

JSOU DOMNĚLÉ STAROBYLÉ VÝMLADKOVÉ POLYKORMONY SKUTEČNĚ STAROBYLÉ?

ARE PUTATIVE ANCIENT COPPICE STOOLS REALLY ANCIENT?

Petr Maděra¹, Martin Šrámek¹, Jakub Kvasnica¹, Pavel Hanáček²,
Pavlína Máchová³, Helena Cvrčková³, Olga Trčková³, Martin Šenfeldr¹

¹ Ústav lesnické botaniky, dendrologie a geobiocenologie, Lesnická a dřevařská fakulta, Mendelova univerzita v Brně, Zemědělská 1, 613 00 Brno, Česká republika

² Ústav biologie rostlin, Agronomická fakulta, Mendelova univerzita v Brně, Zemědělská 1, 613 00 Brno, Česká republika

³ Útvar biologie a šlechtění lesních dřevin, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Strnady 136, 252 02 Jiloviště, Česká republika

Abstrakt

Starobylé výmladkové lesy (SVL) představují významnou součást kulturního i přírodního dědictví tradičního výmladkového lesního hospodaření. Klíčovým prvkem těchto ekosystémů jsou starobylé výmladkové polykormony (SVP), jejichž klonální původ může sahát hluboko do minulosti. SVP tak mohou uchovávat původní genofond dřevin, který se na lokalitě vyskytoval ještě před obdobím moderního lesnictví. Cílem studie bylo ověřit, zda lze SVP spolehlivě identifikovat pouze na základě morfologických znaků. Na dvou lokalitách v České republice bylo geneticky analyzováno 69 vizuálně určených SVP. Vizuální identifikace byla úspěšná pouze ve 36,2 % případů. Pravděpodobnost monoklonálního původu výrazně klesala s rostoucí velikostí polykormonu. Výsledky potvrzují, že pro správné rozhodování o péči, obnově a ochraně starobylých výmladkových lesů je nezbytné genetické ověření klonální struktury s cílem zamezit vymizení jakéhokoliv klonu nevyčíslitelné přírodní i kulturní hodnoty.

Klíčová slova: starobylé výmladkové lesy, klonalita, shluk kmenů, polykormon, dub zimní, *Quercus petraea*

Abstract

Ancient coppice woodlands (ACWs) are considered to be both cultural and natural treasures of traditional forest management practised for millennia. Ancient coppice stools (ACSs) are the most important elements of ancient coppice woodlands. Their clonal origin, that dates far back into the past, makes them invaluable sources of the original gene pool that existed prior to rational forest management with seeds often transported over long distances. We tested if it was possible to visually identify ACSs in two ACWs in the Czech Republic. All the stems from the visually identified putative ACSs were separated into genetically identical clones. The visual identification of ancient coppice stools within ancient coppice woodlands seems to be simple, but the genetic identification was only a 36.2% success. The

larger the putative ACS, the less likely it is that it originates from a single clone. Based on this result we recommend an analysis of the ancient woodland to establish the presence of clones. Information related to the occurrence and size of genetically identical clones can be used to make proper decisions about thinning, rejuvenation and conservation.

Keywords: ancient coppice woodlands, clonality, stem cluster, polycormons, sessile oak, *Quercus petraea*

ÚVOD

Vegetativní rozmnožování je vlastnost (schopnost regenerace), která umožňuje stromům překonávat stres a/nebo narušení v jejich specifickém přirozeném prostředí. Klonální skupiny stromů (polykormony, ramety) se často vyskytují na horní hranici lesa v horách (Šenfelder, Maděra, 2011), v ekosystémech s častými požáry (Kemperman, Barnes, 1976; de Woody *et al.*, 2008), v ekosystémech náchylných k záplavám (Chong *et al.*, 2013), na suchých stanovištích (Gavinet *et al.*, 2020) nebo na okraji přirozeného areálu rozšíření druhu (Jankowska-Wroblewska *et al.*, 2013). Jednou z nejznámějších přirozených klonálních skupin stromů je „Pando Forest“ v Utahu, která vznikla díky schopnosti osikovce (*Populus tremuloides*) vytvářet kořenové výmladky (Ally *et al.*, 2008; de Woody *et al.*, 2008). Různí autoři však zmiňují klonalitu i u mnoha dalších druhů stromů (Koop, 1987; Matula *et al.*, 2012), například u eukalyptů (*Eucalyptus* spp.) (Bradbury *et al.*, 2021), dubů (*Quercus* spp.) (Bakker *et al.*, 2001; Logli, Joffre, 2001; Salomón *et al.*, 2013; Gavinet *et al.*, 2020), lip (*Tilia* spp.) (Logan *et al.*, 2015, 2018), kaštanovníku (*Castanea sativa*) (Jarman *et al.*, 2019), topolů (*Populus* spp.) (van Loo *et al.*, 2008; Dering *et al.*, 2015), břeku (*Sorbus torminalis*) (Jankowska-Wroblewska *et al.*, 2013; Maděra *et al.*, 2012), třešně (*Prunus avium*) (Vaughan *et al.*, 2007), buku lesního (*Fagus sylvatica*) (Little, 2017; Šebesta *et al.*, 2017), javoru babyky (*Acer campestre*) (de Haar *et al.*, 2024) a dalších.

Moderní lidé využívali schopnost stromů vytvářet výmladky z kořenů nebo pařezů již od počátků své existence v neolitu (Kaplan *et al.*, 2009; Szabó, 2009; Klein Goldewijk *et al.*, 2011). Ve střední Evropě bylo výmladkové lesnictví hojně rozšířené ve středověku (Szabó *et al.*, 2015), ale od 19. století se od něj postupně upouštělo (Müllerová *et al.*, 2014; Maděra *et al.*, 2017a) a od druhé světové války je téměř zapomenuto (Slach *et al.*, 2021). Před 150ti lety přitom byly výmladkové lesy běžnou součástí venkovské krajiny.

V současné době v České republice existují pouze fragmenty lesů, historicky obhospodařovaných pařezením (Slach *et al.*, 2021). Výmladkové porosty, které jsou dlouhodobě obhospodařovány pařezením, jsou považovány za starobylé výmladkové lesy (SVL, Buček *et al.*, 2017), které následují koncept starobylého lesa zavedený ve Spojeném království (Goldberg *et al.*, 2007). Za starobylé lesy jsou považovány všechny lesy větší než dva hektary, u kterých se předpokládá, že od roku 1600 tvořily kontinuální lesní biotop (Rackham, 1971; Peterken, 1977). Pro účely inventarizace SVL v České republice je definovali Buček *et al.* (2017) jako lesní porosty výmladkového původu s nepřetržitým dlouhodobým vývojem doprovázeným zachováním typických přírodních a historických prvků starobylých výmladkových lesů.

Starobylé výmladkové polykormony (SVP) se skládají z vícekmenných stromů (polykormonů), jejichž mohutné základny jsou výsledkem staletí trvajícího kácení a opětovného růstu (Rackham, 2008). Jedná se o nejvýznamnější přírodní prvky SVL. SVP, jejichž stáří může dosahovat až 3 000 let (Vrška *et al.*, 2016; Little, 2017; Piggot, 1989; Rackham, 1986), jsou cennými pozůstatky původního genofondu listnatých druhů dřevin z období před zavedením racionálního hospodaření v lesích, kdy se semena hospodářských druhů dřevin často transportovala i na velké vzdálenosti (Buček *et al.*, 2017).

Obecně platí, že čím větší je vzdálenost mezi kmeny polykormonu, tím starší je polykormon (Vrška *et al.*, 2016). Zdá se, že starobylost lokalit, kde se SVP vyskytují, lze určit a porovnat na základě velikosti několika největších polykormonů (Maděra *et al.*, 2017b). Obvod polykormonu u báze, či průměr pomyslné kružnice tvořené jednotlivými kmeny polykormonu, je přímo úměrný délce doby, po kterou byl strom výmladkovan (Piggot, 1989; Vrška *et al.*, 2016; Ally *et al.*, 2008).

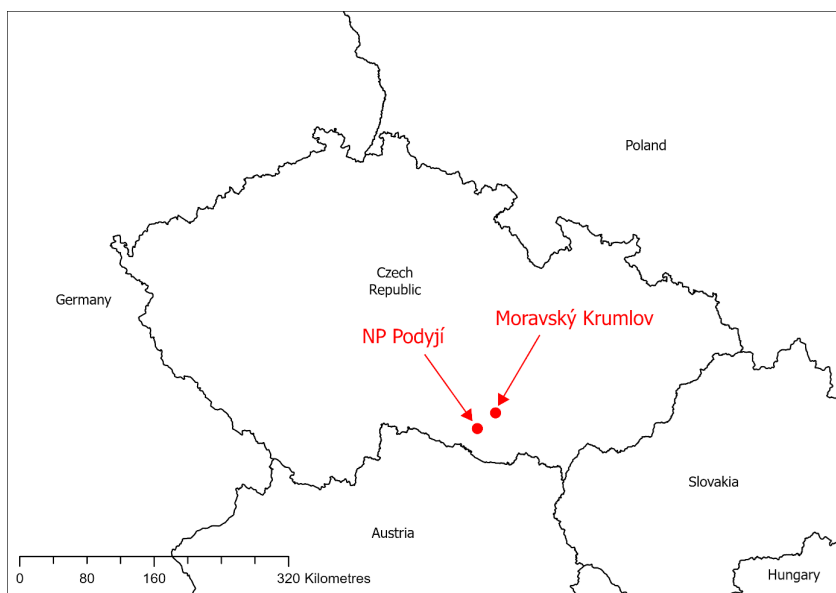
Výskyt a velikost předpokládaných SVP se obvykle hodnotí pouze vizuálně a existuje jen málo studií, které se zaměřily na zkoumání klonality mezi jednotlivými kmeny v polykormonech. Obecně lze klonální původ stromů testovat pomocí genomických dat (Bradbury *et al.*, 2021), nejčastěji pomocí mikrosatelitů (De Woody *et al.*, 2008; Bakker *et al.*, 2001). Klonalita stromů byla studována převážně za účelem umožnění stanovení prostorové genetické struktury populace (Dering *et al.*, 2015) a pouze malý počet studií se věnoval genetické struktuře vlastních polykormonů. Little (2017) provedl studii SVP buku lesního ve Spojeném království, aby získal data pro odhad věku polykormonů. Salamón *et al.* (2013) zkoumali klonalitu SVP u dubu pyrenejského (*Quercus pyrenaica*), aby studovali dynamiku růstu jednotlivých kmenů. Podobně Gavinet *et al.* (2020) identifikovali klonální strukturu dubu cesmínového (*Quercus ilex*) ve svém experimentu se suchem a prořezáváním. Pouze poslední příklad, studie publikovaná Bakkerem *et al.* (2001), se zaměřila na stáří SVP dubu zimního (*Quercus petraea*) a dubu letního (*Q. robur*).

