

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



Mrtvé dřevo jako klíčové mikrostanoviště pro obnovu smrku:

10 let sledování sukcese dřevin po kůrovcové disturbanci

Diplomová práce

Autor: Nikola Budnikov

Vedoucí práce: Ing. Radek Bače, Ph.D.

2024

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Nikola Budnikov

Lesní inženýrství

Název práce

Mrtvé dřevo jako klíčové mikrostanoviště pro obnovu smrku: 10 let sledování sukcese dřevin po kůrovcové disturbanci

Název anglicky

Dead wood as a key microsite for spruce regeneration: 10 years of monitoring tree succession after bark beetle disturbance

Cíle práce

Fakt, že mrtvé dřevo je zejména v horských smrčinách klíčovým mikrostanovištěm pro obnovu smrku, je dobře známý. Je ale otázkou, zda výhodnost mrtvého dřeva trvá i po intenzivní disturbanci, která přináší výrazné zvýšení teplot v podrostu a například zvyšuje riziko vysychání všech vyvýšených stanovišť. Z toho důvodu je cílem diplomové práce zhodnotit desetiletý vývoj sukcese dřevin po disturbanci horního stromového patra. Testovaná hypotéza je, že disturbance přinesla zvýšenou mortalitu zmlazení na mikrostanovištích ohrožených suchem, tzn. na úsecích ležících kmenů, které jsou vysoko nad zemí a jsou tenčí. Konkrétně práce odpoví na následující otázku:

Jaké vlastnosti úseků ležících kmenů (tloušťka, vyvýšení nad zemí, zakrytí postranní vegetací, stádium rozkladu dřeva, převažující typ hniloby a další) mají vliv na rychlost růstu a mortalitu zmlazení a zda jsou tyto vztahy modifikovány disturbancí.

Metodika

1. Terénní sběr dat se uskuteční v druhé polovině vegetační sezóny 2022 na dvou hektarových čtvercových plochách; jedné zasažené disturbancí v roce 2009 (Trojmezna, NP Šumava) a jedné kontrolní (Eustaška, NPR Praděd).
2. Na plochách budou přeměřeni všichni jedinci na ležících kmenech, kteří byli v předešlých letech označeni identifikačními štítky.
3. Matematické a statistické zpracování dat; vyhodnocení změny početnosti, mortality a přírůstu zmlazení.
4. Vypracování diplomové práce.

Harmonogram DP: červenec, srpen – sběr dat v terénu

srpen, září – vypracování literární rešerše

říjen – zpracování metodiky práce

listopad, prosinec, leden – zpracování výsledků

únor – diskuze

březen – úvod a závěr DP, abstrakt

duben – závěrečné úpravy



Doporučený rozsah práce

40-50

Klíčová slova

Picea abies, smrk ztepilý, mrtvé dřevo, disturbance, obnova, přírůst

Doporučené zdroje informací

- Bače R., Svoboda M., Janda P., et al. 2015. Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *PLoS ONE* 10: e0139214.
- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., & Červenka, J. (2012). Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 266, 254-262.
- Čížková P., Červenka J., Hubený P. 2020. Monitoring of tree regeneration in unmanaged area of the Šumava National Park. *Silva Gabreta* 26: 81–97.
- Daněk, P., Šamonil, P., & Hort, L. (2022). Forest floor alteration by canopy trees and soil wetness drive regeneration of a spruce-beech forest. *Forest Ecology and Management*, 504, 119802.
- Díaci, J., Rozman, J., & Rozman, A. (2020). Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings?. *Forest Ecology and Management*, 455, 117688.
- Fukasawa, Y., Ando, Y., Suzuki, S. N., Aizawa, M., & Sakuma, D. (2020). Climate influences the effect of fungal decay type on regeneration of *Picea jezoensis* var. *hondoensis* seedlings on decaying logs. *Canadian Journal of Forest Research*, 50(1), 73-79.
- Iijima, H., & Shibuya, M. (2010). Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Journal of forest research*, 15(1), 46-54.
- Macek M., Wild J., Kopecký M., et al. 2017. Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. *Ecol. Appl.* 27(1): 156–167.
- Szwagrzyk, J., Gazda, A., Zwijacz-Kozica, T., Zięba, A., Ciesielska, B., Szewczyk, J., ... & Bodziarczyk, J. (2021). Role of environmental filtering and seed source availability in natural regeneration processes following large-scale disturbances in mountain forests. *European Journal of Forest Research*, 140(4), 835-845.
- Zeppenfeld T., Svoboda M., DeRose J., et al. 2015. Response of *Picea* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: Neighborhood effects lead to direct regeneration. *J. Appl. Ecol.* 52(5): 1402–1411.
-

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Radek Bače, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 23. 6. 2022

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 31. 8. 2022

prof. Ing. Róbert Marušák, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 15. 09. 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „Mrtvé dřevo jako klíčové mikrostanoviště pro obnovu smrku: 10 let sledování sukcese dřevin po kůrovcové disturbanci“ vypracoval samostatně pod vedením Ing. Radka Bačeho, Ph.D. a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědom že zveřejněním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne 5. 4. 2024

Nikola Budnikov

Poděkování

Touto cestou bych chtěl poděkovat svému vedoucímu diplomové práce Ing. Radkovi Bačemu, Ph.D. za odborné vedení, cenné rady, ochotu, přátelský přístup a motivaci při zpracování této práce. Dále bych chtěl poděkovat Ing. Tereze Gelnarové za pomoc při kontrole práce. Nakonec bych rád vyjádřil dík svým rodičům, kteří mě bezmezně podporovali během celého studia.

Abstrakt

Tato diplomová práce se zabývá sukcesí smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) na ležícím mrtvém dřevě v horských smrčínách pralesovitého charakteru. Cílem bylo zhodnotit desetiletý vývoj sukcese dřevin po disturbanci horního stromového patra a zjistit, jaké vlastnosti mrtvého dřeva (tloušťka, vyvýšení nad zemí, stadium rozkladu, dominantní typ hniloby, výška postranní vegetace a otevřenost korunového zápoje) mají vliv na mortalitu a rychlost růstu obnovy a zda jsou tyto vztahy modifikovány odumřením horního stromového patra.

Terénní sběr dat probíhal v letech 2011–2022 na dvou hektarových čtvercových plochách; jedné zasažené kůrovcovou disturbancí v roce 2009 (Trojmezná, NP Šumava) a jedné nezasažené (Eustaška, NPR Praděd). Byly použity zobecněné lineární modely (GLM) k testování vlivu vlastností mrtvého dřeva na mortalitu a odrůstání obnovy.

Disturbance na Trojmezné výrazně změnila teplotní a světelné podmínky v podrostu a pravděpodobně zapříčinila během sledovaného období o 18–22 % vyšší mortalitu, ale také o 120 % rychlejší odrůstání obnovy oproti nedisturbované ploše. K vyšší mortalitě na Trojmezné docházelo u jedinců nižších, ohrožených vnitrodruhovou konkurencí a rostoucích na kmenech náchylných na vysychání (kmene vyvýšené nad zemí, málo rozložené, málo zastíněné okolní vegetací, rozkládané *Armillaria spp.*, v otevřeném korunovém zápoji). Rychleji rostla obnova na rozložených kmenech v kontaktu s půdou. Na Eustašce k mortalitě docházelo především u nízkých a konkurencí ohrožených jedinců, rychlejší růst byl pozorován v otevřenějším korunovém zápoji u vyšších a vnitrodruhovou a mezidruhovou konkurencí méně ovlivněných jedinců.

Disturbance navzdory suchým létům postdisturbančního období neznamenal vysoké ohrožení zmlazení na dřevě, ale naopak akceleroval jeho růst. Nejlépe odrůstali vyšší jedinci s lepším mikroklimatem a spojením s půdou.

Klíčová slova: *Picea abies*, smrk ztepilý, mrtvé dřevo, disturbance, obnova, přírůst

Abstract

This thesis deals with the succession of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) on lying deadwood in old-growth mountain spruce forests. The aim was to evaluate the ten-year development of succession following disturbance of the upper tree layer and to determine which deadwood properties (diameter, elevation above ground, decay stage, dominant rot fungi, height of surrounding vegetation and canopy openness) influence mortality and growth rate of regeneration and whether these relationships are modified by dieback of the upper tree layer.

Field data collection took place between 2011–2022 on two hectare square plots; one affected by bark beetle disturbance in 2009 (Trojmezná, NP Šumava) and one unaffected (Eustaška, NPR Praděd). Generalized linear models (GLMs) were used to test the effect of deadwood properties on mortality and height increment of regeneration.

The disturbance at Trojmezná significantly changed the temperature and light conditions in the understorey and probably caused 18–22% higher mortality but also 120% faster growth compared to the non-disturbed area during the observed period. Higher mortality at Trojmezná occurred in lower individuals, threatened by intraspecific competition, growing on trunks prone to desiccation (trunks elevated above the ground, slightly decomposed, poorly shaded by surrounding vegetation, decomposed by *Armillaria* spp., in open canopy). Regeneration grew faster on decomposed trunks in contact with soil. At Eustaška, mortality occurred mainly on low and competition-threatened individuals, while faster growth was observed in the more open canopy on taller individuals and those less affected by intraspecific and interspecific competition.

Despite the dry summers of the post-disturbance period, disturbance did not pose a high threat to the regeneration on deadwood, but instead accelerated its growth. Taller individuals with a better microclimate and soil connection grew the best.

Keywords: *Picea abies*, Norway spruce, deadwood, disturbance, regeneration, increment

Obsah

1	ÚVOD	1
2	CÍLE PRÁCE	2
3	LITERÁRNÍ REŠERŠE	3
3.1	Charakteristika horských smrčín	3
3.2	Disturbance	5
3.3	Mrtvé dřevo	6
3.3.1	Rozklad mrtvého dřeva.....	7
3.4	Obnova smrku ztepilého na mrtvém dřevě.....	9
3.4.1	Tloušťka mrtvého dřeva	10
3.4.2	Vyvýšení nad zemí a zakrytí postranní vegetací	10
3.4.3	Převažující typ hniloby a stadium rozkladu dřeva	11
4	METODIKA.....	14
4.1	Sledované lokality	14
4.1.1	Trojmezna.....	14
4.1.2	Eustaška	16
4.2	Sběr a úprava dat	17
4.3	Statistické zpracování dat.....	21
4.3.1	Analýzy rychlosti růstu	21
4.3.2	Analýzy mortality.....	23
5	VÝSLEDKY	25
5.1	Mortalita	26
5.1.1	Závislost mortality na pozici segmentu na kmeni.....	26
5.1.2	Závislost mortality na výšce ve startovním roce	26

5.1.3	Závislost mortality na vyvýšení segmentu nad zemí a výšce postranní vegetace	28
5.1.4	Závislost mortality na vyvýšení nad zemí a tloušťce segmentu.....	30
5.1.5	Závislost mortality na stadiu rozkladu, typu hniloby a tloušťce segmentu	31
5.1.6	Závislost mortality na otevřenosti zápoje	35
5.2	Rychlost růstu.....	36
5.2.1	Závislost rychlosti růstu na tloušťce segmentu	36
5.2.2	Závislost rychlosti růstu na vyvýšení segmentu nad zemí a výškou postranní vegetace	37
5.2.3	Závislost rychlosti růstu na typu hniloby a tloušťce segmentu	39
5.2.4	Závislost rychlosti růstu na stadiu rozkladu.....	41
5.2.5	Závislost rychlosti růstu na odhadované otevřenosti zápoje	42
6	DISKUSE	44
6.1	Mortalita	44
6.2	Rychlost růstu.....	48
7	ZÁVĚR	53
8	LITERATURA.....	54

1 Úvod

Mrtvé dřevo v horských smrkových lesích představuje klíčové mikrostanoviště pro obnovu dřevin. Slouží jako zdroj živin a vláhy, poskytuje kompetiční výhodu oproti obnově v bylinné vegetaci a může se na něm vyskytovat více jak 50 % z celkové obnovy.

Důležitou součástí vývoje horských smrčín jsou intenzivní disturbance, mající za následek odumření horního stromového patra, které sloužilo jako zdroj semen, a rozrůstání bylinné vegetace, znesnadňující obnovu smrku na lesní půdě. Vývoj lesa potom závisí na již existujícím zmlazení v podrostu před disturbancí.

Intenzivní disturbance do podrostu vnáší více světla a zvýšené teploty, se kterými je spojené riziko vysychání vyvýšených mikrostanovišť. Proto je důležité sledovat, zda je mrtvé dřevo výhodným mikrostanovištěm i po takové události a které jeho vlastnosti ovlivňují odrůstání smrkové obnovy v porovnání s mrtvým dřevem v nedisturbované smrčíně.

Výzkumy ohledně mrtvého dřeva jako mikrostanoviště se doposud věnovaly převážně hustotám a mortalitě obnovy. Jen omezené množství literatury se ve vztahu s obnovou soustředilo konkrétně na vlastnosti mrtvého dřeva, jejich vliv na výškový přírůst obnovy je málo probádaný.

Tato práce se zabývá vývojem sukcese smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) na mrtvém dřevě na dvou lokalitách v horských smrkových lesích pralesovitého charakteru. Lokalita Trojmezná (NP Šumava) prodělala kompletní disturbance horního stromového patra v roce 2009, lokalita Eustaška (NPR Praděd) nebyla zasažena intenzivní disturbance přibližně 200 let. V teoretické části byla rozebrána problematika horských smrčín, disturbance, rozkladu a funkce mrtvého dřeva jako mikrostanoviště a jeho vlastností. V praktické části proběhl terénní sběr dat na dvou hektarových čtvercových plochách na disturbance zasažené a nezasažené lokalitě. Získaná data byla použita při tvorbě statistických modelů v programovacím jazyku R v softwaru Rstudio. Pro posouzení vlivu vlastností mrtvého dřeva na mortalitu byly vytvořeny modely s metodou logistické regrese a pro rychlost růstu modely s metodou lineární regrese.

2 Cíle práce

Cílem této práce je zhodnotit desetiletý vývoj sukcese dřevin po disturbanci horního stromového patra.

Hypotéza: disturbance přinesla zvýšenou mortalitu zmlazení na mikrostanovištích ohrožených suchem, tzn. na úsecích ležících kmenů, které jsou vysoko nad zemí a jsou tenčí.

Konkrétně práce odpoví na otázku: Jaké vlastnosti úseků ležících kmenů mají vliv na rychlost růstu a mortalitu zmlazení a zda jsou tyto vztahy modifikovány disturbancí horního stromového patra.

Testovanými vlastnostmi úseků ležících kmenů ve vztahu k rychlosti růstu a mortalitě stromů jsou konkrétně tloušťka, vyvýšení nad zemí, zakrytí postranní vegetací, stadium rozkladu dřeva, převažující typ hniloby a otevřenost korunového zápoje.

3 Literární rešerše

3.1 Charakteristika horských smrčín

Horské smrčiny lze charakterizovat jako jehličnaté lesy na svazích a plošinách s podzolovými a kamenitými půdami, kde dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*), který tvoří různověké porosty s příměsí javoru klenu (*Acer pseudoplatanus*), buku lesního (*Fagus sylvatica*) a hlavně jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*) ve stromovém a keřovém patře. Korunový zápoj smrčín se pohybuje v rozmezí 30–90 % (Chytrý et al. 2010, Kučera et al. 2001).

Vyskytují se v montánním až supramontánním stupni ve výšce 1100–1350 m n. m. (Chytrý et al. 2010), v Krušných horách jsou rozšířené už od 950 m n. m. (Plíva 1987). Smrčiny v pohořích nižších než 1400 m n. m. rostou i na nejvyšších vrcholech; v Krkonoších, na Kralickém Sněžníku v Hrubém Jeseníku a místy i na Bavorské straně Šumavy je jimi tvořena hranice lesa (Chytrý 2013). Horní hranice supramontánního stupně tvoří horní hranici lesa, která v jednotlivých horstvech probíhá v různých nadmořských výškách (Moravec 1994). V Hrubém Jeseníku se horské smrčiny vyskytují v polohách 1100–1350 m n. m. a na Šumavě v 1100–1380 m n. m. (Jirásek 1996).

Dle Typologického klasifikačního systému ÚHÚL (Plíva 1987) se horské smrčiny nachází ve smrkovém (8.) lesním vegetačním stupni, ve kterém se roční průměrné teploty pohybují okolo 2,5–4,0 °C, roční srážky okolo 1200–1500 mm a vegetační doba trvá 60–100 dní. Jirásek (1996) uvádí, že v horských smrčinách se průměrná roční teplota pohybuje mezi 2 a 4 °C, srážky činí 1100–1600 mm za rok a sněhová pokrývka se vyskytuje okolo 140–200 dní v roce.

Středoevropské horské smrčiny se klasifikují podle podmíněnosti jejich výskytu na klimatické a edaficky podmíněné podmáčené smrčiny. Klimatické jsou horské třtinové smrčiny (*Calamagrostio villosae-Piceetum abietis*) a horské papratkové smrčiny (*Athyrio distentifolii-Piceetum abietis*). Edaficky podmíněné jsou vlhké přesličkové smrčiny (*Equiseto sylvatici-Piceetum abietis*), vlhké rohozcové smrčiny (*Soldanello montanae-Piceetum abietis*) a rašelinné smrčiny (*Vaccinio uliginosi-Piceetum abietis*) (Jirásek 1996, Chytrý 2013). Dále budou v textu popsány klimaticky podmíněné smrčiny, protože právě ty rostou na zkoumaných lokalitách. Na lokalitě

Eustaška (NPR Praděd) se vyskytuje horská třtinová smrčina a na lokalitě Trojmezna (NP Šumava) horská papratkové smrčina.

Horské třtinové smrčiny jsou acidofilní horské smrčiny na silikátových podkladech, tvoří přirozenou vegetaci supramontánního stupně nejvyšších pohoří v ČR, kde rostou v souvislém výškovém stupni mezi stupněm horských bučin a horní hranicí lesa. Jejich výskyt je podmíněn chladným horským klimatem. Na Šumavě se vyskytují v nadmořských výškách 1100–1380 m a v Hrubém Jeseníku v nadmořských výškách 1100–1350 m. Ve stromovém patře má převahu smrk ztepilý a často je přimíšen jeřáb ptačí. Keřové patro je vyvinuto zřídka a je tvořeno obnovou smrku a jeřábu. V bylinném patře se uplatňuje zejména třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) a dále taky podbělice alpská (*Homogyne alpina*) a sedmikvítek evropský (*Trientalis europaea*) (Chytrý 2013, Jirásek 1996). V případě Eustašky v bylinném patře převažuje brusnice borůvka a jedná tedy se o subasociaci *Calamagrostio villosae-Piceetum vaccillietosum myrtilli* (Sofron 1981).

Horské papratkové smrčiny jsou vysokokmenné smrčiny na strmých svazích v supramontánním stupni nejvyšších pohoří v ČR. Vyskytují se převážně v nadmořských výškách 1100–1250 m. V zimě se zde hromadí sněhová pokrývka, která roztává až o dva měsíce později než v okolí. Chrání díky tomu bylinné patro před mrazem a při tání poskytuje dostatek vody, avšak zkracuje vegetační období. Půdy na těchto stanovištích jsou hluboké, skeletovité, stabilně vlhké, dobře provzdušněné a bohatší na živiny než půdy jiných asociací smrčin. Podloží tvoří kyselé silikátové horniny. V stromovém patře dominuje smrk ztepilý. Keřové patro většinou chybí, případně má jen malou pokryvnost, zpravidla se v něm vyskytuje jeřáb ptačí. V bylinném patře obvykle převládá papratka horská (*Athyrium distentifolium*) a dále v něm rostou byliny typické pro subalpínskou vysokobylinnou vegetaci, například havez česnáčková (*Adenostyles alliariae*), mléčivec horský (*Cicerbita alpina*), šťovík áronolistý (*Rumex arifolius*) nebo starček hercynský (*Senecio hercynius*). V nižší vrstvě bylinného patra rostou druhy vlhkých živinami bohatých půd a doprovází je běžné acidofyty horských smrčin. V Trojmezenské hornatině však nebyly zaznamenány snímky s typickým druhovým složením (Chytrý 2013, Jirásek 1996).

Smrk ztepilý dorůstá do výšky až 60 m (Fér & Rohon 1994) a výčetní tloušťky až 1,5 m (Úředníček & Chmelař 1998). Stromy porostu začínají plodit kolem 60–70 let věku (Tomanek 1966) a solitérní stromy kolem 30–40 let věku (Slávik & Bažant 2016). Dosahuje stáří 350–400 let, kvete ve 4–5letých obdobích (Úředníček & Chmelař 1998). Kořenový systém smrku je plochý bez hlavního kořene, proto je náchylný na vývraty (Skalická & Skalický 1988, Úředníček & Chmelař 1998).

Jeho škála nároků na světlo je široká; nejvíce tolerantní na zástín je v juvenilním stadiu a na optimálních stanovištních podmínkách a tolerance k zastínění klesá s věkem a horšími stanovištními podmínkami. Starší stromy ve vyšších polohách hor mají vysoké nároky na světlo (Tjoelker et al. 2007). Rok staré semenáčky potřebují alespoň 2–3 % z plného osvětlení (Gia 1927). Je přizpůsoben na krátkou vegetační dobu, vyhovuje mu krátké chladné léto a dobře snáší nízké teploty; naopak je citlivý na vysoké teploty a nesnese nízkou relativní vlhkost vzduchu. Snáší stagnující vodu, ale na rašelinných půdách roste špatně; nesnese sucho, tento faktor je limitující pro jeho růst i zmlazování (Úředníček & Chmelař 1998, Slávik & Bažant 2016). Optimální pH pro růst smrku se pohybuje v rozmezí 4,5–5 (Ingestad 1967), ale normálního růstu je možné dosáhnout i při pH 3,6–4,2 (Fiedler 1975).

3.2 Disturbance

Disturbancí se v ekologii rozumí destrukce rostlinné biomasy v ekosystému (například pastvou, hmyzem, větrem nebo ohněm) (Novotná 2001). Přírodními disturbancemi ve středoevropských přirozených smrčinách, které mají za následek odumření stromového patra, jsou nejčastěji vítr a lýkožrout (Jonášová 2013). V důsledku větrných disturbancí dochází na nahromaděných kmenech ke gradaci lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) (Modlinger 2013, Havira & Čada 2018). Odehrávají se jednou za desetiletí až staletí a narušují hlavně porosty ve vyšším věku, kdy mají větší predispozice k narušení (Čada et al. 2016a). Disturbance velkého rozsahu se v horských lesích střední Evropy odehrávaly už v minulosti (Svoboda et al. 2012, Čada et al. 2013), ale zvyšuje se jejich četnost a intenzita a se změnou klimatu se dá očekávat, že tento trend bude pokračovat (Seidl et al. 2011, Mitton & Ferrenberg 2012).

Disturbance hrají zásadní roli v dynamice horských smrčin a mají rozhodující vliv na budoucí podobu lesa, například na to, jak velké a staré stromy v něm budou růst, jaké v něm bude druhové složení dřevin nebo jak moc bude struktura porostu

heterogenní (Čada et al. 2016b). Druhové složení, prostorové uspořádání a strukturní heterogenita lesa obnovujícího se po disturbanci má rozhodující vliv na jeho biodiverzitu a budoucí resilienci (Swanson et al. 2011, Donato et al. 2012). Při postižení smrčím lýkožroutem, kdy odumře až 100 % mateřského porostu, se les obnovuje ze semenáčků a mladých stromků v jeho podrostu, který nebyl zasažen (Zeppenfeld et al. 2015). Jedná se o tzv. pozitivní *neighbourhood effect*, proces, který ovlivňuje šanci druhu obnovit se při zasažení disturbancí (Frelich & Reich 1999).

Disturbance horního stromového patra přináší změnu teplotních a světelných podmínek, dochází k zvýšení povrchové teploty (Hais & Kučera 2008). V obdobích sucha potom může docházet k vysychání ležících kmenů (Červenka et al. 2014, Kathke & Bruelheide 2010). V disturbovaném porostu dochází k větším teplotním výkyvům přes den a v noci oproti nedisturbovaným porostům, které si díky korunovému zápoji udržují stabilnější mikroklima (Hesslerová et al. 2018). Po odstranění horního stromového patra dochází k rozrůstání bylinné vegetace, která má výrazně negativní vliv na obnovu smrku na lesní půdě (Holeksa 2003). Proto je důležitá přítomnost vyvýšených mikrostanovišť, jako je ležící mrtvé dřevo, kde je smrk oproti této vegetaci v kompetiční výhodě (Zielonka 2006).

Předpokládá se, že po velkoplošné disturbanci smrkového lesa obsadí stanoviště pionýrské stín-netolerantní druhy. Zeppenfeld et al. (2015) během 15letého sledování ploch zasažených lýkožroutovou disturbancí zjistili, že během prvních dvou let po odumření mateřského porostu se v zastoupení dřevin snižoval poměr smrku a následující roky stoupal, poměr jeřábu naopak první dva roky stoupal a po zbytek sledovaného období klesal. Jinak tomu ale může být v případě větrných disturbancí, kdy je narušena půda, což vytváří příznivější podmínky pro uchycení pionýrských druhů (Fischer & Fischer 2012).

3.3 Mrtvé dřevo

Mrtvé dřevo významně ovlivňuje tok hmoty, energie a živin v ekosystémech. Akumulace a rozklad organické hmoty na povrchu půdy a v půdě jsou úzce spjaté s koloběhem živin (Green et al. 1993). Ačkoli relativní koncentrace živin ve dřevě a kůře je malá, kvůli velkému množství biomasy mrtvého dřeva je hlavním zdrojem živin a uhlíku v lesních ekosystémech (Caza 1993, Harmon et al. 2004). Živiny jsou

z mrtvého dřeva uvolňovány pomalu po dlouhou dobu, proto se mrtvé dřevo chová jako přírodní hnojivo (Holub et al. 2001, Janisch & Harmon 2001).

Donedávna byl k ponechávání mrtvého dřeva v lese zaujímán negativní postoj, protože panovala obava z výskytu škůdců a rizika lesních požárů, odstraňování mrtvého dřeva tomu do určité míry brání (Bütler 2003, Humphrey et al. 2004). Bezzásahová území v horských smrčínách se mohou stát zdrojem šíření lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) do smrkových porostů mimo bezzásahové území (Havira et al. 2016). Dalším rizikem, které představuje ponechávání mrtvého dřeva, konkrétně souší, je ohrožení bezpečnosti lidí (Peterken 1996). V posledních desetiletích se však s vědeckým poznáním pohled na ponechávání mrtvého dřeva výrazně mění (Merganičová et al. 2012).

Mrtvé dřevo je důležitou složkou lesních ekosystémů. Poskytuje cenná stanoviště pro lišejníky, mechorosty, houby, bezobratlé živočichy, drobné obratlovce, ptáky a savce (Humphrey et al. 2004). Elton (1966) tvrdí, že mrtvé a odumírající dřevo je v přirozeném lese jedním z největších zdrojů pro živočišné druhy a rovněž tvrdí, že pokud se odstraní padlé souše a mírně rozložené stromy, celý takový ekosystém je ochuzen možná o pětinu fauny.

3.3.1 Rozklad mrtvého dřeva

Rozklad dřeva je aerobní proces. Ovlivňuje koncentrace vzdušných plynů, především oxidu uhličitého. V rozkladu dřeva hrají naprosto zásadní roli houboví dekompozitoři, a proto je jedním z důležitých faktorů při dekompozici vlhkost. Pro většinu dřevních hub je optimální vlhkost dřeva přibližně 70 %, při vlhkosti nižší než 20 % a vyšší, než 70 % se rozklad zastavuje (Jankovský 2001).

Většina souší spadne během tří let po smrti, ale může to trvat i dvacet let. Mineralizace kmene trvá 25 a více let (Harmon et. al. 2004), v chladném podnebí ale může rozklad smrkových kmene trvat až 150 let (Svoboda 2005).

Swift (1977) rozlišuje tři stadia rozkladu: stadium kolonizace, stadium dekompozice a konečné stadium vedoucí k začlenění rozloženého dřeva do půdy. Hlavním znakem stadia kolonizace je, kromě uplatňování dekompozitorů, odumření živých buněk kambia, floému a dřeňových paprsků. Tyto buňky mohou mít díky ochranné funkci dřeva vliv na kolonizaci, proto často závisí na napadení dřeva

parazitickými organismy schopnými ochrannou funkci překonat. Ve stadiu dekompozice, kdy dochází k významnému rozkladu buněčných stěn, se uplatňují hlavně bazidiomycety, larvy brouků a další dřevokazný hmyz. Konečné stadium je zahájeno činností dřevokazného hmyzu, jehož závrtý je zpřístupněn vnitřek dřeva pro půdní faunu, šířící houby a bakterie. V tomto stadiu dochází k přemísťování živin z původního stanoviště na jiné. V posledních stádiích rozkladu dřeva se uplatňují askomycety (Fukasawa 2021).

Harmon et al. (2004) uvádí, že se na rozkladu dřeva podílí procesy vyluhování, fragmentace, transport, borcení a ukládání na zem, vysychání, respirace a biologická transformace. Vyluhováním dřevo ztrácí na hmotnosti, jeho význam se zvyšuje s fragmentací a mikrobiální přeměnou nerozpustných látek na rozpustné. Příčinami fragmentace dřeva jsou proudění vody, pády souší, opakovaný růst a vývrat dřevin z mrtvého dřeva a činnost živočichů, z nichž mají největší význam bezobratlí. S rozkladem se ležící kmene vlivem vlastní váhy bortí, zvětšuje se kontakt s půdou a tvar příčného průřezu kmene se mění z kruhového na eliptický. Při vysychání vznikají výsušné trhliny, kterými se do dřeva lépe dostávají mikroorganismy. Jednou z příčin ubývání hmoty z ležícího mrtvého dřeva je respirace, zejména mikrobiální. Biologickou transformací je myšlena přeměna hmoty mrtvého dřeva mikroorganismy na jednodušší látky.

Hniloba způsobená dřevokaznými houbami se rozděluje na tři typy: bílá hniloba, hnědá hniloba a měkká hniloba. Bílou hnilobu způsobují bazidiomycety a askomycety z čeledi *Xylariaceae*. Je schopna rozkládat lignin selektivně anebo současně s celulózu a hemicelulózu. Dřevo rozkládané bílou hnilobou se díky tomu stává vláknitým s měkkou houbovitou strukturou. Hnědou hnilobu způsobují bazidiomycety. Rozkládá celulózu a hemicelulózu, ale lignin zůstává poměrně relativně nedotčený. Dřevo rozkládané hnědou hnilobou je kyselější než ostatní typy hnilob a dostává hnědou barvu a blokovitou texturu. Měkkou hnilobu způsobují askomycety, které jsou schopny žít ve vlhkostních podmínkách nepříznivých pro bazidiomycety nebo askomycety z čeledi *Xylariaceae*. Napadá vnější povrch dřeva ve vlhkém prostředí a rozkládá celulózu a hemicelulózu. Napadené dřevo dostává tmavě šedou barvu a blátivou texturu (Goodell et al. 2008, Fukasawa 2021, Fukasawa et al. 2012).

Při rozkladu dřeva houbovými dekompozitory dochází ke snížení hustoty dřeva společně se zvyšováním obsahu vody. Zvyšuje se koncentrace ligninu vzhledem k sušině dřeva, ale ve vztahu k objemu mrtvého dřeva klesá. Koncentrace živin jako je dusík, draslík, vápník a hořčík se ve vztahu k dřevní hmotě často zvyšuje, ale celkové množství většiny živin se v mrtvém dřevě během rozkladu snižuje kvůli procesům vyluhování a fragmentace a tvorbě plodnic (Arnstadt et al. 2016).

Vlhkost ležícího mrtvého dřeva se mění během krátkých časových obdobích, primárně vlivem dešťů, ale také usazených srážek. Změny vlhkosti v závislosti na deštích jsou podobné změnám u půdy, ale při slabých deštích jsou v mrtvém dřevě výraznější a zvýšená vlhkost přetrvává déle. Vlhkost mrtvého dřeva se mění v závislosti na denní době kvůli usazeným srážkám, přičemž největší vlhkost ve dřevě nastává ráno, kdy je jeho povrch blízko rosnému bodu (Green et al. 2022).

