Swank, W.T. 1998. Rates of nitrogen mineralization across an elevation and vegetation gradient in the southern Appalachians. *Plant and Soil* 204: 235-241.
- Kong, W.S. & Watts, D. 1993. *The plant geography of Korea with the emphasis on the Alpine zones*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Koukoulas, S. & Blackburn, G.A. 2005. Spatial relationship between tree species and gap characteristics in broad-leaved deciduous wootland. *Journal of Vegetation Science* 16: 587-596.
- Kramer, M.G., Hansen, A.J., Taper, M.L. & Kissinger, E.J. 2001. Abiotic controls on long/term windthrow disturbance and temperate rain forest dynamics in southeast Alaska. *Ecology* 82: 2749-2768.
- Krasowski, M.J., Hering, L.J. & Letchford, T. 1993. Winter freezing injury and frost acclimation in planted coniferous seedlings. Canada British Columbia partnership agreement on forest resource development: FRDA II. Rep. 206. Canadian Forest Service, Pacific Forest Centre.
- Lamson, N.I., Smith, H.C., Perkey A.W. & Brock, S.M. 1990. *Crown release increases growth of crop trees*. USDA Forest Service Research Paper NE-635.
- Lande, R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63: 607–615.
- Lautensach, H. 1988. Korea. A Geography Based on the Author's Travels and Literature. Springer-Verlag, Berlin.
- Leak, W.B. 1987. Comparison of standart and actual tree-growth trends for deciduous and coniferous species in New Hampshire. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 1297-1300.
- Lee, C.S., Cho, H.J. & Yi, H. 2004. Stand dynamics of introduced black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) plantation under different disturbance regimes in Korea. *Forest Ecology and Management* 189: 281-239.
- Lee, T.B. 1982. Illustrated flora of Korea. Hyangmunsa.
- Lepš, J. & Kindlmann, P. 1987. Models of the development of spatial pattern of an even-aged plant population over time. *Ecological Modelling* 39: 45-57.
- Lepš, J. & Šmilauer, P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge university press, Cambridge.
- Liang, E., Shao, X., Kong, Z. & Lin, J. 2003. The extreme drought in the 1920s and its effect on tree growth deduced from tree ring analysis: a case study in North China. *Annals of Forest Science* 60: 145-152.

- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. & Hartshorn, G. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84: 137–152.
- Lima, R.A.F. & Moura, L.C. 2008. Gap disturbance regime and composition in the Atlantic montane rain forest: the influence of topography. *Plant Ecology* 197: 239-253.
- Lingua, E., Cherubini, P., Motta, R. & Nola, P. 2008. Spatial structure along an altitudinal gradient in the Italian central Alps suggests competition and facilitation among coniferous species. *Journal of Vegetation Science* 19: 425-436.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevation gradients of species density: historical and perspective views. *Global Ecology & Bigeography* 10: 3-13.
- Lorimer, C.G. & Frelich, L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 651-663.
- MacArthur, R.H. 1972. Geographical ecology. Princeton Unicersity Press.
- MacDonald, G.M., Case, R.A. & Szeicz, J.M. 1998. A 538-year record of climate and treeline dynamics from the Lower Lena river region of northern Siberia, Russia. Arctic and Alpine Research 30: 334–339.
- Makita, A. 1997. The regeneration process in the monocarpic bamboo, *Sasa* species. In: Chapman, G.P. (eds.) *The bamboos*, pp.135-145. Academic Press, London.
- Manabe, T. & Yamamoto, S.I. 1997. Spatial distribution of *Eurya japonica* in an old-growth evergreen broad-leaved forest, SW Japan. *Journal of Vegetation Science* 8: 761-772.
- Manabe, T., Nishimura, N., Miura, M. & Yamamoto, S. 2000. Population structure and spatial patters for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology* 151: 181-197.
- Marshall, R. 1927. The growth of hemlock before and after release from suppression. *Hardward Forest Bulletin* 11: 1-43.
- McCarthy, J.W. & Weetman, G. 2006. Age and size structure of gap-dynamic,old/growth boreal forest stands in Newfoundland. *Silva Fennica* 40: 209-230.
- McCune, B. & Keon, D. 2002. Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science* 13: 603–606.
- Mera, A.G., Hagen, M.A. & Vicente-Orellana, J.A. 1999. Aerophyte, a new life form in Raunkiaer's classification? *Journal of Vegetation Science* 10: 65–68.
- Minckler, L.S. 1967a. How pin oak stands respond to changes in stand density and structure. *Journal of Forestry* 65: 256-257.