Proto jsme se v našem výzkumu snažili překlenout nedostatek studií zkoumáním klonální struktury starobylých výmladkových polykormonů ve dvou starobylých výmladkových lesních porostech v České republice (Národní park Podyjí a Obora Moravský Krumlov). SVP jsou zajímavé jako cenná součást přírodní i kulturní historie výmladkových lesů, jsou dokladem první techniky hospodaření v lesích využívané člověkem. Hlavním cílem práce je prokázat, zda vizuálně identifikované (domnělé) výmladkové polykormony jsou tvořeny jedním geneticky identickým klonem (jsou monoklonálního původu), jsou složeny z více klonů (polyklonální původ), nebo zda se jedná pouze o náhodné seskupení geneticky unikátních jedinců téhož druhu.

MATERIÁL A METODY

Studijní oblast

Pro studii jsme vybrali dvě lokality s vysokou koncentrací domnělých SVP. První lokalita se nachází v Národním parku Podyjí (PNP) poblíž obce Popice, druhá v oboře Moravský Krumlov (MK) poblíž obce Vedrovice (Obr. 1). Obě lokality se nacházejí v Jihomoravském kraji, kde se na základě mapy potenciálního rozšíření SVL očekává jejich nejvyšší koncentrace v rámci České republiky (Maděra *et al.*, 2017a). Oba vybrané porosty jsou starobylé dubové výmladkové lesy, kde dominují SVP dubu zimního.



1: Mapa umístění zkoumaných lokalit SVL

Sběr dat

SVP byly vizuálně identifikovány jako skupiny stromů, které tvoří kruhy kmenů izolované od okolních skupin. Celkem bylo změřeno 69 domnělých SVP, z toho 32 z MK a 37 z PNP. Poloha každého kmene v rámci domnělého SVP byla geodeticky zaznamenána v lokálním souřadnicovém systému, aby mohla být posléze vytvořena mapa polykormonu. Mapy byly vykresleny v měřítku 1 : 50, naskenovány a plocha změřena pomocí freewaru ImageJ. K měření obvodu domnělého SVP na úrovni báze kmene a vzdálenosti mezi dvěma nejvzdálenějšími kmeny bylo použito pásmo. Z každého kmene byly odebrány vzorky mladých listů a uloženy v silikagelu. Vzorky a jednotlivé kmeny polykormonu byly označeny stejným jedinečným kódem, aby bylo možné později popsat prostorovou strukturu detekovaných geneticky identických klonů.

Podle výsledků testů klonality byly následně mapy překresleny tak, aby obsahovaly pouze kmeny jednotlivého klonu. Takový polykormon nazýváme skutečným SVP. Plocha a obvod skutečných SVP, stejně jako vzdálenost mezi dvěma nejvzdálenějšími kmeny, byly znovu změřeny, tentokrát pomocí freewaru ImageJ.

Test klonality

DNA byla extrahována z 20 mg lyofilizovaných listů odebraných z jednotlivých kmenů zkoumaných polykormonů pomocí sady DNeasy® Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, Německo) podle pokynů výrobce. Pro zajištění optimální homogenizace vzorků byl použit přístroj FastPrep®-24 (MP Biomedicals, LLC, Santa Ana, CA, USA). Kvalita a koncentrace extrahované DNA byla stanovena pomocí spektrofotometru MaestroNano Pro (MaestroGen, Las Vegas, NV, USA).

Ke genetické identifikaci klonálního původu polykormonů dubu zimního bylo použito 12 mikrosatelitových - Simple Sequence Repeats (SSR) markerů. Markery QrZAG11, QrZAG20, QrZAG65, QrZAG87, QrZAG96, QrZAG112 byly vyvinuty pro dub letní (Kampfer *et al.*, 1998), QpZAG15, QpZAG104, QpZAG110 pro dub zimní (Steinkellner *et al.*, 1997), MSQ4, MsQ13 pro dub velkoplodý (*Quercus macrocarpa*) (Dow *et al.*, 1995) a mikrosatelit GOT066 byl odvozen z kódující oblasti genomu (Expressed Sequence Tags) dubu letního (Durand *et al.*, 2010). Amplifikace 12 SSR markerů probíhající pomocí polymerázových řetězových reakcí (PCR) byly pro zefektivnění DNA analýz sestaveny podle velikosti lokusů do dvou multiplexů (1. multiplex obsahoval markery MsQ13, QpZAG104, QrZAG65, QrZAG87, QrZAG96 a QrZAG112; 2. multiplex markery GOT066, MSQ4, QpZAG15, QpZAG110, QrZAG11, QrZAG20).

Celkový reakční objem vzorku DNA byl pro amplifikaci markerů jednotlivých multiplexů 15 µl a obsahoval 1 µl templátové DNA (≈5–68 ng/µl), 1,5 µl 10× PCR pufru (bez Mg), 2 mM MgCl₂, 0,37 U DNA polymerázy Platinum® Taq (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA), 0,067 mM směsi dNTP (Takara Bio Inc., Otsu, Shiga, Japonsko) a kombinaci forward a reverse primerů značených fluorescenčními barvivy (FAM, VIC, PET a NED). Koncentrace primerů pro lokusy MsQ13, QrZAG96, QrZAG112 byly 0,05 µM, pro lokusy QrZAG87, QpZAG104 0,1 µM, pro lokusy MSQ4, QpZAG15 0,15 µM, pro lokusy GOT066, QrZAG11, QrZAG20, QpZAG110 0,2 µM a pro lokus QrZAG65 0,25 µM. Teplotní profily PCR byly pro oba multiplexy shodně nastaveny takto: počáteční denaturace po dobu 5 minut při 94 °C, následovaná 35 cykly se střídáním teplot 94 °C po dobu 45 s, 59 °C po dobu 45 s, 72 °C po dobu 55 s a finální prodlužování řetězce po dobu 15 minut při 72 °C. Amplifikace byla provedena v termálním cykleru Veriti (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Před fragmentační analýzou bylo k 1 µL PCR produktu přidáno 11 µL formamidu HiDi™ (Applied Biosystems) a 0,4 µl velikostního standardu GeneScan™ 600LIZ® (Applied Biosystems). Kapilární elektroforéza byla provedena na genetickém analyzátoru ABI 3500 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Velikost alel byla stanovena pomocí softwaru GeneMapper® 4.1 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) s manuálním nastavením čtení velikosti alel (Guichoux *et al.*, 2011). Zpracovaná data byla podrobena statistické analýze pomocí SW GenAlEx 6.503 (Peakall, Smouse, 2006, 2012). Genetické ověření klonální identity analyzovaných vzorků z polykormonů bylo provedeno na základě párového porovnání multilokusových genotypů (Multilocus Matches Analysis for Codominant Data).

Analýza dat

Porovnání morfometrických charakteristik SVP

Pro vyhodnocení rozdílů ve struktuře domnělých a skutečných SVP byla provedena exploratorní analýza dat, včetně testování normality rozdělení jednotlivých prediktorů pomocí Shapiro-Wilkova testu. Vzhledem k tomu, že většina proměnných nevykazovala normální rozdělení, a rezidua lineárního smíšeného modelu (LMM) nebyla normálně rozložena ani po logaritmické transformaci závislé proměnné, byl zvolen generalizovaný lineární smíšený model (GLMM). Tento model umožňuje specifikaci vhodného rozdělení závislé proměnné; v tomto případě bylo použito Gamma rozdělení s log-link funkcí, které je vhodné pro modelování kladně vymezených a pravostranně šikmých dat. Do modelu byl zahrnut náhodný efekt lokality za účelem zohlednění potenciální prostorové závislosti. Významnost náhodného efektu byla testována porovnáním modelů pomocí likelihood-ratio testu. Vzhledem k tomu, že náhodný efekt nebyl statisticky významný ($p > 0,05$), byl z finálního modelu odstraněn a analýza byla provedena s fixními efekty. Veškeré statistické analýzy byly provedeny ve statistickém prostředí R (R Core Team, 2022) s využitím balíčku lme4 pro modelování smíšených efektů. Vizualizace výsledků, včetně krabicových grafů, byly vytvořeny pomocí balíčku ggplot2.

Vyhodnocení pravděpodobnosti klonálního původu SVP

Pro vyhodnocení vlivu charakteristik SVP na pravděpodobnost že SVP bude monoklonálního původu jsme použili zobecněné lineární modely (GLM) s binomickým rozdělením chyb a logitovou link funkcí. Byly vytvořeny čtyři samostatné modely, každý s použitím jiné vysvětlující proměnné: (i) celkový počet kmenů, (ii) plocha SVP (m^2), (iii) obvod SVP (m) a (iv) nejdelší vzdálenost mezi kmeny v SVP (m). Závislá proměnná byla binomická (0;1) a udávala, zda SVP představuje jeden klon, či nikoli.