3.4 Obnova smrku ztepilého na mrtvém dřevě

Vývoj obnovy smrku ztepilého v horských smrčínách je z velké části vázán na přítomnost mrtvého dřeva (Svoboda 2005). Hlavním důvodem je fakt, že obnova na tlejícím dřevě je v kompetiční výhodě oproti obnově v okolní vegetaci, také má vyrovnanější vláhové podmínky a v některých případech i více světla (Zielonka 2006, Lonsdale et al. 2008). V subalpínských lesích střední Evropy se semenáčky na kmenech uchycují zhruba počátkem druhé dekády po smrti stromů (Zielonka 2006), opadanka a humus v tomto období zlepšuje živinové a vlhkostní podmínky pro jejich přežití a růst (Harmon 1987, 1989a, Takahashi et al. 2000). Se stoupající nadmořskou výškou klesá hustota obnovy smrku ztepilého, ale roste jeho podíl v obnově (Vyskot 1981, Čížková et al. 2020). Když se uchytí semenáčky na ležícím kmeni, vznikne tzv. *nurse log*. Je to častý jev, který lze dobře pozorovat ve starých porostech vzniklých přirozenou obnovou (Svoboda & Pouska 2008, Harmon & Franklin 1989). *Nurse logs*, na kterých rostou smrky v liniích, jsou typickým jevem např. na Trojmezné (Svoboda 2005).

Populace semenáčků smrku ztepilého rostoucích na mikrostanovištích mrtvého dřeva v Evropských subalpínských lesích může představovat více než 50 % z celkové obnovy, dokonce i v polopřirozených lesech ovlivněných těžbou dříví (Bače et al. 2009, 2011, Svoboda et al. 2010). Svoboda (2005) uvádí, že výzkum na Trojmezné v NP Šumava, který začal v roce 2001, ukázal, že z celkové plochy činil podíl mrtvého dřeva jen 5–10 %, přesto se na něm nacházela velká část z celkového počtu obnovy –

v některých případech až 70 %. Výsledky Monitoringu obnovy dřevin v bezzásahovém území NP Šumava (Čížková et al. 2020) zase uvádí, že mrtvé dřevo v monitorované oblasti pokrývá 5 % plochy a vyskytuje se na něm téměř 9 % veškeré obnovy.

3.4.1 Tloušťka mrtvého dřeva

Vztahem dimenze mrtvého dřeva a zmlazování smrku se zabýval například Takahashi (1994); zjistil, že malý průměr (<20 cm) ležícího mrtvého dřeva neposkytuje příhodné podmínky pro semenáčky smrku Glehnova (*Picea glehnii*) nezávisle na typu okolní vegetace. Renvall (1995) se domnívá, že větší kmene poskytují lepší podmínky pro přirozenou regeneraci, protože mají stabilnější vlhkostní podmínky než tenčí kmene. Předpokládá se, že čím větší je průměr kmene, tím menší je poměr povrchu k objemu kmene, to znamená, že je vůči schnutí exponovaná menší část dřeva. Stres z nedostatku vláhy může být příčinou nízké hustoty semenáčků (Narukawa et al. 2003, Takahashi et al. 2000). Bače et al. (2012) zjistili, že hustota smrkové obnovy, hlavně semenáčků, stoupá se zvětšujícím se průměrem tlustějšího konce kmene. Stroheker et al. (2018) také našli kladný vztah mezi hustotou obnovy a tloušťkou kmene. Renvall (1995) tvrdí, že kmene s větším průměrem podporují četnost semenáčků skrze snížení vnitrodruhové konkurence, naproti tomu tvrdí Bače et al. (2012), že na kmenech s větším průměrem může právě díky větší hustotě obnovy docházet k větší vnitrodruhové konkurenci. Mezi tloušťkou ležícího kmene a přírůstem obnovy našla mírně negativní vztah Hetešová (2017).

3.4.2 Vyvýšení nad zemí a zakrytí postranní vegetací

Ležící kmene mají vyšší vlhkost než vyvýšené kmene (Botting & DeLong 2009). Dřevo v plném kontaktu s půdou je obvykle ve vyšším stadiu rozkladu, zadržuje více vody a obsahuje více dostupných živin pro obnovu než vyvýšené, málo rozložené kmene (Harmon et al. 2004, Petrillo et al. 2016, Büttler et al. 2007). Předpokládá se, že vyvýšení obnovy nad zemí snižuje mezidruhovou kompetici. Vztahy mezi vyvýšením kmene nad zemí a výškovým přírůstem a vyvýšením kmene a mortalitou se zabývala Pospíšilová (2017). Zjistila, že s vyvýšením kmene nad zemí se zvyšuje mortalita a snižuje přírůst.

Kmene mírně stíněné postranní vegetací jsou obsazené většími hustotami semenáčků než kmene bez postranní vegetace, příliš vysoká vegetace má však

na hustotu semenáčků negativní vliv (Bače et al. 2012). Postranní vegetace časem přispívá k akumulaci organické hmoty. Semenáčky lépe přežívají a rostou na kmenech obohacených o organickou hmotu, protože zlepšuje živinové a vlhkostní podmínky. S postupujícím rozkladem se kmen blíží k zemi, proto se zvětší vrstva opadanky a okolní vegetace začne mít negativní vliv (Bače et al. 2012, Harmon 1987, Harmon & Franklin 1989). Pospíšilová (2016) ve své práci na Eustašce a Trojmezí během období 2014–2016 nenašla souvislost s výškou postranní vegetace a rychlostí růstu ani mortalitou obnovy.

3.4.3 Převažující typ hniloby a stádium rozkladu dřeva

Houby rodu *Armillaria* způsobují bílou hnilobu, ohňovec ohraničený (*Phellinus nigrolimitatus*) výraznou voštinovou hnilobu uvnitř dřeva a ohňovec izabelový (*Phellinus viticola*) bělovou jemně voštinovou bílou hnilobu (Sipos et al. 2018, Larsen & Cobb-Pouille 1990, Blanchette 1984, Rajala et al. 2015, Svoboda & Lepšová 2004). Troudnatec pásovaný (*Fomitopsis pinicola*) způsobuje hnědou kostkovitou hnilobu (Schwarze 2007).

Fukasawa et al. (2020) zjistili, že hnědá hniloba má tendenci vyskytovat se pod relativně otevřeným zápojem, na dřevě s menším průměrem a že srážky na její výskyt mají negativní vliv. Vacek (1982) předpokládá, že dřevo ovlivněné hnědou hnilobou je pro uchycení semenáčku smrku příhodnější než dřevo ovlivněné bílou hnilobou, nicméně Bače et al. (2012) zjistili, že ležící kmeny, na kterých dominuje hnědá hniloba způsobená *F. pinicola*, mají na obnovu negativní vliv a uvádí, že příčinou by mohla být menší mechanická stabilita takových kmenů (Goodell 2003), nižší míra fixace dusíku (Jurgensen et al. 1989), nižší pH (Rypáček 1957, Fukasawa 2021) a menší obsah živin rozpustných ve vodě (Takahashi 2000).

Lička (2002) zjistil, že na dřevě rozkládaném bílou hnilobou se nachází větší hustota výskytu semenáčků, to potvrzuje zjištění Bače et al. (2012), že dominance hub bílé hniloby *P. nigrolimitatus* a *Armillaria spp.* na rozkládaných kmenech má pozitivní vliv na hustotu semenáčků; v posledním stadiu rozkladu kmenů dle stupnice definované Sippolou & Renvallem (1999) měl nejvýraznější efekt *P. nigrolimitatus*. Bílá hniloba se v největším měřítku vyskytuje na středně rozložených kmenech a některé druhy *Armillaria* se objevují už během počínajícího rozkladu kmene (Rajala et al. 2015, Sahu et al. 2021). Smrkové dřevo napadené rodem *Armillaria* má podle Ostrofskyho et al.

(1997) vyšší koncentrace Ca^{2+} a K^+ oproti jiným houbám a dřevo napadené houbou hnědé hniloby *Postia placenta* vykazovalo oproti dřevu s rodem *Armillaria* vyšší koncentrace Fe a Al. Podobně uvádí Fukasawa et al. (2017) a Fukasawa (2017), že v dřevě borovice rozloženém bílou hnilobou našli vyšší koncentrace Ca^{2+} , K^+ a Mg^{2+} než v dřevě s hnědou hnilobou, které mělo vyšší koncentrace NO_2^- . Takahashi et al. (2000) našli v smrkových a jedlových kmenech rozložených bílou hnilobou vyšší koncentrace Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} a SO_4^{2-} než v jiných typech mrtvého dřeva. Po stránce živin se zdá být dřevo rozkládané bílou hnilobou lepší než dřevo rozkládané hnědou hnilobou (Fukasawa 2021). Martinková (2015) našla souvislost mezi dřevem rozkládaným *Armillaria spp.* a vyšší mortalitou obnovy.

Výskyt *P. nigrolimitatus* není vázaný na určité stadium rozkladu kmenů a je přítomen ve všech jeho stadiích. Oproti tomu *P. viticola* je nejvíce přítomný v prostředních stadiích rozkladu a pravděpodobně je na ně vázaný. *F. pinicola* se objevuje ve středních i v dřívějších stadiích rozkladu a může se hojně vyskytovat na samém začátku procesu rozkladu, protože je schopný kolonizovat živé pletivo, rychle v něm růst a tvořit dlouhověké plodnice (Rajala et al. 2015).

S pokročilejším rozkladem ležících kmenů se zvyšuje pokryvnost mechu (Narukawa et al. 2003). Semenáčky se nachází v optimálním období pro vzejití a přežití, dokud nejsou kmene kompletně pokryty mechem. Díky přítomným mechorostům na kmenech se lépe zadržují semena, ale příliš tlustá vrstva mechu negativně ovlivňuje vzcházení a přežívání nových semenáčků (Harmon 1989a, Iijima & Shibuya 2010, Takahashi et al. 2000). Semenáčky mohou růst na kmenech v počátečním stadiu rozkladu, pokud jsou pokryty povrchovým humusem (Harmon 1986), ten je pro ně hlavním zdrojem vody; s postupujícím rozkladem kmene zapouští kořeny do dřeva (Harmon et al. 2004). Harmon ve svém experimentu (1987) zaznamenal na místech kmene, kde absentuje opadanka nebo humus, hustotu semenáčků menší, než 1 ks/m^2 , přestože se v předchozím roce pohyboval přísun semen v množství větším, než 1000 ks/m^2 . Hetešová (2017) zjistila, že s vyšším stadiem rozkladu se zvyšuje přírůst. K podobnému závěru došla Pospíšilová (2017), která se zabývala i mortalitou v závislosti na stadiu rozkladu a nenašla souvislost.

Dosavadní výzkumy růstu obnovy na mrtvém dřevě se věnovaly převážně hustotám, výškovým strukturám nebo mortalitě obnovy (např. Narukawa et al. 2003, Bače et al. 2011, 2012, Stroheker et al. 2018, Fukasawa et al. 2024), jen málo prací se věnovalo rychlosti výškového přírůstu (např. Kupferschmid & Bugmann 2005, Kathke & Bruelheide 2010, Macek et al. 2017) a vzácně přímo výškovému přírůstu v závislosti na vlastnostech mrtvého dřeva, např. Pospíšilová (2017) a Hetešová (2017), jejichž výzkumy sledovaly období 2014–2016. Doposud nebyla provedena dlouhodobá sledování konkrétně vlivu vlastností ležícího mrtvého dřeva na mortalitu a odrůstání po intenzivní disturbanci. Proto se tato práce zaměří na tyto specifické oblasti dynamiky obnovy horských smrčín v období 11 let.

4 Metodika

4.1 Sledované lokality

Výzkumné plochy se nachází v klimaticky podmíněných horských smrčínách v supramontánním stupni. Na lokalitě Eustaška se neodehrály významnější disturbanční procesy přibližně 200 let (Adam et al. 2016). Naproti tomu na Trojmezné se odehrávaly disturbanční procesy v letech 1996–1999, kdy šlo o gradace lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), v roce 2007, kdy způsobil orkán Kyrill rozsáhlé vývraty vzrostlých stromů a následně v roce 2008, kdy gradoval výskyt lýkožrouta, který zapříčinil odumření všech úrovnových stromů. Od roku 2009 na Trojmezné chybí zdroj semen (Bače et al. 2015, Svoboda et al. 2010, Zenáhlíková et al. 2011).

4.1.1 Trojmezná

Výzkumná plocha Trojmezná (obrázek 1 a 2) o rozloze 100×100 m leží v první zóně NP Šumava ve výšce 1260 m n. m. s mírným sklonem na sever. Průměrná roční teplota vzduchu, kterou naměřila meteorologická stanice Churáňov (1118 m n. m.) za období 1961–2022 je 4,75 °C a průměrný roční úhrn srážek činí přibližně 1100 mm. Průměrná roční teplota vzduchu, kterou naměřila blíže situovaná meteostanice na hoře Plechý (1344 m n. m.) za období 2015–2022 se pohybuje okolo 4,67 °C (Český Hydrometeorologický Ústav 2023). Roční úhrn srážek na Trojmezné hoře činí 1200 mm. Geologický podklad je tvořen žulou, půdy jsou hlinitopísčité, písčitohlinité, skeletovité, typu horského humusového podzolu (Vyskot 1981, Průša 1990). Na sledované lokalitě roste horská papratková smrčina (*Athyrio distentifolii-Piceetum abietis*) (Neuhäuslová & Eltsova 2003) (obrázek 1).

Horské smrčiny masivu Trojmezné patří v ČR k nejrozsáhlejším biotopům tohoto typu a z hlediska přirozeného vývoje k nejlépe dochovaným přírodním, člověkem málo ovlivněným, horským smrčínám (Šumpich et al. 2012), uchovávají si pralesovitý charakter (Bláha 2009).



Obrázek 1: Horská papratková smrčina na lokalitě Trojmezná.



Obrázek 2: Lokalita Trojmezná.

4.1.2 Eustaška

Výzkumná plocha o rozloze 100×100 m se nachází v první zóně NPR Praděd na lokalitě Eustaška (obrázek 3) na jihovýchodním svahu ve výšce kolem 1240 m n. m. Průměrná roční naměřená teplota vzduchu a úhrn srážek za období 2004–2022 na 17 km vzdálené meteorologické stanici Šerák (1328 m n. m.) jsou 3,5 °C a 1163 mm (Český Hydrometeorologický Ústav 2023).

Na sledované lokalitě roste horská třtinová smrčina (*Calamagrostio villosae-Piceetum abietis*) (Banaš et al. 2001). Stromové patro je tvořeno ekotypově původní populací smrku ztepilého; v keřovém patře se kromě smrku objevuje i jeřáb ptačí. V bylinném patře s dominancí brusnice borůvky se vyskytuje například metlička křivolaká, kaprad' osténkatá, bika lesní (*Luzula sylvatica*) a šťavel kyselý (Adam et al. 2016, Unar 2016). Největší zastoupení mezi půdami na lokalitě Eustaška mají silně skeletovité podzolové půdy a na stanovištích silněji ovlivněných vodou se většinou vyskytují organozemě nebo gleje (Valtera 2016). Podloží je tvořeno devonskými fylity (Adam et al. 2016).



Obrázek 3: Mrtvá dřevní hmota na lokalitě Eustaška.

V minulosti byla lokalita ovlivňována pastevectvím a toulavou těžbou. Hospodaření se výrazně omezilo po roce 1870. V období 1770–1840 se podle dendrochronologické analýzy v porostech odehrály rozsáhlé disturbanční události, díky kterým se tvořila nová generace stromů a přeživším stromům se zvýšil přírůst. Nejsilnější stromy dosahovaly věku kolem 300 let. Les má pralesovitý charakter (Adam et al. 2016), to znamená, že je téměř nedotčený lidskou činností (Bláha 2009); jedním ze znaků pralesovitých porostů je přítomnost mohutných živých nebo odumřelých stromů (Franklin et al. 1981).

4.2 Sběr a úprava dat

Roku 2008 byly na trvalých výzkumných plochách zaměřeny technologií Field-Map ležící kmeny s registrační hranicí 2 m délky a 100 mm tloušťky v čele. Tyto kmeny byly označeny identifikačními štítky – Trojmezna (n = 124), Eustaška (n = 209). Každý kmen byl změřen a rozčleněn na pomyslné segmenty měřící 150 cm. Rovněž byly oštitkovány a změřeny všechny stromky rostoucí na mrtvém dřevě. Terénní sběry probíhaly v letech 2011, 2014, 2015, 2016, 2020 a 2022, kdy byly dohledány a přeměřeny stromky s identifikačními štítky (obrázek č. 4 a 5).



Obrázek č. 4: Obnova na mrtvém dřevě na Eustašce, jedinec označený štítkem s identifikačním kódem.

Výšky obnovy byly měřeny od paty kmene až ke konci vrcholového pupenu v centimetrech. V případě nalezeného identifikačního štítku bez stromku byl pro jedince v záznamovém archu zaznamenán úhyn. Na některých ležících kmenech nebylo v roce 2020 uskutečněno měření, a proto byly výšky pro tento rok měřeny od paty kmene jedince k druhému přeslenu pod terminálním pupenem.

Data byla přepsána z terénních záznamníků do datové sady **klady_stromky**, která obsahuje výšky stromů v letech 2011–2022. Byla používána také datová sada **vlastnosti_klad**, která obsahuje vlastnosti segmentů ležících kmenů. Pro analýzy byly vynechány záznamy nových kmenů, kmenů bez obnovy, asanovaných kmenů, stromků s neznámými segmenty a stromků s natalitou ≥ 2012 . Rovněž byly vynechány záznamy segmentů, které se nenachází v datové sadě **vlastnosti_klad**, pravděpodobně nebyly zaměřeny kvůli příliš pokročilému rozkladu. Na některých stromech byla změřena pouze tloušťka. Výšky takových stromů byly později dopočteny lineárními modely sestavenými Gelnarovou et al. (2022):

$$H_{<70\text{ DBH}} = (1,0763 + 0,01395 \times DBH)^2$$

$$H_{\geq 70\text{ DBH}} = 1,998371 + 0,032917 \times DBH$$

na základě dat o obnově ve východní části rezervace Trojmezna (Oulehle et al. 2019).

Záznamy úhynu jedinců v jednotlivých letech jsou označeny číslem 1, záznamy nenalezení jedinců v jednotlivých letech jsou označeny otazníkem. Všechny otazníky byly přepsány na hodnotu 1, protože informace, že nebyl jedinec nalezen, není pro analýzy relevantní a bude se tedy s takovými jedinci počítat jako s uhynulými. Pro zjištění mortality smrku za sledované období 2011–2022 vznikl nový sloupec, ve kterém jsou sečteny hodnoty ze všech sloupců se záznamy úhynu a obsahuje hodnoty 0 (=strom je naživu) a 1 (=strom odumřel).

Pro všechny stromy byl spočítán Hegyiho kompetiční index (Hegyi 1974):

$$CI_i = \sum_{j=i}^{N_i} \left(\frac{h_j}{h_i} \right) \left(\frac{1}{D_{ij}} \right), \text{ kde } i \neq j,$$

kde:

CI_i = kompetiční index pro stromek i

h_j = výška konkurenčního jedince j

h_i = výška stromku i

D_{ij} = vzdálenost mezi stromkem i a konkurenčním jedincem j

N_i = počet kompetitorů pro stromek i

Do výpočtů vstupovaly výšky stromků na začátku sledovaného období (2011). Za vzdálenost mezi stromky D_{ij} byla dosazována polovina délky segmentu (0,75 m), protože nejsou známy skutečné vzdálenosti. Počet kompetitorů j představuje $n-1$ stromků na segmentu.



Obrázek č. 5: Obnova na mrtvém dřevě na Trojmezné, jedinec označený štítkem s identifikačním kódem.

Pro segmenty jsou známy parametry:

- Lokalita:
 - Eustaška
 - Trojmezná
- Pořadí segmentu od čela kmene (*seg*)
- Průměr ve středu segmentu v jednotkách cm (*diameter*)

- Vzdálenost mezi zemí a distálním koncem příčného průřezu kmene v jednotkách cm (a_{cm})
- Vzdálenost mezi proximálním koncem příčného průřezu kmene a odhadovanou výškou vegetace přerůstající kmen v jednotkách cm (veg_{cm})
- Stadium rozkladu podle Sippoly & Renvalla (1999) (*decay*):
 - 1. stupeň: nedávno odumřelý kmen, který je ještě v kůře, dřevo je tvrdé a lýko je živé, průnik čepele nože do dřeva možný jen několik mm,
 - 2. stupeň: dřevo je tvrdé, většina kůry je přítomna, lýko není živé, čepel proniká max. 2 cm do hloubky,
 - 3. stupeň: dřevo je částečně rozložené, čepel lze zarazit do hloubky 3-5 cm,
 - 4. stupeň: dřevo je z větší části měkké, kůra zpravidla chybí, nůž snadno proniká celou délkou čepele,
 - 5. stupeň: dřevo je tak měkké, že se při manipulaci rozpadá, kmen je pokryt mechorosty a lišejníky.
- Převažující typ hniloby (*rot*):
 - Hnědá kostková hniloba od *Fomitopsis pinicola* (*FOM*)
 - Hnědá kostková hniloba způsobená jinými druhy (*HK*)
 - Bílá voštinová hniloba od *Phellinus nigrolimitatus* (*NIG*)
 - Bílá voštinová hniloba od *Phellinus viticola* (*VIT*)
 - Bílá hniloba od *Armillaria spp.* (*ARM*)
 - Bílá hniloba způsobená jinými druhy (*B*)
 - Nerozpoznaný typ hniloby kvůli velmi pokročilému rozkladu, nebo naopak nízkému stadiu rozkladu (*O*)
- Odhadovaná otevřenost zápoje v procentech ($openness_{est}$) zjištěna roku 2015 ve výšce 60 cm nad povrchem segmentu
- Počet jedinců rostoucích na segmentu

Pro stromy jsou známy parametry:

- Výšky v letech 2011 (h_{11}), 2014, 2015, 2016, 2020 a 2022 v jednotkách cm
- Výškový přírůst za období 2011–2022 v jednotkách cm ($delta$)
- Segment, na kterém se vyskytují (seg)
- Kompetiční index (CI)

- Stav vitality v roce 2022 (*mortalita*)
- Lokalita:
 - Eustaška
 - Trojmezná

4.3 Statistické zpracování dat

Datové sady **klady_stromky** a **vlastnosti_klad** byly spojeny do jednoho finálního datasetu pro provádění statistických analýz v softwaru Rstudio (Rstudio Team 2021), který využívá programovací jazyk R (R Core Team 2023).

V analýzách byly použity zobecněné lineární modely (GLM). Zobecněný lineární model (GLM, generalized linear model) je statistická metoda, založená na tzv. obecných lineárních modelech, které zahrnují kromě klasické lineární regrese také modely, ve kterých jsou buďto pouze kategoriální vysvětlující proměnné (ANOVA), nebo také kategoriální vysvětlující proměnné (ANCOVA) (Šmilauer 2007).

4.3.1 Analýzy rychlosti růstu

Pro analýzy rychlosti růstu byly vytvořeny statistické modely (GLM) metodou lineární regrese, které vysvětlují závislosti výškového přírůstu za období 2011–2022 (*delta*) na proměnných: výška ve startovním roce (*h_11*), kompetiční index (*CI*) a podle dílčích analýz tloušťka segmentu (*diameter*), vyvýšení segmentu (*a_cm*), výška postranní vegetace (*veg_cm*), typ hniloby (*rot*), stadium rozkladu (*decay*) a odhadovaná otevřenost zápoje (*openness_est*). Závislost mezi vysvětlujícími proměnnými nebyla testována, v některých případech byla jen graficky znázorněna.

Přírůst byl zjištěn rozdílem mezi výškami v letech 2022 a 2011, vznikla tak závislá proměnná *delta*. V datasetu se nachází záznamy celkem pro 5174 stromů. Celkem 2139 z nich během sledovaného období uhynulo, jiným jedincům chybí záznam o výšce v roce 2011, někteří měli hodnotu proměnné *delta* zápornou či nulovou (například vlivem ohnutí po pádu souše) a některé stromy rostou na segmentech s neznámými parametry – tyto stromy nevstupovaly do analýz rychlosti růstu. Do analýz vstupovalo celkem 2607 stromů, v případě analýz s proměnnou *rot* 2603 stromů a v analýze s proměnnou *openness_est* 2443 stromů.

V dílčích analýzách byly pokaždé použity tři zobecněné lineární modely (GLM) s Gaussovo rozdělením a kanonickou link funkcí *identity*. Použity byly právě GLM, protože umožňují analýzu se spojitými a kategoriálními veličinami zároveň. Byly vytvářeny modely se soubory dat Eustašky s Trojmeznou dohromady, aby se zjistilo, na které lokalitě dochází k rychlejšímu přírůstu v čase v závislosti na prediktorech zahrnutých do modelu a modely se soubory zvlášť Eustašky a Trojmezné, aby se zjistilo, jak reagují stromky výškovým přírůstem na různé prediktory na jednotlivých lokalitách. Výsledky byly zobrazeny s exponencovanými koeficienty proměnných.

Ve všech modelech pro rychlost růstu byla závislá proměnná *delta* transformována přirozeným logaritmem, aby měly její hodnoty přibližně normální rozdělení.

Protože byla zjišťována rychlost růstu, do každého modelu byla jako první nezávislá proměnná zahrnuta výška stromů na začátku sledovaného období (*h_11*), která byla transformována přirozeným logaritmem.

Jako druhá vysvětlující proměnná vstupoval do modelů zvlášť pro lokality Eustaška a Trojmezná kompetiční index (*CI*). Byl navýšen o hodnotu 1, aby neobsahoval nulové hodnoty a následně byl transformován přirozeným logaritmem. V modelech dohromady pro Eustašku s Trojmeznou byla na druhém místě kategoriální proměnná *lokalita*, aby se zjistil rozdíl v rychlosti růstu mezi lokalitami v závislosti na vstupujících vysvětlujících proměnných a kompetiční index (*CI*) tedy stál až na třetím místě.

Pro grafické zobrazení vztahů výsledků s použitými proměnnými v modelech pro samotnou Eustaška a Trojmeznou byly pro všechny stromy spočteny fitované hodnoty $\log_e \text{delta}$ vzorcem:

$$\hat{y}_i = \beta_0 + \beta_1 \times x_1 \dots + \beta_n \times x_n,$$

kde:

\hat{y}_i = fitovaná (předpovídaná) hodnota,

β_0 = intercept,

β_1 až β_n = odhadované regresní koeficienty vysvětlujících proměnných,

x_1 až x_n = hodnota vysvětlující proměnné.

Fitované hodnoty byly následně exponencovány, tzn. byly odtransformovány vzorcem $e^{\hat{y}_i}$. Pro vizualizaci vztahů mezi vysvětlujícími proměnnými a předpovídanými hodnotami závislé proměnné pro každou lokalitu byly vytvořeny kombinované grafy, které umožňují porovnání vztahů mezi proměnnými v obou lokalitách. Na ose y všech grafů je zobrazen odtransformovaný fit v logaritmickém měřítku. Grafy byly vytvořeny pomocí balíčků *ggplot2* (Wickham 2016) a *ggbeeswarm* (Clarke et al. 2023), kombinované grafy prostřednictvím balíčků *gridExtra* (Auguie 2017), *ggh4x* (van der Brand 2024) a *patchwork* (Pedersen 2024).

4.3.2 Analýzy mortality

Do analýz mortality nevstupovaly stromy, které uhynuly vlivem pádu souše. V první řadě se zjišťovala závislost mortality smrku na pořadí segmentu (*seg*) Pearsonovo chí-kvadrát testem, který ověřuje závislost mezi dvěma kategoriálními veličinami mortality (0 = je naživu; 1 = uhynul) a segment (1–20). Pearsonův chí-kvadrát test byl proveden pro Eustašku a Trojmeznou dohromady, poté zvlášť pro lokalitu Eustaška a lokalitu Trojmezná. K vizualizaci porovnání mezi očekávanými hodnotami a naměřenými hodnotami byl použit balíček *ggplot2* (Wickham 2016) a *patchwork* (Pedersen 2024).

Pro hlavní analýzy mortality byly vytvořeny statistické modely, které vysvětlují závislosti mortality za období 2011–2022 na výšce ve startovním roce (*h_11*), kompetičním indexu (*CI*), tloušťce segmentu (*diameter*), vyvýšení segmentu (*a_cm*), výšce postranní vegetace (*veg_cm*), typu hniloby (*rot*), stadiu rozkladu (*decay*) a odhadované otevřenosti zápoje (*openness_est*).

Stejně jako v případě analýz rychlosti růstu byly pokaždé použity tři zobecněné lineární modely (GLM), jeden se soubory dat Eustašky s Trojmeznou dohromady a dva se soubory zvlášť Eustašky a Trojmezné. Závislá proměnná je binární, rozdělení je tedy binomické, a proto byla použita logistická regrese s kanonickou link funkcí *logit*. Výsledky byly zobrazeny s exponencovanými koeficienty proměnných.

Pro grafické zobrazení modelů byly pro stromy spočítány pravděpodobnosti úhynu, tj. situace, kdy závislá proměnná *mortality* nabývá hodnoty 1. Nejdříve byl spočten tzv. *logit*, který vyjadřuje logaritmus poměru šancí (*odds ratio*), že závislá proměnná nabývá hodnoty 1. Exponencováním *logit* vznikl *odds ratio*, pomocí kterého byly dále pravděpodobnosti vypočteny vzorcem

$$P = \frac{OR}{1 + OR} = \frac{e^{\beta_0 + \beta_1 \times x_1 + \dots + \beta_n \times x_n}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1 \times x_1 + \dots + \beta_n \times x_n}}$$

kde:

P = pravděpodobnost úhynu,

OR = odds ratio, tj. poměr šancí, že jev nastane a nenastane

β_0 = intercept,

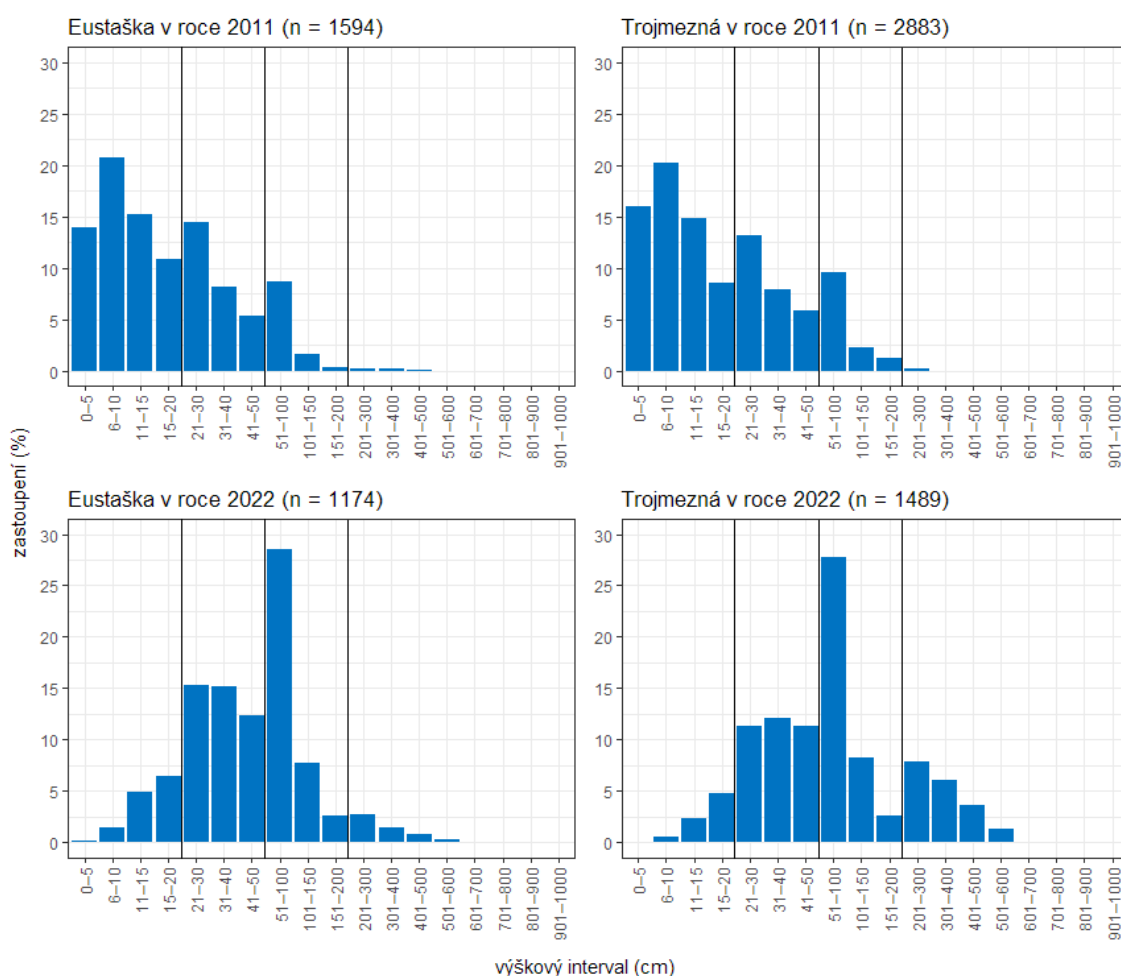
β_1 až β_n = odhadované koeficienty vysvětlujících proměnných,

x_1 až x_n = hodnota vysvětlující proměnné.