- Minckler, L.S. 1967b. Release and pruning can improve growth and quality of white oak. Journal of Forestry 65: 654-655.
- Miyadokoro, T., Nishimura, N. & Yamamoto, S. 2003. Population structure and spatial patterns of major trees in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan. *Forest Ecology and Management* 182: 259-272.
- Moloney, K.A. 1986. Wave and nonwave regeneration processes in subalpine *Abies balsamea* forest. *Canadian Journal of Botany* 64: 341-349.
- Moore, P.D. & Chapman, S.B. 1986. *Methods in Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Nagel, T.A., Svoboda, M. & Diaci, J. 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southern Slovenia. *Forest Ecology* and Management 226: 268-278.
- Nakai, T. 1952. *A synoptic sketch of Korean flora*. Bulletin of the National Science Museum, Tokyo.
- Narukawa, Y. & Yamamoto, S. 2002. Effects of dwarf bamboo (Sasa sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. Forest Ecology and Management 163: 61-70.
- Nowacki, G.J. & Abrams, M.D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67: 225-249.
- Office of Rural Development of Korea 1976. Detailed soil map of Cheju Island. Suweon.
- Oliver, C.D. & Larson, B.C. 1996. Forest stand dynamics. Wiley & Sons, New York.
- Oliver, C.D. & Stephens, E.P. 1977. Reconstruction of a mixed-species forest in central New England. *Ecology* 58: 562-572.
- Olsen SR, Sommers LE. 1982. Phosphorus. In: Page, A.L., Miller, R.H. & Keeney, D.R. (eds.) *Methods of soil analysis, Part 2. Chemical and microbiological properties*, pp. 403-430. Madison, WI: American Society of Agronomy and Soil Science Society of America.
- Orwig, D.A. & Abrams, M.D. 1994. Land-use history (1720-1992), composition, and dynamics of oak-pine forests within the Piedmont and Coastal Plain of northern Virginia. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1216-1225.
- Orwig, D.A. & Abrams, M.D. 1997. Variation in radial growth responses to drought among species, site, and canopy strata. *Trees* 11: 474–484.

- Pacala, S. 1997. Dynamics of plant communities. In: Crawley, M.J. (eds.) *Plant ecology*, pp. 532-555. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Palmer, M.W. 1992. The coexistence of species in fractal landscapes. *The American Naturalist* 139: 375-397.
- Pausas, J.G. & Austin, M.P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12: 153–166.
- Penttinen, A., Stoyan, D. & Henttonen, H.M. 1992. Marked point processes in forest statistics. *Forest Science* 38: 806-824.
- Perry, D.A. 1994. Forests ecosystems. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Peterken, G.F. 1996. Natural Woodland: Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200–205.
- Raunkiaer, C. 1934. The Life Forms of Plants. Oxford University Press, Oxford.
- Rentch, J.S., Desta, F. & Miller, G.W. 2002. Climate, canopy disturbance, and radial growth averaging in a second-growth mixed-oak forest in West Virginia, USA. Canadian *Journal of Forest Research* 32: 915-927.
- Rentch, J.S., Fajvan, M.A. & Hicks, Jr. R.R. 2003. Spatial and temporal disturbance characteristics of oak-dominanted old-growth stands in the central hardwood forest region. *Forest Science* 49: 778-789.
- Rich, P.M., Helenurm, K., Kearns, D., Morse, S.R., Palmer, M.W. & Short, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 241-246.
- Ripley, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B* 39: 172-212.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rozas, V. & Prieto, J.A.F. 2000. Competition, mortality, and development of spatial patterns in two Cantabrian populations of Fagus sylvatica L. (Fagaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 58: 117-132.
- Rozas, V. 2003. Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an oldgrowth beech oak forest in Northern Spain. *Forest Ecology and Management* 182: 175-194.