Predikce modelu byly nejprve vypočítány na spojité škále lineárního prediktoru a následně byly převedeny na pravděpodobnosti logistickou funkcí. Intervaly spolehlivosti (95%) byly odhadnuty ze směrodatné odchylky predikovaných hodnot a poté byly obdobně transformovány na pravděpodobnostní škálu. Logistické křivky byly zobrazeny se stínovanými 95% intervaly spolehlivosti. Veškeré analýzy a vizualizace byly provedeny v prostředí R (R Core Team, 2022) s použitím funkce glm () pro parametrizaci modelů logistické regrese.

VÝSLEDKY

Porovnání morfometrických charakteristik domnělých a skutečných SVP

Celkem bylo vizuálně identifikováno 69 SVP. Největší plocha předpokládaného SVP byla $32,47 m^2$ (průměrně $8,38 m^2$, SD 6,90), s obvodem 29,6 m (průměrně 12,49 m, SD 5,23), nejvyšší počet živých kmenů byl 24 (průměrně 9,68, SD 4,92) a maximální vzdálenost mezi dvěma nejvzdálenějšími kmeny v domnělém SVP byla 8,0 m (průměrně 4,38 m, SD 1,82) (Tab. I, Obr. 2 a 3).

Po testování klonality 668 jednotlivých kmenů byla většina domnělých SVP rozdělena do dvou nebo více menších jednotek – skutečných SVP. Identifikovali jsme 117 monoklonálních skutečných SVP (celkem 601 stromů klonálního původu), největší plocha byla $16,96 m^2$ (průměr $2,10 m^2$, SD 2,98), největší obvod 16,9 m (průměr 5,62 m, SD 3,38), nejvyšší počet živých kmenů 24 (průměr 5,13, SD 3,60) a největší vzdálenost mezi dvěma nejvzdálenějšími kmeny 7,5 m (průměr 2,25 m, SD 1,35). Nakonec jsme identifikovali 67 geneticky unikátních stromů (Tab. I, Obr. 2 a 3). Zaznamenali jsme následující případy:

- i) všechny kmeny v domnělém SVP patří ke geneticky identickému klonu (36,2 %),
- ii) všechny kmeny v domnělém SVP patří ke geneticky identickému klonu s výjimkou jednoho nebo více geneticky unikátních kmenů (pravděpodobně generativního původu, 20,2 %),
- iii) domnělý SVP obsahuje více než 1 geneticky identický klon (až 5; 20,2 %),
- iv) domnělý SVP obsahuje více než 1 geneticky identický klon (až 5) a jeden nebo více geneticky unikátních kmenů (pravděpodobně generativního původu, 21,9 %),
- v) všechny kmeny v domnělém SVP jsou geneticky unikátní (1,5 %).

I: Seznam okulárně vymezených domnělých starobylých výmladkových polykormonů a jejich morfometrických charakteristik

Kód SVP	Lokalita	Plocha SVP (m ²)	Obvod SVP (m)	Celkový počet kmenů	Počet živých kmenů	Počet klonů	Počet unikátních klonů	Nejdelší vzdálenost mezi kmeny SVP (m)
1P01	Podyjí	9,19	13,60	11,00	9,00	1,00	0,00	4,75
1P02	Podyjí	2,19	6,55	4,00	4,00	1,00	0,00	2,50
1P03	Podyjí	7,80	10,95	9,00	8,00	2,00	2,00	4,35
1P04	Podyjí	6,27	9,55	9,00	9,00	1,00	0,00	4,00
1P05	Podyjí	5,08	11,10	12,00	11,00	2,00	1,00	4,60
1P06	Podyjí	25,79	20,90	20,00	18,00	3,00	1,00	7,30
1P07	Podyjí	3,15	7,48	13,00	13,00	1,00	0,00	2,40
1P08	Podyjí	3,04	8,30	7,00	6,00	1,00	0,00	3,15
1P09	Podyjí	5,49	11,60	14,00	14,00	2,00	0,00	4,25
1P10	Podyjí	3,27	7,80	9,00	9,00	1,00	0,00	2,85
1P11	Podyjí	3,90	8,70	8,00	8,00	1,00	0,00	2,90
1P12	Krumlov	1,87	6,60	6,00	5,00	1,00	0,00	2,25
1P13	Krumlov	22,30	19,55	13,00	13,00	3,00	0,00	7,70
1P14	Krumlov	3,32	13,10	7,00	7,00	1,00	2,00	4,50
1P15	Krumlov	15,17	17,00	10,00	9,00	3,00	0,00	6,25
1P16	Krumlov	1,84	6,22	5,00	5,00	1,00	1,00	2,40
1P17	Krumlov	3,41	7,25	6,00	6,00	0,00	6,00	2,25
1P18	Krumlov	8,86	12,50	9,00	9,00	3,00	0,00	4,90
2P02	Podyjí	7,88	14,50	10,00	6,00	1,00	3,00	5,30
2P03	Podyjí	3,78	7,80	7,00	6,00	1,00	0,00	3,00
2P04	Podyjí	20,58	20,60	13,00	9,00	2,00	2,00	6,90
2P05	Podyjí	5,72	11,80	12,00	10,00	2,00	1,00	4,20
2P06	Podyjí	13,94	19,00	25,00	24,00	3,00	0,00	6,50
2P07	Podyjí	16,96	16,90	26,00	24,00	1,00	0,00	7,50
2P08	Podyjí	3,38	7,30	11,00	11,00	1,00	0,00	2,85
2P09	Podyjí	8,76	12,50	13,00	10,00	3,00	1,00	4,90
2P10	Podyjí	5,20	10,65	12,00	11,00	1,00	0,00	4,50
2P11	Podyjí	8,14	12,10	14,00	9,00	1,00	0,00	3,75
2P12	Krumlov	4,49	15,60	9,00	7,00	2,00	1,00	5,50
2P13	Krumlov	14,66	21,60	29,00	20,00	4,00	1,00	7,75
2P14	Krumlov	9,76	19,85	16,00	10,00	3,00	0,00	3,40
2P15	Krumlov	10,98	14,90	11,00	7,00	1,00	1,00	5,25
2P16	Krumlov	1,90	6,00	7,00	6,00	2,00	0,00	2,00
2P17	Krumlov	2,73	8,20	10,00	5,00	1,00	3,00	2,25
2P18	Krumlov	11,59	15,00	15,00	9,00	1,00	6,00	5,85

Kód SVP	Lokalita	Plocha SVP (m ²)	Obvod SVP (m)	Celkový počet kmenů	Počet živých kmenů	Počet klonů	Počet unikátních klonů	Nejdelší vzdálenost mezi kmeny SVP (m)
3P01	Podyjí	32,47	20,60	14,00	12,00	5,00	0,00	8,00
3P03	Podyjí	19,38	15,60	17,00	16,00	2,00	0,00	6,10
3P04	Podyjí	4,18	6,90	9,00	9,00	1,00	0,00	3,80
3P05	Podyjí	16,76	13,10	22,00	21,00	1,00	1,00	6,90
3P06	Podyjí	7,95	11,80	13,00	12,00	2,00	2,00	4,50
3P07	Podyjí	16,10	18,40	21,00	16,00	3,00	1,00	7,40
3P08	Podyjí	25,48	23,25	24,00	23,00	4,00	15,00	1,00
3P09	Krumlov	8,53	12,35	8,00	6,00	1,00	0,00	3,85
3P10	Krumlov	7,20	9,80	7,00	7,00	1,00	2,00	3,50
3P11	Krumlov	0,39	4,90	6,00	5,00	1,00	0,00	1,50
3P12	Krumlov	24,90	21,80	16,00	13,00	3,00	1,00	8,00
3P13	Krumlov	3,22	8,50	6,00	6,00	2,00	1,00	3,00
3P14	Krumlov	6,57	13,40	12,00	10,00	1,00	1,00	5,30
3P15	Krumlov	3,84	5,80	8,00	5,00	1,00	0,00	2,88
3P16	Krumlov	4,39	10,50	5,00	5,00	1,00	1,00	3,85
3P17	Krumlov	1,61	8,90	7,00	5,00	1,00	1,00	3,45
4P01	Podyjí	2,78	7,50	8,00	7,00	2,00	1,00	2,60
4P02	Podyjí	10,25	13,50	15,00	14,00	1,00	0,00	4,85
4P03	Podyjí	7,67	12,15	13,00	12,00	1,00	0,00	3,75
4P04	Podyjí	11,15	14,80	18,00	13,00	2,00	0,00	5,30
4P05	Podyjí	5,98	9,50	11,00	10,00	1,00	0,00	3,75
4P08	Podyjí	4,46	11,33	7,00	7,00	1,00	2,00	4,65
4P09	Podyjí	3,01	8,10	8,00	7,00	1,00	0,00	2,40
4P10	Podyjí	2,22	6,10	6,00	5,00	1,00	0,00	2,00
4P11	Podyjí	9,07	29,60	20,00	18,00	4,00	1,00	5,30
4P12	Krumlov	6,87	14,40	8,00	5,00	1,00	1,00	4,10
4P13	Krumlov	5,73	12,60	8,00	8,00	2,00	0,00	5,50
4P14	Krumlov	10,04	16,80	9,00	9,00	2,00	0,00	6,25
4P15	Krumlov	15,09	18,10	14,00	10,00	4,00	0,00	6,80
4P16	Krumlov	5,07	11,00	7,00	6,00	2,00	0,00	4,20
4P17	Krumlov	2,44	7,80	6,00	4,00	1,00	0,00	2,40
4P18	Krumlov	0,93	4,71	4,00	4,00	1,00	0,00	1,40
4P19	Krumlov	8,07	18,05	11,00	6,00	1,00	3,00	6,80
4P20	Krumlov	1,72	6,90	6,00	5,00	1,00	0,00	2,35
Průměr		8,38	12,49	11,39	9,68			4,38
SD		6,90	5,23	5,54	4,92			1,82

Tučně maximální hodnoty. SD = směrodatná odchylka.

