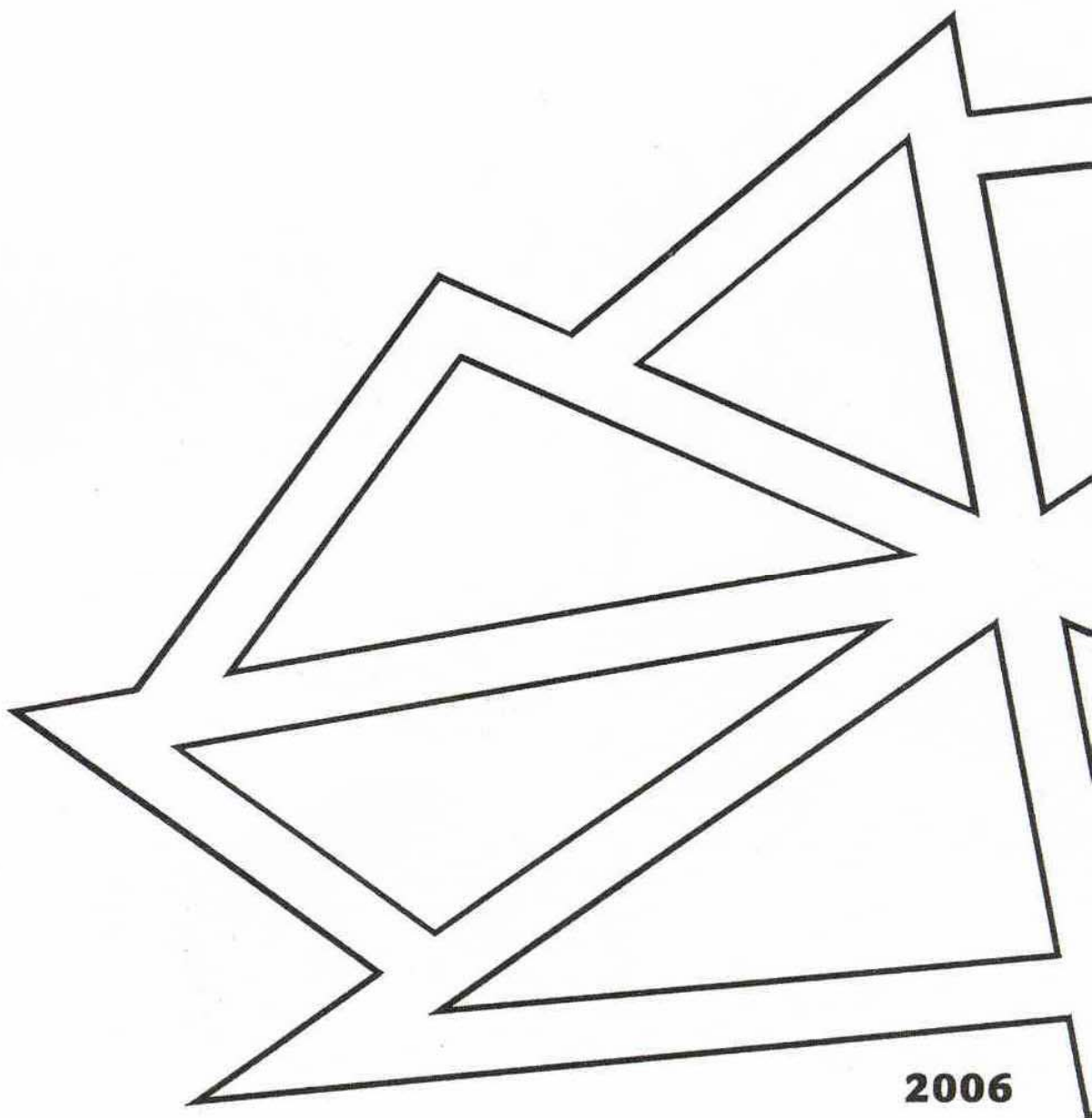


**TECHNICKÁ UNIVERZITA VO ZVOLENE
LESNÍCKA FAKULTA**



**Dušan Gömöry, Martin Dovčiak, Erika Gömöryová,
Richard Hrivnák, Monika Janišová, Karol Ujházy**

**DEMEKOLOGICKÉ, SYNEKOLOGICKÉ A GENETICKÉ
ASPEKTY KOLONIZÁCIE NELESNÝCH PLÔCH
LESNÝMI DREVINAMI**



2006



**Dušan Gömöry, Martin Dovčiak, Erika Gömöryová,
Richard Hrivnák, Monika Janišová, Karol Ujházy**

**DEMEKOLOGICKÉ, SYNEKOLOGICKÉ A GENETICKÉ
ASPEKTY KOLONIZÁCIE NELESNÝCH PLÔCH
LESNÝMI DREVINAMI**

Edícia Vedecké štúdie, ktorú vydáva Technická univerzita vo Zvolene vo svojom vydavateľstve od roku 1995, je určená na plynulé odovzdávanie výsledkov výskumu na využívanie širokej odbornej verejnosti a ako učebná pomôcka pre všetky formy vysokoškolského a doktorandského štúdia.

Recenzenti: Doc. Ing. Eva Križová, CSc.
RNDr. Milan Valachovič, CSc.

© Doc. Ing. Dušan Gömöry, CSc.
Ing. Erika Gömöryová, CSc.
Ing. Karol Ujházy, PhD.
Lesnícka fakulta
Technická univerzita vo Zvolene

Ing. Martin Dovčiak, PhD.
Fakulta ekológie a environmentalistiky
Technická univerzita vo Zvolene
College of Forest Resources
University of Washington, Seattle, USA

Ing. Richard Hrivnák, PhD.
Mgr. Monika Janišová, PhD.
Botanický ústav
Slovenská akadémia vied, Bratislava

Vydanie schválila Edičná rada TU vo Zvolene dňa 6.2.2006, číslo 155/2006 ako účelovú publikáciu pre TU vo Zvolene

ISBN 80-228-1688-4

Obsah

1 Aspekty štúdia sekundárnej sukcesie	4
2 Objekt štúdia a základná metodika	6
2.1 Charakteristika objektu	6
2.2 Terénne zisťovania	7
2.3 Nomenklatúra	10
3 Demografia a genetická štruktúra smreka ako kolonizujúcej dreviny	11
3.1 Metodika	13
3.1.1 Model rozptylu semien	13
3.1.2 Závislosť hustoty semenáčikov na mikroprostredí	14
3.1.3 Priestorová štruktúra porastu	15
3.2 Výsledky	16
3.2.1 Rozptyl semien	16
3.2.2 Závislosť hustoty semenáčikov na podmienkach mikrostano- višťa	18
3.2.3 Priestorová štruktúra kolonizujúceho smreka	23
3.2.4 Priestorová genetická štruktúra	26
4 Vývoj mikrobiálnej aktivity pôdy	27
4.1 Metodika	27
4.2 Výsledky	28
4.2.1 Závislosť mikrobiálnej aktivity na podmienkach mikropro- stredia	28
4.2.2 Priestorové trendy	31
4.2.3 Metabolické profily mikrobiálnej aktivity	32
5 Vývoj rastlinných spoločenstiev	36
5.1 Metodika	37
5.1.1 Definovanie vegetačných typov	37
5.1.2 Vzťah vegetačných typov k faktorom prostredia	38
5.1.3 Zmeny v zastúpení druhov pozdĺž gradientu kolonizácie smrekom	40
5.2 Výsledky	40
5.2.1 Vegetačné typy	40
5.2.2 Sukcesná séria a jej varianty	44
5.2.3 Vzťah vegetačných typov k prostrediu	51
5.2.4 Zmeny v zastúpení druhov pozdĺž gradientu kolonizácie smrekom	57
6 Diskusia	61
6.1 Demografické a genetické aspekty expanzie smreka	61
6.2 Vývoj mikrobiálnej aktivity pôdy	67
6.3 Sukcesia rastlinných spoločenstiev	68
7 Syntéza a závery	74
8 Literatúra	78
Summary	88
Prílohy	90

1 Aspekty štúdia sekundárnej sukcesie

Biologické spoločenstvá predstavujú otvorené dynamické systémy, v ktorých dochádza k permanentnej zmene ako na úrovni druhovej (druhovú zloženie, vertikálna a horizontálna štruktúra), tak aj na úrovni vnútrodruhovej (genetická štruktúra) v závislosti na podmienkach prostredia. Ako dokázal výskum prírodných lesov (Leibundgut 1982, Zukrigl *et al.* 1963, Walter 1986, Korpel 1995), aj klimaxové lesné spoločenstvá predstavujú heterogénnu mozaiku cyklicky sa striedajúcich vývojových štádií s odlišnou štruktúrou drevinovej zložky. Vzhľadom na bezprostredný vplyv drevín na mikroklimatický režim a pôdne pomery v lese sa tento vývoj odráža v periodickej sukcesii bylinných spoločenstiev. Na rozdiel od prírodných lesov, stabilita spoločenstiev priamo ovplyvnených človekom (poľnohospodárske plochy, hospodárske lesy so zmeneným drevinovým zložením) je podmienená permanentným vkladom dodatkovej energie. Akonáhle človek prestane takéto plochy obhospodarovat', nastáva proces sekundárnej sukcesie, ktorá predstavuje jednosmerný vývoj smerom ku klimaxu

Klasické koncepcné modely sukcesie vychádzajú z troch základných mechanizmov výmeny druhov v procese sukcesie: facilitácie, inhibície a tolerancie (Connell a Slayter 1977). Boli opísané mnohé mechanizmy ktoré vedú k sukcesným zmenám, napr. postupné zlepšenie mikroklimatických podmienok vegetáciou (napr. Finegan 1984), postupné zlepšenie pôdných pomerov (napr. Tilman 1985, Bormann a Siddle 1990) a postupné presadzovanie sa druhov úspešnejších v konkurencii o svetlo (Tilman 1988, Canham 1989).

Očakávané sukcesné trajektórie sa môžu významne líšiť v závislosti od vlastností kolonizujúcich druhov, ich prítomnosti v okolitej krajine a schopnosťou šírenia ich semien (Egler 1954, Peet 1992). Krivky šírenia semien boli aproximované a využité v modelovaní dynamiky lesa (Clark *et al.* 1999, 2001, Ribbens *et al.* 1994). Dosiaľ však neboli využité v modelovaní sekundárnej sukcesie (Greene a Johnson 1996). Podobná situácia je aj v modelovaní ďalšieho vývoja smerujúceho od lúčnych k lesným spoločenstám; zatiaľ čo moderné modely dynamiky lesa integrujú rozšírenie semien s následným modelovaním prežívania a rastu semenáčikov (Pacala *et al.* 1993), takéto modely sekundárnej sukcesie zatiaľ chýbajú. Invázne schopnosti mnohých druhov drevín pritom poukazujú na praktickú významnosť tohto problému v mnohých lúčnych spoločenstvách (Richardson a Bond 1991). V súčasnej dobe sa v celosvetovom merítku v dôsledku mechanizácie poľnohospodárstva zvyšuje podiel spoločenstiev nastupujúcich sukcesnú trajektóriu smerom k lesu, a v dôsledku globálneho otepľovania sa mení charakter konkurenčných vzťahov aj na prirodzených hraniciach vegetačných typov (napr. lúka – les). Sukcesné modely integrujúce priestorové rozšírenie semien, navzájom si konkurujúcej vegetácie a mikroklimatických podmienok sa preto v blízkej budúcnosti pravdepodobne stanú užitočným nástrojom ekológov, lesníkov a pracovníkov ochrany prírody. Zároveň tieto sukcesné spoločenstvá umožňujú overenie doteraz teoretických matematických modelov šírenia populácie v priestore (Shigesada *et al.* 1995), ktoré sa dosiaľ uplatňovali skôr pre populácie živočíchov a nedrevnatých rastlín (Lavorel *et al.* 1994, 1995, Bergelson 1993).

Z hľadiska konkrétnych druhov predstavuje sukcesia sériu postupných procesov kolonizácie po vytvorení vhodných podmienok prostredia a ústupu po ich zániku, resp. zmene. Aj keď medzi procesmi primárnej a sekundárnej sukcesie existuje rad principiálnych rozdielov, existuje medzi oboma procesmi z hľadiska postupnej zámény druhov a teda aj demografických procesov, ktoré prebiehajú v ich populáciách, celý rad paralel.

Sekundárna sukcesia zároveň predstavuje proces spontánnej obnovy prirodzeného spoločenstva po jeho narušení alebo zničení človekom alebo prírodnými činiteľmi (Glenn-Lewin a Van der Maarel 1992), ktorý „štartuje“ na vyvinutej pôde. Najmä v prípade opustených trávnych porastov je pre ďalší vývoj veľmi dôležitá iniciálna floristická skladba a prítomnosť druhov neskorších štádií. Konkrétny sled zmien v zastúpení druhov a ich rýchlosť sú pritom determinované priestorovým rozmiestnením rastlín a voľných ník; schopnosťou produkovať a rozširovať semená, konkurenčnými schopnosťami (Heil a Deursen 1996), resp. schopnosťou vegetatívnej propagácie (van der Valk 1992). Predovšetkým na mezofilných stanovištiach hrajú v sukcesných sériách kľúčovú rolu konkurenčne silné expanzívne dominanty (Prach 1990). Klonálne trávy vytvárajúce husté porasty môžu na dlhý čas blokovat' sukcesiu, resp. šírenie drevín (Hadač *et al.* 1988, Prach a Pyšek 2001, Vanpeene-Bruhier 1998). Dreviny preto musia využívať rôzne stratégie prenikania na nelesnú plochu, ako je napr. tvorba zhlukov (Li a Wilson 1998). V druhej polovici 20. storočia, kedy nastali v Európe rozsiahle zmeny vo využívaní krajiny, je veľmi aktuálna problematika modelovania a predpovedania procesov sukcesie. Bol sformulovaný celý rad modelov dynamických zmien vegetácie (van der Maarel 1996) a vytvárajú sa „expertné systémy“ odhadujúce ďalší vývoj vegetácie na danom stanovišti (Prach *et al.* 1999). Hoci mnohé modely, teoretické koncepty majú všeobecnú platnosť, ich aplikácia v podmienkach horských polôh Slovenska, resp. Západných Karpát zatiaľ nebola overená detailnejším výskumom (cf. Ujházy 2001).

Proces kolonizácie predmetom intenzívneho štúdia v posledných rokoch aj z hľadiska genetiky, najmä v súvislosti s postglaciálnou rekolonizáciou v mierke kontinentu (Petit *et al.* 1997, Comps *et al.* 2001 a i.). Uskutočnilo sa (resp. v súčasnosti prebieha) niekoľko rozsiahlych výskumných projektov v rámci 5. RP EÚ, ktoré si kládli z cieľ popísať tento proces u lesných drevín integráciou genetických analýz a paleopalynologických údajov (Fairclough, Fossilva, Cytofor). Ich cieľom je porozumieť mechanizmom, ktoré sa podieľajú na formovaní súčasnej genetickej štruktúry populácií lesných drevín, a tým poskytnúť podklady pre efektívne obhospodarovanie lesov a zachovanie genofondu lesných drevín. Na druhej strane podstatne menej pozornosti bolo pri lesných drevinách venované kolonizácii v lokálnej mierke. Pozornosť sa tu sústreďovala predovšetkým na porovnávanie genetických štruktúr pionierskych a klimaxových populácií drevín (Haase 1993), kolonizáciu prenosom semien na veľké vzdialenosti (Clark 1998), porovnanie relatívneho významu migrácie génov peľom a semenami (Ennos 1994, Oddou-Muratorio *et al.* 2001), kvantifikáciu „efektu zakladateľa“ (*founder effect*) (Ledig 2000, Mariette *et al.* 1997) a na dopad na priestorovú organizáciu genotypov a alel (Gömöry a Paule 2001). Popis a kvantifikácia genetických procesov, špecificky viazaných na populačnú expanziu pri obsadzovaní nelesnej plochy, pri drevinách zatiaľ absentuje. Teoretické modelovanie genetických procesov počas kolonizácie je samozrejmosťou súčasťou týchto štúdií (Austerlitz *et al.* 2000, 2003, Le Corre a Kremer 1997). Napriek tomu, že modely najčastejšie predstavujú značné zjednodušenie biologickej reality a experimentálne podklady pre stanovenie ich vstupných parametrov sú spravidla obmedzené, umožňujú pochopiť mechanizmus kolonizácie a vysvetliť empirické pozorovania. Opäť však platí, že predmetom modelovania boli predovšetkým procesy vo veľkých geografických mierkach a model expandujúcej lokálnej populácie, či už teoretický alebo empirický, nie je k dispozícii.

V tejto štúdií prezentujeme výsledky projektu VEGA 1/0126/03, ktorý bol zameraný na štúdium rôznych aspektov kolonizácie nelesnej plochy drevinami v procese sekundárnej sukcesie rastlinného spoločenstiev.

2 Objekt štúdia a základná metodika

2.1 Charakteristika objektu

Ako modelové územie pre štúdium procesov spojených so sekundárnou sukcesiou bola zvolená lokalita Príslopý v CHKO-BR Poľana (48°38'10" N, 19°25'11" E, cca 950 m n.m., obr. 1). Ide o cca 100 ha komplex bývalých lúk a pasienkov, rozložený v členitom horskom sedle medzi vrchmi Drábovka a Želobudská skala, obklopený zväčša hospodárskymi lesmi a zvyškami pôvodných jedľovo-bukových lesov. Lokalita bola odlesnená začiatkom 19. storočia (čo zrejme súvisí so založením osady Iviny v tomto období) a následne využívaná obyvateľmi osady ako pravidelne kosené lúky. Po kolektivizácii poľnohospodárstva a zriadení roľníckeho družstva v Očovej v roku 1951 sa väčšina plochy prestala kosiť a začala sa využívať na pastvu oviec a hovädzieho dobytku. Od osemdesiatych rokov postupne aj pastva ustávala a plochu začali kolonizovať lesné dreviny.

Pozdĺž južného okraja územia bol koncom 19. storočia vysadený pás smreka, ktorý najmä od polovice osemdesiatych rokov začal intenzívne kolonizovať priľahlé severné svahy (obr. 2). V súčasnosti smrek v blízkosti bývalého lesného okraja tvorí zapojený porast (žrdovinu), v spodnej časti naopak prevládajú voľné plochy so solitérnymi smrekmi. Prechod medzi východiskom a čelom migračného frontu je plynulý, s klesajúcou hustotou sa mení priemerná výška, výška nasadenia korún, tvar korún a ďalšie vlastnosti jedincov smreka.

Pôvodnú lúčnu vegetáciu tvorili pravdepodobne mezofilné, druhovo bohaté spoločenstvá (s počtom 50–60 druhov v bylinnej vrstve) s prevahou *Festuca rubra* a *Agrostis capillaris*. Na leteckej snímke z roku 1949 je možné rozoznať niekoľko blokov s odlišným odtieňom



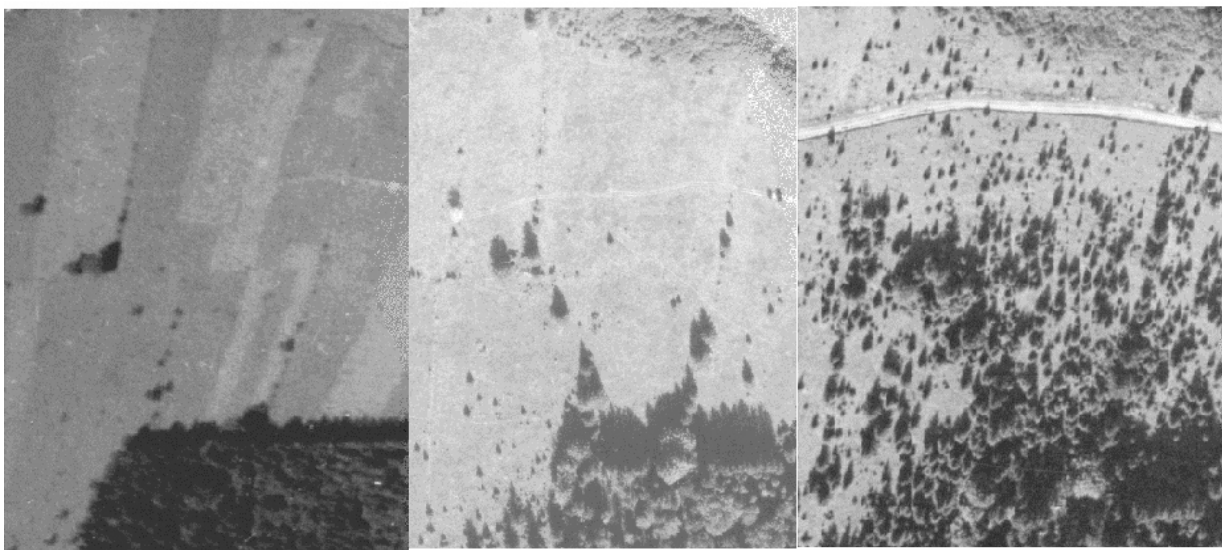
Obr. 1 Lokalizácia sledovanej plochy a transektu v rámci CHKO-BR Poľana (vojenská mapa 1:25000 so štvorcovou sieťou 1 × 1 km).

(predstavujúcich pravdepodobne kosené plochy), ktoré mohli byť súčasťou jedného alebo niekoľkých pozemkov. Za približne 150 rokov pravidelného využívania sa v relatívne homogénnych podmienkach prostredia zákonite vyvinulo spoločenstvo s plošne ustáleným druhovým zložením, tak ako to poznáme z doteraz tradične využívaných lúk na Poľane. Spoločenstvá analogické k našim plochám dodnes existujú na neďalekej lokalite Šútovka (obr. 1), ktorá je doteraz trvale obhospodarovaná. Ostatne, ich zvyšky sa dajú nájsť aj na Príslopoch. Počas následného obdobia pasenia začal prevládať *Nardus stricta* a zvýšila sa pokryvnosť niektorých ďalších oligotrofných druhov, aj keď druhové zloženie sa podstatne nezmenilo v porovnaní s východiskovými kostravovo-psinčekovými porastami.

Podľa geomorfologického členenia Slovenska (Mazúr a Lukniš, 1980) patrí Poľana do oblasti Slovenského stredohoria v rámci podprovincie Vnútorne Západné Karpaty. Celá oblasť má vlhké a chladné podnebie s priemernými teplotami v júli 11.5–13.5 °C a ročným úhrnom zrážok 1000–1400 mm (Tarábek, 1980). Podložie na lokalite je tvorené andezitovými lávovými prúdmi (Dublan a Jánošová, 1991), ktoré pokrývajú hlboké a živné kambizeme (Hraško *et al.* 1980). Z fytogeografického hľadiska lokalita patrí do okresu *Carpaticum occidentale*, podokresu *Praecarpaticum* (Futák, 1966). Našlo sa tu celkovo 351 druhov cievnatých rastlín, z ktorých vyše 9 % patrí k ohrozeným druhom flóry Slovenska (Križová *et al.* 1997). Aktuálna nelesná vegetácia je tvorená spoločenstvami lúk a pasienkov (*Polygalo-Cynosurion* a *Polygono-Trisetion*), miestne aj spoločenstvami močiarov a vlhkých lúk (zväzy *Caricion fuscae*, *Calthion* a *Deschampsion cespitosae*). V prirodzenej lesnej vegetácii (podzväz *Eu-Fagenion*) prevládajú buk lesný, jedľa biela a cenné listnáče (javory, jaseň štíhly, brest horský).

2.2 Terénne zisťovania

Na severnom svahu sme v roku 2003 založili transekt s rozmermi 60 × 200 m, pretínajúci všetky sukcesné štádiá od vysadeného pásu smreka po čelo frontu kolonizácie. Na základe historických leteckých snímok a overenia v teréne bol určený priebeh bývalej hranice porastu. Jedľobukový porast a vysadený pás smreka zaberajú horný 40 m úsek transektu. Spodná časť transektu je tvorená prevažne trávnatými porastami s dominanciou *Avenula adsurgens*, *Nardus stricta* či *Avenella flexuosa* s roztrúsenými jedincami smreka obyčajného (*Picea abies*) a borievky obyčajnej



Obr. 2 Historické letecké snímky sledovaného územia z rokov 1949, 1975 a 1991.

Tab. 1 Charakteristiky prostredia a vegetácie hodnotené na tranzekte a ich skratky (tak ako sú ďalej používané v texte).

Premenná	Charakteristika premennej	Spôsob merania
Topografické		
x	Koordináta bodu (plôšky) na tranzekte v smere vrstevnice	Geodeticky (tachymeter)
y	Koordináta bodu (plôšky) na tranzekte v smere spádnic, meraná od otvorenej plochy smerom k zapojenému smrekovému porastu pri bývalom lesnom okraji (východisku kolonizácie)	Geodeticky (tachymeter)
Biologické		
$starina$	Pokryvnosť (v %) odumretej rastlinnej biomasy tvorenej bylinnou vrstvou	Okulárny odhad
$ihličie$	Pokryvnosť (v %) opadu ihlíc na povrchu pôdy, tvorených predovšetkým ihličím smreka, v menšej miere borievky a jedle	Okulárny odhad
DBL_{av}	Hrúbka vrstvy odumretej biomasy na povrchu pôdy, meraná ihlicou s hrúbkou 2.5 mm. Priemer 10 meraní	Výpočet
DBL_{sd}	Premenlivosť hrúbky odumretej biomasy, vyjadrená smerodajnou odchýlkou 10 meraní	Výpočet
Pedologické		
$vlhkosť$	Pôdna vlhkosť čerstvej vzorky	Gravimetricky
$pH-H_2O$	Aktuálna pôdna reakcia	pH-meter *
$pH-KCl$	Výmenná pôdna reakcia	pH-meter *
C_{org}	Obsah organického uhlíka v sušine ($g \cdot kg^{-1}$)	*
N	Celkový obsah dusíka v sušine ($mg \cdot kg^{-1}$)	*
P	Obsah fosforu v sušine ($mg \cdot kg^{-1}$)	*
K	Obsah draslíka v sušine ($mg \cdot kg^{-1}$)	*
Mikrobiálna aktivita pôdy		
BR	Bazálna respirácia	*
SIR	Substrátovo (D-glukózou) indukovaná respirácia	*
$kataláza$	Aktivita pôdnej katalázy	*
$celuláza$	Aktivita pôdnej celulázy	*
MB	Mikrobiálna biomasa	*
	Metabolické profily (31 substrátov)	Biolog® EcoPlate
$N_0(mic)$	Multiplicita funkčných skupín mikroorganizmov	Výpočet *
$N_2(mic)$	Mikrobiálna diverzita	Výpočet *
Svetelné pomery a indexy vplyvu stromov		
CO	Otvorenosť zápoja (percento presvitajúcej oblohy na snímke korunovej vrstvy)	Hemisférické snímky
R_{DIR}	Priama slnečná radiácia prepúšťaná zápojom	Hemisférické snímky
R_{DIF}	Difúzna slnečná radiácia prepúšťaná zápojom	Hemisférické snímky
R_{TOT}	Celková (priama + difúzna) slnečná radiácia prepúšťaná zápojom	Hemisférické snímky
IP_D	Index vplyvu založený na $d_{1,3}$ nezohľadňujúci svah	Výpočet *
IP_{BA}	Index vplyvu založený na kruhovej ploche nezohľadňujúci svah	Výpočet *
IP_{Dc}	Index vplyvu založený na $d_{1,3}$ zohľadňujúci svah	Výpočet *
IP_{BAc}	Index vplyvu založený na kruhovej ploche zohľadňujúci svah	Výpočet *

Tab. 1 pokračovanie

Teplotné pomery		
T_{avg}	Priemerná denná teplota pôdy	Hg-teplomer *
T_{amp}	Amplitúda denných teplôt pôdy	Hg-teplomer *
Vegetačné dáta		
	Pokryvnosti 22 druhov machorastov a 76 druhov cievnatých rastlín	
$N_0(pl)$	Druhovú bohatosť	Výpočet *
$N_2(pl)$	Druhovú diverzitu	Výpočet *

* vid' text

(*Juniperus communis*). Vegetácia v strednej časti vykazuje najväčšiu mozaikovitosť, husté skupiny smreka sa striedajú s medzerami, v ktorých sú zvyšky trávnych spoločenstiev s dominciou machorastov (*Pleurozium schreberi*, *Hylacomium splendens*) a výskytom tieňomilných širokolistých bylín (napr. *Ajuga reptans*, *Fragaria vesca*). Plôšky s monodominantnými porastmi *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Vaccinium myrtillus* a *V. vitis-idaea* sú roztrúsené v strednej a spodnej časti transektu. Horná tretina transektu je porastená zapojenou 40–50-ročným porastom smreka, pod ktorým nerastie prakticky žiadna vegetácia s výnimkou plôšok s nízkou pokryvnosťou machorastov (*Plagiomnium affine* agg., *Jungermania leiantha*, *Lophocolea heterophylla*) a ojedinelým výskytom tieň najlepšie znášajúcich druhov bylín (cf. Hrivnák a Ujházy 2005). Na okrajovú časť v blízkosti hornej hranice transektu zasahuje z boku druhovo bohatá bylinná vegetácia podobná podrastu horských bučín. Táto časť sa vyvinula po rozpade smrekového porastu, vysadeného pozdĺž bývalého lesného okraja, a naznačuje ďalší vývoj sekundárnych smrekových porastov smerom ku klimaxovému jedľobukovému lesu.

V rámci transektu bola vytýčená a stabilizovaná štvorcová sieť 10 × 10 m, ktorá bola následne geodeticky zameraná elektronickým tachymetrom. V rámci siete boli v dvoch stredných 10 m pásoch pásom zamerané pozície všetkých jedincov smreka s výškou nad 20 cm, boli zmerané ich výšky, hrúbky $d_{1,3}$, korunové projekcie a v roku 2004 bola zistená ich plodnosť odhadom počtu šišíek. Rovnako boli zmerané aj všetky jedince smreka na dvoch susedných pásoch (bez merania korunových projekcií) a plodiace jedince smreka na okrajových pásoch.

Pre hodnotenie bylinnej a machovej vegetácie a mikrostanošných podmienok bola v rámci stredového 20 m pásu vytýčená a stabilizovaná podrobnejšia štvorcová sieť 5 × 5 m. Na kruhových plôškach s veľkosťou 0,5 m² rozmiestnených v tejto sieti (celkový počet 155) bola podrobne zaznamenávaná pokryvnosť druhov etáží E_1 a E_0 (bylín, drevín a machorastov), pokryvnosť odumretej biomasy bylinnej vrstvy, pokryvnosť opadu drevín, hĺbka vrstvy odumretej biomasy a jej premenlivosť na plôške (tab. 1). Na základe frekvencií jednotlivých druhov sme určili druhovú bohatosť (celkový počet prítomných druhov) a druhovú diverzitu (Hill 1973: $N_2 = 1 / \sum p_i^2$; kde p_i je frekvencia i . druhu).

V strede každej kruhovej plôšky bola odobraná pôdna vzorka z A-horizontu (hĺbka 5–10 cm). Z čerstvých vzoriek bola gravimetricky určená pôdna vlhkosť. Polovica pôdnej vzorky bola vysušená a použitá na meranie aktuálnej reakcie (pH-H₂O) a výmennej reakcie v 0,1 M KCl (pH-KCl). Vo vysušených vzorkách bol ďalej určený obsah organického uhlíka podľa Tyurina (1951), obsah celkového dusíka Kjeldahlovou metódou, obsah fosforu a draslíka v extrakte podľa Mehlich (K – plameňovou emisnou spektrofotometriou, P – kolorimetricky). Priestorové rozdelenie chemických vlastností pôdy na ploche transektu uvádza príloha I.

Pre hodnotenie svetelných pomerov boli v strede každej kruhovej plôšky urobené hemisférické fotografie digitálnym fotoaparátom Nikon Coolpix 5400 so širokouhlým objektívom FC-E9 („rybie oko“). Z fotografií bola vyhodnotená otvorenosť zápoja (CO: percentuálny podiel oblohy presvitajúcej cez zápoj na ploche snímky), index listovej plochy (LAI, cf. Welles a Norman 1991) a množstvo prechádzajúcej priamej (R_{DIR}) a difúznej (R_{DIF}) radiácie. Na hodnotenie bol použitý program Gap Light Analyser 2.0 (Frazer *et al.* 1999).

Pre hodnotenie vplyvu stromovej vrstvy na kruhové plôšky sme požili index vplyvového potenciálu stromov (IP, Kuuluvainen a Pukkala 1989, Kühlmann *et al.* 2001, Saetre 1999). IP je index vypočítaný na základe veľkosti stromov (spravidla meranej hrúbkou $d_{1,3}$ alebo kruhovou plochou) v susedstve hodnoteného bodu, váženej ich vzdialenosťou od bodu. V našom prípade v jednotlivých parciálnych štúdiách používali štyri varianty tohto indexu:

$$IP_D = \sum_i d_{1,3i} e^{-r_i}$$

$$IP_{BA} = \sum_i BA_i e^{-r_i},$$

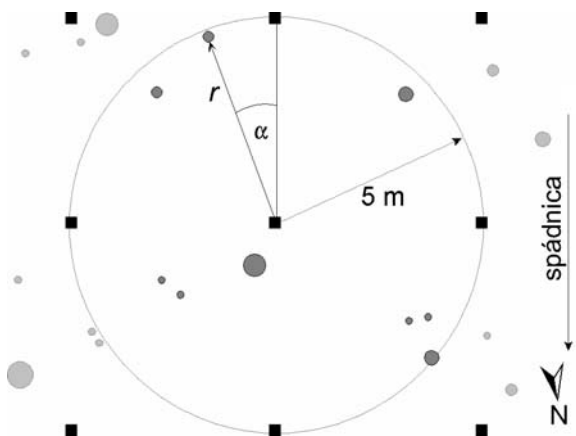
$$IP_{Dc} = \sum_i d_{1,3i} e^{-r_i} (1 + \cos \alpha_i)$$

$$IP_{BAc} = \sum_i BA_i e^{-r_i} (1 + \cos \alpha_i)$$

kde $d_{1,3i}$ je hrúbka a $BA_i = \pi/4 \cdot d_{1,3i}^2$ je kruhová plocha i . stromu v okruhu 5 m od bodu, r_i je jeho vzdialenosť od bodu a α_i je uhol medzi vektorom bod→strom a spádniciou (obr. 3). Posledné dva indexy vyjadrujú možnosť, že pod stromom (po svahu) je jeho vplyv väčší v dôsledku stoku po kmeni a ďalších faktorov viazaných na gravitáciu. Berú teda do úvahy aj pozíciu stromu voči bodu. Váha stromu, ktorý sa nachádza priamo nad bodom, je pri týchto indexoch dvojnásobná oproti váhe stromu priamo pod bodom (za predpokladu rovnakých rozmerov a rovnakej vzdialenosti od bodu). Boli používané predovšetkým pri hodnotení vplyvu stromov na mikrobiálnu aktivitu pôdy.

Pre získanie aspoň orientačného prehľadu o teplotných pomeroch na tranzekte sme merali teplotu pôdy v hĺbke 2 cm pod povrchom ortuťovými pôdnymi teplomermi na podsúbore 90

bodov. Meranie sa uskutočnilo 1.10.2004 od 08:00 do 17:00 raz za hodinu a vyhodnotili sme priemernú dennú teplotu (T_{AVG}) a teplotnú amplitúdu (T_{AMPL}). Priestorové rozdelenie svetelných a teplotných pomerov na tranzekte je zachytené v prílohe II.



Obr. 3 Schéma výpočtu indexu vplyvu stromov: tmavosivé krúžky – stromy v okruhu 5 m od bodu (zahnuté do výpočtu indexu), svetlosivé krúžky – stromy mimo 5 m okruhu, čierne štvorce – body štvorcovej siete.

2.3 Nomenklatúra

Používame nomenklatúru rastlín podľa Marholda a Hindáka (1998) (okrem taxónu *Avenula adsurgens* (Schur ex Simonkai) Sauer et Chmelitschek subsp. *adsurgens*) a nomenklatúru vegetačných jednotiek podľa Mucinu a Maglockého (1985). V texte, tabuľkách a obrázkoch sú používané nasledovné skratky mien taxónov:

Machorasty: atrund – *Atrichum undulatum*, aulpal – *Aulacomnium palustre*, bletri – *Blepharostoma trichophyllum*, braery – *Brachythecium*

erythrorrhizon, braspe – *Brachythecium* sp. (incl. *B. rutabulum* a *B. salebrosum*), calcus – *Caliergonella cuspidata*, cirpil – *Cirriphyllum piliferum*, cliden – *Climacium dendroides*, dicbon – *Dicranum bonjeanii*, dicspe – *Dicranum* sp. (incl. *D. scoparium* a *D. polysetum*), hersel – *Herzogiella seligeri*, hylspl – *Hylocomium splendens*, hypcup – *Hypnum cupressiforme*, lophet – *Lophocolea heterophylla*, plaspe – *Plagiomnium* sp. (incl. *P. affine* a *P. cuspidatum*), placur – *Plagiothecium curvifolium*, plapla – *Plagiothecium platyphyllum*, plaros – *Plagiomnium rostratum*, plesch – *Pleurozium schreberi*, rhipun – *Rhizomnium punctatum*, rhoros – *Rhodobryum roseum*, rhysqu – *Rhytidiadelphus squarrosus*.

Cievnaté rastliny: abialb – *Abies alba*, acepra – *Acetosa pratensis*, acepse – *Acer pseudoplatanus*, achmil – *Achillea millefolium*, agrcap – *Agrostis capillaries*, ajurep – *Ajuga reptans*, alcspe – *Alchemilla vulgaris*, anenem – *Anemone nemorosa*, asaeur – *Asarum europaeum*, athfil – *Athyrium filix-femina*, aveads – *Avenula adsurgens* subsp. *adsurgens*, avefle – *Avenella flexuosa*, betpen – *Betula pendula*, botlun – *Botrychium lunaria*, brapin – *Brachypodium pinnatum*, brimed – *Briza media*, calaru – *Calamagrostis arundinacea*, calvil – *Calamagrostis villosa*, campat – *Campanula patula*, camper – *Campanula persicifolia*, caraca – *Carlina acaulis*, carcar – *Carex caryophylla*, carhir – *Carex hirta*, carimp – *Cardamine impatiens*, carpal – *Carex pallescens*, carpan – *Carex panicea*, carpil – *Carex pilulifera*, carpra – *Cardamine pratensis*, corave – *Corylus avellana*, crugla – *Cruciata glabra*, dacglo – *Dactylis glomerata*, dandec – *Danthonia decumbens*, descas – *Deschampsia cespitosa*, drycar – *Dryopteris carthusiana*, dryfil – *Dryopteris filix-mas*, epimon – *Epilobium montanum*, fagsyl – *Fagus sylvatica*, fesrub – *Festuca rubra*, fraexc – *Fraxinus excelsior*, fraves – *Fragaria vesca*, galmol – *Galium mollugo* agg., galodo – *Galium odoratum*, galver – *Galium verum*, gerrob – *Geranium robertianum*, hiemur – *Hieracium murorum*, hiepil – *Pilosella officinarum*, horeur – *Hordelymus europaeus*, hypmac – *Hypericum maculatum*, impnol – *Impatiens noli-tangere*, juncom – *Juniperus communis*, knaarv – *Knautia arvensis*, latpra – *Lathyrus pratensis*, leuvul – *Leucanthemum vulgare* agg., lonxyl – *Lonicera xylosteum*, lotcor – *Lotus corniculatus*, luzluz – *Luzula luzuloides*, luzmul – *Luzula multiflora*, lyccla – *Lycopodium clavatum*, merper – *Mercurialis perennis*, moetri – *Moehringia trinervia*, mycmur – *Mycelis muralis*, narstr – *Nardus stricta*, oxaace – *Oxalis acetosella*, physpi – *Phyteuma spicatum*, picabi – *Picea abies*, pimsax – *Pimpinella saxifraga*, plabif – *Platanthera bifolia*, plalan – *Plantago lanceolata*, poacha – *Poa chaixii*, poanem – *Poa nemoralis*, poapra – *Poa pratensis* agg., potaur – *Potentilla aurea*, potere – *Potentilla erecta*, priela – *Primula elatior*, prupad – *Padus racemosa*, pruvul – *Prunella vulgaris*, ranacr – *Ranunculus acris*, ranaur – *Ranunculus auricomus* agg., ranpol – *Ranunculus polyanthemus*, roscan – *Rosa canina* agg., rubida – *Rubus idaeus*, saneur – *Sanicula europaea*, senova – *Senecio ovatus*, sorauc – *Sorbus aucuparia*, stegra – *Stellaria graminea*, thypul – *Thymus pulegioides*, trimed – *Trifolium flexuosum*, urtdio – *Urtica dioica*, vacmyr – *Vaccinium myrtillus*, vacvit – *Vaccinium vitis-idaea*, vercha – *Veronica chamaedrys*, veroff – *Veronica officinalis*, viocan – *Viola canina*, viorei – *Viola reichenbachiana*, vioriv – *Viola riviniana*.

Vegetačné typy boli pomenované podľa diferenciálnych resp. dominantných druhov (dva typy sú vymedzené len na základe edifikátorov, menovite *Brachypodium pinnatum* a *Avenula adsurgens*).

Výsledky za jednotlivé tematické celky uvádzame v samostatných kapitolách.

3 Demografia a genetická štruktúra smreka ako kolonizujúcej dreviny

Klíčenie semien a iniciálne prežívanie semenáčikov predstavuje kritickú fázu vo vývoji lesa (Prach *et al.* 1996, Clark *et al.* 1999, Caspersen a Saprunoff 2005), ako aj v dynamike zmiešaných spoločenstiev drevín a tráv (Higgins *et al.* 2000, Jeltsch *et al.* 2000). Dreviny sa správajú ako *r*-stratégovia (MacArthur a Wilson 1967), produkujú veľké množstvo potomkov, z ktorých sa len malá časť dožíva dospelosti. Prírodný výber je najsilnejší práve v raných štádiách vývoja, t.j. v štádiu semien a semenáčikov. Priestorové rozmiestnenie semenáčikov drevín je

determinované ako rozptylom semien z materských jedincov, tak aj dostupnosťou vhodných mikrostanovišť (Houle 1995, 1998, Clark *et al.* 1999, LePage *et al.* 2000, Camarero *et al.* 2005).

Matematické modelovanie priestorových vzťahov v procesoch rozptylu semien a etablovania semenáčikov v lesnom poraste je spravidla založené na inverznom odhade parametrov rozptylovej funkcie z meraných údajov o hustote semien alebo semenáčikov a pozícií a plodnosti dospelých stromov niektorou zo štandardných metód (spravidla metódou maximálnej pravdepodobnosti – *maximum likelihood*). Plodnosť býva často odhadovaná na základe veľkosti jedincov ($d_{1,3}$ alebo kruhová plocha; Ribbens *et al.* 1994, Clark *et al.* 1999, LePage *et al.* 2000). Tento postup je však v prípade kolonizácie nelesných (najmä trávnatých) plôch často zložitejší než modelovanie prirodzenej obnovy v rámci lesného porastu. Nelesné plochy často predstavujú nepriaznivé prostredie pre semenáčky drevín kvôli intenzívnej konkurencii podrastu, hrubej vrstve nerozloženej stariny (Prach *et al.* 1996, Li a Wilson 1998), neprítomnosti mykoríznych húb (Dickie a Reich 2005) a nepriaznivej mikroklíme (De Steven 1991). Faktory priaznivo ovplyvňujúce prežívanie semenáčikov, ako je hustota dopadajúcich semien, mikroklimatický vplyv dospelých stromov, druhové zloženie bylinnej vrstvy či hustota mycélií mykoríznych húb, sa spravidla menia v závislosti na vzdialenosti od okraja lesného porastu (Magee a Antos 1992, Riege a Del Moral 2004, Dickie a Reich, 2005, Dovčiak *et al.* 2005), takže je veľmi problematické vzájomne odseparovať ich dopady na hustotu semenáčikov.

Prítomnosť dospelých plodiacich jedincov v rámci plochy môže predstavovať dodatočnú komplikáciu pre modelovanie. Dospelé stromy menia podmienky pre prežívanie semenáčikov v ich bezprostrednom okolí zvýšením hustoty dažďa semien, vplyvom na lokálnu mikroklímu, bylinné spoločenstvo, zmenou kvality opadu a tým aj pôdných podmienok a pôdnej mikrobioty (Finegan 1984, Asselin *et al.* 2001, Siemann a Rogers 2003, Griffiths *et al.* 2005). V skorších sukcesných štádiách môže tienenie dospelými stromami vytvárať optimálne podmienky pre etablovanie semenáčikov znížením konkurencie agresívnych trávnych druhov (nepriama facilitácia, Pagès *et al.* 2003), ale s postupným narastaním zápoja sa tento priaznivý vplyv môže zvrátiť až na inhibíciu v neskorších sukcesných štádiách.

S meniacou sa hustotou kolonizujúceho porastu sa mení aj jeho priestorová štruktúra. Ako už bolo spomenuté, jedince, ktorým sa podarí etablovať pred migračným frontom, menia podmienky mikrostanovišťa a po začatí plodenia zvyšujú hustotu semien vo svojom bezprostrednom okolí. *A priori* sa teda dá očakávať formovanie zhlukov potomstva v okolí takýchto pionierskych jedincov (cf. Asselin *et al.* 2001, Greene a Johnson 2000). Proces prirodzeného samozried'ovania spojený s rastom jedincov a narastajúcou hustotou porastu naopak vedie k rovnomernejšiemu priestorovému rozmiestneniu (Moeur 1997, Ward *et al.* 1996, He a Duncan 2000). Možno teda očakávať postupnú zmenu priestorovej štruktúry kolonizujúcej dreviny pozdĺž sukcesného gradientu. Shimatani (2004) vyvinul model založený na kombinácii nehomogénneho Poissonovho procesu a Neymann-Scottovho procesu, simulujúci vytváranie podobnej priestorovej štruktúry, jeho ekologické pozadie je ale odlišné od nášho prípadu.

Priestorová distribúcia génov a genotypov v rastlinných populáciách sa takisto môže odchyľovať od náhodného rozmiestnenia. K tvorbe priestorovej genetickej štruktúry môže viesť ako obmedzený rozptyl peľu a semien (t.j. izolácia vzdialenosťou), tak aj selekcia viazaná na priestorovú variabilitu podmienok mikrostanovišťa (Turner *et al.* 1982, Berg a Hamrick 1995, Schnabel a Hamrick 1995, Rogers *et al.* 1999). Epperson a Li (1996) na základe simulácií predpokladajú, že sformovanie priestorovej genetickej štruktúry v dôsledku obmedzeného toku génov vyžaduje niekoľko generácií, pokiaľ východiskovým stavom je náhodné rozmiestnenie genotypov v kontinuálnej populácii. Pri lesných drevinách s dlhým životným cyklom to predstavuje rádovo

stovky rokov. Empirické štúdie spravidla potvrdzujú tento teoretický predpoklad – rozsiahle populácie drevín spravidla nevykazujú výraznú priestorovú genetickú štruktúru (Geburek 1993, Knowles 1991, Leonardi a Menozzi 1996). Pri expanzii populácie do voľného priestoru a postupnom formovaní porastu sa však nenáhodné rozmiestnenie genotypov po ploche môže vytvoriť už v priebehu jednej generácie (Gömöry a Schmidtová 2004a, b).

Ciele tejto čiastkovej štúdie boli nasledovné:

- modelovať rozptyl semien z materských stromov
- vyhodnotiť podiel variability v hustote semien a mikrostanovištných podmienok na priestorovej distribúcii semenáčikov a starších jedincov
- vyhodnotiť zmeny priestorového rozmiestnenia jedincov v priebehu sukcesie
- vyhodnotiť formovanie priestorovej genetickej štruktúry tvorbou príbuzenských skupín.

3.1 Metodika

V rámci transektu bolo vo februári 2004 (pred otváraním šišíek) rozmiestnených 50 lapačov semien (kovový rám $30 \times 30 \times 8$ cm, dno tvorila polyetylénová sieťka s okami 1×1 mm). Lapače boli rozmiestnené v cca 10 m širokom páse pozdĺž osi transektu. Semená boli zbierané a počítané v dvojtýždenných intervaloch v priebehu marca a apríla 2004. Obdobie vypadávania semien bolo relatívne krátke, trvalo zhruba 3 týždne, takže väčšinu semien sme zaznamenali pri prvých dvoch odberoch. Hustota semenáčikov z tejto semennej úrody bola následne odhadovaná v lete na kruhových plôškach s plochou $0,5 \text{ m}^2$ rozmiestnených v sieti 5×5 m v rámci stredového 20 m pásu, táto sieť bola následne aj základom pre modelovanie hustoty semenného dažďa. Na plôškach bola okrem toho podrobne zaznamenávané druhy etáží E_1 a E_0 , svetelné a pôdne pomery. Na stredovom páse bola zmapovaná prízemná vrstva vegetácie s rozlíšením 13 typov ako mapovacích jednotiek. Podrobnosti o hodnotení vegetácie sú uvedené v kapitole *Vývoj rastlinných spoločenstiev*.