K vizualizaci vztahů pravděpodobností a vysvětlujících proměnných bylo použito stejných balíčků jako při analýzách rychlosti růstu.

5 Výsledky

Během 11 let sledování došlo k změně výškové struktury přirozené obnovy na obou zkoumaných lokalitách. Na začátku sledování bylo zastoupení výšek na obou lokalitách podobné, a po uplynutí 11 let obě lokality mezi sebou stále vykazují podobné zastoupení výšek (graf 1). Nejvíce zastoupené stromy v roce 2011 na obou lokalitách měly výšku 6–10 cm, na Eustašce se zastoupení pohybovalo kolem 20,8 % z 1594 jedinců, na Trojmezí 20,2 % z 2883 jedinců. Po 11 letech od začátku sledování byly na obou lokalitách nejvíce zastoupeny stromy ve výškovém intervalu 51–100 cm, na Eustašce se podíl takových stromů pohybuje okolo 28,5 % z 1174 jedinců a na Trojmezí kolem 27,7 % z 1489 jedinců.



Graf 1: Zastoupení intervalů výšek pozorovaných stromů s natalitou ≤ 2011 na sledovaných lokalitách v roce 2011 a 2022. Na Eustašce jsou od roku 2012 nové kmeny a jedinci, kteří už nejsou předmětem zkoumání, na Trojmezí podle měření noví jedinci nejsou. Osa y udává procentuální zastoupení, na ose x jsou vyobrazeny intervaly výšek stromů. Od 0 do 20 cm jsou intervaly po 5 cm, do 50 cm po 10 cm, do 200 cm po 50 cm a do 1000 cm po 100 cm. Svislé čáry značí změny šířek intervalů.

Na Eustašce během 11 let uhynulo 420 z 1594 pozorovaných jedinců, tj. 26,35 %. Včetně stromů s chybějící výškou v roce 2011 v datasetu se na Eustašce na mrtvém dřevě nacházelo 2076 jedinců a z nich zahynulo během 11 let 626, tj. 30,15 %. Na Trojmezné během 11 let uhynulo 1394 z 2883 pozorovaných jedinců, tj. 48,35 %. Včetně stromů s chybějící výškou v roce 2011 v datasetu se na Trojmezné nacházelo 3098 jedinců a z nich zahynulo během 11 let 1513, tj. 48,83 %.

5.1 Mortalita

Byla testována závislost mortality na pozici segmentu na kmeni Pearsonovo chí-kvadrát testem, poté byla testována závislost na prediktorech metodou GLM s binomickým rozdělením. Všechny modely obsahovaly vysvětlující proměnnou *CI*; modely pro Eustašku s Trojmeznou dohromady obsahovaly kategoriální proměnnou *lokalita*.

5.1.1 Závislost mortality na pozici segmentu na kmeni

Závislost mortality na pozici segmentů ležících kmenů byla testována Pearsonovo chí-kvadrát testem. Závislost je statisticky průkazná na lokalitě Trojmezná a na souboru obou lokalit dohromady (tabulka 1). Grafické srovnání očekávané hodnoty chí-kvadrát testu a naměřené hodnoty lze vidět v příloze 1.

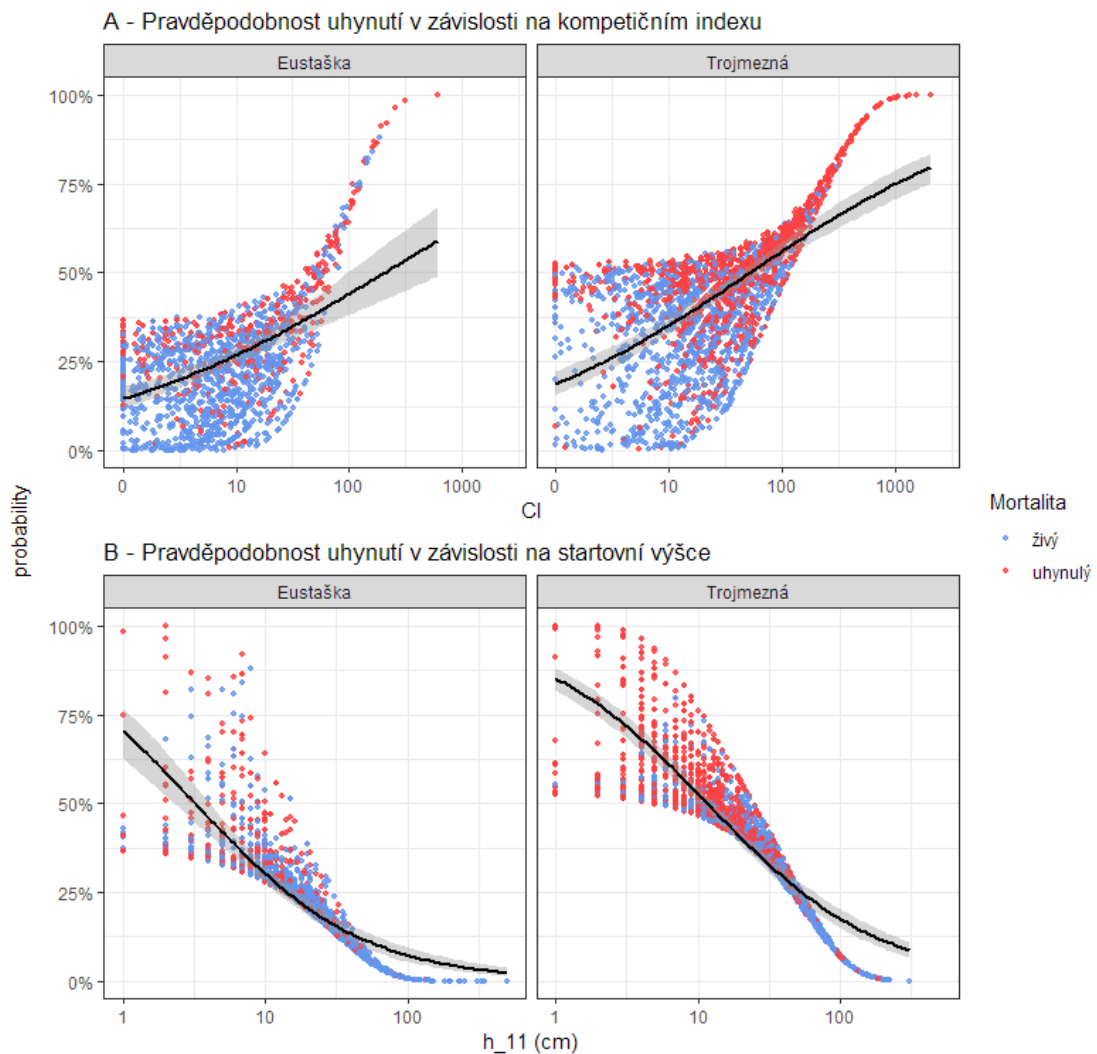
<i>Pearson's Chi-squared test</i>			
<i>lokalita</i>	<i>X-squared</i>	<i>df</i>	<i>p-value</i>
<i>Dohromady</i>	58.788	19	6.008e-06
<i>Eustaška</i>	16.677	15	0.3385
<i>Trojmezná</i>	88.441	19	6.257e-11

Tabulka 1: Výsledek Pearsonova chí-kvadrát testu závislosti mortality a přežití smrku na segmentu na lokalitách Eustaška a Trojmezná a obou lokalitách dohromady.

5.1.2 Závislost mortality na výšce ve startovním roce

Výsledky analýz (tabulka 2) ukazují, že závislost mortality na výšce stromů měřené na začátku sledovaného období (*h₁₁*) je signifikantní na obou lokalitách. Jak lze vidět na grafu 2, větší výškou *h₁₁* klesá šance na úhyn, na Trojmezné jsou šance vyšší. S rostoucí hodnotou kompetičního indexu (*CI*) roste pravděpodobnost úhynu, na Trojmezné je tato pravděpodobnost vyšší. Závislost mortality na binární proměnné *lokalita* v modelu pro Eustašku s Trojmeznou dohromady je signifikantní. Pro tento

model platí, že mediány pravděpodobností úhynu na lokalitě jsou na Eustašce 27,9 % a na Trojmezně 47,1 %.



Graf 2: Pravděpodobnosti mortality v období 2011–2022 v závislosti na (A) kompetičním indexu, (B) výšce na začátku sledovaného období. Měřítka pro kompetiční index (CI) a výšky na začátku sledovaného období (h_{11}) jsou zobrazena na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %.

	dohromady		eustaska		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	0.593	<0.001	0.604	<0.001	1.143	0.088
h_11	0.969	<0.001	0.957	<0.001	0.973	<0.001
CI	1.005	<0.001	1.015	<0.001	1.005	<0.001
lokalita [tr]	2.020	<0.001				
Num.Obs.	4290		1583		2707	
AIC	4922.7		1603.6		3289.6	

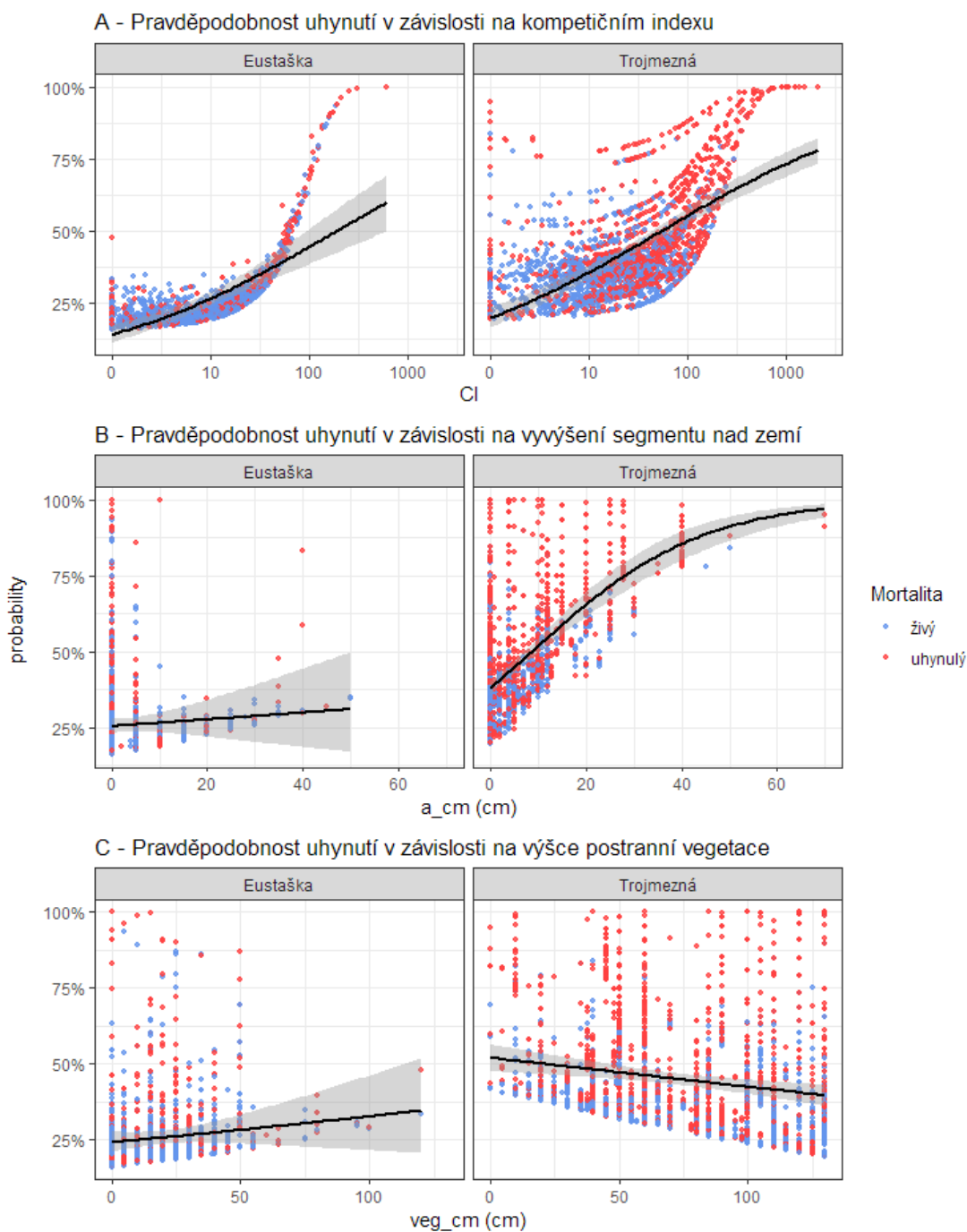
Tabulka 2: Souhrnný přehled výsledků logistické regrese (GLM) závislosti mortality na výšce ve startovním roce (h_11), competičním indexu (CI) a lokalitě (tr = Trojmezná). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované.

5.1.3 Závislost mortality na vyvýšení segmentu nad zemí a výšce postranní vegetace

Výsledky analýz (tabulka 3) ukazují, že závislost mortality na vyvýšení segmentu (*a_cm*) je signifikantní na obou lokalitách, na Eustašce je zjištěná závislost méně významná ($p = 0,024$), což je patrné z rozložení bodů a konfidenčního intervalu na grafu 3B. Na Trojmezné jsou šance na úhyn v závislosti na *a_cm* mnohem větší než na Eustašce. Výška postranní vegetace (*veg_cm*) má statisticky průkazný vliv jen na Trojmezné, na Eustašce je p -hodnota na hranici signifikance ($p = 0,05$). Na Trojmezné se stoupající výškou *veg_cm* v průměru klesá pravděpodobnost úhynu, na Eustašce naopak pravděpodobnost stoupá. Na Eustašce se na segmentech bez přerůstající vegetace pohybuje v průměru okolo 25 %. Na segmentech bez postranní vegetace na Trojmezné je pravděpodobnost okolo 52 %, přibližně od 20 cm výšky vegetace se drží v průměru pod 50 % a ve výšce 100 cm se pohybuje okolo 42 % (graf 3C).

	dohromady		eustaska		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	0.308	<0.001	0.192	<0.001	0.706	<0.001
CI	1.009	<0.001	1.023	<0.001	1.008	<0.001
a_cm	1.035	<0.001	1.020	0.024	1.048	<0.001
veg_cm	0.993	<0.001	1.007	0.050	0.992	<0.001
lokalita [tr]	2.173	<0.001				
Num.Obs.	4285		1578		2707	
AIC	5121.8		1711.3		3354.8	

Tabulka 3: Souhrnný přehled výsledků logistické regrese (GLM) závislosti mortality na competičním indexu (CI), vyvýšení segmentu nad zemí (*a_cm*), výšce postranní vegetace (*veg_cm*) a lokalitě (tr = Trojmezná). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované.



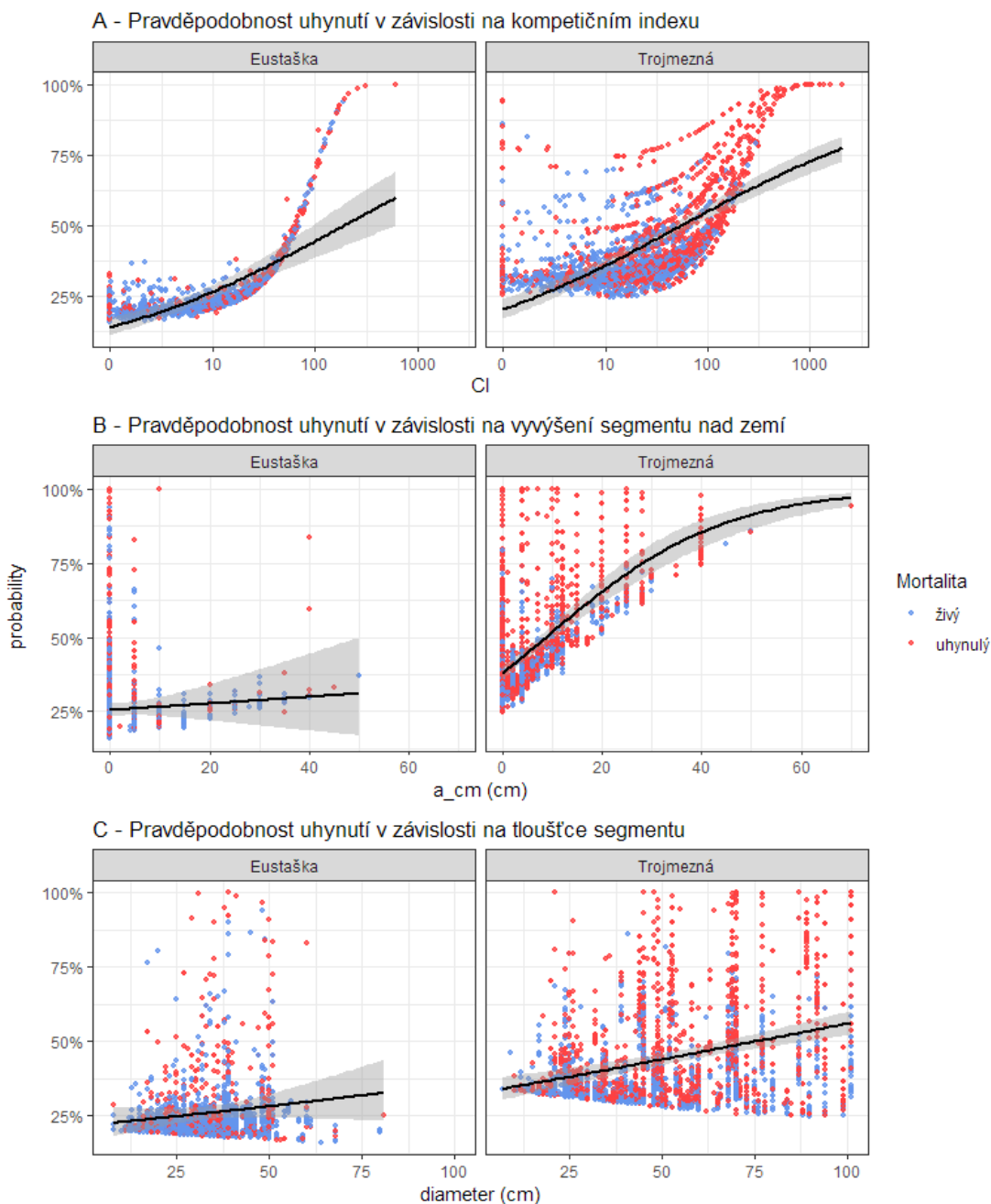
Graf 3: Pravděpodobnosti mortality v období 2011–2022 v závislosti na (A) kompetičním indexu, (B) vyvýšení segmentu nad zemí, (C) výšce postranní vegetace. Vyvýšení segmentu nad zemí představuje vzdálenost mezi zemí a distálním koncem příčného průřezu kmenem. Výška postranní vegetace představuje odhadovanou vzdálenost mezi horním koncem příčného průřezu kmene a výškou vegetace přerůstající kmen. Měřítka pro kompetiční index je zobrazeno na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %.

5.1.4 Závislost mortality na vyvýšení nad zemí a tloušťce segmentu

Výsledky analýz (tabulka 4) ukazují, že závislost mortality na vyvýšení segmentu (a_{cm}) je signifikantní na obou lokalitách, na Eustašce je zjištěná závislost méně významná ($p = 0,035$), což lze pozorovat na distribuci bodů a konfidenčním intervalu v grafu 4B. Na Trojmezné jsou šance na úhyn v závislosti na a_{cm} mnohem větší než na Eustašce. Tloušťka segmentu (*diameter*) má signifikantní vliv jen na Trojmezné, se zvyšující se tloušťkou v průměru stoupá i pravděpodobnost úhynu; přibližně do 75 cm tloušťky se pravděpodobnost úhynu drží v průměru pod 50 % a v tloušťce 100 cm se pravděpodobnost pohybuje kolem 55 % (graf 4C). Zjištěnou mortalitu v tloušťkových skupinách na obou lokalitách lze vidět v příloze 2.

	dohromady		eustaska		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	0.322	<0.001	0.261	<0.001	0.530	<0.001
CI	1.009	<0.001	1.023	<0.001	1.008	<0.001
a_{cm}	1.042	<0.001	1.019	0.035	1.056	<0.001
diameter	0.994	<0.001	0.995	0.351	0.994	0.002
lokalita [tr]	1.632	<0.001				
Num.Obs.	4285		1578		2707	
AIC	5149.1		1714.2		3386.8	

Tabulka 4: Souhrnný přehled výsledků logistické regrese (GLM) závislosti mortality na kompetičním indexu (CI), vyvýšení segmentu nad zemí (a_{cm}) tloušťce segmentu (*diameter*) a lokalitě (tr = Trojmezná). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované.



Graf 4: Pravděpodobnosti mortality v období 2011–2022 v závislosti na (A) competičním indexu, (B) vyvýšení segmentu nad zemí, (C) tloušťce segmentu. Vyvýšení segmentu nad zemí představuje vzdálenost mezi zemí a distálním koncem příčného průřezu kmene. Měřítka pro competiční index je zobrazeno na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %.

5.1.5 Závislost mortality na stadiu rozkladu, typu hniloby a tloušťce segmentu

Výsledky analýz (tabulka 5) ukazují, že závislost mortality na stadiu rozkladu (*decay*) je signifikantní jen na Trojmezné, na Eustašce se mediány pravděpodobností úhynu

na stadiích *decay* mezi sebou liší maximálně o 3,98 %. Se zvyšujícím se stadiem rozkladu na Trojmezné klesá pravděpodobnost úhynu (graf 5). Interval od 1. do 3. kvartilu pravděpodobností na Trojmezné se pohybuje pro 2. stadium *decay* od 68,9 % do 71,3 %, pro 3. stadium je to 44,6–82,2 %, pro 4. stadium 28,1–36,3 % a pro 5. stadium 25,4–29,3 %.

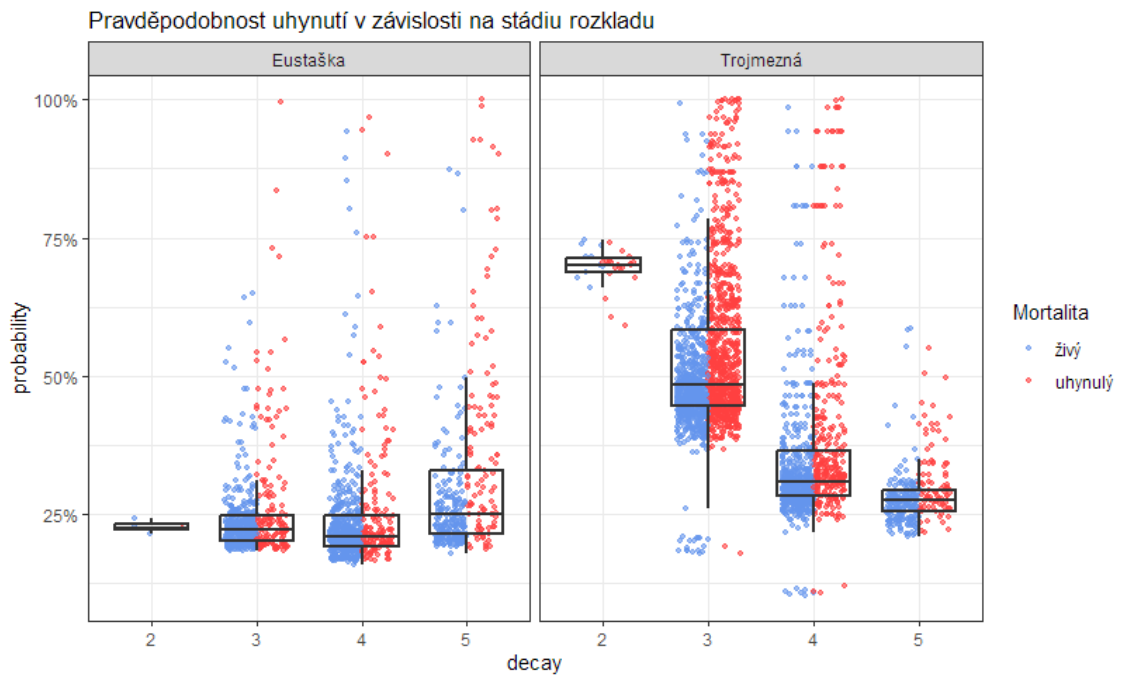
Na Eustašce vyšla závislost mortality na všech typech hniloby (*rot*) v porovnání s mortalitou na segmentech s *rot* 0 (segmenty rozložené minimálně, nebo úplně) jako statisticky neprůkazná (tabulka 5). Na Trojmezné vyšla jako statisticky průkazná bílá hniloba způsobená taxonem *Armillaria spp.* (*ARM*), bílá voštinová hniloba způsobená druhem *Phellinus nigrolimitatus* (*NIG*), bílá hniloba způsobená ostatními druhy hub (*B*), kombinace bílé hniloby od *Armillaria spp.* a hnědé kostkové hniloby způsobené *Fomitopsis pinicola* (*ARM/FOM*) a hnědá kostková hniloba způsobená ostatními druhy hub (*HK*).

Podle grafu 6 lze pozorovat, že medián pravděpodobností úhynu v závislosti na *rot* 0 je 26,7 %. Medián pro *ARM* představuje 48,8 %, pro *ARM/FOM* 53,2 %, pro *B* 39,7 %, tyto typy hniloby souvisí s vyšší mortalitou oproti *rot* 0. Mírně vyšší pravděpodobnost úhynu oproti *rot* 0 je na segmentech s *NIG* s mediánem 30,9 %. Na segmentech s *HK* s mediánem 18,3 % je naopak pravděpodobností úhynu oproti *rot* 0 nižší.

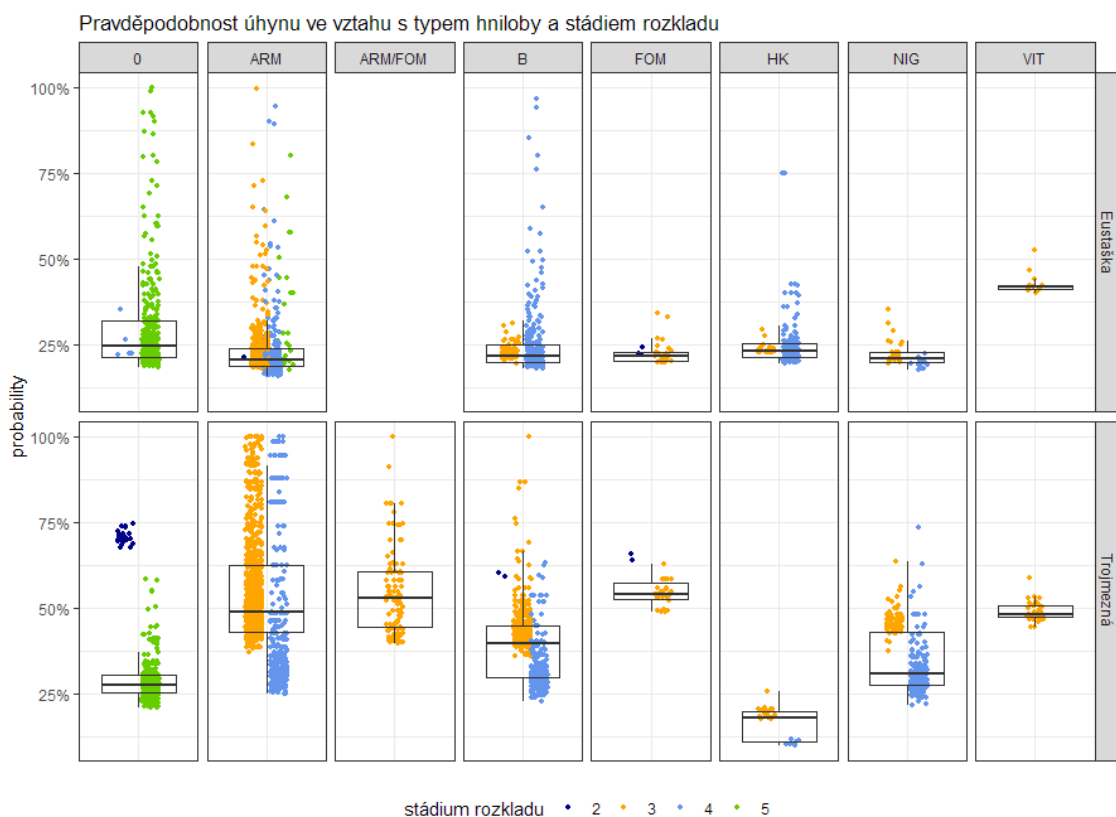
	dohromady		eustaska		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	3.341	<0.001	0.544	0.375	12.308	<0.001
CI	1.010	<0.001	1.023	<0.001	1.008	<0.001
decay	0.619	<0.001	0.852	0.236	0.508	<0.001
rot [ARM]	0.552	<0.001	0.734	0.232	0.598	0.008
rot [ARM/FOM]	0.484	0.005			0.460	0.006
rot [B]	0.598	<0.001	0.841	0.483	0.564	0.002
rot [FOM]	0.632	0.128	0.778	0.619	0.811	0.612
rot [HK]	0.534	0.004	0.934	0.806	0.173	<0.001
rot [NIG]	0.523	<0.001	0.797	0.635	0.532	0.001
rot [VIT]	0.925	0.792	2.175	0.206	0.768	0.444
diameter	0.996	0.023	0.998	0.746	0.994	0.005
lokalita [tr]	1.573	<0.001				
Num.Obs.	4278		1574		2704	
AIC	5178.9		1717.1		3407.1	

Tabulka 5: Souhrnný přehled výsledků logistické regrese (GLM) závislosti mortality na kompetičním indexu (CI), stadiu rozkladu (decay), typu hniloby (rot) a lokality (tr = Trojmezná). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované. 0 = není možné určit typ hniloby, ARM = *Armillaria spp.*, FOM = *Fomitopsis pinicola*, B = bílá hniloba způsobená jinými druhy, HK = hnědá kostková hniloba způsobená jinými druhy, NIG = *Phellinus nigrolimitatus*, VIT = *Phellinus viticola*.