II: Seznam geneticky identických skutečných SVP a jejich morfometrických charakteristik

Kód SVP	Lokalita	Plocha SVP (m ²)	Obvod SVP (m)	Počet živých kmenů	Nejdelší vzdálenost mezi kmeny SVP (m)
1P01	Podyjí	9,19	13,60	9,00	4,75
1P02	Podyjí	2,19	6,55	4,00	2,50
1P03a	Podyjí	1,04	2,50	4,00	1,75
1P03b	Podyjí	0,20	4,50	2,00	1,00
1P04	Podyjí	6,27	9,55	9,00	4,00
1P05a	Podyjí	2,85	8,00	6,00	2,75
1P05b	Podyjí	0,50	3,00	4,00	1,05
1P06a	Podyjí	1,47	6,10	8,00	2,20
1P06b	Podyjí	0,75	3,75	5,00	1,50
1P06c	Podyjí	0,40	3,00	4,00	1,30
1P07	Podyjí	3,15	7,48	13,00	2,40
1P08	Podyjí	3,04	8,30	6,00	3,15
1P09a	Podyjí	1,53	5,20	8,00	2,10
1P09b	Podyjí	1,11	4,70	6,00	2,00
1P10	Podyjí	3,27	7,80	9,00	2,85
1P11	Podyjí	3,90	8,70	8,00	2,90
1P12	Krumlov	1,87	6,60	5,00	2,25
1P13a	Krumlov	0,51	3,25	3,00	1,30
1P13b	Krumlov	2,39	6,75	5,00	2,50
1P13c	Krumlov	0,91	5,00	5,00	2,25
1P14a	Krumlov	1,50	4,60	5,00	1,60
1P15a	Krumlov	1,44	4,75	5,00	2,20
1P15b	Krumlov	0,20	2,50	2,00	1,00
1P15c	Krumlov	0,10	1,25	2,00	0,50
1P16a	Krumlov	1,24	4,50	4,00	1,75
1P18a	Krumlov	0,92	4,25	3,00	1,75
1P18b	Krumlov	0,80	3,00	3,00	1,25
1P18c	Krumlov	0,18	1,75	3,00	0,70
2P02a	Podyjí	0,94	4,40	3,00	1,70
2P03	Podyjí	3,78	7,80	6,00	3,00
2P04a	Podyjí	2,36	6,60	4,00	2,55
2P04b	Podyjí	0,20	3,00	2,00	1,35
2P05a	Podyjí	0,52	5,45	5,00	2,30
2P05b	Podyjí	1,71	3,75	4,00	1,35
2P06a	Podyjí	2,04	11,25	12,00	4,25
2P06b	Podyjí	6,09	13,35	9,00	5,20

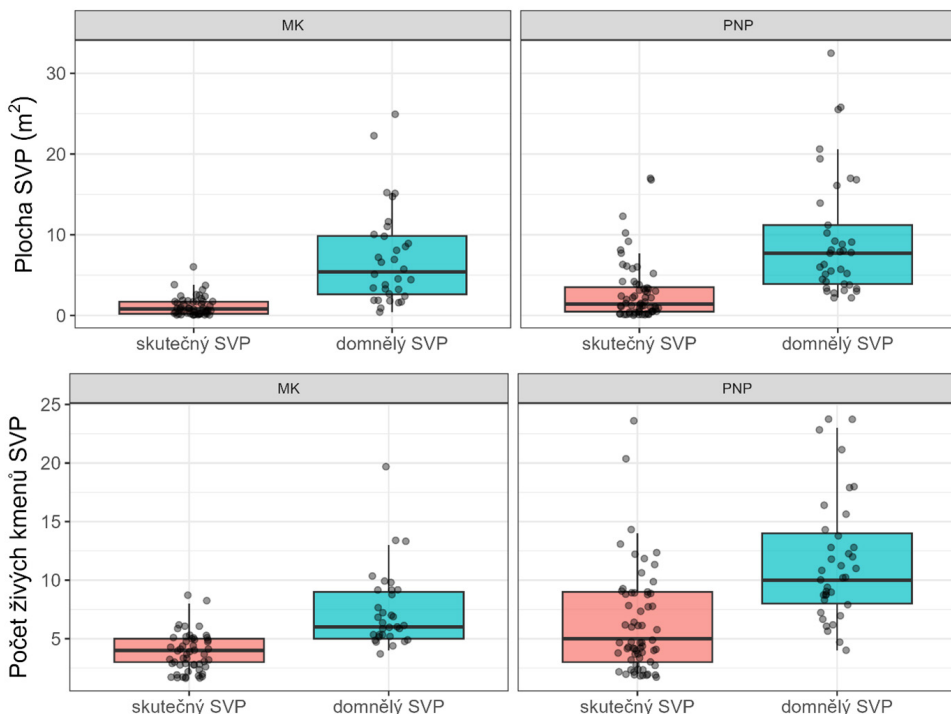
Kód SVP	Lokalita	Plocha SVP (m ²)	Obvod SVP (m)	Počet živých kmenů	Nejdelší vzdálenost mezi kmeny SVP (m)
2P06c	Podyjí	0,10	2,50	3,00	2,50
2P07	Podyjí	16,96	16,90	24,00	7,50
2P08	Podyjí	3,38	7,30	11,00	2,85
2P09a	Podyjí	0,90	3,50	5,00	1,30
2P09b	Podyjí	0,10	1,50	2,00	0,60
2P09c	Podyjí	0,20	3,50	2,00	1,50
2P10	Podyjí	5,20	10,65	11,00	4,50
2P11	Podyjí	8,14	12,10	9,00	3,75
2P12a	Krumlov	0,84	5,50	4,00	2,35
2P12b	Krumlov	0,10	2,00	2,00	0,80
2P13a	Krumlov	1,65	7,50	6,00	3,50
2P13b	Krumlov	0,16	2,20	3,00	0,95
2P13c	Krumlov	1,73	6,90	8,00	2,00
2P13d	Krumlov	0,10	1,50	2,00	0,70
2P14a	Krumlov	0,40	3,75	3,00	2,00
2P14b	Krumlov	3,24	9,00	5,00	3,35
2P14c	Krumlov	0,10	1,50	2,00	0,75
2P15a	Krumlov	2,49	6,75	6,00	2,60
2P16a	Krumlov	1,00	4,40	4,00	1,70
2P16b	Krumlov	0,10	1,90	2,00	0,90
2P17a	Krumlov	0,20	2,50	2,00	1,20
2P18a	Krumlov	0,14	1,70	3,00	1,50
3P01a	Podyjí	2,23	10,75	3,00	5,15
3P01b	Podyjí	0,41	4,75	3,00	2,25
3P01c	Podyjí	0,20	3,00	2,00	1,35
3P01d	Podyjí	0,04	1,00	2,00	0,30
3P01e	Podyjí	0,40	6,00	2,00	2,90
3P03a	Podyjí	12,30	10,30	12,00	2,90
3P03b	Podyjí	1,23	5,10	4,00	1,60
3P04	Podyjí	4,18	6,90	9,00	3,80
3P05a	Podyjí	16,76	13,10	20,00	6,90
3P06a	Podyjí	1,16	6,00	6,00	2,65
3P06b	Podyjí	0,52	3,20	4,00	1,30
3P07a	Podyjí	0,53	3,40	4,00	1,20
3P07b	Podyjí	3,34	8,75	9,00	3,65
3P07c	Podyjí	0,20	2,50	2,00	1,10

Kód SVP	Lokalita	Plocha SVP (m ²)	Obvod SVP (m)	Počet živých kmenů	Nejdelší vzdálenost mezi kmeny SVP (m)
3P08a	Podyjí	0,20	2,20	2,00	1,00
3P08b	Podyjí	0,10	1,70	2,00	0,75
3P08c	Podyjí	0,10	1,65	2,00	0,75
3P08d	Podyjí	0,10	1,00	2,00	0,40
3P10a	Krumlov	2,10	7,75	5,00	3,50
3P11	Krumlov	0,39	4,90	5,00	1,50
3P12a	Krumlov	1,74	7,50	5,00	3,20
3P12b	Krumlov	0,27	2,25	3,00	1,00
3P12c	Krumlov	0,68	3,10	4,00	1,95
3P13a	Krumlov	1,69	6,90	3,00	3,00
3P13b	Krumlov	0,30	4,00	2,00	1,75
3P14a	Krumlov	6,00	12,20	9,00	4,90
3P15	Krumlov	3,84	5,80	5,00	2,88
3P16a	Krumlov	1,79	5,90	4,00	2,65
3P17a	Krumlov	0,47	3,55	4,00	1,55
4P01a	Podyjí	0,50	3,00	4,00	1,25
4P01b	Podyjí	0,10	1,30	2,00	0,50
4P02	Podyjí	10,25	13,50	14,00	4,85
4P03	Podyjí	7,67	12,15	12,00	3,75
4P04a	Podyjí	5,81	10,60	9,00	3,80
4P04b	Podyjí	4,17	11,00	4,00	4,15
4P05	Podyjí	5,98	9,50	10,00	3,75
4P08a	Podyjí	1,18	4,60	5,00	1,95
4P09	Podyjí	3,01	8,10	7,00	2,40
4P10	Podyjí	2,22	6,10	5,00	2,00
4P11a	Podyjí	1,30	5,50	4,00	1,70
4P11b	Podyjí	1,20	6,20	3,00	3,70
4P11c	Podyjí	2,40	8,10	6,00	2,30
4P11d	Podyjí	1,10	5,40	4,00	1,60
4P12a	Krumlov	0,92	4,50	4,00	1,70
4P13a	Krumlov	2,57	8,10	6,00	3,40
4P13b	Krumlov	0,10	1,50	2,00	0,60
4P14a	Krumlov	3,70	11,20	6,00	4,65
4P14b	Krumlov	0,17	1,90	3,00	0,80
4P15a	Krumlov	0,61	3,50	3,00	1,20
4P15b	Krumlov	0,32	2,90	3,00	1,30
4P15c	Krumlov	0,10	1,50	2,00	0,65