3.1.1 Model rozptylu semien

Pre odhad hustoty semenného dažďa v rámci transektu sme použili prístup podľa Sato a Hiura (1998) s niekoľkými modifikáciami. Za predpokladu, že rozdelenie semien okolo materského stromu je izotropné a lognormálne, počet semien $f(x)$ vo vzdialenosti x od materského stromu možno odhadovať ako

$$f(x) = (S / \sqrt{2\pi} \cdot \sigma x) \cdot e^{-(\log x - m)^2 / 2\sigma^2} \quad [1]$$

kde S je počet semien vyprodukovaných materským stromom, ktorý je priamo úmerný počtu šišíek C ($S = a \cdot C$, kde a je konštanta – priemerný počet semien v šiške); m je funkciou výšky, z ktorej semeno padá h ($m = \log(b \cdot h)$, kde b je konštanta); σ je konštanta. Keďže u väčšiny stromov boli šišky nahromadené v hornej tretine koruny, určili sme výšku pádu semena h ako $5/6$ výšky stromy $\pm$ výškový rozdiel (z_{diff}) medzi pätou stromu a lapačom. Parametre m a σ určujú tvar rozptylovej krivky a je možné ich interpretovať v rámci mechanistického modelu rozptylu podľa Greene a Johnsona (1989): m je funkciou výšky pádu semena, priemernej horizontálnej rýchlosti vetra a rýchlosti pádu, σ je smerodajná odchýlka logaritmu horizontálnej rýchlosti vetra (Sato a Hiura 1998). Hustota semien na jednotku plochy vo vzdialenosti x od zdroja sa dá potom určiť ako podiel $f(x)$ a $2\pi x$:

$$g(x) = (S / \sqrt{8\pi^3} \cdot \sigma x^2) \cdot e^{-(\log x - m)^2 / 2\sigma^2} \quad [2]$$

Keďže sa rozptylové krivky jednotlivých stromov v poraste prekrývajú, celkovú očakávanú hustotu v j . lapači E_j , ktorý je umiestnený vo vzdialenosti x_{ij} od i . materského stromu možno odhadnúť ako súčet príspevkov jednotlivých stromov:

$$E_j = \sum_i g_{ij}(x_{ij}) = a \cdot \sum_i C_i \cdot e^{-(\log x - \log b - \log h_i)^2 / 2\sigma^2} / \sqrt{8\pi^3} \cdot \sigma \cdot x_{ij}^2 \quad [3]$$

Za predpokladu, že počet semien v lapači má Poissonovo rozdelenie, pravdepodobnosť L_j , že v lapači sa zachytí O_j semien pri očakávanom priemernom počte E_j v j . lapači je:

$$L_j = \frac{e^{-E_j} E_j^{O_j}}{O_j!} \quad [4]$$

Celková pravdepodobnosť pre súbor n lapačov je súčinom pravdepodobností pre jednotlivé lapače, jej logaritmus je teda súčtom logaritmov pravdepodobností pre jednotlivé lapače, daných rovnicou [4]. Pro modelovanie sme hľadali hodnoty parametrov b a σ , ktoré maximalizujú logaritmus celkovej pravdepodobnosti (*log likelihood*) postupným dosadzovaním hodnôt b a σ v rozsahu od 0,1 do 5 s nárastom 0,1. Východiskový rozsah testovaných hodnôt b a σ bol určený tak, aby bol biologicky a meteorologicky zmysluplný a zahŕňal možnosť vrcholu disperznej krivky od niekoľko centrimetrov do viac ako 100 m od materského stromu. Priemerný počet semien na šišku bol určený tak, aby $\sum_j E_j = \sum_j O_j$. Keďže najvyššie hodnoty *log likelihood* boli pozorované pre $b \in \langle 0,4; 0,5 \rangle$ a $\sigma \in \langle 0,8; 1,1 \rangle$, uskutočnili sme zjemnený odhad v rámci týchto intervalov s nárastom 0,001. Tesnosť odhadu bola hodnotená na základe Pearsonovho korelačného koeficienta a lineárnej regresie medzi pozorovanými a odhadovanými hustotami semien (procedúry CORR a GLM, SAS 1988). Strednú rozptylovú vzdialenosť sme vypočítali podľa Ribbensa *et al.* (1994).

3.1.2 Závislosť hustoty semenáčikov na mikroprostredí

Vhodnosť prostredia pre etablovanie semenáčikov na kruhových plôškach bola hodnotená na základe sumárnej pokryvnosti troch skupín rastlín: i) machorastov (sumárna pokryvnosť *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Plagiomnium* sp. a *Pleurozium schreberi*), ktoré indikujú podmienky vhodné pre klíčenie semien a iniciálne prežívanie semenáčikov, ii) erikoidných kríčkov *Vaccinium myrtillus* a *V. vitis-idaea*, iii) klonálnych tráv (*Brachypodium pinnatum*, *Avenula adsurgens* a *Calamagrostis arundinacea*) ako indikátorov prostredia so silným konkurenčným tlakom.

Dvojročné semenáčky a juvenilné jedince do 1,3 m výšky boli podrobne jednotlivo zmapované na jar 2005 po roztopení snehu ale pred začiatkom vegetačného obdobia. Pre vyhodnotenie ich početností bola plocha transektu rozdelená na štvorce 5×5 m so stredom v strede kruhovej plôšky a jedince boli zlúčené do troch výškových tried (do 20 cm, 20–50 cm, a 50–130 cm). Priestorová mierka hodnotenia mladých jedincov bola teda hrubšia ako v prípade jednoročných semenáčikov. Vplyv stromovej vrstvy na každý štvorec bol vyjadrený kruhovou základňou stromov v rámci štvorca a v okruhu 5 m okolo hraníc štvorca. Indexy pokryvnosti vegetácie (pokryvnosť machorastov, druhov rodu *Vaccinium* a klonálnych tráv) v rámci štvorca boli vypočítané na základe podielu vegetačných typov a priemernej pokryvnosti druhov v rámci vegetačného typu (Hrivnák a Ujházy 2005). Charakteristiky svetelných a pôdných pomerov, merané na kruhových plôškach v strede štvorcov, sa vzťahovali na celé štvorce.

Analýza dát bola vykonaná samostatne pre jednorôčné semenáčky a jednotlivé výškové triedy juvenilných jedincov smreka. Vzhľadom na kolinearitu mnohých charakteristík prostredia sme najprv použili faktorovú analýzu na identifikáciu vzťahov medzi premennými. Pre určenie optimálneho počtu spoločných faktorov sme vykonali niekoľko analýz s počtom faktorov od 2 do 7. Analýza s počtom spoločných faktorov 3 poskytla najlepšie interpretovateľné výsledky, pričom spoločné faktory vysvetľovali až 90 % celkovej variancie (prvé 2 faktory zodpovedali za 70 % celkovej variancie). Pre extrakciu faktorov sme použili analýzu základných komponentov, pričom štvorce viacnásobných korelácií každej premennej s ostatnými premennými boli použité ako úvodné odhady komunalít. Následne sme použili ortogonálnu varimaxovú rotáciu osí (procedúra FACTOR, SAS 1988).

Keďže dáta z jednotlivých kruhových plôch a štvorcov sa nedajú považovať za nezávislé (priestorová autokorelácia), použili sme pre hodnotenie vzťahov medzi hustotou semenáčikov resp. mladých jedincov smreka a hustotou semenného dažďa, charakteristikami prostredia resp. vegetačnými premennými parciálne Mantelove testy, ktoré poskytujú parciálny korelačný koeficient medzi dvojicou matic rozdielov hodnôt premenných v priestorovo určených bodoch pri vylúčení vplyvu vzdialeností medzi bodmi. Hodnoty parciálnych korelačných koeficientov sme testovali permutačným testom (Smouse *et al.* 1986) na základe 100 000 náhodných permutácií programom *zt* (Bonnet a Van de Peer, Ghent University, Belgium).

3.1.3 Priestorová štruktúra porastu

Prvé šišky sme zaregistrovali na jedincoch s hrúbkou $d_{1,3} = 19$ cm. Tieto jedince boli pre účely hodnotenia priestorovej štruktúry a priestorovej genetickej štruktúry považované za dospelé, jedince s hrúbkou do 18 cm za juvenilné (rozdelené ešte na dve výškové triedy: do 1,3 m a nad 1,3 m výšky).

Z jedincov smreka s výškou nad 1,3 m v rámci vnútorného 40 m pásu boli v zime 2004/2005 odobrané vetvičky s dormantnými púčikmi na analýzu izoenzýmov. Z púčikov bolo extrahované meristematické pletivo a homogenizované v extrakčnom pufri (Tris-HCl pH 7,5). Elektroforetická separácia enzýmov prebehla v 12 % škrobovom géle s použitím troch pufrových systémov (LiOH-H₃BO₃ – Tris-citrát pH 8,1, NaOH-H₃BO₃ pH 8,0 – Tris-citrát pH 8,7, a kontinuálny Tris-citrát pH 7,0) (Longauer *et al.* 2001). Analyzovali sme nasledovné enzýmové systémy a gény: fluorescenčná esteráza (*Fest-A*), glukózo-6-fosfát dehydrogenáza (*G6pd-A*), glutamát dehydrogenáza (*Gdh-A*), glutamát-oxaloacetát transamináza (*Got-A*, *Got-B*, *Got-C*), isocitrát dehydrogenáza (*Idh-A*, *Idh-B*), leucín aminopeptidáza (*Lap-A*, *Lap-B*), malát dehydrogenáza (*Mdh-A*, *Mdh-B*, *Mdh-C*), NADH dehydrogenáza (*Ndh-A*), fosfoenolpyruvát karboxyláza (*Pepc-A*), fosfoglucoizomeráza (*Pgi-A*, *Pgi-B*), fosfoglukomutáza (*Pgm-A*), a šikimát dehydrogenáza (*Skdh-A*, *Skdh-B*). Genetická interpretácia zymogramov sa opierala o práce Muona *et al.* (1987) a Lagercrantz *et al.* (1988).

Pre hodnotenie priestorového rozmiestnenia jedincov bol transekt rozdelený na 4 štvorcové plochy 40 × 40 m, z ktorých najspodnejšia predstavovala iniciálne štádium sukcesie (relatívne voľná plocha s prevažne solitérnymi dospelými jedincami smreka), naopak najvyššia predstavovala záverečnú fázu kolonizačného procesu (zapojený a výškovo vyrovnaný smrekový porast). Hodnotenie bolo vykonávané samostatne pre každú triedu veľkosti (dospelé jedince, juvenilné nad 1,3 m, juvenilné do 1,3 m). Pre analýzu bola použitá Ripleyho *K*-funkcia:

$$K_t = n^{-2} A \sum_i \sum_{j \neq i} w_{ij}^{-1} I_t(u_{ij}) \quad [5]$$

kde t je vzdialenosť (resp. trieda vzdialenosti) pre ktorú sa funkcia K počíta, n je počet jedincov smreka v príslušnej triede veľkosti na príslušnej ploche, A je výmera plochy, u_{ij} je vzdialenosť medzi jedincami i a j , $I_t(u_{ij})$ je binárna premenná ($I_t = 1$ ak $u_{ij} < t$, inak $I_t = 0$), a w_{ij} je váha pre korekciu okrajového postavenia stromu (Ripley 1976, Haase 1995). V prípade náhodného Poissonovho rozdelenia jedincov je očakávaná hodnota $K_t = \pi t^2$. V praxi sa funkcia K transformuje na funkciu L :

$$L_t = t - \sqrt{K_t / \pi} \quad [6]$$

pričom $L_t = 0$ v prípade náhodného rozdelenia jedincov v mierke radiálnej vzdialenosti t , $L_t > 0$ znamená tendenciu k zhlukovaniu jedincov, $L_t < 0$ znamená tendenciu k uniformnému (rovnomernému) rozdeleniu jedincov. Interval spoľahlivosti funkcie L_t je možné odvodiť Monte Carlo simuláciou a použiť pre testovanie významnosti hodnoty L_t (Peterson a Squiers 1995). V našom prípade sme 95 % konfidenčné intervaly pre výberové hodnoty L_t odvodili z 1000 Monte Carlo simulácií náhodne rozdelených jedincov pre každú triedu vzdialenosti $t < 20$ m, t.j. maximálna testovaná trieda vzdialenosti bola rovná polovici strany štvorcovej plochy. Pre výpočty bol použitý program SPPA v. 2.0.3 (Haase 2001).

Pre hodnotenie priestorovej genetickej štruktúry sme použili koeficient príbuznosti F_{ij} , vyjadrujúci pravdepodobnosť, že náhodne vybraný gén z genotypu jedinca i bude identický s náhodne vybraným génom z jedinca j . Použili sme metodiku odhadu F_{ij} podľa Loiselle *et al.* (1995), ktorá je najvhodnejšia pre markéry s nízkym stupňom polymorfizmu, ako sú aj izoenzyмы (Vekemans a Hardy 2004):

$$F_{ij} = \frac{\sum_k (p_{ik} - \bar{p}_k) \cdot (p_{jk} - \bar{p}_k)}{\sum_k \bar{p}_k (1 - \bar{p}_k)} + \frac{1}{2(N-1)} \quad [7]$$

kde p_{ik} a p_{jk} sú frekvencie k . alely i . a j . jedinca, $\bar{p}_k$ je priemerná frekvencia k . alely v celom súbore a N je rozsah výberu. Prvý člen vo vzorci predstavuje odhad príbuzenstva na základe korelácie alelických stavov (frekvencia alely u diploidného jedinca môže byť len 0, 0,5 a 1), druhý člen je korekciou na obmedzený rozsah výberu.

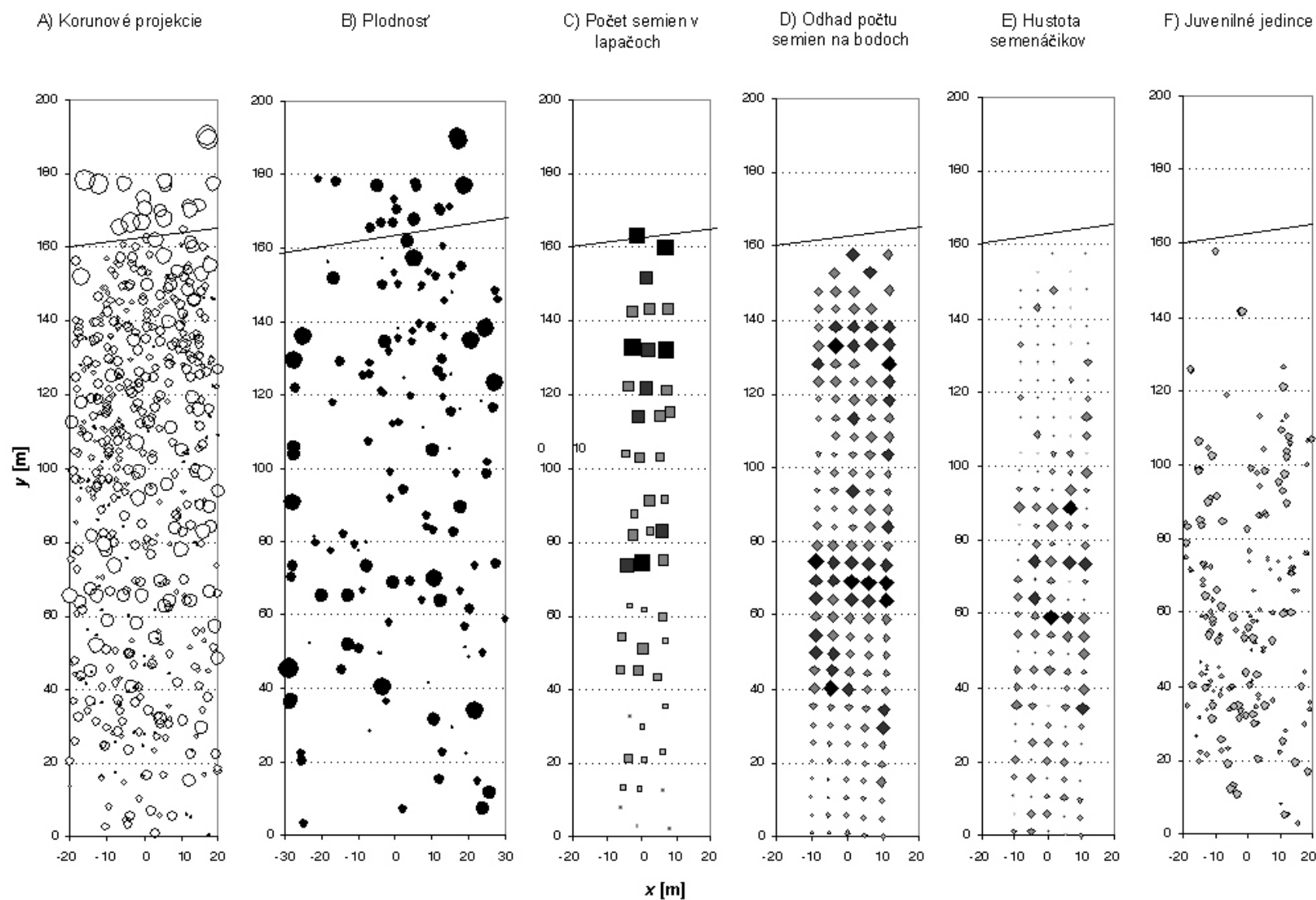
Priemerné hodnoty F_{ij} boli vypočítané po 1 m triedach vzdialenosti. Ich významnosť bola testovaná na základe 1000 náhodných permutácií. Z testovaných lokusov *Pgi-A* a *Mdh-A* boli v našom výbere monomorfné a ďalšie lokusy boli len slabo polymorfné a teda nevhodné pre odhad príbuznosti. Koeficienty príbuznosti boli preto hodnotené len na základe 5 najpolymorfnejších génov s frekvenciou najčastejšej alely menej ako 0,9 (*Lap-B*, *Got-C*, *G6pd-A*, *Pgi-B* a *Pepc-A*).

Na výpočty bol použitý program SPAGeDi v. 1.1 (Hardy a Vekemans 2002). Výpočet priemerného príbuzenstva medzi dospelými a juvenilnými jedincami bol vykonaný *ad-hoc* programom, pričom interval spoľahlivosti bol takisto odvodený z 1000 náhodných permutácií jedincov po priestorových pozíciách na tranzekte.

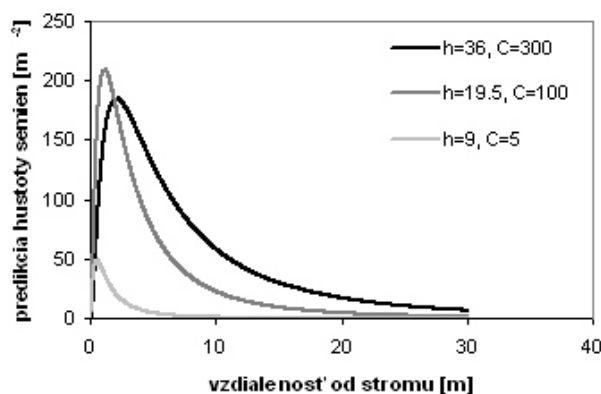
3.2 Výsledky

3.2.1 Rozptyl semien

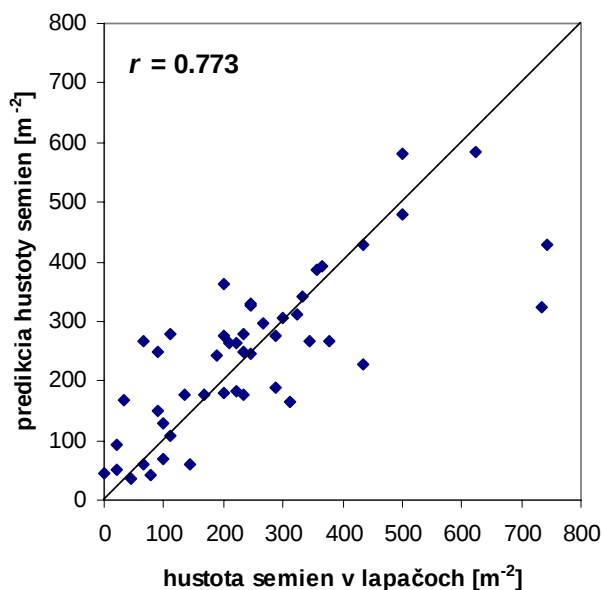
Rozmiestnenie stromov a namerané hustoty semien a semenáčikov sú zobrazené na obr. 4. Plodnosť stromov meraná počtom vyprodukovaných šišíek v r. 2003 slabo ale významne negatívne koreluje so vzdialenosťou od bývalého lesného okraja ako východiska kolonizácie ($r = -0,203$; $P < 0,0001$). Najstaršie a teda aj najväčšie jedince smreka sa samozrejme vyskytovali v blízkosti



Obr. 4 Rozmiestnenie stromov, hustota semenného dažďa a semenáčikov, a rozmiestnenie juvenilných jedincov po ploche tranzektu



Obr. 5 Rozptylové krivky semien pre 3 modelové stromy. h – výška stromu, C – počet šišíek.



Obr. 6 Vzťah medzi pozorovanou a predikovanou hustotou semien v lapačoch.

modelu. Lineárna regresia medzi pozorovanými (O) a predikovanými (E) hodnotami bola $O = -3,917 + 1,016 \cdot E$, pričom absolútny člen je nevýznamne odlišný od nuly (t -test: $t = -0,115$; $P = 0,909$) a regresný koeficient sa nelíši významne od 1 ($t = -0,131$; $P = 0,895$). Disperzný model teda nevykazuje systematickú odchýlku. Reziduály regresnej rovnice nevykazujú významnú koreláciu so vzdialenosťou od bývalého okraja ($r = 0,186$; $P = 0,203$), čo naznačuje, že disperzný model nemení svoje vlastnosti pozdĺž gradientu kolonizácie.

3.2.2 Závislosť hustoty semenáčikov na podmienkach mikrostanišťa

Vzhľadom na to, že hustota jednoročných semenáčikov bola určovaná na kruhových plôškach $0,5 \text{ m}^2$, zatiaľ čo juvenilné jedince boli mapované jednotlivo a teda ich hustota bola určovaná na štvorcových plochách $5 \times 5 \text{ m}$, vegetačné dáta a vplyv stromovej vrstvy boli určované rozdielnou

okraja, pričom plodnosť úzko koreluje s veľkosťou stromu (kruhovou plochou; $r = 0,613$; $P < 0,0001$). Ovšem aj keď je táto korelácia tesná, v rámci transektu sa vyskytovalo viacero hustých skupín jedincov, v rámci ktorých aj vysoké a hrubé jedince smreka vykazovali nízku plodnosť, pravdepodobne kvôli intenzívnej konkurencii susedných jedincov (obr. 4A vs. 4B). Pozorovaná hustota semien v lapačoch sa pohybovala od 0 do 744 m^{-2} (s priemerom a strednou chybou $245,4 \pm 25,0 \text{ m}^{-2}$) a klesala pozdĺž kolonizačného gradientu, t.j. bola negatívne korelovaná so vzdialenosťou od bývalého okraja ($r = -0,943$, $P < 0,0001$), takže sledovala klesajúci trend plodnosti a hustoty materských stromov (obr. 4B vs. 4D).

Model rozptylu semien predpokladá maximálnu hustotu semien v bezprostrednej blízkosti materských stromov (0,5–2,1 m od stromu v závislosti na jeho výške a plodnosti) s následným rýchlym poklesom s rastúcou vzdialenosťou (obr. 5). Zodpovedajúca priemerná rozptylová vzdialenosť sa pohybovala od 4,3 do 17,4 m. Odhady parametrov disperznej krivky, založené na maximálnej pravdepodobnosti, boli $a = 32,9$, $b = 0,484$, a $\sigma = 1,028$ (viď rovnica [3]). Závislosť medzi pozorovanými a predikovanými hodnotami hustoty semien v lapačoch bola tesná ($r = 0,773$; obr. 6), čo svedčí o dostatočnej kvalite

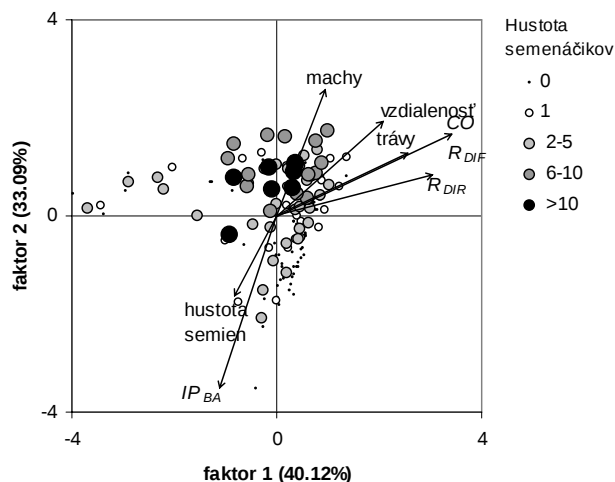
metodikou. Podkladom pre faktorovú analýzu preto boli dve rozdielne sady environmentálnych premenných. Obe faktorové analýzy však viedli k veľmi podobným výsledkom, s takmer rovnakým podielom na vysvetlenej celkovej variancii, a s veľmi podobným výsledným gradientom (obr. 7 a 8).

V prvej faktorovej analýze pre kruhové plôšky s jednoročnými semenáčikmi prvý faktor vykazoval silnú pozitívnu koreláciu s otvorenosťou zápoja a difúznou radiáciou ($r > 0,8$) a strednú koreláciu s priamou radiáciou, pokryvnosťou tráv a vzdialenosťou od bývalého lesného okraja ($r > 0,5$). S ostatnými charakteristikami prostredia bol slabokorelovaný ($|r| < 0,3$; tab. 2, obr. 7). Tento faktor je teda viazaný na nárast svetelného príjmu a pokryvnosti tráv v súvislosti s narastajúcou dĺžkou gradientu kolonizácie. Druhý faktor bol silne negatívne korelovaný s indexom vplyvu stromov IP_{BA} ($r < -0,8$) a stredne pozitívne korelovaný s pokryvnosťou machorastov (tab. 2, obr. 7). Tretí faktor vykazoval silný vzťah s pôdnou reakciou.

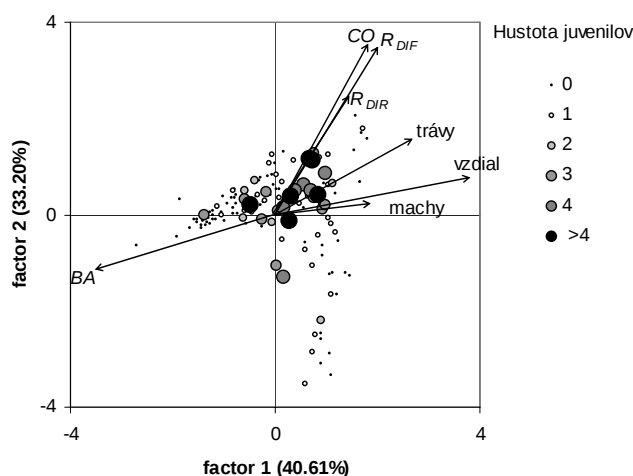
V druhej faktorovej analýze pre štvorcové plochy bol prvý faktor takisto viazaný na dĺžku gradientu kolonizácie v súvislosti s narastajúcou pokryvnosťou tráv a klesajúcou kruhovou základňou drevín (tab. 3, obr. 8). Druhý faktor vykazoval silnú koreláciu so svetelnými charakteristikami, tretí faktor koreloval s pôdnou reakciou.

Hodnoty komunalít, ktoré určujú podiel variancie pôvodných premenných, vysvetlenej extrahovanými spoločnými faktormi, boli vo všeobecnosti vysoké pre premenné, ktoré popisujú sukcesné štádium (svetlo, index vplyvu stromov resp. kruhová základňa), mierne nižšie pre pôdnú reakciu, výrazne nižšie pre pokryvnosti jednotlivých typov vegetácie a nízke u zostávajúcich premenných (tab. 2 a 3).

Hustota jednoročných semenáčikov a juvenilných jedincov sa pozdĺž gradientu kolonizácie menila (obr. 4E, 4F, 9). Priemerná vzdialenosť od bývalého okraja lesa bola pri semenáčikoch prakticky rovnaká ako pri juvenilných jedincoch (95,7 m resp. 94,6 m), ale rozdiel v priemernej hustote bol takmer stonásobný (obr. 9). Hustota semenáčikov aj juvenilných jedincov do 1,3 m



Obr. 7 Bodový diagram skóre prvých dvoch faktorov faktorovej analýzy charakteristík prostredia na kruhových skusných plôškach 0,5 m². Veľkosť symbolov zodpovedá hustote semenáčikov na plôške.



Obr. 8 Bodový diagram skóre prvých dvoch faktorov faktorovej analýzy charakteristík prostredia na štvorcových plochách 25 m². Veľkosť symbolov zodpovedá hustote juvenilov na ploche (skratky premenných sú uvedené v tab. 1).

Tab. 2 Faktorová analýza charakteristík prostredia na kruhových plôškach vo vzťahu k hustote semenáčikov.

Premenná	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Odhad komunalita
CO	0,8929	0,4032	-0,0255	0,9605
R_{DIF}	0,8662	0,4212	-0,0032	0,9277
R_{DIR}	0,7709	0,2120	0,1819	0,6723
Pokryvnosť tráv	0,6533	0,3117	0,1477	0,5457
Vzdialenosť od okraja	0,5249	0,4767	-0,3204	0,6053
Pokryvnosť machorastov	0,2399	0,6409	-0,0481	0,4706
IP_{BA}	-0,2677	-0,8894	0,0402	0,8643
pH-H ₂ O	-0,1150	0,0802	0,8499	0,7420
pH-KCl	0,0339	0,0329	0,8206	0,6755
Vlhkosť pôdy	0,0050	0,3119	0,2250	0,1479
Predikcia hustoty semien	-0,2100	-0,4180	-0,0685	0,2235
Celkový dusík	0,2133	0,1654	-0,1076	0,0845
Pokryvnosť <i>Vaccinium</i> sp.	0,1129	0,0571	0,0360	0,0173
Organický uhlík	-0,0496	0,0351	-0,1134	0,0166
Podiel na variancii	0,401	0,331	0,177	

Tab. 3 Faktorová analýza charakteristík prostredia na štvorcových plochách vo vzťahu k hustote juvenilných jedincov.

Premenná	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3	Odhad komunalita
Vzdialenosť od okraja	0,9199	0,1944	-0,1042	0,8949
Kruhová plocha stromov	-0,8300	-0,2866	0,0104	0,7712
Pokryvnosť tráv	0,6521	0,0750	0,0870	0,5810
R_{DIF}	0,4523	0,8795	0,0183	0,9784
CO	0,4865	0,8651	0,0074	0,9851
R_{DIR}^b	0,3591	0,6075	0,1831	0,5315
Pokryvnosť machorastov	0,4560	0,3938	0,0276	0,2116
pH-H ₂ O	-0,1646	0,0009	0,8277	0,7122
pH-KCl	-0,0588	0,0503	0,8115	0,6645
Pokryvnosť <i>Vaccinium</i> sp.	0,1936	0,1426	-0,0797	0,0507
Celkový dusík	0,1969	0,0472	-0,0373	0,0655
Vlhkosť pôdy	-0,0766	0,2561	0,2121	0,1165
Organický uhlík	-0,0504	-0,0214	-0,1156	0,0163
Podiel na variancii	0,406	0,322	0,208	

na oboch koncoch transektu, t.j. v otvorenom poraste so solitárnymi smrekmi aj v zapojenej smrekovej žrdkovine, bola extrémne nízka (obr. 9). Hustota jednorokých semenáčikov pozitívne korelovala s hustotou juvenilov výškovej triedy do 20 cm ($r = 0,275$; $P < 0,0001$), pri

Tab. 4 Mantelove parciálne korelácie medzi charakteristikami prostredia a hustotou semenáčikov na 0,5 m² kruhových plôškach.

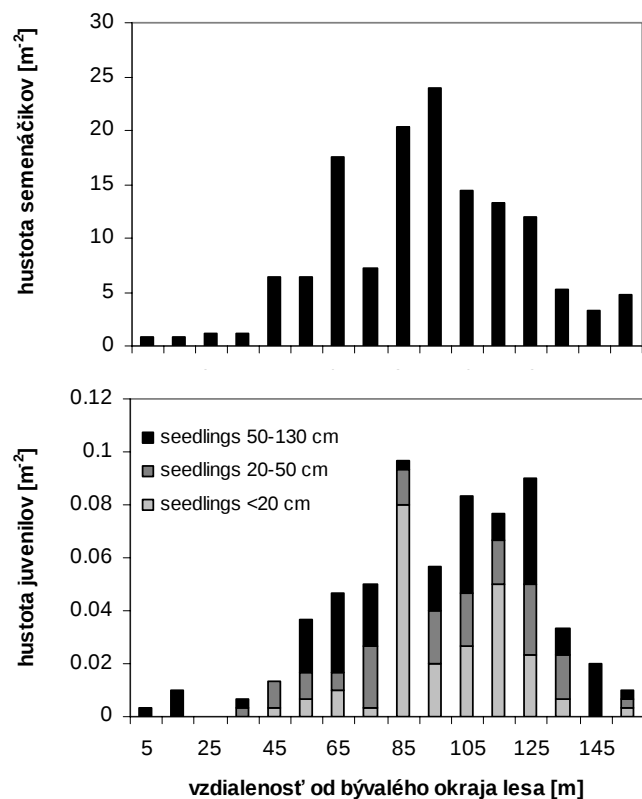
Premenná		R
Predikcia hustoty semenného dažďa		0,061***
IP_{BA}		-0,322***
Svetlo	CO	0,079**
	R_{DIR}	-0,062**
	R_{DIF}	0,132***
Pôda	Vlhkosť	0,208***
	pH-H ₂ O	0,067*
	pH-KCl	ns
	Organický uhlík	ns
	Celkový dusík	0,054**
Vegetácia	Machorasty	0,541***
	Trávy	-0,153***
	<i>Vaccinium</i> sp.	-0,080***
Extrahované faktory	F1 (+svetlo, +trávy)	-0,054*
	F2 ($-IP_{BA}$, +machorasty)	0,454***
	F3 (+pH)	ns

Štatistická významnosť: ns – $P > 0,05$, * – $P < 0,05$, ** – $P < 0,01$, *** – $P < 0,001$ (platí pre všetky tabuľky, obrázky a text)

Tab. 5 Mantelove parciálne korelácie medzi charakteristikami prostredia a hustotou juvenilných jedincov na 25 m² štvorcových plochách.

Premenná		Výšková trieda		
		< 0,2 m	0,2–0,5 m	0,5–1,3 m
		R		
Kruhová plocha stromov		–0,175***	–0,125***	ns
Svetlo	CO	0,124***	0,128***	0,055*
	R _{DIR}	0,200***	0,115***	ns
	R _{DIF}	0,103***	0,116***	ns
Pôda	Vlhkosť	ns	ns	0,144***
	pH-H ₂ O	ns	–0,112***	0,094***
	pH-KCl	–0,059**	–0,216***	0,116***
	Organický uhlík	ns	0,033*	0,050*
	Celkový dusík	–0,049**	–0,060**	ns
Vegetácia	Machorasty	0,233***	0,143***	0,194***
	Trávy	–0,225***	ns	ns
	Vaccinium sp.	0,067**	ns	0,075**
Extrahované faktory	F1 (–BA, +trávy)	0,158***	ns	ns
	F2 (+svetlo)	0,142***	0,125***	0,079**
	F3 (+pH)	0,041*	–0,166***	0,122***

výškovej triede 20–50 cm bol vzťah pozitívny a významný, hoci oveľa voľnejší ($r = 0,0697$; $P < 0,0001$), zatiaľ čo výšková trieda 50–130 cm nevykazovala žiadnu koreláciu so semenáčikmi ($r = 0,0154$; $P = 0,1907$). Z toho vyplýva, že rozdiely v priestorovej distribúcii jedincov narastajú



Obr. 9 Priemerná hustota semenáčikov a juvenilných jedincov pozdĺž invázneho gradientu.

Najtesnejší pozitívny vzťah vykazuje hustota semenáčikov s pokryvnosťou machorastov, silne negatívne koreluje s pokryvnosťou tráv. Negatívny dopad konkurencie kríčkov (*Vaccinium*) sa neprejavil, takisto chemické pôdne charakteristiky (pH, organický uhlík, celkový dusík) sa na hustote semenáčikov neodrážajú.

Zo syntetických faktorov identifikovaných faktorovou analýzou s hustotou semenáčikov tesne koreluje faktor 2 (tab. 4, obr. 7). Prekvapujúco slabý vzťah vykazuje najvýraznejší gradient prostredia, viazaný na faktor 1.

Aj napriek hrubšej mierke určovania faktorov prostredia u juvenilných jedincov (merania v strede štvorca 5×5 m boli vzťahované na celý štvorec) sa u juvenilných jedincov s výškou do 50 cm prejavila tesnejšia pozitívna korelácia s príjmom svetla (najmä otvorenosťou zápoja a priamou radiáciou) ako u semenáčikov (tab. 5). To však už neplatí pre juvenilných jedincov triedy 50–130 cm. Hustota juvenilných jedincov negatívne korelovala s kruhovou základňou stromovej vrstvy, ale aj tesnosť tohto vzťahu sa znižovala s rastúcou výškovou triedou. Naopak pôdne charakteristiky korelovali tesnejšie s hustotou vyšších tried juvenilov. Pokryvnosť machorastov vykazovala pozitívnu koreláciu vo všetkých výškových triedach. Pokryvnosť tráv negatívne ovplyvňovala juvenilné jedince do 20 cm, ale nie vyššie triedy (tab. 5), u kríčkov bol vzťah veľmi voľný. Korelácie hustoty juvenilných jedincov s extrahovanými faktormi sa tiež odlišovali podľa výškových tried, čo opäť potvrdzuje, že vzťah medzi jedincami smreka a ich prostredím sa v čase mení. Hustota jedincov do 20 cm výšky pozitívne korelovala s faktormi 1

s rozdielom vo veľkostnej triede (t.j. aj s rozdielom vývojového štádia jedincov). Hustota jednorokných semenáčikov vykazovala síce pozitívny ale pomerne voľný vzťah s hustotou semenného dažďa (tab. 4). Plocha transektu sa zdá byť dostatočne saturovaná semenami, ich predikovaná hustota na kruhových plôškach ($245,4 \pm 25,0 \text{ m}^{-2}$) bola viac než 50-násobná v porovnaní s priemernou hustotou semenáčikov ($4,6 \pm 0,6 \text{ m}^{-2}$). Hustota semenáčikov oveľa tesnejšie koreluje s podmienkami mikrostanovišťa, predovšetkým s indexom vplyvu stromov IP_{BA} (negatívne, vid' tab. 4). Vplyv susedných stromov na hustotu semenáčikov je teda skôr negatívny ako pozitívny (obr. 7). Tento vplyv je len sčasti vysvetliteľný tieňom: hustota semenáčikov pozitívne koreluje s otvorenosťou zápoja a difúznou radiáciou, ale negatívne s priamou radiáciou, pričom všetky korelácie sú pomerne slabé (tab. 3). Index vplyvu stromov negatívne koreluje s pôdnou vlhkosťou ($r = -0,384$, $P < 0,0001$), ktorá pritom vykazuje tesnejší vzťah s hustotou semenáčikov ako svetelné charakteristiky (tab. 3).

Tab. 6 Parametre svetelných pomerov na tranzekte (priemery a stredné chyby) v jednotlivých štádiách kolonizácie.

Parameter	Plocha 1	Plocha 2	Plocha 3	Plocha 4
CO	21,38±10,66	12,61±4,84	9,93±1,81	8,71±1,24
LAI	1,83±0,82	2,49±0,50	2,79±0,28	3,03±0,26
R_{DIR} [mol m ⁻² d ⁻¹]	4,91±3,89	2,29±1,52	2,09±1,25	1,71±0,78
R_{DIF} [mol m ⁻² d ⁻¹]	6,48±3,31	4,02±1,67	3,25±0,66	2,88±0,45

Tab. 7 Štruktúra vekových tried podľa štádií kolonizácie ($d_{1,3}$ v cm pre dospelé jedince a juvenilné jedince nad 1,3 m, výška v cm pre juvenilny do 1,3 m; priemery a stredné chyby).

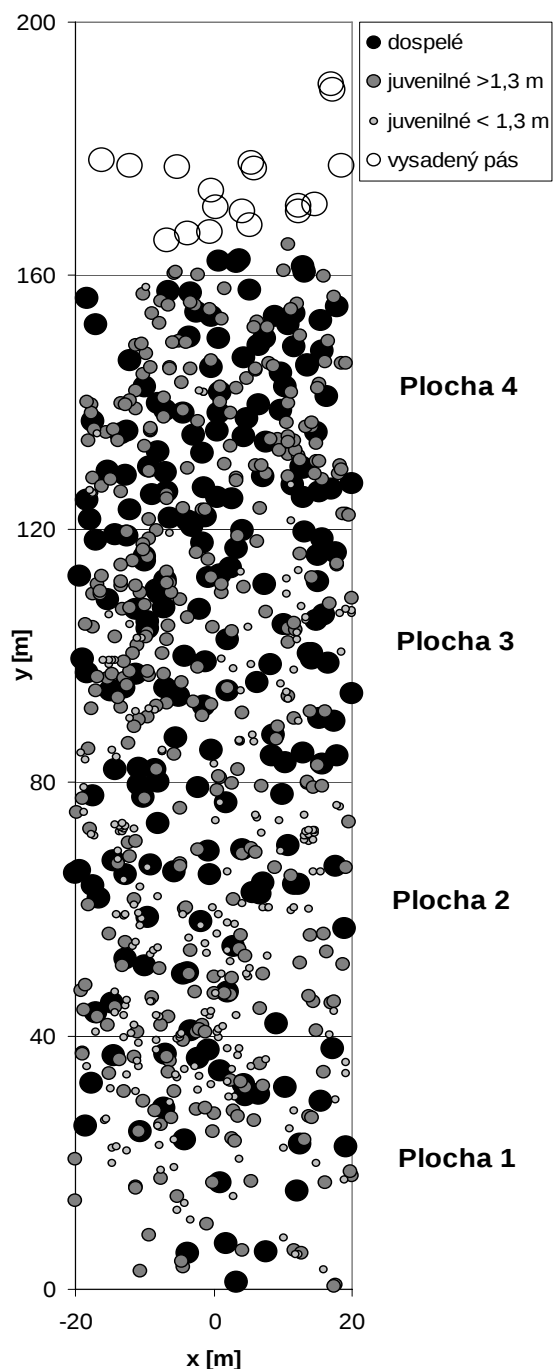
Trieda	Plocha 1	N	Plocha 2	N	Plocha 3	N	Plocha 4	N
Dospelé	25,50±4,19	24	32,64±6,78	39	27,69±7,20	61	26,53±7,23	69
Juvenilné >1,3	8,18±5,09	56	7,76±5,09	73	8,99±5,25	97	10,84±4,25	111
Juvenilné <1,3	60±43	58	40±35	102	58±40	53	79±32	11

a 2, teda vyskytovali sa predovšetkým na otvorených trávnatých plochách s nízkou kruhovou základňou drevín (faktor 1) a vysokým príjmom svetla (faktor 2), a to napriek negatívnej parciálnej korelácii s pokryvnosťou tráv (tab. 5, obr. 8). Naopak, vyššie juvenilné jedince vykazovali slabšiu alebo žiadnu koreláciu s týmito faktormi. Faktor 3, ktorý sa vzťahuje k pôdnej reakcii, vykazoval len slabý vzťah k hustote jedincov do 20 cm, silnú negatívnu koreláciu pri jedincoch 20–50 cm a pozitívnu koreláciu pri juveniloch 50–130 cm. Jednotlivé triedy veľkosti juvenilných jedincov sú teda odlišne ovplyvňované chemickými vlastnosťami pôdy.

3.2.3 Priestorová štruktúra kolonizujúceho smreka

Pre účely hodnotenia vývoja priestorovej štruktúry populácie smreka bol transekt rozdelený na 4 štvorcové plochy 40 × 40 m, zodpovedajúce rozdielnym štádiám kolonizácie (obr. 10). Pokročilosť jednotlivých štádií kolonizácie najlepšie charakterizujú svetelné pomery (tab. 6): je zrejmé, že s postupom šírenia smreka výrazne klesá prístup priameho aj difúzneho slnečného žiarenia na pôdu. Zreteľný pokles je najmä medzi plochami 1 a 2. V najmenej pokročilom štádiu na ploche 1 (spodná štvrtina transektu, 120–160 m od bývalého lesného okraja) bola početnosť dospelých jedincov najnižšia, na ploche 2 bola už oproti tomuto štádiu dvojnásobná a v najpokročilejších štádiách na plochách 3 a 4 približne trojnásobná (tab. 7). Početnosť juvenilných jedincov nad 1,3 m výšky narastá so štádiom kolonizácie plynulejšie, rozdiel medzi oboma krajnými plochami je zhruba dvojnásobný. Hoci vývoj svetelných parametrov v závislosti na štádiu kolonizácie je plynulý, početnosť jedincov najmladšej kategórie s výškou do 1,3 m to úplne neodráža. Početnosti najmladších jedincov na plochách 1 a 3 sú vyrovnané, zhruba 5-násobné oproti ploche 4, ale len polovičné oproti ploche 2 s najvyššou početnosťou v tejto triede. Celková početnosť jedincov na ploche 1 (spolu 138 jedincov) dosahuje len cca 65 % celkovej početnosti v pokročilejších štádiách (191–219 jedincov). Najmladší jedinci predstavujú významný podiel na plochách 1 a 2 (42 % resp. 48 %), kde majú šancu na presun do vyšších tried napriek skutočnosti, že ich výškový prírastok je často veľmi malý (do 5 cm ročne).

Priestorové vzťahy medzi jedincami v rámci veľkostných tried sa evidentne menili v priebehu kolonizácie (obr. 11). Na plochách 1–3 boli dospelé jedince rozmiestnené náhodne,



Obr. 10 Rozmiestnenie dospelých a juvenilných jedincov smreka na tranzekte v jednotlivých štádiách kolonizácie.

