

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Alena Škrlová

Sezónní dynamika podrostu temperátního lesa
Seasonal dynamics of the temperate forest understorey

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. MgA. Radim Hédl, Ph.D.

Praha, 2024

Poděkování:

Poděkování patří mému školiteli Mgr. MgA. Radimovi Hédlovi, Ph.D. za jeho pomoc a vstřícnost.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci vypracovala samostatně a že jsem uvedla použitou literaturu, kterou jsem citovala. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 11.12.2024

Podpis

Abstrakt

Opadavé listnaté lesy představují společenstva rostlin, která jsou vhodná pro sledování dynamiky v průběhu celého vegetačního období. Je třeba se na sezónní proměnlivost odehrávající se v lesním podrostu pohlížet jako na průběžný sled fenologických dějů. Vzhledem k vazbě některých druhů na jarní a podzimní období v jedné sezóně by bylo rozdělování bylinné složky podrostu do jarního a letního aspektu neodpovídající. Jako limitujícími zdroji jsou nejčastěji zmiňovány teplota a světlo. Stromové patro má významný vliv na průběh roční proměnlivosti bylinného patra. Nejvýraznější životní projevy většiny druhů v podrostu v úvodu sezony jsou výsledkem kombinace příznivých podmínek prostředí dohromady se zanedbatelnými kompetičními nároky. Setkáváme se tak s mnoha adaptacemi na měnící se podmínky prostředí. Sezónní proměnlivost mnohdy zapříčiní neschopnost zachytit celkovou diverzitu a celkové složení vegetace. Přitom bohatost podrostu může dokládat stabilitu lesního společenství. Z existujících studií je zjevné, že růst a vývoj mnoha rostlinných forem není omezen jen na určité roční období nebo na vegetační sezónu. Dynamika rostlinných společenstev probíhá i v obdobích, která nejsou na první pohled fenologicky významná.

Klíčová slova

Dynamika rostlinného společenstva, sezónní dynamika, druhová diverzita, funkční diverzita, druhové složení, temperátní les, bylinné patro, jarní geofyty

Abstract

Temperate broad-leaved forests represent plant communities that are suitable for monitoring dynamics throughout the entire growing season. The seasonal dynamics in the forest understory should be viewed as a continuous sequence of phenological events. Given the connection of certain species to the spring and autumn periods in one season, dividing the herbaceous component of the understory into spring and summer aspects would be inappropriate. Temperature and light are very often mentioned as limiting sources. The tree layer has a considerable influence on the course of seasonal dynamics of the herbaceous layer. The most pronounced life manifestations of most species in the understory at the beginning of the season are the result of a combination of favourable environmental conditions together with negligible competitive demands. We can track many adaptations to changing environmental conditions. Seasonal dynamics often causes the inability to capture the overall diversity and composition of vegetation. At the same time, the richness of the understory can demonstrate the overall stability of the forest community. It is clear from existing studies that the growth and development of many plant forms is not limited to a specific period of year or growing season. The dynamics of plant communities also occur in periods when plant phenology is not significant.

Key words

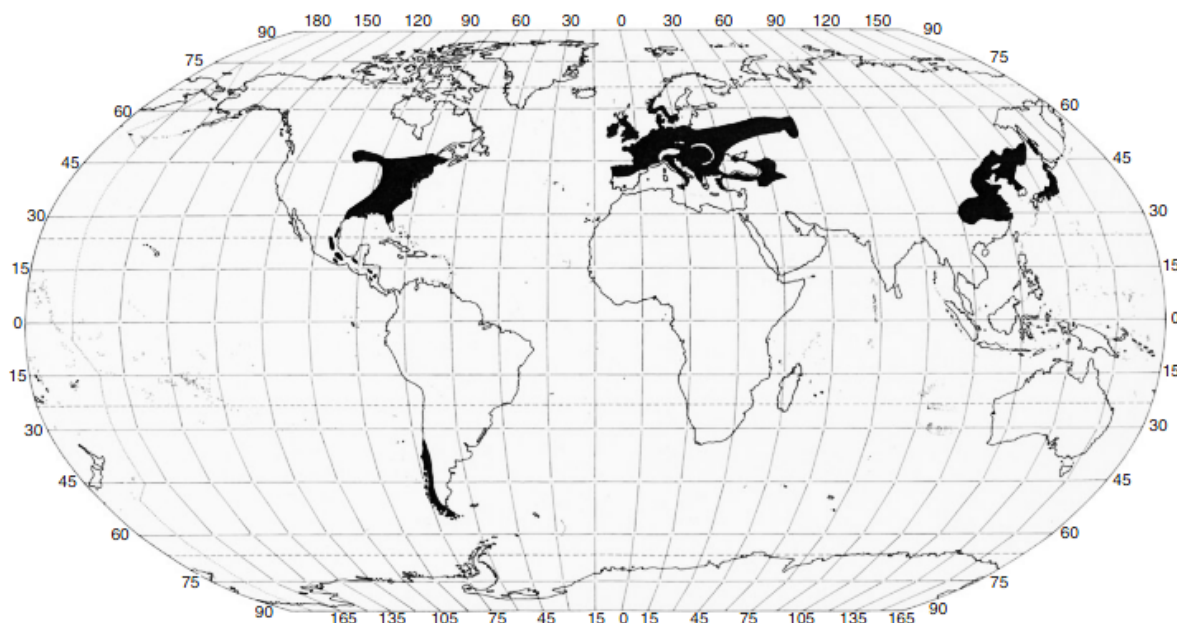
Plant community dynamics, seasonal dynamics, species diversity, functional diversity, species composition, temperate forest, herb layer, spring geophytes

Obsah

1. Úvod	1
2. Sezónnost podmínek prostředí jako charakteristika temperátních lesů.....	3
2.1 Sezonní proměnlivost	3
2.2 Temperátní lesní biom	3
2.3 Vliv nadrostu	5
2.4 Bylinné patro.....	5
3. Adaptace a další projevy rostlin v souvislosti se sezonní dynamikou	7
3.1 Životní formy rostlin.....	7
3.2 Morfologické a fyziologické adaptace.....	8
3.3 Projevy spojené s květní fenologií jarních druhů	9
3.4 Příklady vybraných druhů.....	10
3.4.1 Projevy u druhu <i>Floerkea proserpinacoides</i>	10
3.4.2 Projevy u druhu <i>Hepatica nobilis</i>	11
4. Sezonní proměnlivost diverzity a druhového složení	12
4.1 Proměnlivost druhové diverzity	12
4.2 Druhové složení	13
4.3 Jarní aspekt.....	14
4.4 Metodické vlivy na pozorované rozdíly.....	16
5. Závěr	18
6. Bibliografie	19

1. Úvod

Temperátní listnaté lesy se vyskytují v mírném podnebném pásmu převážně na severní polokouli (obrázek 1). Mírný podnebný (temperátní) pás geograficky definujeme jako pásmo nacházející se ve středních zeměpisných šířkách mezi subtropickým a subarktickým pásem. Obecně je pro temperátní pás typické mírné a vlhké klima. Nicméně velkou roli také hraje vzdálenost od oceánu, případně vlivy kontinentálního klimatu a nadmořská výška (Savill, 2004). Ze všech celosvětových lesních ekosystémů zauímají temperátní širolisté lesy přibližně 16 % (Landuyt, 2019). Třemi hlavními oblastmi rozšíření opadavých širolistých lesů jsou severovýchodní Amerika, Evropa a východní Asie, kde mají souvislé oblasti výskytu. Na jižní polokouli je výskyt temperátních lesů omezen pouze do několika malých oblastí jako jsou svahy And v Chile, jihozápadní Argentina a Tasmánie (Savill, 2004).