Kód SVP	Lokalita	Plocha SVP (m ²)	Obvod SVP (m)	Počet živých kmenů	Nejdelší vzdálenost mezi kmeny SVP (m)
4P15d	Krumlov	0,20	2,30	2,00	1,00
4P16a	Krumlov	1,42	6,85	4,00	3,00
4P16b	Krumlov	0,20	2,60	2,00	1,20
4P17	Krumlov	2,44	7,80	4,00	2,40
4P18	Krumlov	0,93	4,71	4,00	1,40
4P19a	Krumlov	0,55	4,15	3,00	1,55
4P20	Krumlov	1,72	6,90	5,00	2,35
Průměr		2,10	5,62	5,13	2,25
SD		2,98	3,38	3,60	1,35

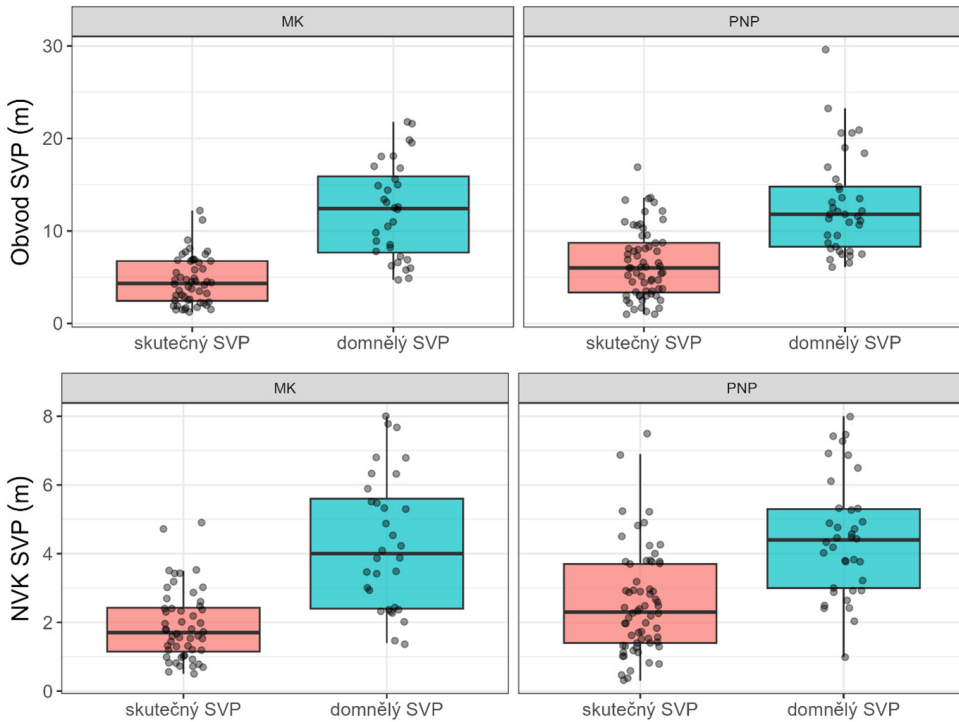
Tučně jsou vyznačeny maximální hodnoty. SD = směrodatná odchylka

Průměry morfometrických charakteristik SVP se snížily poté, co byly všechny vizuálně identifikované (domnělé) SVP rozděleny na geneticky identické klony, tedy skutečné SVP (Obr. 2 a 3), a rozdíl byly statisticky významné (Tab. III). Také maximální hodnoty charakteristik SVP se většinou snížily, ale mezi lokalitami byly viditelné rozdíly (Obr. 2 a 3). Maximální hodnoty všech charakteristik byly v PNP vyšší než v MK, což naznačuje, že PNP je starobylejší a nepřetržitý výmladkový management zde pravděpodobně probíhal déle.



2: Porovnání charakteristik (plocha SVP a počet živých kmenů v daném SVP) domnělých a skutečných SVP podle lokality

MK – Moravský Krumlov, PNP – Národní park Podyjí



3: Porovnání charakteristik (obvod SVP a NVK – nejdelší vzdálenost mezi kmeny v rámci SVP) domnělých a skutečných SVP podle lokality

MK – Moravský Krumlov, PNP – Národní park Podyjí

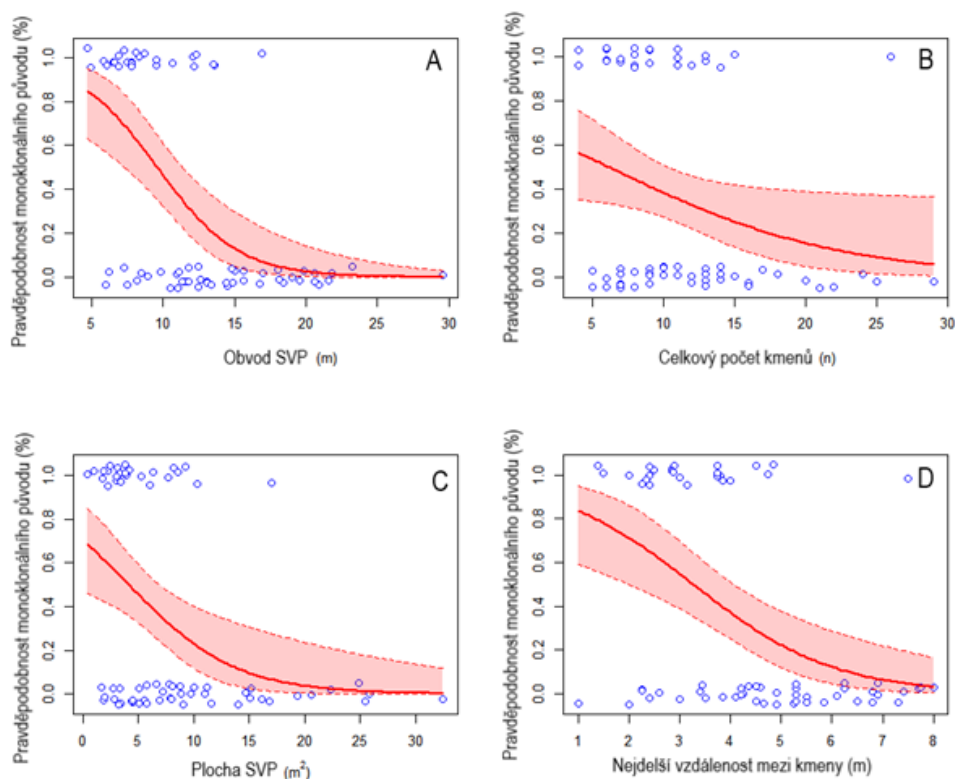
III: Výsledky analýzy GLM zaměřené na rozdíly mezi vizuálně a geneticky identifikovanými SVP

Proměnná	Odhad koeficientu	Směrodatná chyba	t hodnota	p-hodnota	Významnost
Plocha SVP (Intercept)	-1.37730	0.081	-16.957	< 2e-16	***
Obvod SVP	0.13081	0.019	6.613	4.15e-10	***
Počet živých kmenů v SVP	0.06741	0.014	4.652	6.36e-06	***
Nejdelší vzdálenost mezi kmeny SVP	0.18670	0.049	3.792	0.000203	***

Znaky pro významnost: 0 „***“ 0,001 „**“ 0,01 „*“ 0,05 „.“ 0,1 „.“ 1

Srovnání pravděpodobnosti totožnosti domnělých a skutečných SVP

Byly provedeny čtyři logistické regresní analýzy charakteristik SVP a jejich klonálního původu (Obr. 4). Panel (A) ukazuje, že pravděpodobnost monoklonálního původu klesá s rostoucím celkovým počtem kmenů, což naznačuje, že větší domnělé SVP s nižší pravděpodobností pocházejí z jediného klonu. Panel (B) odhaluje podobný negativní trend u plochy SVP; pravděpodobnost zůstává relativně vysoká u menších shluků, ale prudce klesá, jakmile plocha přesáhne přibližně 15 m², pak klesá pod 15 %. Panel (C) ukazuje, že obvod SVP je také silným prediktorem; při obvodu přesahujícím přibližně 20 metrů se pravděpodobnost dramaticky snižuje na méně než 5 %. Kromě toho zvyšující se nejdelší vzdálenost mezi kmeny výrazně snižuje klonovou identitu. Když vzdálenost mezi kmeny přesáhne přibližně 5 metrů, pravděpodobnost monoklonálního původu výrazně klesá.



4: Vztah mezi charakteristikami SVP a pravděpodobností monoklonálního původu. Každý panel znázorňuje křivku logistické regrese (červená čára) s 95% intervaly spolehlivosti (červená plocha) a naměřené datové body (modré kruhy): (A) obvod SVP (m), (B) celkový počet kmenů, (C) plocha SVP (m²), (D) nejdelší vzdálenost mezi kmeny.