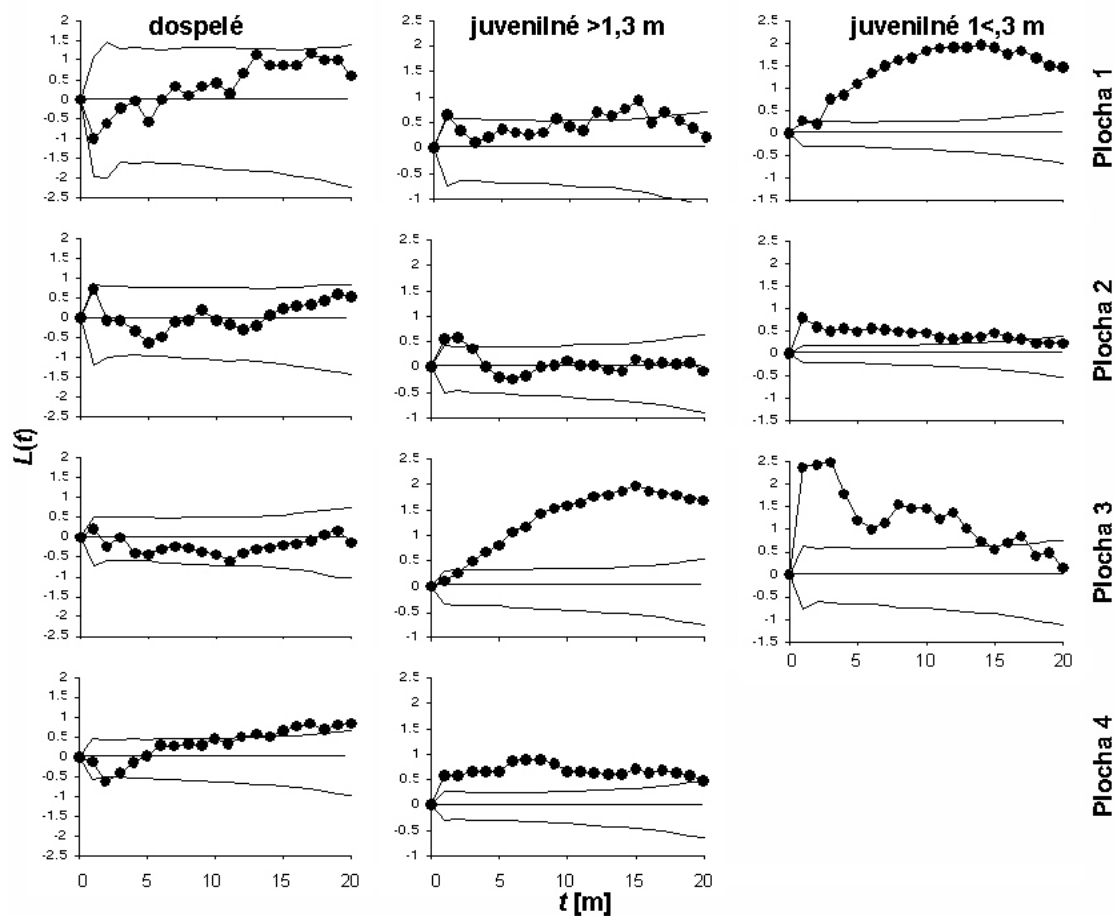
menili v závislosti od štádia kolonizácie (obr. 12). Priestorové asociácie medzi dospelými jedincami a juvenilmi nad 1,3 m boli väčšinou náhodné bez ohľadu na sukcesné štádium, slabá negatívna asociácia v minimálnej mierke (do 1 m) bola pozorovaná v najpokročilejšom štádiu

rozmiestnenie zodpovedá náhodnému Poissonovskému procesu. V najpokročilejšom štádiu kolonizácie na ploche 4 s vysokou hustotou dospelých jedincov vykazujú väčšie odstupy na krátke vzdialenosti (< 2 m) a naopak zhľukovanie vo vyšších triedach vzdialenosti (> 15 m), než zodpovedá náhodnému procesu, čo naznačuje vnútrodruhovou konkurenciu.

Juvenilné jedince na rozdiel od dospelých vykazovali v menej pokročilých štádiách (plocha 1 a 2) zhľukovanie na krátke vzdialenosti cca do 3 m, a v pokročilých štádiách plôch 3 a 4 vykazovali zhľukovanie vo všetkých sledovaných mierkach (obr. 10, 11). Kolonizácia teda začína v podmienkach otvorenej plochy tvorbou menších skupín (*colonisation par nucléation*; cf. Rameau 1991), ale v zatienených a husto kolonizovaných plochách v blízkosti bývalého okraja lesa už celý proces prebieha priestorovo relatívne uniformne. Ak aj medzi súčasnými juvenilmi dochádza k vzájomnej konkurencii, zatiaľ neovplyvňuje ich priestorovú distribúciu.

Početnosť juvenilných jedincov s výškou do 1,3 m bola na ploche 4 v najpokročilejšom štádiu kolonizácie príliš nízka na kvantitatívne hodnotenie (viď tab. 7). Na troch zostávajúcich plochách vykazovali zhľukovanie s rozdielnou intenzitou a s rozdielnou mierkou (obr. 12). Ripleyho L -funkcia nadobúdala na ploche 1 maximum až vo vzdialenosti okolo 10–15 m, naopak na ploche 3 boli najmladšie jedince združené do tesných zhľukov ($L_r > 1,5$ pri vzdialenostiach 2–4 m), plocha 2 vykazovala prechodnú tendenciu. Absencia intenzívneho zhľukovania v malých mierkach na otvorenej ploche 1 naznačuje, že maloplošná heterogenita prostredia nezohráva v tomto sukcesnom štádiu pri mladších jedincoch významnú úlohu, naopak v pokročilom štádiu plochy 3 je prežívanie najmladších jedincov viazané na malé plochy s priaznivými podmienkami, nerovnomerne rozmiestnené vo väčších vzájomných odstupoch.

Priestorové vzťahy medzi vekovými triedami sa menili v závislosti od štádia kolonizácie (obr. 12). Priestorové asociácie medzi dospelými jedincami a juvenilmi nad 1,3 m boli väčšinou náhodné bez ohľadu na sukcesné štádium, slabá negatívna asociácia v minimálnej mierke (do 1 m) bola pozorovaná v najpokročilejšom štádiu

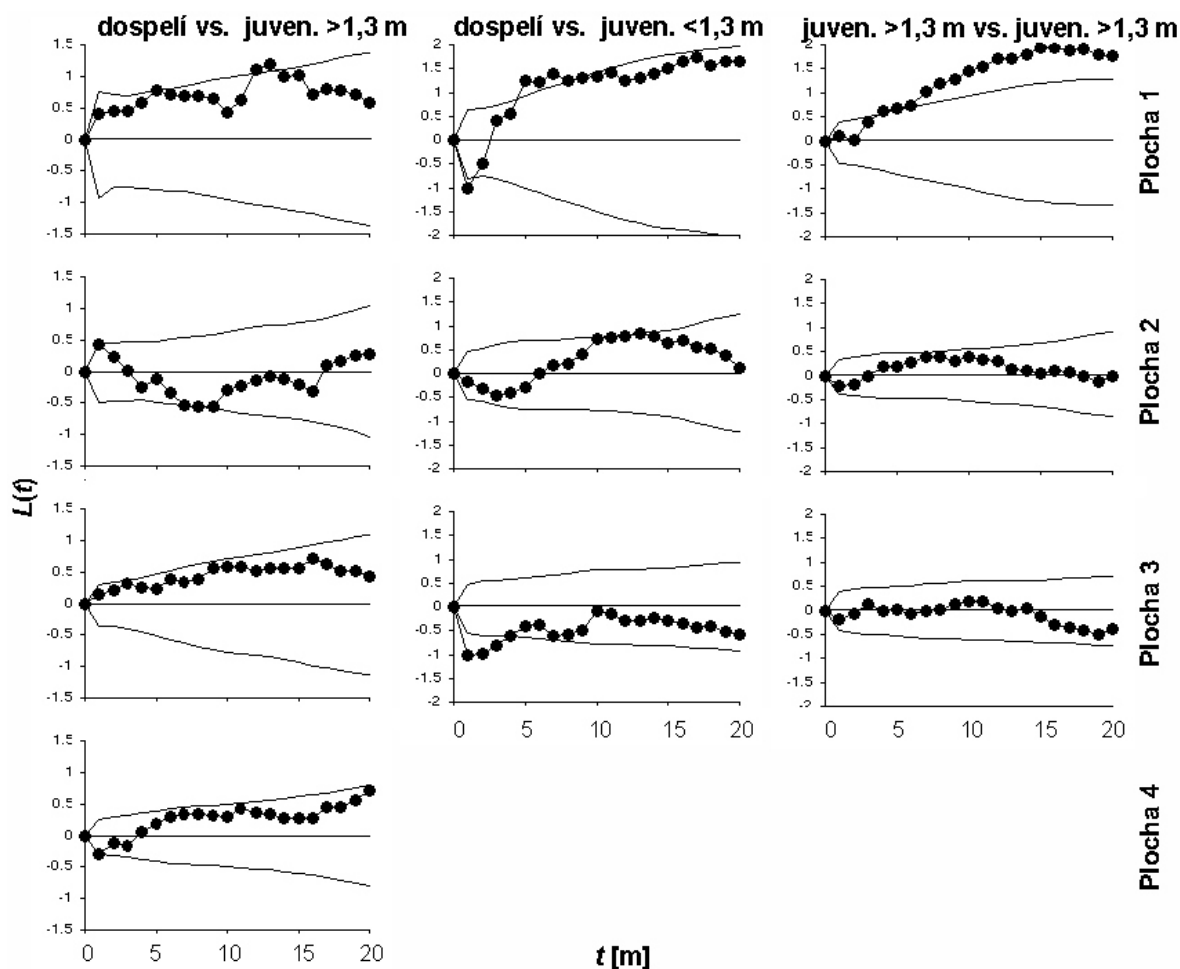


Obr. 11 Vývoj Ripleyho L -funkcie v závislosti na vzdialenosti pre jednotlivé vekové triedy jedincov smreka. t – trieda vzdialenosti.

plochy 4 a naopak slabá pozitívna asociácia vo veľkej mierke (cca 12–13 m) na otvorenej ploche 1 (obr. 12).

Priestorové vzťahy medzi dospelými jedincami a juvenilmi do 1,3 m boli zreteľne negatívne na krátke vzdialenosti v najmenej a najviac pokročilom štádiu (plocha 1 a 3; pripomínáme, že na ploche 4 nebol dostatok najmladších jedincov pre spoľahlivú analýzu). Ďalší vývoj priestorových vzťahov sa ovšem medzi plochami odlišoval, na ploche 3 sa odpudzovanie na krátke vzdialenosti (1–3 m) s rastúcou vzdialenosťou vyvíja do neutrálneho vzťahu (náhodné rozmiestnenie), na ploche 1 je negatívny vzťah obmedzený na najmenšiu mierku (1 m) a vyvíja sa smerom k pozitívnej asociácii v mierkach 5–8 m. Odrastené a pomerne husto rastúce dospelé jedince na ploche 3 teda neumožňujú prežívanie juvenilov pod svojimi korunami a obmedzujú ich na voľné plôšky náhodne rozmiestnené v medzerách zápoja. Naopak, v podmienkach relatívne otvorenej plochy 1 dospelé jedince negatívne vplyvajú len na semenáčky skutočne priamo tienené korunami a naopak uľahčujú prežívanie juvenilov v blízkosti obvodu korún.

Priestorové vzťahy medzi oboma triedami juvenilov nenaznačujú vzájomnú kompetíciu ani facilitáciu. Na plochách 2 a 3 sú vzťahy neutrálne vo všetkých sledovaných mierkach, na ploche 1 síce obe triedy juvenilov vykazujú pozitívne asociácie v mierkach nad 5 m, ale tento obraz sa nijako nelíši od vzťahov v rámci vekovej triedy juvenilov do 1,3 m (obr. 11 vs. obr. 12).



Obr. 12 Vývoj biviariátnej Ripleyho L -funkcie v závislosti na vzdialenosti pre dvojice vekových tried jedincov smreka. t – trieda vzdialenosti.

3.2.4 Priestorová genetická štruktúra

Juvenilné jedince boli definované ako stromy, ktoré ešte nezačali plodiť. Akékoľvek príbuzenské vzťahy medzi nimi teda možno interpretovať ako polosesterské či plnosesterské príbuzenstvo (vzhľadom na malý počet generácií horizontálne vzťahy vzdialenejšieho príbuzenstva nie sú pravdepodobné). Keďže najmladšie juvenilné jedince (výška do 1,3 m) z technických dôvodov neboli analyzované, možno príbuzenstvo medzi dospelými a juvenilnými jedincami vo veľkej väčšine prípadov interpretovať ako vzťah rodič–potomstvo. Trieda dospelých jedincov môže zahŕňať jedince dvoch následných generácií, príbuzenské vzťahy medzi nimi teda môžu byť horizontálne aj vertikálne, preto sme analýzu príbuzenstva v tejto triede nerobili.

Pri juvenilocho boli priemerné koeficienty príbuznosti na všetkých plochách a vo všetkých triedach vzdialenosti nevýznamne odlišné od nuly (obr. 13). Naopak, koeficienty príbuznosti medzi dospelými a juvenilnými jedincami naznačujú rozdiely medzi plochami. Na otvorenej ploche 1 je priemerný koeficient príbuznosti významne pozitívny v triede 3–4 m, čo naznačuje, že juvenilné jedince sú dospelým v tejto vzdialenosti príbuznejšie, než by bolo možné očakávať v panmiktickej populácii. V pokročilejších štádiách sa významné hodnoty vyskytujú na kratších vzdialenostiach.

Analýza v mierke celého tranzektu potvrdila absenciu akýchkoľvek priestorových zákonitostí v rozdelení príbuznosti medzi juvenilmi navzájom. V najmenších triedach vzdialenosti (do 2 m) sme však pozorovali významnú príbuznosť medzi dospelými a juvenilmi (obr.13).

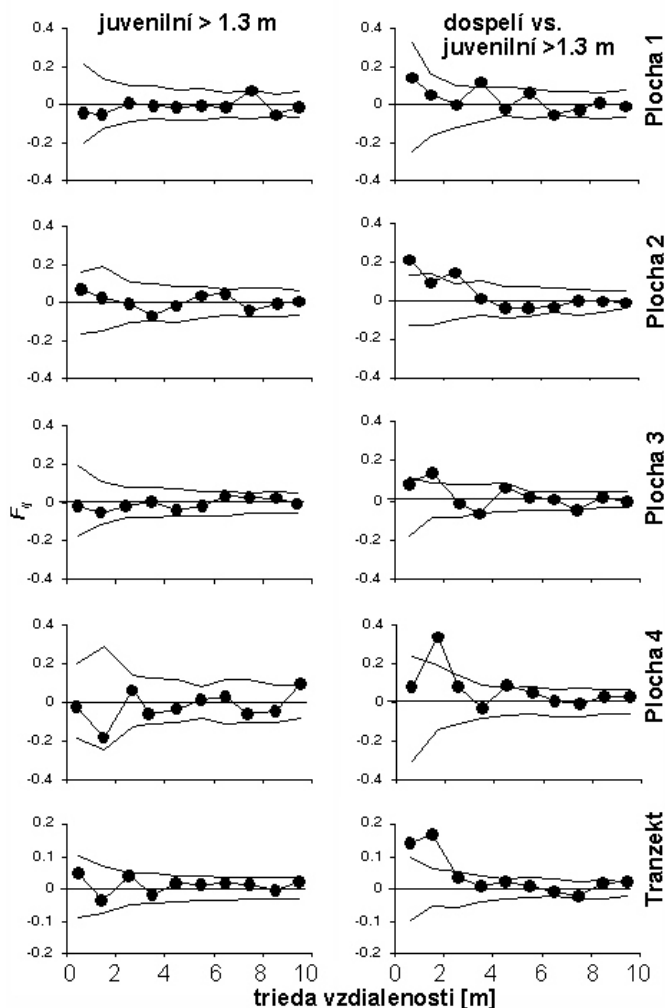
4 Vývoj mikrobiálnej aktivity pôdy

Postupné zmeny hustoty, vekovej, hrúbkovej a výškovej štruktúry stromovej vrstvy pozdĺž gradientu kolonizácie ovplyvňujú podmienky mikrostanovišťa pre mikrobiálne spoločenstvá pôdy v mnohých aspektoch. Priamy vplyv spočíva predovšetkým v tom, že dreveniny poskytujú opad, následne rozkladaný pôdnymi mikroorganizmami, ovplyvňujú prístup svetla a zrážok na pôdny povrch, výšku a dobu trvania snehovej pokrývky, odoberajú z pôdy vodu a živiny, a ich korene vstupujú do priamych interakcií (často symbiotických) s pôdnymi mikroorganizmami (Phillips a Marion 2004, Stoyan *et al.* 2000, Wilkinson a Anderson 2001). Nepriamy vplyv je sprostredkovaný cez dopad drevín na zloženie bylinnej a machovej vegetácie, ktorá vykazuje podobné priame vplyvy na pôdnu mikrobiotu. Stromy sa teda významne podieľajú na regulácii teplotného, vlhkostného a živinového režimu pôdy (Walker a del Moral 2003).

Možno teda očakávať, že plynulý gradient vlastností porastu drevín sa odrazí v zložení mikrobiálnych spoločenstiev pôdy a mal by viesť k charakteristickej priestorovej distribúcii sumárnych parametrov mikrobiálnej aktivity, ako je pôdna respirácia, aktivita pôdných enzýmov a pod. Cieľom tejto štúdie preto bolo popísať priestorové rozdelenie mikrobiálnej aktivity pôdy pozdĺž gradientu kolonizácie a identifikovať vzťahy medzi štádiom sukcesie a mikrobiálnou aktivitou.

4.1 Metodika

Pôdne vzorky sme odoberali v podrobnejšej sieti 5 × 5 m. Okrem parametrov popísaných vo všeobecnej metodike (kap. *Objekt štúdia*) sme v čerstvých vzorkách určovali parametre mikrobiálnej aktivity (tab. 1): bazálnu a substrátovo indukovanú respiráciu (množstvo CO₂ uvoľneného za 24 hodín z 50 g čerstvej vzorky v uzavretej 300 ml nádobe pri 21 °C, zachyteného v 10 ml 0,05 M NaOH, stanovené titráciou 0,1 M HCl; v prípade substrátovo indukovanej



Obr. 13 Vývoj priemerného koeficienta príbuznosti (F_{is}) v závislosti na vzdialenosti.

respirácie (SIR) po pridaní 1 % glukózy; Isermeyer in Alef 1991), aktivitu pôdnej katalázy (objem uvoľneného O₂ po pridaní 20 ml 3 % H₂O₂ do 10 g čerstvej vzorky; Chaziev 1976), aktivitu celulázy (podiel plochy prúžkov filtračného papiera 2 × 1cm, rozloženej za 30 dní pri teplote 37 °C) a mikrobiálnu biomasu (zahriatím čerstvej vzorky v mikrovlnnej peci energiou 2 × 400 J.g⁻¹, rozkladom uvoľneného organického uhlíka roztokom 0,4 N K₂Cr₂O₇ v 50 % H₂SO₄ s následným kolorimetrickým stanovením uhlíka) (príloha III).

V čerstvých pôdných vzorkách sme určovali metabolické profily mikrobiálnych spoločenstiev použitím Biolog[®] Eco Plates. Mikrotitračné platničky s 31 rôznymi organickými substrátmi sme inkubovali s 150 µl extraktu zo vzorky v 0,9 % NaCl v zriedení 1:10000 pri teplote 37 °C po dobu 7 dní. Dvakrát denne sme odčítali aktivitu na jednotlivých substrátoch ako absorbanciu pri 590 nm na prístroji Sunrise Microplate Reader (Tecan, Salzburg, Rakúsko).

Multiplicitu funkčných skupín mikroorganizmov sme určili ako celkový počet substrátov s vykázanou aktivitou. Diverzitu sme hodnotili rovnako ako pri nadzemnej vrstve Hillovým indexom (Hill 1973: $N_2 = 1 / \sum p_i^2$; kde p_i je frekvencia i . funkčnej skupiny hodnotená na základe absorbancie na príslušnom substráte).

Vzhľadom na priestorovú autokoreláciu dát sme pre hodnotenie vzťahov medzi parametrami mikrobiálnej aktivity resp. metabolickými profilmi a fyzikálnymi resp. chemickými vlastnosťami pôdy použili parciálne Mantelove testy. Hodnoty parciálnych korelačných koeficientov sme testovali na základe 100000 náhodných permutácií.

Rovnako ako pri hodnotení hustoty semenáčikov sme sa snažili zredukovať počet premenných charakterizujúcich podmienky mikrostanovišťa a vykazujúcich značnú kolinearitu faktorovou analýzou (proc FACTOR, SAS 1988). Faktory boli extrahované analýzou základných komponentov s použitím štvorcov viacnásobnej korelácie každej premennej s komplementárnymi premennými ako úvodného odhadu komunality pre danú premennú. Výsledná faktorová štruktúra bola následne podrobená ortogonálnej varimaxovej prerotácii a následne kosouhlej rotácii s použitím kritéria promax. Faktorové skóre bolo následne korelované s parametrami mikrobiálnej aktivity.

Podobný postup sme použili pre redukciu matice hodnôt metabolických profilov na základe systému Biolog[®]. Faktorovou analýzou s varimaxovou ortogonálnou rotáciou sme sa snažili vymedziť skupiny substrátov, ktoré sú metabolizované rovnakými skupinami mikroorganizmov a vypočítané faktorové skóre sme dávali do vzťahu s pôdnymi vlastnosťami, svetelnými a teplotnými pomermi a prízemnou vrstvou vegetácie.

Pre hodnotenie priestorovej kontinuity pôdných charakteristík sme použili všesmerné korelogramy s triedami vzdialenosti po 10 m. Pre ich výpočet bol použitý program VARIOWIN 2.2.1 (Pannatier 1996).

4.2 Výsledky

4.2.1 Závislosť mikrobiálnej aktivity na podmienkach mikrostanovišťa

Takmer všetky vzájomné korelácie medzi parametrami mikrobiálnej aktivity boli pozitívne a významné, aj keď hodnoty parciálnych korelačných koeficientov boli vo všeobecnosti nízke (tab. 8). Predovšetkým aktivita katalázy vykazovala významný pozitívny vzťah s ostatnými ukazovateľmi mikrobiálnej aktivity, takže ju možno v týchto podmienkach považovať za vhodný syntetický parameter.

Odozva mikrobiálnych parametrov na fyzikálne a chemické vlastnosti pôdy nie je jednotná. Pôdna reakcia koreluje s mikrobiálnou biomasou a respiráciou, menej s enzymatickou aktivitou. Obsah živín prevažne významne koreluje s respiráciou a enzymatickou aktivitou, slabší je vzťah

Tab. 8 Korelácie medzi parametrami mikrobiálnej aktivity a charakteristikami mikrostanošít'a.

Premenná	mikrobiálna biomasa	bazálna respirácia	SIR	aktivita katalázy	aktivita celulázy
bazálna respirácia	0,007				
SIR	0,030	0,135***			
aktivita katalázy	0,042*	0,393***	0,403***		
aktivita celulázy	0,032*	0,049*	0,045	0,203***	
vlhkosť pôdy	0,010	0,128***	0,414***	0,125***	0,027
C _{org}	0,114***	-0,039	-0,008	-0,133***	-0,040
pH-H ₂ O	0,087***	0,096***	0,127***	0,036	-0,055*
pH-KCl	0,117***	0,151***	0,119***	0,216***	0,005
N	0,048*	-0,114***	0,003	0,061*	0,131***
P	-0,051*	0,167***	0,179***	0,255***	-0,006
K	0,019	0,083**	0,159***	0,211***	0,087**
CO	0,102***	0,058*	0,112**	0,201***	0,275***
LAI	-0,061**	-0,008	-0,079*	-0,181***	-0,325***
R _{DIR}	0,148***	0,197***	0,031	0,296***	0,242***
R _{DIFF}	0,101***	0,055*	0,129***	0,209***	0,253***
IP _D	-0,020	0,003	-0,159***	-0,248***	-0,216***
IP _{BA}	-0,054**	-0,012	-0,026*	-0,032**	-0,023*
IP _{Dc}	-0,011	0,135***	-0,051	-0,161***	-0,162***
IP _{BAC}	-0,049**	-0,011	-0,024*	-0,031*	-0,024*
T _{AVG}	0,001	0,187**	0,251***	0,306***	0,218***
T _{AMPL}	0,115**	0,061	0,010	0,231***	0,203***

s mikrobiálnou biomasou. Naopak obsah organických látok ako substrátu spracovávaného mikroorganizmami je významne korelovaný s biomasou mikróbov.

Parametre viazané na gradient kolonizácie (svetlo, indexy vplyvu stromov, pôdne teploty) vykazovali veľmi tesný vzťah s enzymatickou aktivitou, menej s respiráciou a mikrobiálnou biomasou (tab. 8). Prístup svetla a s ním spojené vyššie teploty zreteľne zvyšujú aktivitu pôdných enzýmov, či už viazaných na mikroorganizmy alebo extracelulárnych.

Indexy vplyvu stromov IP_D a IP_{BA} boli vo všeobecnosti tesnejšie korelované s mikrobiálnou aktivitou ako indexy IP_{Dc} a IP_{BAC} . Nepreukázal sa teda žiadny svahový efekt. Vzhľadom na to, že pri hodnotení mikrobiálnej aktivity pôdy sme brali čiastočne do úvahy iné parametre mikroprostredia, ako pri hodnotení demografie smreka, resp. boli definované iným spôsobom (napr. indexy vplyvu stromov brali do úvahy aj pozíciu stromu voči odberovému bodu), uskutočnili sme novú faktorovú analýzu. Pre odhad počtu faktorov sme opäť vykonali viacero analýz s počtom spoločných faktorov od 2 do 7. Vo výsledkoch všetkých analýz sa pôdna vlhkosť a obsah organického uhlíka ukázali byť kontrolované unikátnymi faktormi. Najlepšie interpretovateľné výsledky poskytovala analýza s $N_{fact} = 4$ (tab. 9).

Prvý faktor, interpretovaný ako svetlo, vykazoval tesné korelácie ($|r| > 0,8$) s otvorenosťou zápoja, difúznou radiáciou a indexom listovej plochy, a stredne silnú koreláciu ($|r| > 0,6$) s priamou radiáciou a vzdialenosťou od bývalého lesného okraja. Z ďalších premenných boli s prvým faktorom tesnejšie korelované indexy vplyvu stromov IP_{BA} a IP_d . Druhý faktor bol tesne a pozitívne korelovaný so všetkými indexami vplyvu stromov, navyše vykazoval slabú koreláciu aj s charakteristikami svetelných pomerov ($|r| > 0,3$), interpretovali sme ho ako hustotu porastu. Prvý a druhý faktor boli korelované (kosouhlá rotácia vedie ku korelovaným faktorom) a oba

Tab. 9 Faktorová štruktúra faktorovej analýzy charakteristík prostredia.

Premenná	Faktor				Odhad komunalít
	<i>Svetlo</i>	<i>Hustota</i>	<i>Pôdna reakcia</i>	<i>Živiny</i>	
<i>CO</i>	0,990	−0,465	−0,031	0,077	0,9836
<i>R_{DIF}</i>	0,973	−0,471	−0,004	0,067	0,9541
<i>R_{DIR}</i>	0,741	−0,320	0,162	0,198	0,6106
<i>y</i>	−0,670	0,448	0,324	−0,220	0,5785
<i>LAI</i>	−0,904	0,427	0,182	−0,016	0,8380
<i>IP_{BAC}</i>	−0,362	0,945	−0,047	−0,073	0,9059
<i>IP_{BA}</i>	−0,348	0,925	0,053	−0,070	0,8702
<i>IP_D</i>	−0,605	0,908	0,053	−0,011	0,8697
<i>IP_{Dc}</i>	−0,582	0,867	−0,064	−0,034	0,8008
pH-H ₂ O	−0,124	−0,007	0,848	0,008	0,7271
pH-KCl	−0,007	0,017	0,817	0,150	0,6850
P	0,030	−0,044	0,016	0,522	0,2746
K	0,135	−0,076	0,072	0,502	0,2634
N	0,263	−0,052	−0,110	0,342	0,1866
vlhkosť pôdy	0,148	−0,247	0,253	−0,173	0,1710
organický uhlík	−0,020	0,014	−0,112	0,025	0,0146

Tab. 10 Mantelove parciálne korelácie medzi parametrami mikrobiálnej aktivity a extrahovanými faktormi.

Premenná	Faktor			
	<i>Svetlo</i>	<i>Hustota</i>	<i>Pôdna reakcia</i>	<i>Živiny</i>
bazálna respirácia	0,065 <i>ns</i>	0,028 <i>ns</i>	0,191*	0,066 <i>ns</i>
SIR	0,112 <i>ns</i>	−0,107 <i>ns</i>	0,136 <i>ns</i>	0,075 <i>ns</i>
aktivita katalázy	0,215**	0,248**	0,132 <i>ns</i>	0,304***
aktivita celulózy	0,151***	−0,017 <i>ns</i>	−0,087*	0,022 <i>ns</i>
mikrobiálna biomasa	−0,008 <i>ns</i>	0,017 <i>ns</i>	−0,130***	−0,113***

vyjadrujú gradient kolonizácie. Tretí faktor je jednoznačne viazaný na *pôdnu reakciu* (pH-H₂O, pH-KCl). Štvrtý faktor vykazoval mierne pozitívne korelácie s obsahom dusíka, fosforu a draslíka, takže bol označený ako *živiny*.

Hodnoty komunalít, ktoré vyjadrujú podiel na celkovej variancii premenných, vysvetlenej extrahovanými faktormi, boli vo všeobecnosti vysoké u premenných asociovaných so sukcesným štádiom (svetlo, vplyv drevín). Naopak, zachytávali len 18–27 % variability obsahu minerálnych živín.

Korelácie medzi faktorovými skóre a parametrami mikrobiálnej aktivity v princípe potvrdzujú trendy identifikované na základe pôvodných premenných (tab. 10). Aktivita katalázy významne koreluje s faktormi *svetlo* a *hustota*, t.j. mení sa v závislosti na sukcesnom štádiu. Zároveň vykazuje vzťah aj k faktoru *živiny*, čo odráža významnú koreláciu medzi aktivitou katalázy

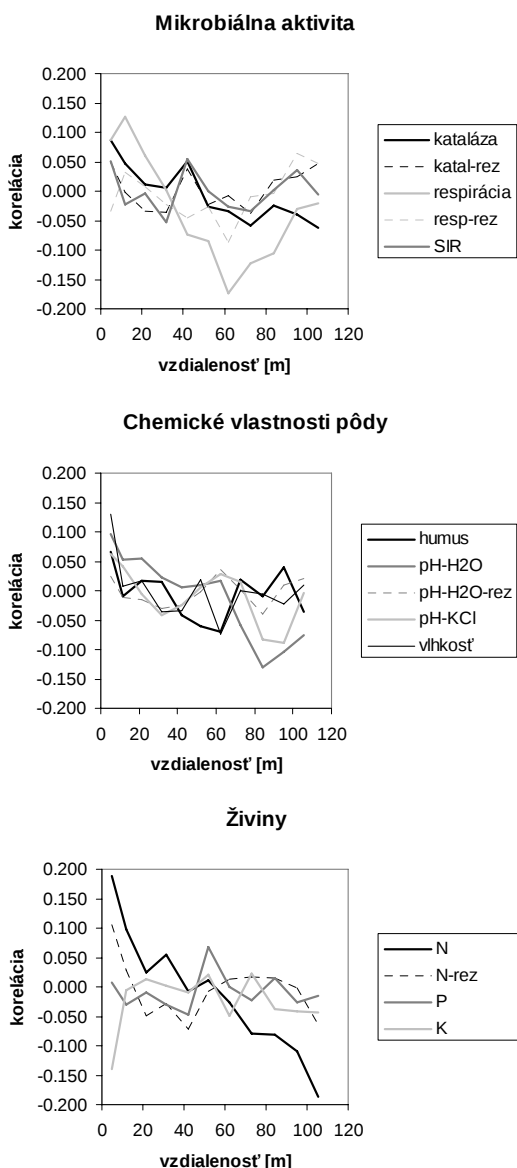
Tab. 11 Faktorová štruktúra faktorovej analýzy metabolických profilov pôdných vzoriek (Biolog® EcoPlates).

Substrát	Skupina 1	Skupina 2	Skupina 3	Skupina 4	Odhad komunality
Kys. 4-hydroxybenzoová	0,856	-0,042	0,238	-0,051	0,8019
putrescín	0,782	-0,221	-0,292	0,069	0,7985
kys. glycyl-L-glutamová	0,733	0,270	0,227	0,083	0,7282
L-serín	0,690	-0,129	-0,163	0,619	0,9145
Tween 40	0,657	0,135	0,276	0,465	0,7691
i-erythritol	0,648	0,122	-0,101	-0,033	0,5404
D-mannitol	0,629	0,209	-0,170	0,584	0,8118
kys. D-glukozaminová	0,555	-0,019	0,236	0,190	0,6054
Kys. 2-hydroxybenzoová	0,102	0,806	0,004	-0,133	0,7092
metylester kys. pyrohroznovej	-0,055	0,784	0,175	0,126	0,6875
D-cellobiôza	0,188	0,704	-0,085	-0,066	0,6771
L-fenylalanín	0,067	0,661	-0,061	0,568	0,7836
β -metyl-D-glukozid	-0,061	0,647	-0,069	-0,018	0,4287
α -D-laktóza	-0,024	0,631	0,020	-0,011	0,3995
γ -laktón kys. D-galaktónovej	0,521	0,564	0,316	0,251	0,8246
D,L- α -glycerol fosfát	0,046	-0,047	0,808	-0,040	0,7075
glykogén	0,251	-0,006	0,797	-0,166	0,8731
L-arginín	0,179	0,063	0,766	0,183	0,6847
D-xylóza	-0,107	-0,073	0,736	-0,120	0,7256
L-asparagín	0,225	-0,070	0,611	0,571	0,7827
N-acetyl-D-glukozamín	-0,182	0,409	0,524	0,434	0,6668
Fenyletylamín	-0,078	0,054	0,018	0,879	0,7833
kys. D-galakturónová	0,153	-0,019	0,017	0,875	0,7945
Tween 80	0,363	0,448	0,311	0,500	0,7220
glukózo-1-fosfát	-0,028	0,089	0,174	-0,231	0,5090
kys. γ -hydroxymaslová	0,011	-0,071	-0,144	-0,233	0,1443
kys. D-jablčná	-0,374	-0,020	-0,050	0,065	0,1797
L-threonín	-0,059	0,418	0,333	0,122	0,5203
α -cyklodextrín	-0,132	-0,153	-0,067	-0,040	0,2192
kys. akonitová	-0,032	-0,183	0,106	-0,026	0,1844
kys. α -ketomaslová	0,191	0,019	0,464	0,257	0,3216

a obsahom fosforu a draslíka. Bazálna a substrátovo indukovaná pôdna respirácia naopak nevykazuje závislosť na sukcesnom štádiu ani chemických vlastnostiach pôdy (s výnimkou významnej korelácie medzi bazálnou respiráciou a faktorom *pôdna reakcia*).

4.2.2 Priestorové trendy

Korelogramy sledovaných pôdných charakteristík sú prezentované na obr. 14. Aj keď sme použili všesmerné korelogramy, odrážajú predovšetkým usmernené vzťahy v smere spádnice, najmä čo sa týka dlhších tried vzdialenosti. Tvar transektu však neumožňoval identifikovať potenciálnu anizotropiu.



Obr. 14 Korelogramy priestorových autokorelácií pôdných charakteristík a mikrobiálnej aktivity pôdy.

Vo všeobecnosti boli pôdne premenné len slabو autokorelované v mierke, ktorá bola daná našou výberovou schémou, t.j. v mierke rádovo desiatok metrov. Niektoré však vykazujú charakteristickú priestorovú distribúciu. V prípade celkového dusíka autokorelácia systematicky klesá s rastúcou vzdialenosťou. Dusík je však korelovaný so vzdialenosťou od bývalého okraja lesa, vykazuje teda nestacionárny celkový trend. Preto sme vypočítali lineárnu regresiu obsahu dusíka voči koordináte y a geoštatistickej analýze sme podrobili reziduály regresie, teda detrendované hodnoty. Pokles autokorelácií reziduálov až po vzdialenosť cca 40 m naznačuje, že okrem celkového trendu v rámci transektu vykazuje obsah dusíka aj kratší stacionárny trend.

Na rozdiel od dusíka sme neidentifikovali žiadne priestorové trendy u fosforu a dusíka. Ostatné chemické vlastnosti pôdy (v prípade pH-H₂O reziduály) vykazujú určitú mieru priestorovej kontinuity s dosahom 30–60 m.

U parametrov mikrobiálnej aktivity bazálna respirácia a aktivita katalázy boli korelované s pozíciou na transekte (koordinátou y). V prípade reziduálov aktivity katalázy a SIR sme pozorovali stacionárne trendy s krátkym dosahom (cca 30 m), dosah autokorelácií u reziduálov bazálnej respirácie bol približne 60 m.

4.2.3 Metabolické profily mikrobiálnej aktivity

Faktorová analýza rozdelila analyzované substráty do štyroch skupín, voči ktorým pôdne mikroorganizmy vykazujú podobnú aktivitu. Okrem toho sedem substrátov nekoreluje s ostatnými, zrejme každý z nich je metabolizovaný samostatnou funkčnou skupinou mikroorganizmov (tab. 11).

Zo sledovaných substrátov len niektoré vykazujú zrejmy vzťah s inými parametrami mikro-

biálnej aktivity (kys. glycyl-L-glutamová, kys. D-glukozaminová, α -cyklodextrín, N-acetyl-D-glukozamín, Tween 40). Vo všeobecnosti ide o substráty metabolizované najmä mikroorganizmami prvej skupiny (tab. 12). Naopak, väčšina substrátov vykazuje významnú pozitívnu alebo negatívnu koreláciu s chemickými vlastnosťami pôdy (1. skupina) a obsahom živín (2. a 3. skupina) (tab. 13).

Jednoznačne najtesnejší vzťah k charakteristikám svetelných a teplotných pomerov, ktoré sa menia v priebehu sukcesie, a teda najlepšie charakterizujú sukcesné štádium, vykazujú mikroorganizmy metabolizujúce xylózu, teda monosacharid obsiahnutý v pletivách drevín. Zo skupín mikroorganizmov sú so svetlom a teplotami najtesnejšie korelované mikroorganizmy 3. a 4. skupiny, korelácie sú však u oboch skupín opačné (tab. 14). Je teda zrejme, že pôdy v skorých

Tab. 12 Mantelove parciálne korelácie medzi profilmi metabolickej aktivity (Biolog® EcoPlates) a parametrami mikrobiálnej aktivity pôdy.

Substrát	bazálna respirácia	SIR	aktivita katalázy	aktivita celulázy	mikrob. biomasa	org. Uhlík
β-metyl-D-glukozid	0,031	-0,158*	-0,063	-0,114*	-0,044	0,089
γ-laktón kys.D-galakt.	0,241**	0,039	0,258*	0,312***	0,250***	0,282**
L-arginín	0,140*	0,017	-0,071	0,125*	0,286***	0,010
metylester kys. pyrohrozn.	-0,116	0,120	-0,044	-0,059	0,301***	-0,057
D-xylóza	0,423***	0,105	0,104	-0,048	0,150*	0,026
kys. D-galakturónová	-0,069	0,111	0,140	0,071	-0,151	-0,121
L-asparagín	0,169*	0,014	0,008	-0,009	0,030	-0,114
Tween 40	0,321***	0,155*	0,083	0,279**	0,141*	0,116
i-erythritol	0,1404	0,101	0,136	0,082	0,021	0,419***
kys. 2-hydroxybenzoová	-0,219**	-0,113	-0,337***	-0,070	0,091	0,078
L-fenylalanín	0,099	0,083	-0,036	-0,121*	-0,222**	-0,205**
Tween 80	0,044	0,038	-0,101	0,133*	0,328***	0,111
D-mannitol	0,198**	-0,055	0,058	0,448***	-0,055	-0,001
kys. 4-hydroxybenzoová	0,468***	0,001	0,137*	0,410***	-0,067	0,408***
L-serín	0,161*	-0,054	0,037	0,474***	0,005	0,086
α-cyklohextrín	-0,307***	0,147**	0,029	0,111*	0,152**	-0,267***
N-acetyl-D-glukozamín	0,001	-0,163*	-0,275***	-0,277***	0,020	-0,261***
kys. γ-hydroxymaslová	0,181*	0,045	-0,041	-0,029	0,070	0,202**
L-threonín	0,066	0,205**	-0,015	0,025	0,398***	-0,105
glykogén	0,136	-0,004	0,057	0,006	-0,008	-0,075
kys. D-glukozaminová	0,429***	0,196**	0,315***	0,426***	0,146*	0,063
kys. akonitová	-0,175***	0,001	-0,007	-0,055	0,065	-0,023
kys. glycyl-L-glutamová	0,500***	0,308**	0,458***	0,289***	0,419***	0,479***
D-celobióza	-0,157*	-0,127	-0,270***	-0,021	-0,072	0,163*
glukózo-1-fosfát	0,051	-0,005	0,098*	0,021	0,044	-0,006
kys. α-ketomaslová	0,031	0,091*	0,201***	0,087*	-0,098*	-0,065
fenyletylamín	-0,010	-0,155*	-0,259*	-0,101	-0,058	-0,262***
α-D-laktóza	0,008	-0,227*	-0,054	-0,037	-0,198*	0,080
D,L-α-glycerol fosfát	0,130*	-0,098	-0,183**	-0,061	-0,131	0,020
kys. D-jablčná	-0,106	-0,140	-0,128	0,026	-0,126	-0,205*
putrescín	0,322***	0,040	0,203*	0,618***	0,099	0,412***
Skupina 1	0,449***	0,144*	0,307**	0,476***	0,119	0,537***
Skupina 2	-0,120	-0,091	-0,159*	-0,090	0,091	0,070
Skupina 3	0,231**	0,028	-0,017	-0,084	0,138*	-0,064
Skupina 4	0,071	0,042	-0,086	-0,120	-0,092	-0,319***
multiplicita funkčných skupín mikroorganizmov	0,111	-0,098	0,188*	0,021	0,065	-0,029
diverzita funkčných skupín mikroorganizmov	-0,123	-0,219**	-0,031	-0,055	-0,031	-0,076

otvorených štádiách sukcesie obsadzujú funkčne a pravdepodobne aj taxonomicky odlišné skupiny mikroorganizmov než pôdy pod zatienenými plochami. Naznačuje to aj nerovnaký vzťah mikroorganizmov 3. a 4. skupiny k druhovej bohatosti a diverzite bylinnej a machovej vrstvy.

Tab. 13 Mantelove parciálne korelácie medzi profilmi metabolickej aktivity (Biolog® EcoPlates) a chemickými vlastnosťami pôdy.

Substrát	vlhkosť	pH-H ₂ O	pH-KCl	N	P	K
β-metyl-D-glukozid	-0,128*	-0,318***	-0,315***	0,147*	-0,263***	-0,258***
γ-laktón kys. D-galakt.	0,052	0,083	0,090	-0,034	-0,075	0,210**
L-arginín	-0,057	0,001	0,001	0,079	-0,205**	0,137*
metylester kys. pyrohr.	-0,090	-0,005	0,038	0,221**	-0,248**	-0,209**
D-xylóza	-0,135*	0,195**	0,169*	0,240***	-0,088	0,154*
kys. D-galakturónová	-0,131	-0,110	-0,058	-0,178*	-0,013	-0,006
L-asparagín	-0,057	0,018	-0,012	0,023	-0,159*	0,073
Tween 40	0,130*	0,395***	0,371***	0,090	-0,135	0,393***
i-erythritol	0,313***	0,439***	0,436***	0,097	0,239*	0,040
kys. 2-hydroxybenz.	0,063	-0,099	-0,034	-0,125*	-0,151*	-0,224**
L-fenylalanín	0,119	-0,143	-0,080	-0,341***	-0,270**	-0,264*
Tween 80	-0,057	0,208**	0,290***	-0,263***	-0,231**	0,177**
D-mannitol	0,171**	0,152*	0,042	0,042	-0,018	0,255***
kys. 4-hydroxybenz.	0,302***	0,406***	0,307***	0,101	0,134*	0,454***
L-serín	0,147**	0,207*	0,086	0,048	0,034	0,311***
α-cykloextrín	0,036	0,031	0,149**	-0,073	-0,017	0,141*
N-acetyl-D-glukozamín	-0,293***	-0,096	-0,023	-0,373***	-0,532***	-0,137*
kys. γ-hydroxymaslová	0,079	-0,038	-0,214*	-0,195*	0,115	-0,201**
L-threonín	0,021	0,186*	0,244**	-0,241***	-0,202**	0,059
glykogén	-0,042	-0,020	-0,041	-0,013	-0,146*	0,099
kys. D-glukozaminová	0,346***	0,108	0,081	-0,146*	-0,099	0,565***
kys. akonitová	-0,212***	-0,125**	-0,004	-0,177**	0,115*	-0,141**
kys. glycyl-L-glutam.	0,249***	0,442***	0,435***	0,201*	0,183*	0,325***
D-cellobióza	0,094	-0,319***	-0,108	-0,064	-0,264**	-0,053
glukózo-1-fosfát	-0,024	0,029	0,016	-0,025	0,017	0,069
kys. α-ketomaslová	-0,155**	-0,141**	-0,052	-0,308***	-0,099*	0,069
fenyletylamín	-0,233*	-0,118	-0,051	-0,234**	-0,318***	-0,053
α-D-laktóza	-0,049	-0,077	-0,001	-0,063	-0,180*	-0,106
D,L-α-glycerol fosfát	-0,162**	-0,006	0,024	-0,135*	-0,246***	0,074
kys. D-jablčná	-0,284***	-0,070	-0,255*	0,311***	0,085	-0,122*
putrescín	0,265**	0,536***	0,363***	0,140*	0,328***	0,467***
Skupina 1	0,404***	0,492***	0,425***	0,117	0,244*	0,479***
Skupina 2	-0,004	-0,172*	-0,071	-0,144*	-0,305***	-0,260***
Skupina 3	-0,064	0,011	0,056	-0,113*	-0,262***	0,128*
Skupina 4	-0,319***	-0,019	0,048	-0,246**	-0,230**	-0,024
multiplicita funkčných skupín mikroorg.	-0,013	-0,023	0,006	0,285***	0,109	0,197**
diverzita funkčných skupín mikroorg.	-0,132*	-0,042	0,085	0,190***	0,115	0,050

Multiplicitu a diverzitu funkčných skupín mikroorganizmov, ktorá pravdepodobne v značnej miere odráža ja ich druhovú bohatosť a diverzitu, len v malej miere ovplyvňujú chemické vlastnosti pôdy a obsah živín s výnimkou obsahu dusíka. Rovnako sa diverzita mikroorganizmov

Tab. 14 Mantelove parciálne korelácie medzi profilmi metabolickej aktivity (Biolog® EcoPlates) a svetelnými resp. teplotnými pomermi.

Substrát	<i>CO</i>	<i>LAI</i>	<i>R_{DIR}</i>	<i>R_{DIF}</i>	<i>T_{AVG}</i>	<i>T_{AMPL}</i>
β-metyl-D-glukozid	-0,012	-0,071	-0,002	-0,027	0,039	-0,044
γ-laktón kys. D-galakt.	0,130*	-0,122	0,237**	0,126	-0,036	0,163*
L-arginín	0,180**	-0,224***	-0,011	0,181***	-0,080	0,288***
metylester kys. pyrohr.	0,019	0,014	0,200**	0,027	-0,258***	-0,073
D-xylóza	0,543***	-0,426***	0,558***	0,543***	0,439***	0,267***
kys. D-galakturónová	0,022	0,001	0,101	0,023	0,093	0,060
L-asparagín	0,290***	-0,230***	0,150*	0,294***	0,197**	0,277***
Tween 40	0,121	-0,037	0,185*	0,113	0,189**	0,092
i-erythritol	0,037	-0,040	0,009	0,028	-0,158*	-0,004
kys. 2-hydroxybenzoová	-0,077	0,072	-0,022	-0,056	-0,282***	-0,132*
L-fenylalanín	-0,153*	0,235**	-0,065	-0,140*	-0,131*	-0,215**
Tween 80	-0,035	0,098	0,015	-0,025	-0,078	0,001
D-mannitol	-0,023	0,031	0,048	-0,033	0,131*	0,034
kys. 4-hydroxybenzoová	0,028	-0,014	0,035	0,023	0,127*	-0,025
L-serín	-0,026	0,030	0,056	-0,035	0,137*	-0,002
α-cykloextrín	0,362***	-0,345***	0,265***	0,372***	0,241**	0,450***
N-acetyl-D-glukozamín	-0,037	0,064	-0,083	-0,026	-0,057	-0,112
kys. γ-hydroxymaslová	-0,176**	0,133	-0,149*	-0,173*	-0,255***	-0,207**
L-threonín	-0,128*	0,155*	-0,021	-0,110	-0,235***	-0,147*
glykogén	0,256***	-0,281***	0,092	0,259***	0,133*	0,279***
kys. D-glukozaminová	-0,053	0,168*	0,121	-0,047	-0,004	0,069
kys. akonitová	0,059	-0,140**	-0,150**	0,052	0,192**	0,504***
kys. glycyl-L-glutamová	0,125	-0,084	0,240**	0,109	-0,061	0,153*
D-cellobióza	0,025	-0,001	0,025	0,036	-0,084	0,025
glukózo-1-fosfát	0,051	-0,022	0,160***	0,055	0,015	0,010
kys. α-ketomaslová	0,025	-0,016	0,038	0,030	0,035	0,152**
fenyletylamín	-0,102	0,222*	-0,1440	-0,112	0,091	-0,015
α-D-laktóza	0,199*	-0,152	0,282**	0,214*	0,051	-0,046
D,L-α-glycerol fosfát	0,359***	-0,261***	0,313***	0,373***	0,198**	0,187**
kys. D-jablčná	0,078	-0,205**	0,012	0,073	0,182**	-0,133*
putrescín	-0,189**	0,210**	-0,008	-0,207**	0,088	-0,166*
Skupina 1	-0,028	0,075	0,090	-0,042	-0,002	0,009
Skupina 2	-0,023	0,025	0,094	-0,008	-0,249***	-0,139*
Skupina 3	0,367***	-0,333***	0,252**	0,379***	0,136*	0,300***
Skupina 4	-0,194*	0,301**	-0,168*	-0,207*	0,096	-0,116
multiplicita funkčných skupín mikroorganizmov	0,339***	-0,303***	0,522***	0,349***	0,057	0,075
diverzita funkčných skupín mikroorganizmov	0,192*	-0,186**	0,325***	0,198**	-0,133*	0,009

len v malej miere odráža v sumárnych parametroch mikrobiálnej aktivity (respirácia, mikrobiálna biomasa). Naopak, sukcesné štádium sa na mikrobiálnej diverzite odráža zreteľne. Skoré štádiá sukcesie s vysokým príjmom svetla a druhovo bohatou bylinnou vegetáciou vykazujú vyššiu diverzitu a multiplicitu funkčných skupín mikroorganizmov (tab. 14 a 15.).