- Rozas, V. 2006. Structural heterogenity and tree spatial patterns in an old-growth deciduous lowland forest in Cantabria, northern Spain. *Plant Ecology* 185: 57-72.
- Rubino, D.L. & McCarthy, B.C. 2004. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia* 21: 97-115.
- Schlesinger, R.C. 1978. Increased growth of released white oak poles continues through two decades. *Journal of Forestry* 76: 726-727.
- Schweingruber, F.H. 1996. Tree ring and environment. Dendroecology. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Bern, Stuttgart, Vienna, Haupt.
- Shove, D.J. 1987. Sunspot cycles and weather history. In: Rampino, M.R., Sanders, J.E., Newman, W.S. & Konigsson, L.K. (eds.) *Climate: History, periodicity and predectability*, pp. 355-377. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Song, J.S. & Nakanishi, S. 1985. Phytosociological study of the subalpine forests on Mt. Halla of Cheju Island, Korea. *Japanese Journal of Ecology* 35: 317–328.
- Song, J.S. 1991. Phytosociology of subalpine coniferous forests in Korea I. Syntaxonomical interpretation. *Ecological Research* 6: 1–19.
- Splechtna, B.E., Dobrý, J. & Klinka, K. 2000. Tree-ring characteristics of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) in relation to elevation and climatic fluctuations. *Annals of Forest Science* 57: 89-100.
- Sterner, R.W., Ribic, C.A. & Schatz, G.E. 1986. Testing for life historical changes in spatial pattern of four tropical tree species. *Journal of Ecology* 74: 621-633.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140: 893–911.
- Steward, G.H. & Rose, A.B. 1990. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand. *Vegetatio* 87: 101-114.
- Sumida, A., Ito, H. & Isagi, Y. 1997. Trede-off between height growth and stem diameter growth for an evergreen Oak, *Quercus glauca*, in a mixed hardwood forest. *Functional Ecology* 11: 300-309.
- Šamonil, P., Antolík, L., Svoboda, M. & Adam, D. 2009. Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian Mountains. *Forest Ecology and Management* 257: 1148-1156.
- Šmilauer, P. 1992. CANODRAW user guide ver. 4.0. Microcomputer Power, Ithaca, New York.

- Šrůtek, M. & Lepš, J. 1994. Variation in structure of *Larix olgensis* stands along the altitudal gradient on Peaktu-san, Changbai-shan, North Kores. *Arctic and Alpine Research* 26: 166–173.
- Šrůtek, M., Kolbek, J., Jarolímek, I. & Valachovič, M. 2003. Vegetation-environment relationship within and among selected natural forests in North Korea. In: Kolbek, J., Šrůtek, M. & Box, E.O. (eds.) *Forest Vegetation of Northeast Asia*, pp. 363–382. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Takahashi, K. & Kohyama, T. 1999. Size-structure of two conifers in relation to understorey dwarf bamboo: A simulation study. *Journal of Vegetation Science* 10: 833-842.
- Takahashi, K., Homma, K., Vetrova, V.P., Florenzev, S. & Hara, T. 2001. Stand structure and regeneration in a Kamchatka mixed boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 12: 627-634.
- Ter Braak,C.J.F. (1990) CANOCO- A FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 4.5). TNO Institute of Applied Computer Science, Wageningen.
- Tichý, L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451–453.
- Tilman, D. & Kareiva, P. 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, NJ, US.
- Turner, D.P. & Franz, E.H. 1985. Size class structure and tree dispersion patterns in oldgrowth cedar-hemlock forests of the northern Rocky Mountains (USA). *Oecologia* 68: 52-56.
- Vacek, S. & Lepš, J. 1996. Spatial dynamics of forest decline: the role of neighbouring trees. *Journal of Vegetation Science* 7: 789-798.
- Van Breemen, N., Finzi, A.C. & Canham, C.D. 1997. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: effects of soil elemental composition and texture on species distributions. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1110-1116.
- Van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effests on community similarity. *Vegetatio* 39: 97–114.
- Von Humboldt, A. 1849. Aspects of nature in different lands and different climates, with scientific elucidations. Translated by M. Sabine. Longman, Brown, Green and Longman, London.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. Conservation Biology 6:18-23

- Wang, G.H., Zhou, G., Yang, L. & Li, Z. 2002. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology* 165: 169–181.
- Ward, J.S., Parker, G.R. & Ferrandino, F.J. 1996. Long-term spatial dynamics in an oldgrowth deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 83: 189-202.
- Whittaker, R.H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26: 1–80.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution of measurement of species diversity. Taxon 21: 213-251.
- Winter, L.E., Brubaker, L.B., Franklin, J.F., Miller, E.A. & DeWitt, D.Q. 2002. Canopy disturbance over the five-century lifetime of an old-growth Douglas-fir stand in the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1057-1070.
- Wisheu, I.C. & Keddy, P.A. 1989. Species richness standing crop relationship along four lakeshore gradients: constraints on the general model. *Canadian Journal of Botany* 67: 1609–1617.
- Yasue, K., Funada, R., Kondo, T., Kobayashi, O. & Fukazawa, K. 1996. The effect of climatic factors on the radial growth of Japanese ash in northern Hokkaido, Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 2052–2055.
- Yim, Y.J., Kim, J.U., Lee, N.J., Kim, Y.B. & Paek, K.S. 1990. Phytosociological classification of plant communities on Mt. Halla National Park, Korea. *Korean Journal of Ecology* 13: 101–130.