Obr. 1 - Rozmístění temperátních lesů v rámci světa. Převzato z Röhrig & Ulrich (1991)

Můžeme je tedy rozdělit podle geografického umístění na severoamerické listnaté lesy, evropské listnaté lesy a listnaté lesy východní Asie. Pevážně se jedná o zonální lesní ekosystém, ve kterém se vlivem klimatických podmínek střídají čtyři roční období (Savill, 2004). Dynamika rostlinných společenstev jak v přirozené, tak v pozmeněné podobě, odpovídá na měnící se teplotu prostředí, úživnost stanoviště, disturbance, sezonalitu a množství srážek (Pickett et al., 2013).

Proměnlivost rostlinných společenstev může být podmíněna periodickými nebo náhodnými změnami. K náhodným změnám patří různé disturbance vegetace a stanovišť, zatímco sezónní dynamika je výsledkem pravidelně opakujících se změn během jednoho roku (Moravec, 1994). Organismy žijící v temperátním prostředí jsou na sezónnost různými způsoby adaptovány (Neufeld & Young, 2003). Opadavost listů je sezónně podmíněná adaptace na měnící se podmínky klimatu. Během zimních měsíců stromy zůstávají neolistěné. Vzhledem k fenologii stromového zápoje a měnící se fotoperiodě v průběhu sezóny, dostupnost světla je pro podrost nejvíce ovlivněna sezonalitou. Důsledkem proměnlivosti podmínek prostředí jsou bylinné druhy fyziologicky a morfologicky adaptované na lesní stanoviště, s čímž souvisí jejich významné druhové složení v rámci rostlinných společenstev temperátních lesů.

Po ukončení zimního období vegetačního klidu nastávají v lesním přízemí příznivé podmínky pro rostlinná společenstva a můžeme tak sledovat mnoho různých a nápadných životních projevů bylinné složky v lese. Geofyty jsou dominantní součástí jarního období. Během jarního aspektu dochází ke kvetení u téměř všech geofytů (např. *Gagea lutea*) a terofytů (např. *Veronica sublobata*), tak, jak Liška (2019) uvedl ve své studii. V této části roku se navíc také setkáváme s kvetením stálezeleného druhu *Hepatica nobilis*, u kterého Andersson (1997) sledoval průběh fyziologických a morfologických změn a projevů po dobu jednoho rok.

Sezónní proměnlivost bylinné vegetace podrostu temperátního lesa je zajímavé a málo prozkoumané téma vzhledem k fenologickým projevům rozdílných životních forem bylinných druhů.

2. Sezónnost podmínek prostředí jako charakteristika temperátních lesů

2.1 Sezonní proměnlivost

Sezónní dynamika je výsledkem pravidelně opakujících se změn během jednoho roku, jedná se o cyklický jev (Moravec, 1994). V rámci roku se střídá vegetační sezóna (období růstu) a zimní období klidu. Vegetační období trvá déle než čtyři měsíce, průměrně trvá okolo šesti měsíců (Savill, 2004). Sezónní dynamika lesního podrostu se odvíjí od typu lesa, celkové druhové diverzity a celkového druhového složení. Ovšem dalším faktorem je výskyt druhů vázaných na konkrétní roční období (Liška, 2019). Výrazné teplotní a světelné změny během roku způsobují střídání čtyř ročních období.

Kromě sezonní proměnlivosti existuje i další typ periodické dynamiky, který přímo ovlivňuje lesní vegetaci. Jedná se o změny související se střídáním dob ledových a meziledových a tato proměnlivost na rozdíl od sezonality probíhá v jiném časovém měřítku (Moravec, 1994).

Teplota je hlavním klimatickým činitelem sezónní dynamiky vegetace ve všech zonálních temperátních ekosystémech. Teplotní hodnoty na jaře v přízemí lesů dosahují o něco málo vyšších hodnot než v korunách stromů (Augsburger & Salk, 2017). V letním období teplotní hodnoty maximálně dosahují 30 °C. Naopak teploty v nejchladnějším období roku mohou klesat až k -40 °C (Adams et al., 2019).

Distribuce srážek je celoroční, takže zde během roku nedochází k výraznému období sucha a v zimních měsících jsou srážky částečně ve formě sněhu. Roční úhrn srážek činí 500-4000 mm (Adams et al., 2019).

2.2 Temperátní lesní biom

Nápadnou vegetaci v temperátním lesním ekosystému můžeme rozčlenit do několik pater. Vertikální strukturu listnatého lesa dělíme na čtyři základní patra, a to na stromové patro, které po olistění korun stromů v nadrostu uzavírá zápoj; keřové patro; bylinné patro zahrnující hlavní složku diverzity lesů a mechové patro (Savill, 2004).

Severoamerické temperátní lesy se vyskytují od pobřeží Atlantiku severním směrem mezi 35°N a 48 °N do oblasti Velkých jezer, a západním směrem k řece Mississippi.

Téměř všechny temperátní lesy na Americkém kontinentu byly znovu vysazeny, původní lesní stanoviště byla vykácena prvními osadníky, ale i přesto zde nalézáme velkou diverzitu rostlin a živočichů. To se týká zejména lesů v oblasti Apalačského pohoří (Savill, 2004).

V Asii se temperátní lesy převážně vyskytují mezi 30°N a 50°N a nachází se na území Japonska, Číny a Koreje. Většina čínských temperátních lesů v minulosti podléhala intenzivnímu zemědělství a v důsledku byla tato oblast zbavena z velké části přirozené vegetace (Savill, 2004). I přes tuto skutečnost zaznamenáváme nejvyšší počty rodů a druhů dřevin a bylin v rámci temperátních lesů severní polokoule ve východní Asii. Nalézáme zde například vyšší diverzitu rostlin náležících do řádů Alismatales a Ranunculales, dále do podtříd Magnoliidae a Liliidae a také do větve Rosidy. Oproti tomu bylo zaznamenáno, že temperátní lesní ekosystémy v severní Americe zahrnují vyšší diverzitu rostlin náležících do větve Commelinidae, podtřídy Caryophyllidae a skupiny Euasteridy (Qian, 2002).

V severní Evropě je složení stromů a keřů relativně chudé, mnoho druhů nedokázalo rekolonizovat tuto oblast po posledních glaciálech (Savill, 2004). Stromové patro opadavých lesů v severní Americe a ve východní Asii je v porovnání s evropskými lesy mnohem více druhově bohatší, zahrnuje navíc například dřeviny rodu *Carya* a *Liriodendron* (Chytrý, 2013). Významná část literatury se zaměřuje na opadavé listnaté lesy ve střední Evropě. Například Chytrý (2013) rozděluje temperátní lesy do tří hlavních tříd: mezofilní a vlhké opadavé listnaté lesy (Carpino-Fagetea), teplomilné doubravy (*Quercetea pubescentis*) a acidofilní doubravy (*Quercetea robori-petraeae*). Tyto třídy dále rozděluje do jednotlivých svazů. Převážná většina azonálních nebo extrazonálních lesních typů je popsána na evropském světadíle temperátní zóny. Třída Carpino-Fagetea vymezuje souvislý areál evropských široolistých opadavých lesů od pobřeží Atlantiku až po jižní Ural, na severu Evropy jsou zalesněné temperátní oblasti ohraničeny Skandinávií a jižní hranice jsou ukončeny Středomořím (Chytrý, 2013). Pro tuto lesní třídu je typická velká fenologická proměnlivost rostlin právě díky významnému zastoupení jarních světlomilných druhů (Vymazalová et al., 2016).