Všechny čtyři logistické regresní modely byly statisticky významné ($p < 0,05$), což naznačuje silné vztahy mezi charakteristikami SVP a pravděpodobností monoklonálního původu (Obr. 4).

U všech modelů byly intervaly spolehlivosti relativně úzké, což naznačuje spolehlivost odhadů. Celkově tyto výsledky naznačují, že strukturální vlastnosti, zejména velikost a prostorový rozsah, jsou klíčovými faktory ovlivňujícími klonální složení, přičemž větší a rozsáhlejší shluky vykazují výrazně nižší pravděpodobnost, že se budou skládat z jediného klonu.

DISKUZE

Genetická struktura SVP

Monoklonální polykormony (skutečné SVP) byly vizuálně správně identifikovány v 36,2 % případech, 20,2 % vizuálně určených SVP bylo rovněž monoklonálních ale navíc s jedním nebo více přimíšenými geneticky jedinečnými stromy a 42,1 % domnělých SVP se skládalo ze 2–5 klonů (Tab. I a II). To je v souladu se zjištěním Littlea (2017), který doporučil otestovat všechny kmeny v potenciálním SVP, protože v jeho datovém souboru se také objevily některé geneticky odlišné kmeny. Bakker *et al.* (2001) nedoporučují vizuální identifikaci klonů (dubů zimních a letních) vzhledem k tomu, že klony byly v starobylém výmladkovém lese De Stompert (Nizozemsko) promíchány. Na druhou stranu výsledky Gavinet *et al.* (2020) ukazují, že SVP dubu cesmínového byly prostorově dobře vymezené a daly se spolehlivě popsat na základě vizuálních inventarizací.

V našem datovém souboru bylo z 668 analyzovaných kmenů 10 % geneticky jedinečných, pravděpodobně generativního původu. Tyto kmeny však mohly být také posledními zbytky starobylých výmladkových polykormonů. Z našeho datového souboru není možné odhadnout jejich původ, bylo by nutné odebrat vzorky ze všech stromů v porostu. Odebírali jsme vzorky pouze z kmenů domnělých SVP. Kdybychom odebrali vzorky ze všech kmenů v porostu, pravděpodobně bychom zjistili vyšší procento stromů generativního původu než pouhých 10 %. Například Vrška *et al.* (2016) uvádějí celkem 25 % jedno-kmenných stromů (dub zimní) ve starobylých výmladkových lesích na dvou lokalitách v Národním parku Podyjí jako geneticky unikátních. Bakker *et al.* (2001) zkoumali smíšenou populaci dubů letních a dubů zimních, nacházející se ve středu Nizozemska, kde bylo mezi 59 dubů letními nalezeno devět genotypů, z nichž osm tvořily klony. U 21 dubů zimních bylo nalezeno pět genotypů, z nichž tři byly klony. Gavinet *et al.* (2020) uvedli, že pouze 25 jedinců dubu cesmínového ze 166 vzorkovaných bylo neidentifikovaných klonů (15 % nezjištěných klonů). Z 541 kmenů dubu pyrenejského bylo nalezeno 146 různých genotypů, podíl klonální reprodukce byl vyšší než 80 % (Salomón *et al.*, 2013). Vysoký podíl stromů klonálního původu je však prvním znakem toho, že se jedná o starobylý výmladkový les s dlouhodobým nepřetržitým pařením (Buček *et al.*, 2017).

V sousedních domnělých SVP jsme nezaznamenali ani jediný společný výskyt stejného klonu, to znamená, že při vizuálním vymezení nedošlo ani v jednom případě k rozdělení skutečného klonu na více menších částí. A pouze v jednom případě byly všechny kmeny domnělého SVP geneticky jedinečné stromy, jednalo se tedy o náhodnou skupinu stromů generativního původu.

Podle Bakker *et al.* (2001) je vhodné nejprve analyzovat starobylé výmladkové lesy na přítomnost klonů, než se přistoupí ke studiu genetické variability. Informace týkající se výskytu a velikosti klonů lze využít k přijetí správných rozhodnutí o prořezávání, obnově výmladků a jejich ochraně.

Srovnání morfometrických znaků SVP

Z celkového počtu 601 kmenů bylo identifikováno 117 klonů; průměrný počet kmenů na jeden klon činil 5,14 (maximálně 24). Průměrná velikost plochy SVP byla 2,10 m² (maximálně 16,76 m²), průměrný obvod v úrovni báze kmenů byl 5,62 m (maximálně 16,9 m) a průměrná nejdelší vzdálenost mezi kmeny v rámci SVP byla 2,25 m (maximálně 7,5 m). Vrška *et al.* (2016) změřili rovněž v Národním parku Podyjí a u stejného druhu, dubu zimního, podobné hodnoty, s průměrným poloměrem SVP 1,9–2,1 m, s převahou polykormonů se dvěma až třemi kmeny a maximem 14 kmenů. Salomón *et al.* (2013) zaznamenali významnou variabilitu ve velikosti výmladků, a to jak v počtu kmenů (průměrně 9,66, od 1 do 34), tak v ploše, kterou zabíraly (průměrně 38,88 m², maximálně 130 m²) u SVP dubu pyrenejského. Později Salomón *et al.* (2017) odebrali vzorky 213 kmenů dubu pyrenejského ze dvou věkových kohort a bylo zjištěno pouze 14 klonů. Průměrná plocha SVP byla 11,4 m² a pohybovala se v rozmezí od 6,3 do 40,8 m². Klony čítaly v průměru 7,9 kmenů (v rozmezí od 4 do 28 kmenů). Valbuena-Carabaña, Gil (2013) zaznamenali u SVL dubu pyrenejského po prořezávce průměrný počet kmenů na klonální skupinu 3,66 (maximálně 13), průměrnou plochu 12,1 m² (maximálně 100,1 m²) a maximální vzdálenost mezi kmeny v rámci SVP 15,3 m. Bakker *et al.* (2001) zaznamenali průměrný počet stromů v klonu 7 u dubu letního (maximálně 13) a 6 u dubu zimního. Průměrná vzdálenost mezi stromy v rámci jednoho klonu činila 1,5 m u dubu letního a 0,9 m u dubu zimního, a průměrná maximální vzdálenost mezi dvojicí kmenů v rámci jednoho klonu činila 3,6 m u dubu letního (maximálně 5,8 m) a 2,0 m u dubu zimního. Logli a Joffre (2001) uvádějí, že u SVL dubu šipáku (*Quercus pubescens*) se nejčastěji vyskytují polykormony s jedním a dvěma kmeny (průměr 1,96, maximum 7), s průměrnou plochou SVP 9,4 m² (maximum 25 m²). Knott *et al.* (2022) uvádějí podobný výsledek, nejvyšší počet polykormonů měl dva kmeny (maximálně 9) u obou nejhojnějších druhů, dubu letního a buku lesního (Drahany, Česko). Pozorování polykormonů buku lesního ve Velké Británii provedená Little (2017) odhalila maximální průměr až 9 m. Podobně největší průměr polykormonů publikovaný Piggotem (1989) pro lípu malolistou (*Tilia cordata*) činil 6–8 m a vyskytoval se na mnoha lokalitách v severním Lancashire a v Lake Districtu ve Velké Británii.

Abychom pochopili procesy, které vedly k současnému tvaru SVP, Vrška *et al.* (2016) navrhli, podívat se pod povrch a odhalit kořenový systém. Tvar polykormonů klasifikovali jako kruhový, kompaktní, podlouhlý nebo zubatý na základě hodnoty vyvinutého tvarového indexu. Knott *et al.* (2022) vyvinuli rovnici pro výpočet hodnoty významnosti polykormonu odvozenou z 5 morfologických znaků. Podobně Logli & Joffre (2001) na základě analýzy hlavních komponent definovali pět typů jednotlivých polykormonů. Tyto typy odrážely jak proměnlivost stanoviště, tak strukturu porostu. Na základě našich dat nemáme v úmyslu provádět typologickou klasifikaci SVP, jelikož disponujeme pouze malým množstvím případů, ale je možné je rozdělit do tří hlavních skupin: i) stále aktivně prořezávané SVP s mladými kmeny, ii) SVP často s přestárlými kmeny, iii) SVP směřující k nepravé kmenovině; jedná se o praxi vyřezávání kmenů v polykormonech, kromě nejsilnějších a nejvíce vzpřímených, což vede ke strukturám podobným vysokému lesu (Müllerová *et al.* 2014).

Vzhledem k velkým rozměrům klonů se předpokládá, že SVP mohou být značného stáří (Bakker, 2001). Maděra *et al.* (2017b) proto zastávají názor, že při jakémkoli hodnocení stáří SVL jsou nejdůležitějšími kritérii výskyt SVP a maximální hodnoty jejich charakteristik.

Stáří SVP

Velikost a tvar SVP hrají významnou roli při určování jeho stáří, jinými slovy délky nepřetržité lidské činnosti při výmladkování (Vrška *et al.*, 2016). Odhad stáří SVP je velmi nejistý a existuje jen několik studií, které se pokusily najít metodu pro stanovení stáří SVP na základě strukturálních znaků (Piggot, 1989; Rackham, 1986; Vrška, 2016; Little, 2017).