Tab. 15 Mantelove parciálne korelácie medzi profilmi metabolickej aktivity (Biolog[®] EcoPlates) a vegetáciou.

Substrát	Semenáčky smreka	Druhovú bohatosť bylín/machorastov	Druhovú diverzitu bylín/machorastov
β-metyl-D-glukozid	-0,017	0,046	0,112
γ-laktón kys. D-galaktónovej	-0,213***	0,001	0,064
L-arginín	-0,140**	-0,046	0,022
metylester kys. pyrohroznovej	-0,258***	-0,039	-0,025
D-xylóza	-0,195**	0,049	0,092
kys. D-galakturónová	-0,066	-0,085	-0,149*
L-asparagín	-0,046	0,129*	0,175*
Tween 40	-0,274***	0,075	0,177*
i-erythritol	-0,093	0,311***	0,331**
kys. 2-hydroxybenzoová	0,060	0,147*	-0,124*
L-fenylalanín	-0,043	-0,207**	-0,318***
Tween 80	-0,198***	-0,015	0,010
D-mannitol	-0,051	0,023	0,007
kys. 4-hydroxybenzoová	-0,069	0,025	0,139*
L-serín	-0,037	0,016	-0,007
α-cyklodextrín	-0,017	0,541***	0,391***
N-acetyl-D-glukozamín	-0,066	-0,096	0,039
kys. γ-hydroxymaslová	-0,016	-0,047	-0,144*
L-threonín	-0,120*	-0,232***	-0,178*
glykogén	-0,044	0,115	0,182*
kys. D-glukozaminová	-0,140**	-0,123*	-0,139*
kys. akonitová	-0,058	0,164**	0,053
kys. glycyl-L-glutamová	-0,246***	0,079	0,317**
D-cellobióza	-0,078	0,165*	-0,127
glukózo-1-fosfát	-0,012	0,039	0,039
kys. α-ketomaslová	-0,092*	-0,102*	-0,084
fenyletylamín	-0,065	-0,226***	-0,273***
α-D-laktóza	0,028	0,084	-0,088
D,L-α-glycerol fosfát	-0,197**	0,041	0,005
kys. D-jablčná	0,436***	0,034	-0,008
putrescín	-0,066	-0,113	0,073
Skupina 1	-0,194**	0,071	0,199*
Skupina 2	-0,056	0,066	-0,077
Skupina 3	-0,180**	0,015	0,071
Skupina 4	-0,083	-0,322***	-0,208**
multiplicita funkčných skupín mikroorganizmov	0,206***	0,256***	0,393***
diverzita funkčných skupín mikroorganizmov	0,276***	0,281***	0,251***

5 Vývoj rastlinných spoločenstiev

Lúky a pasienky patria k sekundárnym rastlinným spoločenstvám, ktoré sú závislé na trvalom poľnohospodárskom využívaní. Začiatok procesu sekundárnej sukcesie je viazaný na zníženie

intenzity alebo ukončenie obhospodarovania a charakterizujú ho zmeny druhového zloženia, štruktúry porastov a často aj postupná kolonizácia lokality drevinami. Pôvodne viac-menej homogénne spoločenstvá trávnych porastov sa postupne menia na mozaiku nových spoločenstiev, v ktorých väčšinou prevláda jeden z konkurenčne najsilnejších druhov. Medzi ne patria u nás najmä klonálne trávy a ostrice (*Brachypodium*, *Carex*), kríčky (*Vaccinium*, *Genista*, *Calluna*) alebo kry (*Prunus spinosa*, *Salix cinerea*). Kompaktné porasty vytvárajú aj niektoré trsnaté druhy tráv (*Calamagrostis arundinacea*, *Deschampsia cespitosa*). Šíreniu kríčkov a krov s dužnatými plodmi (napr. *Juniperus*, *Rosa*) na otvorené plochy napomáhajú vtáky. Najvýznamnejšie zmeny trávnych porastov však spôsobuje šírenie stromov, z ktorých sa u nás najviac uplatňujú anemochórne druhy (smrek, borovica, breza).

V horských polohách Západných Karpát boli už zdokumentované viaceré sukcesné série na opustených trávnych porastoch, ktorých spoločným rysom sú expanzie spomínaných skupín rastlín. Niektorí autori sledovali čisto zmeny bylinnej etáže (ako napr. Blažková, Březina 2003). Viacerí zachytili aj postupnosť šírenia drevín. Z mnohých pohorí sa spomína séria so spoločným výskytom smreka a borievky: v Pieninách (Kuchnicka 1998, Bodziarczyk *et al.* 1999), Veľkej Fatre (Míchal 1992), Západných a Vysokých Tatrách (Svoboda 1939, Šmarda 1961) alebo Slovenskom Raji (Dražil *et al.* 1998). Podrobnejšie bola táto séria študovaná v CHKO Poľana (Križová 1995, Križová a Ujházy 1997, Ujházy 1995, 1998, 2001, 2003), v ktorej sa nachádza aj náš výskumný objekt na Príslopoch. Na tejto lokalite Ujházy (2003) popísal smrekovo-bukovú sukcesnú sériu použitím metódy paralelných pokusných plôch v rozdielnych štádiách sekundárnej sukcesie (od poľnohospodársky využívaných trávnych porastov až po klimaxový zmiešaný jedľobukový les).

Doteraz však u nás chýbala komplexnejšia štúdia, ktorá by riešila zmeny priestorovej štruktúry vegetácie a súčasne vzťahy medzi jednotlivými zložkami ekosystémov v procese sukcesie. V tejto časti štúdie sme sa teda pokúsili riešiť najmä súvislosti medzi vývojom prízemnej vegetácie (etáží E_1 a E_0) a hlavnou expandujúcou drevinou a overovali sme význam zmien stanovištných podmienok pre zmeny vegetačných typov v priebehu sukcesie. Pred tým však bolo potrebné podrobne zmapovať priestorovú štruktúru ekosystémov v rôzne pokročilých štádiách sukcesie.

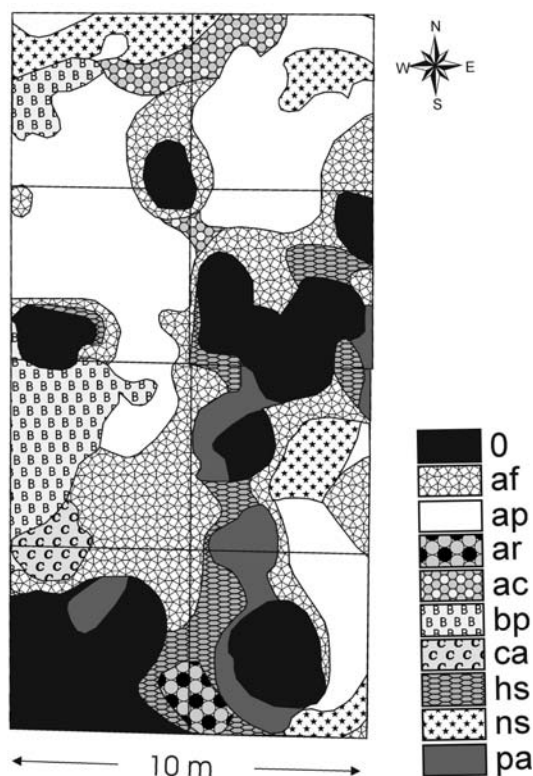
Čiastkovými cieľmi tejto časti štúdie bolo:

- podrobnejšie charakterizovať typy vegetácie, ktoré sa vyskytujú v nelesných štádiách smrekovo-bukovej sukcesnej série;
- načrtnúť model vývoja vegetácie (ako sériu typov vegetácie);
- identifikovať zmeny druhového zloženia a druhovej diverzity prízemnej vegetácie počas kolonizácie opustených trávnych porastov smrekom;
- identifikovať najvýznamnejšie faktory prostredia ovplyvňujúce prízemnú vegetáciu v procese kolonizácie smrekom.

5.1 Metodika

5.1.1 Definovanie vegetačných typov

Vegetačné typy na tranzekte boli zdokumentované pomocou fytocenologických zápisov podľa zürišsko-montpelliarskej školy (Braun-Blanquet 1964), s použitím Braun-Blanquetovej stupnice modifikovanej podľa Barkmana *et al.* (1964). Zápisy sme robili vo vegetačne homogénnych segmentoch resp. plochách s rozlohou 6–10 m². Veľkosť plôch vychádzala z cieľa práce zachytiť zmeny vegetácie v čo najmenšej priestorovej mierke a obmedzená maloplošnou mozaikovitou



Obr. 15 Príklad mozaikovitej štruktúry vegetácie na vybranej časti tranzektu (20–40 m). Skratky mapovaných jednotiek: 0: smrekové ihličie bez vegetácie; af: *Platanthera bifolia* – *Avenella flexuosa*; ap: *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*; ar: *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans*; ac: *Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris*; bp: *Trifolium medium* – *Brachypodium pinnatum*; ca: *Calamagrostis arundinacea*; hs: *Hylocomium splendens*; ns: *Antennaria dioica* – *Nardus stricta*; pa: *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg.

tifikáciu vývojových trendov pôvodnej vegetácie trávnych porastov a zmenenej vegetácie na tranzekte sme použili tabelárnu syntézu (cf. Moravec 1994). Indikačné hodnoty jednotlivých druhov boli prevzaté z práce Ellenberga *et al.* (1992).

5.1.2 Vzťah vegetačných typov k faktorom prostredia

Uvedeným spôsobom definované vegetačné typy sme využili ako jednotky pri celoplošnom mapovaní vegetácie v rámci dvoch stredových 10 m pásov pozdĺž osi tranzektu. V rámci každého štvorca 10 × 10 m stabilizovanej bodovej siete boli vyhotovené čiastkové mapy vegetácie a následne boli spojené. Mapovali sme plôšky s minimálnou plochou 0,25 m² resp. línie širšie ako 0,3 m. Celkovo sme rozlišovali 13 mapovacích jednotiek (viď podkapitolu 5.2.1). Deväť z nich vychádzalo z vegetačných typov definovaných podľa postupu popísaného v

štruktúrou vegetácie (obr. 15). Zaznamenávali sme len jedince etáží E₁ a E₀, ktoré korenili na ploche zápisu.

Jedince drevín v bylinnej vrstve sme takisto zaznamenávali, ale pri umiestňovaní zápisu v teréne sme sa vyhýbali tomu, aby jeho plocha zahŕňala aj jedince etáží E₂ a E₃. Pokryvnosť krovín a korún stromov nad plochou takisto nebola hodnotená. Vývoj prízemnej vegetácie ovplyvňuje nielen vertikálne tienenie, ale aj horizontálna štruktúra okoliťého porastu drevín a dĺžka obdobia laterálneho tienenia (cf. Ujházy 2003), ktoré sme použitými metódami nevedeli hodnotiť.

Pre zachytenie vzťahov medzi súčasným stavom vegetácie na tranzekte, ovplyvneným procesmi sukcesie, a pôvodným stavom vegetácie kosených lúk a pasienkov sme využili zápisy s plochou 16–20 m², ktoré boli zaznamenávané v predchádzajúcom období (1995–1996) na blízkych miestach v rámci komplexu Príslopov (cf. Ujházy, 2003).

Kombinovaná stupnica abundancie/dominancie bola pre analýzy transformovaná na ordinálnu škálu (van der Maarel 1979) a v tejto forme je uvedená aj v tab. 16. Každá potenciálna vegetačná jednotka bola dokumentovaná minimálne štyrmi, spravidla viac než piatimi zápsmi. Druhy s pokryvnosťou nad 25 % boli považované za dominantné. Fytoceologické zápisy boli uložené a spracované v programoch TURBOVEG a MEGATAB (Hennekens 1996a, b). Na analýzy vegetačných dát sme použili divizívnu polytetickú klasifikáciu (program TWINSpan; Hill 1979), detrendovanú korešpondenčnú analýzu (DCA; program CANOCO; ter Braak a Šmilauer 1998) a koeficient Phi (cf. Bruelheide 2000; program JUICE, Tichý 2002). Na iden-

predchádzajúcej podkapitole. Okrem nich sme použili ďalšie štyri mapovacie jednotky, hoci neboli fytoocenologicky definované: *Vaccinium vitis-idaea* (Vv) – jeden porast s dominanciou *Vaccinium vitis-idaea* v spodnej časti transektu; *Galium odoratum* (Go) – druhy typické pre podrast bukového lesa prenikajúce z pôvodného jedľobukového porastu na hornom okraji transektu; *Calamagrostis arundinacea* (Ca) – zhluky veľkých kompaktných trsov tvoriace spravidla úzke pásy, prerastajúce iné typy vegetácie; holá plocha (0) – polygóny pokryté opadom ihličia smreka s pokryvnosťou machorastov a bylín do 10 %.

Typ *Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris* reprezentujúci pôvodné floristické zloženie travinnobylinnej vegetácie je zastúpený na fragmentoch plôch s pomaly sa meniacou lúčnou vegetáciou. Typ *Antennaria dioica* – *Nardus stricta* tiež predstavuje pôvodnú vegetáciu trávnatých plôch následne modifikovaných pasienm. Ostatné typy sú vo väčšej miere pozmenené buď zatienením smrekom, alebo expanziou konkurenčne silných druhov tráv a kríčkov.

Pre kvantifikáciu vplyvu stromov na bylinnú a machovú vegetáciu sme indexy vplyvu stromov (viď kapitolu 2.2) počítali na základe polohy a veľkosti stromov v okruhu 10 m okolo bodu. Doplnili sme ďalšie dva indexy, zohľadňujúce veľkosť korún drevín:

$$IP_{CP} = \sum_i CP_i e^{-r_i}$$

$$IP_{CV} = \sum_i CV_i e^{-r_i}$$

kde CP_i je plocha korunovej projekcie (založená na 4 meraných korunových polomeroch) a $CV_i = 1/3 CP_i \cdot l_i$ je objem koruny (l_i je dĺžka koruny, predpokladá sa kužeľový tvar koruny) i . stromu v rámci okruhu 10 m od bodu. Vzhľadom na to, že rozmery a pozície stromov boli merané aj na susedných 10 m pásoch, nebola potrebná žiadna korekcia na okrajové postavenie bodu. Indexy vplyvu stromov sme počítali pre body v sieti 10 × 10 cm použitím *ad hoc* programu.

Pôdne a mikroklimatické charakteristiky boli interpolované z meraných hodnôt v sieti 0,5 × 0,5 m dvojrozmerným jednoduchým bodovým krigingom. Na analýzu a modelovanie variogramov a krigingový odhad interpolovaných hodnôt sme použili program Geo-EAS 1.2.1 (Englund a Sparks 1991).

Pre tvorbu, spracovanie a analýzu vektorových máp vegetácie sme použili balík ArcView GIS 3.3 (ESRI 2002). Korunové projekcie sme najprv generovali ako rastrový obraz programom SVS (McGaughey 1997) a následne boli konvertované na vektorovú vrstvu. Vegetačné typy boli spracovávané ako polygónové prvky. Pre všetky vegetačné typy sme vypočítali polohu centroidu ako priemer pozícií centroidov všetkých polygónov predstavujúcich daný typ. Hodnoty indexov vplyvu drevín a krigingových odhadov pôdných a mikroklimatických charakteristík sme mapovali ako bodové prvky. Indexy vplyvu drevín boli použité ako ukazovatele svetelného príjmu. Ďalšie štyri hodnotené faktory (teplota, vlhkosť, dusík, pH) patria medzi najvýznamnejšie z hľadiska významu pre rastliny (Ellenberg *et al.* 1992).

Okrem vzájomného prekryvu vrstiev sme hodnotili aj susedstvo vegetačných typov v prostredí ArcInfo. Pre každý vegetačný typ sme vypočítali celkovú dĺžku hraníc ako súčet obvodov príslušných polygónov, a pre každý pár vegetačných typov sme vypočítali dĺžku ich spoločnej hranice. Analýza susedstva vychádzala z predpokladu, že vegetačné typy, ktoré sú viazané na podobné ekologické podmienky, si budú priestorovo bližšie a budú zdieľať väčšiu časť hraníc než dvojica ekologicky rozdielných vegetačných typov. Použili sme dva typy ukazovateľov susedstva: pre každý vegetačný typ boli vypočítané percentuálne podiely z celkového obvodu, zdieľané s jednotlivými ostatnými typmi. Takáto matica percentuálnych podielov je však asymetrická vzhľadom na rozdielne sumy obvodov rôznych vegetačných typov, jej riadkové sumy síce dávajú súčet 100 %, ale stĺpcové nie. Indexy susedstva pre dvojicu vegetačných typov boli preto počítané ako ekvivalent Jaccardovho indexu:

$$NI_{ij} = l_{ij}/(l_i + l_j)$$

kde l_{ij} je dĺžka spoločných hraníc i . a j . vegetačného typu, a l_i resp. l_j je celková dĺžka hraníc i . a j . typu bez započítania vonkajších hraníc transektu. Matica indexov susedstva bola následne interpretovaná analýzou základných koordinát (Gower 1966).

5.1.3 Zmeny v zastúpení druhov pozdĺž gradientu kolonizácie smrekom

Okrem celoplošného mapovania vegetačných typov sme sledovali zmeny v zastúpení druhov na kruhových ploškách s veľkosťou $0,5 \text{ m}^2$ v sieti $5 \times 5 \text{ m}$, na ktorých bol okrem vegetácie hodnotený aj celý rad faktorov prostredia (viď tab. 1). Analyzovali sme zlogaritmované údaje o pokryvnosti taxónov machorastov a cievnatých rastlín. V analýze sme použili 155 plôšok usporiadaných v obdĺžnikovej sieti 31×5 plôšok, ako je to znázornené na obr. 26. Aby sme využili aj údaje z plôšok, na ktorých neboli zistené žiadne druhy (lokalizované v extrémnych podmienkach s redukovanými svetelnými pomermi a hrubou vrstvou ihličia), upravili sme druhové údaje pridaním hypotetického druhu. Hodnota pokryvnosti tohto druhu zodpovedala pokryvnosti povrchu bez vegetácie stanovenej na každej plôške ako 100 % – celková percentuálna pokryvnosť E_1 a E_0 . Na plôškach, do ktorých zasahovali kmene drevín, boli chýbajúce hodnoty jednotlivých faktorov dopočítané ako priemer z dostupných údajov na susedných plôškach.

Na priamu a nepriamu gradientovú analýzu sme použili program CANOCO (ter Braak a Šmilauer 2002). Keďže sme pridali hypotetický druh, použili sme lineárne ordinačné metódy. Oprávnenosť ich použitia bola navyše potvrdená detrendovanou korešpondenčnou analýzou, pri ktorej dĺžka gradientu ordinačných osí nepresahovala trojnásobok smerodajnej odchýlky (ter Braak a Prentice 1988, ter Braak a Šmilauer 2002). Na determináciu hlavných osí variability druhových dát sme použili analýzu hlavných komponentov (PCA). Vplyv jednotlivých meraných faktorov prostredia sme kvantifikovali a testovali pomocou analýzy RDA. Na test významnosti jednotlivých faktorov ako aj extrahovaných osí sme použili Monte Carlo permutačný test (9999 permutácií s obmedzením pre sieť s rozmermi 31×5 jednotiek). Potom sme pomocou parciálnych analýz RDA stanovili okrajový, podmienený a čistý vplyv (*marginal, conditional and pure effects*) jednotlivých sledovaných faktorov na variabilitu druhových dát.

5.2 Výsledky

5.2.1 Vegetačné typy

Na transekte sme na základe fytocenologických zápisov rozlíšili 9 typov vegetácie: *Trifolium medium* – *Brachypodium pinnatum* (tab. 16, zápisy 1–5, typ Bp), *Antennaria dioica* – *Nardus stricta* (6–10, Ad-Ns), *Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris* (11–19, Ps-Ac), *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens* (20–23, Ka-Aa), *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans* (24–29, Pv-Ar), *Platanthera bifolia* – *Avenella flexuosa* (30–33, Pb-Af), *Vaccinium myrtillus* (34–38, Vm), *Hylocomium splendens* (39–43, Hs) a *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg. (44–49, Jl-Pa). Diferenciácia typov na základe druhového zloženia je prezentovaná v tab. 16. Tieto typy reprezentujú prakticky kompletnú škálu premenlivosti nelesnej prízemnej vegetácie (dopĺňajú ich ďalšie 4 špecifické typy definované v podkapitole 5.1.2) a vyskytujú sa v závislosti na meniacich sa ekologických podmienkach a trvaní sukcesie. Dajú sa rozlíšiť tri skupiny typov v závislosti na dominancii prevládajúcich druhov: i) typy s jedným výrazne dominantným druhom (*Trifolium medium* – *Brachypodium pinnatum*, *Antennaria dioica* – *Nardus stricta*, *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*, *Platanthera bifolia* – *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*), ii) druhovo

Tab. 19 Vegetačné typy

Vegetačný typ	A	B	C	D	E	F	G	H	I
	Bp	Ad-	Ps-Ac	Ka-Aa	Pv-Ar	Pb-Af	Vm	Hs	Jl-Pa
Variant:		oligotr.	mezotr.		mezotr.	oligotr.	oligotr.	oligotr.	
Priemerná fidelita	20.7	28.1	25.0	16.6	25.0	17.3	13.3	16.0	22.0
Priemerný počet druhov	19.4	24.0	30.9	23.5	30.8	23.5	17.4	13.4	7.8
Počet druhov s $\Phi > 25$	8.0	17.0	30.0	4.0	22.0	5.0	2.0	3.0	4.0
Počet druhov s konštantnosťou nad 50%	12.0	13.0	12.0	17.0	15.0	17.0	16.0	12.0	4.0
Počet dominantných druhov (pokryvnosť nad 25%)	2.0	3.0	7.0	3.0	4.0	3.0	4.0	1.0	1.0
<i>Brachypodium pinnatum</i>	9 9 8 9 9	.	2	.	.	2	.	1	. 2 . 2 .
<i>Trifolium medium</i> subsp. <i>flexuosum</i>	. 2 2 2 .	.	2	.	2 . 2 .	.	.	.	.
<i>Viola canina</i>	.	2 .	2 . 2 2 .	.	.	.	.	.	.
<i>Briza media</i>	.	2 2 .	.	.	.	.	.	.	.
<i>Luzula campestris</i> agg.	.	2 . 2 .	.	2	.	.	.	.	.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	2 3 2 .	.	2	.	.	.	.	.
<i>Antennaria dioica</i>	.	2 2 . 2 .	.	.	.	.	.	.	.
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	.	. 2 . 2	.	2	.	.	.	.	.
<i>Phyteuma spicatum</i>	2 1 . .	.	2 1 2 2 1 . 1 2 1	2	.	.	2	.	.
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	.	1	2 . 1 1 . 2 1 .	.	.	1 1	.	1	.
<i>Carex hirta</i>	.	2	5 2 . 1 . 2 2 .	.	.	.	.	2	.
<i>Plantago media</i>	.	.	. 2 . 2 .	.	.	.	.	.	.
<i>Deschampsia cespitosa</i>	2 . . .	.	2 . 2 2 3 .	2	.	1 . .	.	.	.
<i>Campanula patula</i>	.	.	. . . 2 1	.	.	.	.	.	.
<i>Lotus corniculatus</i>	.	2 .	2 2 2 2 .	3 . 3 3	.	1 . 2 .	.	2 . .	.
<i>Knautia arvensis</i>	.	.	.	1 2 . .	.	.	.	.	.
<i>Hieracium murorum</i>	.	1 . . 2	.	.	2	3 1 1 3 3 .	.	.	3 .
<i>Prunella vulgaris</i>	.	.	.	.	.	2 2 . 2 3 2	.	2 . .	.
<i>Fagus sylvatica</i>	.	. . 1 1	.	.	.	2 2 1 . .	.	1 . .	1 .
<i>Sorbus aucuparia</i>	.	.	. . . 1 . 3 .	.	.	1 . . 1 1 .	.	.	1 .
<i>Fraxinus excelsior</i>	.	.	. . . 1 . .	.	.	1 . 1 . .	.	.	.
<i>Ranunculus acris</i>	.	.	. 2 . 2 . . .	.	.	. . . 1 1 2	.	.	.
<i>Abies alba</i>	.	.	.	.	.	. . 1 1 .	.	1 . .	.
<i>Platanthera bifolia</i> ssp. <i>latifolia</i>	1 . . .	.	. . . 1 . 1 . 2 1	.	.	2 . 1 2	.	1 . . 2	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	.	. . 2	.	2	.	. . 3 2	8 9 7 8 7	.	. 2 . 5 .
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	.	.	.	.	.	. . 2 . 3	.	.	. 2 . 5 .
<i>Lophocolea heterophylla</i>	.	.	.	.	.	. 2 . .	. 3 .	. . 2 .	. . 2 5 3

Tab. 19 pokračovanie

Vegetačný typ	A	B	C	D	E	F	G	H	I
Variant	Bp	Ad-Ns	Ps-Ac	Ka-Aa	Pv-Ar	Pb-Af	Vm	Hs	Jl-Pa
		oligotr.	mezotr.		mezotr.	oligotr.	oligotr.	oligotr.	
<i>Jungermannia leiantha</i>									. . 2 2 . .
<i>Aulacomnium palustre</i>	. . 2 . .	3 3 6 . .	. . 3 3 . . 2 .	. . 2 .		. 3 . .	 2		
<i>Achillea millefolium</i>	. . 1 2 2	2 2 2 . .	2 2 2 1 2 2 1 2 2	3 2 2 .	. . . 1 2 .	. 2 . .			
<i>Veronica chamaedrys</i>	. 2 . 1 2		2 3 2 1 . 1 . .	. 2 . .	. 1 2 2 . .			. 1 . . .	
<i>Alchemilla</i> sp.	1 1 . . 1		2 3 . 1 2 . 1 . 2	1 . . .	2 . . 1 2 .		. . 2 . .		
<i>Picea abies</i>	. . 2 . .	. . . 2 2 .	. . 2 2 2 2 . . .	. . . 1	. 1 2 . 2 .	. . . 1	. . . 1 1	. 1 . . .	
<i>Galium verum</i>	. . . 2 2		2 . 2 3 2 . . . 3	2 . . 2	. . 1 . . .				
<i>Danthonia decumbens</i>		. 3 3 3 3	. 2 2 2 2 3 2 2 2	. 2 2 2	. . 2 . . .	1 . . 2	. 2 . 3 .		
<i>Nardus stricta</i>	. . 2 . .	8 7 7 8 7	. 2 2 2 2 5 2 . 2	. 2 2 3	. 2 1 1 2 .	. 2 2 2	. . . 2 .		
<i>Festuca rubra</i>	. 2 2 . .	2 2 2 2 2	2 . 2 2 2 2 2 2 2	3 2 2 2	2 . 1 2 2 2	2 . . 1			
<i>Potentilla aurea</i>		2 2 2 2 .	. 2 . 2 2 . 1 3 2	. . 2 2	. . 2 1 2 .	1 2 . 2			
<i>Cruciata glabra</i>	. 2 . . .	. 2 . 2 2	2 2 2 2 2 2 1 2 .	3 2 2 .	1 2 2 1 2 1	1 . 2 2	. . 2 . .	. 1 . . .	
<i>Carlina acaulis</i>	. . 1 1 .	2 2 2 2 3	1 2 2 3 3 3 1 2 2	. 2 2 3	. 2 . 1 1 .	. . 2 1	1 . . 2 2		
<i>Luzula luzuloides</i>	. 2 . 2 .	3 5 5 3 3	2 . 2 2 5 3 . 3 .	3 3 2 2	. . 2 2 2 2	2 . 2 2	2 . 2 2 2	2 2 . 2 .	. . 2 . . .
<i>Carex pilulifera</i>	 2	2 3 2 3 2	. 2 2 5 . . 3 2 2	2 . 2 3	2 3 2 1 2 2	2 2 2 3	2 2 . 2 2	2 2 2 2 .	. 2
<i>Veronica officinalis</i>	. . . 2 .	2 2 . . 3	2 . 2 2 2 2 2 2 2	. 2 3 3	1 2 2 2 2 2	1 2 2 1	. 2 2 1 .	2 2 2 1 .	
<i>Pilosella officinarum</i>	 1	. . 2 2 2	. . 2 2 . . 3 . 2	. 2 . 2	. 2 2 2 2 .	3 . 1 1		2 1 1 2 .	
<i>Agrostis capillaris</i>	2 3 2 3 2	2 3 3 5 5	7 6 5 5 5 5 3 7 7	. 5 5 5	2 2 3 2 5 2	3 2 3 3	2 3 2 2 2	. 1 . 2 2	2
<i>Hypericum maculatum</i>	3 3 3 3 2	2 2 3 3 3	6 5 5 6 3 5 3 7 5	5 3 . 3	3 3 . 2 3 2	3 2 5 3	2 3 2 3 2	2 . 1 1 2	
<i>Avenula planiculmis</i>	. . 2 2 2	2 2 2 2 3	3 2 7 5 7 7 5 3 3	8 8 8 7	2 2 2 . 3 .	3 3 5 2	2 3 2 5 .	. 1 . . .	
<i>Potentilla erecta</i>	2 2 2 2 2	5 5 5 5 5	3 3 3 5 2 3 6 3 3	5 3 5 3	2 3 3 2 5 2	6 3 5 5	2 3 2 3 3	2 2 . 2 .	
<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>	8 6 5 3 7		8 9 7 7 6 6 7 8 8	5 . 2 3	5 6 5 6 7 6	3 6 5 2	3 6 7 . 5	. 3 . . 2	2 . . . 2 .
<i>Fragaria vesca</i>	2 . 2 2 .		3 . . 3 3 5 2 2 .	. . . 2	3 5 5 6 3 2	1 . . .	2 . 3 . 2	. . . 1 .	 2 2
<i>Pimpinella saxifraga</i>	. . 2 2 2		2 2 2 2 . 2 . 2 2	2 2 2 .	3 5 3 . 2 3	2 . . .	. . 1 2 2	. . 1 . .	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	. . 1 . .	 1	. 1 . 1 . . 2 1 .	. . 1 1	1 1 1 . 1 1	2 1 1 1		1 . . 1 1	
<i>Ajuga reptans</i>	2 . 2 . 2	. . 2 . 2	3 3 2 5 . 2 6 2 2	. . 3 2	5 7 6 5 6 5	3 2 2 .	. 2 3 . 3	1 2 2 . .	3 3 . 2 . 2
<i>Pleurozium schreberi</i>	. . 3 5 2	8 7 7 7 7	5 2 7 5 6 7 6 6 7	5 7 7 8	6 7 7 6 6 6	3 7 7 5	3 7 7 7 7	5 3 5 2 2	2 2 2 2 . .
<i>Avenella flexuosa</i>	. . . 2 3	5 6 6 3 5	2 2 . 5 2 3 7 . 6	3 3 3 2	3 3 4 2 5 2	7 8 7 7	3 3 2 5 5	2 2 2 3 3	. . 2 . 2 2
<i>Hylocomium splendens</i>		3 2 5 6 7	. . 5 7 2 5 7 . .	3 . 2 7	7 7 7 6 6 6	8 7 8 8	8 . 3 3 3	9 9 8 9 8	5 3 3 3 2 2
<i>Plagiomnium affine</i>	3 2 3 2 2		. 2 . 2 3 5 2 2 .	. 2 3 .	3 5 3 5 2 6	. 2 2 3	3 6 2 3 2	3 . 3 2 3	8 8 7 8 6 7
<i>Dicranum polysetum</i>		. . . 3 3			 2 2	5 . 3 .		. . . 2 3	

Tab. 19 pokračovanie

Vegetačný typ	A	B	C	D	E	F	G	H	I
Variant	Bp	Ad-Ns	Ps-Ac	Ka-Aa	Pv-Ar	Pb-Af	Vm	Hs	Jl-Pa
		oligotr.	mezotr.		mezotr.	oligotr.	oligotr.	oligotr.	
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.	1 2 . . .		 1						
<i>Primula elatior</i>	2 2 . . .		3 3 . . .		 1				
<i>Lathyrus pratensis</i>	. 2 . . .		. 2 . . .						
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2		. 6 . . .		 2 .				
<i>Vicia cracca</i>	1 2 . . .		2 2 . . 2						
<i>Leucanthemum vulgare</i> agg.	. . . 1 .	2			. . . 2 .				
<i>Plantago lanceolata</i>		2	2						
<i>Carex caryophylla</i>		2	. 2 . . .						
<i>Quercus petraea</i> agg.		. . . 1 .	 1						
<i>Poa pratensis</i> agg.			2 2	3					
<i>Poa chaixii</i>	. 3 . . .	. 2 2 . .	 2 3		. 2			. . 1 . .	
<i>Rumex acetosa</i>	. . . 1 .	. 2 2 . .	. . . 1 2 2	2	. . 1 1 2 .				
<i>Dactylis glomerata</i>	. 1 . . .		3 . . 1 . . .		. . 2 . . .	. 2 . . .			
<i>Carex pallescens</i>	. 2 . . .		2	2	 1	. . . 1 .			
<i>Viola riviniana</i>			2 . 1		 1	. . . 1 .			 2
<i>Campanula persicifolia</i>			 1 . .	. 1 . . .	. 1 3 . . .				2
<i>Thymus pulegioides</i>			 2 1 .		. . 1 . 1 .				
<i>Quercus cerris</i>			 3 .			1			
<i>Padus avium</i>			. . . 1		. . . 1 1 . .	1			
<i>Senecio ovatus</i>					. . . 1 . . .	1		. . 1 . .	
<i>Oxalis acetosella</i>					. . . 2 . . .				 2 .

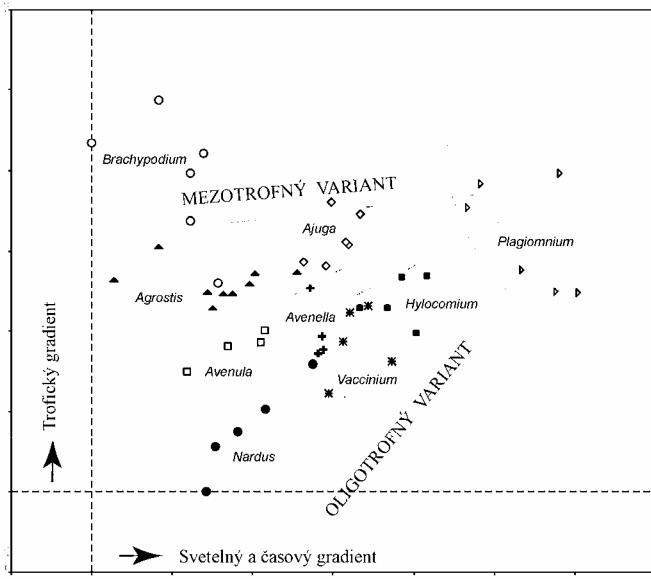
Druhy zastúpené len v jednej snímke (tab. 1)

E₀: *Ambystegium serpens* rel. 31: 2, *Climacium dendroides* 3: 2, *Dicranum scoparium* 24: 2, *Polytrichum juniperinus* 28: 2, *Rhodobryum roseum* 29: 5.

E₁: *Asarum europaeum* rel. 48: 1, *Astragalus glycyphyllos* 13: 1, *Cardamine pratensis* agg. 26: 1, *Carex montana* 8: 2, *Chaerophyllum aromaticum* 14: 1, *Colchicum autumnale* 15: 1, *Corylus avellana* 28: 1, *Festuca pratensis* 11: 2, *Galium mollugo* agg. 11: 2, *Geum urbanum* 11: 2, *Juniperus communis* 9: 1, *Rubus idaeus* 24: 2, *Stellaria graminea* 20: 2, *Trifolium repens* 11: 2, *Viburnum opulus* 41: 1.

Legenda: hodnoty pokryvnosti vytlačené **tučne** – druhy s dominanciou vyššou ako priemer; svetlé pozadie – konštatnosť $\geq 50\%$ v konkrétnom vegetačnom type; tmavé pozadie – optimálna zóna daného druhu (vysoká konštatnosť a relatívne najvyššie hodnoty pokryvnosti).

Vegetačné typy: *Trifolium medium-Brachypodium pinnatum* (Bp), *Antennaria dioica-Nardus stricta* (Ad-Ns), *Phyteuma spicatum-Agrostis capillaris* (Ps-Ac), *Knautia arvensis-Avenula adsurgens* (Ka-Aa), *Prunella vulgaris-Ajuga reptans* (Pv-Ar), *Platanthera bifolia-Avenella flexuosa* (Pb-Af), *Vaccinium myrtillus* (Vm), *Hylocomium splendens* (Hs) a *Jungermannia leiantha-Plagiomnium affine* agg. (Jl-Pa).



Obr. 16 DCA analýza fytoecologických zápisov a schematické naznačenie sukcesnej série (celková inercia: 2.855; dĺžky gradientov: AX1 – 2.886, AX2 – 2.760; eigenvalues: AX1 – 0.293, AX2 – 0.221; podiel na variancii druhových dát: AX1 – 10.3, AX2 – 7.7).

Legenda: ○ *Brachypodium* – vegetačný typ *Trifolium medium-Brachypodium pinnatum* (Bp), ● *Nardus* – *Antennaria dioica-Nardus stricta* (Ad-Ns), ▲ *Agrostis* – *Phyteuma spicatum-Agrostis capillaris* (Ps-Ac), □ *Avenula* – *Knautia arvensis-Avenula* sp. (Ka-Aa), ◇ *Ajuga* – *Prunella vulgaris-Ajuga reptans* (Pv-Ar), + *Avenella* – *Platanthera bifolia-Avenella flexuosa* (Pb-Af), * *Vaccinium* – *Vaccinium myrtillus* (Vm), ■ *Hylocomium* – *Hylocomium splendens* (Hs) and ▷ *Plagiomnium* – *Jungermannia leiantha-Plagiomnium affine* agg. (Jl-Pa).

bohaté typy s viacerými dominantnými druhmi (*Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris*, *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans*) a iii) druhovo chudobné typy s dominanciou machorastov a s výskytom 1–2 dominantných druhov (*Hylocomium splendens*, *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg.).

Priebeh sukcesných zmien v rámci transektu sa dá zreteľne pozorovať na ordinačnom grafe, v ktorom prvá hlavná os predstavuje svetelný a časový gradient a druhá hlavná os má vzťah k trofickému gradientu (obr. 16). Svetelný príjem sa znižuje smerom k okraju pôvodného lesa s vysadenými starými smrekmi, ktoré boli zdrojom disapór pri kolonizácii plochy smrekom. Naopak, rýchlosť postupu sukcesie smerom k bývalému okraju narastá. Tento vzťah potvrdzuje aj významná korelácia medzi skóre zápisov na prvej osi DCA a vzdialenosťou od bývalého okraja (Spearmanov poradový korelačný koeficient $r = 0,623$; $P < 0,001$). Pozdĺž druhej osi DCA sú vegetačné typy diferencované predovšetkým podľa trofického gradientu (obr. 16). S narastajúcim skóre druhov na druhej osi DCA narastá priemerné ekočíslo pre dusík (kvantifikujúce množstvo prístupného dusíka pre rastliny vo vegetačnom období) a pôdnu reakciu (obr. 17a, b).

5.2.2 Sukcesná série a jej varianty

Poradie typov podľa priemerného skóre zápisu na prvej osi DCA je nasledovné (obr. 16): *Antennaria dioica* – *Nardus stricta* (0,3), *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens* (0,5), *Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris* (0,6), *Platanthera bifolia* – *Avenella flexuosa* (1,1), *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans* (1,3), *Vaccinium myrtillus* (1,4), *Hylocomium splendens* (1,6), *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg. (2,7). Variabilita pozdĺž druhej osi však ukazuje, že nie je možné zoradiť všetky zaznamenané typy do jednej sukcesnej série. Predpokladáme, že trofický gradient druhej osi DCA je viazaný na čiastočne rozdielny vývoj porastov po ukončení kosenia. Schéma predpokladaného vývoja je uvedená na obr. 18. Horizontálna os predstavuje časové zmeny spojené so zmenami stanovišťa, spôsobenými kolonizáciou smrekom. Vo vertikálnom smere možno rozlíšiť dva varianty v závislosti na rozdielnej dĺžke obdobia pasenia. Zmeny vegetácie, ktoré sme zaznamenali, sú vyznačené prerušovanou čiarou, zmeny spôsobené zmenou

spôsobu využívania a následným vplyvom nepravidelného pasenia hovädzieho dobytku sú zobrazené plnou čiarou.

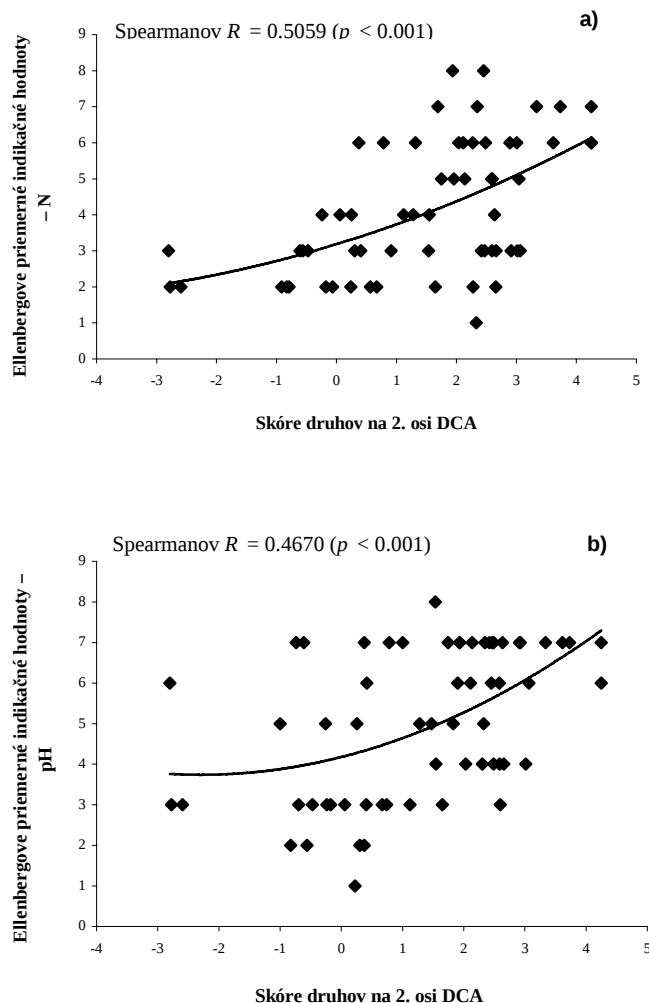
Spoločným východiskom („pôvodným” stavom) oboch variantov bolo pravdepodobne spoločenstvo kosených lúk, ktoré sa dodnes zachovalo na neďalekej lokalite Šútovka (1,3 km VSV od transektu; obr. 1), ktorá má podobné stanovištné podmienky. Druhovú zloženie dokumentuje nasledujúci fytocenologický zápis:

Zápis A: Poľana, Šútovka, prvá lúka na trase z Príslopov na Kyslinky; mezofilé lúčne spoločenstvo v relatívne plytkej časti zvlneného svahu, kosené raz ročne, nehnojené, zväz *Polygono-Trisetion*; kambizem, vulkanické podložie, plocha zápisu 20 m²; nadmorská výška 970 m; expozícia 35°; sklon svahu 10°; celková pokryvnosť 97 %; E₁ 95 %; E₀ 60 %; výška bylinnej vrstvy 65 cm; autor K. Ujházy; 21. 6. 2001 (Hrivnák a Ujházy 2005).

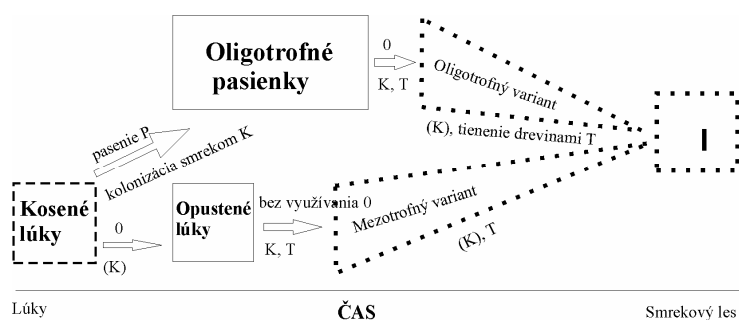
E₁: *Festuca rubra* 2b, *Luzula luzuloides* 2b, *Poa chaixii* 2b, *Trifolium pratense* 2b, *Primula elatior* 2b, *Briza media* 2a, *Agrostis capillaris* 2a, *Leontodon hispidus* 2a, *Tragopogon orientalis* 2a, *Hypericum maculatum* 2a, *Crepis mollis* 2a, *Cruciata glabra* 2a, *Arrhenatherum elatius* 1, *Rhinanthus minor* 1, *Carlina acaulis* 1, *Veronica chamaedrys* 1,

Achillea millefolium 1, *Campanula serrata* 1, *Chaerophyllum aromaticum* 1, *Viola canina* 1, *Dactylis glomerata* +, *Festuca pratensis* +, *Carex pallescens* +, *Nardus stricta* +, *Anthoxanthum odoratum* +, *Avenula adsurgens* +, *Trifolium repens* +, *Trifolium montanum* +, *Ranunculus auricomus* agg. +, *Taraxacum* sect. *Ruderales* +, *Ranunculus acris* +, *Vicia cracca* +, *Colchicum autumnale* +, *Polygonatum verticillatum* +, *Lotus corniculatus* +, *Geranium sylvaticum* +, *Acetosa pratensis* +, *Potentilla erecta* +, *Vicia sepium* +, *Trifolium flexuosum* +, *Plantago lanceolata* +, *Alchemilla* sp. +, *Phyteuma spicatum* +, *Listera ovata* +, *Galium pumilum* +, *Carum carvi* +, *vulgare* agg. +, *Galium verum* +, *Luzula campestris* r, *Lathyrus pratensis* r, *Campanula patula* r, *Plantago media* r, *Botrychium lunaria* r, *Acer pseudoplatanus* r, *Potentilla aurea* r, *Thymus pulegioides* r, *Ranunculus polyanthemus* r, *Tussilago farfara* r, *Geum rivale* r, *Fragaria vesca* r, *Myosotis palustris* agg. r, *Knautia arvensis* r.

E₀: *Rhytidadelphs squarrosus* 3, *Plagiomnium* sp. 2b, *Brachythecium* sp. 2a, *Climacium dendroides* +.

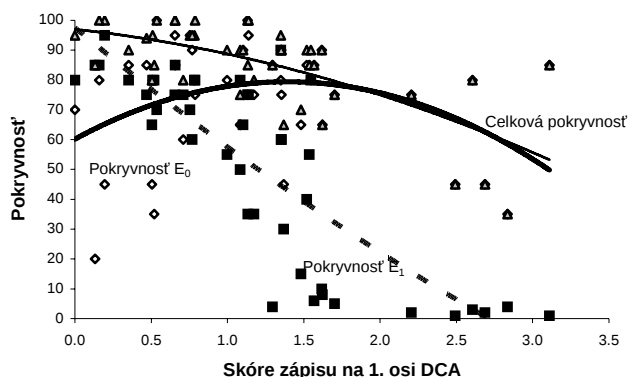


Obr. 17 Vzťahy medzi skóre druhov na 2. osi DCA a priemernými Ellenbergovými indikačnými hodnotami pre dusík (a) a pH (b).



Obr. 18 Sukcesná schéma divergentného vývoja vegetácie na sledovanej ploche, spôsobeného pasením a expanziou smreka.