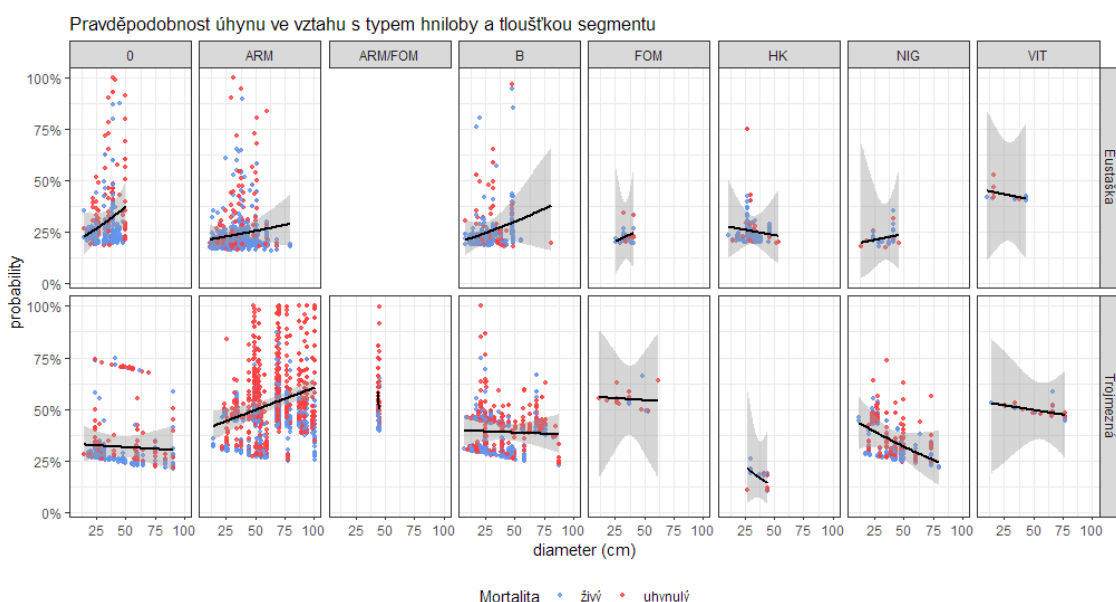
Závislost mortality na tloušťce segmentu byla v těchto modelech nalezena pouze na lokalitě Trojmezna, kde s tloušťkou stoupá pravděpodobnost úhynu, podobně jako v modelu předchozí podkapitoly (5.1.4). Tento vztah je výrazný na segmentech rozkládaných taxonem *Armillaria spp.* (graf 7).



Graf 5: Pravděpodobnosti mortality v období 2011–2022 v závislosti na stádiu rozkladu. Body jsou horizontálně vychýleny pro lepší orientaci argumentem *position=position_jitterdodge*.



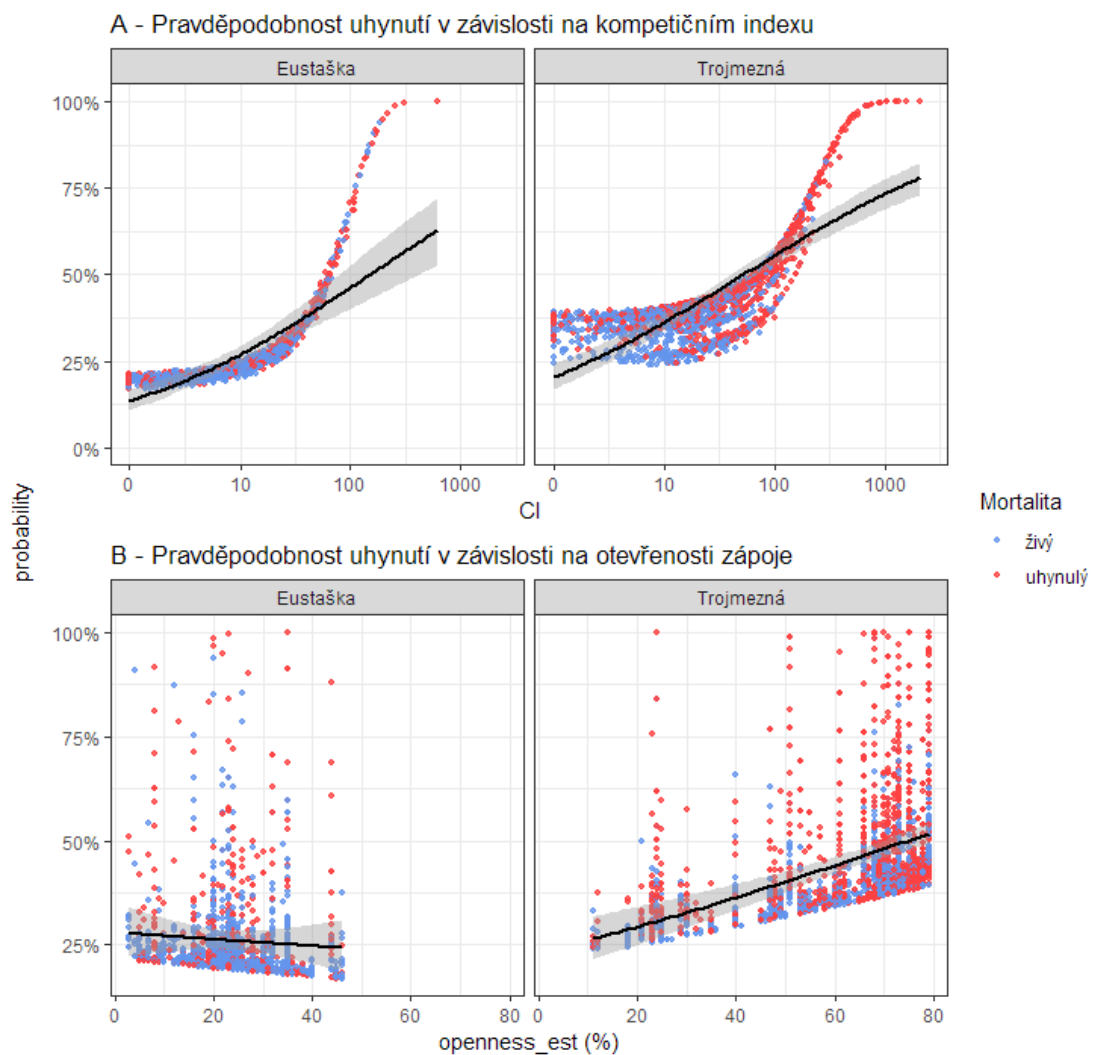
Graf 6: Pravděpodobnosti mortality v období 2011–2022 v závislosti na typu hniloby a stádiu rozkladu. Body jsou horizontálně vychýleny pro lepší orientaci argumentem *position=position_jitterdodge*. 0 = není možné určit typ hniloby, ARM = *Armillaria spp.*, FOM = *Fomitopsis pinicola*, B = ostatní bílá hniloba, HK = ostatní hnědá kostková hniloba, NIG = *Phellinus nigrolimitatus*, VIT = *Phellinus viticola*.



Graf 7: Pravděpodobnosti mortality v období 2011–2022 v závislosti na typu hniloby a tloušťce segmentu. 0 = není možné určit typ hniloby, ARM = *Armillaria spp.*, FOM = *Fomitopsis pinicola*, B = ostatní bílá hniloba, HK = ostatní hnědá kostková hniloba, NIG = *Phellinus nigrolimitatus*, VIT = *Phellinus viticola*.

5.1.6 Závislost mortality na otevřenosti zápoje

Tabulka 6 ukazuje, že závislost mortality na odhadované otevřenosti zápoje (*openness_est*) je signifikantní pouze na Trojmezné, kde se zvětšující se otevřeností zápoje stoupá pravděpodobnost úhynu. V 11% otevřenosti zápoje se pravděpodobnost úhynu pohybuje v průměru okolo 27 % a v 79% otevřenosti zápoje se pohybuje v průměru kolem 52 % (graf 8B).



Graf 8: Pravděpodobnosti mortality v období 2011–2022 v závislosti na (A) kompetičním indexu, (B) odhadované otevřenosti zápoje. Vyvýšení segmentu nad zemí představuje vzdálenost mezi zemí a distálním koncem příčného průřezu kmenem. Měřitko pro kompetiční index je zobrazeno na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %.

	dohromady		eustaska		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	0.247	<0.001	0.279	<0.001	0.262	<0.001
CI	1.008	<0.001	1.022	<0.001	1.007	<0.001
openness_est	1.009	<0.001	0.993	0.325	1.011	<0.001
lokalita [tr]	1.156	0.215				
Num.Obs.	4038		1470		2568	
AIC	4946.1		1601.2		3307.9	

Tabulka 6: Souhrnný přehled výsledků logistické regrese (GLM) závislosti mortality na kompetičním indexu (CI), otevřenosti zápoje (openness_est) a lokalitě (tr = Trojmezna). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované.

5.2 Rychlost růstu

S počáteční výškou roste i přírůst. Predikovaný výškový přírůst za období 11 let na Eustašce se pro 5 cm vysoké stromky pohybuje okolo 12–13 cm, pro 10cm stromky 17–18 cm, pro 50cm stromky 40 cm a pro 100cm stromky 55 cm; na Trojmezné potom pro 5cm stromky 17 cm, pro 10cm stromky 25 cm, pro 50cm stromky 60 cm a pro 100cm stromky 88 cm.

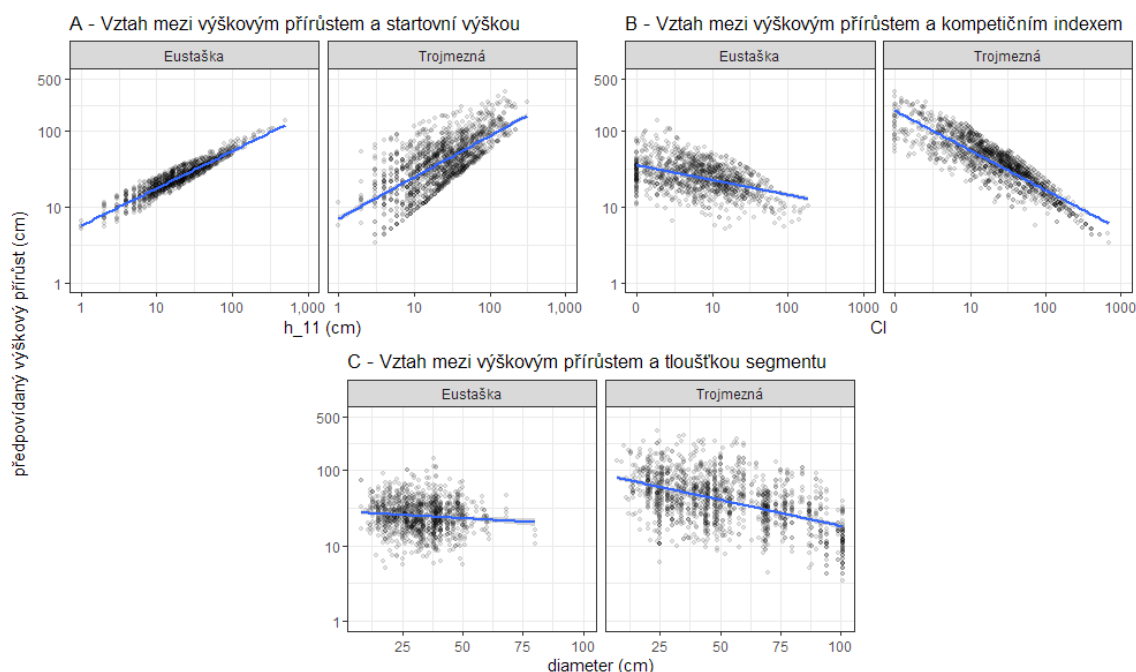
Na lokalitě Eustaška se v průměru mezi modely s 1% nárůstem počáteční výšky zvětšuje výškový přírůst o 0,49 %, na Trojmezné o 0,38 %. V průměru mezi modely je na Trojmezné o 120 % rychlejší přírůst oproti Eustašce. Kompetiční index má na rychlost růstu negativní vliv. Se zvýšením kompetičního indexu o 1 % klesne rychlost růstu na Eustašce v průměru o 0,14 % a na Trojmezné o 0,43 %.

5.2.1 Závislost rychlosti růstu na tloušťce segmentu

V následujících modelech (tabulka 7) byla testována závislost rychlosti růstu na tloušťce segmentu (*diameter*). Závislost rychlosti růstu na tloušťce segmentu je signifikantní jen na lokalitě Trojmezna, kde má tato nezávislá proměnná negativní vliv. S nárůstem tloušťky segmentu o 1 cm se na lokalitě Trojmezna zmenší rychlost růstu v průměru o 0,5 % (graf 9C). V příloze 3 lze vidět naměřené přírůsty ve vztahu se startovní výškou (A), kompetičním indexem (B) a tloušťkou segmentu (C).

	dohromady		eustaska		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	14.282	<0.001	7.379	<0.001	49.265	<0.001
log(h_11)	1.558	<0.001	1.605	<0.001	1.493	<0.001
lokalita [tr]	2.240	<0.001				
log(CI+1)	0.752	<0.001	0.855	<0.001	0.669	<0.001
diameter	0.994	<0.001	1.004	0.105	0.995	<0.001
Num.Obs.	2607		1149		1458	
R2	0.364		0.257		0.406	
AIC	6833.5		2813.6		3923.8	

Tabulka 7: Souhrnný přehled výsledků GLM závislosti výškového přírůstu (delta) na výšce ve startovním roce (h_11), lokalitě (tr = Trojmezná), kompetičním indexu (CI) a tloušťce segmentu (diameter). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované. Závislou proměnnou je log-transformovaný výškový přírůst (delta). Hodnoty koeficientů proměnných jsou odhadnuté v logaritmické škále.

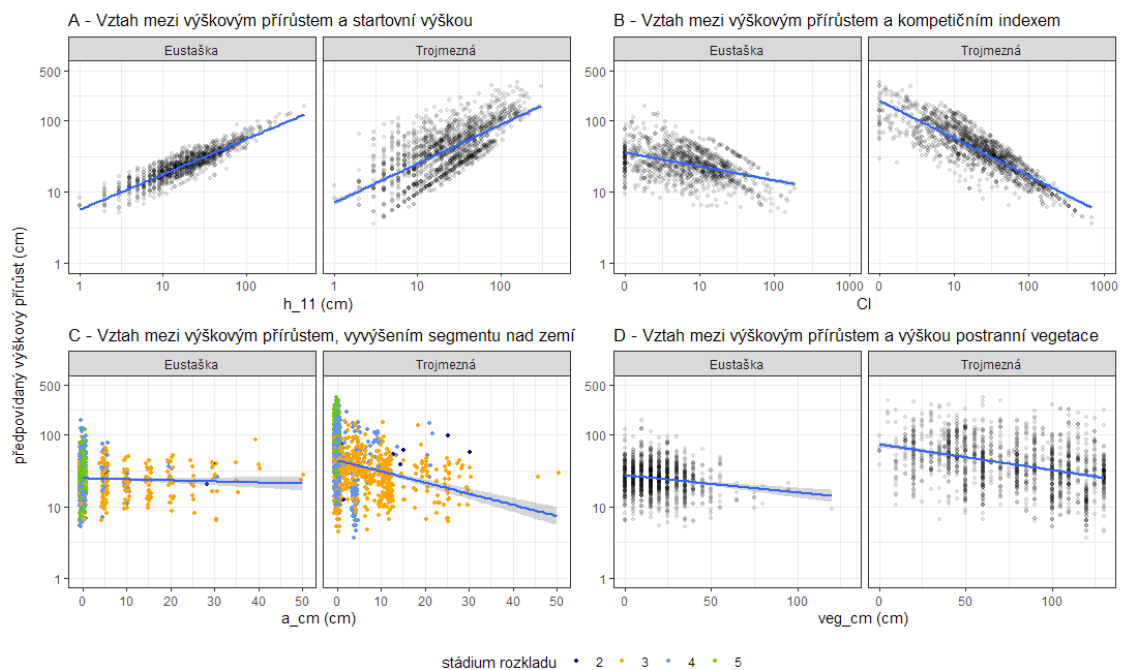


Graf 9: Fitovaný výškový přírůst za období 2011–2022 v závislosti na (A) výšce na začátku sledovaného období, (B) kompetičním indexu, (C) tloušťce segmentu. Všechna měřítka, kromě měřítka pro *diameter*, jsou zobrazena na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %.

5.2.2 Závislost rychlosti růstu na vyvýšení segmentu nad zemí a výškou postranní vegetace

V následujících modelech byla testována závislost rychlosti růstu na vyvýšení segmentu nad zemí a výšce postranní vegetace (tabulka 8). Závislost rychlosti růstu na vyvýšení segmentu nad zemí je signifikantní jen na lokalitě Trojmezná. S nárůstem vyvýšení

segmentu o 1 cm se zde sníží výškový přírůst v průměru o 2,4 % (graf 10C). Závislost rychlosti růstu na výšce postranní vegetace je signifikantní na obou lokalitách. S přibývajícím jednotkou cm výšky vegetace klesá rychlost růstu na Eustašce v průměru o 1 %, na Trojmezné o 0,3 % (graf 10D). V příloze 4 lze vidět naměřené hodnoty ve vztahu s vyvýšením segmentu nad zemí a stadiem rozkladu (A) a výškou postranní vegetace (B).



Graf 10: Fitovaný výškový přírůst za období 2011–2022 v závislosti na (A) výšce na začátku sledovaného období, (B) kompetičním indexu, (C) vyvýšení segmentu nad zemí, (D) výšce postranní vegetace. Vyvýšení segmentu nad zemí (a_{cm}) představuje vzdálenost mezi zemí a distálním koncem příčného průřezu kmene. Výška postranní vegetace (veg_{cm}) představuje odhadovanou vzdálenost mezi horním koncem příčného průřezu kmene a výškou vegetace přerůstající kmen. Do modelu nevstupovala proměnná *decay*, stádium rozkladu je zobrazeno pouze pro lepší vykreslení vztahů mezi stadiem rozkladu a styku s půdou. Body v grafu (A) jsou mírně horizontálně vychýleny pro lepší orientaci funkcí *geom_jitter*. Měřítka pro výškový přírůst, výšky na začátku sledovaného období a kompetiční index jsou zobrazena na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %.

	dohromady		eustaska		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	15.204	<0.001	9.524	<0.001	61.103	<0.001
log(h_11)	1.525	<0.001	1.633	<0.001	1.453	<0.001
lokalita [tr]	2.834	<0.001				
log(CI+1)	0.731	<0.001	0.854	<0.001	0.654	<0.001
a_cm	0.985	<0.001	1.002	0.629	0.976	<0.001
veg_cm	0.995	<0.001	0.990	<0.001	0.997	<0.001
Num.Obs.	2607		1149		1458	
R2	0.379		0.281		0.423	
AIC	6772.3		2777.4		3884.6	

Tabulka 8: Souhrnný přehled výsledků GLM závislosti výškového přírůstu (delta) na výšce ve startovním roce (h_11), lokalitě (tr = Trojmezna), kompetičním indexu (CI), vzdálenosti mezi zemí a dolním koncem průřezu segmentu (a_cm) a odhadované výšce vegetace přerůstající segment od horního konce průřezu kmene (veg_cm). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované. Závislou proměnnou je log-transformovaný výškový přírůst (delta).

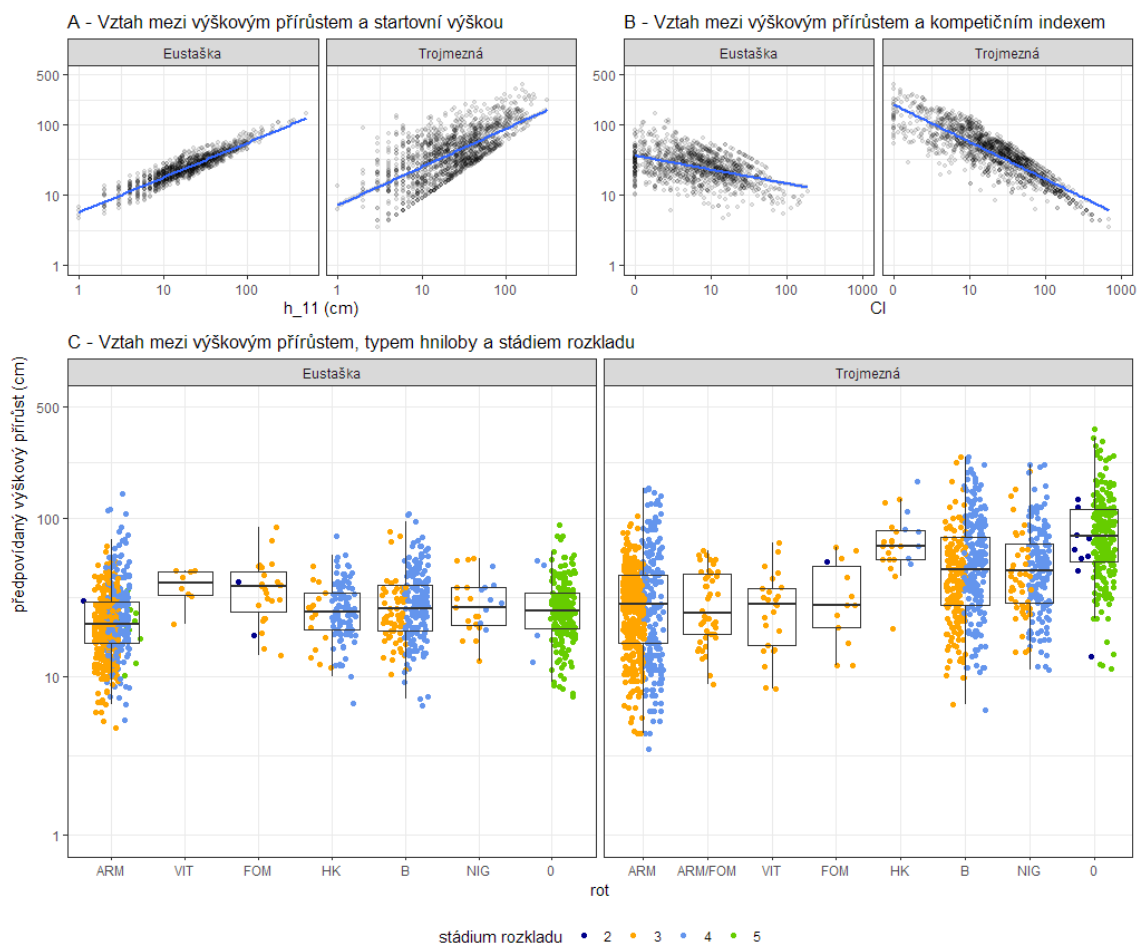
5.2.3 Závislost rychlosti růstu na typu hniloby a tloušťce segmentu

Byla testována závislost rychlosti růstu na typu hniloby a tloušťce segmentu (tabulka 9). Analýzy ukázaly rozdíly v rychlosti výškového přírůstu na segmentech s přítomností hnilob v porovnání s přírůstem na segmentech s *rot* 0 (segmenty rozložené minimálně, nebo úplně).

	dohromady		eustaska		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	14.548	<0.001	5.971	<0.001	51.267	<0.001
log(h_11)	1.561	<0.001	1.635	<0.001	1.503	<0.001
lokalita [tr]	2.249	<0.001				
log(CI+1)	0.760	<0.001	0.871	<0.001	0.685	<0.001
rot [ARM]	0.842	0.001	1.083	0.262	0.793	0.004
rot [ARM/FOM]	0.727	0.024			0.765	0.084
rot [B]	0.968	0.583	1.161	0.062	0.894	0.176
rot [FOM]	1.006	0.967	1.301	0.120	0.805	0.407
rot [HK]	1.177	0.075	1.373	0.002	1.504	0.046
rot [NIG]	0.853	0.035	1.130	0.470	0.782	0.007
rot [VIT]	0.743	0.074	1.430	0.233	0.561	0.004
diameter	0.995	<0.001	1.004	0.085	0.996	0.001
Num.Obs.	2603		1147		1456	
R2	0.370		0.265		0.415	
AIC	6809.1		2809.8		3908.4	

Tabulka 9: Souhrnný přehled výsledků GLM závislosti výškového přírůstu (delta) na výšce ve startovním roce (h_11), lokalitě (tr = Trojmezna), kompetičním indexu (CI), typu hniloby (rot) a tloušťce segmentu (diameter). Závislou proměnnou je log-transformovaný výškový přírůst (delta). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované. Odhadnuté hodnoty koeficientů pro kategoriální proměnnou *rot* jsou uvedeny vzhledem k referenční kategorii 0 = není možné určit typ hniloby, *ARM* = *Armillaria spp.*, *FOM* = *Fomitopsis pinicola*, *B* = bílá hniloba způsobená jinými druhy, *HK* = hnědá kostková hniloba způsobená jinými druhy, *NIG* = *Phellinus nigrolimitatus*, *VIT* = *Phellinus viticola*.

Na Eustašce byl pozorován signifikantní vztah přírůstu a hnědé kostkové hniloby na již ovlivněných segmentech měla obnova o 37,3 % rychlejší přírůst. Na lokalitě Trojmezná souvisela *Armillaria spp. s* pomalejším výškovým přírůstem o 20,7 %, *Phellinus nigrolimitatus* o 21,8 % a *Phellinus viticola* o 43,9 % v porovnání s obnovou na segmentech s *rot 0*. Vliv hnědé kostkové hniloby na rychlost přírůstu je na Trojmezně naopak pozitivní. Obnova na segmentech s hnědou kostkovou hnilobou má o 50,4 % rychlejší přírůst oproti obnově na segmentech s *rot 0*.



Graf 11: Fitovaný výškový přírůst za období 2011–2022 v závislosti na (A) výšce na začátku sledovaného období, (B) kompetičním indexu, (C) typu hniloby. Měřítka pro výškový přírůst, výšky na začátku sledovaného období a kompetiční index jsou zobrazena na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %. Body v grafu (C) jsou horizontálně vychýleny pro lepší orientaci argumentem *position=position_jitterdodge*. 0 = není možné určit typ hniloby, ARM = *Armillaria spp.*, FOM = *Fomitopsis pinicola*, B = bílá hniloba způsobená jinými druhy, HK = hnědá kostková hniloba způsobená jinými druhy, NIG = *Phellinus nigrolimitatus*, VIT = *Phellinus viticola*.

Na obou lokalitách se *rot 0* (segmenty rozložené minimálně, nebo úplně) vyskytovala zpravidla na segmentech v 5. stadiu rozkladu, na Trojmezné pak v 2. a na Eustašce výjimečně v 4. stadiu rozkladu. Druh *Phellinus viticola* se vyskytoval jen na segmentech v 3. stadiu rozkladu, *Phellinus nigrolimitatus* a ostatní houby způsobující hnědou kostkovou hnilobu se vyskytovaly na segmentech v 3. a 4. stadiu rozkladu. Taxon *Armillaria spp.* a ostatní houby způsobující bílou hnilobu se vyskytovaly převážně na segmentech v 3. a 4. stadiu rozkladu (graf 11C). V příloze 5 lze vidět naměřené přírůsty ve vztahu s typem hniloby a stadiem rozkladu.

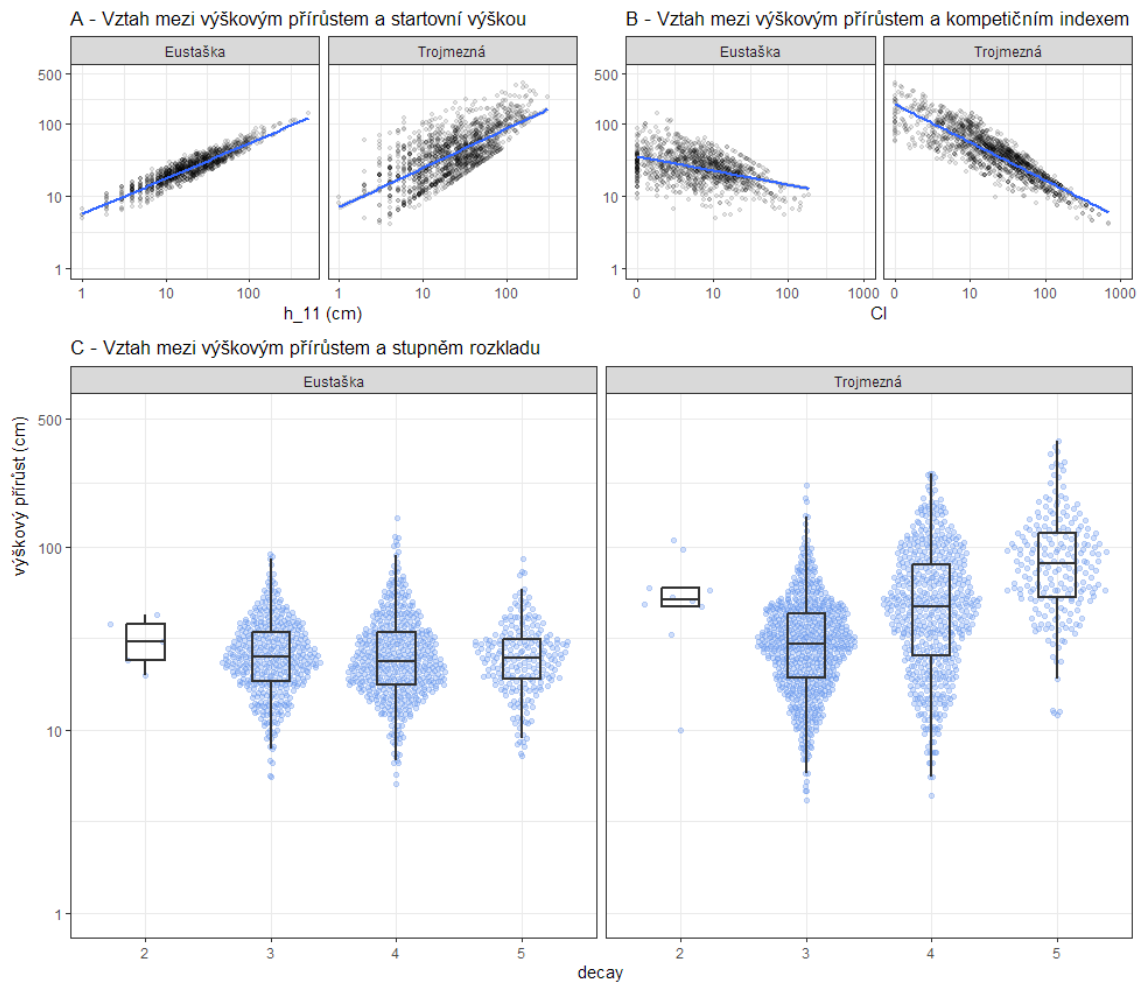
Na Trojmezné na segmentech s *Armillaria spp.* a *P. viticola* souvisela tloušťka segmentu s výrazně pomalejším výškovým přírůstem, s tloušťkou segmentů rozkládaných *P. nigrolimitatus* se přírůst snižuje jen nepatrně (příloha 6). Na Trojmezné je trend přírůstu v závislosti na tloušťce segmentů rozkládaných *Armillaria spp.* velmi podobný trendu v modelu v kapitole 5.2.1. (graf 9C).

5.2.4 Závislost rychlosti růstu na stadiu rozkladu

Byla testována závislost rychlosti růstu na stadiu rozkladu (tabulka 10). Vliv stadia rozkladu na rychlost růstu obnovy je signifikantní na obou sledovaných lokalitách. Na Eustašce klesá rychlost růstu s přibývajícím jednotkou stadia rozkladu v průměru o 13,6 %. Na Trojmezné se naopak s navýšením stadia rozkladu o jednotku zvyšuje rychlost růstu v průměru o 19,1 %. Na grafu 12C lze vidět výrazný rozdíl v rychlosti růstu mezi lokalitami. V příloze 7 lze vidět naměřené výškové přírůsty v jednotlivých stadiích rozkladu.

	dohromady		eustaska		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	10.209	<0.001	11.942	<0.001	28.201	<0.001
log(h_11)	1.503	<0.001	1.664	<0.001	1.406	<0.001
lokalita [tr]	2.163	<0.001				
log(CI+1)	0.713	<0.001	0.892	<0.001	0.639	<0.001
decay	1.097	<0.001	0.864	<0.001	1.191	<0.001
Num.Obs.	2607		1149		1458	
R2	0.359		0.266		0.410	
AIC	6853.9		2799.9		3914.7	

Tabulka 10: Souhrnný přehled výsledků GLM závislosti výškového přírůstu (delta) na výšce ve startovním roce (h_11), lokalitě (tr = Trojmezná), kompetičním indexu (CI) a stadiu rozkladu (decay). Závislou proměnnou je log-transformovaný výškový přírůst (delta). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované.