Oblasti s přirozeným výskytem temperátních lesů v rámci celého světa patří zároveň mezi nejhustěji osídlená místa na zemi. Většina původních lesů byla lidskou činností různými způsoby ovlivněna. S původní přirozenou podobou temperátního lesního biomu se tedy dnes prakticky nesetkáme (Reid et al., 2005).

Rostlinná diverzita obecně po vymýcení lesního stanoviště vzroste, nicméně tato situace platí do doby, než dřevinné druhy vzrostou a uzavřou zápoj stromových korun (Yorks & Dabydeen, 1999).

2.3 Vliv nadrostu

Vztah mezi druhy nadrostu a složením bylinných druhů byl odhalen na různých prostorových škálách, od úrovně mikrotopografie v souvislosti s jednotlivými dřevinami přes jednotlivá lesní stanoviště, až po celé zalesněné oblasti (McEwan & Muller, 2011). Druhové složení a struktura nadrostu mají přímý nebo nepřímý vliv na bylinné patro tím, že mění půdní živiny, dostupnost světla a vody. Velký vliv má také samotný opad stromů (Gilliam, 2007).

Fotoperioda ovlivňující stromové patro je určena pouze délkou dne, která je určena dobou roku. Pro podrost lesů je světelný režim navíc v průběhu sezóny limitován uzavřením stromového zápoje korun stromů, který vytváří zástin. Pod korunami stromů světelný režim určuje struktura stromového zápoje, která navíc udržuje teplotu a vlhkost uvnitř lesa. Mikroklima uvnitř lesa je ve studiích spojováno především se světelnými podmínkami. Popsané podmínky lesního prostředí se vždy odvíjí od hustoty zápoje (Fuxai et al., 2014).

Ve své studii Wulf & Naaf (2009) na území Berlína zkoumali vliv nadrostu několika druhů dřevin na podrost v souvislosti s listovým opadem a zastíněním bylinných společenství. V bylinném patře, nad kterým byl dubový zápoj rozvolněný, byla druhová diverzita obohacena o nelesní bylinné druhy, oproti podrostu pod plně uzavřeným zápojem buků. Podrost byl ovlivněn nadrostem částečně kvůli pH, ovšem významnou roli hrála také dostupnost světla a humusová vrstva. Během vegetačního období růstu jsou koruny dubů složeny z listů, které mají průměrně nižší index listové plochy (LAI) v porovnání s korunami buků. Tím dochází k rozdílné dostupnosti světla k podrostu. Silná vrstva listového opadu a plně uzavřený stromový zápoj pod bukovými stromy prokazatelně zabránily výskytu mnoha rostlin. Jako indikační druh se zde vyskytoval graminoid *Carex pilulifera*.

2.4 Bylinné patro

Věda zabývající se lesní vegetací definuje bylinné patro různými způsoby. Gilliam et al. (1995) stanovili podrost lesů jako cévnaté rostliny, které dosahují maximální výšky jednoho metru, a do složky podrostu zahrnuli tak i semenáčky dřevin. Stanovení bylinného patra podle životních forem je méně často používané měřítko (Gilliam, 2007).

Vegetace bylinného patra významně přispívá do celkové biodiverzity lesů. Přibližně 80 % veškeré druhové bohatosti flory temperátních lesů je tvořeno pouze rostlinnými druhy podrostu. Tato bylinná složka přispívá do koloběhu živin a v lesním prostředí zastává důležité ekosystémové funkce, navíc poskytuje ekologickou niku pro mnoho organismů zde žijících. V

rámci podrostu se odehrávají počáteční interakce během obnovovací fáze lesa. Na základě kompetice semenáčků dřevin se stanoví nový typ lesa, a tedy i nadrostu (Gilliam, 2007).

Rostliny v podrostu můžeme rozdělit podle fenologických strategií v souvislosti s trváním olistění a frekvencí opadavosti listů, například na jarní efemerní byliny, rostliny olistěné během léta, fotosyntetizující během zimy apod. (Kikuzawa, 1984). Bylinné druhy podrostu, které jsou schopné celoroční asimilace, zahrnují například druhy *Hepatica nobilis*, *Galeobdolon luteum*, *Carex pilosa* a *Asarum europaeum* (Chytrý, 2013).

Podrost ve smíšených lesích dosahuje větší druhovou diverzitu a zároveň menší lokální variabilitu ve srovnání s podrostem v jehličnatých nebo listnatých monokulturách (Yu & Sun, 2013). Podobné zákonitosti sledujeme i v rámci širolistých lesů. Diverzita podrostu dosahuje vyšší hodnoty v lesích s vyšší druhovou bohatostí nadrostu, například oproti bučinám (Mölder et al., 2008). Nicméně uzavřenější zápoj stromů redukuje bohatost podrostu (Vockenhuber et al., 2011). Pro klimaxová lesní stanoviště bývá typické relativně chudé bylinné patro (Yorks & Dabydeen, 1999).

Podrost má zpravidla vyšší diverzitu na lesních stanovištích bohatých na živiny, úrodné půdy se jeví jako příznivé pro růst bylinných druhů. Dostupnost živin je tak možný limitující faktor (Fuxai et al., 2014).

3. Adaptace a další projevy rostlin v souvislosti se sezonní dynamikou

3.1 Životní formy rostlin

Rostliny můžeme kategorizovat podle Raunkiærova systému životních forem do šesti kategorií na základě způsobu ochrany meristematických pletiv.

Vytrvalé životní formy představují fanerofyty, jejichž dormantní stadia jsou během zimního období uložena v pupenech; chamaefyty obvykle uchovávají obnovovací pletiva ve sněhové pokrývce; hemikryptofyty přečkávají nepříznivé období v podobě přízemní listové asimilujících nebo odumřelé listové růžice a geofyty, které během dormance setrvávají v zásobních podzemních orgánech jako cibule, oddenek, hlíza. Mezi jednoleté rostliny řadíme terofyty, které přečkávají v dormantním stadiu značnou část roku v podobě semen. Teropty se vyznačují krátkým životním cyklem a jsou tak přímo uzpůsobeny na krátké období příznivé pro růst. Epifytní druhy představují malou součást rostlinné biodiverzity temperátních lesů (Smith, 1913).

Vytrvalé formy rostlin představují majoritní část lesních bylinných společenstev. Svou biomasu a živiny ukládají do zásobních podzemních orgánů jako cibule, hlízy, oddenky (Gross et al. 1983).

Rostlinná společenstva temperátních oblastí zahrnují geofytní a terofytní druhy, které se objevují v jarním období. V literatuře se často setkáváme s pojmem jarní efemery nebo efemeroidy. Druhy s těmito životními strategiemi během velmi krátkého období uzavírají svůj životní cyklus a jejich nadzemní nebo celá biomasa se tak rychle stává senescentní (Neufeld & Young, 2003).

Velký podíl autorů ve svých studiích (například Augspurger & Salk, 2017) nerozlišuje pojmy efemery a efemeroidy. Terminologicky jsou v takovém případě zařazeny mnohé geofyty mezi efemerní druhy. Efemerními druhy tedy správně označujeme terofyty, které se mohou během sezóny vyskytovat na stejném lesním stanovišti dvakrát, jak ve své studii sledoval Liška (2017). Pojmem efemeroidy označujeme vytrvalé geofytní druhy, které mají výrazněji kratší vegetační cyklus oproti ostatním vytrvalým životním formám. Sádlo (1999) popisuje tyto životní formy z určitých hledisek za podobné. Hlavním rozdílem jsou větší podzemní zásobní orgány, kterými jsou jedinci adaptováni k přezimování.