Legenda: M – kosené vysokosteblové lúky (*Polygono-Trisetion*; zápis v texte označený A), P – oligotrofné pasienky (O2 v tab. 21), AM – opustené vysokosteblové lúky (O1 v tab. 20), I – vegetačný typ *Jungermannia leiantha-Plagiomnium affine* agg., 0 – nevyužívané (opustené), G – pasenie, C – kolonizácia smrekom, S – tienenie drevinami.



Obr. 19 Vzťahy medzi skóre zápisov na 1. osi DCA a pokryvnosťou machovej a bylinnej vrstvy (□ a plná vyrovnávajúca krivka – celková pokryvnosť E_1 a E_2 , △ a hrubá vyrovnávajúca krivka – pokryvnosť E_0 , □ a prerušovaná vyrovnávajúca krivka – pokryvnosť E_1).

osa, *Vaccinium myrtillus* a *Hylocomium splendens*, a zmeny boli ukončené typom *Jungermannia leiantha – Plagiomnium affine* agg s dominanciou machorastov. Typ *Jungermannia leiantha – Plagiomnium affine* agg. predstavuje spoločné záverečné štádium oboch sukcesných variantov, vyskytuje sa v úplne zapojených smrekových porastoch. V ďalšej fáze sú aj machorasty úplne potlačené tienением smreka a tvorbou hrubej vrstvy opadu (typ 0), čo predstavuje záver vývoja nelesnej vegetácie. Následné fázy sukcesie k lesným spoločenstvám neboli predmetom výskumu. V rámci transektu sa tieto spoločenstvá začínajú objavovať v hornej časti, kde sa rozpadá bývalý vysadený pás smreka (typ *Galium odoratum*).

V rámci smrekovo-bukovej sukcesnej série (cf. Ujházy 2003) sme rozlíšili dva varianty – mezotrofný a oligotrofný (tab. 17, 18; diagnostické a konštatné druhy každého variantu sú uvedené tučným písmom, obr. 16, 18). Sú charakterizované špecifickým druhovým zložením a časovým I priestorovým usporiadaním vegetačných typov (tab. 17, 18). Mezotrofný variant (tab. 17, obr. 16): východiskom tohoto variantu je opustené lúčne spoločenstvo vysokých tráv (*Agrostis capillaris* comm., tab. 17, O1), sukcesia pokračuje vegetačným typom *Phyteuma spicatum – Agrostis capillaris*, následne *Prunella vulgaris – Ajuga reptans*, a záverečným štádiom po úplnom zatienení smrekom je typ *Jungermannia leiantha – Plagiomnium affine* agg. Oligotrofný variant (tab. 18, obr. 16): sukcesia začína na (hemi-)oligotrofných pasienkoch (zv. *Cynosurion*, *Anthoxantho-Agrostietum tenuis* subas. *nardetosum*), ktoré sa pradedpodobne postupne vyvinuli po konverzii kosených vysokosteblových lúk zv. *Polygono-Trisetion* na extenzívne obhospodarované nízke pasienky v priebehu obdobia od päťdesiatych do osemdesiatych rokov (tab. 18, O2). Následne sa po ukončení pastvy postupne menili pod vplyvom stromov na vegetačné typy *Antennaria dioica – Nardus stricta*, *Platanthera bifolia – Avenella flexu-*

Tab. 17 Synoptická tabuľka fytocenologických zápisov mezotrofného variantu.

Vegetačný typ	I	E	C	O1	I	E	C	O1
Počet zápisov	6	6	9	4	6	6	9	4
	stálosť (%)				fidelita (koeficient Φ)			
Diferenciálne druhy vegetačných typov								
<i>Lophocolea heterophylla</i>	[E0] 50	.	.	.	65,7	—	—	—
<i>Jungermannia leiantha</i>	[E0] 33	.	.	.	52,5	—	—	—
<i>Vaccinium myrtillus</i>	[E1] 17	.	.	.	36,3	—	—	—
<i>Asarum europaeum</i>	[E1] 17	.	.	.	36,3	—	—	—
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	[E0] 33	17	.	.	36,9	8,1	—	—
<i>Fagus sylvatica</i>	[E1] 17	50	.	.	1,0	52,1	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>	[E1] 17	50	22	.	—	34,2	—	—
<i>Campanula persicifolia</i>	[E1] 17	33	11	.	1,0	26,6	—	—
<i>Hieracium murorum</i>	[E1] 17	83	11	.	—	69,3	—	—
<i>Abies alba</i>	[E1] .	33	.	.	—	52,5	—	—
<i>Dicranum polysetum</i>	[E0] .	33	.	.	—	52,5	—	—
<i>Prunella vulgaris</i>	[E1] .	83	11	.	—	78,1	—	—
<i>Fraxinus excelsior</i>	[E1] .	33	11	.	—	36,9	—	—
<i>Trifolium medium</i> subsp. <i>flexuosum</i>	[E1] .	33	11	25	—	26,6	—	10,7
<i>Acer pseudoplatanus</i>	[E1] .	83	44	25	—	49,7	6,8	—
<i>Danthonia decumbens</i>	[E1] .	17	89	.	—	—	82,6	—
<i>Phyteuma spicatum</i>	[E1] .	17	89	50	—	—	67,8	5,3
<i>Carex hirta</i>	[E1] .	.	56	.	—	—	66,7	—
<i>Platanthera bifolia</i> subsp. <i>latiflora</i>	[E1] .	.	44	.	—	—	58,2	—
<i>Aulacomnium palustre</i>	[E0] .	.	33	.	—	—	49,2	—
<i>Primula elatior</i>	[E1] .	17	22	75	—	—	—	52,1
<i>Arrhenatherum elatius</i>	[E1] .	17	11	75	—	—	—	60,0
<i>Carex pallescens</i>	[E1] .	17	11	75	—	—	—	60,0
<i>Cardamine pratensis</i>	[E1] .	17	.	75	—	1,0	—	70,2
<i>Leucanthemum vulgare</i> agg.	[E1] .	17	.	50	—	8,1	—	51,0
<i>Plantago media</i>	[E1] .	.	22	75	—	—	4,2	60,0
<i>Plantago lanceolata</i>	[E1] .	.	11	75	—	—	—	70,2
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.	[E1] .	.	11	75	—	—	—	70,2
<i>Festuca pratensis</i>	[E1] .	.	11	75	—	—	—	70,2
<i>Colchicum autumnale</i>	[E1] .	.	11	75	—	—	—	70,2
<i>Briza media</i>	[E1] .	.	11	75	—	—	—	70,2
<i>Poa pratensis</i> agg.	[E1] .	.	22	50	—	—	12,7	40,5
<i>Campanula patula</i>	[E1] .	.	22	50	—	—	12,7	40,5
<i>Trifolium repens</i>	[E1] .	.	11	50	—	—	—	51,0
<i>Lathyrus pratensis</i>	[E1] .	.	11	50	—	—	—	51,0
<i>Brachythecium species</i>	[E0] .	.	.	100	—	—	—	100,0
<i>Luzula campestris</i>	[E1] .	.	.	75	—	—	—	84,6
<i>Knautia arvensis</i>	[E1] .	.	.	75	—	—	—	84,6
<i>Trifolium pratense</i>	[E1] .	.	.	75	—	—	—	84,6
<i>Carum carvi</i>	[E1] .	.	.	75	—	—	—	84,6
<i>Viola canina</i>	[E1] .	.	.	75	—	—	—	84,6
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	[E1] .	.	.	50	—	—	—	67,6
<i>Trifolium montanum</i>	[E1] .	.	.	50	—	—	—	67,6
<i>Crepis mollis</i>	[E1] .	.	.	50	—	—	—	67,6
<i>Stellaria graminea</i>	[E1] .	.	.	50	—	—	—	67,6
<i>Taraxacum species</i>	[E1] .	.	.	50	—	—	—	67,6
<i>Geum rivale</i>	[E1] .	.	.	50	—	—	—	67,6

Tab. 17 pokračovanie

Vegetačný typ		I	E	C	O1	I	E	C	O1
Počet zápisov		6	6	9	4	6	6	9	4
		stálosť (%)				fidelita (koeficient Φ)			
Diferenciálne druhy vegetačných typov									
<i>Rhinanthus minor</i>	[E1]	.	.	.	50	—	—	—	67,6
<i>Myosotis scorpioides</i> agg.	[E1]	.	.	.	50	—	—	—	67,6
<i>Alopecurus pratensis</i>	[E1]	.	.	.	50	—	—	—	67,6
<i>Listera ovata</i>	[E1]	.	.	.	50	—	—	—	67,6
<i>Vicia sepium</i>	[E1]	.	.	.	50	—	—	—	67,6
Ostatné hojne rozšírené druhy									
<i>Oxalis acetosella</i>	[E1]	17	17	.	.	18,0	18,0	—	—
<i>Brachypodium pinnatum</i>	[E1]	33	17	11	.	26,6	1,0	—	—
<i>Viola riviniana</i>	[E1]	17	17	22	.	1,0	1,0	12,7	—
<i>Hylocomium splendens</i>	[E0]	100	100	56	.	38,5	38,5	—	—
<i>Plagiomnium affine</i>	[E0]	100	100	67	75	24,5	24,5	—	—
<i>Ajuga reptans</i>	[E1]	67	100	89	25	—	31,6	22,6	—
<i>Avenella flexuosa</i>	[E1]	50	100	78	.	—	42,1	21,5	—
<i>Fragaria vesca</i>	[E1]	33	100	67	25	—	45,9	10,2	—
<i>Pleurozium schreberi</i>	[E0]	67	100	100	25	—	28,1	37,5	—
<i>Rhytiadelphus squarrosus</i>	[E0]	33	100	100	75	—	28,1	37,5	—
<i>Carex pilulifera</i>	[E1]	17	100	67	.	—	54,0	22,0	—
<i>Luzula luzuloides</i>	[E1]	17	67	67	25	—	21,0	28,0	—
<i>Veronica officinalis</i>	[E1]	.	100	89	25	—	45,9	44,2	—
<i>Padus avium</i>	[E1]	.	33	11	.	—	36,9	—	—
<i>Thymus pulegioides</i>	[E1]	.	33	22	25	—	18,7	4,2	5,5
<i>Pimpinella saxifraga</i>	[E1]	.	83	78	25	—	35,2	38,7	—
<i>Pilosella officinarum</i>	[E1]	.	67	44	.	—	41,8	20,0	—
<i>Picea abies</i>	[E1]	.	50	44	.	—	27,5	27,5	—
<i>Nardus stricta</i>	[E1]	.	67	78	50	—	16,5	38,7	—
<i>Carlina acaulis</i>	[E1]	.	50	100	50	—	—	66,5	—
<i>Poa chaixii</i>	[E1]	.	17	22	25	—	1,0	12,7	10,7
<i>Potentilla erecta</i>	[E1]	.	100	100	75	—	35,0	46,8	2,9
<i>Avenula adsurgens</i>	[E1]	.	67	100	100	—	—	51,4	29,9
<i>Hypericum maculatum</i>	[E1]	.	83	100	100	—	14,2	46,8	27,2
<i>Agrostis capillaris</i>	[E1]	17	100	100	100	—	28,1	37,5	21,8
<i>Cruciata glabra</i>	[E1]	.	100	89	100	—	35,0	28,2	27,2
<i>Festuca rubra</i>	[E1]	.	83	89	75	—	22,6	38,9	10,0
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	[E1]	.	33	56	50	—	—	30,6	12,7
<i>Alchemilla species</i>	[E1]	.	50	67	100	—	—	22,0	41,9
<i>Ranunculus acris</i>	[E1]	.	50	22	100	—	16,4	—	58,2
<i>Rumex acetosa</i>	[E1]	.	50	33	100	—	11,5	—	53,5
<i>Potentilla aurea</i>	[E1]	.	50	67	75	—	2,2	28,0	23,6
<i>Achillea millefolium</i>	[E1]	.	33	100	100	—	—	61,2	35,6
<i>Veronica chamaedrys</i>	[E1]	.	50	56	100	—	2,2	11,3	45,4
<i>Lotus corniculatus</i>	[E1]	.	33	44	75	—	—	13,2	35,5
<i>Galium verum</i>	[E1]	.	17	56	75	—	—	30,6	35,5
<i>Dactylis glomerata</i>	[E1]	.	17	22	50	—	—	4,2	32,7
<i>Deschampsia cespitosa</i>	[E1]	.	.	44	50	—	—	35,9	26,6
<i>Vicia cracca</i>	[E1]	.	.	33	25	—	—	35,5	10,7
<i>Chaerophyllum aromaticum</i>	[E1]	.	.	11	25	—	—	8,6	27,3

Tab 18 Synoptická tabuľka fytocenologických zápisov oligotrofného variantu.

Vegetačný typ		I	H	G	F	B	O2	I	H	G	F	B	O2
Počet zápisov		6	5	5	4	5	5	6	5	5	4	5	5
		stálosť (%)						fidelita (koeficient Φ)					
Diferenciálne druhy vegetačných typov													
<i>Jungermannia leiantha</i>	[E0]	33	.	.	.	.	.	53,5	—	—	—	—	—
<i>Asarum europaeum</i>	[E1]	17	.	.	.	.	.	37,1	—	—	—	—	—
<i>Oxalis acetosella</i>	[E1]	17	.	.	.	.	.	37,1	—	—	—	—	—
<i>Lophocolea heterophylla</i>	[E0]	50	20	20	25	.	.	37,5	—	—	4,9	—	—
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	[E0]	33	.	40	.	.	.	29,4	—	35,1	—	—	—
<i>Vaccinium myrtillus</i>	[E1]	17	.	100	50	20	.	—	—	68,3	17,1	—	—
<i>Acer pseudoplatanus</i>	[E1]	.	60	.	100	20	.	—	33,7	—	65,0	—	—
<i>Platanthera bifolia</i>													
ssp. <i>latiflora</i>	[E1]	.	20	20	75	.	.	—	4,0	4,0	61,4	—	—
<i>Aulacomnium palustre</i>	[E0]	.	.	20	25	60	.	—	—	4,0	8,8	52,0	—
<i>Poa chaixii</i>	[E1]	.	20	.	.	40	.	—	14,9	—	—	44,7	—
<i>Veronica chamaedrys</i>	[E1]	.	20	.	.	.	100	—	—	—	—	—	89,4
<i>Lotus corniculatus</i>	[E1]	.	.	20	.	.	100	—	—	—	—	—	89,4
<i>Alchemilla species</i>	[E1]	.	.	20	.	.	100	—	—	—	—	—	89,4
<i>Carex pallescens</i>	[E1]	.	.	.	25	.	80	—	—	—	8,8	—	76,0
<i>Plantago lanceolata</i>	[E1]	.	.	.	.	20	80	—	—	—	—	4,0	76,0
<i>Campanula persicifolia</i>	[E1]	17	.	.	.	.	80	—	—	—	—	—	76,0
<i>Thymus pulegioides</i>	[E1]	.	.	.	.	.	100	—	—	—	—	—	100,0
<i>Poa angustifolia</i>	[E1]	.	.	.	.	.	100	—	—	—	—	—	100,0
<i>Campanula patula</i>	[E1]	.	.	.	.	.	100	—	—	—	—	—	100,0
<i>Ranunculus acris</i>	[E1]	.	.	.	.	.	100	—	—	—	—	—	100,0
<i>Prunella vulgaris</i>	[E1]	.	.	.	.	.	80	—	—	—	—	—	87,7
<i>Cardamine pratensis</i>	[E1]	.	.	.	.	.	80	—	—	—	—	—	87,7
<i>Trifolium pratense</i>	[E1]	.	.	.	.	.	80	—	—	—	—	—	87,7
<i>Vicia cracca</i>	[E1]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Ranunculus auricomus</i>	[E1]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Galium verum</i>	[E1]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Primula elatior</i>	[E1]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	[E1]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Plantago media</i>	[E1]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Knautia arvensis</i>	[E1]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Festuca rupicola</i>	[E1]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Polytrichum formosum</i>	[E0]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Trifolium repens</i>	[E1]	.	.	.	.	.	60	—	—	—	—	—	74,5
<i>Climacium dendroides</i>	[E0]	.	.	.	.	.	40	—	—	—	—	—	59,8
<i>Lathyrus pratensis</i>	[E1]	.	.	.	.	.	40	—	—	—	—	—	59,8
<i>Cladonia species</i>	[E0]	.	.	.	.	.	40	—	—	—	—	—	59,8
<i>Trifolium medium</i>													
ssp. <i>flexuosum</i>	[E1]	.	.	.	.	.	40	—	—	—	—	—	59,8
<i>Rosa canina</i> agg.	[E1]	.	.	.	.	.	40	—	—	—	—	—	59,8
<i>Polygala vulgaris</i>	[E1]	.	.	.	.	.	40	—	—	—	—	—	59,8
<i>Stellaria graminea</i>	[E1]	.	.	.	.	.	40	—	—	—	—	—	59,8
Ostatné hojne rozšírené druhy													
<i>Brachypodium pinnatum</i>	[E1]	33	20	.	25	.	.	29,4	8,8	—	13,5	—	—
<i>Fragaria vesca</i>	[E1]	33	20	60	25	.	40	3,6	—	29,3	—	—	9,8
<i>Hieracium murorum</i>	[E1]	17	20	20	.	40	40	—	—	—	—	17,6	17,6
<i>Ajuga reptans</i>	[E1]	67	60	60	75	40	60	6,8	—	—	12,0	—	—
<i>Plagiomnium affine</i>	[E0]	100	80	100	75	40	100	22,4	—	20,0	—	—	20,0
<i>Hylocomium splendens</i>	[E0]	100	100	80	100	100	100	9,3	8,3	—	7,3	8,3	8,3

Tab 18 pokračovanie

Vegetačný typ		I	H	G	F	B	O2	I	H	G	F	B	O2
Počet zápisov		6	5	5	4	5	5	6	5	5	4	5	5
		stálosť' (%)						fidelita (koeficient Φ)					
Ostatné hojne rozšírené druhy													
<i>Pleurozium schreberi</i>	[E0]	67	100	100	100	100	100	—	12,0	12,0	10,5	12,0	12,0
<i>Avenella flexuosa</i>	[E1]	50	100	100	100	100	60	—	20,0	20,0	17,5	20,0	—
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	[E0]	33	40	80	100	.	100	—	—	21,1	34,3	—	39,1
<i>Pilosella officinarum</i>	[E1]	.	80	.	75	60	80	—	29,9	—	22,3	12,0	29,9
<i>Potentilla erecta</i>	[E1]	.	60	100	100	100	100	—	—	27,0	23,7	27,0	27,0
<i>Agrostis capillaris</i>	[E1]	17	60	100	100	100	100	—	—	24,7	21,6	24,7	24,7
<i>Luzula luzuloides</i>	[E1]	17	60	80	75	100	100	—	—	9,8	4,3	29,3	29,3
<i>Carex pilulifera</i>	[E1]	17	80	80	100	100	100	—	3,5	3,5	21,6	24,7	24,7
<i>Veronica officinalis</i>	[E1]	.	80	60	100	60	100	—	15,5	—	29,8	—	34,0
<i>Hypericum maculatum</i>	[E1]	.	80	100	100	100	100	—	3,5	24,7	21,6	24,7	24,7
<i>Carlina acaulis</i>	[E1]	.	.	60	50	100	80	—	—	12,0	2,6	47,8	29,9
<i>Avenula adsurgens</i>	[E1]	.	20	80	100	100	100	—	—	15,5	29,8	34,0	34,0
<i>Cruciata glabra</i>	[E1]	.	20	20	75	60	100	—	—	—	25,1	15,0	51,1
<i>Picea abies</i>	[E1]	.	20	40	25	40	40	—	—	13,5	—	13,5	13,5
<i>Pimpinella saxifraga</i>	[E1]	.	20	60	25	.	100	—	—	25,3	—	—	63,2
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	[E1]	.	.	20	.	.	40	—	—	14,9	—	—	44,7
<i>Fagus sylvatica</i>	[E1]	17	.	.	25	40	.	4,9	—	—	13,5	35,1	—
<i>Dicranum polysetum</i>	[E0]	.	40	.	50	40	60	—	9,8	—	17,1	9,8	29,3
<i>Potentilla aurea</i>	[E1]	.	.	.	75	80	100	—	—	—	28,0	36,5	54,8
<i>Nardus stricta</i>	[E1]	.	.	20	75	100	100	—	—	—	22,3	47,8	47,8
<i>Danthonia decumbens</i>	[E1]	.	.	40	50	80	100	—	—	—	5,3	33,1	51,1
<i>Festuca rubra</i>	[E1]	.	.	.	50	100	100	—	—	—	8,0	54,8	54,8
<i>Achillea millefolium</i>	[E1]	.	.	.	25	60	100	—	—	—	—	29,3	68,3
<i>Antennaria dioica</i>	[E1]	.	.	.	.	60	60	—	—	—	—	44,7	44,7
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	[E1]	.	.	.	.	60	80	—	—	—	—	38,8	59,9
<i>Rumex acetosa</i>	[E1]	.	.	.	.	40	80	—	—	—	—	22,4	67,1
<i>Viola canina</i>	[E1]	.	.	.	.	60	100	—	—	—	—	33,7	74,2
<i>Luzula campestris agg.</i>	[E1]	.	.	.	.	40	100	—	—	—	—	17,6	81,1
<i>Briza media</i>	[E1]	.	.	.	.	40	100	—	—	—	—	17,6	81,1
<i>Carex caryophyllea</i>	[E1]	.	.	.	.	20	40	—	—	—	—	14,9	44,7
<i>Leucanthemum vulgare agg.</i>	[E1]	.	.	.	.	20	40	—	—	—	—	14,9	44,7

Typy s dominanciou kompetične silných klonálnych tráv *Brachypodium pinnatum* a *Avenula adsurgens*, ktoré sú druhovo pomerne chudobné, majú špecifické postavenie mimo oboch variánt sukcesnej série (obr. 16).

V priebehu sukcesie rýchlo klesá pokryvnosť druhov bylín a tráv (E_1) a postupne klesá aj počet týchto druhov. Naopak, pokryvnosť machorastov (E_0) stúpa až po štádium zapojenia korunovej vrstvy. Najvyššia pokryvnosť machorastov bola pozorovaná vo vegetačných typoch *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans* a *Vaccinium myrtillus*, čiastočne aj v type *Platanthera bifolia* – *Avenella flexuosa*. Celková pokryvnosť a druhová bohatosť vykazujú klesajúci trend (obr. 19, 20). Výrazný pokles pokryvnosti tráv a bylín je spojený s nárastom abundancie semenáčikov drevín. Najvyšší počet druhov aj jedincov drevín bol pozorovaný vo vegetačných typoch *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans*, *Platanthera bifolia* – *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* a *Hylocomium splendens*, kde pokryvnosť vrstvy E_1 klesla až na 35–50 % a pokryvnosť E_0 bola

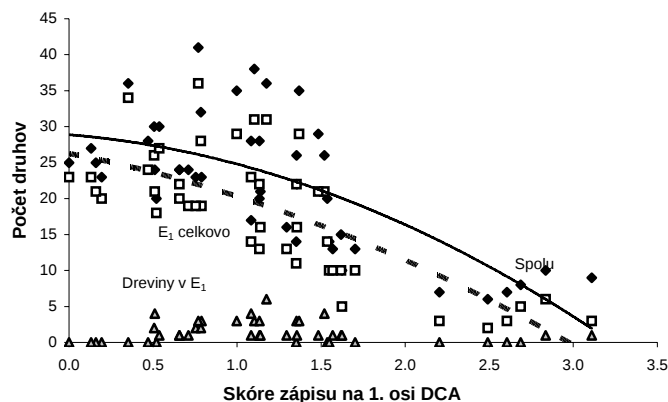
približne 80 % (obr. 19, 20). Možno to vysvetliť nízkou konkurenčnou schopnosťou semenáčikov drevín v porovnaní s bylinnými druhmi a nárokmi na dostatočnú vlhkosť pôdy a vzduchu.

5.2.3 Vzťah vegetačných typov k prostrediu

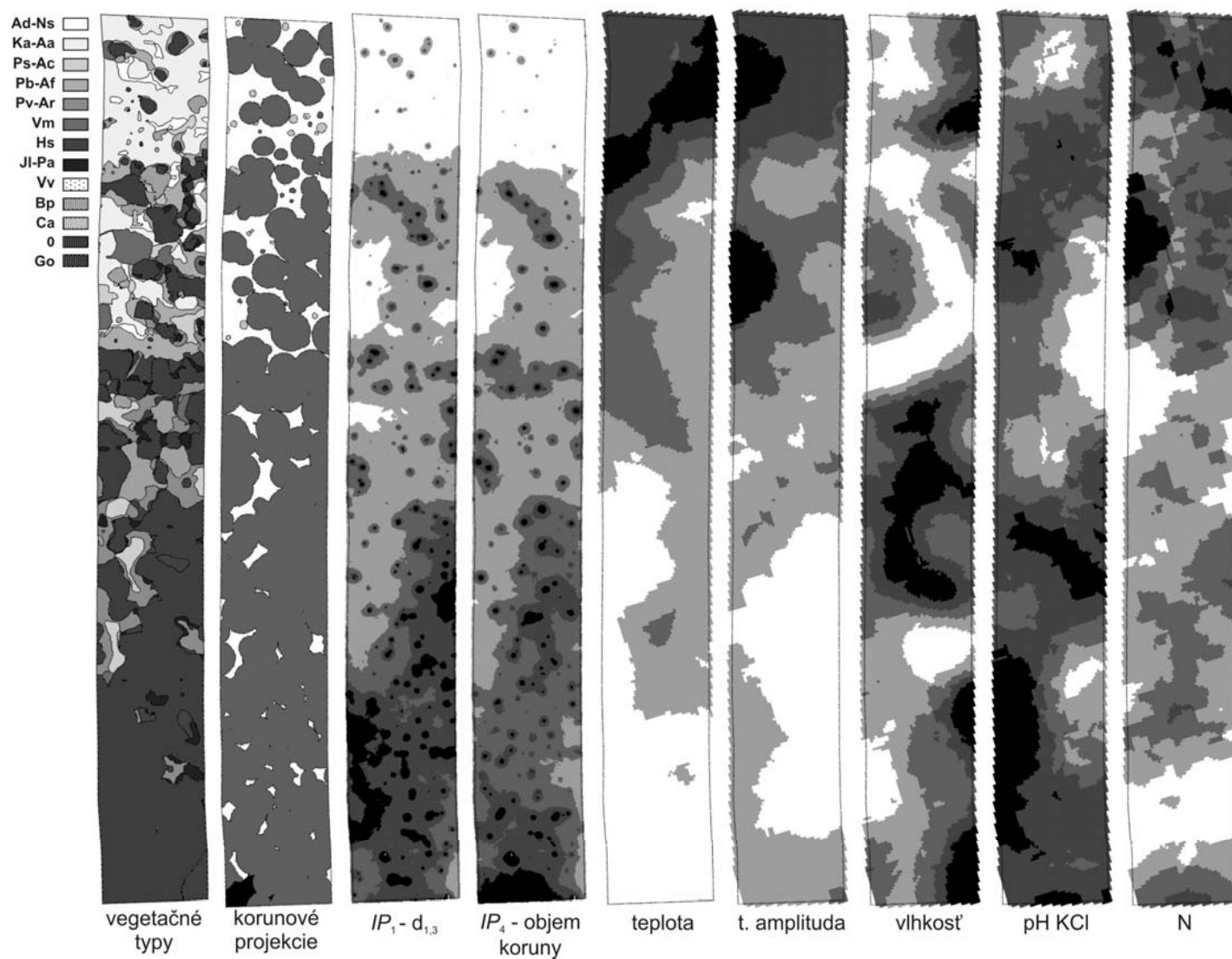
Priestorové rozdelenie sledovaných premenných (vegetačné typy, korunové projekcie, vypočítané indexy vplyvu stromov, krigingové odhady mikroklimatických a pôdných charakteristík) je prezentované na obr. 21. Väčšina typov tvorí male plôšky rôznych tvarov (najčastejšie sú lineárne, kruhové a prstencové tvary), s výnimkou otvorených porastov *Avenula adsurgens* v spodnej časti transektu a holých plôch s opadom ihličia v hornej časti pokrytej zapojeným porastom.

Časový gradient je spojený s postupnou expanziou smreka z pásu vysadeného pozdĺž bývalého lesného okraja. Predpokladali sme, že vegetačné typy reprezentujúce neskoršie sukcesné štádiá zaznamenané v blízkosti bývalej hranice porastu. Túto hypotézu sme skúšali overiť posúdením vzdialenosti medzi celkovým centroidom konkrétneho vegetačného typu (priemer pozícií centroidov všetkých polygónov patriacich k danému typu) a líniou bývalého okraja (tab. 19). V blízkosti okraja sú okrem veľkých polygónov holých plôch (typ 0) umiestnené plochy vegetačných typov s dominanciou machorastov (*Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans*, *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg., *Hylocomium splendens*). Centroidy typov s dominanciou tráv sú naopak posunuté viac než 100 m od okraja. Rovnako oligotrofné vegetačné typy (*Vaccinium myrtillus*, *Platanthera bifolia* – *Avenella flexuosa*, *Antennaria dioica* – *Nardus stricta*) sú koncentrované v spodnej časti transektu. Začiatok gradientu v miestach s otvoreným zápojom obsadzujú predovšetkým porasty *Avenula adsurgens* (typ *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*), ktorý je najrozšírenejším typom v tejto časti a tvorí niekoľko plošne rozsiahlych polygónov. Druhovo chudobné typy s dominanciou machorastov (*Hylocomium splendens*, *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg.) rastúce pod zápojom naopak tvoria početné malé polygóny. Vo všeobecnosti je transekt obsadený veľkým počtom polygónov s malou priemernou plochou, čo vyplýva z maloplošného mozaikovitého charakteru vegetácie.

Zmyslom použitia indexov susedstva bolo identifikovať zákonitosti priestorových asociácií medzi vegetačnými typmi. Prechody medzi susednými typmi boli v skutočnosti postupné, bez ostrých hraníc. Mapované hraničné čiary je teda potrebné interpretovať ako stredové línie prechodných zón medzi typmi. Niektoré vegetačné typy, napr. *Antennaria dioica* – *Nardus stricta*, susedia prevažne s jedným alebo dvoma ďalšími typmi, naopak typy ako *Calamagrostis arundinacea*, *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans* či 0 (holá plocha) majú hranice rovnomernejšie rozdelené medzi väčším počtom susedných typov (tab. 20). Najtesnejšie vzťahy bolo možné pozorovať medzi *Antennaria dioica* – *Nardus stricta*/*Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*, *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg./0, *Calamagrostis arundinacea*/*Trifolium medium* – *Brachypodium pinnatum*, *Hylocomium splendens*/0, *Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris*/*Prunella*



Obr. 20 Vzťahy medzi skóre zápisov na 1. osi DCA a počtom druhov machorastov a cievnatých rastlín (vrátane mladých jedincov drevín) (γ a plná vyrovnávajúca krivka – celkový počet druhov, 9 a prerušovaná vyrovnávajúca krivka – počet druhov E_1 , $\square$ – počet druhov drevín v E_1).



Obr. 21 Porovnanie mapových vrstiev použitých pre analýzy s podporou GIS. V mape korunových projekcií: svetlošedá – borievka, tmavošedá – smrek, čierna – buk. V ostatných mapách tmavší odtieň označuje narastajúcu hodnotu príslušnej premennej (vid' obr. 6 a 7).

Tab. 19 Základné charakteristiky polygónov vegetačných typov a ich pozície voči bývalému lesnému okraju.

Typ	Priemerná vzdialenosť centroidov od okraja [m]	Počet polygónov	Celková plocha [m ²]	Priemerná plocha polygónu [m ²]
0	56,7	42	1634,3	38,9
<i>Pv-Ar</i>	73,0	29	248,3	8,6
<i>Jl-Pa</i>	76,4	55	92,9	1,7
<i>Hs</i>	87,8	47	133,8	2,8
<i>Ps-Ac</i>	90,6	16	130,0	8,1
<i>Bp</i>	103,8	14	154,1	11,0
<i>Vm</i>	118,5	7	79,9	11,4
<i>Pb-Af</i>	123,5	33	212,0	6,4
<i>Ca</i>	133,6	15	10,1	0,7
<i>Ad-Ns</i>	140,4	17	70,9	4,2
<i>Ka-Aa</i>	145,1	13	523,4	40,3
Celkovo/priemer		288	3289,7 / 299,1	11,4

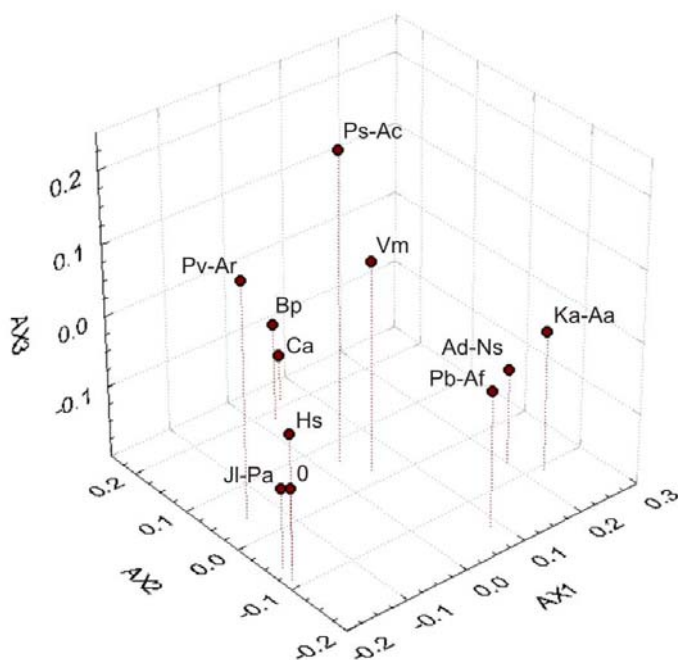
Tab. 20 Matica indexov susedstva (podiel dĺžky hraníc vegetačného typu zdieľaný s konkrétnym iným vegetačným typom).

Vegetačný typ*	0	<i>Pv-Ar</i>	<i>Jl-Pa</i>	<i>Hs</i>	<i>Ps-Ac</i>	<i>Bp</i>	<i>Vm</i>	<i>Pb-Af</i>	<i>Ca</i>	<i>Ad-Ns</i>	<i>Ka-Aa</i>	Celková dĺžka [m]
0	.	19,1	25,8	22,7	1,4	6,7	2,5	16,7	0,5	0,2	4,2	718
<i>Pv-Ar</i>	29,5	.	12,0	23,7	17,3	8,5	1,9	5,4	0,0	0,3	1,4	458
<i>Jl-Pa</i>	55,2	16,6	.	18,0	0,4	2,2	1,6	5,4	0,0	0,4	0,2	330
<i>Hs</i>	38,1	25,8	14,1	.	1,8	2,6	1,2	14,1	0,2	1,8	0,3	422
<i>Ps-Ac</i>	5,0	39,4	0,6	3,7	.	6,2	5,0	17,0	0,0	2,0	21,0	202
<i>Bp</i>	24,9	20,5	3,8	5,8	6,6	.	0,5	3,8	10,2	5,2	18,7	190
<i>Vm</i>	19,7	9,5	5,6	5,7	11,1	1,1	.	11,4	0,0	1,6	34,2	91
<i>Pb-Af</i>	24,9	5,2	3,7	12,5	7,2	1,5	2,2	.	1,4	7,4	33,9	478
<i>Ca</i>	8,7	0	0	2,4	0	44,5	0	15,5	.	12,0	16,9	43
<i>Ad-Ns</i>	0,8	0,7	0,8	4,2	2,3	5,4	0,8	19,0	2,8	.	63,2	184
<i>Ka-Aa</i>	6,9	1,5	0,2	0,3	9,8	8,2	7,2	37,3	1,7	26,9	.	442

*Vegetačné typy sú zoradené podľa vzdialenosti od bývalého lesného okraja (viď tab. 19)

vulgaris – *Ajuga reptans* a *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*/*Platanthera bifolia* – *Avenella flexuosa*. Celkovo sa ukázali tesné priestorové vzťahy v rámci skupiny zatienených typov rastúcich v blízkosti bývalého okraja (*Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans*, *Hylocomium splendens* a *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg.), ako aj v rámci skupiny typov, nachádzajúcej sa zväčša na opačnej strane gradientu svetla (*Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*, *Antennaria dioica* – *Nardus stricta*, *Calamagrostis arundinacea*).

Analýza základných koordinát založená na matici indexov susedstva ukázala, že priestorové usporiadanie vegetačných typov zodpovedá ich ekologickým charakteristikám. Sukcesný gradient, začínajúci od druhovo bohatých typov s dominanciou tráv v spodnej časti transektu smerom k chudobným typom s dominanciou machorastov resp. k holej ploche pokrytej opadom



Obr. 22 Trojrozmerný bodový diagram PCoA založený na matici indexov susedstva medzi vegetačnými typmi.

v zatienenej hornej časti sa na trojrozmernom diagrame PCoA dá jednoznačne rozpoznať (obr. 22).

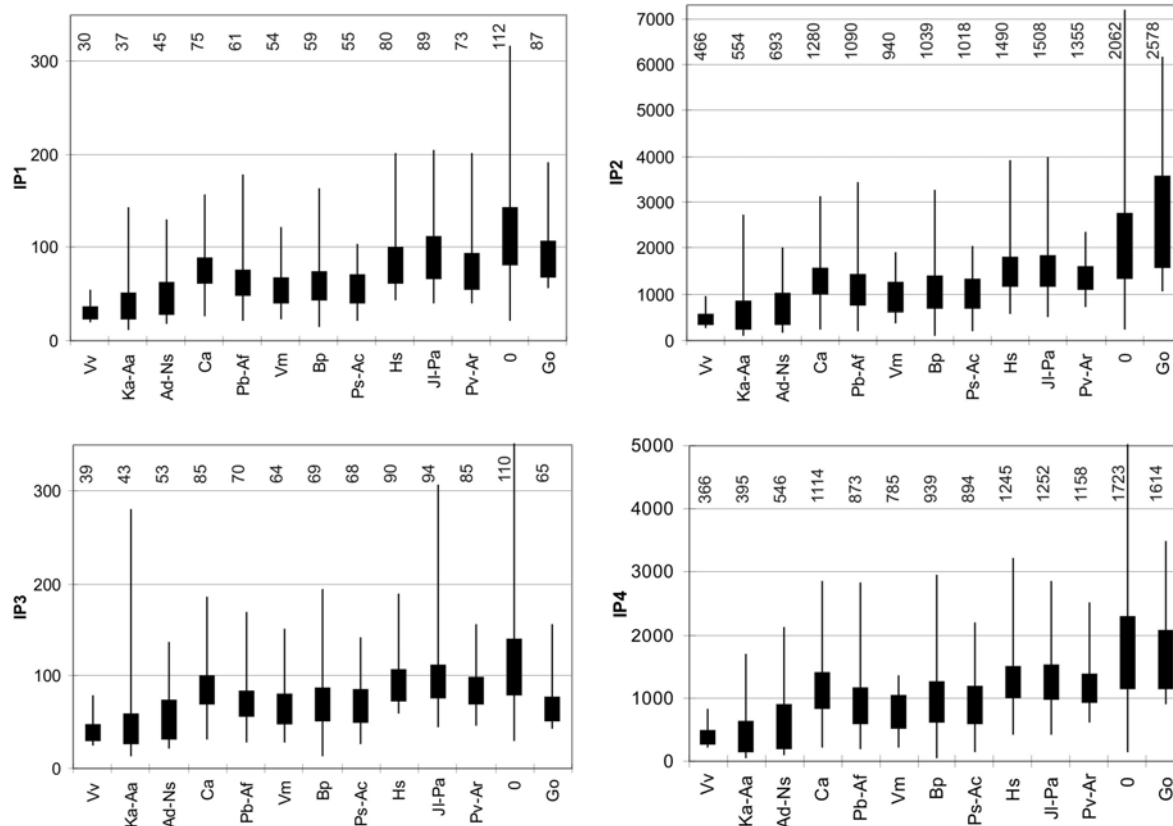
Vzťahy medzi korunovou vrstvou drevín, prízemnou vegetáciou a charakteristikami prostredia boli následne analyzované prekryvom jednotlivých vrstiev v rámci GIS. Zmyslom analýzy bolo posúdiť, nakoľko sa konkrétne vegetačné typy vyskytujú pod zápojom drevín (tab. 21). Prakticky 99 % korunovej vrstvy tvorí smrek, takže je jedinou drevinou, ktorá výrazne ovplyvňuje prízemnú vegetáciu. Vegetačné typy v tab. 21 sú zoradené podľa podielu ich plochy pokrytej korunovou vrstvou. Je zrejmé, že dokonca aj typy prevažujúce v otvorenej spodnej časti transektu sú z viac než jednej tretiny prekryté korunami. Je však potrebné pripomenúť, že koruna

smreka má špecifický charakter s hviezdicovito rozloženými vetvami v praslnoch. Korunová projekcia konštruovaná na základe štyroch korunových polomerov nemusí teda nutne znamenať 100 % pokryvnosť.

V porastoch so zložitou horizontálnou a vertikálnou štruktúrou však vertikálne tienenie bylinnej vrstvy len čiastočne vysvetľuje jej premenlivosť. To bol dôvod použitia indexov vplyvu

Tab. 21 Prekryv vegetačných typov korunami stromov.

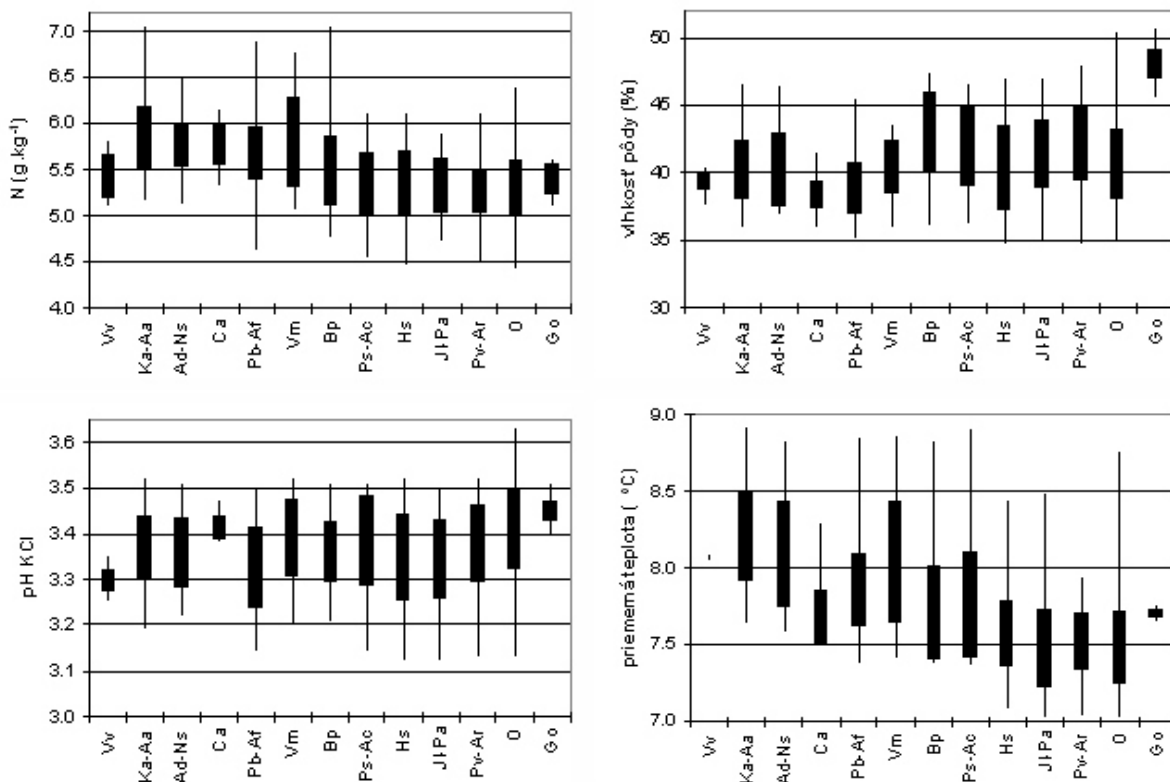
Vegetačný typ	Plocha korunových projekcií				Celková plocha vegetačného typu [m ²]	Podiel plochy pod korunami [%]
	Smrek [m ²]	Borievka [m ²]	Buk [m ²]	Spolu [m ²]		
<i>Ad-Ns</i>	26,8	0,7	.	27,5	70,9	38,8
<i>Ca</i>	4,1	0,1	.	4,2	10,1	41,3
<i>Ka-Aa</i>	244,4	10,6	.	255,1	523,4	48,7
<i>Ps-Ac</i>	69,7	1,3	.	71,0	130,0	54,6
<i>Bp</i>	89,0	1,4	.	90,3	154,1	58,6
<i>Vm</i>	47,2	0,7	.	48,0	79,9	60,0
<i>Vv</i>	9,4	1,2	.	10,6	16,3	65,4
<i>Pb-Af</i>	167,8	4,0	.	171,8	212,0	81,0
<i>Pv-Ar</i>	213,1	0,1	.	213,1	248,3	85,8
<i>JI-Pa</i>	86,7	.	.	86,7	92,9	93,3
<i>Hs</i>	125,4	.	.	125,4	133,8	93,7
<i>Go</i>	27,6	.	.	27,6	29,4	94,0
0	1578,8	1,2	22,3	1602,3	1634,3	98,0
Spolu	2690,0	21,3	22,3	2733,6	3335,4	82,0



Obr. 23 Zoradenie vegetačných typov podľa indexov vplyvu stromov. Tenká čiara znázorňuje variačné rozpätie, obdĺžnik priemer $\pm$ smerodajnú odchýlku, priemery sú uvedené v hornej časti grafov. Typy sú zoradené podľa priemernej vzdialenosti od bývalého okraja. IP1, IP2, IP3 a IP4 zodpovedajú indexom IP_d , IP_{BA} , IP_{CP} a IP_{CV} .

drevín. Priemerné hodnoty štyroch použitých indexov viedli k podobným poradiam typov (obr. 23), s výnimkou typu *Galium odoratum* u indexu IP_{CP} . Pravdepodobnou príčinou tejto odchýlky je skutočnosť, že tento typ sa vyskytuje pod jednotlivo rozmiestnenými vysokými a hrubými jedincami smreka s pomerne malými korunami (kedysi zapojený, dnes rozpadajúci sa vysadený pás smreka pozdĺž bývalého okraja). Podobne index IP_{CV} zaradil typ *Platanthera bifolia* – *Avenella flexuosa* inak než ostatné indexy, keďže tento typ sa najčastejšie vyskytuje v spodnej časti transektu s otvoreným zápojom, a teda relatívne izolovanými nízkymi ale hrubými smrekmi (čo zodpovedá aj predikcii založenej na priemernej vzdialenosti od bývalého okraja). Priemerné hodnoty indexu IP_{BA} pre jednotlivé typy najlepšie zodpovedajú gradientu pozorovanému v teréne.

Smerodajné odchýlky a variačné rozpätia indexov vplyvu stromov však značne kolíšu medzi typmi (obr. 23). Značná premenlivosť bola zaznamenaná najmä u typov s jednou výraznou dominantou (vysoké trávy: *Avenula adsurgens* – typ Ka-Aa, *Brachypodium pinnatum* – typ Bp). Logicky najširšia amplitúda bola pozorovaná u holej pôdy s opadom (typ 0), ktorý sa vyskytuje v bezprostrednej blízkosti takmer všetkých kmeňov (kde sú extrémne vysoké hodnoty indexov). Najužšia amplitúda bola pozorovaná u typov *Vaccinium myrtillus* a *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans* (typ *Vaccinium vitis-idaea* je zastúpený len jedným polygónom, preto nebol hodnotený).



Obr. 24 Pôdne charakteristiky vegetačných typov. Zoradenie vegetačných typov a význam symbolov ako v obr. 23.

Viaceré pôdne vlastnosti a mikroklimatické faktory vykazovali v rámci transektu veľkú premenlivosť, ktorá je čiastočne viazaná na vývoj drevinovej vrstvy (teploty, pôdna vlhkosť) a čiastočne je spôsobená premenlivosťou vlastností materskej horniny, svahovín a inými faktormi, ktoré sú nezávislé na sukcesii (chemické vlastnosti pôdy). Vzťah vegetačných typov k týmto charakteristikám prostredia bol hodnotený na základe prekryvu vrstvy vegetačných typov s vrstvami krigingových odhadov environmentálnych premenných (obr. 24, 25).