# <u> Přílohy</u>

Číala	Nodenožalić	Orientese	Shlan	Pokryvnost	Pokryvnost	Pokryvnost	Dožet
CISIO	Nadmorska	Orientace	Skion	bylinného	keřového	stromového	Pocel
plocity	vyska (III)	svaliu ()	svaliu ()	patra (%)	patra (%)	patra(%)	arunu
<b>46</b> a/06	950	38	12	75	40	90	21
46b/06	950	38	12	85	40	70	29
46c/06	949	38	12	80	20	87	22
46d/06	949	38	12	80	25	85	24
<b>47</b> a/06	1200	130	10	90	15	75	13
47b/06	1200	130	7	95	15	80	16
47c/06	1199	130	6	90	7	78	17
47d/06	1199	130	6	95	8	80	15
<b>48</b> a/06	1130	160	4	90	15	85	19
48b/06	1130	160	4	90	38	80	25
48c/06	1130	165	4	94	19	80	16
48d/06	1130	160	4	90	5	90	17
<b>49</b> a/06	1345	80	15	85	15	85	22
49b/06	1345	80	15	80	5	80	23
49c/06	1344	80	12	90	7	80	21
49d/06	1344	80	12	85	8	84	24
<b>50</b> a/06	1120	10	23	50	18	87	25
50b/06	1120	350	23	60	25	90	18
50c/06	1120	10	22	50	25	85	21
50d/06	1118	350	20	65	8	88	23
<b>51</b> a/06	950	26	340	40	22	75	27
51b/06	950	28	330	35	15	77	29
51c/06	947	28	340	40	8	81	29
51d/06	947	29	330	40	35	83	23
<b>52</b> a/07	1415	80	20	65	15	84	23
52b/07	1415	75	23	70	14	85	34
52c/07	1413	80	23	55	10	88	25
52d/07	1413	75	21	70	22	83	27
<b>53</b> a/07	1535	85	8	35	40	50	29
53b/07	1535	85	8	30	50	18	27
53c/07	1534	85	7	35	20	70	25
53d/07	1534	85	7	40	35	65	30
<b>54</b> a/07	1569	60	8	30	25	70	26
54b/07	1569	58	11	60	25	70	36
54c/07	1567	60	9	20	50	85	35
54d/07	1567	58	15	50	18	80	30
<b>55</b> a/07	1731	110	11	45	90	0	34
55b/07	1731	110	12	75	80	12	43
55c/07	1730	105	10	80	70	10	45
55d/07	1730	100	12	70	65	8	45
<b>56</b> a/07	1770	120	23	8	90	0	45
56b/07	1770	110	25	10	85	0	46
56c/07	1766	120	23	8	70	0	46
56d/07	1766	120	23	8	55	10	48

Tabulka 1 – Základní informace ke studovaným plochám.

$\dots$	
Proměnná	Typ transformace
Celková pokryvnost [%]	log
Pokryvnost bylinného patra [%]	arcsin
Pokryvnost keřového patra [%]	arcsin
Pokryvnost stromového patra [%]	arcsin
Pokryvnost kamení [%]	arcsin
Skeleton v půdním A horizontu [%]	arcsin
Tloušťka půdního A horizontu [cm]	log
Tloušťka půdního A/B horizontu [cm]	log
Aktuální pH	log
Celkový obsah dusíku [%]	arcsin
Celkový obsah uhlíku [%]	arcsin
Množství výměnného fosforu [ppm]	log
Množství hořčíkových iontů [ppm]	log
Množství iontů vápníku [ppm]	log
Celkový počet iontů Mg a Ca	log

**Tabulka 2** - Přehled údajů, které byli transformovány pro analýzu DCA a typ transformace.



**Obr. 2** – Porostní mapy pro plochy dubohabřin (950-1200 m.n.m.). Kolečka znázorňují proporcionálně vynesenou hodnotu DBH pro jednotlivé dřeviny. U každé plochy je hodnota nadmořské výšky (*a.s.l.*) a číslo plochy (*plot*).



**Obr. 3** - Porostní mapy pro plochy smíšených doubrav (1345 – 1435 m.n.m.) a jedlových porostů (1535 – 1770 m.n.m.). Kolečka znázorňují proporcionálně vynesenou hodnotu DBH pro jednotlivé dřeviny. U každé plochy je hodnota nadmořské výšky (*a.s.l.*) a číslo plochy (*plot*).