Tenglerová (2018) sledovala průběh dynamiky podrostu od března do prosince. Sběr dat probíhal každé tři týdny terénním zápisem a také vytvořením fotografických snímků. Byla

zaznamenána významná sezónní proměnlivost druhového složení. Z jarních geofytů byly pozorovány například *Ficaria verna* a *Corydalis cava*, které byly v létě nahrazeny druhy *Geranium phaeum*, *Aegopodium podagraria* a *Stachys sylvatica*. Zároveň byl zaznamenán úbytek v celkové diverzitě až do podzimu, kdy počet druhů mírně vzrostl díky znovuobjevení se terofytu *Galium aparine*.

Liška (2019) sledoval některé terofytů druhy během jedné vegetační sezony dvakrát, a to na jaře a na podzim. Může se zde objevit otázka, zda by se tyto rostliny neměly považovat za jarně podzimní terofyty.

Mladé fanerofyty tvoří součást bylinného podrostu. Studie Dai et al. (2002) se zabývala faktory, které ovlivňují přežívání semenáčků různých druhů dřevin. Na přežívání semenáčků dřevin se podílelo mnoho faktorů, například svažítost terénu, půdní vlhkost a sesuvy půdy. Nicméně některé dřevinné druhy citlivě odpovídaly na světelné podmínky zejména ve spojitosti s uzavřením stromového zápoje. V závislosti na podmínkách byla mortalita semenáčků druhově specifická.

3.2 Morfologické a fyziologické adaptace

Rostlinné adaptace v prostorovém měřítku existují na různých úrovních od pletiv složených z buněk až po celé ekosystémy (Neufeld & Young, 2003).

Výsledná dynamika odehrávající se v lesním podrostu temperátních lesů se odvíjí od ekofyziologických přizpůsobení jednotlivých životních strategií bylinných druhů (McKenna & Houle, 2000). V důsledku výrazné sezónní proměnlivosti prostředí dochází k ovlivnění celého životního cyklu všech rostlin. V opadavých lesích najdeme rozdílné životní formy rostlin.

V Evropě a severní Americe v úvodu vegetační sezony se pupeny stromů začínají vytvářet postupně směrem od jihu na sever a od přímořských oblastí ke kontinentálním oblastem. Listy stromů jsou plně vyvinuty již na začátku sezony (Savill, 2004).

Sezonně podmíněná alokace biomasy a živin u geofytu *Allium tricoccum* bývá používána jako typický příklad ekofyziologických projevů vytrvalých lesních bylin (Nault & Gagnon, 1988). Brzy na začátku vegetační sezony, se uhlík a živiny uložené v podzemních orgánech alokují do nadzemní biomasy a během jarního a časně letního období dosahují nejvyšších koncentrací v listových orgánech a rostlinných pletivech souvisejících s rozmnožováním. Postupováním vegetačního období jsou živiny akumulovány do podzemních orgánů, a zároveň dochází k jejich úbytku v nadzemních částech rostliny ve spojitosti se senescencí listů

a také dochází k tvorbě plodů a semen. U klonálních druhů jsou živiny a podzemní biomasa alokovány stejnou měrou, jak do nově rostoucích ramet, tak do starších struktur v rámci jedince rozmnožujícího se klonálním způsobem (Benner & Watson 1989).

Vysoká dostupnost světla, vody a živin v rámci podrostu nastává v krátké periodě na začátku vegetační sezóny. Z celého roku se jedná o nejpříznivější dobu pro aktivní růst jarních efemerních druhů (McKenna & Houle, 2000).

V letním období je přísun slunečního záření v rámci spodních pater redukován do náhodných slunečních skvrn. Jarní druhy bývají nahrazeny rostlinami, které jsou přizpůsobeny tolerovat méně světla jako je například stínomilný druh *Oxalis acetosella* (Savill, 2004).

U nemorálních bylin dochází k významným translokacím živin z podzemních orgánů do nově vyvíjejících se nadzemních částí rostliny obvykle během jarního období. Následně dochází k růstu a rychlému vývinu nových listových orgánů a typicky během podzimu nastává retranslokace zbylých živin ze senescentních orgánů. Jedná se o uložení látek do zásobního orgánu rostliny ve spojitosti s adaptací na přezimování (Andersson, 1997).

V oblastech, kde jsou mírné zimy bez silné sněhové pokrývky, například na území severovýchodní Anglie, několik jarních geofytů (například *Hyacinthoides non-scripta*), se olistí již během pozdní zimy (Neufeld & Young, 2003).

Rychlý růst a následné rozmnožování jarních efemerních rostlin se jeví jako specifická adaptace v souvislosti s krátkodobě vysokou dostupností zdrojů jako jsou voda, světlo, živiny v období mezi zánikem sněhové pokrývky a uzavřením stromového zápoje. Zároveň v úvodní části vegetační sezóny, lesní prostředí představuje velmi nízké nároky na kompetici. Intenzita slunečního záření v lesním přízemí v době časného jara dosahuje 60 % hodnot na rozdíl od výrazné redukce až k 1 % v letním období. Avšak v sezóně, kdy zůstávají teploty nižší během jara, může dojít ke zpoždění fenologických fází efemerních bylin. Tyto rostliny asimilují většinu dostupných zdrojů během omezené doby díky aktivní fotosyntéze do klonálního růstu a/nebo vytvoří dostatek zásobních látek. Mnohem méně dostupných zdrojů asimilují do generativního rozmnožování (McKenna & Houle, 2000).

3.3 Projevy spojené s květní fenologií jarních druhů

Ve své studii Schemske et al. (1978) zkoumal v temperátních lesích na východě severní Ameriky květní fenofáze jarních druhů, jejichž fáze květu trvá obvykle od půlky března do začátku května. Jednalo se o geofyty s bílými květy z různých čeledí: *Claytonia virginica*,

Dentaria laciniata, *Dicentra canadensis*, *D. cucullaria*, *Erythronium albidum*, *Isopyrum biternatum* a o jeden terofytní druh *Sanguinaria canadensis*.

Začátek kvetení byl řízen teplotou, všechny zkoumané druhy vytvořily květy, když se teploty ustálily do optimálních hodnot pro růst. Následný vrchol kvetení u všech druhů nastal až za klimaticky příznivých podmínek pro hmyzí opylovače. Po uzavření stromového zápoje se nové květy již netvořily, protože další procesy kvetení u těchto druhů v pozdějším období sezóny byly limitovány světlem. Studie byla opakována ve stejném období následujícího roku v sezóně kvetení. Zjišťovaly se meziroční rozdíly ve fenologických vzorech kvetení a opylení. Období kvetení jarních druhů probíhalo od půlky března do začátku května, nicméně nekonzistentnost obou průběhů všech dějů se odvíjela od meziročních teplotních rozdílů. Správné načasování kvetení je řízeno dobou, kdy jsou na stanovišti přítomní vhodné hmyzí opylovači. Navíc tyto druhy mají nápadné bílé květy, aby zvýšily úspěšnost opylení v úvodu sezóny, kdy se ustalují příznivé podmínky pro opylovače. Konec kvetení je určován limitací dostupného světla.