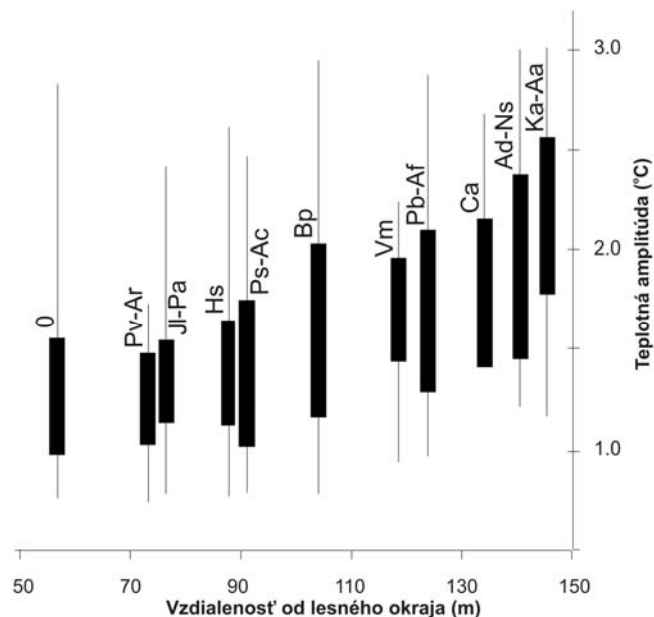
Vzťah medzi vegetačnými typmi a pôdnou reakciou je nejasný. Variácie rozptätie meraných hodnôt pH bolo pomerne úzke, pohybovali sa od 3,1 do 3,6. Najvyššie priemerné hodnoty krigingových odhadov boli zaznamenané na holej ploche (typ 0), naopak najnižšie hodnoty sme pozorovali v typoch s dominanciou machorastov, ktoré sa takisto vyskytujú pod zápojom smreka, ale spravidla boli zatienené po kratšiu dobu než plošky s holým opadom. Vo všeobecnosti boli rozdiely v hodnotách pH medzi typmi nekonzistentné s gradientom vegetačných zmien.

Mikroklimatický režim sa zdá byť pre vývoj prízemnej vrstvy vegetácie významnejší než chemické vlastnosti pôdy. Pôdna vlhkosť kolísala medzi 35 a 50 %. Pozorovali sme u nej priestorový trend: pomerne nízku vlhkosť v otvorenej spodnej časti transektu, naopak vysokú v strednej časti v výskytom typov s dominanciou machorastov. V najhustejších partiách transektu s hustým porastom smreka pôdna vlhkosť opäť klesala. Priestorové rozdelenie teplôt bolo mierne odlišné, gradienty priemernej dennej teploty aj teplotnej amplitúdy najtesnejšie korelujú so sukcesným gradientom vegetačných typov (obr. 25). Otvorená časť transektu (zastúpená predo-

všetkým typmi *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens* a *Antennaria dioica* – *Nardus stricta*) má vyššie teploty s rozsiahlejšími amplitúdami, naopak zatienené vegetačné typy v hustom smrekovom poraste v blízkosti bývalého lesného okraja rastú v chladnejších podmienkach pri menšom kolísaní denných teplôt.

5.2.4 Zmeny v zastúpení druhov pozdĺž gradientu kolonizácie smrekom

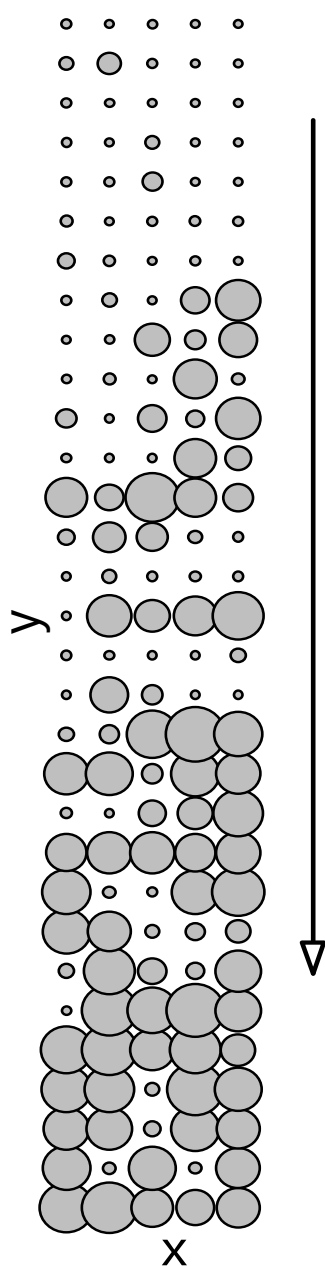
Podľa výsledkov PCA vysvetľuje prvá ordinačná os 45,5 % variability druhových dát (vlastná hodnota 0,455) a silne pozitívne koreluje s pokryvnosťou ihličia a indexom vplyvu stromov založeným na objeme korún (IP_{CV}). Druhá os vysvetľuje 9,6 % variability druhových dát a koreluje predovšetkým s pokryvnosťou stariny a priemernou hrúbkou vrstvy opadu (DBL_{av}). Vlastné hodnoty tretej a štvrtej osi boli 0,090 a



Obr. 25 Priemerné denné teploty povrchu pôdy u vegetačných typov. Poradie vegetačných typov a význam symbolov ako v obr. 23.

Tab. 22 Analýza základných komponentov, *post hoc* korelácie osí s environmentálnymi premennými a vlastné hodnoty.

Premenná	Os I	Os II
ihličie	-0,94	-0,09
IP_{CV}	-0,71	0,18
DBL_{sd}	-0,26	-0,19
DBL_{av}	-0,05	-0,27
C	-0,03	0,07
respirácia	0,03	-0,10
pH	0,07	0,13
K	0,12	-0,17
SIR	0,14	0,04
P	0,19	0,00
vlhkosť	0,22	0,22
N	0,27	-0,17
kataláza	0,27	-0,04
starina	0,46	-0,33
CO	0,67	-0,24
Vlastná hodnota	0,455	0,096
Podiel variance druhových dát (%)	45,5	55,1
Podiel variance vzťahu druhy – prostredie (%)	78,6	85,9



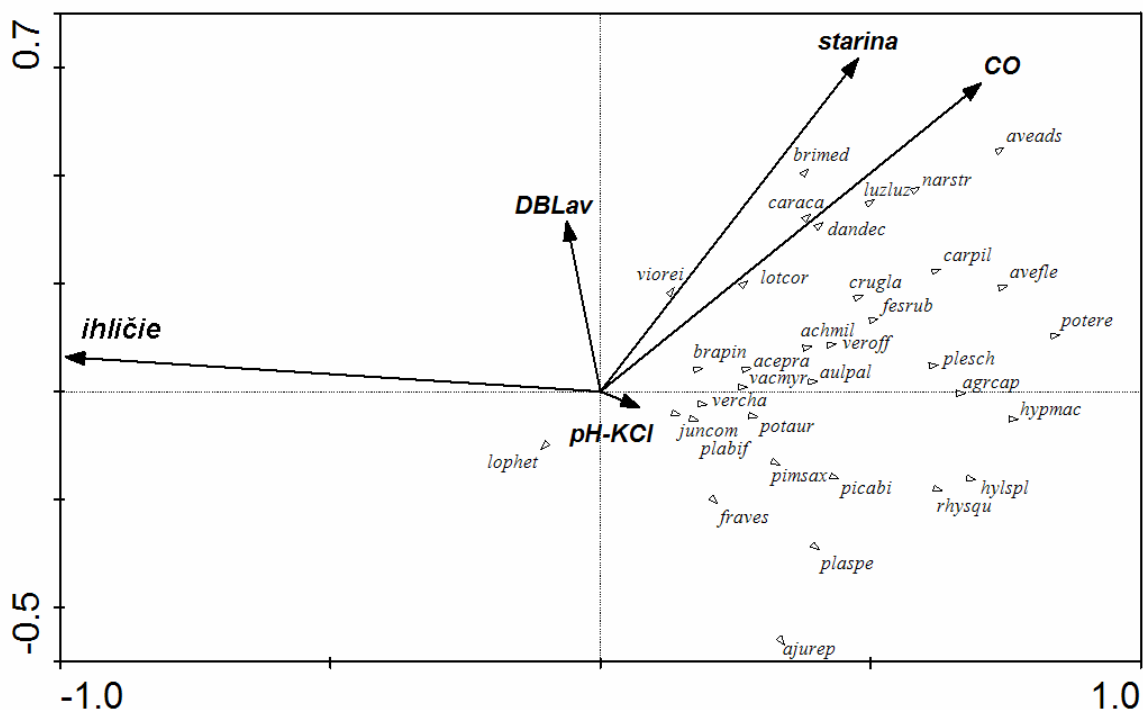
Obr. 26 Priestorová variabilita v zložení prízemnej vegetácie na tranzekte. Pozícia plôšok na prvej osi PCA je znázornená veľkosťou kruhových symbolov. Poloha plôšok na obrázku zodpovedá ich polohe na tranzekte. Smer postupu šírenia smreka je znázornený šípkou.

0,050 (tab. 22). Hlavný gradient prostredia identifikovaný PCA zodpovedal postupu kolonizácie plochy smrekom, ktorá sa prejavuje v akumulácii ihličia na povrchu pôdy a v poklese dostupnosti svetla pod zápojom. Prvá hlavná os predstavuje gradient expanzie smreka, čo je zrejmé aj z obr. 26. Pozícia zápisu na prvej ordinačnej osi je na obr. 26 znázornená veľkosťou symbolu a jednotlivé zápisy sú zobrazené podľa ich rozmiestnenia v rámci bodovej siete. Veľkosť symbolov zreteľne narastá v smere postupu kolonizácie smreka od výsadby smreka na bývalom lesnom okraji smerom k otvorenej ploche, pričom priestorové usporiadanie odráža aj mozaikovitý charakter vegetácie v stredných sukcesných štádiách.

Výsledky RDA boli veľmi podobné PCA. Prvá os RDA vysvetľuje 41 % celkovej variance druhových dát a 84 % vzťahu druhu – prostredie. Druhá os predstavuje 5 % variance a 11 % vzťahu druhu – prostredie. Podiel variance vysvetľovanej 3. a 4. osou už bol veľmi nízky (vlastné hodnoty 0,02 a 0,01). Významnosť všetkých kanonických osí bola testovaná (stopa: 0,489; $P=0,0036$) po zahrnutí piatich charakteristík prostredia, ktoré vyšli významné pri postupnom výbere (tab. 23).

Podľa výsledkov postupného výberu v rámci RDA bola prízemná vegetácia ovplyvnená najmä premennou *ihličie*, variancia vysvetľovaná touto premennou bola 40,1 % celkovej inercie (tab. 23). Významný vplyv sa ukázal aj pri ďalších 4 premenných: *CO* (4,3 %), *starina* (2,8 %), *DBL_{av}* (1,0 %) a *pH* (0,7 %). Vplyv *DBL_{av}* a *pH* bol ovšem veľmi malý a tieto premenné nevykazovali významný marginálny efekt (tab. 23). Len tri premenné vykázali významný čistý efekt: *ihličie* (15,4 %), *CO* (2,5 %) a *starina* (2,4 %). Možno teda predpokladať, že tieto tri premenné mali najvýznamnejší vplyv na vývoj prízemnej vegetácie počas kolonizácie smrekom.

Obr. 27 zobrazuje premenlivosť vegetácie vo vzťahu k 5 charakteristikám prostredia, ktoré boli vybrané postupným výberom. Jediným z viac zastúpených druhov, ktorý vykazuje pozitívnu koreláciu s premennou *ihličie* je *Lophocolea*

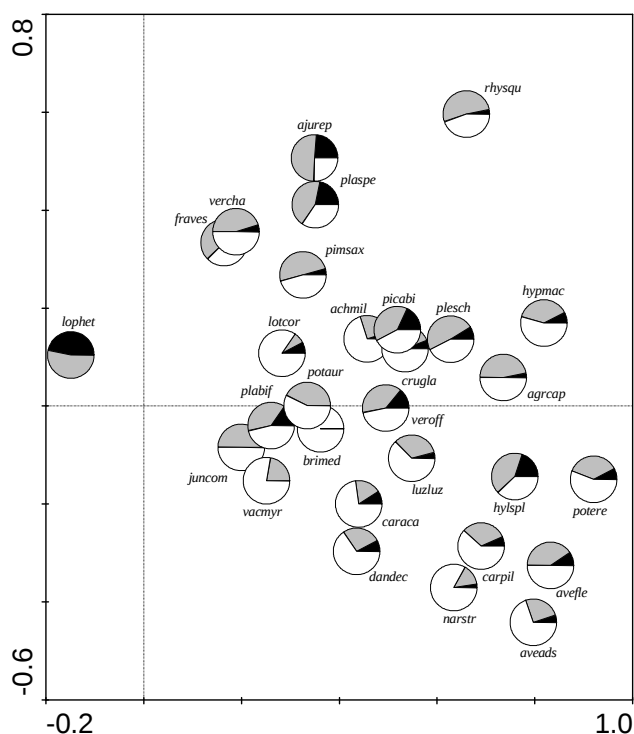


Obr. 27 Redundančná analýza, pozícia druhov a premenných prostredia, ktoré prešli postupným výberom ako signifikantné. Ordinačný diagram vysvetľuje celkom 46 % celkovej variability druhových dát (vlastné hodnoty prvej a druhej osi boli 0,41 and 0,05). Znázornená je poloha vybraných druhov s frekvenciou nad 5 % plôšok.

Machorasty: aulpal – *Aulacomnium palustre*, hylspl – *Hylocomium splendens*, lophet – *Lophocolea heterophylla*, plaspe – *Plagiomnium* sp. (vrátane *P. affine* a *P. cuspidatum*), plesch – *Pleurozium schreberi*, rhysqu – *Rhytidiadelphus squarrosus*.

Cievnaté rastliny: acepra – *Acetosa pratensis*, achmil – *Achillea millefolium*, agrcap – *Agrostis capillaris*, ajurep – *Ajuga reptans*, aveads – *Avenula adsurgens* (Schur ex Simonkai) Sauer et Chmelitschek subsp. *adsurgens*, avefle – *Avenella flexuosa*, brapin – *Brachypodium pinnatum*, brimed – *Briza media*, caraca – *Carlina acaulis*, carpil – *Carex pilulifera*, crugla – *Cruciata glabra*, dandec – *Danthonia decumbens*, fesrub – *Festuca rubra*, fraves – *Fragaria vesca*, hypmac – *Hypericum maculatum*, juncom – *Juniperus communis*, lotcor – *Lotus corniculatus*, luzluz – *Luzula luzuloides*, narstr – *Nardus stricta*, picabi – *Picea abies*, pimsax – *Pimpinella saxifraga*, plabif – *Platanthera bifolia*, potaur – *Potentilla aurea*, potere – *Potentilla erecta*, vacmyr – *Vaccinium myrtillus*, vercha – *Veronica chamaedrys*, veroff – *Veronica officinalis*.

heterophylla, naopak *Hypericum maculatum*, *Agrostis capillaris*, *Hylocomium splendens* a *Rhytidiadelphus squarrosus* korelujú s touto premennou negatívne. Podobný vzťah možno identifikovať na obr. 30. *Briza media* je najcitlivejšia vo vzťahu k akumulácii stariny a opadu. Vyskytuje sa len v zápisoch, kde pokryvnosť ihličia je do 3 %. Ďalšími druhmi, ktoré sa vyskytujú výlučne v zápisoch s najnižšími hodnotami pokryvnosti ihličia sú *Lotus corniculatus* a *Nardus stricta*. Je zrejmé, že aj výskyt *Picea abies* v prízemnej vrstve (semenáčky a mladé jedince) je obmedzený hromadením ihličia. Z cievnatých rastlín sa *Ajuga reptans*, *Juniperus communis* a *Fragaria vesca* zdajú byť najodolnejšie voči akumulácii ihličia, podobne ako *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis* a *Platanthera bifolia*. Machorasty sú evidentne najlepšie adaptované na tento faktor, poradie ich odolnosti voči akumulácii ihličia je *Aulacomnium*



Obr. 28 Analýza hlavných komponentov (PCA), kruhové diagramy pre jednotlivé druhy znázorňujú výskyt druhov pri troch úrovniach otvorenosti zápoja (faktor CO): biely výsek – 0-9,2, sivý výsek – 9,3-13,2, čierny výsek – 13,3-42,4. Prvá os vysvetľuje 46 % a druhá 10 % variability druhových dát. Znázornené sú vybrané druhy s frekvenciou nad 5 % plôšok a ich skratky sú vysvetlené pri obr. 27.

palustre, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium* sp. div. a *Lophocoela heterophylla*.

Vzťah druhov k svetelným podmienkam sa odráža v ich korelácii s premennou CO (obr. 27). *Lotus corniculatus*, *Carlina acaulis*, *Danthonia decumbens*, *Briza media*, *Luzula luzuloides*, *Nardus stricta* a *Avenula adsurgens* vykazujú natesnejší pozitívny vzťah s CO. Všetky tieto druhy sú rozšírené v najskorších sukcesných štádiách s otvoreným zápojom, kde posledné dva druhy dosahujú najvyššiu pokryvnosť. Tieto dva druhy sú zároveň veľmi citlivé na pokles prístupu svetla a ich abundancia po obsadení plochy smrekom rýchlo klesá (obr. 28). Naopak, *Ajuga reptans* a *Fragaria vesca* sú spomedzi cievnatých rastlín na transekte najmenej ovplyvnené svetelnými podmienkami (obr. 27 a 29). Pri machorastoch klesá citlivosť na nedostatok svetla v poradí *Aulacomium palustre*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium* sp. div. a *Lophocoela heterophylla* zhodnom s poradím voči akumulácii ihličia.

Kumulatívny efekt šírenia drevín na cievnaté rastliny a machorasty v prízemnej vrstve vegetácie bol hodnotený na základe ich odozvy na nárast indexu vplyvu stromov (IP_{CV} ; obr. 27, 28). Tento index okrem tienenia odráža aj ďalšie vplyvy stromov (opad ihlíc, vek stromov a tým aj dobu trvania vplyvu na plochu). Skupinu druhov rýchlo ustupujúcich pri vysokom IP_{CV} tvorili *Nardus stricta*, *Avenula adsurgens* (obr. 27), *Briza media*, *Carex pilulifera*, *Carlina acaulis*, *Cruciata glabra* a *Acetosa pratensis*. Niektoré druhy ustupovali len pomaly, napr. *Avenella flexuosa*, *Festuca rubra* agg., *Hypericum maculatum*, *Luzula luzuloides*, *Potentilla erecta* a *Veronica chamaedrys*. Najvyššiu abundanciu pri stredných hodnotách IP_{CV} vykazovali *Ajuga reptans*, *Fragaria vesca* a *Hieracium murorum*. Pri *Brachypodium pinnatum* a do určitej miery aj pri *Veronica officinalis* expanzia drevín nezohráva väčšiu úlohu, ich abundancia dosahovala najvyššie hodnoty pri rôznych hodnotách IP_{CV} . Maximálnu abundanciu pri vysokých hodnotách IP_{CV} mala *Viola reichenbachiana*, ktorá je schopná najviac tolerovať prítomnosť stromov v susedstve. Pri machorastoch bolo poradie od „citlivých“ k „odolným“ druhom nasledovné: *Aulacomium palustre*, *Rhytidiadelphus squarrosus* >> *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* >> *Plagiomnium* sp. div. a *Lophocoela heterophylla*.

6 Diskusia

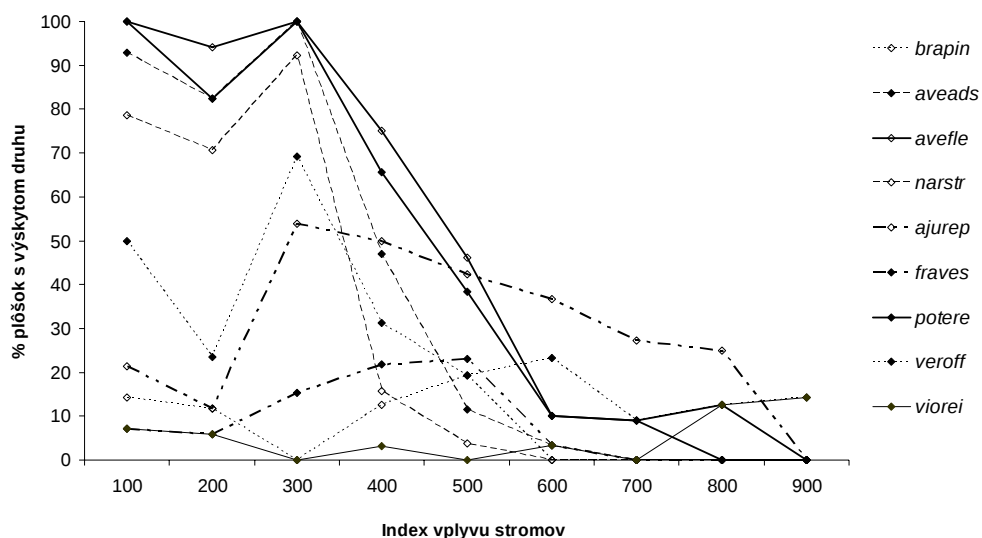
6.1 Demografické a genetické aspekty expanzie smreka

Rozptyl semien ovplyvňuje ako dynamiku prirodzeného lesa (Ribbens *et al.* 1994, Clark *et al.* 1999, LePage *et al.* 2000, Asselin *et al.*, 2001), tak aj obnovu lesa na rúbaniskách (Greene a Johnson 1996, LePage *et al.* 2000), a expanziu drevín na voľné plochy (Prévosto *et al.* 2003, Camarero *et al.* 2005, Dovčiak *et al.* 2003, 2005).

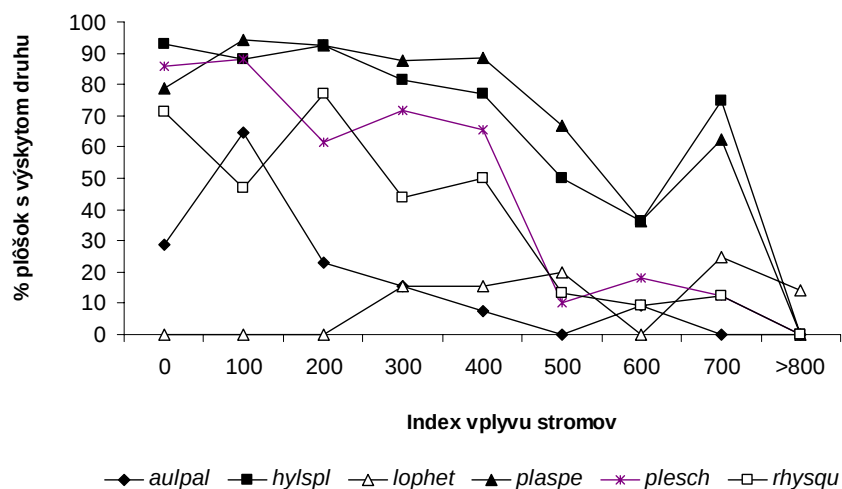
Hodnoty stredných rozptylových vzdialeností podľa modelovej predikcie boli v našom prípade o niečo kratšie v porovnaní s hodnotami uvádzanými pre ihličnaté dreviny s veľkosťou a morfológiou semien porovnateľnou so smrekom obyčajným. Napríklad pri *Picea glauca* a *Picea sitchensis* bola stredná rozptylová vzdialenosť odhadovaná na 24 m, pri *Abies lasiocarpa* na 14,5 m (LePage *et al.* 2000), a pre *Pinus strobus* približne na 16 m (Ribbens *et al.* 1994). V našom modeli ani pre najvyššie plodiace stromy stredná vzdialenosť rozptylu nepresiahla 17,4 m. Pomerne krátke rozptylové vzdialenosti v našom prípade pravdepodobne odrážajú počasie v dobe vypadávania semien. Väčšina šišiek sa otvorila v marci 2004 v priebehu trojtýždňového obdobia so slnečným a pokojným anticyklonálnym počasím. Absencia silnejšieho vetra spôsobila, že väčšina semien dopadla do blízkosti korún materských stromov. Krátke rozptylové vzdialenosti tiež vysvetľujú, prečo rozptylový model nevykazoval očakávanú systematickú výchylku pozdĺž gradientu kolonizácie. Keďže veľkosť a hustota stromov s narastajúcou vzdialenosťou od bývalého okraja klesajú, možno očakávať paralelný nárast rýchlosti vetra a pokles pravdepodobnosti, že padajúce semeno narazí na korunu iného stromu, čo by malo viesť k nárastu rozptylovej vzdialenosti (c.f. Greene *et al.* 2004). Očakávali sme preto, že model bude nadhodnocovať rozptylovú vzdialenosť v hornej hustej časti transektu a podhodnocovať v spodnej otvorenej časti.

Tab. 23 RDA, výsledky postupného výberu (*forward selection*). Marginálny efekt – podiel variancie vysvetlenej jednotlivou premennou, keď je použitá ako jediná obmedzujúca premenná. Kondicionálny efekt – variancia vysvetlená premennou po jej pridání k modelu postupného výberu. Čistý efekt – podiel variancie vysvetlený premennou po použití všetkých významných premenných ako sprievodných premenných (*covariables*). Test významnosti založený na 9999 náhodných permutáciách pre štvorcovú sieť.

Premenná	Marginálne efekty	Kondicionálne efekty	Čisté efekty
<i>ihličie</i>	40,1 **	40,1 (1) **	15,4 **
<i>IP_{CV}</i>	23,8 **	.	0,5 ^{ns}
<i>CO</i>	22,3 **	4,3 (2) **	2,5 **
<i>starina</i>	11,9 **	2,8 (3) **	2,4 **
<i>DBL_{sd}</i>	3,8 **	.	0,5 ^{ns}
<i>kataláza</i>	3,6 *	.	0,5 ^{ns}
<i>N</i>	3,4 *	.	0,5 ^{ns}
<i>vlhkosť</i>	2,6 *	.	0,5 ^{ns}
<i>P</i>	2,0 **	.	0,4 ^{ns}
<i>DBL_{av}</i>	1,3 ^{ns}	1,0 (4) **	.
<i>K</i>	1,3 ^{ns}	.	.
<i>SIR</i>	1,2 ^{ns}	.	.
<i>pH</i>	0,8 ^{ns}	0,7 (5) *	.
<i>respirácia</i>	0,5 ^{ns}	.	.
<i>C_{org}</i>	0,3 ^{ns}	.	.



Obr. 29 Typy reakcie cievnatých rastlín na sukcesné zmeny v priebehu kolonizácie smrekom vyjadrené hodnotou stromového indexu: plná tučná čiara (*avefle*, *potere*) – postupný pokles frekvencie, prerušovaná čiara (*aveads*, *narstr*) – prudký pokles frekvencie, čiarkovano-bodkovaná čiara (*ajurep*, *fraves*) – zvýšený výskyt pri stredných hodnotách indexu, bodkovaná čiara (*brapin*, *veroff*) – nevýrazná reakcia na hladinu indexu, plná čiara (*viorei*) – zvýšený výskyt pri vysokých hodnotách indexu. Skratky druhov sú vysvetlené pri obr. 27 (*viorei*: *Viola reichenbachiana*).



Obr. 30 Reakcia machorastov na stúpajúce hodnoty stromového indexu počas procesu kolonizácie smrekom. Skratky druhov sú vysvetlené pri obr. 27.

Modálne vzdialenosti rozptylu (t.j. vrcholy rozptylových kriviek) boli len 0,5–2,1m. Zdá sa však, že podobne krátke modálne vzdialenosti sú typické pre túto lokalitu nezávisle na priebehu počasia. Analýza príbuznosti ukázala štatisticky významnú asociáciu medzi rodičovskými jedincami a potomstvom do vzdialenosti 2 m. Rozptylová vzdialenosť pochopiteľne závisí od výšky stromu. Prvé jedince etablované na voľnej ploche, ktoré takisto prispievali k následnej

kolonizácii, rástli v solitérnom postavení určujúcim ich morfológiu, navyše začali plodiť v nižšom veku (t.j. pri menšej výške). Aj táto skutočnosť mohla prispieť k malým rozptylovým vzdialenostiam v minulosti.

Základným problémom v každej štúdií, ktorá sa zaoberá rozptylom semien vo vzťahu k šíreniu rastlín, je otázka, či model predikuje dostatočne vysoké hustoty semien deponovaných na väčšie vzdialenosti na to, aby zodpovedali rýchlosti kolonizácie. Hoci je to predovšetkým problém pri štúdiu napr. postglaciálnej kolonizácie (Clark 1998, Davis a Shaw 2001), je to relevantná otázka aj pri šírení v malej mierke (Clark *et al.* 1999, Greene a Johnson 1996). V našom prípade bola plocha pravidelne kosená do roku 1951. Pred týmto rokom sa teda žiadne semenáčky nemohli etablovať na voľnej ploche s výnimkou kamenitých medzí po oboch stranách transektu, na ktorých sa niekoľko smrekov muselo nachádzať už skôr, keďže v súčasnosti dosiahli hrúbky od 70 so 96 cm. Okrem najvyššieho z týchto smrekov sa však nedajú rozoznať na leteckej snímke z roku 1949, takže museli byť ešte relatívne mladé a v čase začiatku kolonizácie určite ešte nekvitli a neplodili (Gömöry *et al.* 2006). Expanzia bola teda v princípe jednosmerná a hlavným zdrojom semien boli pôvodne smrekové vysadené pozdĺž bývalého okraja. Podľa rastových tabuliek (Halaj *et al.* 1987) možno ich výšku na začiatku päťdesiatych rokov odhadnúť na 24–26 m a hustotu na cca. 1000 stromov na hektár. Podľa našich pozorovaní na tejto ploche stromy s touto výškou produkovali 0–300 šišíek (priemer 56 šišíek/strom). Vychádzajúc z týchto úvah a rozptylového modelu možno priemernú iniciálnu hustotu semien na transekte odhadnúť na 8,25 semien na m². Na snímke z roku 1975 bolo na transekte zaznamenaných 121 stromov (Gömöry *et al.* 2006), čo predstavuje hustotu 189 ha⁻¹. Aj keď juvenilné jedince na snímke samozrejme nie je možné rozoznať, je evidentné, že hustota semien predikovaná modelom a redukcia hustoty juvenilných jedincov medzi jednotlivými štádiami, ktorú sme na transekte pozorovali, plne postačuje na to, aby sa dosiahla pozorovaná hustota kolonizujúcich jedincov.

Hustoty semien a semenáčikov síce slabo, ale významne navzájom korelujú. Hustota semien však nie je zďaleka natoľko významná pre etablovanie semenáčikov ako vplyvy prostredia a vegetácia. Súčasné priestorové rozmiestnenie dospelých jedincov smreka (vysoká hustota v blízkosti bývalého okraja, plynule sa znižujúca smerom k spodnej časti transektu) naznačuje, že rozptyl semien mohol byť významným faktorom na začiatku kolonizácie, čo potvrdzujú aj výsledky iných štúdií (Asselin *et al.*, 2001, Camarero *et al.* 2005). Je ovšem potrebné priznať, že prezentovaný model rozptylu semien je založený len na jednoročných pozorovaniach a navyše pri možno výnimočných meteorologických podmienkach v čase vypadávania semien. Spoločná rekonštrukcia rozptylu semien v minulosti ako podklad pre simulácie by si vyžadovala dlhodo- bejší výskum.

Napriek všeobecne krátkemu doletu semien hustota semenného dažďa pravdepodobne nie je primárnym faktorom, ktorý limituje šírenie smreka na voľnú plochu. Dostupnosť vhodných mikrostano- víšť sa v našom prípade javí byť viac limitujúca pre etablovanie a prežívanie semenáčikov. Vplyv prostredia však nie je statický, optimálne podmienky pre etablovanie a prežívanie semenáčikov sa čiastočne menia v súvislosti s rastom novoetablovaných stromov. Tento posun ekologickej niky pre semenáčky a juvenilné jedince (Grubb 1977) môže viesť k rozdielnosti priestorového rozdelenia jedincov rôznych výškových tried (Dovčiak *et al.* 2001). Vegetácia v podrade sa mení v závislosti na stromovej vrstve a ekologických podmienkach, ktoré určuje horná vrstva, napr. prístup svetla či dostupnosť živín (Frelich *et al.* 2003), pričom takáto kova- riabilita môže byť ešte výraznejšia pozdĺž plynulých gradientov, akým je aj gradient sukcesie (Hrivnák a Ujházy 2005). Prežívanie a rast semenáčikov drevín sú spravidla určované skôr inter-

akciami medzi viacerými faktormi, než vplyvom jedného rozhodujúceho faktora (McKinley a Van Auken 2005). Prístup svetla napríklad môže podporovať klíčenie a iniciálne prežívanie. V prípade difúznej radiácie to ostatne potvrdili aj naše výsledky. Miesta s vysokou úrovňou priamej radiácie sú však zpravidla porastené konkurenčnými druhmi bylín a tráv, čo vedie k negatívnej korelácii s hustotou semenáčikov. Čiastočne sa to odráža aj v silnej korelácii hustoty semenáčikov s indexmi vplyvu stromov, ktoré integrujú rôzne vplyvy stromov na mikrostano­vištné podmienky v ich okolí. Postihnutie celkovej premenlivosti prostredia v rámci gradientu kolonizácie je teda nevyhnutné pre možnosť predikcie ďalšieho šírenia dreviny.

V prípade prízemnej vegetácie, je otázne, či jej pomerne silné korelácie s hustotou semenáčikov a juvenilov vyplývajú z priamej interakcie mladých jedincov smreka s bylinami a trávami, alebo či zloženie prízemnej vrstvy vegetácie je len indikátorom podmienok prostredia. V prípade machorastov platí zrejme druhá možnosť. Vysoká pokryvnosť machorastov indikuje podmienky vhodné nielen pre klíčenie semien, ale aj pre prechod do vyšších výškových tried semenáčikov. Prítomnosť machorastov sa často ukazuje ako významný faktor uľahčujúci prirodzenú obnovu drevín (McLaren a Janke 1996, Dovčiak *et al.* 2003, Gratzner a Raib 2004, Kupferschmid a Bugmann 2005), nie je to však pravidlo (viď Caspersen a Saprúnoff 2005, LePage *et al.* 2000). Na sledovanom tranzekte machorasty väčšinou netvorí príliš hrubú vrstvu, zachytávajúcu semená drevín a oddelujúcu ich od dotyku s pôdou. Navyše na zatienených miestach severného svahu zostáva vrstva machu väčšinu vegetačnej sezóny vlhká, čo je pre semenáčky smreka evidentne priaznivejšie oproti holému ihličiu alebo hrubej vrstve stariny tráv. V hornej časti tranzektu so zapojeným porastom smreka a pôdou pokrytou hrubou vrstvou opadu výskyt machorastov indikuje mikroplošky, ktoré nie sú úplne zatienené a na ktorých za určitých okolností semenáčky môžu prežiť. Naopak, v spodnej časti s pestrú mozaikou vegetácie sa machorasty vyskytujú v prímеси s nízkymi trávami a bylinami a spolu­vytvárajú mikroplošky, na ktorých majú semenáčky smreka menšiu pravdepodobnosť byť vytlačené konkurenčnými druhmi (Hrivnák a Ujházy 2005).

Na druhej strane klonálne alebo trsnaté expanzívne trávy ako *Avenula adsurgens*, *Calamagrostis arundinacea* či *Brachypodium pinnatum* priamo konkurujú semenáčikom drevín (cf. Davis *et al.* 1999, 2005, Smith a Olff 1998). Vplyv tráv je prirodzene významný len vo včasných vývojových štádiách (semenáčky a juvenilné jedince do 20 cm). Ako mladé jedince smreka odrastajú, postupne unikajú z priameho dosahu tráv. Na danej lokalite sú trsnaté trávy v skutočnosti tiež expanznými druhmi. Pozorovania na blízkej lokalite Šútovka, kde sú lúky pravidelne kosené dodnes, ukázali, že v trávnom poraste dominujú iné druhy tráv (*Festuca rubra*, *Poa chaixii*, *Briza media*, *Agrostis capillaris*) pri súčasne vysokej pokryvnosti machorastov. To naznačuje, že iniciálne podmienky pre etablovanie semenáčikov drevín v čase opustenia plochy na Príslopoch mohli byť v skutočnosti priaznivejšie než v súčasnosti. Expanzívne, konkurenčne silné trávy sa postupne rozšírili a vytvorili početne monodominantné plochy až po ukončení kosenia (Hrivnák a Ujházy 2005). Behom niekoľkých rokov vytvorili hrubú vrstvu stariny, ktorá bráni klíčeniu semien drevín. Z miest, kde ich vytláčajú prežívajúce dreviny, sa však opäť začali sťahovať. Podobný vývoj prostredia bol zaznamenaný aj v iných štúdiách (Smith a Olff 1998, Davis *et al.* 1999, 2005, Pagès *et al.* 2003, Siemann a Rogers 2003).

V dôsledku kombinácie vplyvu hustoty semenného dažďa a podmienok mikrostano­višťa bola hustota etablovaných semenáčikov a prežívajúcich juvenilov najvyššia v strednej časti tranzektu. Časť týchto juvenilov pravdepodobne prežije až do dospelosti, takže táto časť bude úplne kolonizovaná smrekom vytvárajúcim zapojený porast, tak ako je to v hornej časti v blízkosti bývalého lesného okraja. Túto časť tranzektu teda možno považovať za čelo frontu kolonizácie.

Kompaktnosť oblasti s vysokou denzitou juvenilných jedincov vyvoláva otázku, nakoľko prebieha expanzia kontinuálne alebo ako sled diskretných krokov (*discrete-step invasion pathway*; Dovčiak *et al.* 2005). Optimálne podmienky pre obnovu sú obmedzené na pomerne úzke pásmo. Smerom k zapojenému porastu je pozitívny vplyv vysokej hustoty semenného dažďa negovaný vplyvom zapojenej stromovej vrstvy, ktorý sa prejavuje nedostatkom svetla, zníženou pôdnou vlhkosťou a ďalšími faktormi. Rovnako obnova na vonkajšej strane frontu kolonizácie smerom k relatívne otvorenej ploche je obmedzená nízkou hustotou dopadajúcich semien a nedostatkom mikroplošok s vhodnými podmienkami. Dospelé plodiace stromy teda potrebujú dosiahnuť určitú kritickú prahovú hustotu, aby mohli systematicky pozitívne ovplyvňovať ďalšiu kolonizáciu voľnej plochy za čelom frontu kolonizácie (fázový prechod, vid' Milne *et al.* 1996). Postup čela frontu kolonizácie vpred je podmienený vytvorením vhodných podmienok prostredia a zvýšením hustoty semenného dažďa v jeho blízkosti. Za predpokladu, že šírenie smreka na voľnú plochu začalo bezprostredne po ukončení kosenia, možno priemernú rýchlosť tohto postupu odhadnúť na cca. 1,7 m za rok.

Všetky hodnotenia priestorovej štruktúry smreka ako kolonizujúcej dreviny vychádzajú z predpokladu, že proces šírenia bol plynulý, teda nami sledované plochy predstavujú rôzne štádiá rovnakého procesu. Čas sme teda považovali za hlavný faktor vplývajúci ako na hustotu populácie smreka, tak aj na jeho priestorové rozmiestnenie. Je zrejmé, že tento predpoklad nemusí byť nutne platný, svoju úlohu v utváraní priestorovej štruktúry mohli hrať aj iné faktory, ako rozdielna intenzita pasenia, iné narušenie povrchu a pod. Vizualne porovnanie historických leteckých snímok však prinajmenšom ukazuje, že priestorová štruktúra plochy 1 (súčasná otvorená najspodnejšia časť transektu) sa veľmi podobá na štruktúru plochy 4 (v súčasnosti pokrytej zapojeným smrekovým porastom) pred 50 rokmi.

Priestorové rozdelenie jedincov v každej veľkostnej triede v princípe zodpovedá očakávaniu. Na najnižšie položenej ploche 1, ktorá predstavuje rané štádium sukcesie, sú dospelé jedince rozmiestnené náhodne. Ich hustota je v tejto časti transektu malá, takže si navzájom nekonkurujú, ani niet mechanizmu, ktorý by naopak mal viesť k zhľukovaniu dospelých jedincov. Podmienky mikrostanovišťa sú pre prežívanie smreka rozhodujúce (Hanssen 2003). V jemnej mozaike typov prízemnej vegetácie sú mikroplošky vhodné pre etablovanie semenáčikov (napr. ostrovčeky machorastov) zriedkavé a náhodne rozmiestnené, čo v kombinácii s nízkou hustotou dopadajúcich semien vedie k tomu, že etablovanie semenáčka je zriedkavé. Terén je zároveň rovný, bez vyčnievajúcich miest ako skaly, rozkladajúce sa kmene a pne, ktoré v prírodných lesoch predstavujú hlavné miesta pre obnovu smreka (Korpel' 1995). Náhodné rozmiestnenie dospelých jedincov v raných štádiách sukcesie preto vyplýva skôr z náhodného rozmiestnenia vhodných mikroprostredí, než z mortality v závislosti na hustote. U mladších jedincov je naopak tendencia k zhľukovaniu evidentná. Ani juvenilné jedince do 1,3 m výšky však v tomto štádiu nevykazujú štatisticky významné zhľukovanie, čo len potvrdzuje, že mikroplošky vhodné pre etablovanie semenáčikov na relatívne otvorenej ploche sú naozaj malé a spravila na nich neprežije viac ako jeden jedinec.

Na ploche 1 semenáčky vykazovali štatisticky významný odstup od dospelých jedincov a naopak pozitívnu asociáciu vo vzdialenostiach okolo 4 m. Príčinou je zrejme vplyv korún dospelých stromov. Keďže ich koruny sú nasadné veľmi nízko, povrch pôdy pod nimi je úplne zatienený a pokrytý hrubou vrstvou ihličia, semenáčky tu evidentne nemôžu prežiť. Naopak, po obvode korún sa vytvára zóna priaznivého vplyvu dospelých jedincov, v ktorej je etablovanie semenáčikov uľahčené. Jedným z faktorov ovplyvňujúcich etablovanie semenáčikov po obvode korún môže byť pôdna vlhkosť. Otto (1998, p. 63) uvádza smrek ako typický príklad dreviny

s dáždnikovitou korunou, po povrchu ktorej steká zrážková voda a vytvára prstenec výrazne vlhkejšej pôdy po jej obvode.

V prechodných štádiách plôch 2 a 3 sa charakter smrekového porastu mení z otvorenej plochy s ojedinelými smrekmi smerom k zapojenému porastu. S poklesom prístupu svetla sa mení aj prízemná vegetácia, v porovnaní s plochou 1 ustupujú najmä klonálne trávy ako *Avenula adsurgens* a *Brachypodium pinnatum* (cf. Hrivnák a Ujházy 2005). V dôsledku toho narastá veľkosť plôšok vhodných pre obnovu. Tvorba malých skupín semenáčikov, ktoré tieto plôšky využívajú, sa odráža vo významnom zhlukovaní na krátke vzdialnosti. Obnova však opäť prebieha najmä v medzerách medzi stromami, štatisticky významný odstup medzi dospelými a juvenilnými jedincami dokazuje, že prežívanie semenáčikov priamo pod korunami je ešte stále veľmi limitované.

Na rozdiel od spodnej časti transektu dospelé jedince na ploche 4 vykazujú na kratšie vzdialenosti vzájomný odstup. S narastajúcim vekom a veľkosťou úrovňových stromov proces prirodzenej mortality začína vytvárať pravidelnejšie usporiadanie. Obnova smreka je v tomto štádiu prakticky úplne potlačená.

Juvenilné jedince nad 1,3 m nevykazujú významnú asociáciu ani s dospelými jedincami, ani s juvenilmi do 1,3 m. Evidentne sa stihli etablovať ešte predtým, ako si súčasné dospelé stromy vytvorili veľké koruny, ktoré by limitovali obnovu v ich bezprostrednom okolí, ale zároveň nie sú dostatočne veľké na to, aby negatívne ovplyvňovali mladšie jedince vo svojom susedstve.

Z hľadiska priestorového rozdelenia génov a genotypov v rastlinných populáciách sa ako štandardná metodika používajú priestorové autokorelácie (Escudero *et al.* 2003). Ako už bolo spomenuté, priestorová genetická štruktúra v mierke porastu môže vznikať najmä prirodzeným výberom v závislosti na mikroprostredí a obmedzeným rozptylom génov. Efekt selekcie však v praxi možno hodnotiť len obtiažne, najmä pri použití selekčne neutrálnych alebo kvázineutrálnych genetických markérov, ako sú izoenzýmy, preto naše výsledky interpretujeme len z hľadiska izolácie vzdialenosťou. Ako metodický prístup sme použili priamy odhad koeficientov príbuznosti. Hardy a Vekemans (1999) preukázali, že pokiaľ je izolácia vzdialenosťou jediným mechanizmom vytvárajúcim priestorovú genetickú štruktúru, Moranov koeficient autokorelácie I predstavuje zároveň odhad koeficienta príbuznosti. Nevýhodou Moranovho koeficienta je skutočnosť, že korelogramy pre jednotlivé lokusy a alely sa môžu odlišovať a ich priemerovanie nie je zmysluplné (Smouse a Peakall 1999). Toto bol dôvod nášho výberu metodiky, hoci je potrebné zdôrazniť, že všetky metódy odhadu príbuznosti vychádzajú koncepčne z rovnakého základu, ako Moranov koeficient, t.j. z korelácie stavov alel. Priestorové rozdelenie príbuznosti sme interpretovali ako dôsledok materského príspevku, t.j. rozptylu semien. Rozptyl peľu je pri vetrom opelivých lesných drevinách spravidla veľmi efektívny, napr. Burczyk *et al.* (2004) odhadli podiel úspešných peľových gamét, ktoré pochádzajú z okruhu do 20 m okolo materského stromu, len na 17 %.

Medzi juvenilnými jedincami sa nám nepodarilo identifikovať žiadnu priestorovú štruktúru príbuznosti, dokonca ani tvorbu polosesterských zhlukov. Na druhej strane sú juvenilné jedince dospelým v ich bezprostrednej blízkosti príbuznejšie, než možno očakávať pri náhodnom párovaní a neobmedzenom rozptyle.

U anemofilných a anemochórnych drevín sa priestorová genetická štruktúra vytvára zriedka, spravidla len v populáciách so špecifickými podmienkami. Knowles *et al.* (1992) napríklad identifikovali spriestorovú štruktúru v poraste *Larix laricina*, ktorý ale pochádzal z malého počtu vzájomne vzdialených výstavkov. Vysoká príbuznosť na krátke vzdialenosti, pozorovaná

v našom prípade, môže takisto byť viazaná na malý počet plodiach stromov v iniciálnych štádiách sukcesie.

6.2 Vývoj mikrobiálnej aktivity pôdy

Smer zmien vegetácie v našom prípade je v princípe opačný v porovnaní s väčšinou štúdií, ktoré sa zaoberajú vývojom mikrobiálnych spoločenstiev pôdy v priebehu sukcesie, najmä ak boli zamerané na primárnu sukcesiu. Primárna sukcesia začína na holom substráte a pokračuje cez druho-vo chudobné štádiá s lišajníkmi a machorastmi smerom k bylinným či stromovým spoločenstvám, naopak sekundárna sukcesia v našom prípade začína na druho-vo bohatých pasienkoch (druhovú diverzitu trávnych porastov na lokalite Príslopý patrí k najvyšším v rámci celej CHKO-BR Poľana, viď Ujházy 2003, Janišová *et al.* 2004) a v prechodnom štádiu tu smrek tvorí hustý porast nad pôdou s hrubou vrstvou nerozloženého opadu bez prízemnej vegetácie. Dopad priebehu sukcesie na vývoj bakteriálnych a hubových spoločenstiev pôd sa teda môže odlišovať v závislosti na type sukcesie a sukcesných trajektóriách, a to aj v prípade, že spoločným klimatickým štádiom je les (Aikio *et al.* 2000, Mc Lean a Huhta 2002).