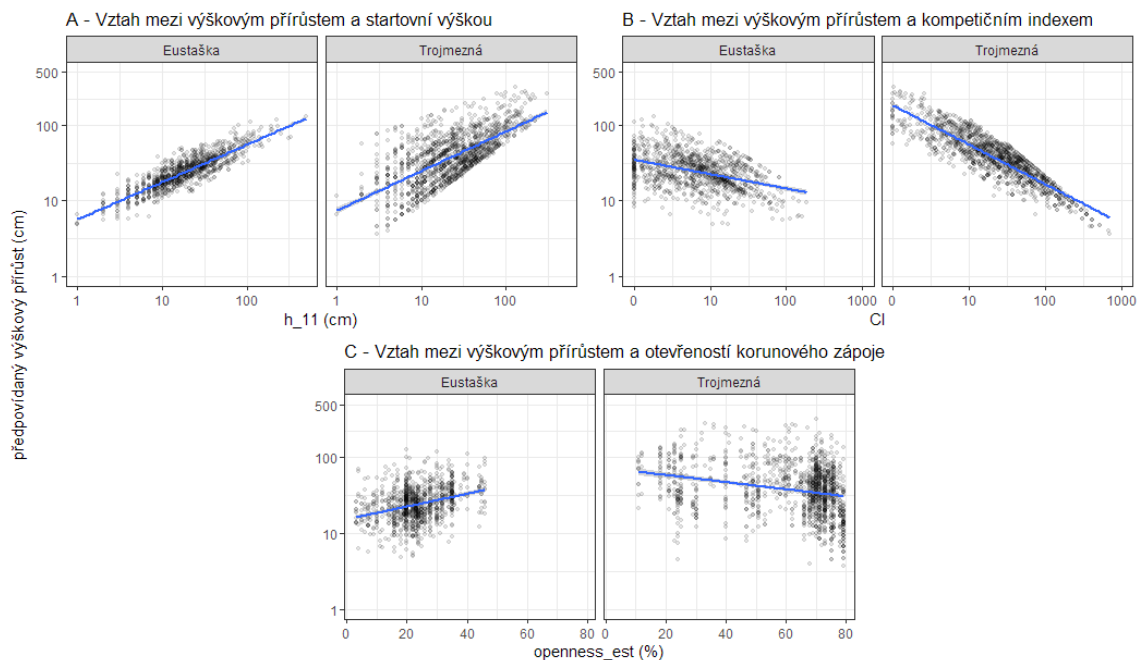
Graf 12: Fitovaný výškový přírůst za období 2011–2022 v závislosti na (A) výšce na začátku sledovaného období, (B) competičním indexu, (C) stadiu rozkladu. Měřítka pro výškový přírůst, výšky na začátku sledovaného období a competiční index jsou zobrazena na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %. Hustoty bodů v grafu (C) jsou zobrazeny funkcí *geom_quasirandom*.

5.2.5 Závislost rychlosti růstu na odhadované otevřenosti zápoje

Byla testována závislost rychlosti růstu na odhadované otevřenosti korunového zápoje. Výsledky ukazují, že otevřenost zápoje má signifikantní vliv na rychlost růstu pouze na Eustašce (tabulka 11), kde s každým 1% nárůstem otevřenosti zápoje stoupá rychlost růstu o 2,4 % (graf 13C). Průměrná otevřenost zápoje a směrodatná odchylka pro jedince na Eustašce je $23,54 \pm 8,56$ % a na Trojmezné $60,94 \pm 18,27$ %. Průměrná otevřenost zápoje pro segment na Eustašce je $23,91 \pm 9,33$ % a na Trojmezné je $65,5 \pm 13,56$ %. V příloze 8 lze vidět naměřené přírůsty ve vztahu s odhadovanou otevřeností korunového zápoje.

	dohromady		eustaška		trojmezna	
	Est.	p	Est.	p	Est.	p
(Intercept)	11.054	<0.001	4.461	<0.001	40.162	<0.001
log(h_11)	1.570	<0.001	1.624	<0.001	1.478	<0.001
lokalita [tr]	1.673	<0.001				
log(CI+1)	0.714	<0.001	0.871	<0.001	0.628	<0.001
openness_est	1.006	<0.001	1.024	<0.001	1.003	0.071
Num.Obs.	2443		1070		1373	
R2	0.350		0.295		0.394	
AIC	6425.8		2560.4		3704.6	

Tabulka 11: Souhrnný přehled výsledků GLM závislosti výškového přírůstu (delta) na výšce ve startovním roce (h_11), lokalitě (tr = Trojmezna), kompetičním indexu (CI) a odhadnuté otevřenosti korunového zápoje (openness_est). Závislou proměnnou je log-transformovaný výškový přírůst (delta). Hodnoty koeficientů proměnných jsou exponencované.



Graf 13: Fitovaný výškový přírůst za období 2011–2022 v závislosti na (A) výšce na začátku sledovaného období, (B) kompetičním indexu, (C) odhadované otevřenosti zápoje. Měřítko pro výškový přírůst, výšky na začátku sledovaného období a kompetiční index jsou zobrazena na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %.

6 Diskuse

Výsledky této práce přinesly zjištění, že intenzivní velkoplošná disturbance ovlivňuje mortalitu a rychlost odrůstání smrkové obnovy v závislosti na vlastnostech mrtvého dřeva jako mikrostanoviště. Disturbance přinesla zvýšenou mortalitu obnovy, ale také její rychlejší přirůstání.

Podle zjištění této práce souvisela mortalita na disturbované lokalitě s větší vnitrodruhovou konkurencí, malou výškou obnovy, vyvýšením kmene nad zemí, větší tloušťkou mrtvého dřeva, nižším stadiem rozkladu, dominancí hub bílé hniloby, menším zakrytím postranní vegetací a otevřeným korunovým zápojem. S rychlejším výškovým přírůstem souvisela větší startovní výška obnovy, vyšší stadium rozkladu a hnědá kostková hniloba, na přírůst měly naopak záporný vliv tloušťka a vyvýšení mrtvého dřeva nad zemí, překryv postranní vegetací, otevřený zápoj a dominance hub způsobujících bílou hnilobu.

Na disturbanci nezasazené ploše souvisela mortalita s malou výškou obnovy a větší vnitrodruhovou konkurencí, byl pozorován jen slabý vliv vyvýšení segmentu nad zemí a zakrytí postranní vegetací. Na výškový přírůst pozitivně působila větší startovní výška obnovy, dominance hnědé kostkové hniloby a otevřený korunový zápoj. Záporný vliv na výškový přírůst měla naopak vnitrodruhová kompetice, výška postranní vegetace a stadium rozkladu

6.1 Mortalita

Na Trojmezné, kde se v letech 2007–2008 odehrály velkoplošné disturbance, které kompletně odstranily horní stromové patro (Bače et al. 2015, Svoboda et al. 2010), během 11 let sledování zde došlo k vyšším mortalitám oproti Eustašce, kde se disturbance velkých rozsahů neodehrály už přibližně 200 let (Adam et al. 2016). Na Trojmezné během 11 let uhynulo kolem 48 % sledované obnovy, na Eustašce 26–30 %. Mediány pravděpodobnosti úhynu pro sledovanou obnovu jsou 27,9 % na Eustašce a 47,1 % na Trojmezné. Na mortalitě na Trojmezné se pravděpodobně podílely suché roky 2015, 2017 a 2019, z nichž byl v letních měsících obzvláště teplý rok 2015 (Český Hydrometeorologický Ústav 2023, Pospíšilová, Hetešová 2017).

Mortalitu obnovy zásadně ovlivňuje její výška. S větší startovní výškou obnovy se snižuje pravděpodobnost úhynu (tabulka 7, graf 7). Největší mortalitu mají nejmenší

jedinci, k stejnému závěru došli např. Zenáhlíková et al. (2011), Červenka et al. (2014), a Macek et al. (2017); s rostoucím věkem a výškou mortalita klesá (Hanssen 2003, Holeksa et al. 2021). Smrk se často vyskytuje agregovaně ve velkých hustotách a časem v nich dochází k prořezávání, kdy umírají nižší jedinci v důsledku přerůstání vyššími jedinci (Wild et al. 2014, Grassi et al. 2004, Kuuluvainen & Kalmari 2003, Diaci et al. 2020). Podle zjištění této závěrečné práce odumírání obnovy na mrtvém dřevě také pravděpodobně souvisí s její početností na segmentech (příloha 9). Vysoká hustota obnovy vede ke konkurenčnímu tlaku a odumírání kvůli nedostatku světla, vody a živin, naopak v nižší hustotě obnovy dochází k menší kompetici (Kuuluvainen & Kalmari 2003, Zenáhlíková et al. 2011, Hanssen 2003, Nilsson et al. 2002).

Holeksa et al. (2021) a Stroheker et al. (2018) našli souvislost mezi otevřeností zápoje a menší mortalitou, Červenka et al. (2014) nenašli rozdíl v mortalitě mladých smrků mezi disturbovanou a nedisturbovanou lokalitou. V této závěrečné práci však byla nalezena opačná souvislost, tedy že s větší otevřeností zápoje dochází k větší mortalitě. Statisticky významná je tato souvislost jen na Trojmezné (tabulka 6, graf 8B). Příčina je pravděpodobně v kompetici o vláhu, Eustaška má stabilnější vláhové podmínky oproti lokalitě Trojmezná, která je exponovaná vůči slunečnímu záření, dochází na ní kvůli tomu k větším výkyvům teplot a vlhkosti (Hesslerová et al. 2018, Bače et al. 2012), zvýšená intenzita přímého záření vede k vyšší transpiraci (Mellander et al. 2004), a v obdobích sucha může docházet k vysušování ležících kmenů (Červenka et al. 2014, Kathke & Bruelheide 2010). Smrk má tendenci růst v hloučcích, a proto si mohou jedinci silně konkurovat, načež dochází k vyšší mortalitě (Wild et al. 2014, Grassi et al. 2004, Kuuluvainen & Kalmari 2003).

Závislost mortality na tloušťce mrtvého dřeva je statisticky průkazná jen na Trojmezné. Na této lokalitě se s větší tloušťkou segmentu se zvyšuje pravděpodobnost úhynu (tabulka 4, graf 4C) a kompetiční index (příloha 10). Na tlustějších segmentech se nejvíce vyskytoval taxon *Armillaria spp.*, který souvisí s vyšší mortalitou (graf 6, 7) a vyššími počty jedinců na segment (příloha 11). Souvislost mezi vyšší mortalitou obnovy a dominancí *Armillaria spp.* v mrtvém dřevě našla také Martinková (2015). Vyšší hustoty semenáčků na tlustějších kmenech zjistili také například Harmon et al. (2004) a Bače et al. (2012), vyšší hustoty na kmenech rozkládaných bílou hnilobou zjistil Lička (2002) a vyšší hustoty obnovy přímo na tlustějších kmenech rozkládaných rodem *Armillaria* našli Bače et al. (2012). Tento vztah lze vysvětlit příhodností

tlustějšího dřeva rozkládaného taxonem *Armillaria spp.* pro uchycování semenáčků, kde pak pravděpodobně vlivem vnitrodruhové konkurence ve větších hustotách obnovy, jak bylo vysvětleno v předchozích odstavcích, dochází k vyšší mortalitě. Dalším možným vysvětlením je preference bělového dřeva rodem *Armillaria* (Příhoda 1953, Rypáček 1957), jehož hniloba zanechává jádro dřeva tvrdé a kořeny obnovy tak nemohou prorůst hlouběji. Za předpokladu, že smrk v drsných horských podmínkách roste pomalu (Rötheli et al. 2012) a ležící kmeny pocházející z pomalu rostlých smrků mají větší podíl jádrového dřeva oproti kmenům rychle rostlých jedinců (Sellin 1991), by hniloba způsobená rodem *Armillaria* mohla vytvářet nedostatečnou hloubku substrátu pro kořeny obnovy, což by znamenalo vyšší vnitrodruhovou kompetici o vodu a živiny.

Na segmentech, kde dominovala blíže neurčená hnědá kostková hniloba, je vypočtená pravděpodobnost úhynu menší než na zcela rozložených segmentech (*rot 0*). Podle Vacka (1982) je dřevo rozkládané hnědou hnilobou vhodnější pro uchycení smrku než dřevo rozkládané bílou hnilobou a díky své struktuře má schopnost absorbovat a udržovat vlhkost v obdobích sucha. Houby hnědé hniloby se vyskytují v suchých prostředích (Renvall 1995) pod relativně otevřeným zápojem (Fukasawa 2020). Výsledky některých výzkumů však uvádějí negativní vztah mezi hnědou hnilobou a obnovou smrku (např. Bače et al. 2012, Fukasawa et al. 2024), pravděpodobně kvůli nízkému pH dřeva (Espejo & Agosin 1991, Fukasawa 2021), menší dostupnosti živin v porovnání s bílou hnilobou (Takahashi et al. 2000) a menší mechanické stabilitě obnovy v kostkovitě fragmentovaném dřevě (Goodell 2003). Fukasawa (2021) uvádí, že pokryvnost mechorostů preferujících kyselější substráty může zvrátit negativní vliv hnědé hniloby na obnovu. Mech má schopnost zadržovat vodu a poskytovat tak vhodné vlhkostní podmínky pro růst smrku, který je náchylný na usychání (Narukawa et al. 2003, Schmidt-Vogt 1987).

S vyšším stupněm rozkladu se na Trojmezné snižuje pravděpodobnost úhynu (graf 5). Nabízí se několik vysvětlení, proč by tomu tak mohlo být. Na segmentech s vyšším stadiem rozkladu se nacházeli jedinci s většími startovními výškami; takoví jedinci mají menší pravděpodobnosti úhynu (příloha 12, graf 2). Dalším vysvětlením jsou lepší vláhové podmínky a dostupnost živin s vyššími stadii rozkladu a pravděpodobně přítomnost mykorrhizních hub, které se vyskytují v rozloženém dřevě (Harmon et al. 2004, Laiho & Prescott 2004, Robert et al. 2012, Fukasawa 2021).

S vyvýšením kmene nad zemí stoupá šance na úhyn obnovy na obou lokalitách, na Trojmezné prudce, na Eustašce jen mírně a s širokým konfidenčním intervalem (tabulka 4, graf 4B). Tento rozdíl mezi Eustaškou a Trojmeznou je pravděpodobně dán stabilnějším mikroklimatem a nižší vysychavostí kmenů díky korunovému zápoji na Eustašce, a naopak nestabilním mikroklimatem na lokalitě bez horního stromového patra, kde se ležící kmeny v období léta zahřívají (Hesslerová et al. 2018) a může dojít k jejich vysychání (Červenka et al. 2014, Kathke & Bruelheide 2010). Důvodem pro větší mortalitu obnovy na vyvýšených segmentech je pravděpodobně nižší vlhkost oproti ležícím kmenům (Botting & DeLong 2009) a jejich nižší stadium rozkladu, při kterém dřevo zadržuje méně vody a má méně dostupných živin pro obnovu v porovnání s dřevem, které je v plném kontaktu s půdou a má vysoké stadium rozkladu (Harmon et al. 2004, Petrillo et al. 2016, Bütler et al. 2007). Souvislost mezi vyšší mortalitou na vyvýšených segmentech našla Pospíšilová (2017).

Zadanou hypotézu, že disturbance přinesla zvýšenou mortalitu obnovy na segmentech, které jsou vysoko nad zemí a jsou tenčí, v celém jejím znění nelze potvrdit. Jak bylo rozebráno v předchozím odstavci, vyvýšení kmene má výrazný záporný vliv na přežívání obnovy, což podporuje první polovinu hypotézy. Druhou polovinu hypotézy nepodporuje zjištění, že s menší tloušťkou segmentu klesá šance na úhyn (graf 4). Vztah mezi mortalitou a tloušťkou segmentu na Trojmezné pravděpodobně není ovlivňován vyvýšením segmentu nad zemí, to lze vidět v přílohách 13 a 14. Hypotézu tedy nelze potvrdit.

Množství autorů našlo záporný vztah mezi vyšší vegetací a přežíváním smrku na mrtvém dřevě (např. Harmon & Franklin 1989, Bače et al. 2012, Červenka 2016). Pospíšilová (2017) na zkoumaných lokalitách nenašla souvislost mezi mortalitou a výškou postranní vegetace. Podle výsledků této závěrečné práce, překvapivě, šance na úhyn s větší výškou postranní vegetace na Trojmezné klesá a na Eustašce mírně stoupá (graf 3C). Na Eustašce je však závislost mortality na výšce vegetace přesně na hranici statistické průkaznosti ($p = 0.05$). Tento pozitivní vztah na Trojmezné má pravděpodobně příčinu ve zmírnění vysychání ležících kmenů díky vegetačnímu krytu (Červenka 2016).

6.2 Rychlost růstu

Rychlost výškového přírůstu obnovy je zásadně ovlivněna disturbancí, která odstranila 100 % mateřského porostu. Na Trojmezné je za sledované období přírůst v průměru o 120 % větší oproti Eustašce. Rychlost růstu závisí na startovní výšce obnovy jak pod mateřským porostem, tak i na stanovišti bez mateřského porostu (tabulka 7–11). Obnova na Trojmezné odrůstá rychleji pravděpodobně kvůli větší dostupnosti světla (Drobyshev & Nihlgård 2000, Chrimes & Nilson 2005, Bednář et al. 2022). Toto tvrzení o vlivu světelných podmínek podporuje nejen fakt, že na Eustašce je pro segment průměrná otevřenost zápoje $23,91 \pm 9,33$ % a na Trojmezné $65,5 \pm 13,56$ %, ale také statisticky průkazný model závislosti rychlosti růstu na otevřenosti zápoje na obou lokalitách dohromady (tabulka 11). K podobnému závěru došli Havira et al. (2017), kteří tvrdí, že otevření porostního zápoje akceleruje růst přeživší obnovy. Stejně tak ve svém výzkumu Cunningham et al. (2006) zjistili, že zvýšené množství přímého záření po otevření korunového zápoje má pozitivní vliv na růst mladých stromků, nejrychleji však rostly pod mírným zápojem. Zvýšená dostupnost přímého záření má za následek například ohřívání kořenů stromků (Tranquillini 1979), což může vést k zvýšení rychlosti fotosyntézy (Day et al. 1989), příjmu vody a živin (Mellander et al. 2004) a výškového přírůstu (Coates et al. 1991), na druhou stranu částečné zastínění chrání obnovu před teplotními výkyvy a suchem (Cunningham et al. 2006) a nadměrná intenzita osvětlení může vést k destrukci pigmentu, poškození parenchymu a snížení čistého výkonu asimilace (Lärcher 1995).

Model závislosti přírůstu na otevřenosti zápoje vyšel jako statisticky průkazný jen pro Eustašku. Model pro Trojmeznou není průkazný pravděpodobně z důvodu podobné distribuce hodnot přírůstu v různých procentech odhadované otevřenosti korunového zápoje (příloha 15); p -hodnota se však blíží hladině významnosti 0,05 ($p = 0,071$) a v případě průkaznosti modelu by zde s otevřeností zápoje přírůst klesal. Takový rozdíl lze vysvětlit rozdílným mikroklimatem stanovišť. Po odumření horního stromového patra se zvýší povrchová teplota (Hais & Kučera 2008) a společně s obdobími sucha může dojít k vysušení tlejícího dřeva (Červenka et al. 2014, Kathke & Bruelheide 2010). Hesslerová et al. (2018) v lese s mateřským porostem na Třístoličnicku v srpnu 2016 měřili teploty povrchů, v korunovém zápoji naměřili teplotu 23 °C, v podrostu 22 °C a 27 °C v bylinném patře; na disturbované ploše s ležícím mrtvým dřevem naměřili teploty od 22 do 60 °C, teplota ležících kmenů

se pohybovala okolo 40 °C. Při nedostatku vláhy se snižuje příjem živin (Grabařová & Martinková 2001) a smrk dosahuje menšího výškového přírůstu (Dohrenbush et al. 2002, Hayatgheibi et al. 2021).

Ve všech modelech pro rychlost růstu se ukázal kompetiční index jako vysoce signifikantní (tabulka 7–11), při silné vnitrodruhové konkurenci dochází ke snížení rychlosti růstu, dominantních jedinců se to netýká (Sharma & Brunner), vyšší jedinci v menších hustotách obnovy mají nižší kompetiční index. Na Trojmezné se s rostoucím kompetičním indexem snižuje výškový přírůst strměji než na Eustašce (např. graf 9B). Tento rozdíl je pravděpodobně zapříčiněný rozdílem v teplotních a vláhových podmínkách. Na Eustašce jsou pod horním stromovým patrem stabilnější teplotní podmínky než na Trojmezné, kde dochází k větším teplotním výkyvům v noci a přes den (Hesslerová et al. 2018) a zahřívání povrchu kmenů na vysoké teploty (Hais & Kučera 2008), což vede k vyšší transpiraci (Mellander et al. 2004). Mrtvé dřevo má tendenci v období sucha vysychat (Červenka et al. 2014, Kathke & Bruelheide 2010). Rozdíl přírůstů v závislosti na kompetičním indexu mezi lokalitami je tedy pravděpodobně modifikován konkurencí o vláhu.

Bednář et al. (2022) našel slabý negativní vztah mezi světelnými podmínkami a hustotou obnovy do 1 metru výšky. Jadřud' et al. (2014) ani Szewczyk & Szwagrzyk (2010) nenašli souvislost mezi intenzitou záření do podrostu skrz korunové patro a hustotou semenáčků, ti se však nezabývali obnovou na mrtvém dřevě. Naopak Fukasawa et al. (2024) našli záporný vztah mezi otevřeností zápoje a hustotou semenáčků na mrtvém dřevě na nedisturbované lokalitě a kladný vztah na disturbované lokalitě.

Vliv tloušťky segmentu na přírůst je statisticky průkazný jen na Trojmezné, kde se zvětšující se tloušťkou roste obnova pomaleji (graf 9C, příloha 16), tento trend je pravděpodobně ovlivněný vnitrodruhovou konkurencí, která stoupá s větším počtem obnovy (příloha 10). Vyšší hustotu obnovy na tlustějších kmenech pozorovali například Takahashi (1994), Bače et al. (2012), Stroheker et al. (2018), nebo také Fukasawa et al. (2024), kteří našli kladný vztah počtu semenáčků k tloušťce mrtvého dřeva na disturbované lokalitě, ale nenašli takovou souvislost na nedisturbované lokalitě, což je shodné se zjištěními této závěrečné práce. S trendem klesání přírůstu s větší tloušťkou segmentu na Trojmezné pravděpodobně souvisí dominance hub bílé hniloby (*Armillaria*

spp.) a bílé voštinové hniloby (*P. nigrolimitatus* a *P. viticola*), které mají, podle výsledků, záporný vliv na přírůst (tabulka 9, příloha 6), jak bude dále rozebráno v textu.

Vliv typu hniloby (např. bílá vs. hnědá hniloba) na výškový přírůst byl podle mé rešerše sledován pouze Červenkou et al. (2014), kteří ve svém výzkumu nenašli souvislost mezi typem hniloby a přírůstem, takže není možné výsledky v této oblasti srovnat s výsledky jiných autorů nebo přesně vysvětlit principy takových vlivů. Bylo zjištěno, že na rychlost růstu má vliv převažující typ hniloby. Segmenty, na kterých nebyly rozpoznány typ hniloby ($rot = 0$), jsou zpravidla v 5. stadiu rozkladu, na Eustašce výjimečně ve 4., jsou tedy v tak pokročilém rozkladu, že jsou pravděpodobně rozkládány houbami měkké hniloby nebo mykorrhizními druhy (Fukasawa 2021). Většina segmentů v 2. stadiu rozkladu je bez zřetelné hniloby a nachází se na Trojmezné.

Na Trojmezné rostla na segmentech s dominantním taxonem *Armillaria spp.* obnova o 20,7 % pomaleji oproti obnově na segmentech s $rot = 0$, obnova na segmentech s houbami voštinové hniloby *Phellinus nigrolimitatus* o 21,8 % a *Phellinus viticola* dokonce o 43,9 % pomaleji. Naopak obnova na segmentech s hnědou kostkovou hnilobou roste o 50,4 % rychleji oproti segmentům s $rot = 0$. Na Eustašce je statisticky průkazný vliv na rychlost růstu jen u hnědé kostkové hniloby, na jimiž rozkládaných segmentech roste obnova o 37,3 % rychleji oproti obnově na segmentech s $rot = 0$. Předpokládá se však, že dřevo rozkládané bílou hnilobou je pro obnovu smrku vhodnějším substrátem, protože má vyšší koncentrace Ca^{2+} , K^+ , Mg^{2+} a SO_4^{2-} než dřevo rozkládané hnědou hnilobou (Fukasawa 2017, Fukasawa et al. 2017, Takahashi et al. 2000). Dřevo rozkládané hnědou hnilobou má také nižší pH (Espejo & Agosin 1991), po stránce živin i pH se tedy zdá být pro obnovu lepší dřevo rozkládané bílou hnilobou než dřevo rozkládané hnědou hnilobou (Fukasawa 2021). Příčina pomalejšího růstu na Trojmezné na segmentech s *Armillaria spp.* by mohla být stejná jako u vyšší mortality, tedy že má obnova omezený prostor pro kořenový systém, protože *Armillaria* rozkládá primárně bělové dřevo. Roli v pomalejším růstu by mohly hrát také vyšší počty obnovy na segment, to platí pro taxon *Armillaria spp.*, ale *P. nigrolimitatus* má podobné hustoty a *P. viticola* dokonce nižší. Dalším možným důvodem jsou nižší startovní výšky; medián pro startovní výšky na segmentech bez zřetelné hniloby je kolem 40 cm, pro *P. nigrolimitatus* kolem 28 cm, pro *Armillaria spp.* přibližně 25 cm

a *P. viticola* 10 cm, medián pro startovní výšky u hnědé kostkové hniloby je však jen 7 cm.

Rychlost růstu obnovy závisela na stadiu rozkladu na obou lokalitách. Na Trojmezné se s postupujícím rozkladem zvětšoval výškový přírůst, na Eustašce se podle výsledků mírně snižoval (tabulka 10). Na Eustašce má obnova na segmentech v 2. stadiu rozkladu nejvyšší medián předpovídaného přírůstu, toto zjištění nemusí mít velký význam, protože se jedná jen o 5 jedinců a mediány pro předpovídané přírůsty u 3–5 stadia rozkladu se od sebe nijak výrazně neliší (graf 12C). Pozitivní vliv vyššího stadia rozkladu na rychlost růstu zjistila Pospíšilová (2017).

Důvody pro rychlejší růst u vyšších stadií rozkladu na Trojmezné jsou pravděpodobně dobrá dostupnost světla a větší dostatek vláhy a živin, protože s postupujícím rozkladem kmenů se snižuje jejich hustota a při dosažení 50% hustoty se zvyšuje jejich kapacita pro zadržení vody a také obsah živin (Harmon et al. 2004, Laiho & Prescott 2004, Robert et al. 2012). Kmeny ve vyšších stadiích rozkladu jsou bohatší na dusík a fosfor (Petrillo et al. 2016); má se za to, že se makroprvky a dusík do dřeva dostávají z půdy skrze dřevokazné houby, pokud kmen leží na zemi (Harmon 1989b, Lombardi et al. 2013, Büttler et al. 2007, Zimmerman et al. 1995).

Vyvýšení kmene nad zemí má na rychlost výškového přírůstu obnovy záporný vliv. Stejnou souvislost našla Pospíšilová (2017). Statisticky průkazný vliv na rychlost růstu jen na Trojmezné (tabulka 2), kde se s každým vyvýšením o 1 cm zpomalí růst v průměru o 2,4 %. Od vyvýšení přibližně 5 cm jsou na obou lokalitách segmenty převážně v 3. stadiu rozkladu (graf 10C). V plném kontaktu s půdou jsou převážně segmenty v 4. a 5. stadiu rozkladu, právě stoupající stadium rozkladu při bližším kontaktu se zemí by mohlo vysvětlovat rychlejší růst. Podle Botting & DeLonga (2009) mají vyvýšené kmeny během léta nižší vlhkost. Stroheker et al. (2018) našli největší hustoty obnovy na kmenech vysoko 20–70 cm nad zemí, v rámci této práce byly naopak nalezeny nejvyšší hustoty na segmentech s nulovým vyvýšením, pravděpodobně kvůli lepším vláhovým podmínkám.

Výška přerůstající vegetace má záporný vliv na rychlost odrůstání obnovy na obou lokalitách, o trochu výraznější je tento vliv na Eustašce, to je pravděpodobně způsobeno menším průnikem světla skrz koruny v kombinaci se zastíněním obnovy postranní vegetací (Drobyshev & Nihlgård 2000, Červenka 2016). Pospíšilová (2016)

naopak na Eustašce a Trojmezné během období 2014–2016 nenašla souvislost s výškou postranní vegetace a rychlostí růstu.

7 Závěr

Cílem této závěrečné práce bylo zhodnotit desetiletý vývoj sukcese smrku na ležícím mrtvém dřevě, které v horských smrčínách představuje klíčové mikrostanoviště pro zmlazení. Předpokladem bylo, že tento proces ovlivnila intenzivní disturbance, a proto bylo zkoumáno, na jakých vlastnostech ležících kmenů závisí rychlost růstu a mortalita smrkové obnovy na dvou hektarových výzkumných plochách: Trojmezná (NP Šumava), která prodělala disturbance horního stromového patra a Eustaška (NPR Praděd), ve které nedošlo přibližně 200 let k intenzivním disturbancím.

Výsledky ukázaly rozdíl v mortalitě a rychlosti růstu mezi lokalitami v závislosti na vlastnostech mrtvého dřeva. Disturbance, která zásadně změnila teplotní a světelné podmínky, zapříčinila během sledovaného období vyšší mortalitu, ale také rychlejší odrůstání obnovy oproti nedisturbované ploše.

Vyšší mortalita na Trojmezné se projevila především u nižších stromů ohrožených vnitrodruhovou kompeticí a stromů rostoucích na kmenech s vyšším rizikem vysychání. Rychlejší odrůstání obnovy souviselo s dostupnějším světlem a vyšší teplotou na lokalitě, týkalo se jedinců na rozložených kmenech v kontaktu s půdou, které poskytovaly příhodné vláhové a živinové podmínky. V mortalitě na Eustašce hrála roli zejména vnitrodruhová kompetice a malá výška obnovy a nejrychlejší růst byl zaznamenán u vyšší obnovy s nízkou vnitrodruhovou a mezidruhovou konkurencí pod menším korunovým zápojem.

Hypotéza, že disturbance přinesla zvýšenou mortalitu zmlazení na úsecích ležících kmenů, které jsou vysoko nad zemí a jsou tenčí, nebyla potvrzena. Přestože docházelo k vyšší mortalitě na vyvýšených segmentech, docházelo rovněž k vyšší mortalitě na širších úsecích nezávisle na jejich vyvýšení.

Pro přesnější posouzení vlivu vlastností mrtvého dřeva na mortalitu a rychlost růstu obnovy je třeba provádět každoroční terénní sběr dat, při kterém budou měřeny vlastnosti dřeva měnící se v čase.

8 Literatura

- Adam, D., Janík, D. & Trochta, J. (2016): Stav a vývoj dřevinného patra v lokalitě Bílá Opava a Eustaška. In: *Monitoring a analýza vývoje přirozených lesů ponechávaných samovolnému vývoji – Bílá Opava a Eustaška*. Souhrnná výzkumná zpráva, s. 3–6.
- Arnstadt, T., Hoppe, B., Kahl, T., Kellner, H., Krüger, D., Bauhus, J. & Hofrichter, M. (2016): *Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of Fagus sylvatica, Picea abies and Pinus sylvestris*. Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 382, s. 129–142. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.004>. [citováno 2023-07-20].
- Auguie, B. (2017): *gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics*. R package version 2.3. Online. Dostupné z: CRAN <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra> [citováno 2024-02-28].
- Bače, R., Janda, P. & Svoboda, M. (2009): Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezí. *Silva Gabreta*, Vol. 15, No. 1, s. 67–84.
- Bače, R., Svoboda, M. & Janda, P. (2011): *Density and Height Structure of Seedlings in Subalpine Spruce Forests of Central Europe: Logs vs. Stumps as a Favourable Substrate*. Online. *Silva Fennica*, Vol. 45, No. 5, s. 1065–1078. Dostupné z: *Silva Fennica*, <https://doi.org/10.14214/sf.87> [citováno 2024-03-20].
- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P. & Červenka, J. (2012): *Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?* Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 266, s. 254–262. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.025> [citováno 2022-07-20].
- Bače, R., Svoboda, M., Janda, P., Morrissey, R. C., Wild, J., Clear, J. L., Čada, V. & Donato, D. C. (2015): *Legacy of Pre-Disturbance Spatial Pattern Determines Early Structural Diversity following Severe Disturbance in Montane Spruce Forests*. Online. *PLoS ONE*, Vol. 10, No. 9, s. 1–8. Dostupné z: *PLoS ONE*, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0139214> [citováno 2022-07-20].