V populaci osikovce, který se šíří prostřednictvím kořenových výmladků, však podle Ally *et al.* (2008) velikost klonu není dobrým ukazatelem věku klonu a autoři navrhuji pro odhad věku klonu použít neutrální somatickou mutační rychlost na lokus za rok při použití 14 mikrosatelitových lokusů. Rackham (1986) zmiňuje SVP jasanu (*Fraxinus excelsior*) staré tisíce let. Rackham (2012) navrhl hrubý odhad 400 let na každý 1,2 metru průměru SVP v úrovni terénu. Piggot (1989) odhadl stáří SVP lípy malolisté na 1300–1900 let porovnáním průměru kruhového SVP s průměrem kmene v prsní výšce generativně vzniklého stromu v poměru 1 : 1,8 (průměr SVP je 1,8krát větší než průměr kmene v prsní výšce stromu generativního původu stejného věku). Little (2017) pomocí Rackhamovy jednoduché metody odhadl maximální stáří SVP buku lesního až na 3000 let. Vrška *et al.* (2016) zveřejnili preciznější metodu odhadu stáří u dubu zimního, dubový polykormon s průměrem u země až 5 m byl starý 825 ± 145 (SE) let. Maděra *et al.* (2017b) varují, že tyto odhady stáří mohou být nadhodnocené; v Banátu (Rumunsko) nemohl být SVP buku lesního o průměru 2,5 m v úrovni terénu starší více než 200 let, protože tato oblast byla osídlena teprve v roce 1820.

Je však velmi pravděpodobné, že největší SVP pocházejí ještě z doby před zavedením moderního lesnictví v Evropě (Buček *et al.*, 2017) a jako takové jsou neocenitelnými pozůstatky původního genofundu.

Kulturní a přírodní hodnoty SVP

Všichni autoři zabývající se výzkumem SVL považují SVP za objekty s vysokou přírodní a kulturní hodnotou. SVP jako forma živého stromu (Read, 2000) s dlouhou historií, spolu s dalšími historickými prvky, jako jsou archeologické památky, hraniční příkopy a zdi, hraniční kameny, hraniční stromy, mýty a legendy, sakrální objekty, staré silnice a cesty, technické objekty a zbytky plužin (Buček *et al.* 2017), jsou součástí kulturního dědictví lidstva. Podivně tvarované SVP si našly cestu i do výtvarného umění (Lacina, 2016). Podle Bučka *et al.* (2017) lze SVL považovat za umělý přírodní ekosystém sensu Van der Maarel (1975). Tato společenstva byla vytvořena a jsou udržována opakovanými zásahy člověka a současně se vyznačují vysokou mírou rozmanitosti volně žijících druhů rostlin a živočichů. Význam SVL pro biologickou rozmanitost zmínilo mnoho autorů. Kamp (2022) vysvětlil, že vysoká biologická rozmanitost SVL je závislá na mozaice porostů různých stáří s rozmanitými strukturami v těsné blízkosti navzájem, a uchovala se též díky dlouhodobé lesní kontinuitě (Bradshaw *et al.*, 2015), zejména ve formě otevřeného lesa. Kromě toho SVP podporují biologickou rozmanitost také díky hojné přítomnosti stromových mikrobiotopů, jako jsou například dendrotelmy (Maděra *et al.*, 2017b; Knott *et al.*, 2022).

Vzhledem k masivnímu úbytku tradičního výmladkového hospodaření v posledních několika stoletích se jeví jako naléhavé inventarizovat a chránit zbývající biologickou rozmanitost a kulturní dědictví dosud aktivních výmladkových lesů a zhodnotit jejich stav a potřebu ochrany (Slach *et al.*, 2021). Klíčovou otázkou ochrany, obvykle nepravých přestárých kmenovin, je, zda je možná regenerace SVP prostřednictvím obnovy výmladkového hospodaření. Znovu prořezané starobylé polykormony vykazují proměnlivou míru přežití, ale obvykle s dostatečným opětovným růstem k obnovení původního porostu, doplněného přirozenou obnovou (Buckley, 2020).

ZÁVĚR

Starobylost obou zkoumaných lokalit byla prokázána, i když průměrná velikost morfometrických charakteristik skutečných SVP byla statisticky významně menší než u domnělých SVP, které byly identifikovány pouze vizuálně. U některých ze skutečných SVP jsme nicméně zaznamenali značné vzdálenosti mezi jednotlivými kmeny geneticky identických klonů, které prokazují jejich značné stáří.

Ačkoli významné procento vizuálně identifikovaných SVP je skutečně monoklonálního původu, platí, že čím větší je domnělý SVP, tím menší je pravděpodobnost, že se jedná o jeden geneticky identický klon. Na druhou stranu, čím větší je skutečný SVP, tím je potenciálně starší a tudíž významnější.

Poděkování

Tato práce byla podpořena „Národní agenturou pro zemědělský výzkum“ v rámci projektu „Využití analýz DNA pro účely zachování žádoucí genetické diversity uznaných zdrojů kvalifikovaného reprodukčního materiálu a pro genetickou charakterizaci populací méně běžných autochtonních druhů lesních dřevin“ [číslo grantu QK23020020]. Rádi bychom také poděkovali všem studentům, kteří se v rámci Letní školy ekologie podíleli na terénních měřeních a vyhodnocení základních dat.

POUŽITÁ LITERATURA

- ALLY, D., RITLAND, K., OTTO, S. P. 2008. Can clone size serve as a proxy for clone age? An exploration using microsatellite divergence in *Populus tremuloides*. *Molecular Ecology*. 17, 4897–4911. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03962.x>
- BAKKER, E. G., VAN DAM, B. C., VAN ECK, H. J., JACOBSEN, E. 2001. The Description of Clones of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. with Microsatellites and AFLP in an Ancient Woodland. *Plant Biology*. 3(6), 616–621. <https://doi.org/10.1055/s-2001-19365>
- BRADBURY, D., BINKS, R. M., BYRNE, M. 2021. Genomic data inform conservation of rare tree species: clonality, diversity and hybridity in *Eucalyptus* series in a global biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*. 30, 619–641, <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02106-2>
- BRADSHAW, R. H. W., JONES, C. S., EDWARDS, S. J., HANNON, G. E. 2015. Forest continuity and conservation value in Western Europe. *The Holocene*. 25(1), 194–202. <https://doi.org/10.1177/0959683614556378>
- BUČEK, A., ČERNUŠÁKOVÁ, L., FRIEDL, M., MACHALA, M., MADĚRA, P. 2017. Ancient coppice woodlands in the landscape of the Czech Republic. *European Countryside*. 4, 617–646. <https://doi.org/10.1515/euco-2017-0036>
- BUCKLEY, P. 2020. Coppice restoration and conservation: a European perspective. *Journal of Forest Research*. 25(3), 125–133. <https://doi.org/10.1080/13416979.2020.1763554>
- CHONG, C., EDWARDS, W., PEARSON, R., WAYCOTT, M. 2013. Sprouting and genetic structure vary with flood disturbance in the tropical riverine paperbark tree, *Melaleuca leucadendra* (Myrtaceae). *American Journal of Botany*. 100(11), 2250–2260. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200614>

- DE HAAR, M. R., OP, J., MAES, B. 2024. Morphological research on native *Acer campestre* (Sapindaceae) in the Netherlands. *Gorteria*, 46: 21–28.
- DERING, M., CHYBICKI, I. J., RACZKA, G. 2015. Clonality as a driver of spatial genetic structure in populations of clonal tree species. *Journal of Plant Research*. 128, 731–745. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0742-7>
- DEWOODY, J., ROWE, C. A., HIPKINS, V. D., MOCK, K. E. 2008. “Pando” Lives: Molecular Genetic Evidence of a Giant Aspen Clone in Central Utah. *Western North American Naturalist*. 68(4), 493–497. <https://doi.org/10.3398/1527-0904-68.4.493>
- DOW, B. D., ASHLEY, M. V., HOWE, H. F. 1995. Characterization of highly variable (GA/CT)_n microsatellites in the bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Theoretical and Applied Genetics*, 91, 137–141. <https://doi.org/10.1007/BF00220870>
- DURAND, J., BODÉNÈS, C., CHANCEREL, E., FRIGERIO, J. M., VENDRAMIN, G., SEBASTIANI, F., BUONAMICI, A., GAILING, O., KOELEWIJN, H. P., VILLANI, F., MATTIONI, C., CHERUBINI, M., GOICOECHEA, P. G., HERRÁN, A., IKARAN, Z., CABANÉ, C., UENO, S., ALBERTO, F., DUMOULIN, P. Y., GUICHOUX, E., DE DARUAR, A., KREMER, A., PLOMION, C. 2010. A fast and cost-effective approach to develop and map EST-SSR markers: oak as a case study. *BMC Genomics*. 11, 570. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-570>
- GAVINET, J., OURCIVAL, J. M., GAUZERE, J., GARCÍA DE JALÓN, L., LIMOUSIN, J. M. 2020. Drought mitigation by thinning: Benefits from the stem to the stand along 15 years of experimental rainfall exclusion in a holm oak coppice. *Forest Ecology and Management*. 473, 118266. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118266>
- GOLDBERG, E., KIRBY, K., HALL, J., LATHAM, J. 2007. The ancient woodland concept as a practical conservation tool in Great Britain. *Journal for Nature Conservation*. 15, 109–119. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2007.04.001>
- GUICHOUX, E., LAGACHE, L., WAGNER, S., CHAUMEIL, P., LÉGER, P., LEPAIS, O., LEPOITTEVIN, C., MALAUSA, T., REVARDEL, E., SALIN, F., PETIT, R. J. 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources*. 11, 591–611. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x>
- JANKOWSKA-WROBLEWSKA, S., MEYZA, K., SZTUPECKA, E., KUBERA, L., BURCZYK, J. 2016. Clonal structure and high genetic diversity at peripheral populations of *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. *iForest*. 9, 892–900. <https://doi.org/10.3832/for1885-009>
- JARMAN, R., MATTIONI, C., RUSSELL, K., CHAMBERS, F.M., BARTLETT, D., MARTIN, M.A., CHERUBINI, M., VILLANI, F., WEBB J. 2019. DNA analysis of *Castanea sativa* (sweet chestnut) in Britain and Ireland: Elucidating European origins and genepool diversity. *PLoS ONE*. 14(9), e0222936. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222936>
- KAMP, J. 2022. Coppice loss and persistence in Germany. *Trees, Forests and People*. 8, 100227. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100227>
- KAMPFER, S., LEXER, C., GLÖSSL, J., STEINKELLNER H. 1998 Characterization of (GA)_n microsatellite loci from *Quercus robur*. *Hereditas*. 129, 183–186. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1998.00183.x>
- KEMPERMAN, J. A., BARNES, B. V. 1976 Clone size in American Aspen. *Canadian Journal of Botany*. 54, 2603–2607. <https://doi.org/10.1139/b76-280>
- KAPLAN, J. O., KRUMHARDT, K. M., ZIMMERMANN N. 2009. The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quaternary Science Reviews*. 28, 3016e3034. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.09.028>
- KLEIN GOLDEWIJK, K., BEUSEN, A., VAN DRECHT, G., DE VOS, M. 2011. The HYDE 3.1 spatially explicit database of human-induced global land-use change over the past 12,000 years. *Global Ecology and Biogeography*. 20, 1. 73e86. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00587.x>
- KNOTT, R., ADAMEC, Z., UHERKOVÁ, B., KADAVÝ, J., KNEIFL, M. 2022 Evaluation of coppice management relics based on coppice stool value variability in the Drahany Highlands. *Journal of Forest Science*. 68(7), 277–286. <https://doi.org/10.17221/74/2022-JFS>
- KOOP, H. 1987 Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. *Vegetatio*. 72, 103–110. <https://doi.org/10.1007/BF00044840>