V našom prípade sa sledované parametre biologickej aktivity pôdy zákonite menili podĺž gradientu kolonizácie. Aktivita pôdnej katalázy klesala s rastúcou hustotou porastu smreka. Tento trend však nemusel byť nutne vyvolaný zmenou zloženia mikrobiálneho spoločenstva. Pôda v spodnej časti transektu je husto prerastená koreňmi bylín, pričom korene spravidla majú vysoký obsah veľmi aktívnych kataláz (Alef 1991). Aj keď boli korene z pôdných vzoriek pred analýzou odstránené, sumárna aktivita katalázy zahŕňa nielen enzýmy aktívne v živých bunkách baktérií a húb, ale aj enzýmy uvoľnené do pôdneho roztoku z mŕtvych buniek, prípadne adsorbované na pôdne častice, najmä ílové minerály (Ladd 1978, Chenu a Stotzky 2002). V každom prípade, aktivita katalázy korelovala s priamou radiáciou a návazne s teplotným režimom pôdy. Do akej miery ide o prejav priameho vplyvu prostredia na mikrobiálne spoločenstvo, a nakoľko o vplyv sprostredkovaný cez bylinnú vrstvu, zostáva otázkou.

Bazálna respirácia je najvyššia na koncoch transektu a najnižšia v strede. Tento nelineárny trend môže byť spojený s rozpadom vysadeného pásu smreka pozdĺž bývalej hranice porastu. Do vrchnej časti transektu preniká pomerne veľa difúzneho svetla, takže tam opäť narastá pokryvnosť a druhová diverzita bylín (aj keď pri inom druhovom zložení než v spodnej časti), ktoré poskytujú kvalitnejší rastlinný materiál v porovnaní so smrekovými ihlicami. Kvantita a kvalita organickej hmoty dostupnej na rozklad, ktoré závisia od zloženia vegetácie, sú určujúce nielen pre tvorbu humusu (Muys *et al.* 1992), ale ovplyvňujú aj štruktúru pôdy, jej chemické vlastnosti a pod. (Graham *et al.* 1995, Vesterdal a Raulund-Rasmussen 1998). Naše dáta naznačujú pozitívnu koreláciu medzi pokryvnosťou a diverzitou prízemnej vrstvy vegetácie a respiračnou aktivitou (cf. Stephan *et al.* 2000, Zak *et al.* 2003).

Rozdiely v trendoch bazálnej respirácie a aktivity katalázy na transekte takisto môžu odrážať meniace sa taxonomické zloženie mikrobiálnych spoločenstiev pôdy. Oba parametre sú pomerne hrubými ukazovateľmi celkovej aktivity celého spoločenstva pôdných baktérií, húb a ďalších mikroorganizmov, ktoré nemusia úzko korelovať s taxonomickým zložením (Pennanen *et al.* 1999, Stephan *et al.* 2000, Yao *et al.* 2000). To isté sa týka chýbajúcej korelácie medzi bazálnou a substrátom indukovanou respiráciou, vzhľadom na to, že pre indukciu respirácie bol použitý len jeden dodaný substrát (D-glukóza). Vzorky s podobnými hodnotami celkovej respirácie sa teda v skutočnosti môžu odlišovať zastúpením taxonomických jednotiek, ale aj funkčných skupín mikroorganizmov, preferujúcich rozdielne substráty. Hodnotenie metabolických profilov pôdných vzoriek systémom Biolog® EcoPlate preukázalo, že len niektoré funkčné skupiny

vykazujú vzťah k sumárnym charakteristikám biologickej aktivity pôdy. Zároveň sa však preukázalo, že zastúpenie niektorých funkčných skupín mikroorganizmov sa mení v závislosti na indikátoroch sukcesného štádia.

Priestorová mierka je dôležitým aspektom v akomkoľvek hodnotení pôdných vlastností (Goovaerts 1998, Oline a Grant 2002). Pôda je značne heterogénna z hľadiska výskytu „mikrostanovísk“ vhodných pre prežívanie a rozmnožovanie mikroorganizmov. Baktérie a huby sú v dôsledku toho v pôde priestorovo agregované, tvoriac ložiská s vysokou aktivitou. Hodnoty parametrov mikrobiálnej aktivity však vykazujú priestorovú súvislosť nielen v tejto mikromierke, ale aj vo väčších mierkach (Franklin a Mills 2003). Pôdne vlastnosti vrátane pôdnej respirácie môžu byť autokorelované v dosahu od niekoľkých centimetrov do niekoľkých metrov (Jackson a Caldwell 1993, Stoyan *et al.* 2000). Zber vzoriek v sieti 5×5 m teda mohol identifikovať len časť existujúcej priestorovej kontinuity.

Všeobecne slabé korelácie medzi pôdnymi charakteristikami naznačujú, že parametre mikrobiálnej aktivity predstavujú komplexné znaky. Na rozdiel od vzťahov medzi biologickou aktivitou pôdy a charakteristikami prostredia (svetlo, teploty, hustota porastu) je v kauzálnych vzťahoch medzi mikrobiálnymi charakteristikami navzájom a ich vzťahmi k chemickým vlastnostiam pôdy veľa nejasného. Chemické zloženie pôdy pochopiteľne ovplyvňuje abundanciu a druhové zloženie mikróbov, ale aj naopak baktérie a huby zabezpečujú uvoľňovanie živín a iných prvkov, viazaných v organickej hmote, do pôdy, čo vedie k dynamickej rovnováhe medzi mikrobiálnym spoločenstvom a chemickými vlastnosťami pôdneho prostredia (Zhou *et al.* 2002).

6.3 Sukcesia rastlinných spoločenstiev

Postupný vývoj opustených alebo nepravidelne spásaných horských trávnych porastov s *Festuca rubra* a *Agrostis capillaris* bol zaznamenaný vo viacerých horských oblastiach Slovenska (Svoboda 1939, Šmarda 1961, Miadok 1985, Ružičková 1991, Kliment 2000, Blažková a Březina 2003). Prvým dominantným druhom expandujúcim spravidla počas pasenia je *Nardus stricta*. Najčastejšími dominantami na opustených plochách Západných Karpát sú *Luzula luzuloides*, *Avenella flexuosa*, *Hypericum maculatum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Calamagrostis villosa*, *C. arundinacea*. Všetky menované druhy s výnimkou *Calluna vulgaris* a *Calamagrostis villosa* sa ukázali ako dôležité aj v našej sukcesnej sérii.

Vegetačné typy sa ukázali byť užitočným metodickým rámcom pre sledovanie sukcesných zmien, najmä kvôli možnosti celoplošného mapovania. Predpokladaný postup sukcesie vychádza z dvoch postupností nájdených vegetačných typov: mezotrofného variantu (spoločenstvá s *Festuca rubra* a *Agrostis capillaris* (*Polygono-Trisetion*) > *Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris* > *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans* > *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg.) a oligotrofného variantu (*Anthoxantho-Agrostietum tenuis* subas. *Nardetosum* > *Antennaria dioica* – *Nardus stricta* > *Plananthera bifolia* – *Avenella flexuosa* > (*Vaccinium myrtillus*) > *Hylocomium splendens* > *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg.). Tieto dva varianty však podľa našich pozorovaní nemusia vždy sledovať kompletnú postupnosť. Celý proces môžu výrazne modifikovať silné konkurenčné druhy, ktoré môžu ale nemusia expandovať ako do iníciaľného štádia, tak aj do ktoréhokoľvek z neskorších štádií s výnimkou výrazne zatienených typov. Ide najmä o klonálne sa šíriace druhy (*Avenula adsurgens*, *Brachypodium pinnatum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) alebo trávy vytvárajúce husté trsy ako *Calamagrostis arundinacea*. Na vývoji mezotrofného variantu sa zúčastňujú len *Avenula adsurgens* a *Brachypodium pinnatum*, pričom *Avenula adsurgens* expanduje aj do porastov oligotrofného variantu. *Vaccinium myrtillus* vstupuje do sukcesného vývoja v rámci oligotrofného variantu neskôr, pri

bočnom zatienení. Podobne, aj keď menej často, sa na menších plôškach vyskytujú typy s *Vaccinium vitis-idaea* či *Calamagrostis arundinacea*.

Podľa viacerých autorov (napr. Svoboda 1939, Miadok 1976, 1983, 1985, Ružičková 1991), klesá počas sukcesie v porastoch asociácie *Anthoxantho-Agrostietum tenuis* subass. *nardetosum* pokryvnosť *Nardus stricta* a naopak narastá podiel druhov ako *Avenella flexuosa*, *Luzula luzuloides*, *Vaccinium myrtillus*, ako aj drevín (*Juniperus communis*, *Picea abies*). Toto presne zodpovedá našim výsledkom, najmä v oligotrofnom variante sukcesie na Príslopoch. Príkladom môžu byť porasty s dominanciou *Nardus stricta* na horských lúkach. *Nardus stricta* ustupuje pod tlakom vyšších tráv (napr. *Avenula adsurgens*, *Calamagrostis arundinacea*, *Deschampsia cespitosa*), ale aj nižších druhov ako *Avenella flexuosa* a *Hypericum maculatum*, a v dôsledku zatienenia smrekom (cf. Regal 1953, Jeník 1983, Blažková 1988, 1996, Blažková a Březina 2003, Krahulec 1996). Na druhej strane sukcesia spoločenstiev zväzu *Polygono-Trisetion* je nedostatočne zdokumentovaná. Ružičková (1991) popísala druhové zloženie opustených lúk zväzu *Polygono-Trisetion* v Zamagurí, pričom *Gladiolus imbricatus*, *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia*, *Fragaria vesca* a *Trifolium medium* zaradila medzi druhy opustených lúk. Posledné dva druhy sa často vyskytujú vo vegetačných typoch *Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris* a *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans* v rámci mezotrofného variantu, *Fragaria vesca* tu má dokonca optimum výskytu. Pre danú sukcesiu je typický skôr postupný pokles druhovej diverzity a pokryvnosti bylinných druhov ako šírenie nových druhov (iných než druhy typické pre miestne spoločenstvá; cf. Ružičková 1991). V rámci neskorších fáz sukcesie prežívajú najmä druhy schopné vegetatívnej reprodukcie (napr. *Ajuga reptans*, *Fragaria vesca*, *Prunella vulgaris*).

Vegetačné typy s dominanciou klonálnych tráv (*Avenula adsurgens*, *Brachypodium pinnatum*) nezapadajú do žiadneho z variantov sukcesnej série, zrejme z dôvodu špecifického spôsobu šírenia a mimoriadnej kompetičnej schopnosti vo vhodnom prostredí. Vývoj ich porastov je závislý na populačnej dynamike týchto druhov a ich tolerancii k limitujúcim faktorom (najmä svetlu) vo väčšej miere než na postupných zmenách druhového zloženia (čo sme pozorovali pri iných vegetačných typoch). *Brachypodium pinnatum* sa považuje za indikátor opustených lúk a pasienkov, ktorý sa šíri už počas extenzívnej pastvy (dobytok a zver sa mu vyhýbajú) (Perez-Chacon a Vabre 1985, Dutoit 1996, Krahulec 1996, Ujházy 2003). Súčasne je silne konkurenčným druhom (CS stratég sensu Grime 1979), schopný modifikovať pôdne vlastnosti (Richelot 1997). Taxóny rodu *Avenula*, expandujúce na podhorských a horských lúkach Veľkej Fatry a Poľany, majú podobné vlastnosti (Kliment 1994, 1997, Uhliarová *et al.* 2000).

Rekonštrukcia sukcesných sérií často vychádza z použitia paralelných pokusných plôch (cf. Svoboda 1939), keďže všeobecné trendy vývoja vegetácie sú často zrejmé priamo z terénnych pozorovaní. Sukcesný proces potom možno charakterizovať ako sekvenciu rastlinných spoločenstiev definovaných v rámci fytoecologického systému. V našej štúdii však vegetačné typy, považované za časovo následné štádiá, často neboli „správne“ priestorovo usporiadané, ale tvorili komplikovanú priestorovú mozaiku. Preto sme pre identifikáciu priestorových vzťahov medzi kolonizujúcim smrekom, prízemnou vegetáciou a mikroklimatickými resp. pôdnymi faktormi použili prístup založený na geografických informačných systémoch. Mapa vegetačných typov zreteľne ukazuje maloplošnú mozaiku vegetačných typov. Podobná mozaikovitosť nie je nijako výnimočná, bola zaznamenaná aj v iných sukcesných sériách, pokiaľ bolo použité detailné mapovanie, napr. na opustených poliach (Bazzaz 1996, Faliński 1998) či piesočných dunách (Prach 1989), kde sa pôvodne homogénne porasty počas sukcesie rozpadli na mozaiku malých vzájomne odlišných plôšok. Prach (1985) pri štúdiu sukcesie na opustených poliach vo Fínsku zaznamenal, že silne heterogénna vegetácia sa často vyvinie na miestach tienených vysokými

stromami, v blízkosti depresí či pri lesnom okraji. Plochy vznikajúce za týchto okolností majú často odlišný vek („asynchrónna” sukcesia). Tento efekt sme pozorovali aj na našom tranzekte. Analýza priestorovej štruktúry vegetačných typov ukázala, že napriek maloplošnej mozaikovitosti existuje všeobecný gradient od počiatočného štádia sukcesie v otvorených trávnych porastoch v spodnej časti transektu smerom k zapojeným smrekovým porastom v blízkosti bývalého okraja. Zoradenie vegetačných typov podľa vzdialenosti ich centroidov od lesného okraja v princípe zodpovedá interpretácii výsledkov z ordinácie paralelných skusných plôch (Hrivnák a Ujházy 2005). Typy mezotrofného variantu (*Phyteuma spicatum* – *Agostis capillaris*, *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans*) sú umiestnené bližšie k bývalému okraju lesa ako typy oligotrofného variantu (*Antennaria dioica* – *Nardus stricta*, *Plananthera bifolia* – *Avenella flexuosa*, *Hylocomium splendens*). Z toho však nemožno vyvodzovať, že všetky vegetačné typy predstavujú následné štádiá toho istého procesu, v ktorom typy oligotrofnej série sú len menej vyvinutými štádiami.

Podľa Barthu *et al.* (2004) časovo-priestorové vzťahy vzájomného susedstva spoločenstiev môžu prispieť k vysvetleniu premenlivosti sukcesných trajektórií a odchýliek v lokálnej dynamike spoločenstiev. Výsledky našej analýzy susedstva vegetačných typov poskytujú možno realistickejší pohľad na priestorové usporiadanie typov v rámci sukcesie, aj keď nedávajú informáciu o smere prechodov medzi typmi. Trojrozmerný ordinačný diagram PCoA založený na indexoch susedstva ukázal pomerne zreteľnú separáciu mezotrofnej série a monodominantné typy (*Trifolium medium* – *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*) identifikoval ako „outliery” z hlavného sukcesného gradientu predstavovaného 1. osou. Hrivnák a Ujházy (2005) zaradili typ *Hylocomium splendens* len do oligotrofnej série, ale analýza susedstva ukázala celý rad prechodov k mezotrofnému typu *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans*. Toto naznačuje, že v oboch sériách sa môžu objaviť oba druhovo chudobné typy s dominanciou machorastov, čo poukazuje na ďalšiu možnú dichotómiu v celom procese. Na opačnej strane gradientu sme pozorovali podobný prípad: Hrivnák a Ujházy (2005) vylúčili monodominantné porasty *Avenula adsurgens* (typ *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*) zo schémy sukcesného vývoja, keďže pravdepodobne prerastajú pôvodné plochy typu *Antennaria dioica* – *Nardus stricta*. Analýza susedstva však preukázala početné prechody *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*/*Antennaria dioica* – *Nardus stricta* a *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*/*Plananthera bifolia* – *Avenella flexuosa*. Zdá sa teda, že *Avenula adsurgens* môže nahrádzať *Nardus stricta* a tieto porasty sa následne ďalej vyvíjajú v rámci oligotrofného variantu sukcesnej série (*Plananthera bifolia* – *Avenella flexuosa* > *Hylocomium splendens* > 0).

Bartha *et al.* (2004) na základe dlhodobých štúdií ilustroval, že sukcesia je značne stochastický proces a mechanizmy s ním spojené sú oveľa komplexnejšie, než by bolo možné intuitívne očakávať. Potvrďuje to aj naša štúdia. Vetvenie sukcesných trajektórií sa zdá byť oveľa zložitejšie, než pôvodne predpokladal Ujházy (2003). Každý zaznamenaný vegetačný typ má zrejme viac než jednu možnú cestu ďalšieho vývoja. Podobné zmeny sa často vyskytujú v schémach sukcesného vývoja. Prach (1993) napríklad vo vývoji spoločenstiev vlhkých lúk okrem prevládajúcich prechodov opísal aj alternatívne prechody, pričom ich existenciu pripísal faktorom prostredia. Blažková a Březina (2003) opísali varianty alternatívneho vývoja spoločenstva *Betonico-Agrostietum* (s dominantnou *Nardus stricta* a subdominantnými *Agrostis capillaris* a *Festuca rubra*) na východnom Slovensku. Na príklade negatívnej korelácie medzi šírením *Calamagrostis arundinacea* a *Vaccinium myrtillus* ukázali, že priebeh sukcesie determinuje kompetícia ako v nadzemnej, tak aj v podzemnej vrstve.

V našom prípade alternatívy vývoja vegetácie závisia na viacerých faktoroch, ovšem ako primárny sa javí etablovanie a expanzia silne konkurenčných druhov (klonálne trávy *Avenula adsurgens*, *Brachypodium pinnatum*, trsnatá tráva *Calamagrostis arundinacea* a klonálne sa množiace polokry *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*). K zmenám môže dochádzať aj vo vývoji vrstvy machorastov. Životné formy (sensu Raunkiaer 1937) a životné stratégie (sensu Grimme 1979) hrajú kľúčovú úlohu v určení, ktoré druhy budú dominovať v prízemnej vrstve počas raných štádií sukcesie. Prach a Pyšek (1994) zdôrazňujú úlohu klonálnych rastlín, ktoré sú schopné dosiahnuť dominanciu nezávisle na pôdnych podmienkach a udržať si ju počas dlhšieho obdobia, než rastliny neschopné klonálneho množenia.

Konkurenčne najsilnejším druhom v priebehu toho obdobia vývoja vegetácie, ktoré bolo predmetom štúdia, bol však smrek. Expandoval do spásaných a opustených trávnych porastov ešte skôr než ktorýkoľvek zo spomínaných bylinných druhov. Etablovanie smreka spolu s inými drevinami (*Juniperus communis* a *Rosa canina* agg.) bolo uľahčené ich odolnosťou voči ohryzu a redukciou nadzemnej biomasy tráv, ktoré im konkurovali, počas obdobia nepravidelného pasenia hovädzieho dobytku. Etablovanie a expanzia trnistých, pichľavých, ihličnatých a jedovatých rastlinných druhov v priebehu pasenia bolo zdokumentované vo viacerých štúdiách, ktoré sa zaoberali zmenami vegetácie opustených trávnych porastov (Miles 1979, Said a Gégout 2001, Kuiters a Slim 2003). Na druhej strane bol na mnohých stanovištiach rovnako zaznamenaný aj inhibičný efekt kompaktnej trávnej pokrývky na etablovanie drevín (Jeník 1983 – opustené poloniny na východnom Slovensku, Harmer *et al.* 2001 – opustené polia v Anglicku, Mazia *et al.* 2001 – argentínske pampy). Hromadná expanzia smreka bola v Západných Karpatoch zaregistrovaná najmä na pasienkoch a krátkosteblových oligotrofných lúkach (ako sú lúky s *Nardus stricta*). Mezofilné mezotrofné lúky neovplyvnené pastvou sú kolonizované skôr listnatými drevinami. Kuchnicka (1998) a Bodziarczyk *et al.* (1999) za najúspešnejšie dreviny kolonizujúce opustené lúky Pienin (obkolesené jedľobučinami s prímесou smreka a javora horského) považujú *Acer pseudoplatanus* a *Corylus avellana*. Etablovanie pionierskych druhov drevín s malými vetrom šírenými semenami je na týchto stanovištiach limitované hustou vrstvou vysokých tráv.

Počas prvých rokov alebo dekád po ukončení pravidelného kosenia na Príslopoch bol vplyv mladých jedincov smreka na vegetáciu v ich okolí minimálny. Výhoda vertikálneho rastu smreka v porovnaní s laterálnym rastom klonálnych druhov sa začne prejavovať až po cca. 10 – 20 rokoch. Staršie stromy a kompaktné zhľuky stromov už ovplyvňujú nielen plochu priamo pod ich korunami (definovanú ako vertikálny priemet korún na plochu), ale aj okolitú voľnú plochu. Indexy vplyvu stromov, pôvodne používané na štúdium vzťahov medzi stromovou vrstvou a prízemnou vegetáciou v boreálnych lesoch (Kuuluvainen a Pukkala 1989), sa ukázali byť užitočným nástrojom aj pre štúdium priestorovej štruktúry, vytvorenej sekundárnou sukcesiou. Vrstvy GIS založené na indexoch vplyvu stromov, ktoré odrážajú aj tretí rozmer porastu (výšku), vykazujú tesnejší vzťah k štruktúre prízemnej vegetácie než vrstva samotných korunových projekcií (viď obr. 21).

Bočný vplyv drevín etablovaných v priebehu raných štádií sukcesie, pozorovali aj Prach (1985) a Falinski (1998) na opustených poliach. Falinski (1998) rozlíšil „nezávislé” spoločenstvá a synúzie a „závislé”, ktoré sa vytvárajú okolo hraníc korún a pri päťach kmienkov borievky. Podobný vplyv borovice na vývoj vegetácie piesočných dún pozoroval Prach (1989). Etablovanie a rast drevín fixuje piesok a spôsobuje mikroklimatické zmeny, ktoré umožňujú vývin nových typov vegetácie.

S nárastom pokryvnosti a abundancie drevín na opustených lúkach a pasienkoch klesá prístup svetla a mení sa prístupnosť živín a iné pôdne charakteristiky (Brown a Archer 1999, Kochy a Willson 2000, Peltzer a Kochy 2001, McCarron *et al.* 2003, Haubensak a Parker 2004). Expandujúce kry znižujú množstvo dostupného pôdneho dusíka (Kochy a Willson 2000, Lett a Knapp 2003), prítomnosť krov a stromov zvyšuje pôdnu vlhkosť (Brown a Archer 1999). Na druhej strane v dôsledku hromadenia opadu narastá na chudobných pôdach rýchlosť mineralizácie dusíka (de Kovel *et al.* 2000, Berendse 1998). V našom prípade sa akumulácia opadu menila v závislosti na vegetačnom type, najvyššia bola pod zapojeným smrekovým porastom. Napriek tomu sme však zaznamenali nízky obsah celkového dusíka pod vegetačnými typmi v blízkosti bývalého okraja lesa (absolútne minimum pod typom 0, najnižšie priemerné hodnoty u typov prekrytých korunami na viac ako 93 %), naopak najvyšší obsah N bol pozorovaný pod typom *Knautia arvensis* – *Avenula adsurgens*, ktorý reprezentuje opačnú stranu gradientu (prekryv korunami 48 %). Rozdiely v priemerných hodnotách sú však malé a pravdepodobne neovplyvňujú priestorovú distribúciu vegetácie.

Vplyv smreka na prostredie sa v najväčšej miere prejavuje modifikáciou svetelných a mikroklimatických pomerov. Variabilita pôdných teplôt a vlhkosti je podstatne väčšia než premenlivosť obsahu dusíka či pôdnej reakcie. Vysoké hodnoty vlhkosti pôdy a minimálne teplotné amplitúdy sme pozorovali v porastoch vegetačných typov *Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg. a *Prunella vulgaris* – *Ajuga reptans*, čiže v najneskorších štádiách vývoja trávnych porastov, ktoré sa vyskytujú v medzerách v hustom smrekovom poraste (cf. Hrivnák a Ujházy 2005).

Divergencia sukcesného vývoja, ako ju popísali napr. Waddington (1977) či Míchal (1992) je na sledovanej ploche len dočasná a končí sa po zapojení porastu druhovo chudobnými štádiami (*Jungermannia leiantha* – *Plagiomnium affine* agg., 0). Časová následnosť v sukcesii je jasná a stabilná, ale jej trajektórie sú rozvetvené, resp. vzhľadom na spoločné medzištádium čistého smrekového porastu sieťovité. V najvrchnejšej časti transektu (ktorá ovšem nebola predmetom intenzívnejšieho výskumu) sa dá vypožorovať aj vývoj ku klimaxovému štádiu, ktorým je les s dominanciou buka.

Analýzy vegetačných dát zo siete kruhových plôšok potvrdili očakávanie, že faktory vzťahujúce sa k svetelným pomerom a hromadeniu opadu hrajú najdôležitejšiu úlohu v postavení jednotlivých druhov bylín a machorastov v kolonizačnom procese. Svetlo ako izolovaný faktor (merané otvorenosťou zápoja alebo indexami vplyvu drevín) nevysvetľuje dostatočne kolonizačný proces. Podľa našich výsledkov ovplyvňuje hromadenie opadu vegetáciu v prízemnej vrstve v oveľa väčšej miere než hustota zápoja spojená s dostupnosťou svetla pre rastliny. Táto skutočnosť zodpovedá hypotéze, že úloha opadu vo vytváraní rastlinného spoločenstva je oveľa dôležitejšia než jeho rola v cykle živín (Facelli a Pickett 1991).

Tri z piatich faktorov, ktoré sa v rámci RDA ukázali byť významné, sa vzťahovali k hromadeniu opadu (*ihličie*, *starina* a *DBL_av*). Dva z nich (*ihličie* a *starina*) vykazovali tiež významný čistý efekt.

Akumulácia a rozklad rastlinného opadu sú už dlho považované za komplexné a významné faktory ovplyvňujúce ako štruktúru vegetácie, tak aj fungovanie ekosystému (Carson a Peterson 1990, Facelli a Pickett 1991, Grime 1979). Vplyv opadu v značnej miere závisí od množstva a typu opadu (Xiong a Nilsson 1999). Opadu vplýva na vegetáciu fyzikálne, chemicky (Facelli a Pickett 1991) a rýchlosťou rozkladu. Podľa Cornelissena (1996) je poradie rýchlosti rozkladu nasledovné: byliny > listy opadavých listnatých drevín > tráv > listy vždyzelených drevín. V našej štúdii vykazovalo ihličie (premenná *ihličie*) výraznejší vplyv na vegetáciu prízemnej

vrstvy, než hromadenie opadu bylín a tráv (premenná *starina*). Možno to vysvetliť dlhšou prítomnosťou ihličia (Facelli a Picket 1991), čo znásobuje pôsobenie drevín na byliny prízemnej vrstvy. Ďalšou príčinou je veľké množstvo opadu ihličia, najmä v pokročilejších štádiách kolonizácie. K tvorbe vrstvy opadu podstatne prispieva nielen ihličie, ale aj konáriky, šišky a kôra smreka.

Na druhej strane aj vplyv opadu bylín a tráv sa v našej štúdii ukázal byť významný a vo viacrozmerných analýzach prevýšil vplyv chemických a mikrobiologických charakteristík pôdy. Aj keď sme to pri hodnotení nerozlišovali, je zrejmé, že na tvorbe vrstvy opadu prízemnej vrstvy sa z veľkej väčšiny podieľali dlhšie sa rozkladajúce listy tráv. Opad bylín má silný chemický vplyv na vegetáciu vzhľadom na veľké množstvo fytotoxínov a živín, ktoré sa z neho môžu uvoľniť za krátke obdobie (Xiong a Nilsson 1999). Opad tráv môže ovplyvňovať rastliny pomalším rozkladom (Cornelissen a Thompson 1997) a zmenou svetelných, teplotných a vlhkostných podmienok pre ostatné rastliny najmä v hustých porastoch tráv. Úloha bylinného opadu je evidentne významnejšia v otvorených trávnych porastoch než v pokročilejších štádiách bližších lesov. Podľa Muukkonena a Lehtonen (2004), ktorí sa zaoberali boreálnymi lesmi, prízemná vegetácia produkuje značný podiel z celkového množstva vytvoreného opadu. V mladom lesnom poraste predstavoval podiel opadu prízemnej vrstvy vegetácie okolo 75 % celkovej produkcie, v porastoch nad 50 rokov to bolo cca 10–25 %.

Negatívny vplyv rastlinného opadu na klíčenie semien a etablovanie semenáčikov je zrejme extrémne silný v sukcesne sa vyvíjajúcich ekosystémoch, ako sú opustené polia a trávne porasty. Keďže ide o človekom pozmenené ekosystémy, abundancia dekompozítorov narastá po ukončení obhospodarovania len pomaly a rozklad opadu je následne veľmi pomalý (Xiong a Nilson 1999).

Dôvodom, prečo je pokryvnosť ihličia tak výrazne významnejšia pri vysvetlení variability druhových dát než otvorenosť zápoja, môže byť skutočnosť, že premenná *ihličie* zahŕňa aj významnú informáciu o lokálnom historickom vývoji. Medzi vytvorením rastlinných orgánov a ich transformáciou na opad je u ihličnanov dlhý časový odstup (Facelli a Picket 1991), ktorý nezávisí len na rýchlosti rastu, ale aj na rýchlosti výmeny ihličia. Životnosť smrekových ihlíc môže dosahovať až 12 rokov (Muukkonen a Lehtonen 2004). Tento časový odstup pravdepodobne koreluje s mierou odozvy cievnatých rastlín na zmenu podmienok mikrostanovišťa, vyvolanú kolonizáciou smreka. Zo začiatku je vegetácia otvorených plôch s trávnu vegetáciou v blízkosti rýchlo rastúcich jedincov smreka ovplyvnená redukciou dostupnosti svetla. Cievnaté rastliny spravidla nereagujú bezprostredne a ich odozva je druhovo špecifická. Aj v prípade, že sa svetelné podmienky ďalej nemenia, hrúbka vrstvy opadu postupne narastá v dôsledku trvalého prísunu opadu z korunovej vrstvy. Tento spojený účinok tienenia a hromadenia opadu kolonizujúcej dreviny bol pozorovaný v mnohých ekosystémoch (napr. Wearne a Morgan 2004) a zdá sa, že je najvýznamnejšou hnacou silou aj v sledovanom spoločenstve na Príslopoch.

Vplyv premennej *ihličie* bol ešte zvýraznený použitím hypotetického druhu s pokryvnosťou predstavujúcou plochu nepokrytú bylinnou vegetáciou vo viacrozmerných analýzach. Výsledky analýz s použitím hypotetického druhu s konštatnou minimálnou hodnotou pokryvnosti (0,1 %) pre všetky plôšky však poskytli podobné výsledky – premenná *ihličie* vysvetľovala niekoľkonásobne väčší podiel celkovej variance druhových dát než otvorenosť zápoja.

Kumulatívne vplyvy sukcesných zmien do určitej miery odrážajú aj indexy vplyvu drevín (*IP*). Okrem dostupnosti svetla vyjadrujú aj vplyv vertikálneho profilu vegetácie, potenciálnu schopnosť tvorby opadu a sekundárne vplyvy na teplotné pomery a pH resp. mikrobiologické

charakteristiky pôdy. *IP* patria k jednoducho merateľným premenným s vysokou informačnou hodnotou, možno ich teda odporúčať pre všeobecné používanie v štúdiu sukcesných procesov.

Chemizmus pôdy je vo všeobecnosti jedným z najdôležitejších faktorov ovplyvňujúcich štruktúru, produkciu biomasy, druhové zloženie a diverzitu rastlinných spoločenstiev (Janssens *et al.* 1998, Willems *et al.* 1993). V štúdiách vo veľkej mierke bol najvýraznejší vplyv zaznamenaný u pH, obsahu celkového dusíka a humusu (napr. Critchley *et al.* 2002). Naše údaje naznačujú, že počas pomerne krátkeho obdobia sukcesných zmien vyvolaných kolonizáciou smreka sa väčšina pôdnych parametrov zmenila len málo. Pôdne charakteristiky vykazovali malý vplyv na prízemnú vegetáciu, pri postupnom výbere premenných (*forward selection*) sa z nich ukázal významný len vplyv pH.

Zámena druhov počas sekundárnej sukcesie sleduje všeobecné trendy, ktoré sa potvrdili aj v našej štúdii. Expanzia drevín je podľa mnohých autorov (Blažková 1988, Blažková a Březina 2003, Bockerhoff *et al.* 2003, Prach a Pyšek 1994, Pavlů *et al.* 2005) sprevádzaná rýchlym ústupom heliofilných druhov a šírením vysokých tráv a tieňomilných druhov. V neskorších štádiách však pôvodne prevládajúce tieňomilné byliny a trávky ustupujú a dominovať začínajú machorasty. Viaceré druhy rodov *Brachythecium* a *Plagiomnium* sú považované za nejodolnejšie voči sukcesným zmenám a schopné prežívať až do najneskorších štádií (Blažková a Březina 2003).

Aj naša štúdia potvrdila osobitné postavenie klonálnych expanzívnych tráv a polokrov ako *Brachypodium pinnatum* a *Vaccinium myrtillus* v celom procese. Priestorové rozšírenie týchto druhov sa len slabo vzťahovalo k hlavnému gradientu prostredia, ktorý predstavuje tienenie a akumulácia ihličia, a vykazovalo skôr vzťah k schopnosti šírenia. Oba druhy tvoria veľké klonálne porasty a udržiavajú si dominantné postavenie aj v neskorších sukcesných štádiách. Možno to pripísať viacerým výhodným atribútom ako je vysoká potenciálna rastová rýchlosť, výška jedincov, relatívne vysoká tolerancia k zatieneniu resp. nižšie nároky na svetlo, dočasné uskladňovanie a následná remobilizácia dusíka v rizónoch (najmä u *Brachypodium pinnatum*; de Kroon a Bobbink 1997), horizontálne vyplňanie dostupného priestoru klonálnym rastom, či schopnosť znižovať klíčivosť semien konkurenčných druhov obsahom fenolických látok v rozkladajúcom sa opade (najmä u *Vaccinium* sp., Wardle *et al.* 1998).

7 Syntéza a závery

Smrek je na PrísloPOCH hnacím motorom sukcesie rastlinných spoločenstiev už od ukončenia pravidleného kosenia koncom päťdesiatych rokov a jednoznačne po úplnom ukončení obhospodarovania. Aj keď rozptyl semien prebieha na pomerne krátke vzdialenosti (vrchol rozptylovej krivky je v rozmedzí 0,5–2,1 m od plodiaceho stromu v závislosti na jeho výške), aj otvorené časti plochy vzdialené od bývalého lesného okraja sú dostatočne saturované semenami, a rekonštrukcia rozptylových pomerov naznačuje, že plocha bola saturovaná semenným dažďom aj na začiatku kolonizácie. Za limitujúce faktory pre prežívanie semenáčikov a juvenilných jedincov smreka možno považovať dostupnosť vhodných ník pre klíčenie (ako priaznivé sa ukázali najmä plôšky s vysokou pokryvnosťou machorastov) a pre juvenilné jedince nižších výškových tried aj konkurenciu vysokých tráv tvoriacich súvislé porasty a veľké množstvo opadu.

Dospelé jedince smreka sú náhodne priestorovo rozmiestnené, okrem najpokročilejších sukcesných štádií, kde majú naopak tendenciu k rovnomernému zastúpeniu v dôsledku vzájomnej konkurencie. Naopak juvenilné jedince vykazujú zreteľné vzájomné zhľukovanie. Z hľadiska príbuzenských vzťahov bola preukázaná tendencia potomstiev zhľukovať sa okolo materského

stromu. Príčinou sú jednak spomínané krátke rozptylové vzdialenosti semien, ale aj skutočnosť, že dospelé jedince smreka modifikujú mikroklimu a následne aj vegetáciu vo svojom bezprostrednom okolí, pričom mikroplošky s priaznivým druhovým zložením prízemnej vrstvy vznikajú vzhľadom na typický tvar koruny smreka v blízkosti obvodov korún. Medzi jednotlivými generáciami smreka tak existuje pozitívna spätná väzba, prítomnosť úspešných „kolonizátorov“ uľahčuje prežívanie ďalších semenáčikov v ich blízkosti.

Na sledovanej ploche sme identifikovali 13 vegetačných typov. Rozlíšili sme dva varianty ich vzájomnej následnosti v rámci sukcesnej série. Mezotrofný variant sukcesie predstavuje priamu postupnosť štádií od kosených lúk k ploche obsadenej smrekom, oligotrofný variant nastupuje po nepravidelnom pasení na bývalých kosených lúkach, na ktorých boli lúčne spoločenstvá zmenené na pasienky ešte pred opustením plochy. Oba varianty však vedú k rovnakej sukcesnej fáze (počiatok štádia prechodného smrekového lesa), v ktorej smrek úplne dominuje na stanovišti, kým bylinná a neskôr aj machová vegetácia sú úplne potlačené. Výskyt vegetačného typu s dominanciou bučínových podrastových druhov v hornej časti svahu, kde sa vysadený pás smreka začína rozpadávať, naznačuje následný vývoj ku klimaxovému štádiu, ktoré predstavuje jedľovo-bukový les.

Priestorové rozmiestnenie jednotlivých vegetačných typov je zákonité, priestorové vzťahy sú určené predovšetkým distribúciou a rastom smreka ako hlavnej kolonizujúcej dreviny, ktorá modifikuje rozhodujúce faktory prostredia (najmä mikroklimatické pomery a pôdnu vlhkosť) a ovplyvňuje prízemnú vrstvu svojím opadom. Druhým, paralelne pôsobiacim faktorom podmieňujúcim horizontálnu mozaikovitú vegetáciu, je uchytenie, šírenie a vzájomné konkurenčné vzťahy druhov v bylinnej etáži. Na otvorených plochách sa po znížení intenzity alebo absencii hospodárenia postupne presadzujú niektoré druhy expanzívnych tráv a kríčkov, najmä ovsica (*Avenula adsurgens*), mrvica (*Brachypodium pinnatum*), smlzy (*Calamagrostis arundinacea*, mimo transektu na narušených miestach aj *C. epigejos*), čučoriedka a miestami brusnica (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*). Úspešnosť týchto druhov je založená najmä na schopnosti rýchleho rastu a šírenia prostredníctvom podzemných výbežkov (prípadne tvorby mohutných trsov), na tvorbe veľkého množstva nadzemnej biomasy, v prípade *Brachypodium pinnatum* aj na efektívnej väzbe pôdneho dusíka, ako aj schopnosti kríčkov odolávať pastve v letnom období vďaka tvrdým listom alebo drevnatejším vetvám. Dokážu takmer úplne obsadiť dostupný priestor a postupne vytlačiť pôvodné lúčne a pasienkové druhy. Smrek sa však postupne presadzuje aj voči týmto druhom, keďže v mozaike vegetačných typov sa nájdu aj plošky vhodné pre jeho uchytenie a prežívanie. Viac voľných ník sa však vytvára ešte v období extenzívnej pastvy vďaka narušaniu a spásaniu mačiny. Po odrastení staršie jedince smreka postupne potláčajú expanzívne druhy postupným zatienením ich porastov a nahromadením vrstvy odumretého ihličia v okolí starších jedincov (svetlomilnejšia *Avenula adsurgens* ustupuje rýchlejšim tempom, kým polykormóny *Brachypodium pinnatum* a *Vaccinium* sp. prežívajú aj v zapojenejších sukcesných štádiách).

Z celej plochy je v súčasnosti 80 % pod korunami smreka a 49 % pokrýva holé smrekové ihličie. Pozostatky lúčnej vegetácie (typ *Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris*) resp. vegetácie pasienkov (typ *Antennaria dioica* – *Nardus stricta*) predstavujú už len zlomok celkovej plochy transektu. Migračný front smreka postupuje priemernou rýchlosťou cca 1,7 m za rok. Po prerušení kosenia sa teda približne za 50 rokov okraj lesa posunul o viac ako 80 m. Podľa komparácie historických leteckých snímok a vlastných nepublikovaných záznamov za posledné desaťročie však vieme, že rýchlosť zmien nie je v čase konštantná, ale postupne výrazne graduje (tak ako graduje rast stromov a rozrastanie klonálnych druhov v bylinnej vrstve).

Zostáva otvorenou otázkou, ako ďalej postupovať v prípade tejto a podobných plôch. Pokiaľ považujeme za žiadúci návrat lesa na tieto stanovištia, je zrejmé, že prirodzený proces ho dokáže

zabezpečiť v relatívne krátkom období bez akýchkoľvek ekonomických nákladov. Horná časť svahu je už v súčasnosti pokrytá zapojeným smrekovým porastom, ktorý sa pozdĺž bývalého lesného okraja začína rozpadávať. V zmladení sa smrek v tejto časti objavuje len výnimočne, prevláda v ňom buk a jedľa. Prirodzený vývoj teda smeruje k postupnej obnove pôvodného jedľobukového lesa.

V niektorých prípadoch nemá zmysel brániť sa takémuto vývoju. Plochy s pokryvnosťou smreka nad 60 % možno jednoznačne odporučiť na delimitáciu do lesného pôdneho fondu. Trávne porasty tu už stratili svoj pôvodný charakter, náklady na rekultiváciu sú v dnešných podmienkach nerealisticky vysoké, s ohľadom na malý záujem poľnohospodárov aj o podstatne menej zmenené plochy ich revitalizáciu vylučujú. Z hľadiska budúceho vývoja týchto porastov je však žiaduca pestovná podpora drevín klimaxového štádia, najmä buka, jedle a javora horského, ktoré zvýšia statickú a ekologickú stabilitu a znižujú pravdepodobnosť katastrofického rozpadu smrekového porastu. Pri prírode blízkom lesnom hospodárstve (ktoré by na území biosférickej rezervácie malo byť prioritným cieľom) by tieto dreviny mali prevládať v cieľovom drevinovom zložení. Samy však vykazujú podstatne menšiu schopnosť šíriť sa na voľnú plochu v porovnaní so smrekom. Protihľý južný svah na lokalite Príslopý je kolonizovaný borievkou a následne bukom. Rýchlosť šírenia buka a veľkosť vznikajúcich porastov je však výrazne menšia oproti smreku, ktorý obsadzuje severné svahy.

Napriek skutočnosti, že prirodzenou vegetáciou horských polôh CHKO-BR Poľana je les, trávnaté plochy sú neodmysliteľnou súčasťou krajinného obrazu Poľany. Zároveň predstavujú ohniská druhovej diverzity. Práve kosené lúky a extenzívne pasienky patria k druhovo najbohatším rastlinným spoločenstvám tejto oblasti (okolo 760 taxónov cievnatých rastlín, 90 vzácnych a ohrozených vrátane 32 chránených druhov, cf. Janišová *et al.* 2004). Ich udržanie však nie je možné bez permanentného obhospodarovania. Samotné odstraňovanie náletu drevín nie je postačujúcim opatrením. Dreviny, najmä borievka, sa vyznačujú výbornou regeneračnou schopnosťou, po výrube často vytvárajú viackmenné formy. Druhým problémom je expanzia vysokých tráv, ktoré vytláčajú ostatnú bylinnú vegetáciu. Lokalita v tomto prípade síce nestratí charakter trávinatej plochy, ale vysoká úroveň druhovej diverzity, ktorá je najcennejšou črtou travinobylinných spoločenstiev, sa stráca v podobnej miere ako pri kolonizácii drevinami. Pravidelné poľnohospodárske využívanie je teda jedinou cestou zachovanie ich hodnôt. Ak nebude existovať čisto ekonomický, utilitárny záujem poľnohospodárov o takéto plochy, ich udržanie do budúcnosti nie je reálne. Nádejou je finančná podpora z fondov Európskej únie pre Agroenvironmentálne programy, ktorá by mala kompenzovať doteraz stratovú poľnohospodársku výrobu na tejto odľahlej lokalite.

Jemná mozaika vegetačných typov na kolonizovanej ploche však napriek prechodnosti či dočasnosti môže byť aj sama o sebe predmetom záujmu a ochrany (viac ako 120 druhov rastlín v 13 vegetačných typoch). Druhovo najbohatšie spoločenstvá na Príslopoch, Majerovej a iných lokalitách CHKO-BR Poľana boli zaznamenané práve na rozhraní extenzívnych pasienkov a iniciálneho štádia sukcesie (diverzitu zvyšuje aj šírenie drevín – na Príslopoch sme zaznamenali 42 druhov stromov a krov). Samozrejme, tieto spoločenstvá nie je možné konzervovať. Bez ohľadu na to, či sa plocha ponechá na ďalší prirodzený vývoj, alebo či bude ľubovoľným spôsobom obhospodarovaná, postupne sa zmenia alebo zaniknú.

Podobná mozaika sa dá dlhodobo udržať len pri špecifickom mozaikovitom hospodárení v krajine, pri striedaní viacerých typov hospodárenia s rôznym stupňom intenzity. Pri extenzívnej pastve sa môžu udržať fragmenty druhovo bohatých iniciálnych sukcesných štádií, ktoré na niektorých miestach zaniknú, na iných sa nechajú vyvinúť. Hospodárenie na neďalekej Javorinke je jedným z príkladov, že je to možné.

Nič to nemení na skutočnosti, že tieto spoločenstvá predstavujú príklad schopnosti prírody navrátiť človekom pozmenené plochy do prirodzeného stavu. Podobne ako lesy obnovujúce sa po veterných a lykožrútových kalamitách v NP Šumava a Bavorský les, mohli by slúžiť ako demonštračný objekt, ani nie pre odbornú ako skôr pre laickú verejnosť. Možno by v budúcnosti napomohli vyhnúť sa takým sporom, aké sprevádzajú napríklad otázku ďalšieho osudu lesov Tatranského národného parku po veternej smršti z novembra 2004. Existujúci náučný chodník po objektoch CHKO-BR Poľana prechádza lokalitou Príslopy. Stálo by za úvahu venovať jednu z jeho zastávok problematike zarastania lúk a návratu lesa.

Podakovanie

Autori vysoko oceňujú pomoc H. Parobkovej pri zakladaní transektu a zbere materiálu a účasť M. Valachoviča, K. Hegedúsovej a I. Škodovej na zbere vegetačných dát. Analýzy obsahu minerálnych živín v pôde boli vykonané na Výskumnom ústave trávnych porastov a horského poľnohospodárstva v Banskej Bystrici.

Touto cestou tiež ďakujeme za cenné pripomienky oboch recenzentov. Takisto by sme chceli oceniť technickú a administratívnu podporu zo strany L. Pauleho a R. Midriaka pri riešení projektu.

Táto štúdia bola podporená grantom VEGA 1/0126/03. Štúdia sumarizuje výsledky, publikované v samostatných článkoch v časopisoch *Polish Journal of Ecology*, *Plant Ecology* a *Annales Botanici Fennici*.

8 Literatúra

- Aikio, S., Väre, H., Strömmer, R., 2000: Soil microbial activity and biomass in the primary succession of a dry heath forest. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 1091–1100.
- Alef, K., 1991: Methodenhandbuch Bodenmikrobiologie. Aktivitäten, Biomasse, Differenzierung. Ecomed, Landsberg, 284 pp.
- Asselin, H., Fortin, M.J., Bergeron, Y., 2001: Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest. *Forest Ecology and Management* 140: 29–37.
- Austerlitz, F., Garnier-Gere, P.H., 2003: Modelling the impact of colonisation on genetic diversity and differentiation of forest trees: interaction of life cycle, pollen flow and seed long-distance dispersal. *Heredity* 90: 282–290.
- Austerlitz, F., Mariette, S., Machon, N., Gouyon, P.-H., Godelle, B., 2000: Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. *Genetics* 154: 1309–1321.
- Barkman, J. J., Doing, H., Segal, S., 1964: Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta Botanica Neerlandica* 13: 394–419.
- Bartha S., Campetella, G., Canullo, R., Bódis, J., Mucina, L., 2004: On the importance of fine-scale spatial complexity in vegetation restoration studies. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30: 101–116.
- Bazzaz F.A., 1996: Plants in Changing Environments Linking Physiological, Population and Community Ecology. University Press, Cambridge.
- Berendse, F., 1998: Effects of dominant plant species on soils during succession on nutrient-poor ecosystems. *Biochemistry* 42: 73–88.
- Berg, E.E., Hamrick, J.L., 1995: Fine-scale genetic structure of a Turkey oak forest. *Evolution* 49: 110–120.
- Bergelson, J., 1993: Details of local dispersion improve the fit of neighborhood competition models. *Oecologia* 95 (2): 299–302.
- Blažková, D., 1988: Sukcesion der Borstgrasbestände in der Ostslowakei durch Überwachsen mit Gehölzen. *Preslia* 60: 127–132.