- Banaš, M., Lekeš, V. & Treml, V. (2001): *Determination of Upper Forest Limit in Ash Mts.* Taxonia, Olomouc, 76 s.
- Bednář, P., Souček, J., Krejza, J. & Černý, J. (2022): *Growth and Morphological Patterns of Norway Spruce (Picea abies (L.) Karst.) Juveniles in Response to Light Intensities.* Online. *Forests*, Vol. 13, No. 11, s. 1–20. Dostupné z: MDPI, <https://doi.org/10.3390/f13111804> [citováno 2024-03-15].
- Bláha, J. (2009): *Trojmezenský prales.* Brno: Hnutí DUHA, 6 s.
- Blanchette, A. R. (1984): *Screening Wood Decayed by White Rot Fungi for Preferential Lignin Degradation.* Online. *Applied and Environmental Microbiology*, Vol. 48, No. 3, s. 647–653. Dostupné z: ASM Journals, <https://doi.org/10.1128/aem.48.3.647-653.1984> [citováno 2023-02-25].
- Botting, R. S. & DeLong, C. (2009): *Macrolichen and bryophyte responses to coarse woody debris characteristics in sub-boreal spruce forest.* Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 258, s. S85–S94. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.036> [citováno 2024-03-22].
- Bütler, R. (2003): *Dead wood in managed forests: how much and how much is enough?: development of a snag-quantification method by remote sensing & GIS and snag targets based on Three-toed woodpeckers' habitat requirements.* Online. EPFL, 200 s. Dostupné z: <https://doi.org/10.5075/epfl-thesis-2761> [citováno 2022-08-31].
- Bütler, R., Patty, L., Le Bayon, R.-C., Guenat, C. & Schlaepfer, R. (2007): *Log decay of Picea abies in the Swiss Jura Mountains of central Europe.* Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 242, s. 791–799. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.017> [citováno 2024-03-22].
- Caza, C. L. (1993): *Woody debris in the forests of British Columbia: a review of the literature and current research.* Victoria: Province of British Columbia, 112 s.
- Clarke, E., Sherrill-Mix, S. & Dawson, C. (2023): *ggbeeswarm: Categorical Scatter (Violin Point) Plots.* R package version 0.7.2. Online. Dostupné z: CRAN <https://CRAN.R-project.org/package=ggbeeswarm> [citováno 2024-02-28].
- Coates, K. D., Emmingham, W. H. & Radosevich, S. R. (1991): *Conifer-seedling success and microclimate at different levels of herb and shrub cover in a*

Rhododendron-Vaccinium-Menziesia community of south central British Columbia. Online. Canadian Journal of Forest Research, Vol. 21, s. 858–866. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x91-120> [citováno 2024-03-22].

Cunningham, C., Zimmermann, N. E., Stoeckli, V. & Bugmann, H. (2006): *Growth of Norway spruce (Picea abies L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: Does spring climate matter?* Online. Forest Ecology and Management, Vol. 228, s. 19–32. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.052> [citováno 2024-03-22].

Čada, V., Brůna, J., Svoboda, M. & Wild, J. (2013): Dynamika horských smrčín na Šumavě. *Živa*, Vol. 61, No. 5, s. 213–216.

Čada, V., Morrissey, R. C., Michalová, Z., Bače, R., Janda, P. & Svoboda, M. (2016a): *Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe.* Online. Forest Ecology and Management, 363, s. 169–178. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.023> [citováno 2023-02-05].

Čada, V., Lehejček, J. & Svoboda, M. (2016b): Minulost horských smrčín Šumavy. *Vesmír*. Praha: Vesmír, Vol. 95, No. 11, s. 2–5.

Červenka, J. (2016): *Dynamika horského smrkového lesa se zaměřením na vývoj přirozené obnovy.* Praha. Disertační práce. Česká Zemědělská Univerzita v Praze. Fakulta lesnická a dřevařská. Katedra pěstování lesů, 107 s. Dostupné z: NÚŠL, <http://www.nusl.cz/ntk/nusl-259635> [citováno 2024-03-24].

Červenka, J., Bače, R. & Svoboda, M. (2014): *Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood.* Online. Journal of Forest Science, Vol. 60, s. 417–424. Dostupné z: Open Access CAAS Agricultural Journals, <https://doi.org/10.17221/43/2014-JFS> [citováno 2024-03-24].

Český Hydrometeorologický Ústav (2023): *Měsíční a roční data dle zákona 123/1998 Sb.* Online. Dostupné z: CHMI <https://www.chmi.cz/historicka-data/pocasi/mesicni-data/mesicni-data-dle-z.-123-1998-Sb> [citováno 2023-02-18].

Čížková, P., Červenka, J. & Hubený, P. (2020): Monitoring zmlazení dřevin v bezzásahovém území Národního parku Šumava. *Silva Gabreta*, Vol. 26, s. 81–97.

Day, T. A., DeLucia, E. H. & Smith, W. K. (1989): *Influence of cold soil and snow cover on photosynthesis and leaf conductance in two Rocky Mountain conifers*. Online. *Oecologia*, Vol. 80, s. 546–552. Dostupné z: Springer Link, <https://doi.org/10.1007/BF00380080> [citováno 2024-03-22].

Diaci, J., Rozman, J. & Rozman, A. (2020): *Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings?* Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 455, s. 1–9. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117688> [citováno 2024-03-21].

Dohrenbusch, A., Jaehne, S., Bredemeier, M. & Lamersdorf, N. (2002): *Growth and fructification of a Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) forest ecosystem under changed nutrient and water input*. Online. *Annals of Forest Science*, Vol. 59, s. 359–368. Dostupné z: EDP Sciences, <https://doi.org/10.1051/forest:2002012> [citováno 2024-03-19].

Donato, D. C., Campbell, J. L. & Franklin, J. F. (2012): *Multiple successional pathways and precocity in forest development: Can some forests be born complex?* Online. *Journal of Vegetation Science*, Vol. 23, s. 576–584. Dostupné z: Wiley Online Library, <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01362.x> [citováno 2024-03-12].

Drobyshev, I. & Nihlgård, B. (2000): *Growth response of spruce saplings in relation to climatic conditions along a gradient of gap size*. Online. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 30, No. 6, s. 930–938. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x00-008> [citováno 2024-03-09].

Elton, C.S. (1966): *The Pattern of Animal Communities*. London: Methuen and Co. Ltd, 432 s.

Espejo, E. & Agosin, E. (1991): *Production and degradation of oxalic acid by brown rot fungi*. Online. *Applied Environmental Microbiology*, Vol. 57, No. 7, s. 1980–1986. Dostupné z: ASM Journals, <https://doi.org/10.1128/aem.57.7.1980-1986.1991> [citováno 2024-03-20].

Fér, F. & Rohon, P. (1994): *Základy biologie, botaniky a dendrologie*. Praha: ČVUT, 159 s.

Fiedler, H. J. (1975): Abhängigkeit des Ernährungszustandes der Baumart Fichte von Boden und Klima. *Beiträge für die Forstwirtschaft*, Vol. 9, s. 118–122.

Fischer, A. & Fischer, H. (2012): *Individual-based analysis of tree establishment and forest stand development within 25 years after wind throw*. Online. *European Journal of Forest Research*, Vol. 131, s. 493–501. Dostupné z: Springer Link, <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0524-2> [citováno 2024-03-12].

Franklin J. F., Cromack, K., Denison, W., Mckee, A., Maser, C., Sedell, J., Swanson, F. & Juday, G. (1981): *Ecological characteristics of old-growth Douglas-Fir forest*. Online. General Technical Report PNW-GTR-118, Corvallis: Oregon U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, 48 s. Dostupné z: U.S. Department of Agriculture, <https://doi.org/10.2737/PNW-GTR-118> [citováno 2023-02-20].

Frelich, L. E. & Reich, P. B. (1999): *Neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests*. Online. *Ecosystems*, Vol. 2, s. 151–166. Dostupné z: JSTOR, <http://www.jstor.org/stable/3658862> [citováno 2022-07-20].

Fukasawa, Y. (2017): *The growth of four tree species seedlings on soil and decayed wood of Pinus densiflora*. Online. *Journal of Integrated Field Science*, Vol. 14, s. 1–14. Dostupné z: TOUR, <http://hdl.handle.net/10097/00121218> [citováno 2024-03-20].

Fukasawa, Y. (2021): *Ecological impacts of fungal wood decay types: A review of current knowledge and future research directions*. Online. *Ecological Research*, Vol. 36, No. 6, s. 910–931. Dostupné z: The Ecological Society of Japan Journals, <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12260> [citováno 2023-02-25].

Fukasawa, Y., Osono, T., & Takeda, H. (2012): *Fungal decomposition of woody debris of Castanopsis sieboldii in a subtropical old-growth forest*. Online. *Ecological Research*, Vol. 27, No. 1, s. 211–218. Dostupné z: The Ecological Society of Japan Journals, <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0890-8> [citováno 2023-02-25].

Fukasawa, Y., Komagata, Y., & Ushijima, S. (2017): *Fungal wood decomposer activity induces niche separation between two dominant tree species seedlings regenerating on coarse woody debris*. Online. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 47, No. 1, s. 106–112. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0218> [citováno 2024-03-20].

- Fukasawa, Y., Ando, Y., Suzuki, S. N., Aizawa, M., & Sakuma, D (2020): *Climate influences the effect of fungal decay type on regeneration of Picea jezoensis var. hondoensis seedlings on decaying logs*. Online. Canadian Journal of Forest Research, Vol. 50, No. 1, s. 73–79. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0147> [citováno 2022-07-20].
- Fukasawa, Y., Pouska, V., Bače, R., Zíbarová, L., Kawasaki, Y., Matsuoka, S., Sato, H., Orman, O., Král, K., & Svoboda, M. (2024): *Bark beetle outbreaks in Picea abies stands are associated with changes in wood-inhabiting fungal communities and seedling establishment on logs*. Online. Fungal Ecology, Vol. 68, s. 1–13. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2023.101328> [citováno 2024-03-11].
- Gelnarová, T., Bače, R., Červenka, J., Pouska, V. & Svoboda, M. (2022): Vývoj Trojmezenského pralesa 13 let po kůrovcové gradaci – zůstává prales pralesem? *Silva Gabreta*, Vol. 28, s. 83–103.
- Gia, T. D. (1927): Beitrag zur Kenntnis der Schattenfestigkeit verschiedener Holzarten im 1. Lebensjahre. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, Vol. 49, s. 425–435.
- Goodell, B. (2003): *Brown-rot fungal degradation of wood: our evolving view*. In: Goodell, B., Nicolas, D. D. & Schultz, T. P. (Eds.): *Wood Deterioration and Preservation*. Online. ACS Symposium Series, Vol. 845, s. 97–118. Dostupné z: ACS Publications, <https://doi.org/10.1021/bk-2003-0845.ch006> [citováno 2022-07-20].
- Goodell, B., Qian, Y. & Jellison, J. (2008): *Fungal Decay of Wood: Soft Rot—Brown Rot—White Rot*. Online. ACS Symposium Series, Vol. 982, s. 9–31. Dostupné z: ACS Publications, <https://doi.org/10.1021/bk-2008-0982.ch002> [citováno 2023-07-19].
- Grabařová, S. & Martinková, M. (2001): Changes in mineral nutrition of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) under the impact of drought. *Ekológia (Bratislava)*, Vol. 20, s. 46–60.
- Grassi, G., Minotta, G., Tonon G. & Bagnaresi, U. (2004): *Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management*. Online. Canadian Journal of Forest Research, Vol. 34, No. 1, s. 141–149. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x03-197> [citováno 2024-03-21].
- Green, R. N., Trowbridge, R. L. & Klinka, K. (1993): *Towards a taxonomic classification of humus forms*. Online. Forest Science, Vol. 39, s. a0001–z0002.

Dostupné z: Oxford Academic, <https://doi.org/10.1093/forestscience/39.s1.a0001> [citováno 2023-02-05].

Green, M. B., Fraver, S., Lutz, D. A., Woodall, C. W., D'Amato, A. W. & Evans, D. M. (2022): *Does deadwood moisture vary jointly with surface soil water content?* Online. Soil Science Society of America Journal, Vol. 86, s. 1113–1121. Dostupné z: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America, <https://doi.org/10.1002/saj2.20413> [citováno 2023-07-20].

Hais, M. & Kučera, T. (2008): *Surface temperature change of spruce forest as a result of bark beetle attack: remote sensing and GIS approach.* Online. European Journal of Forest Research, Vol. 127, s. 327–336. Dostupné z: Springer Link, <https://doi.org/10.1007/s10342-008-0208-8> [citováno 2024-03-25].

Hanssen, K. H. (2003): *Natural regeneration of Picea abies on small clear-cuts in SE Norway.* Online. Forest Ecology and Management, Vol. 180, s. 199–213. Dostupné z: Science Direct, [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00610-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00610-2) [citováno 2024-03-24].

Harmon, M. E. (1986): *Logs as sites of tree regeneration in Picea sitchensis–Tsuga heterophylla forests of Washington and Oregon.* Ph.D. thesis, Oregon State University, Corvallis, 183 s.

Harmon, M. E. (1987): *The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on Picea sitchensis (BONG) CARR and Tsuga heterophylla (RAF) SARG seedlings growing on logs.* Online. Canadian Journal of Forest Research, Vol. 17, s. 1475–1479. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x87-229> [citováno 2022-07-20].

Harmon, M. E. (1989a): *Retention of needles and seeds on logs in Picea sitchensis – Tsuga heterophylla forests of coastal Oregon and Washington.* Online. Canadian Journal of Botany, Vol. 67, s. 1833–1837. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/b89-23> [citováno 2022-07-20].

Harmon, M.E. (1989b): *Effects of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the Picea-Tsuga forests of Olympic National Park, Washington.* Online. The American Midland Naturalist, Vol. 121, s. 112–124. Dostupné z: JSTOR, <https://doi.org/10.2307/2425662> [citováno 2024-03-22].

Harmon, M. E. & Franklin, J. F. (1989): *Tree Seedlings on Logs in Picea-Tsuga Forests of Oregon and Washington*. Online. Ecology, Vol. 70, No. 1, s. 48–59. Dostupné z: Ecological Society of America, <https://doi.org/10.2307/1938411> [citováno 2023-02-05].

Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G. W., Cromack Jr., K. & Cummins, K. W. (2004): *Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems*. Online. Advances in Ecological Research, Vol. 34, s. 59–234. Dostupné z: Science Direct, [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(03\)34002-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(03)34002-4) [citováno 2022-09-15].

Havira, M. & Čada, V. (2018): Lýkožrout smrkový v horských smrčínách – hrozba, nebo příležitost? *Ochrana přírody*, No. 2, s. 30–33.

Havira, M., Čada, V. & Svoboda, M. (2016): *Struktura přirozené horské smrčiny v závislosti na věku, nadmořské výšce a expozici*. Online. Zprávy lesnického výzkumu, Vol. 61, No. 3, s. 159–167. Dostupné z: VÚLHM, https://www.vulhm.cz/en/zlv_online/struktura-prirozene-horske-smrciny-v-zavislosti-na-veku-nadmorske-vysce-a-expozici/ [citováno 2022-07-25].

Havira, M., Bače, R., Čada, V. & Svoboda, M. (2017): *Množství a výšková struktura odrostlého zmlazení v horském smrkovém lese Hrubého Jeseníku*. Online. Zprávy Lesnického Výzkumu, Vol. 62, s. 33–41. Dostupné z: VÚLHM, https://www.vulhm.cz/zlv_online_detail/mnozstvi-a-vyskova-struktura-odrostleho-zmlazeni-v-horskem-smrkovem-lese-hrubeho-jeseniku/ [citováno 2024-03-17].

Hayatgheibi, H., Haapanen, M., Lundströmer, J., Berlin, M., Kärkkäinen, K. & Helmersson, A. (2021): *The Impact of Drought Stress on the Height Growth of Young Norway Spruce Full-Sib and Half-Sib Clonal Trials in Sweden and Finland*. Online. Forests, Vol. 12, No. 4, s. 1–15. Dostupné z: MDPI, <https://doi.org/10.3390/f12040498> [citováno 2024-03-19].

Hegyí, F. (1974): *A Simulation Model for Managing Jack-pine Stands*. In: Fries, J. (Ed.) *Growth Models for Tree and Stand Simulation*. Royal College of Forestry, Department of Forest Yield Research, Research Notes 30. Stockholm, Sweden, s. 74–90.

Hesslerová, P., Huryna, H., Pokorný, J. & Procházka, J. (2018): *The effect of forest disturbance on landscape temperature*. Online. Ecological engineering, Vol. 120, s.

345–354. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.06.011> [citováno 2024-03-09].

Hetešová, D. (2017): *Sukcese smrku ztepilého na mrtvém dřevě: Jak se liší klíčení, růst a mortalita v různých úsecích ležících kmenů?* Praha. Diplomová práce. Česká Zemědělská Univerzita v Praze. Fakulta lesnická a dřevařská. Katedra ekologie lesa. 67 s.

Holeksa, J. (2003): *Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest*. Online. Plant Ecology, Vol. 168, s. 57–67. Dostupné z: Springer Link, <https://doi.org/10.1023/A:1024457303815> [citováno 2024-03-30].

Holeksa, J., Żywiec, M., Bogdziewicz, M., Kurek, P., Milne-Rostkowska, F., Piechnik, Ł. & Seget, B. (2021): *Microsite-specific 25-year mortality of Norway spruce saplings*. Online. Forest Ecology and Management, Vol. 498, s. 1–9. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119572> [citováno 2024-03-20].

Holub, S.M., Lajtha, K. & Spears, J. D. (2001): *A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris*. Online. Canadian Journal of Forest Research, Vol. 31, s. 1894–1902. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x01-125> [citováno 2022-09-15].

Humphrey, J.W., Sippola, A.L., Lemperiere, G., Dodelin, B., Alexander, K.N.A. & Butler, J.E. (2004): *Deadwood as an indicator of biodiversity in European forests: from theory to operational guidance*. In: Marchetti, M. (ed.) (2004): *Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe – From Ideas to Operationality*. EFI-Proceedings, No. 51, s. 433–442. Dostupné z: Luke, <http://jukuri.luke.fi/handle/10024/512187> [citováno 2022-09-01].

Chrimes, D. & Nilson, K. (2005): *Overstorey density influence on the height of Picea abies regeneration in northern Sweden*. Online. Forestry, Vol. 78, No. 4, s. 433–442. Dostupné z: Oxford Academic, <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi039> [citováno 2024-03-09].

Chytrý, M. (ed.) (2013): *Vegetace České republiky 4. Lesní a křovinná vegetace (Vegetation of the Czech Republic 4. Forest and scrub vegetation)*. Praha: Academia, 553 s.

- Chytrý M., Kučera T., Kočí M., Grulich V. & Lustyk, P. (eds) (2010): *Katalog biotopů České republiky*. 2. vyd. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 447 s.
- Iijima, H. & Shibuya, M. (2010): *Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of Picea jezoensis on fallen logs*. Online. Journal of Forest Research, Vol. 15, s. 46–57. Dostupné z: Taylor & Francis Online, <https://doi.org/10.1007/s10310-009-0133-9> [citováno 2022-07-20].
- Ingestad, T. (1967): *Methods for uniform optimum fertilization of forest tree plants*. Proc. 14th Congr. IUFRO, Munich Pt. III, Sec. 22, s. 265–269.
- Jadud', J., Pittner, J. & Snopková, Z. (2014): *Vplyv klimatických a svetelných faktorov na klíčeniu a prežívanie semenáčikov jedle bielej (Abies alba Mill.) a smreka obyčajného (Picea abies L. Karst.) vo výberkovom lese*. Online. Zprávy lesnického výzkumu, Vol. 59, s. 167–174. Dostupné z: VÚLHM, https://www.vulhm.cz/zlv_online_detail/vplyv-klimatickych-a-svetelných-faktorov-na-klíčeniu-a-prežívanie-semenáčikov-jedle-bielej-abies-alba-mill-a-smreka-obyčajného-picea-abies-l-karst-vo-výberkovom-lese/ [citováno 2024-03-14].
- Janisch, J. E. & Harmon, M. E. (2001): *Successional changes in live and dead wood carbon stores: implications for net ecosystem productivity*. Online. Tree Physiology, Vol. 22, s. 77–89. Dostupné z: Oxford Academic, <https://doi.org/10.1093/treephys/22.2-3.77> [citováno 2022-09-15].
- Jankovský, L. (2001): Tlející dřevo. In: Jankovský, L. (ed.): *Tlející dřevo 2001: sborník referátů*. Brno 31. 5.–1. 6. 2001. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, s. 7–12.
- Jirásek, J. (1996): Společenstva přirozených smrčín České republiky. *Preslia*, Vol. 67, s. 225–259.
- Jonášová, M. E. (2013): Přírodní disturbance – klíčový faktor obnovy horských smrčín. *Živa*. Praha: Academia, Vol. 61, No. 5, s. 216–219.
- Jurgensen, M. F., Larsen, M. J., Wolosiewicz, M. & Harvey, A. E. (1989): *A comparison of dinitrogen fixation rates in wood litter decayed by white-rot fungi and brown-rot fungi*. Online. Plant and Soil, Vol. 115, No. 1, s. 117–122. Dostupné z: Springer Link, <https://doi.org/10.1007/BF02220701> [citováno 2022-07-20].

- Kathke, S. & Bruelheide, H. (2010): *Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of Picea abies*. Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 259, No. 8, s. 1597–1605. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.036> [citováno 2024-03-17].
- Kučera, T., Kočí, M. & Chytrý, M. (eds) (2001): *Katalog biotopů České republiky: interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 262 s.
- Kupferschmid, A. D., & Bugmann, H. (2005): *Effect of microsites, logs and ungulate browsing on Picea abies regeneration in a mountain forest*. Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 205, No. 1–3, s. 251–265. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.008> [citováno 2024-03-17].
- Kuuluvainen, T. & Kalmari, R. (2003): *Regeneration microsites of Picea abies seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland*. Online. *Annales Botanici Fennici*, Vol. 40, s. 401–413. Dostupné z: Semantic Scholar, <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:55568165> [citováno 2024-03-20].
- Laiho, R. & Prescott, C. E. (2004): *Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: A synthesis*. Online. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 34, s. 763–777. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x03-241> [citováno 2024-03-10].
- Lärcher, W. (1995): *Physiological plant ecology*. Springer Verlag, Berlin-Tokyo, 506 s.
- Larsen, M. J. & Cobb-Pouille, L. A. (1990): *Phellinus (Hymenochaetaceae). A Survey of the World Taxa*. In: *Synopsis Fungorum*, Oslo: Fungiflora, 3rd ed. 206 s.
- Lička, D. (2002): *Význam tlejícího dřeva v podmínkách NPR Kněžyně – Čertův mlýn v Moravskoslezských Beskydech*. Diploma Thesis. Mendel University of Agriculture and Forestry in Brno, 159 s.
- Lombardi, F., Cherubini, P., Tognetti, R., Coccozza, C., Lasserre, B. & Marchetti, M. (2013): *Investigating biochemical processes to assess deadwood decay of beech and silver fir in Mediterranean mountain forests*. Online. *Annals of Forest Science*, Vol. 70, s. 101–111. Dostupné z: BMC, <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0230-3> [citováno 2024-03-10].

Lonsdale, D., Pautasso, M. & Holdenrieder, O. (2008): *Wood-decaying fungi in the forest: Conversation needs and management options*. Online. European Journal of Forest Research, Vol. 127, No. 1, s. 1–22. Dostupné z: Springer Link, <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0182-6> [citováno 2023-02-20].

Macek, M., Wild, J., Kopecký, M., Červenka, J., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Brůna, J., Mosandl, R. M. & Fischer, A. (2017): *Life and death of Picea abies after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment*. Online. Ecological Applications, Vol. 27, No. 1, s. 156–167. Dostupné z: Ecological Society of America, <https://doi.org/10.1002/eap.1429> [citováno 2024-03-20].

Martinková, K. (2015): *Klíčení a mortalita smrku ztepilého na ležících kmenech*. Praha. Diplomová práce. Česká Zemědělská Univerzita v Praze. Fakulta životního prostředí. Katedra ekologie lesa. 56 s.

Mellander, P. E., Bishop, K. & Lundmark, T. (2004): *The influence of soil temperature on transpiration: a plot scale manipulation*. Online. Forest Ecology and Management, Vol. 195, s. 15–28. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.051> [citováno 2024-03-22].

Merganičová, K., Merganič, J., Svoboda, M., Bače, R. & Šebeň, V. (2012): *Deadwood in Forest Ecosystems*. In: Blanco, J. & Lo, Y. (eds.). *Forest Ecosystems – More than Just Trees*. London: IntechOpen, s. 81–108. Dostupné z: IntechOpen, <https://doi.org/10.5772/31003> [citováno 2022-09-15].

Mitton, J. B. & Ferrenberg, S. M. (2012): *Mountain Pine Beetle Develops an Unprecedented Summer Generation in Response to Climate Warming*. Online. The American Naturalist, Vol. 179, No. 5, s. E163–E171. Dostupné z: The University of Chicago Press Journals, <https://doi.org/10.1086/665007> [citováno 2023-02-27].

Modlinger, R. (2013): *Vliv větrných disturbancí na populace lýkožrouta smrkového (Ips typographus L.)*. Praha. Disertační práce. Česká Zemědělská Univerzita v Praze. Fakulta lesnická a dřevařská. Katedra ochrany lesa a entomologie, 147 s.

Moravec, J. (1994): *Fytocenologie: (Nauka o vegetaci)*, Praha: Academia, 403 s.

Narukawa, Y., Iida, S., Tanouchi, H., Abe, S. & Yamamoto, S. I. (2003): *State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan*. Online. Ecological Research, Vol. 18, No. 3, s. 267–277.

Dostupné z: CABI Digital Library, <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2003.00553.x> [citováno 2024-03-07].

Neuhäslová, Z. & Eltsova, V. (2003): Climax spruce forests in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, Vol. 9, s. 81–104.

Nilsson, U., Gemmel, P., Johansson, U., Karlsson, M. & Welander, T. (2002): *Natural regeneration of Norway spruce, Scot pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden*. Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 161, s. 133–145. Dostupné z: Science Direct, [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00497-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00497-2) [citováno 2024-03-24].

Novotná, D. (ed.) (2001): *Úvod do pojmoslovi v ekologii krajiny*. Praha: Enigma, 399 s.

Ostrofsky, A., Jellison, J., Smith, K. T., & Shortle, W. C. (1997): *Changes in cation concentrations in red spruce wood decayed by brown rot and white rot fungi*. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 27, s. 567–571. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x96-188> [citováno 2023-02-25].

Oulehle, F., Wright, R. F., Svoboda, M., Bače, R., Matějka, K., Kaňa, J., Hruška, J., Couture, R. M. & Kopáček, J. (2019): *Effects of bark beetle disturbance on soil nutrient retention and lake chemistry in glacial catchment*. *Ecosystems*, Vol. 22, s. 725–741. Dostupné z: Springer Link, <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0298-1> [citováno 2023-08-29].

Pedersen, T. (2024): *patchwork: The Composer of Plots*. R package version 1.2.0. Online. Dostupné z: CRAN, <https://CRAN.R-project.org/package=patchwork> [citováno 2024-02-28].

Peterken, G. F. (1996): *Natural Woodland: Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions*. Cambridge: Cambridge University Press, 522 s.

Petrillo, M., Cherubini, P., Sartori, G., Abiven, S., Ascher, J., Bertoldi, D., Camin, F., Barbero, A., Larcher, R. & Egli, M. (2016): *Decomposition of Norway spruce and European larch coarse woody debris (CWD) in relation to different elevation and exposure in an Alpine setting*. Online. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, Vol. 9, s. 154–164. Dostupné z: iForest - Biogeosciences and Forestry, <https://doi.org/10.3832/ifor1591-008> [citováno 2024-03-10].

Plíva, K. (1987): *Typologický klasifikační systém ÚHÚL*. ÚHÚL Brandýs nad Labem, 52 s.

Pospíšilová, M. (2017): *Sukcese obnovy smrku zteplého na mrtvém dřevě na lokalitě zasažené a nezasazené disturbancí*. Praha. Diplomová práce. Česká Zemědělská Univerzita v Praze. Fakulta lesnická a dřevařská. Katedra ekologie lesa. 67 s.

Průša, E. (1990): *Přirozené lesy České republiky*. Praha: Ministerstvo lesního hospodářství a dřevozpracujícího průmyslu ČR ve Státním zemědělském nakladatelství, 246 s.

Příhoda, A. (1953): *Houby a bakterie poškozující dřevo*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 267 s.

R Core Team (2023): *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R version 4.3.2. Online. Dostupné z: <https://www.R-project.org/> [citováno 2024-02-28].

Rajala, T., Tuomivirta, T., Pennanen, T. & Mäkipää, R. (2015): *Habitat models of wood-inhabiting fungi along a decay gradient of Norway spruce logs*. Online. Fungal Ecology, Vol. 12, s. 48–55. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.08.007> [citováno 2023-02-25].

Renvall, P. (1995): *Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland*. Online. Karstenia, Vol. 35, s. 1–51. Dostupné z: Karstenia, <https://doi.org/10.29203/ka.1995.309> [citováno 2024-03-23].

Robert, E., Brais, S., Harvey, B. D. & Greene, D. (2012): *Seedling establishment and survival on decaying logs in boreal mixedwood stands following a mast year*. Online. Canadian Journal of Forest Research, Vol. 42, s. 1446–1455. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x2012-08> [citováno 2024-03-10].

Rötheli, E., Heiri, C. & Bigler, C. (2012): *Effects of growth rates, tree morphology and site conditions on longevity of Norway spruce in the northern Swiss Alps*. Online. European Journal of Forest Research, Vol. 131, s. 1117–1125. Dostupné z: Springer Link, <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0583-4> [citováno 2024-03-27].

RStudio Team (2021). *RStudio: Integrated Development Environment for R*. RStudio, PBC, Boston, MA. Dostupné z: <http://www.rstudio.com/> [citováno 2024-02-28].

Rypáček, V. (1957): *Biologie dřevokazných hub*. Praha: Nakladatelství Československé akademie věd, 195 s.

Sahu, N., Merényi, Z., Bálint, B., Kiss, B., Sipos, G., Owens, R. A. & Nagy, L. G. (2021): *Hallmarks of Basidiomycete Soft- and White-Rot in Wood-Decay -Omics Data of Two Armillaria Species*. Online. *Microorganisms*, Vol. 9, s. 149. Dostupné z: MDPI, <https://doi.org/10.3390/microorganisms9010149> [citováno 2024-03-20].

Seidl, R., Schelhaas, M.-J. & Lexer, M. J. (2011): *Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe*. Online. *Global Change Biology*, Vol. 17, s. 2842–2852. Dostupné z: Wiley Online Library, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x> [citováno 2023-02-27].

Sellin, A. (1991): *Variation in sapwood thickness of Picea abies in Estonia depending on the tree age*. Online. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Vol. 6, s. 463–469. Dostupné z: Taylor & Francis Online, <https://doi.org/10.1080/02827589109382683> [citováno 2024-03-27].

Sharma, R. P. & Brunner, A. (2017): *Modeling individual tree height growth of Norway spruce and Scots pine from national forest inventory data in Norway*. Online. *Scandinavian Journal of Forest Research*, Vol. 32, No. 6, s. 501–5. Dostupné z: Taylor & Francis Online, <https://doi.org/10.1080/02827581.2016.1269944> [citováno 2024-03-14].