3.4 Příklady vybraných druhů

3.4.1 Projevy u druhu *Floerkea proserpinacoides*

Studie autorů McKenna & Houle (2000) se zabývala růstem a rozmnožováním efemérní rostliny *Floerkea proserpinacoides* v souvislosti s limitací zdrojů. Tento terofyt je považován za méně častý druh, nicméně místní populace v amerických lesích bývají velmi husté. Kořeny se prodlužují během zimy, ale první listy se vytvoří v dubnu po ustálení teplot.

Během následujících týdnů dojde ke kvetení, které trvá do senescence nadzemní biomasy na začátku června. Listová plocha a biomasa vykazovaly nižší hodnoty u jedinců, kteří byli vystaveni limitaci vody. Nicméně vyšší teploty vedly k menší produkci biomasy a listové plochy, v případě, že se jedinci vyvíjeli v suchu a polostínu. Při nižších teplotách rostliny přecházely z růstu do senescence přibližně o dva týdny později než při vyšších teplotách.

Celková biomasa, listová plocha, produkce květů a semen se zvyšují s rostoucí teplotou, vyšší dostupností vody a při vyšší intenzitě světla. Navzdory kratšímu životnímu cyklu ve vyšších teplotách, celková biomasa byla větší v důsledku většímu nadzemnímu růstu a tito jedinci investovali výrazně větší část biomasy do produkce semen. Ačkoliv jedinec může tolerovat nižší teploty typické pro začátek jarního období, vyšší teploty v dalším období sezóny jsou příznivější pro růst a rozmnožování pouze v prostředí bez limitace vody a světla. Biomasa a listová plocha se zvyšovaly při vyšších intenzitách světla, nicméně pouze jedna

výjimka se objevila. Jedinci, kteří byli vystaveni suchu a vyvíjeli se při vyšších teplotách v částečně zatemněném prostoru, vykazovali větší celkovou biomasu a listovou plochu. Byla zjištěna schopnost aktivnější fotosyntézy u další generace v zastíněném prostoru, nicméně na rozdíl od ostatních heliofytních bylin byla zaznamenána nižší míra této plasticity.

Bylo pozorováno také prodloužení stonkové části v souvislosti s limitací světla.

3.4.2 Projevy u druhu *Hepatica nobilis*

Existuje ovšem bylinný zástupce temperátního podrostu, u kterého probíhá metabolická aktivita dokonce i během zimního období. Ve své studii se Andersson (1997), zabýval sezónní proměnlivostí v biomase a koncentracích jednotlivých živin v těle druhu *Hepatica nobilis*. Tento hemikryptofyt je popisován jako téměř stálezelený vytrvalý bylinný zástupce, který je schopen tolerovat nepříznivé podmínky spojené se sezonalitou. Díky přizpůsobení je v podrostu lesů zastoupen i v severských částech Evropy (Kawano & Masuda, 1980).

Sezónní změny u jedinců tohoto druhu pozorujeme především v souvislosti s rychlou obměnou listů, která probíhá obvykle během května. V temperátních lesích se jedná o neobvyklý vývoj listů. Po odkvetení, v období pozdního jara, dochází částečně k translokaci živin ze senescentních listů do nově založených listů. Koncem jarních měsíců se vyvíjí nové listové plochy, které jsou přizpůsobeny k efektivnější fotosyntetické aktivitě.

Květní pupeny se vyvíjí již během podzimního období a v předjaří další vegetační sezóny se objevují první květy. Z pohledu ekofyziologie se jedná o adaptaci na růst během léta v zastíněném prostředí. Na rozdíl od ostatních opadavých bylin nebyla pozorována žádná významná sezónní proměnlivost v koncentracích jednotlivých živin v rámci celé aktivní biomasy této byliny. Na závěr této studie bylo zjištěno, že výraznější fenologické změny kromě kvetení na jaře během celého roku probíhají pouze na úrovni listů (Andersson, 1997).

4. Sezonní proměnlivost diverzity a druhového složení

Druhá diverzita vyjadřuje celkový počet organismů na úrovni druhů. V případě zkoumání diverzity rostlin se obvykle na předem vymezených plochách zapisují fytoecologické snímky (Moravec, 1994).

4.1 Proměnlivost druhové diverzity

Ve své studii Liška (2019) zaznamenával obměnu bylinného bohatství a složení během jednoho vegetačního období (od konce března do konce října). Vegetační snímky byly pořizovány na předem vymezených plochách každé tři týdny v CHKO Pálava a zjišťovalo se, jaký vliv na sezonní dynamiku má topografie, stromový zápoj nadrostu a některé půdní vlastnosti. Ve výsledcích byla nejvyšší druhová diverzita zaznamenána ve druhé polovině dubna a nejnižší na konci srpna. Od jara do konce léta celkový počet druhů pouze klesal. Po ukončení jarního období se nově objevilo pouze zanedbatelné množství druhů.

V souvislosti s absencí některých druhů se Liška (2019) zmiňuje o nepříznivých podmínkách v letním období sezóny, kdy bylo především výrazné sucho.

Příznivější podmínky na podzim umožnily opětovné klíčení terofytních druhů (*Galium aparine* a *Veronica sublobata*). Proto bylo na podzim zaznamenáno mírné zvýšení diverzity. V závěru Liška (2019) odůvodňuje nejvýznamnější rozdíly v diverzitě přítomností mnoha druhů pouze v jarním období.

Ve své práci Tremblay & Larocque (2001) zmiňují, že diverzita podrostu se značně měnila v průběhu celého snímkovacího období za jednu vegetační sezónu. Na jaře nastal prudký nárůst rostlinných druhů a poté v průběhu sezóny následoval postupný pokles s výjimkou mírného nárůstu v úvodu letního období.

Ve své studii Small & McCarthy (2002) zaznamenali na severně orientovaných svazích Apalačského pohoří nejvyšší druhovou diverzitu v dubnu díky značnému zastoupení jarních bylin. V dubnu mezi jižními a severními svahy nebyl zaznamenán rozdíl na úrovni alfa diverzity, nicméně v letních měsících byla lokální diverzita významnější na jižních svazích v souvislosti s větším zastoupením graminoidů. Zároveň v jarním období na severním svahu byla zaznamenána nejvyšší diverzita méně častých druhů. Lokální mikroklima mělo vliv na složení podrostu, jižní stanoviště byla vystavena vyššímu slunečnímu příkonu oproti severně orientovaným místům.

Fuxai et al. (2014) zaznamenal v korejských lesích nejvyšší druhovou bohatost v červnu v důsledku koexistence jarních efemerních druhů a druhů vázaných na letní období. Počet letních druhů v úvodu podzimního období postupně klesal.

4.2 Druhové složení

Druhové složení rostlinného společenstva vyjadřuje soubor druhů vyskytujících se na zkoumaném území.

Složení společenstev je v průběhu času významně proměnlivé (Tenglerová, 2018). Nicméně kromě časového měřítka, například kvalitativní změny pozorujeme i z prostorového hlediska v souvislosti s kompozicí a funkcí rostlinného společenstva (Huntley & Baxter, 2012). V rámci bylinného patra temperátních lesů můžeme sledovat komplex proměnlivých dějů opakujících se každou sezónu. Nejen, že se zde setkáváme s vysokou druhovou bohatostí, ale také s výraznými sezonními gradienty v druhovém složení (McEwan & Muller, 2011).