- Blažková, D., 1996: Zum Verhalten der Gräser bei Veränderungen der Wiesenbewirtschaftung. *Zpravodaj České Botanické Společnosti, Praha* 31(Materiály 13): 55–56.
- Blažková, D., Březina, S., 2003: Secondary succession on abandoned „poloniny“ meadows, Bukovské vrchy Mts., Eastern Carpathians, Slovakia. *Thaiszia – Journal of Botany* 13: 159–207.
- Bodziarczyk, J., Michalcewicz, J., Szwagrzyk, J., 1999: Secondary forest succession in abandoned glades of the Pieniny National Park. *Polish Journal of Ecology* 47: 175–189.
- Bormann, B.T., Sidle, R.C., 1990: Changes in productivity and distribution of nutrients in a chronosequence at Glacier Bay National-Park, Alaska. *Journal of Ecology* 78 (3): 561–578.
- Braun-Blanquet, J., 1964: Pflanzensoziologie. Springer-Verlag, Wien, 865 pp.
- Brockerhoff, E.G., Ecroyd, C.E., Leckie, A.C., Kimberley, M.O., 2003: Diversity and succession of adventive and indigenous vascular understory plants *Pinus radiata* plantation forests in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 185: 307–326.
- Brown, J.R., Archer, S., 1999: Shrub invasion of grassland: Recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology* 80(7): 2385–2396.
- Bruehlheide, H., 2000: A new measure of fidelity and its application to defining species groups. *Journal of Vegetation Science* 11: 167–178.
- Burczyk, J., Lewandowski, A., Chalupka, W., 2004: Local pollen dispersal and distant gene flow in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Forest Ecology and Management* 197(1–3): 39–48.
- Camarero, J.J., Gutierrez, E., Fortin, M.J., Ribbens, E., 2005: Spatial patterns of tree recruitment in a relict population of *Pinus uncinata*: forest expansion through stratified diffusion. *Journal of Biogeography* 32: 1979–1992.
- Canham, C.D., 1989: Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70(3): 548–550.
- Carson, W.P., Peterson, C.J., 1990: The role of litter in an oldfield community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia* 85: 8–13.
- Caspersen, J.P., Saprunoff, M., 2005: Seedling recruitment in a northern temperate forest: the relative importance of supply and establishment limitation. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 978–989.
- Clark, J. S., 1998: Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist* 152: 204–224.
- Clark, J.S., Lewis, M., Horvath, L., 2001: Invasion by extremes: Population spread with variation in dispersal and reproduction. *American Naturalist* 157: 537–554.
- Clark, J. S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., HilleRisLambers, J., 1999: Seed dispersal near and far: generalized patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475–1494.
- Comps, B., Gömöry, D., Letouzey, J., Thiébaud, B., Petit, R.J., 2001: Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics* 157(1): 389–397.
- Connell, J.H., Slayter, R.O., 1977: Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability. *American Naturalist* 111: 1119–1144.
- Cornelissen, J.H.C., 1996: An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 573–582.
- Cornelissen, J.H.C., Thompson, K., 1997: Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist* 135: 109–114.
- Critchley, C.R.N., Chamber, B.J., Fowbert, J.A., Sanderson, R.A., Bhogal, A., Rose, S.C., 2002: Association between lowland grassland plant communities and soil properties. *Biological Conservation* 105: 199–215.
- Davis, M.A., Bier, L., Bushelle, E., Diegel, C., Johnson, A., Kujala, B., 2005: Non-indigenous grasses impede woody succession. *Plant Ecology* 178: 249–264.
- Davis, M.B., Shaw, R.G., 2001: Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292: 673–679.

- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T., Muermann, C., 1999: Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology* 145: 341–350.
- de Kovel, C.G.F., van Mierlo, E.M., Wilms, Y.J.O., Berendse, F., 2000: Carbon and nitrogen in soil and vegetation at sites differing in successional age. *Plant Ecology* 149: 43–50.
- de Kroon, H., Bobbink, R. 1997: Clonal plant dominance under elevated nitrogen deposition, with special reference to *Brachypodium pinnatum* in chalk grassland. In: de Kroon, H., van Groenendael, J. (eds.): *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden, p. 359–379.
- De Steven, D., 1991: Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession. seedling emergence. *Ecology* 72: 1066–1075.
- Dickie, I.A., Reich, P.B., 2005: Ectomycorrhizal fungal communities at forest edges. *Journal of Ecology* 93: 244–255.
- Dovčiak, M., Frelich, L.E., Reich, P.B., 2001: Discordance in spatial patterns of white pine (*Pinus strobus*) size-classes in a patchy near-boreal forest. *Journal of Ecology* 89 280–291.
- Dovčiak, M., Frelich, L.E., Reich, P.B., 2005: Pathways in old-field succession to white pine: seed rain, shade, and climate effects. *Ecological Monographs* 75: 363–378.
- Dovčiak, M., Reich, P.B., Frelich, L.E., 2003: Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1892–1904.
- Dražil, T., Šeffler, J., Stanová, V., Leskovjanská, A., 1998: Tvorba plánov starostlivosti o lúčne a pasienkové ekosystémy v Národnom parku Slovenský raj na príklade modelového územia Kopanec – Javorina. In: Križová, E., Ujházy, K. (eds.): *Sekundárna sukcesia II*. Technická univerzita vo Zvolene, Zvolen, p. 35–42.
- Dublan, L., Jánošová, J., 1991: Geologická stavba kaldery Poľany. *Stredné Slovensko, Banská Bystrica* 10: 19–38.
- Dutoit, T., 1996: Dynamique et gestion des pelouses calcaires de Haute-Normandie. Publications de l'Université de Rouen, Rouen, 20 pp.
- Egler, F.E. 1954: Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4: 412–417.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa (second edition). *Scripta Geobotanica* 18: 1–258.
- Englund, E., Sparks, A., 1991: Geo-EAS 1.2.1. Geostatistical Environmental Assessment Software. User's Guide. U.S. Environmental Protection Agency, Las Vegas.
- Ennos, R.A., 1994: Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity* 72: 250–259.
- Epperson, B.K., Li, T.Q., 1996: Measurement of genetic structure within populations using Moran's spatial autocorrelation statistics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93(19): 10528–10532.
- Escudero, A., Iriondo, J.M., Torres, M.E., 2003: Spatial analysis of genetic diversity as a tool for plant conservation. *Biological Conservation* 113(3): 351–365.
- ESRI, 2002: ArcViewGIS. ESRI, Redlands.
- Facelli, J.M., Pickett, S.T.A., 1991: Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1–32.
- Faliński, J.B., 1998: Dioecious woody species (*Juniperus communis*, *Populus tremula*, *Salix* sp. div.) in the secondary succession and regeneration. *Phytocoenosis* 10 (*Supplementum Cartographiae Geobotanicae* 8): 1–156.
- Finegan, B. 1984: Forest Succession. *Nature* 312: 109–113.
- Franklin, R.B., Mills, A.L., 2003: Multi-scale variation in spatial heterogeneity for microbial community structure in an eastern Virginia agricultural field. *FEMS Microbiology Ecology* 44: 335–346.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P., 1999: Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs.

- Users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook. 36 pp.
- Frelich, L.E., Machado, J.-L., Reich, P.B., 2003: Fine-scale environmental variation and structure of understorey plant communities in two old-growth pine forests. *Journal of Ecology* 91: 283–293.
- Futák, J., 1966: Fytogeografické členenie. In: Futák J. (ed.): Flóra Slovenska I, Vydavateľstvo SAV, Bratislava, pp. 535 – 538.
- Geburek, T., 1993: Analysis of genetic architecture of forest stands inferred from spatial autocorrelations. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 164(8): 137–143.
- Glenn-Lewin, D., van der Maarel, E., 1992: Patterns and processes of vegetation dynamics. In D. Glenn-Lewin, R.K. Peet, T.T. Veblen (eds.), *Plant Succession: Theory and Predictions*. Chapman & Hall, London, p. 11–59.
- Gömöry, D., Fabrika, M., Chudý, F., Paule, L., 2006: Development of genetic structures in a Norway spruce (*Picea abies* Karst.) population colonizing the abandoned agricultural land: a look back and a look ahead. *Polish Journal of Ecology* 54(1): 127–136.
- Gömöry, D., Paule, L., 2001: Spatial structure and mating system in a wild cherry (*Prunus avium* [L.] Moench.) population. *Biológia (Bratislava)* 56(1): 117–123.
- Gömöry D., Schmidtová J., 2004: Simulation study of the development of spatial genetic structure at the local scale during the colonization process. I. Spatial autocorrelations. *Acta Facultatis Forestalis Zvolen* 46: 37–50.
- Gömöry D., Schmidtová J., 2005: Simulation study of the development of spatial genetic structure at the local scale during the colonization process. II. Relatedness. *Folia Oecologica* 31(2): 73–82.
- Goovaerts, P., 1998: Geostatistical tools for characterizing the spatial variability of microbiological and physico-chemical soil properties. *Biology and Fertility of Soils* 27: 315–334.
- Gower, J.C., 1966: Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 325–338.
- Graham, R.C., Ervin, J.O., Wood, H.B., 1995: Aggregate stability under oak and pine after four decades of soil development. *Soil Science Society of America Journal* 59: 1740–1744.
- Gratzer, G., Raib, P.B., 2004: Density-dependent mortality versus spatial segregation in early life stages of *Abies densa* and *Rhododendron hodgsonii* in Central Bhutan. *Forest Ecology and Management* 192: 143–159.
- Greene, D.F., Johnson, E.A., 1989: A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* 70: 339–347.
- Greene, D.F., Johnson, E.A., 1994: Estimating the mean annual seed production of trees. *Ecology* 75: 642–647.
- Greene, D.F., Johnson, E.A., 1996: Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology* 77: 595–609.
- Greene, D.F., Johnson, E.A., 2000: Tree recruitment from burn edges. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1264–1274.
- Greene, D.F., Canham, C.D., Coates K.D., LePage, P.T., 2004: An evaluation of alternative dispersal functions for trees. *Journal of Ecology* 92: 758–766.
- Griffiths, R., Madritch, M., Swanson, A., 2005: Conifer invasion of forest meadows transforms soil characteristics in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management* 208: 347–358.
- Grime, J.P., 1979: *Plant Strategies and Vegetation Processes*. J. Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto. 222 pp.
- Grubb, P.J., 1977: The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107–145.
- Haase, P., 1993: Genetic variation, gene flow, and the “founder effect” in pioneer populations of *Nothofagus menziesii* (Fagaceae), South Island, New Zealand. *Journal of Biogeography* 20: 79–85.
- 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: 572–582.

- Haase, P., 2001: Can isotropy vs anisotropy in the spatial association of plant species reveal physical vs abiotic facilitation? *Journal of Vegetation Science* 12: 127–136.
- Hadač, E., Andersová, J., Klescht, V., 1988: Vegetace polonin v Bukovských vrších na sv. Slovensku. *Preslia* 60: 321–338.
- Halaj J., Grék J., Pánek F., Petráš R., Rehák J., 1987: Rastové tabuľky hlavných drevín ČSSR. *Príroda*, Bratislava, 362 pp.
- Hanssen, K.H., 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management* 180(1–3): 199–213.
- Hardy, O.J., Vekemans, X., 1999: Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. *Heredity* 83: 145–154.
- Harmer, R., Peterken, G., Kerr, G., Poulton, P., 2001: Vegetation changes during 100 years of development of two secondary woodlands on abandoned arable land. *Biological Conservation* 101: 291–304.
- Hardy, O.J., Vekemans X., 2002: SPAGeDi : a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* 2: 618–620.
- Haubensak, K.A., Parker, I.M., 2004: Soil changes accompanying invasion of the exotic shrub *Cytisus scoparius* in glacial outwash prairies of western Washington [USA]. *Plant Ecology* 175(1): 71–79.
- He, F.L., Duncan, R.P., 2000: Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology* 88(4): 676–688.
- Heil, G.W., VanDeursen, W.P.A., 1996: Searching for patterns and processes: Modelling of vegetation dynamics with Geographical Information Systems and Remote Sensing. *Acta Botanica Neerlandica* 45(4): 543–556.
- Hennekens, S.M., 1996a: TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data (User's guide). IBN-DLO, Wageningen et University of Lancaster, Lancaster, 52 pp.
- Hennekens, S.M., 1996b: MEGATAB a visual editor for phytosociological tables (version 1.0). Gielsen & Geurts, Ulft, 10 pp.
- Higgins, S.I., Bond, W.J., Trollope, W.S.W., 2000: Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology* 88: 213–229.
- Hill, M.O., 1973: Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427–432.
- Hill, M.O., 1979: TWINSpan. A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, 52 pp.
- Houle, G., 1995: Seed dispersal and seedling recruitment: The missing link(s). *Écoscience* 2: 238–244.
- Houle, G., 1998: Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula aleghanensis*: Spatial inconsistency in time. *Ecology* 79: 807–818.
- Hraško, J., Linkeš, V., Šurina, B., 1980: Pôdne typy. In: Mazúr, E. (ed.): Atlas SSR. SAV a SÚGK, Bratislava, p. 70–71.
- Hrivnák, R., Ujházy, K., 2005: Changes of the mountain grassland vegetation after abandonment and colonization by Norway spruce. *Ekológia (Bratislava)* 31(2): 231–253.
- Chaziev, F.Kh., 1976: Enzymatic Soil Activity. Metodicheskoe Posob'e, Moskva. 262 pp.
- Chenu, C., Stotzky, G., 2002: Interactions between microorganisms and soil particles: An overview. In: Huang, P.M., Bollag J.-M., Senesi, N. (eds.): Interactions between Soil Particles and Microorganisms. J. Wiley & Sons, Chichester, p. 3–40.
- Jackson, R.B., Caldwell, M.M., 1993: Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology* 81: 683–692.
- Janišová, M., Ujházy, K., Uhliarová, E., Rajtarová, N., 2004: Aktuálna flóra nelesných spoločenstiev Chránenej krajiny oblasti Poľana – zhodnotenie početnosti výskytu taxónov vyšších rastlín (Contemporary flora of grassland communities in the Protected Landscape Area Poľana – evaluation of vascular plants frequency). *Bulletin Slovenskej Botanickéj Spoločnosti, Bratislava Suppl.* 10: 140–144.

- Janssens, F., Peeters, A., Tallowin, J.R.B., Bakker, J.P., Bekker, R.M., Fillat, F., Oomes, M.J.M., 1998: Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil* 202: 69–78.
- Jeltsch, F., Weber, G.E. Grimm, V., 2000: Ecological buffering mechanisms in savannas: a unifying theory of long-term tree grass coexistence. *Plant Ecology* 161: 161–171.
- Jeník, J., 1983: Succession on the Polonina Balds in the Western Bieszczady, the Eastern Carpatians. *Tuexenia* 3: 207–216.
- Kliment, J., 1994: Die *Polygono-Trisetion* Gesellschaften in der Slowakei. *Preslia* 66: 133–149.
- Kliment, J., 1997: Two new associations from the alliance *Calamagrostion villosae*. *Bulletin Slovenskej Botanickej Spoločnosti, Bratislava* 19: 136–148.
- Kliment, J., 2000: Vegetácia horských lúk NPR Čergovský Minčol. *Ochrana prírody* 18: 55–66.
- Knowles, P., 1991: Spatial genetic structure within 2 natural stands of black spruce (*Picea mariana* (Mill) BSP). *Silvae Genetica* 40(1): 13–19.
- Knowles, P., Perry, D.J., Foster, H.A., 1992: Spatial genetic structure in 2 tamarack [*Larix laricina* (Du Roi) Koch] populations with differing establishment histories. *Evolution* 46(2): 572–576.
- Kochy, M., Wilson, S.D., 2000: Competitive effects of shrubs and grasses in prairie. *Oikos* 91(2): 385–395.
- Korpeľ, Š., 1995: Die Urwälder der Westkarpaten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart – Jena – New York, 310 pp.
- Krahulec, F. (ed.), 1996: Meadows of the Krkonoše Mts: Plant communities and their dynamics. *Opera Concorctica* 33: 3–250.
- Križová, E., 1995: Sekundárna sukcesia na opustených lúkach a pastvinách v Hrochotskej doline – Kyslinky (Poľana). In: Križová, E., Ujházy, K. (eds.): Sekundárna sukcesia. Lesoprojekt, Zvolen, p. 95–103.
- Križová, E., Nič, J., Ujházy, K., 1997: Floristický a fytocenologický výskum vybraných ekosystémov BR Poľana. In: Midriak, R. (ed.): Racionálne využívanie a obhospodarovanie CHKO-BR Poľana. Zborník z odborného seminára. TU vo Zvolene, Zvolen, p. 163–168.
- Križová, E., Ujházy, K., 1997: Sukcesné série na opustených lúkach a pasienkoch Poľany. In: Križová, E., Kodrík, J. (eds.): Les – Drevo – Životné prostredie 1997 (sekcia Ekológia lesa a jeho integrovaná ochrana). Technická univerzita vo Zvolene, Zvolen, p. 121–129.
- Kuchnicka, E., 1998: Secondary succession of woody plants into selected glades in The Pieniny National Park (Polish Western Carpathians). 6: 19–26.
- Kuiters, A.T., Slim, P.A., 2003: Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. *Forest Ecology and Management* 181: 239–251.
- Kupferschmid, A.D., Bugmann, H., 2005: Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management* 205: 251–265.
- Kuuluvainen, T., Pukkala, T., 1989: Effect of Scots pine seed trees on the density of ground vegetation and tree seedlings. *Silva Fennica* 23: 159–167.
- Kühlmann, S., Heikkinen, J., Särkkä, A., Hjorth, U., 2001: Relating abundance of ground vegetation species and tree patterns using ecological field theory. In: Rennolls, K. (ed.): Proceedings of the IUFRO 4.11 Conference: Forest Biometry, Modelling and Information Science. University of Greenwich, Greenwich, 12 pp.
- Ladd, J.N., 1978: Origin and range of enzymes in soil. In: Burns, R.G. (ed.): Soil Enzymes. Academic Press, London, New York, San Francisco, p. 51–93.
- Lagercrantz, U., Ryman, N., Stahl, G., 1988: Protein loci in diploid tissue of Norway spruce (*Picea abies* K) – description and interpretation of electrophoretic variability patterns. *Hereditas* 108 (2): 149–158.
- Lavorel, S., Gardner, R.H., O'Neill, R.V., 1995: Dispersal of annual plants in hierarchically structured landscapes. *Landscape Ecology* 10(5): 277–289.
- Lavorel, S., O'Neill, R.V., Gardner, R.H., 1994: Spatiotemporal dispersal strategies and annual plant-species coexistence in a structured landscape. *Oikos* 71(1): 75–88.

- Le Corre, V., Kremer, A., 1998: Cumulative effects of founding events during colonisation on genetic diversity and differentiation in an island and stepping-stone model. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 495–512.
- Ledig, F. T., 2000: Founder effects and the genetic structure of Coulter pine. *Journal of Heredity* 91: 307–315.
- Leibundgut, H., 1982: Europäische Urwälder der Bergstufe. Haupt, Bern – Stuttgart, 308 pp.
- Leonardi, S., Menozzi, P., 1996: Spatial structure of genetic variability in natural stands of *Fagus sylvatica* L (beech) in Italy. *Heredity* 77: 359–368.
- LePage, P.T., Canham, C.D., Coates, K.D., Bartemucci, P., 2000: Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 415–427.
- Lett, M.S., Knapp, A.K., 2003: Consequences of shrub expansion in mesic grassland: Resource alternations and graminoid responses. *Journal of Vegetation Science* 14: 487–496.
- Li, X.D., Wilson, S.D., 1998: Facilitation among woody plants establishing in an old field. *Ecology* 79: 2694–2705.
- Loiselle, B.A., Sork, V.L., Nason, J., Graham, C., 1995: Spatial genetic-structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82(11): 1420–1425.
- Longauer, R., Gömöry, D., Paule, L., Karnosky, D.F., Maňková, B., Müller-Starck, G., Percy, K., Szaro, R., 2001: Selection effects of air pollution to gene pools of Norway spruce, European silver fir and European beech. *Environmental Pollution* 115(3): 405–411.
- MacArthur, R.H., Wilson E.O., 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, 224 pp.
- Magee, T.K., Antos, J.A., 1992: Tree invasion into a mountain-top meadow in the Oregon Coast Range, USA. *Journal of Vegetation Science* 3: 485–494.
- Marhold, K., Hindák, F. (eds.), 1998: Zoznam nižších a vyšších rastlín Slovenska. Veda, Bratislava, 687 pp.
- Mariette, S., Lefranc, M., Legrand, P., Taneyhill, D., Frascaria-Lacoste, N., Machon, N. 1997: Genetic variability in wild cherry populations in France. Effects of colonizing processes. *Theoretical and Applied Genetics* 94: 904–908.
- Mazia, N., Chaneton, E.J., Ghera, C.M., León, R.J.C., 2001: Limits to tree species invasion and forest plant communities. *Oecologia* 128: 594–602.
- Mazúr, E., Lukniš, M., 1980: Geomorfologické jednotky. In: Mazúr, E. (ed.): Atlas SSR. SAV a SÚGK, Bratislava, p. 54–55.
- McCarron, J.K., Knapp, A., Blair, J.M., 2003: Soil C and N responses to woody plant expansion in a mesic grassland. *Plant and Soil* 257(1): 183–192.
- McGaughey, R.J., 1997: Visualizing forest stand dynamics using the stand visualization system. *American Society for Photogrammetry and Remote Sensing* 4:248–257.
- McKinley, D.C., Van Auken, O.W., 2005. Influence of interacting factors on the growth and mortality of *Juniperus* seedlings. *American Midland Naturalist* 154: 320–330.
- McLean, M.A., Huhta, V., 2002: Microfungal community structure in anthropogenic birch stands in central Finland. *Biology and Fertility of Soils* 35: 1–12.
- McLaren, B.E., Janke, R.A., 1996: Seedbed and canopy cover effects on balsam fir seedling establishment in Isle Royale National Park. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 782–793.
- Miadok, D., 1976: Borstgras-Bestände der Jasenina-Berggruppe. *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comeniae, Botanica, Bratislava* 24: 173–175.
- Miadok, D., 1983: Svahové pasienky Klenovských vrchov a južnej časti Balockých vrchov. *Biológia, Bratislava* 38: 67–73.
- Miadok, D., 1985: Weideplätze der Hanglagen in den Bergen Malinské vrchy (Slovenské rudohorie – Slowakisches Erzgebirge). *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comeniae, Botanica, Bratislava* 32: 91–97.
- Míchal, I., 1992: Ecological Stability. Veronica, Brno, 243 pp.

- Miles, J., 1979: Vegetation Dynamics. Chapman & Hall, London.
- Milne, B.T., Johnson, A.R., Keitt, T.H., Hatfield, C.A., David, J., Hraber, P.T., 1996: Detection of critical densities associated with Piñon-Juniper woodland ecotones. *Ecology* 77: 805–821.
- Moeur, M., 1997: Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla* – *Thuja plicata* forests. *Forest Ecology and Management* 94(1–3): 175–186
- Moravec, J. (ed.), 1994: Phytosociology (Vegetation Theory). Acedemia, Praha, 403 pp.
- Mucina, L., Maglocký, Š. (eds.), 1985: A list of vegetation units of Slovakia. *Documents phytosociologiques, Camerino* 9: 175–220.
- Muona O., Yazdani R., Lindqvist G., 1987: Analysis of linkage in *Picea abies*. *Hereditas* 106: 31–36.
- Muukkonen, P., Lehtonen, A., 2004: Needle and branch biomass turnover rates of Norway spruce (*Picea abies*). *Canadian Journal of Forest Research* 34(12): 2517–2527.
- Muys, B., Lust, N., Granval, P., 1992: Effects of grassland afforestation with different tree species on earthworm communities, litter decomposition and nutrient status. *Soil Biology and Biochemistry* 24: 1459–1466.
- Oddou-Muratorio, S., Petit, R.J., Le Guerroue, B., Guesnet, D., Demesure, B., 2001: Pollen- versus seed-mediated gene flow in a scattered forest tree species. *Evolution*, 55(6): 1123–1135.
- Oline, D.K., Grant, M.C., 2002: Scaling patterns of biomass and soil properties: an empirical analysis. *Landscape Ecology* 17: 13–26.
- Otto, H.J., 1998: Écologie forestière. Institut pour le Développement Forestier, Paris, 397 pp.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander, J.A., 1993: Forest models defined by field-measurements. 1. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research* 23(10): 1980–1988.
- Pagès, J.-P., Pache, G., Joud, D., Magnan, N., Michalet, R., 2003: Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps. *Ecology* 84: 2741–2750.
- Pannatier, Y., 1996: VARIOWIN: Software for Spatial Data Analysis in 2D. Springer-Verlag, New York.
- Pavlu, V., Hejzman, M., Pavlu, L., Gaisler, J., Nežerková, P., Andaluz, M.A., 2005: Vegetation changes afters cessation of grazing management in the Jizerské Mountains (Czech Republic). *Annali Botanici Fennici* 42: 343–349.
- Peet, R.K., 1992: Community structure and ecosystem properties. In: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T. (eds.): Plant Succession: Theory and Prediction. Chapman and Hall, London, p. 105–151.
- Peltzer, D.A., Kochy, M., 2001: Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology* 89(4): 519–527.
- Pennanen, T., Liski, J., Bååth, E., Kitunen, V., Uotila, J., Westman, C.J., Fritze, H., 1999: Structure of the microbial communities in coniferous forest soils in relation to site fertility and stand development stage. *Microbial Ecology* 38: 168–179.
- Perez-Chacon, E., Vabre, J., 1985: Friches et enrichissements de la moyenne montagne ariégeoise (Pyrénées Françaises) une dynamique socio-écologique: l'exemple du Brachypode. Thèse, Université Toulouse, Toulouse, 321 pp.
- Peterson, C.J., Squiers, E.R., 1995: An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an aspen white-pine forest. *Journal of Ecology* 83(5): 847–855.
- Petit, R.J., Pineau, E., Demesure, B., Bacilieri, R., Ducousso, A., Kremer, A., 1997: Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94(18): 9996–10001.
- Phillips, J.D., Marion, D.A., 2004: Pedological memory in forest soil development. *Forest Ecology and Management* 188: 363–380.
- Prach, K., 1985: Succession of vegetation in abandoned fields in Finland. *Annali Botanici Fennici* 22: 307–314.
- Prach, K., 1989: Primary Forest Succession in Sand Dune Areas The Veluwe, Central Netherlands. “De Dorschkamp” Research Institute for Forestry and Landscape Planning, Wageningen.
- Prach, K., 1990: Dominant species exchange and the rate of succession. *Preslia* 62: 199–204.

- Prach, K., 1993: Vegetation changes in a wet meadow complex, South Bohemia, Czech Republic. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 28: 1–13.
- Prach, K., Lepš, J., Michálek, J., 1996: Establishment of *Picea abies* seedlings in a Central European mountain grassland: An experimental study. *Journal of Vegetation Science* 7: 681–684.
- Prach, K., Pyšek, P., 1994: Clonal plants – what is their role in succession? *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29: 307–320.
- Prach, K., Pyšek, P., 2001: Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: experience from Central Europe. *Ecological Engineering* 17(1): 55–62.
- Prach, K., Pyšek, P., Šmilauer, P., 1999: Prediction of vegetation succession in human-disturbed habitats using an expert system. *Restoration Ecology* 7(1): 15–23.
- Prévosto, B., Hill, D.R.C., Coquillard, P., 2003: Individual based modelling of *Pinus sylvestris* invasion after grazing abandonment in the French Massif Central. *Plant Ecology* 168: 121–137.
- Rameau, J.C., 1991: Les grands modèles de dynamique linéaire forestière observables en France. Liens avec les phénomènes cycliques. In: Colloques Phytosociologiques XX Phytodynamique et historique des forêts. Bailleul, p. 241–272.
- Raunkiaer, C., 1937: Plant Life Forms. Clarendon Press, Oxford.
- Regal, V., 1953: Fodder and Weed Grasses. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 290 pp.
- Reyment, R.A., Jöreskog, K.G., 1997: Applied factor analysis in the natural sciences. Cambridge University Press, Cambridge, 383 pp.
- Ribbens, E., Silander, J.A., Pacala, S.W., 1994: Seedling recruitment in forests: Calibrations models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75: 1794–1806.
- Riege, D.A., Del Moral, R., 2004: Differential tree colonization of old fields in a temperate rain forest. *American Midland Naturalist* 151: 251–264.
- Richardson, D.M., Bond, W.J., 1991: Determinants of plant-distribution – evidence from pine invasions. *American Naturalist* 137(5): 639–668.
- Richelot, G., 1997: Transformations des paysages végétaux de montagne et modifications des sols au niveau des écotones herbacés, l'exemple de la commune d'Aussois. Mémoire de MST, Université de Savoie, CEMAGREF, Grenoble, 56 pp.
- Ripley, B.D., 1976: The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13: 255–266.
- Rogers, D.L., Millar, C.I., Westfall, R.D., 1999: Fine-scale genetic structure of whitebark pine (*Pinus albicaulis*): associations with watershed and growth form. *Evolution* 53(1): 74–90.
- Ružicková, H., 1991: Rastlinné spoločenstvá lúk a pasienkov Zamaguria– významný podklad pre krajinnoekologické hodnotenie územia. *Biológia, Bratislava* 49: 839–849.
- Saetre, P., 1999: Spatial patterns of ground vegetation, soil microbial biomass and activity in a mixed spruce-birch stand. *Ecography* 22: 183–192.
- Said, S., Gégout, J.C., 2000: Using the age of the oldest woody specimen for studying post-pasture successions in Corsica (Mediterranean island). *Acta Oecologica* 21(3): 193–201.
- SAS, 1988: SAS/STAT® User's Guide, Release 6.03 Edition. SAS Institute, Cary, NC. 1028 pp.
- Sato, H., Hiura, T., 1998: Estimation of overlapping seed shadows in a northern mixed forest. *Forest Ecology and Management* 104: 69–76.
- Schnabel, A., Hamrick, J.L., 1995: Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L. – the scale and pattern of pollen gene flow. *Evolution* 49: 921–931.
- Shigesada, N., Kawasaki, K., Takeda, Y., 1995: Modeling stratified diffusion in biological invasions. *American Naturalist* 146(2): 229–251.
- Shimatani, K., 2004: Spatial molecular ecological models for genotyped adults and offspring. *Ecological Modelling* 174(4): 401–410.
- Siemann, E., Rogers, W.E., 2003: Changes in light and nitrogen availability trees may indirectly facilitate tree invasions. *Journal of Ecology* 91: 923–931.
- Smouse, P.E., Long, J.C., Sokal, R.R., 1986: Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology* 35: 727–732.

- Smouse, P.E., Peakall, R., 1999: Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. *Heredity* 82: 561–573.
- Smith, R., Olff, H., 1998: Woody species colonisation in relation to habitat productivity. *Plant Ecology* 139: 203–209.
- Stephan, A., Meyer, A.H., Schmid, B., 2000: Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 88: 988–998.
- Stoyan, H., De-Polli, H., Böhm, S., Robertson, G.P., Paul, E.A., 2000: Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale. *Plant and Soil* 222: 203–214.
- Svoboda, P., 1939: Lesy Liptovských Tater. Suptimbus societatis – Klub mladých botaniků v Praze, Praha, 164 pp.
- Šmarda, J., 1961: Druhotné rastlinné spoločenstvá vo Vysokých Tatrách. *Vysoké Tatry* 1959: 77–88.
- Tarábek, K., 1980: Klimatickogeografické typy. In: Mazúr, E. (ed.): Atlas SSR. SAV a SÚGK, Bratislava, p. 54.
- ter Braak, C.J.F., Prentice, I.C., 1988: A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* 18: 271–317.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 1998: CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination (version 4). Centre of Biometry, Wageningen, 353 pp.
- Tichý, L., 2002: JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451–453.
- Tilman D., 1985: The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125(6): 827–852.
- Tilman, D. 1988: Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Turner, M.E., Stephens, J.C. Anderson, W.W., 1982: Homozygosity and patch structure in plant populations as a result of nearest-neighbor pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 79: 203–207.
- Tyurin, I.V., 1951: Contribution to the analytical methods for comparative studies of soil humus. *Trudy Pochvennogo Instituta im. Dokuchaeva* 38: 5–21.
- Uhliarová, E., Ujházy, K., Krajčovič, V., 2000: Secondary succession in grasslands of the Poľana volcanic mountain range in Central Slovakia. In: Feriančíková, D., Gáborík, N., Ondrášek, L., Uhliarová, E., Zimková, M. (eds.): Grassland Ecology V. VÚTPHP, Banská Bystrica, p. 219–227.
- Ujházy, K., 1995: Sledovanie sekundárnej sukcesie so zameraním na drevinnú zložku –metodika. In: Križová, E., Ujházy, K. (eds.): Sekundárna sukcesia. Lesoprojekt, Zvolen, p. 83–93.
- Ujházy, K. 1998: Sekundárna sukcesia na opustených lúkach a pasienkoch. In: Sláviková, D., Slávik, D. (eds): Ochrana biodiverzity a obhospodarovanie trvalých trávnych porastov CHKO-BR Poľana 2. IUCN Slovensko, Bratislava, p. 62–64.
- Ujházy, K., 2001: Sekundárna sukcesia na opustených lúkach a pasienkoch Poľany. Dizertačná práca, Technická univerzita vo Zvolene, Zvolen, 191 pp.
- Ujházy, K., 2003. Sekundárna sukcesia na opustených lúkach a pasienkoch Poľany. Vedecké štúdie 7/2003/A, Technická univerzita vo Zvolene, Zvolen, 104 pp.
- Vanpeene-Bruhier, S., 1998: Transformations des paysages et dynamique de la biodiversité végétale. Thèse, Université de Savoie, Grenoble, 296 pp.
- van der Maarel, E., 1979: Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97–114.
- van der Maarel, E., 1996: Vegetation dynamics and dynamic vegetation science. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 421–442.
- van der Valk, A.G., 1992: Establishment, colonization and persistence. In: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T. (eds.): Plant Succession: Theory and Prediction. Chapman and Hall, London, p. 60–102.

- Vekemans, X., Hardy, O.J., 2004: New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology* 13(4): 921–935.
- Vesterdal, L., Raulund-Rasmussen, K., 1998: Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1636–1647.
- Waddington, C.H., 1977: Tools for Thought. Basic Books, New York.
- Walker, L.R., del Moral, R., 2003: Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation. Cambridge University Press, Cambridge, 442 pp.
- Walter, H., 1986: Allgemeine Geobotanik. UTB für Wissenschaft, Uni Taschenbücher 284, 280 pp.
- Ward, J.S., Parker, G.R., Ferrandino, F.J., 1996: Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 83(3): 189–202.
- Wardle, D.A., Zackrisson, O., Nilsson, M.C., 1998: The charcoal effect in Boreal forests: mechanisms and ecological consequences. *Oecologia* 115: 419–426.
- Wearne, L.J., Morgan, J.W., 2004: Community-level changes in Australian subalpine vegetation following invasion by the non-native shrub *Cytisus scoparius*. *Journal of Vegetation Science* 15: 595–604.
- Welles, J.M., Norman, J.M., 1991: Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agronomy Journal* 83: 818–825.
- Wilkinson, S.C., Anderson, J.M., 2001: Spatial patterns of soil microbial communities in a Norway spruce (*Picea abies*) plantation. *Microbial Ecology* 42: 248–255.
- Willems, J.H., Peet, R.K., Bik, L., 1993: Changes in chalk-grassland structure and species richness resulting from selective nutrients additions. *Journal of Vegetation Science* 4: 203–212.
- Xiong, S., Nilson, C., 1999: The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87(6): 984–994.
- Yao, H., He, Z., Wilson, M.J., Campbell, C.D., 2000: Microbial biomass and community structure in a sequence of soils with increasing fertility and changing land use. *Microbial Ecology* 40: 223–237.
- Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C., Peacock, A.D., Tilman, D., 2003: Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: Are there any links? *Ecology* 84: 2042–2050.
- Zhou, J., Xia, B., Treves, D.S., Wu, L.-Y., Marsh, T.L., O'Neill, R.V., Palumbo, A.V., Tiedje, J.M., 2002: Spatial and resource factors influencing high microbial diversity in soil. *Applied Environmental Microbiology* 68: 326–334.
- Zukrigl, K., Eckhart, G., Nather, J., 1963: Standortskundliche und waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der niederösterreichischen Kalkalpen. *Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt*, 62.

Summary

Demecological, synecological and genetical aspects of the colonization of abandoned pastures and meadows by forest trees

Biological communities represent open dynamic systems, permanently changing both on the species level (species composition, vertical and horizontal structure), and the intraspecies level (genetic structure) depending on changing ecological conditions. Climax forest communities are composed of a heterogeneous mosaic of cyclically changing ontogenetic stages with different structure of the tree layer. Considering the immediate influence of trees on the microclimatic regime and soil properties in the forest, this development is directly reflected in a periodical succession of herbaceous communities. In contrast to natural forests, the stability of human-affected communities, such as agricultural plots or managed forests with changed tree species composition, depends from a permanent input of supplemental energy. Immediately after management of such areas is ceased, the process of secondary succession begins, which represents a unidirectional development towards the climax.

We studied various aspects of this process, starting from the demography of expanding spruce, over environmental changes associated with the colonization by trees, up to changes of soil microbial community and ground vegetation, in a grassland area at the locality Prislopy in the Biosphere Reserve Polana in Central Slovakia. On the North-facing slope of a ~100 ha complex of abandoned pastures colonized by Norway spruce and juniper, we established a 40 × 200 m transect crossing all successional stages from a spruce plantation along the former forest margin through the colonized area overgrown by spruce trees of various ages and sizes up to relatively open area in the lower part. Within the transect, spatial positions and dimensions of all trees and seedlings > 1 year old were measured. Moreover, we established a 5 × 5 m network of 0.5 m² circular sample plots within the transect, where we assessed the presence and cover of all moss and herb species, counts of tree seedlings, soil properties including microbial activity in the uppermost mineral horizon, light availability and topsoil temperatures. Seed rain was measured using 50 seed traps.

Norway spruce is the driver of the succession of plant communities at this locality. Inverse modelling of seed dispersal using maximum-likelihood estimation of dispersal curve parameters showed that spruce seeds are dispersed on relatively short distances (the dispersal curve peaks are situated within 0.5 to 2.1 m from the source trees depending on their height and fecundity). However, open plots far from the former forest margin seem to be sufficiently saturated by seed rain. Survival of germinants and seedlings is limited by the availability of germination niches. Microsites with a high moss cover were shown to be particularly suitable for spruce seed germination. Moreover, competition of high grasses and litter accumulation also proved to hamper the survival of seedlings. Adult spruces are randomly distributed over the area, except the most advanced successional stages where they tend to be regularly distributed due to mutual competition. In contrast, juveniles are clearly clustered. Progenies tend to cluster around the crown circumferences of maternal trees probably because of short seed dispersal distances, but also modification of microclimatic conditions and consequently ground vegetation in the close vicinity of the crowns of adult spruces. Positive feedback seems to exist between spruce generations, the presence of successful colonizers facilitates survival of seedlings in their immediate neighbourhood.

There is no clear criterion for the definition of the colonized area. At present, 80 % of the transect area are covered by spruce crowns. The colonization front, if defined as the margin of the newly formed stand with completely closed canopy, advances at the speed of 1,7 m per year.

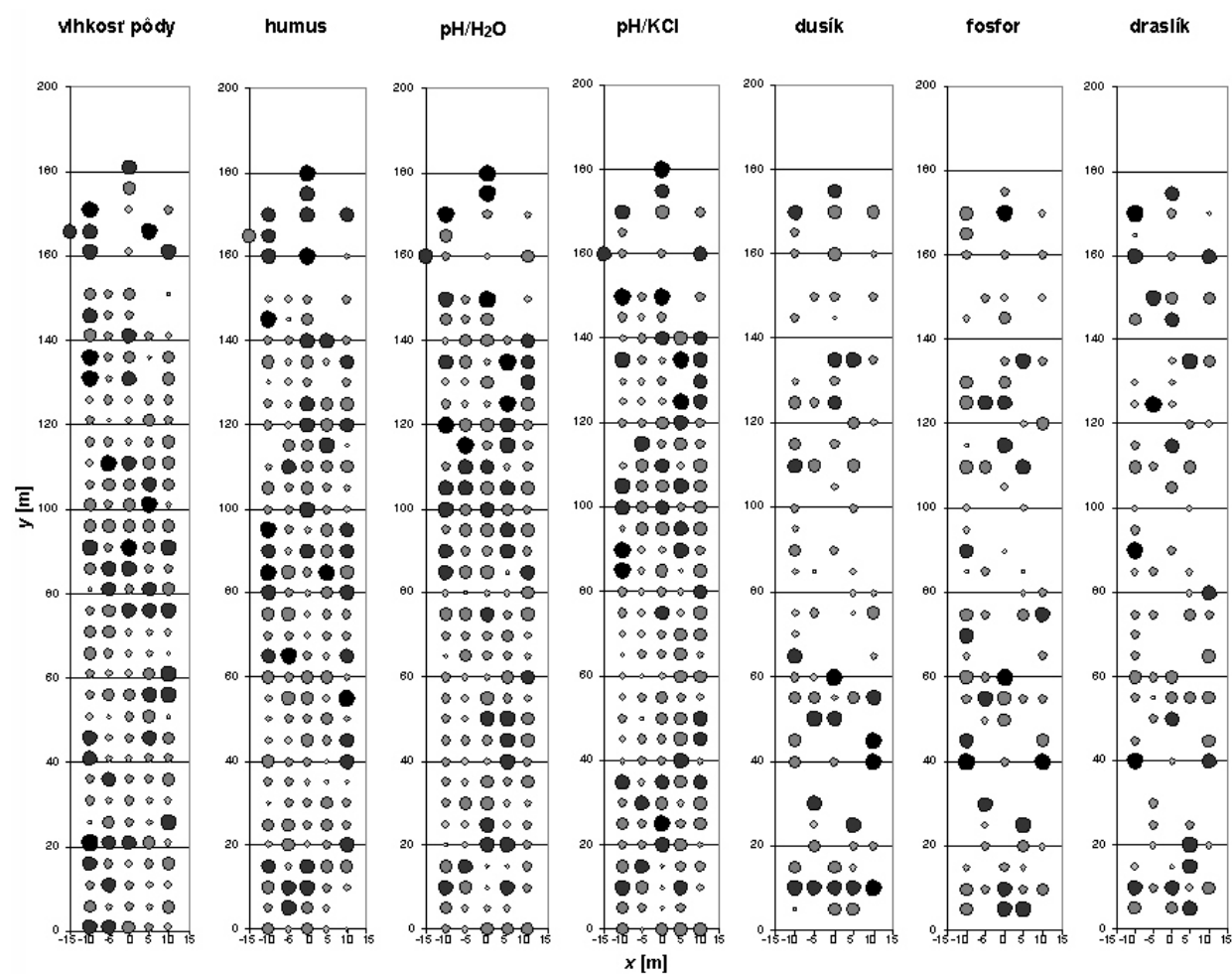
Soil microbial community proved to change during the succession. Soil catalase activity decreased along the colonization gradient, whereas basal respiration was the lowest in the middle of the transect and increased towards the ends. These trends, however, need not result directly from the change of abiotic conditions associated with the increasing density of the colonizing tree stand, but may also be related with the changing composition and diversity of ground vegetation. In any case, the abundance of several functional groups of microbes, as identified using the Biolog® EcoPlate system, correlated with the colonization indicators, which is a strong hint at a change of the taxonomical composition of the microbial community.

Thirteen types of ground vegetation were identified based on phytosociological relevés and mapped. We distinguished two variants in their succession. A mesotrophic variant represents a direct sequence of successional stages starting from mowed meadows towards a spruce stand, whereas the oligotrophic variant begins after irregular grazing on the plots, which had been changed to pastures before the management was ceased. Both variants lead to a common transitional stage of a dense spruce stand, where herb and even moss vegetation are completely suppressed. Subsequently, such stands develop towards the climax represented at this site by a mixed fir-beech forest.

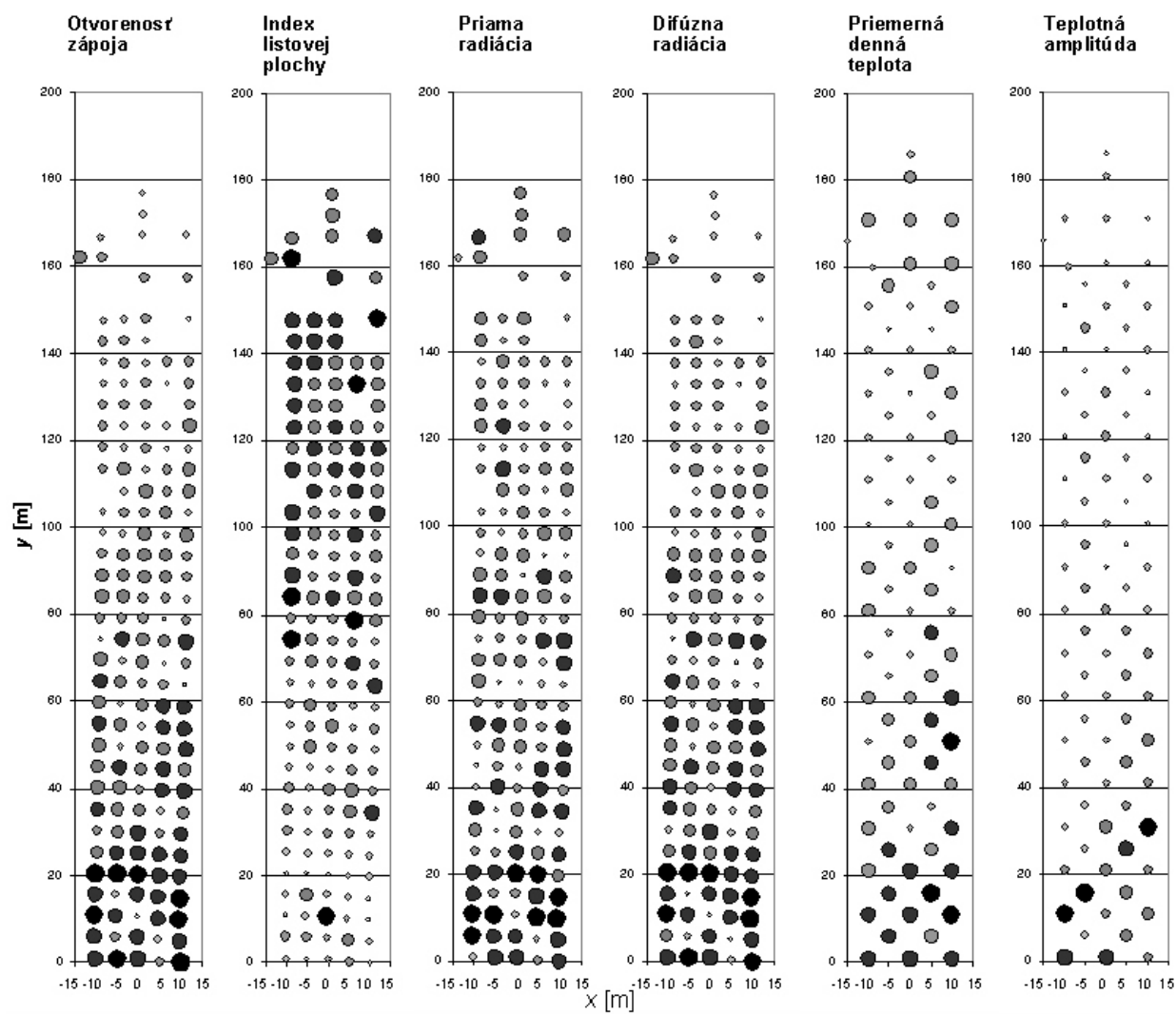
Spatial distribution of vegetation types is given mainly by the distribution and growth of spruce as the principal colonizing tree species which modifies the microclimate and soil moisture and produces litter influencing the ground vegetation. In addition, it is determined by establishing, expansion and mutual competition of herb and moss species. After management is ceased, expansive grasses and shrubs such as *Avenula adsurgens*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, or *Vaccinium myrtillus* start to predominate on open plots. They seem to be able to occupy completely the available space and suppress the original meadow and pasture species. However, they also gradually become suppressed by spruce. At present, 49 % of the ground is covered by bare spruce litter. The remnants of the original meadow (*Phyteuma spicatum* – *Agrostis capillaris* type) or pasture vegetation (*Antennaria dioica* – *Nardus stricta* type) represent only a small fraction of the transect area.

The small-scale mosaic of ground vegetation associated with the colonization, although temporary, is an interesting biological phenomenon. Several measures for the protection and further management of abandoned meadows and pastures were proposed.

Príloha I Priestorové rozdelenie chemických a fyzikálnych pôdnych charakteristík na transekte



Príloha II Priestorové rozdelenie charakteristík svetelných a teplotných pomerov na transekte



Príloha III Priestorové rozdelenie charakteristík mikrobiálnej aktivity pôdy na tranzekte