Schmidt-Vogt, H. (1987): *Die Fichte. Band 1: Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften*. Paul Parey: Hamburg/Berlin, Germany, 648 s.

Schwarze, F. W. M. R. (2007): *Wood decay under the microscope*. Online. *Fungal Biology Reviews*, Vol. 21, No. 4, s. 133–170. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2007.09.001> [citováno 2023-02-25].

Sipos, G., Anderson, J. B. & Nagy, L. G. (2018): *Armillaria*. Online. *Current Biology*, Vol. 28, No. 7, s. R297–R298. Dostupné z: Cell Press, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.026> [citováno 2023-02-25].

Sippola A. L. & Renvall, P. (1999): *Wood-decomposing fungi and seed tree cutting: A 40-year perspective*. Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 115, s. 183–201. Dostupné z: Science Direct, [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00398-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00398-3) [citováno 2023-02-25].

- Skalická, A. & Skalický, V. (1988): *Picea A. Dietr. – smrk*. In: Hejný, S., Slavík, B., Chrtěk, J., Tomšovic, P. & Kovanda, M. (eds): *Květena České socialistické republiky I*. Praha: Academia, s. 317–326.
- Slávik, M. & Bažant, V. (2016): *Dřevařská dendrologie I. Dřeviny nahosemenné - Gymnospermophytae*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 107 s.
- Sofron, J. (1981): Přírozené smrčiny západních a jihozápadních Čech. *Studie Československé Akademie Věd*, Praha: Academia, Vol. 7, s. 1–127.
- Stroheker, S., Weiss, M., Sieber, N. T. & Bugmann, H. (2018): *Ecological Factors Influencing Norway Spruce Regeneration on Nurse Logs in a Subalpine Virgin Forest*. Online. *Forests*, Vol. 9, No. 3, s. 1–16. Dostupné z: MDPI, <https://doi.org/10.3390/f9030120> [citováno 2024-03-10].
- Svoboda, M. (2005): Trojmezenský prales – realita nebo mýtus? *Živa*, Vol. 53, No. 4, s. 190–192.
- Svoboda, M. & Lepšová, A. (2004): Kvantitativní charakteristiky tlejícího dřeva a význam hub při jeho rozkladu ve smrkovém horském lese v oblasti Trojmezná, NP Šumava. In: Dvořák, L. & Šustr, P. (eds): *Aktuality šumavského výzkumu II*, Sborník z konference, s. 280–287.
- Svoboda, M. & Pouska, V. (2008): *Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development*. Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 255, s. 2177–2188. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.12.031> [citováno 2024-02-23].
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R. & Zenáhlíková, J. (2010): *Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest*. Online. *Forest Ecology and Management*, Vol. 260, s. 707–714. Dostupné z: Science Direct, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.05.027> [citováno 2024-03-20].
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T. A., Fraver, S., Rejzek, J. & Bače, R. (2012): *Disturbance history of an old-growth sub-alpine Picea abies stand in the Bohemian Forest, Czech Republic*. Online. *Journal of Vegetation Science*, Vol. 23, s. 86–97. Dostupné z: Wiley Online Library, <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x> [citováno 2023-07-12].

Swanson, M. E., Franklin, J. F., Beschta, R. L., Crisafulli, C. M., DellaSala, D. A., Hutto, R. L., Lindenmayer, D. B. & Swanson, F. J. (2011): *The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites*. Online. *Frontiers in Ecology and the Environment*, Vol. 9, s. 117–125. Dostupné z: Ecological Society of America, <https://doi.org/10.1890/090157> [citováno 2024-03-12].

Swift, M. J. (1977): *The ecology of wood decomposition*. Online. *Science Progress*, Vol. 64, No. 254, s. 175–199. Dostupné z: JSTOR, <https://www.jstor.org/stable/43420410> [citováno 2022-09-15].

Szewczyk, J. & Szwagrzyk, J. (2010): *Spatial and temporal variability of natural regeneration in a temperate old-growth forest*. Online. *Annals of Forest Science*, Vol. 67, No. 2, s. 1–8. Dostupné z: BMC, <https://doi.org/10.1051/forest/2009095> [citováno 2024-03-14].

Šmilauer, P. (2007): *Moderní regresní metody*. České Budějovice: Jihočeská univerzita, Biologická fakulta, 168 s.

Šumpich, J., Liška, J. & Modlinger, R. (2012): *Motýlí fauna klimaxových smrčín Trojmezenského masivu (Národní park Šumava)*. In: *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, Přírodní vědy*. České Budějovice: Jihočeské muzeum v Českých Budějovicích, Vol. 52, s. 160–196.

Takahashi, M. (1994): *Effect of size structure, forest floor type and disturbance regime on tree species composition in a coniferous forest in Japan*. Online. *Journal of Ecology*, Vol. 82, s. 769–773. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x00-042> [citováno 2022-07-20].

Takahashi, M., Sakai, Y., Ootomo, R. & Shiozaki, M. (2000): *Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth Picea-Abies forest in Hokkaido, northern Japan*. Online. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 30, s. 1148–1155. Dostupné z: Canadian Science Publishing, <https://doi.org/10.1139/x00-042> [citováno 2022-07-20].

Tjoelker, M. G., Boratynski, A. & Bugala, W. (eds) (2007): *Biology and Ecology of Norway Spruce*. *Forestry Sciences*, Vol. 78, Springer, 469 s.

Tomanek, J. (1966): *Botanika leśna*. Warszawa: PWRiL. 477 s.

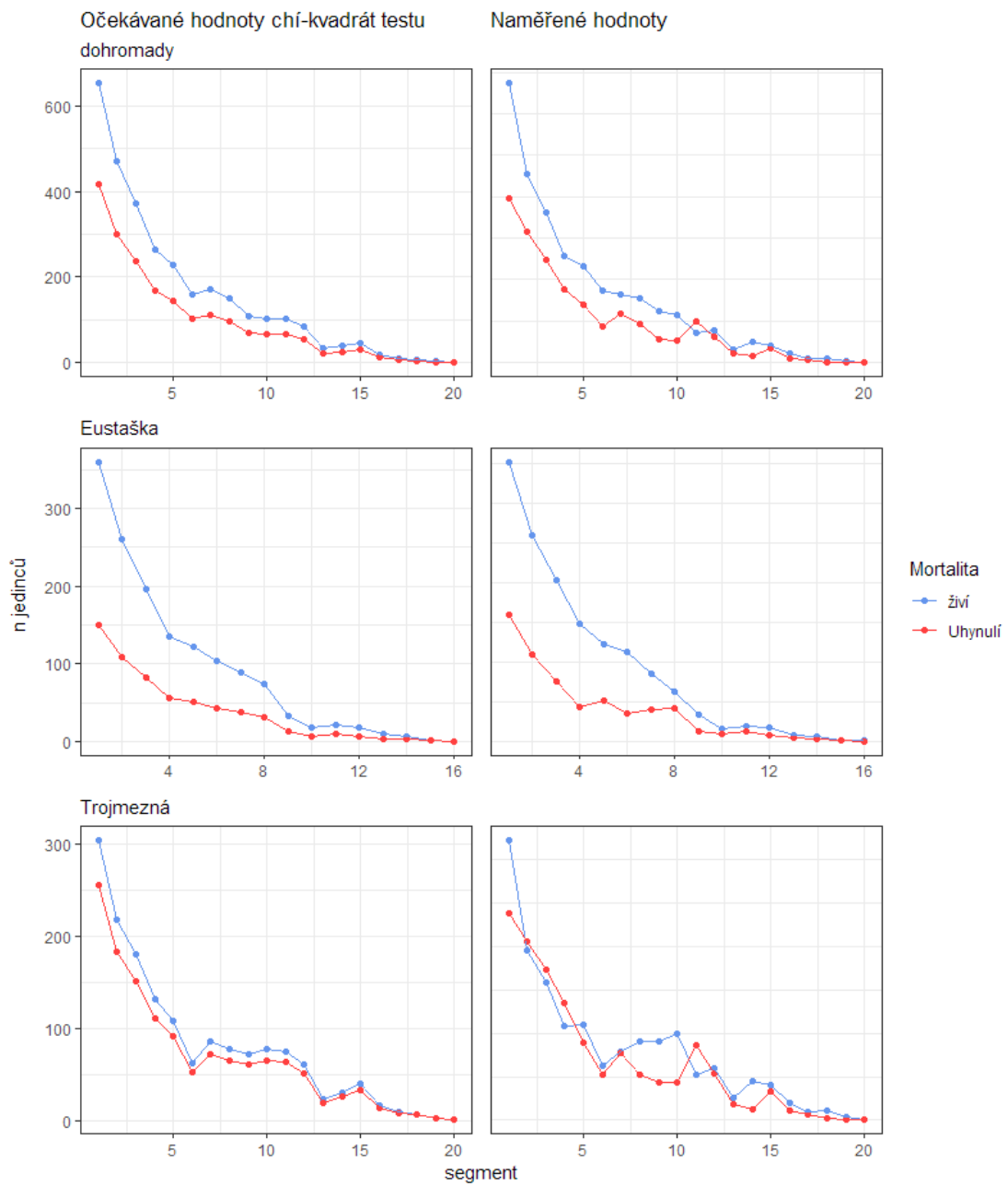
- Tranquillini, W. (1979): *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Ecological Studies, Vol. 31, Springer-Verlag, New York, 140 s.
- Unar, P. (2016): Stav bylinného patra v lokalitě Bílá Opava a Eustaška. In: *Monitoring a analýza vývoje přirozených lesů ponechávaných samovolnému vývoji – Bílá Opava a Eustaška*. Souhrnná výzkumná zpráva, s. 19–21.
- Úředníček, L. & Chmelař, J. (1998): *Dendrologie lesnická 1. část - Jehličnany*. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, 246 s.
- Vacek, S. (1982): Ekologické aspekty dekompozice biomasy v autochtonních ochranných smrčínách. *Zprávy lesnického výzkumu*, Vol. 27, s. 5–11.
- Valtera, M. (2016): Stav a vývoj půd v lokalitě Bílá Opava a Eustaška. In: *Monitoring a analýza vývoje přirozených lesů ponechávaných samovolnému vývoji – Bílá Opava a Eustaška*. Souhrnná výzkumná zpráva, s. 7–9.
- van den Brand, T. (2024): *ggh4x: Hacks for 'ggplot2'*. R package version 0.2.8.9000. Online. Dostupné z: Github, <https://github.com/teunbrand/ggh4x> [citováno 2024-02-28].
- Vyskot, M. (ed.) (1981): *Československé pralesy*. Praha: Academia, 272 s.
- Wickham, H. (2016): *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. R package version 3.5.0. New York: Springer-Verlag. Online. Dostupné z: <https://ggplot2.tidyverse.org> [citováno 2024-02-28].
- Wild, J., Kopecký, M., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Edwards-Jonášová, M. & Herben, T. (2014): *Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in Picea abies mountain forests*. Online. Journal of Vegetation Science, Vol. 25, s. 1327–1340. Dostupné z: Wiley Online Library, <https://doi.org/10.1111/jvs.12189> [citováno 2024-03-21].
- Zenáhlíková, J., Svoboda, M. & Wild, J. (2011): Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava. *Silva Gabreta*, Vol. 17, s. 37–54.
- Zeppenfeld, T., Svoboda, M., DeRose, R. J., Heurich, M., Müller, J., Čížková, P., Starý, M., Bače, R. & Donaty, D. C. (2015): *Response of mountain Picea abies forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement*.

Online. *Journal of Applied Ecology*, Vol. 52, s. 1402–1411. Dostupné z: British Ecological Society, <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12504> [citováno 2024-03-12].

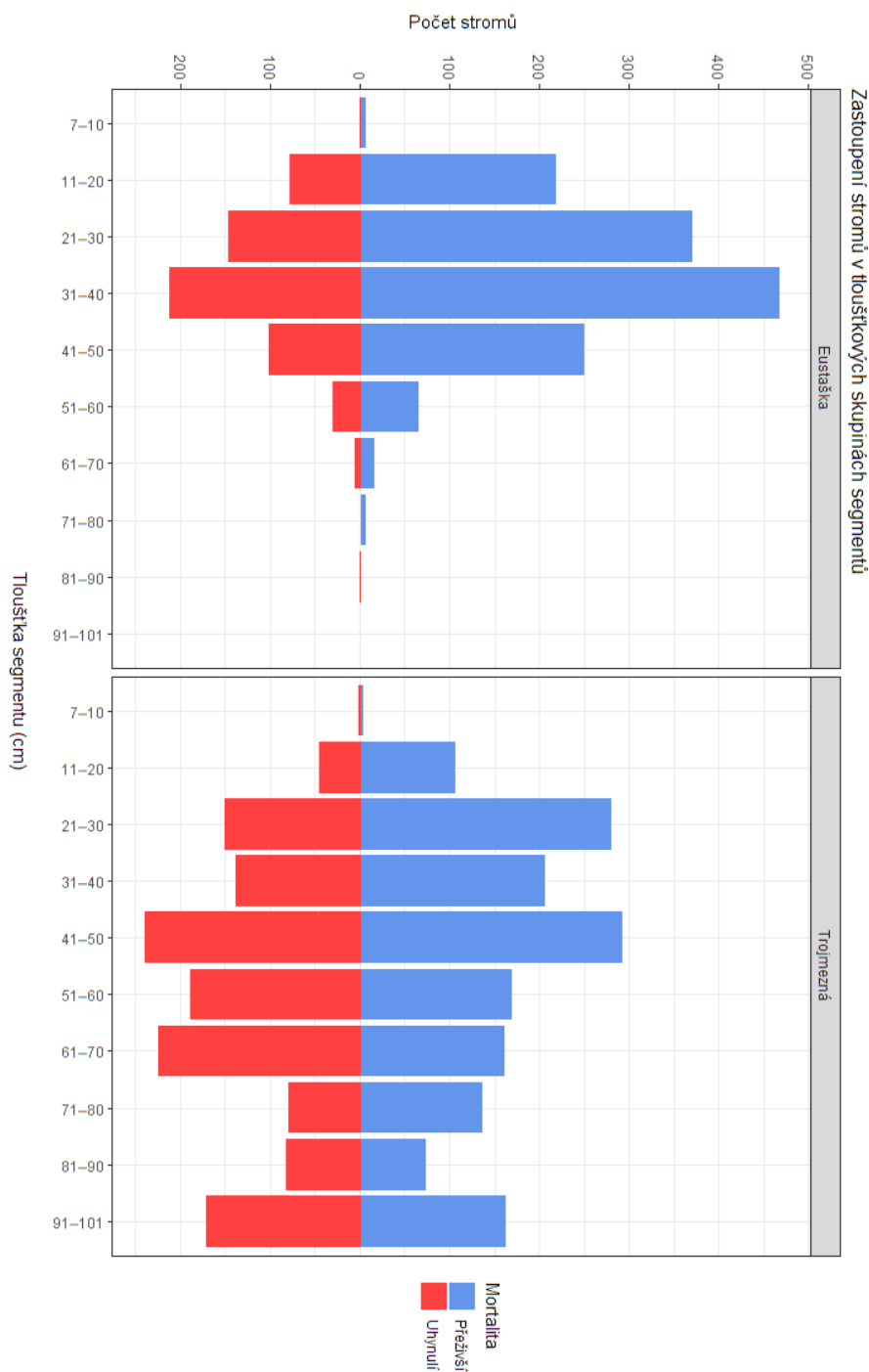
Zielonka, T. (2006): *When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement?* Online. *Journal of Vegetation Science*, Vol. 17, No. 6, s. 739–746. Dostupné z: Wiley Online Library, <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02497.x> [citováno 2024-03-12].

Zimmerman, J. K., Pulliam, W. M., Lodge, D. J., Quiñones-Orfila, V., Fetcher, N., Guzmán-Grajales, S., Parrotta, J. A., Asbury, C. E., Walker, L. R. & Waide, R. B. (1995): *Nitrogen immobilization by decomposing woody debris and the recovery of tropical wet forest from hurricane damage.* Online. *Oikos*, Vol. 72, s. 314-322. Dostupné z: JSTOR, <https://doi.org/10.2307/3546116> [citováno 2024-03-10].

Přílohy



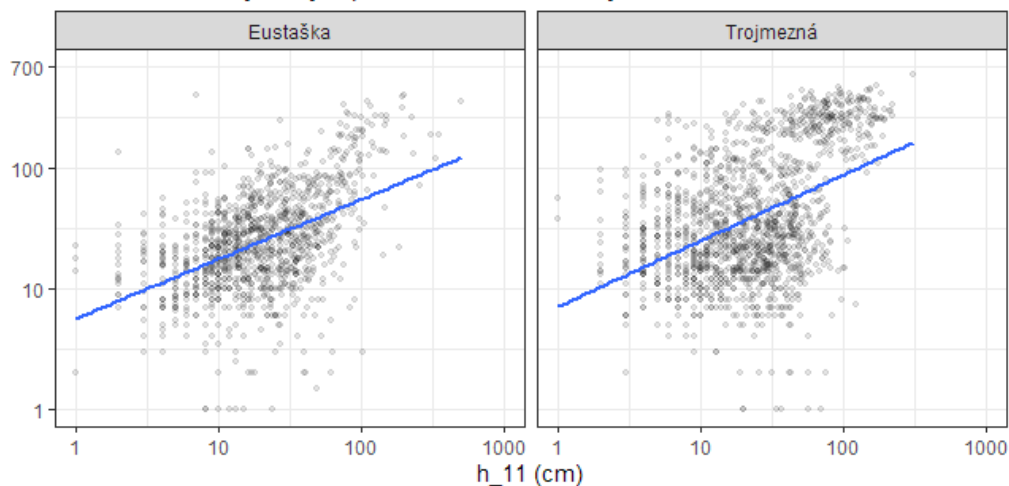
Příloha 1: Porovnání očekávaných hodnot chí-kvadrát testu a naměřených hodnot na lokalitách Eustaška a Trojmezná.



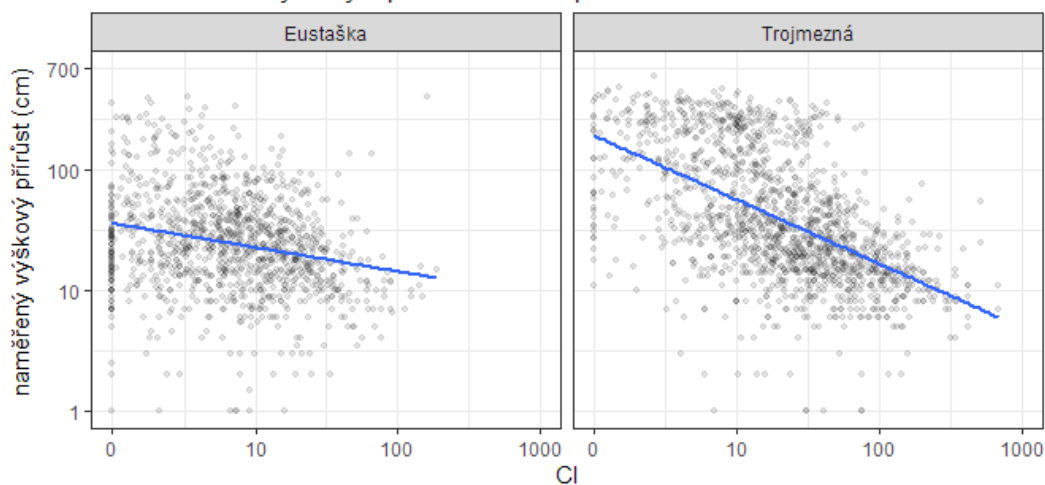
Příloha 2: Početnost stromů na segmentech v tloušťkových skupinách na Eustašce a Trojmezí.

Sloupce modré barvy značí počty stromů, které jsou naživu v roce 2022, sloupce červené barvy značí počty stromů, které uhynuly během sledovaného období 2011–2022. Tloušťkové skupiny jsou rozděleny po 10 cm; interval první tloušťkové skupiny začíná na 7 cm, protože se v datech nachází několik segmentů o tloušťkách <10 cm; do posledního tloušťkového intervalu je zahrnut i jeden segment o tloušťce 101 cm.

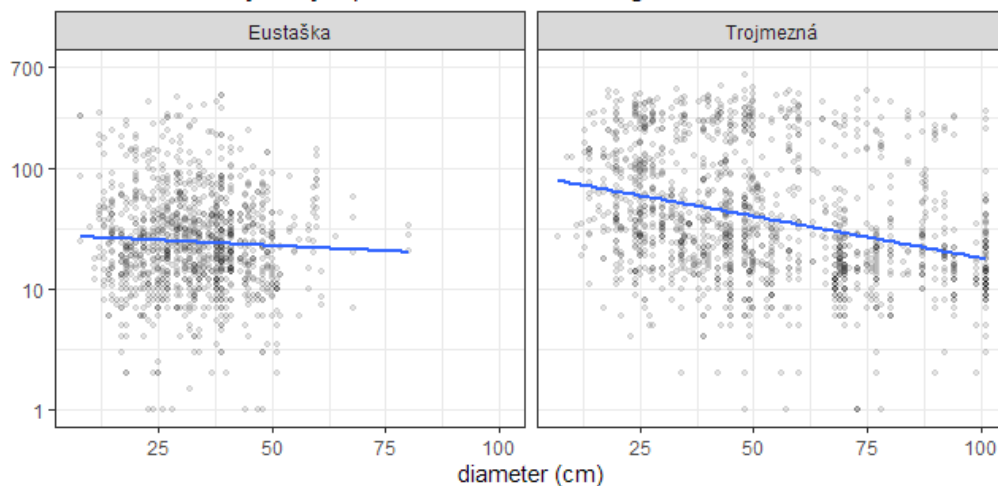
A - Vztah mezi výškovým přírůstem a startovní výškou



B - Vztah mezi výškovým přírůstem a kompetičním indexem

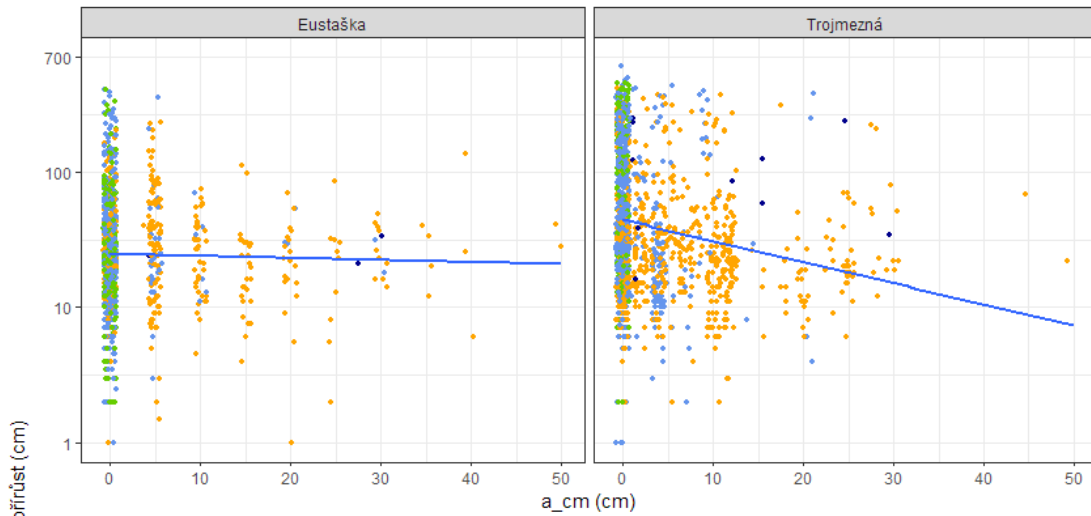


C - Vztah mezi výškovým přírůstem a tloušťkou segmentu

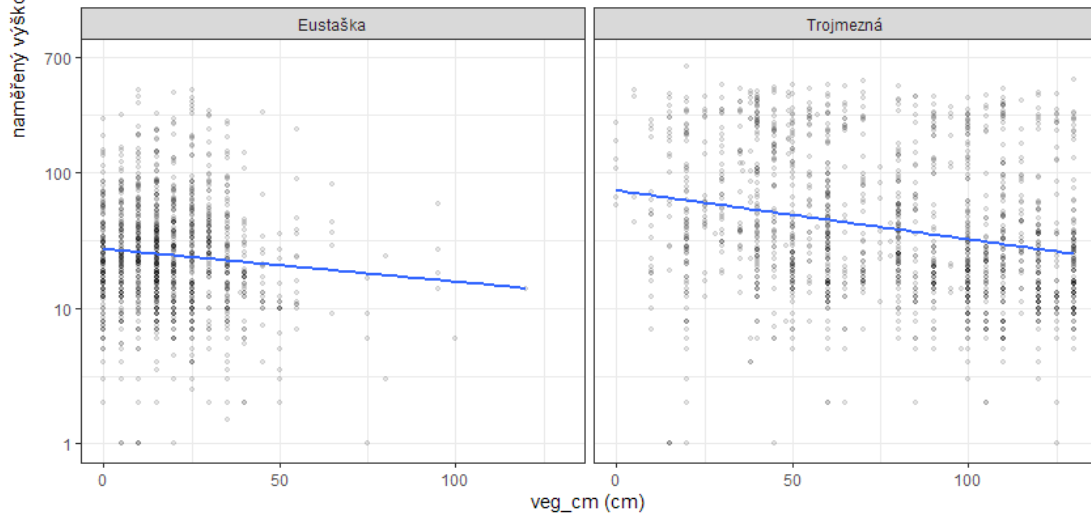


Příloha 3: Naměřený výškový přírůst za období 2011–2022 ve vztahu s (A) výškou na začátku sledovaného období, (B) kompetičním indexem, (C) tloušťkou segmentu. Body značí naměřený přírůst za sledované období ve vztahu s nezávislými proměnnými. Regresní linie je zobrazena funkcí `geom_smooth(method="lm")` pouze pro vizualizaci vztahů. Všechna měřítka, kromě měřítka pro *diameter*, jsou zobrazena na logaritmické stupnici.

A - Vztah mezi výškovým přírůstem, vyvýšením segmentu nad zemí a stádiem rozkladu