Druhové složení bylinného společenství určuje mnoho různých faktorů (McEwan & Muller, 2011). Pod nadrostem, ve kterém převažovala lípa, převládaly typicky jarní druhy jako *Adoxa moschatellina*, *Galium odoratum*, *Polygonatum multiflorum* a *Pulmonaria obscura* (Wulf & Naaf, 2009).

Například Liška (2019) pozoroval rozdílné sezónní změny mezi diverzitou jarních a ostatních druhů. Podle Tukeyho testu došlo k nejvýraznějším změnám u jarních druhů pouze během dubna a května. U ostatních druhů se diverzita nejvíce měnila během dubna a září. Druhové složení bylo rozdílné na zastíněných a slunných plochách. Topografie měla průkazný vliv na proměnlivost druhového složení v čase. Na zastíněných místech se zprvu vyskytovaly například druhy *Dentaria enneaphyllos*, *D. bulbosa* a *Polygonatum multiflorum*, které byly postupem sezóny nahrazeny druhy *Aconitum lycoctonum*, *Mercurialis perennis* a dřevinami *Ulmus glabra*, *Acer platanoides* a *A. pseudoplatanus* (Liška, 2019).

Small & McCarthy (2002) sledovali časoprostorovou dynamiku diverzity a druhového složení v podrostu třikrát za jednu vegetační sezónu v oblastech Apalačského pohoří. Sledoval se také vliv orientace svahu na sezónní rozdíly rostlinných společenstev. Z jarních terofytních druhů byly zaznamenány například *Claytonia virginica* a *Cardamine concatenata*.

V červnu byl zaznamenán úbytek jarních druhů a zároveň převládaly druhy jako *Impatiens pallida*, *Osmorhiza claytonii*, *Podophyllum peltatum* a *Galium aparine*.

V srpnu stále převládaly druhy *Osmorhiza claytonii*, *Cimicifuga racemosa* a *Viola pubescens*, nicméně u ostatních druhů byl zaznamenán úbytek. Na jižně orientovaných svazích byly v podrostu sledovány podobné fenologické vzory rostlinných společenstev navzdory většímu zastoupení druhů z čeledi Asteraceae společně s graminoidy (tj. druhy patřících do čeledí Poaceae, Cyperaceae a Juncaceae). Během dubna v bylinném patře převládal druh *Claytonia virginica* a v menším zastoupení se zde vyskytoval druh *Floerkea*

proserpinacoides. Dále na jaře byly zaznamenány například druhy *Aster divaricatus* a *Galium aparine*, které v červnu ve společenstvu dominovaly společně s druhem *Osmorhiza claytonii*. V srpnu bylo zaznamenáno výrazné zastoupení druhu *Aster divaricatus*.

Ve svém výzkumu Taylor & Percy (1976) v úvodu sezony zaznamenaly především jarní geofyty a následně během zvyšující se hustoty stromového zápoje byly zaznamenány druhy jako například *Trillium grandiflorum* a *Podophyllum peltatum*. Byla u nich změřena nižší fotosyntetická aktivita než u jarních druhů a obdobná míra fotosyntetické aktivity jako u podzimních druhů. Naproti tomu se druh *Parthenocissus quinquefolia* objevuje až po uzavření stromového zápoje a vykazuje nízkou míru fotosyntetické aktivity. Rostlina je schopna vegetativně se rozmnožovat. Nově vyrostlí jedinci na slunném prostředí vykazují vyšší aktivitu fotosyntézy, než jedinci rostoucí v zastíněných místech.

Fuxai et al. (2014) v korejských lesích v období časného jara zaznamenal dominantní druhy jako *Anemone amurensis* a *Adonis amurensis*. V letních a podzimních měsících byly zaznamenány druhy *Brachybotrys paridiformis*, *Cardamine leucantha* a *Meehanian urticifolia*.

Po ukončení jarní vlny kvetení, ve které dominují typické jarní geofyty, následuje letní vlna kvetení. Účastní se v ní několik sciofytních druhů a nastává během měsíce června v důsledku vyššího přísunu slunečního záření i v polostínu v rámci zastíněných prostor lesa. Vegetační období u těchto druhů obvykle trvá 4 až 7 měsíců. Ve studiích se často zmiňují v souvislosti s letním kvetením druhy *Hieracium murorum*, *Campanula trachelium*, *Impatiens noli-tangere*, *Stachys sylvatica* a *Mycelis muralis* (Chytrý, 2013).

4.3 Jarní aspekt

Jednotlivá roční období z geobotanické terminologie lze nazývat pojmem aspekty (zimní aspekt, předjarní aspekt, jarní aspekt, letní aspekt, pozdně letní a podzimní aspekt) (Jakrllová & Pelikán, 1999).

Jarní období představuje kombinaci příznivých podmínek v temperátním prostředí. Zároveň v lesním přízemí nedochází k výrazné kompetici. V důsledku pozorujeme velmi pestré druhové složení a velkou diverzitu bylin vázaných pouze na tuto část roku. Nejen distribuce, ale také fyziologické a morfologické projevy jarních druhů, jsou si podobné napříč rozšířením temperátního lesního biomu. (Grubb & Marks, 1989). V podrostu lužních lesů vrchol kvetení u mnoha jarních druhů nastává koncem března až začátkem dubna. Oproti tomu v bučinách a dubohabřinách bývá vrchol kvetení zaznamenáván až v druhé polovině dubna, případně na začátku května (Chytrý, 2013).

Bylinné druhy typické pro jarní aspekt se mohou stanovit jako například ty, které se na zkoumaných plochách vyskytují od začátku sběru dat do konce května (Liška, 2019). Vymazalová et al. (2016) definovala jarní druhy jako ty, které se v květnu a v červnu již na plochách nevyskytovaly nebo snížily svou abundanci na minimum.

Jarní druhy představují významnou součást biodiverzity opadavých lesů (Vymazalová et al., 2016). Počátkem jara plně vyvinou listy před zapojením korun stromů, tedy v období sezóny, kdy do lesního prostoru proniká nejvíce slunečního záření. Zároveň tyto druhy netolerují zastínění v následujících měsících vegetační sezóny. V severnějších oblastech temperátních lesů vyvinou listy dokonce v zimním nebo časně jarním období, následná senescence listů začíná s olistěním korun stromů. S nástupem letních měsíců, kdy je stromový zápoj uzavřen, většina jarních efemerů a efemeroidů přechází do dormantního stadia. Jedná se především o světlomilné rostliny. Naproti tomu druhy aktivně rostoucí v letních měsících své listy vyvinou po uzavření stromového zápoje (Neufeld & Young, 2003).

Mezofilní a vlhké opadavé listnaté lesy (Carpino-Fagetea) se vyznačují velkou fenologickou proměnlivostí právě díky významnému zastoupení jarních světlomilných druhů (Vymazalová et al., 2016).

S velmi pestrým a proměnlivým bohatstvím podrostu v jarním období se setkáváme nejen v typicky lesním společenství. Ve střední Evropě je rozšířen křovinný typ vegetace mezofilních akátových porostů lesního charakteru, který se vyznačuje bohatým bylinným patrem pouze v jarních měsících. V nadrostu dominují kromě dřeviny *Robinia pseudoacacia* často také dřevinné druhy z lesní třídy *Carpino-Fagetea*. V období časně jarního aspektu z jarních geofytů zde dominují například druhy z rodu *Gagea* a druh *Ficaria verna*. Složení efemérních terofytů představují druhy: *Veronica sublobata*, *Stellaria media*, *Holosteum umbellatum*, *Valerianella locusta* a *Microthlaspi perfoliatum*. V období pozdně jarního aspektu se podrost skládá ze širokolistých vytrvalých hemikryptofytů jako jsou *Ballota nigra*, *Chelidonium majus* a *Arctium minus* společně s graminoidy jako *Poa nemoralis* a *Avenella flexuosa*. V tomto aspektu se zde také můžeme setkat s terofyty liánovité povahy jako *Fallopia dumetorum* a *F. convolvulus* (Chytrý, 2013).