- LACINA, J. 2016 Coppice woods and pollard trees in the visual arts. *Journal of Landscape Ecology*. 9(2), 97–108. <https://doi.org/10.1515/jlecol-2016-0010>
- LITTLE, T. R. 2017 *An exploration of coppice throughout the Epping Forest ridge; developing genetic and investigative techniques to determine coppice origins in beech (Fagus sylvatica L.)*. PhD. Thesis. Royal Agricultural University, Cirencester, 71 pp.
- LOGAN, A. S., CHYTRÝ, M., WOLFF, K. 2018 Genetic diversity and demographic history of the Siberian lime (*Tilia sibirica*). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 33, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.04.005>
- LOGAN, A. S., PHUEKVILAI, P., WOLFF, K. 2015 Ancient woodlands in the limelight: delineation and genetic structure of ancient woodland species *Tilia cordata* and *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) in the UK. *Tree Genetics & Genomes*. 11, 52. <https://doi.org/10.1007/s11295-015-0872-z>
- LOGLI, F., JOFFRE, R. 2001 Individual variability as related to stand structure and soil condition in a Mediterranean oak coppice. *Forest Ecology and Management*. 142, 53–63. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00339-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00339-X)
- MADĚRA, P., KOHOUTEK, M., ŠENFELDR, M., ŘEPKA, R. 2012. The population structure and regeneration of Wild Service Tree in Hádecká planinka National Nature Reserve (Czech Republic). *Dendrobiology*. 68(2), 63–68.
- MADĚRA, P., MACHALA, M., SLACH, T., FRIEDL, M., ČERNUŠÁKOVÁ, L., VOLAŘÍK, D., BUČEK, A. 2017a. Predicted occurrence of ancient coppice woodlands in the Czech Republic. *iForest*. 10, 788–795. <https://doi.org/10.3832/ifer2295-010>
- MADĚRA, P., SLACH, T., ÚRADNÍČEK, L., LACINA, J., ČERNUŠÁKOVÁ, L., FRIEDL, M., ŘEPKA, R. 2017b. Tree shape and form in ancient coppice woodlands. *Journal of Landscape Ecology*. 10(2), 5–18. <https://doi.org/10.1515/jlecol-2017-0004>
- MATULA, R., SVÁTEK, M., KŮROVÁ, J., ÚRADNÍČEK, L., KADAVÝ, J., KNEIFL, M. 2012 The sprouting ability of the main tree species in Central European coppices: implications for coppice restoration. *European Journal of Forest Research*. 131, 1501–1511. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0618-5>
- MÜLLEROVÁ, J., SZABÓ, P., HĚDL, R. 2014. The rise and fall of traditional forest management in southern Moravia: A history of the past 700 years. *Forest Ecology and Management*. 331, 104–115. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.032>
- PEAKALL, R., SMOUSE, P. E. 2006. GenAlex 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*. 6, 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- PEAKALL, R., SMOUSE, P. E. 2012. GenALEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*. 28, 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- PETERKEN, G. F. 1977. Habitat conservation priorities in British and European woodlands. *Biological Conservation*. 11, 223–236. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(77\)90006-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(77)90006-4)
- PIGOTT, C. D. 1989. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* Mill at the northern limits of its geographical range. IV. Estimated age of the trees. *New Phytologist*. 112, 117–121. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb00316.x>
- RACKHAM, O. 1971. Historical studies and woodland conservation. In: DUFFEY, E., WATT, A. S. (Eds.). *The scientific management of animal and plant communities for conservation*. Oxford: Blackwell, 563–580.
- RACKHAM, O. 1986. *The History of the Countryside: The Full Fascinating Story of Britain's Landscape*. JM Dent and Sons, London, 445 pp.
- RACKHAM, O. 2008 Ancient woodlands: modern threats. *New Phytologist*. 180, 571–586. <https://www.jstor.org/stable/25150608>
- R Core Team. 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing (Version 4.2.0).
- RACKHAM, O. 2012. *Woodlands*. Harper Collins, London, 480 pp.
- READ, H. 2000. *Veteran trees*. A guide to good management. English Nature, Peterborough, 176 pp.
- SALOMÓN, R., VALBUENA-CARABANA, M., GIL, L., GONZÁLEZ-DONCEL, I. 2013. Clonal structure influences stem growth in *Quercus pyrenaica* Willd. coppices: Bigger is less vigorous. *Forest Ecology and Management*. 296, 108–118. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.011>

- SALOMÓN, R., RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J., GONZÁLEZ-DONCEL, I., GIL, L., VALBUENA-CARABAÑA, M. 2017. On the general failure of coppice conversion into high forest in *Quercus pyrenaica* stands: a genetic and physiological approach. *Folia Geobotanica*. 52, 101–112. <https://doi.org/10.1007/s12224-016-9257-9>
- SLACH, T., VOLÁŘÍK, D., MADĚRA, P. 2021. Dwindling coppice woods in Central Europe – natural and cultural heritage disappearing. *Forest Ecology and Management*. 501, 119687. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119687>
- STEINKELLNER, H., FLUCH, S., TURETSCHKE, E., LEXER, C., STREIFF, R., KREMER, A., GLÖSSL, J. 1997. Identification and characterization of (GA/CT)(n) – microsatellite loci from *Quercus petraea*. *Plant Molecular Biology*. 33, 1093–1096. <https://doi.org/10.1023/A:1005736722794>
- SZABÓ, P. 2009. Open woodland in Europe in the Mesolithic and in the Middle Ages: Can there be a connection? *Forest Ecology and Management*. 257, 2327–2330. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.035>
- SZABÓ, P., MÜLLEROVÁ, J., SUCHÁNKOVÁ, S., KOTAČKA, M. 2015 Intensive woodland management in the Middle Ages: spatial modelling based on archival data. *Journal of Historical Geography*, 48, 1–10. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhg.2015.01.005>
- ŠEBESTA, J., MADĚRA, P., ŘEPKA, R., MATULA, R. 2017. Comparison of vascular plant diversity and species composition of coppice and high beech forest in the Banat region, Romania. *Folia Geobotanica*. 52(1), 33–43. <https://doi.org/10.1007/s12224-016-9279-3>
- ŠENFELDR, M., MADĚRA, P. 2011. Population Structure and Reproductive Strategy of Norway Spruce (*Picea abies* L. Karst) Above the Former Pastoral Timberline in the Hrubý Jeseník Mountains, Czech Republic. *Mountain Research and Development*. 31(2), 131–143. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-10-00073.1>
- VALBUENA-CARABAÑA, M., GIL, L. 2013. Genetic resilience in a historically profited root sprouting oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) at its southern boundary. *Tree Genetics & Genomes*. 9, 1129–1142. <http://doi.org/10.1007/s11295-013-0614-z>
- VAN DER MAAREL, E. 1975. Man-made natural ecosystems in environmental management and planning. In: VAN DOBBEN, W. H., LOWE-MCCONNELL, R. H. (eds). *Unifying Concepts in Ecology*. Springer, Dordrecht, pp. 263–274. https://doi.org/10.1007/978-94-010-1954-5_22
- VAN LOO, M., JOSEPH, J. A., HEINZE, B., FAY, M. F., LEXER, C. 2008. Clonality and spatial genetic structure in *Populus × canescens* and its sympatric backcross parent *P. alba* in a Central European hybrid zone. *New Phytologist*. 177, 506–516. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02266.x>
- VAUGHAN, S. P., COTTRELL, J. E., MOODLEY, D. J., CONNOLLY, T., RUSSELL, K. 2007. Clonal structure and recruitment in British wild cherry (*Prunus avium* L.). *Forest Ecology and Management*. 242, 419–430. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.059>
- VRŠKA, T., JANÍK, D., PÁLKOVÁ, M., ADAM, D., TROCHTA, J. 2016. Below- and above-ground biomass, structure and patterns in ancient lowland coppices. *iForest*. 10, 23–31. <https://doi.org/10.3832/ifor1839-009>

Contact Information / Kontaktní údaje

Petr Maděra: petrmad@mendelu.cz