V podrostu opadavých lesů mezi jarními druhy převládají geofyty. Terofyty představují minimální podíl z celkové jarní diverzity. Vymazalová et al. (2016) dělala studie na základě sezónních aspektů bylinného společenstva. Bohatost a složení zaznamenávala pouze dvakrát za sezónu, a to na jaře a v létě. Ve výsledcích uvádí, že ze všech zaznamenaných 21 jarních druhů byly pouze dva druhy terofytů (*Veronica hederifolia*, *Omphalodes scorpioides*).

Chytrý (2013) potvrzuje dominanci geofytů mezi jarními heliofytními bylinami. Uvádí například druhy *Anemone ranunculoides*, *A. nemorosa*, *Dentaria bulbifera*, *Gagea lutea*, *Leucojum verum*, *Galanthus nivalis*. Nadzemní orgány jarních geofytů obvykle vytrvávají po dobu jarních měsíců. Nicméně u druhů *Leucojum verum* a *Galanthus nivalis* se první nadzemní orgány začínají postupně vyvíjet v podzimním a zimním období sezóny.

Druhy rodu *Erythronium* představují typické jarní geofyty temperátních lesů. V evropských a asijských lesích se vyskytují druhy *E. japonicum*, *E. dens-canis*, *E. caucasicum* a *E. sibiricum*. Několik dalších druhů náležících do stejného rodu se vyskytuje také v temperátních lesích severní Ameriky. Například druh *E. japonicum* dominuje v lesích na japonských ostrovech během jarního aspektu. V jižní části Japonska kvete v první polovině dubna, v severní části kvete v měsíci květnu. Hlavní asimilační a reprodukční část životního cyklu probíhá během několika týdnů v jarním období před uzavřením korun stromů. Dormance začíná v úvodu léta a trvá do září. Během podzimních a zimních měsíců se vyvíjí kořeny po stranách zásobního orgánu (Kawano, 2005).

Taylor & Pearcy (1976) sledovali v nížinném lese v New Yorku sezónní proměnlivost druhového složení podrostu. V úvodu sezóny byly zaznamenány typicky světlomilné druhy (*Erythronium americanum* a *Allium tricoccum*), které byly schopné fotosyntetické aktivity pouze po omezenou dobu před uzavřením stromového zápoje. Druh *E. americanum* vykazuje omezenou schopnost se adaptovat na růst ve stinném prostředí a jeho výskyt proto bývá omezen pouze do časně jarního období. Během zvyšující se hustoty stromového zápoje byly zaznamenány druhy jako *Trillium grandiflorum* a *Podophyllum peltatum*.

Po ukončení jarní vlny kvetení, ve které dominují typické jarní geofyty následuje letní vlna kvetení. Účastní se v ní několik sciofytních druhů a nastává během měsíce června v důsledku vyššího přísunu slunečního záření i v polostínu na zastíněných stanovištích lesa. Vegetační období u těchto druhů obvykle trvá 4 až 7 měsíců (Neufeld & Young, 2003).

4.4 Metodické vlivy na pozorované rozdíly

Kromě přirozených faktorů způsobujících sezónní dynamiku, existují metodické vlivy, které mohou výsledek výzkumů do větší míry pozměnit. Ve výzkumech se při pozorování sezónní dynamiky uplatňují rozdílné metodické postupy, není stanovena frekvence sběru dat a ani není stanoven začátek a konec snímkovacího období (Vymazalová et al., 2014). Navíc, mezi faktory, které při měření diverzity lesního podrostu mají vliv na získané výsledky, je

topografická pozice a umístění ploch, doba vzorkování a velikost zkoumané oblasti (Small & McCarthy, 2002).

Vzhledem k tomu, že se většina studií nezabývá proměnlivostí po celé období vegetační sezony, ale pouze částí období růstu, tak vzniká mnoho chyb a nejasností ohledně zachycení celkového složení a celkové diverzity společenství bylinného patra opadavých lesů (Vymazalová, 2014).

Další faktor, který by mohl ovlivnit výsledky provedených analýz v souvislosti s hodnocením celkové diverzity bylinných společenstev, se týká zahrnutí semenáčků a mladých dřevin do bylinného patra (Gilliam, 2007).

Začátek snímkovacího období je významný faktor, který ovlivní výsledky výzkumů (Liška, 2019). Většina provedených studií začala sbírat data koncem jarního období, například Small & McCarthy (2002) snímkovali od dubna, Fuxai et al. (2014) a Vymazalová et al. (2012) zahájili snímkování až v červnu. Z tohoto důvodu nemusela být zachycena celková druhová bohatost podrostu v jarním období, případně v jedné vegetační sezóně, a nebyly například zaznamenány druhy vyskytující se na ploše pouze během časného jara. Studie, které neprováděly sběr dat v rámci celé vegetační sezóny nebo snímkovaly s malou frekvencí, nemusely zaznamenat celkové druhové bohatství společenství (Liška, 2019). V případě, že interval snímkování byl příliš dlouhý, nemusely být na plochách zaznamenány některé terofyty a další rostliny s krátkým životním cyklem (Liška, 2019).

Nejvyšší počet druhů bývá ve většině popisovaných studií pozorován v jarním období, záleží ovšem, ve kterém vegetačním období byl sběr dat zahájen.

5. Závěr

Temperátní listnaté lesy se prokazatelně vyznačují výraznou sezónní proměnlivostí rostlinných společenstev. Čtyři roční období způsobují výrazné teplotní a světelné změny během roku. Samotný nadrost ovlivňuje bylinné patro přímo a nepřímo tím, že mění půdní živiny, dostupnost světla, vody a dodává opad stromů. Tato cyklická proměnlivost vegetace opadavých lesů se nejvíce projevuje na úrovni bylinného patra vzhledem k povaze životních forem rostlin v rámci samotného lesního podrostu. Proměnlivost druhové diverzity a složení je výsledkem mnoha spolupůsobících faktorů.

V dnešní vědě není stanovena žádná jednotná metodika, která by se mohla spolehlivě při studiu celého průběhu vegetační sezony lesní bylinné složky použít. Navíc redukování sezónní dynamiky do jarního a letního aspektu neumožňuje odhalovat skryté trendy v dynamice lesního podrostu. Mnoho studií se často zaměřuje na jarní období, protože významný podíl druhů zahajuje svůj životní cyklus na začátku sezony. Velká část literatury se v souvislosti se sezónní dynamikou podrostu lesů zabývá samotným vlivem stromového nadrostu, který ovlivňuje celá bylinná společenství různými způsoby. K této sezónní dynamice lze přistupovat z mnoha hledisek a jedná se o málo prozkoumanou problematiku.

6. Bibliografie

- Adams, M. B., Kelly, C., Kabrick, J. & Schuler, J. (2019). Temperate forests and soils. In *Developments in soil science* 36, pp. 83-108. Elsevier.
- Andersson, T. (1997). Seasonal dynamics of biomass and nutrients in *Hepatica nobilis*. *Flora*, 192, 185–195.
- Augspurger, C. K., & Salk, F. C. (2017). Constraints of cold and shade on the phenology of spring ephemeral herb species. *Journal of Ecology*, 105, 246–254.
- Benner, B. L. & Watson, M. A. (1989). Developmental Ecology of Mayapple: Seasonal Patterns of Resource Distribution in Sexual and Vegetative Rhizome Systems. *Functional Ecology*, 3(5), 539–547.
- Dai, N., Kenji, S. & Akiko, S. (2002). Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *Journal of Vegetation Science*, 13, 35–44.
- Fuxai, X., Fousseni, F., Chungang, P., Huaijiang, H. & Xiuhai, Z. (2014). Effect of overstory on the seasonal variability of understory herbs in primary broad-leaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *African Journal of Biotechnology*, 13(11), 1223–1230.
- Gilliam, S. F. (2007). The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845–858.
- Gilliam, S. F., Turril, L. N. & Adams, B. M. (1995). Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecological Applications*, 5(4), 947–955.
- Gross, K. L., Berner, T., Marschall, E. & Tomcko, C. (1983). Patterns of resource allocation among five herbaceous perennials. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 345-352.
- Grubb, P. J. & Marks, P. L. (1989). Spring flowers of eastern North American and European deciduous forests. *Plants Today*. 89-96.

- Huntley, B. & Baxter, R. (2012). Vegetation ecology and global change. In: Van der Maarel, E. & Franklin, J. (Eds.), *Vegetation Ecology* (509-525). (2nd Edition). Wiley
- Chytrý, M. (eds.) (2013). *Vegetace České republiky (4. díl): Lesní a křovinná vegetace*. Academia, 551 s. Praha.
- Jakrlová, J., & Pelikán, J. (1999). *Ekologický slovník: terminologický a výkladový*. Fortuna.
- Kawano, S. & Masuda, J. (1980). The productive and reproductive biology of flowering plants. *Oecologia*, 45, 307–317.
- Kawano, S. (2005). Life-history monographs of Japanese plants. 1: *Erythronium japonicum* Decne. (Liliaceae). *Plant Species Biology*, 20, 67-74.
- Kikuzawa, K. (1984). Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 2. Small trees and shrubs. *Canadian Journal of Botany*, 62(12), 2551-2556.
- Landuyt, D., De Lombaerde, E. & Perring, MP. (2019). The functional role of temperate forest understorey vegetation in a changing World. *Glob Change Biol*, 25, 3625–3641.
- Liška, M. (2019). Sezónní dynamika bylinného podrostu temperátního lesa na topografickém gradientu. Diplomová práce, Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci, 75 s. Olomouc.
- McEwan, R. W. & Muller, R. N. (2011). Dynamics, diversity, and resource gradient relationships in the herbaceous layer of an old-growth Appalachian forest. *Plant Ecology*, 212, 1179–1191.
- McKenna, M.F. & Houle, G. (2000). Why are annual plants rarely spring ephemeral? *The New Phytologist*, 148, 295-302.
- Mölder, A., Bernhardt-Römermann, M. & Schmidt, W. (2008). Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management*, 256, 272–281.

- Moravec, J. (1994). *Fytocenologie*. Academia, 404 s. Praha.
- Murphy, J. S. & McCarthy, C. B. (2014). Temporal change in the herbaceous understory community of an old-growth forest: from seasons to decades. *Plant Ecology*, 215, 221–232.
- Nault, A. & Gagnon, D. (1988). Seasonal Biomass and Nutrient Allocation patterns in Wild Leek (*Allium tricoccum* Ait.), a Spring Geophyte. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 115(1), 45–54.
- Neufeld, S. H. & Young, R. D. (2014). Ecophysiology of the Herbaceous Layer in Temperate Deciduous Forests. In: Gilliam, F. S. (eds.), *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. Oxford University Press, 658 s. New York.
- Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L. & Meiners, S. J. (2013). Vegetation dynamics. In: Van der Maarel E. & Franklin J., *Vegetation ecology, 2nd ed.*, 107–140
- Qian, H. (2002). A comparison of the taxonomic richness of temperate plants in East Asia and North America. *American Journal of Botany* 89(11), 1818–1825.
- Reid, W. V., Mooney, H.A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S. R., Chopra, K., Dasgupta, P., Dietz, T., Duraiappah, A. K., Hassan, R., Kasperson, R., Leemans, R., May, R. M., McMichael, A. J., Pingali, P., Samper, C., Scholes, R., Watson, R. T., Zakri, A. H., Shidong, Z., Ash, N. J., Bennett, E., Kumar, P., Lee, M. J., Raudsepp-Hearne, C., Simons, H., Thonell, J. & Zurek, M. B. (2005). *Ecosystems and human well-being-Synthesis: A Report of the Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press, 137 s. Washington D.C.
- Röhrig, E. & Ulrich, B. (1991). Temperate deciduous forests. Pp. 527–537. *Ecosystems of the World* 7.
- Sádlo, J. (1999). Efeméry – život na Záhořově loži. *Vesmír*. 5.5.1999. Dostupné online
- Savill, P. S. (2004). Temperate And Mediterranean Forests/ Temperate Broadleaved Deciduous Forest, 1398-1403. *University of Oxford*, Oxford, UK.

- Schemske, W. D., Willson, F. M., Melanpy, N. M., Miller, J. L., Verner, L., Schemske, M. K. & Best, B. L. (1978). Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology*, 59(2), 351–366.
- Small, J. Ch. & McCarthy, C. B. (2002). Spatial and temporal variability of herbaceous vegetation in an eastern deciduous forest. *Plant Ecology*, 164, 37–48.
- Smith, W. G. (1913). Raunkiaer's "Life-Forms" and Statistical Methods. *Journal of Ecology*, 1(1), 16–26.
- Taylor, J. R. & Pearcy, W. R. (1976). Seasonal patterns of the CO₂ exchange characteristics of understory plants from a deciduous forest. *Canadian Journal of Botany*, 54(10), 1094–1103.
- Tenglerová, M. (2018). Sezónní dynamika bylinného podrostu temperátního lesa. Diplomová práce, Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci, 103 s. Olomouc.
- Tremblay, O. N. & Larocque, R. G. (2001). Seasonal dynamics of understory vegetation in four eastern canadian forest types. *International Journal of Plant Sciences*, 162(2), 271–286.
- Vockenhuber, E., Scherber, Ch., Langenbruch, Ch. & Meissner, M. (2011). Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(2), 111–119.
- Vymazalová M., Axmanová I. & Tichý L. (2012). Effect of intra-seasonal variability on vegetation data. *Journal of Vegetation Science* 23, 978–984.
- Vymazalová, M., Axmanová, I. & Tichý, L. (2014). How does vegetation sampling in different parts of the growing season influence classification results and analyses of beta diversity? *Applied Vegetation Science* 17, 556–566.
- Vymazalová, M., Axmanová, I. & Tichý, L. (2016). The role of vernal species in vegetation classification: a case study on deciduous forests and dry grasslands of Central Europe. *Phytocoenologia*, 46, 9–20.

Wulf, M. & Naaf, T. (2009). Herb layer response to broadleaf tree species with different leaf litter quality and canopy structure in temperate forests. *Journal of Vegetation Science*, 20, 517-526.

Yorks, T. E. & Dabydeen, S. (1999). Seasonal and successional understory vascular plant diversity in second-growth hardwood clearcuts of western Maryland, USA. *Forest Ecology and Management*, 119, 217–230.

Yu, M. & Sun, J. O. (2013). Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 300, 14–20.