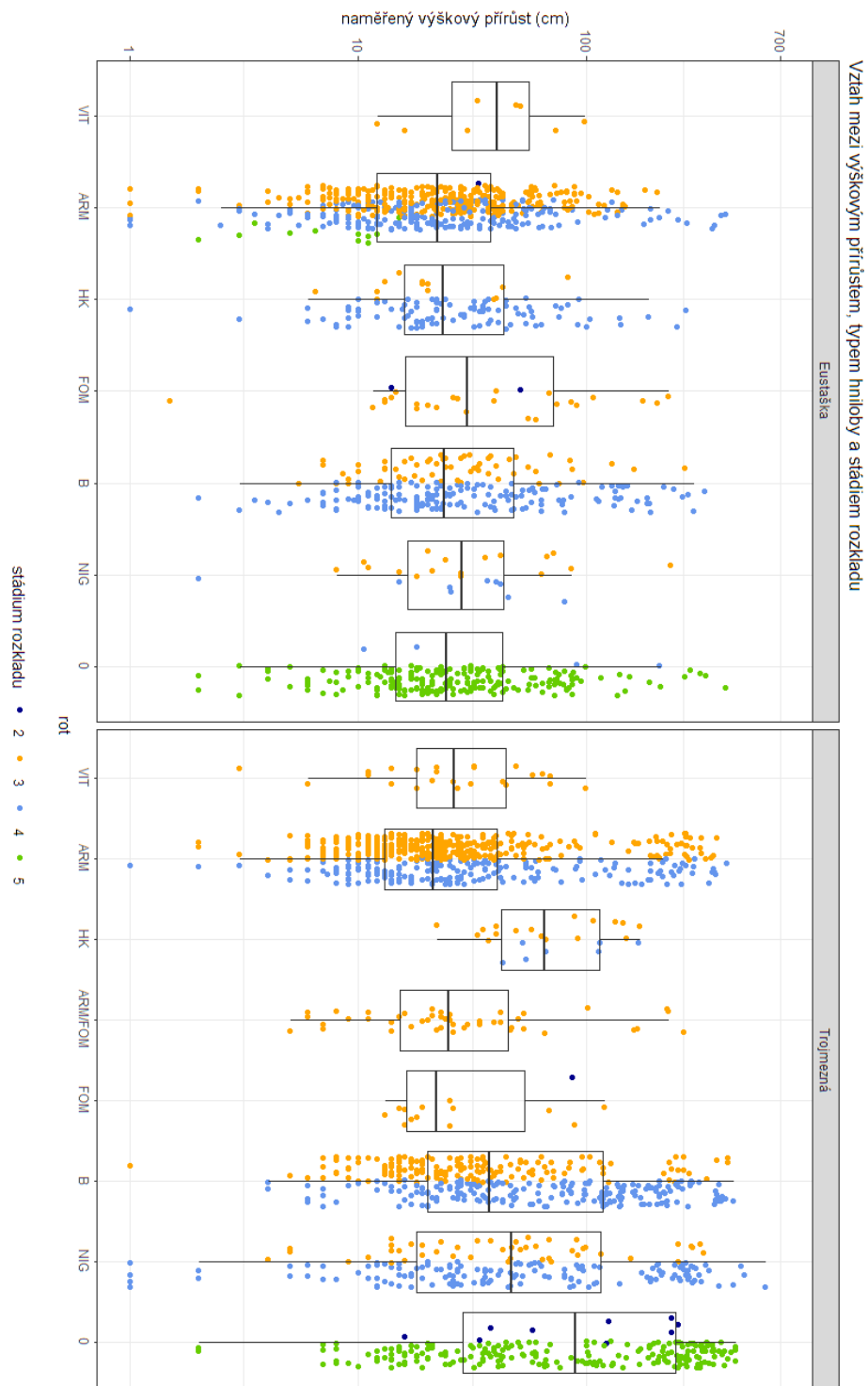


B - Vztah mezi výškovým přírůstem a výškou postranní vegetace

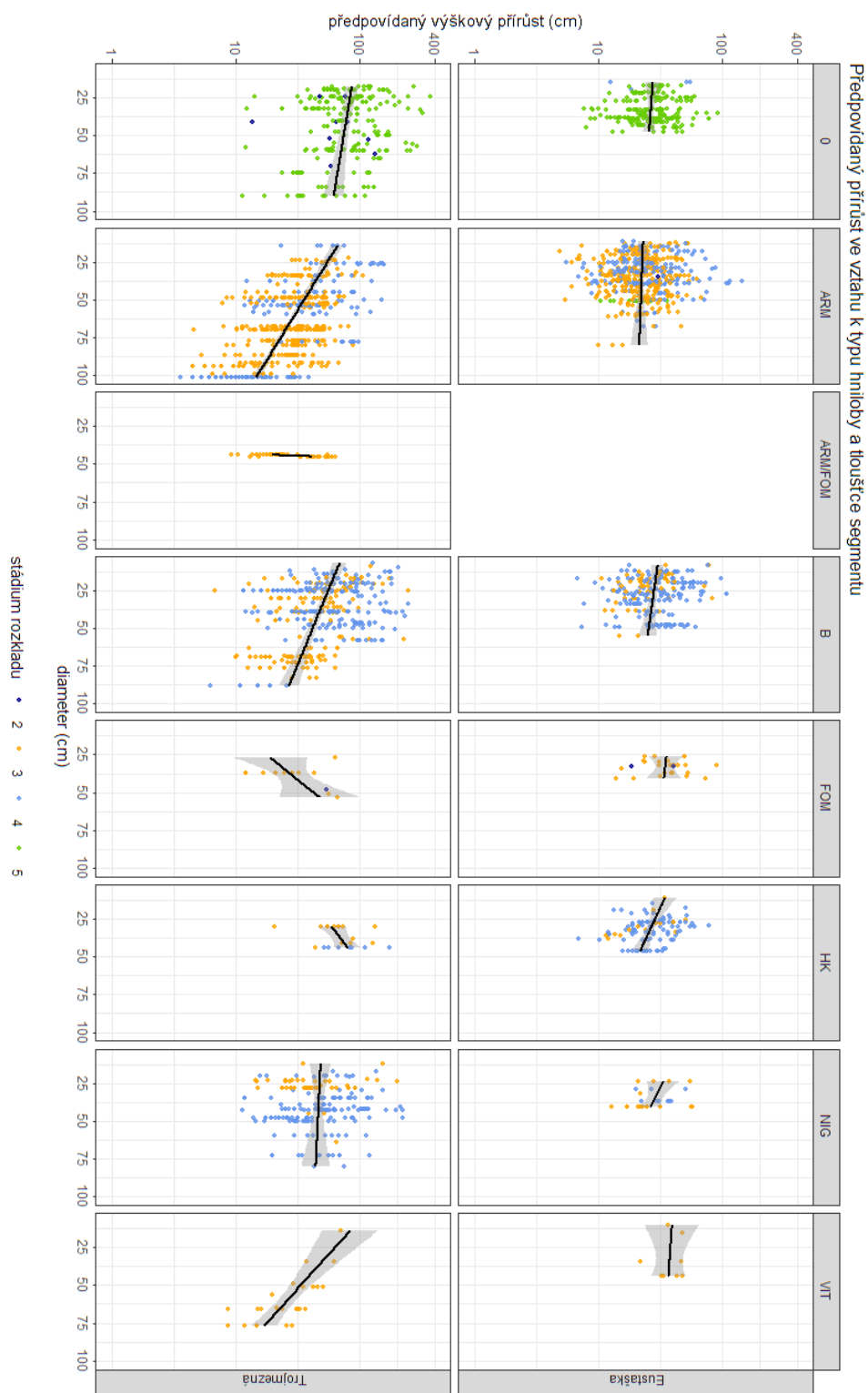


stádium rozkladu • 2 • 3 • 4 • 5

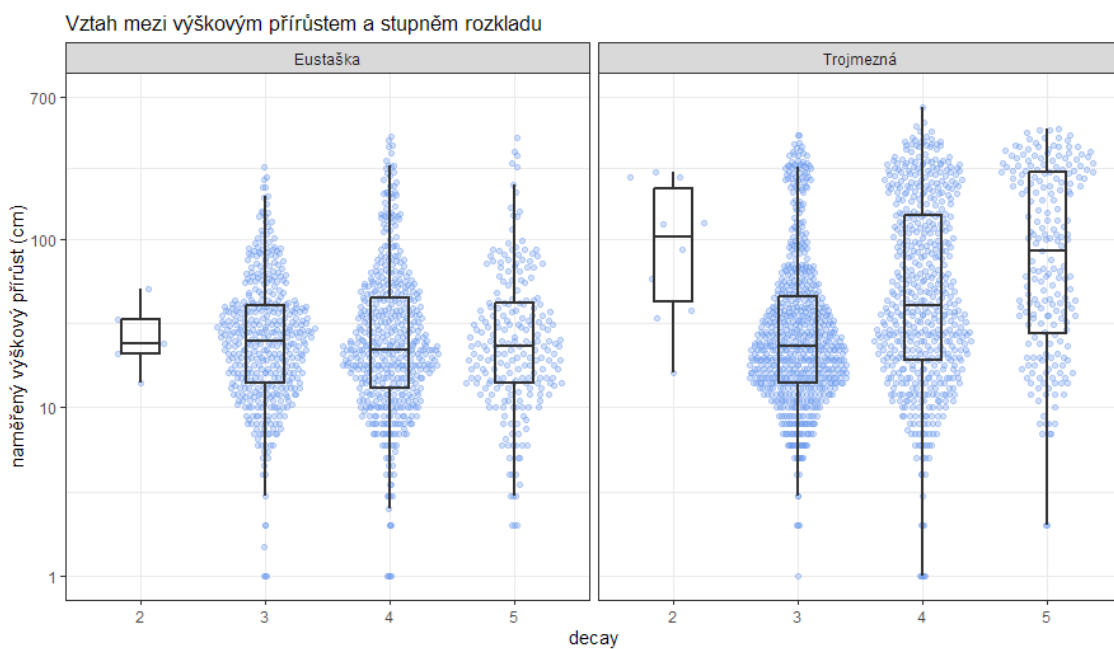
Příloha 4: Naměřený výškový přírůst za období 2011–2022 ve vztahu s (A) vyvýšením segmentu nad zemí, (B) výškou postranní vegetace. Body značí naměřený přírůst za sledované období ve vztahu s nezávislými proměnnými. Regresní linie je zobrazena funkcí *geom_smooth(method="lm")* pouze pro přiblížení vztahů. Měřítka pro přírůst je na logaritmické stupnici. Vyvýšení segmentu nad zemí (*a_cm*) představuje vzdálenost mezi zemí a distálním koncem příčného průřezu kmene. Výška postranní vegetace (*veg_cm*) představuje odhadovanou vzdálenost mezi horním koncem příčného průřezu kmene a výškou vegetace přerůstající kmen. Stádium rozkladu (*decay*) je zobrazeno pro lepší vykreslení vztahů mezi stádiem rozkladu a styku s půdou. Body v grafu (A) jsou mírně horizontálně vychýleny pro lepší orientaci funkcí *geom_jitter*.



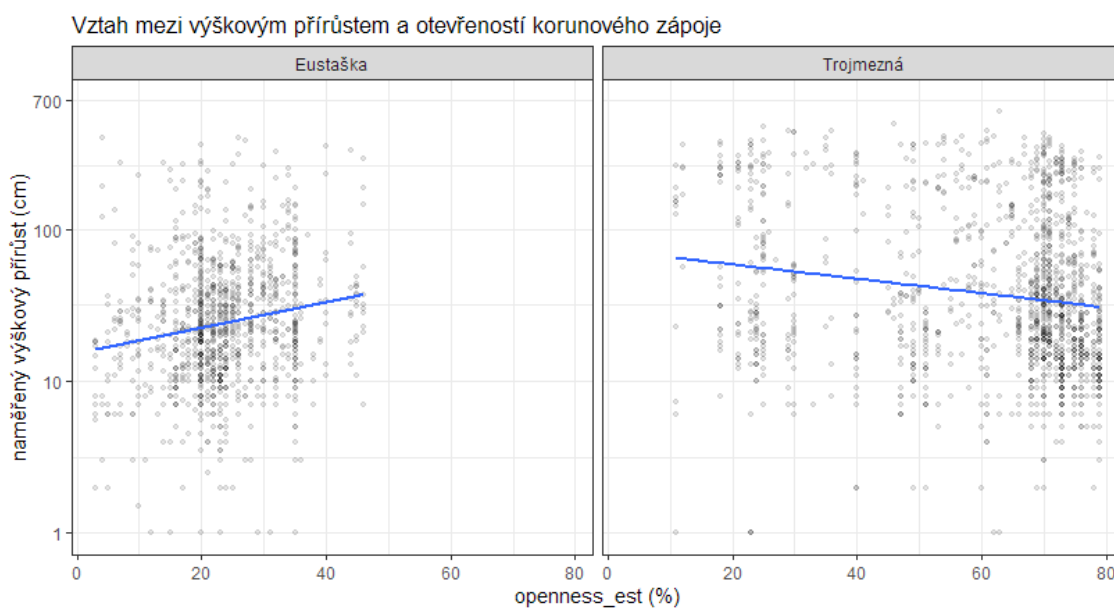
Příloha 5: Naměřený výškový přírůst za období 2011–2022 ve vztahu s typem hniloby a stádiem rozkladu. Měřítka pro výškový přírůst je zobrazeno na logaritmické stupnici. Body jsou horizontálně vychýleny pro lepší orientaci argumentem *position=position_jitterdodge*. 0 = není možné určit typ hniloby, *ARM* = *Armillaria spp.*, *FOM* = *Fomitopsis pinicola*, *B* = bílá hniloba způsobená jinými druhy, *HK* = hnědá kostková hniloba způsobená jinými druhy, *NIG* = *Phellinus nigrolimitatus*, *VIT* = *Phellinus viticola*.



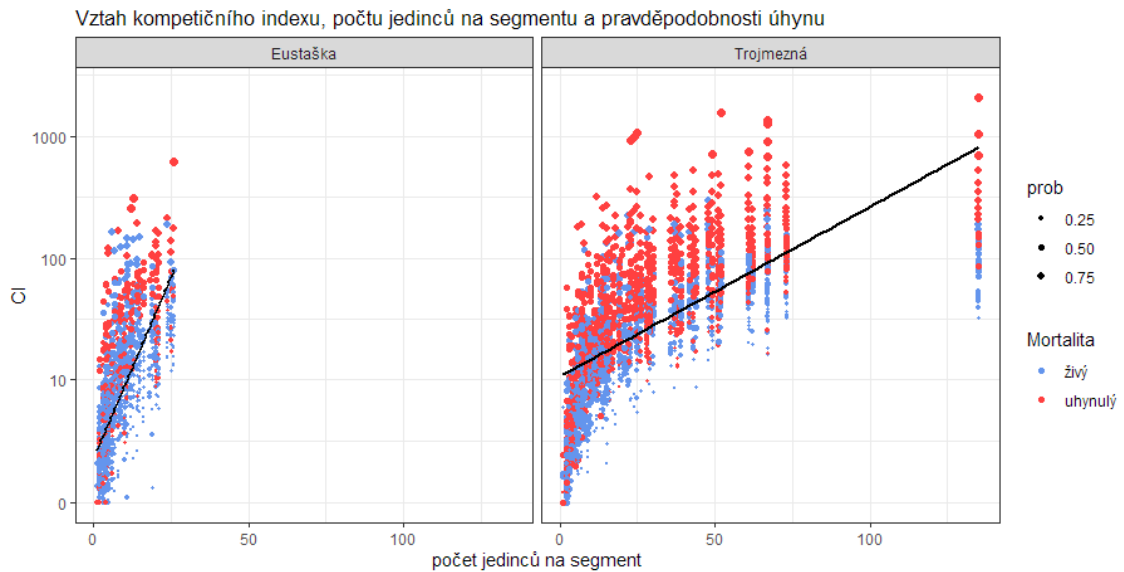
Příloha 6: Fitovaný výškový přírůst za období 2011–2022 v závislosti na floušičce segmentu a typu hniloby. Proměnná *decay* (stádium rozkladu) nevstupovala do modelů. Měřítko pro výškový přírůst je zobrazeno na logaritmické stupnici. Konfidenční interval vykreslený kolem regresní křivky má rozsah 95 %. 0 = není možné určit typ hniloby, ARM = *Armillaria spp.*, FOM = *Fomitopsis pinicola*, B = bílá hniloba způsobená jinými druhy, HK = hnědá kostková hniloba způsobená jinými druhy, NIG = *Phellinus nigrolimitatus*, VIT = *Phellinus viticola*.



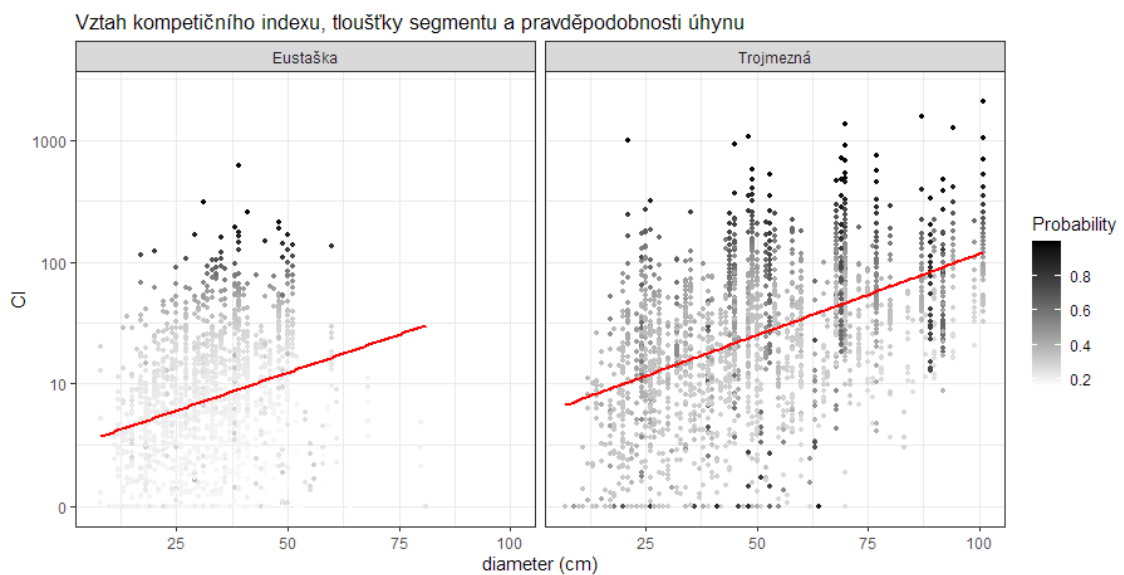
Příloha 7: Naměřený výškový přírůst za období 2011–2022 v jednotlivých stádiích rozkladu. Měřítka pro výškový přírůst je zobrazeno na logaritmické stupnici. Hustoty bodů jsou zobrazeny funkcí *geom_quasirandom*.



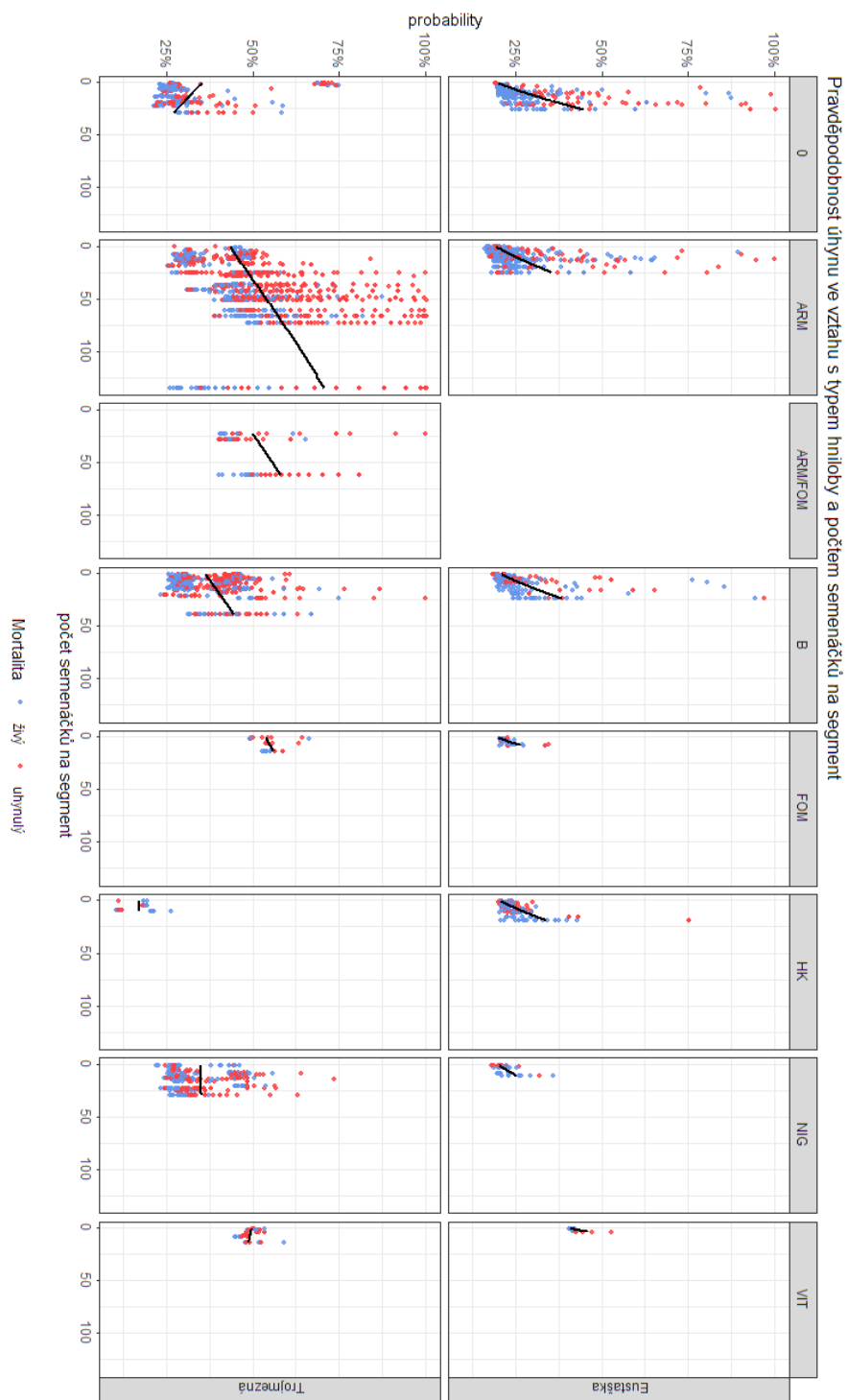
Příloha 8: Naměřený výškový přírůst za období 2011–2022 ve vztahu s odhadovanou otevřeností korunového zápoje. Body značí naměřený přírůst za sledované období ve vztahu s otevřeností zápoje (*openness_est*). Regresní linie je zobrazena funkcí *geom_smooth(method="lm")* pouze pro vizualizaci vztahů. Měřítka pro výškový přírůst je zobrazeno na logaritmické stupnici.



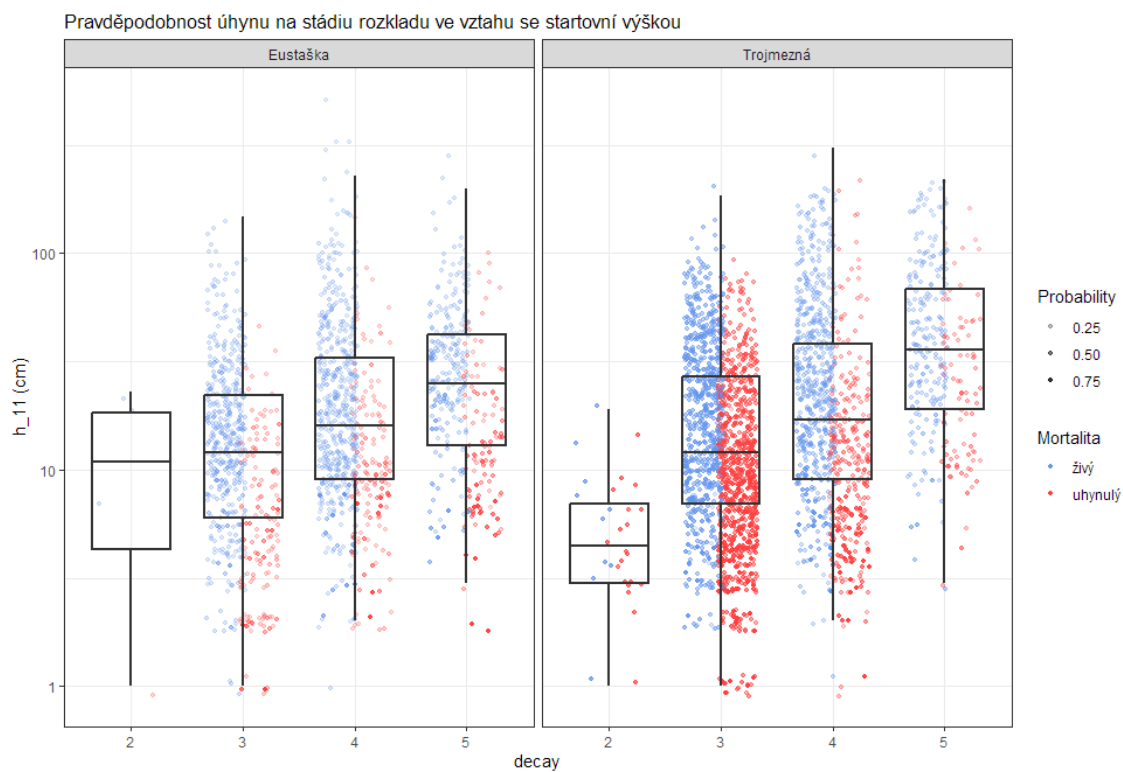
Příloha 9: Vztah kompetičního indexu, počtu jedinců na segmentu a pravděpodobnosti úhynu. Barvy bodů značí vitalitu stromů v roce 2022. Osa y je zobrazena v logaritmickém měřítku. Gradient velikosti bodu obsahuje vypočtené pravděpodobnosti úhynu z analýz GLM v kapitole 5.1.2, kde jsou zahrnuty vysvětlující proměnné h_{11} (výška stromu v roce 2011) a CI (kompetiční index).



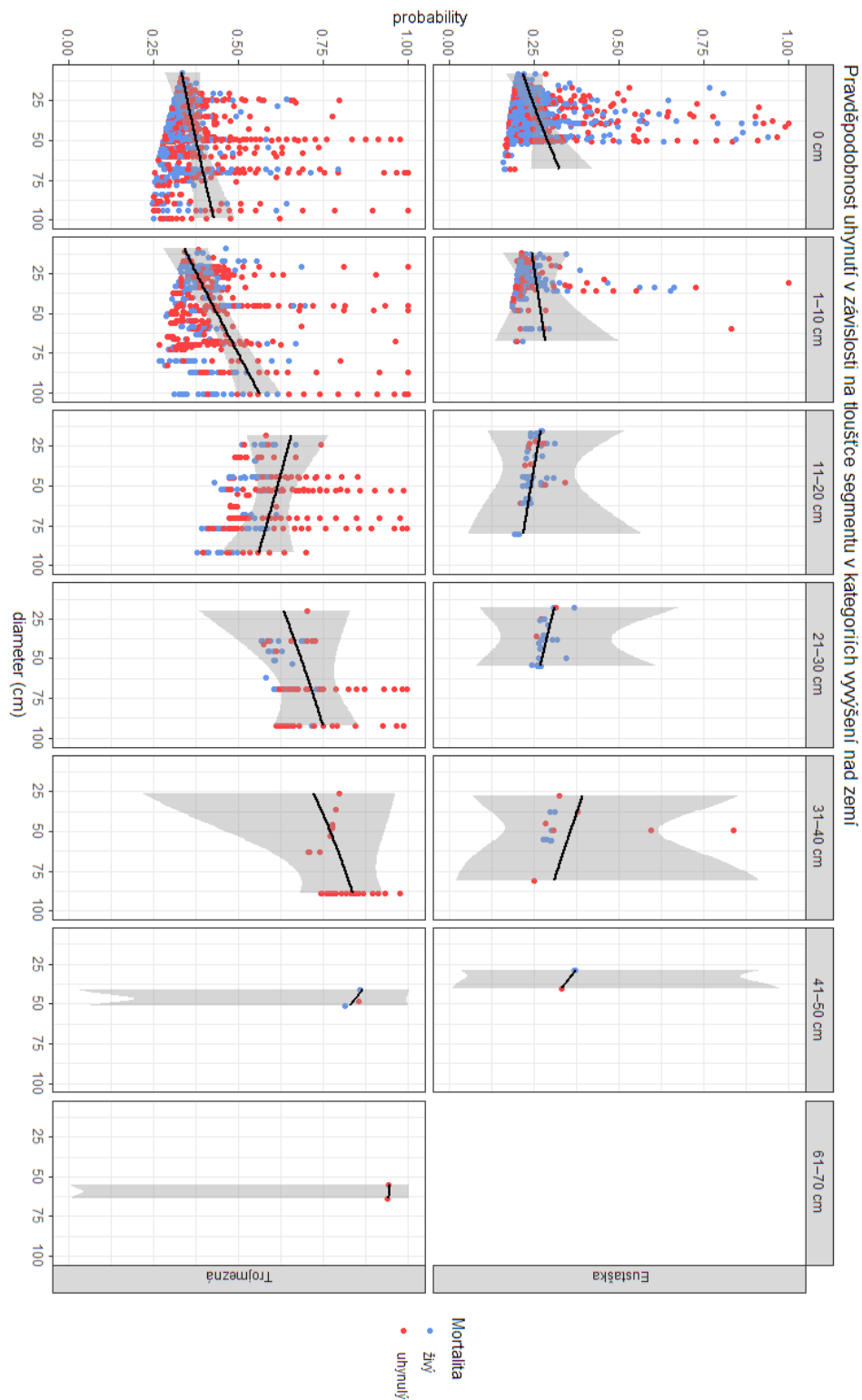
Příloha 10: Vztah kompetičního indexu, tloušťky segmentu a pravděpodobnosti úhynu. Osa y je zobrazena v logaritmickém měřítku. Gradient průhlednosti bodů značí pravděpodobnost úhynu zjištěného logistickou regresí GLM v kapitole 5.1.4, kde jsou zahrnuty vysvětlující proměnné CI (kompetiční index), a_{cm} (vyvýšení segmentu nad zemí) a $diameter$ (tloušťka segmentu).



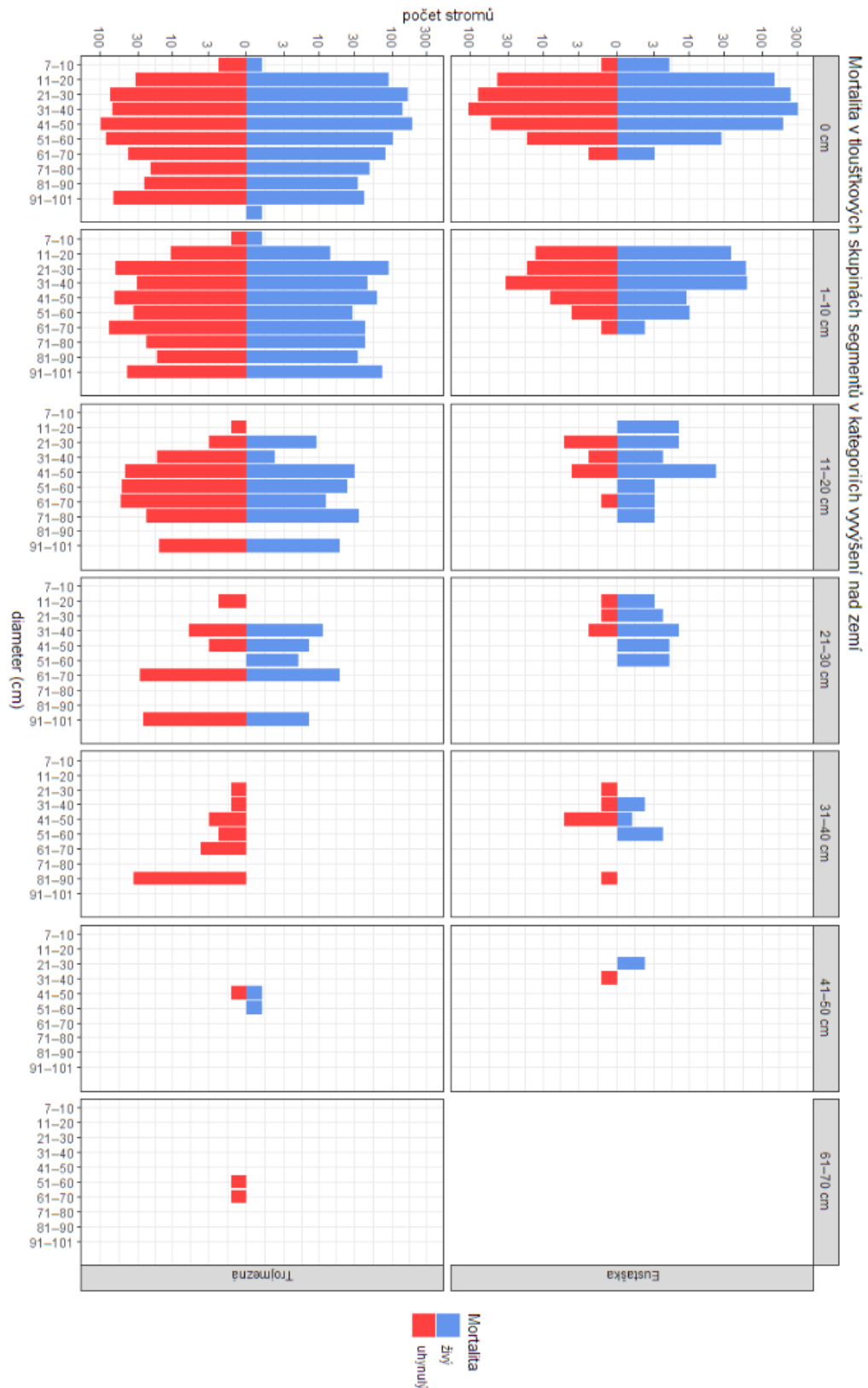
Příloha 11: Pravděpodobnosti mortality v období 2011–2022 v závislosti na typu hniloby a počtu jedinců na segment. Osa y zobrazuje vypočtené pravděpodobnosti úhynu z logistické regrese v kapitole 5.1.5, kde jsou zahrnuty vysvětlující proměnné *CI* (kompetiční index), *decay* (stadium rozkladu), *rot* (typ hniloby) a *diameter* (tloušťka segmentu). *0* = není možné určit typ hniloby, *ARM* = *Armillaria spp.*, *FOM* = *Fomitopsis pinicola*, *B* = ostatní bílá hniloba, *HK* = ostatní hnědá kostková hniloba, *NIG* = *Phellinus nigrolimitatus*, *VIT* = *Phellinus viticola*.



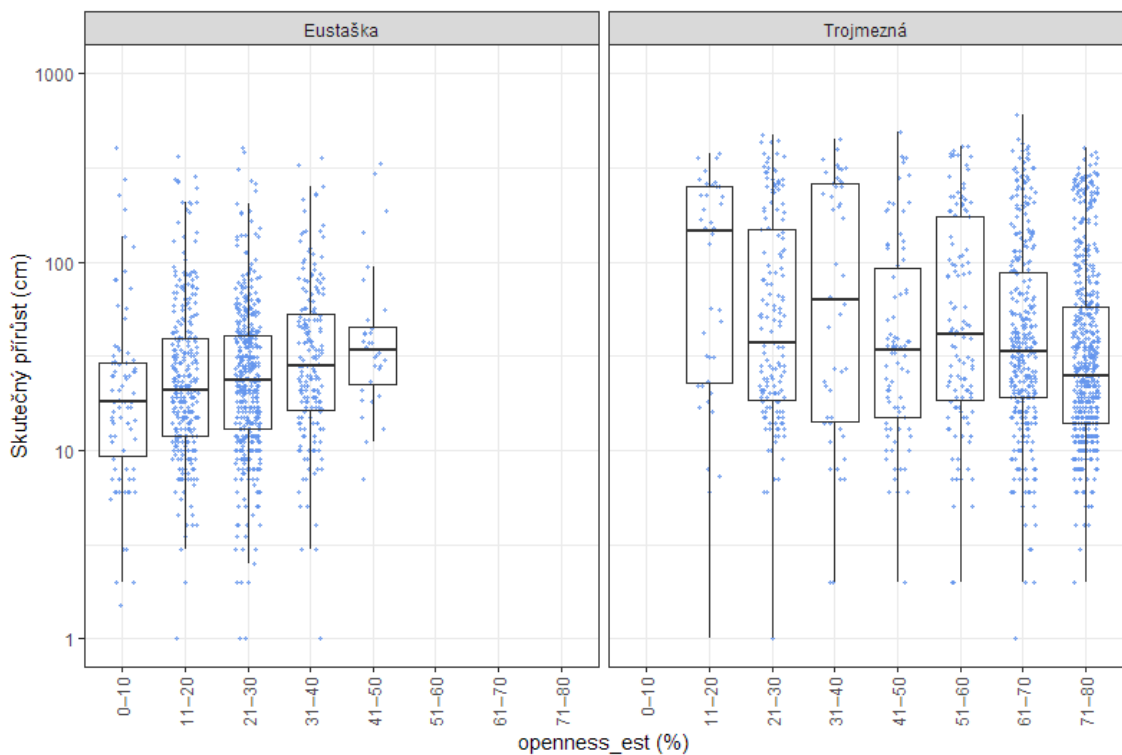
Příloha 12: Pravděpodobnost úhynu na stádiu rozkladu ve vztahu se startovní výškou. Gradient průhlednosti bodů vyjadřuje pravděpodobnosti úhynu vypočtené z analýz GLM v kapitole 5.1.5, kde jsou zahrnuty vysvětlující proměnné *CI* (kompetiční index), *decay* (stadium rozkladu), *rot* (typ hniloby) a *diameter* (tloušťka segmentu). Osa y je zobrazena v logaritmickém měřítku.



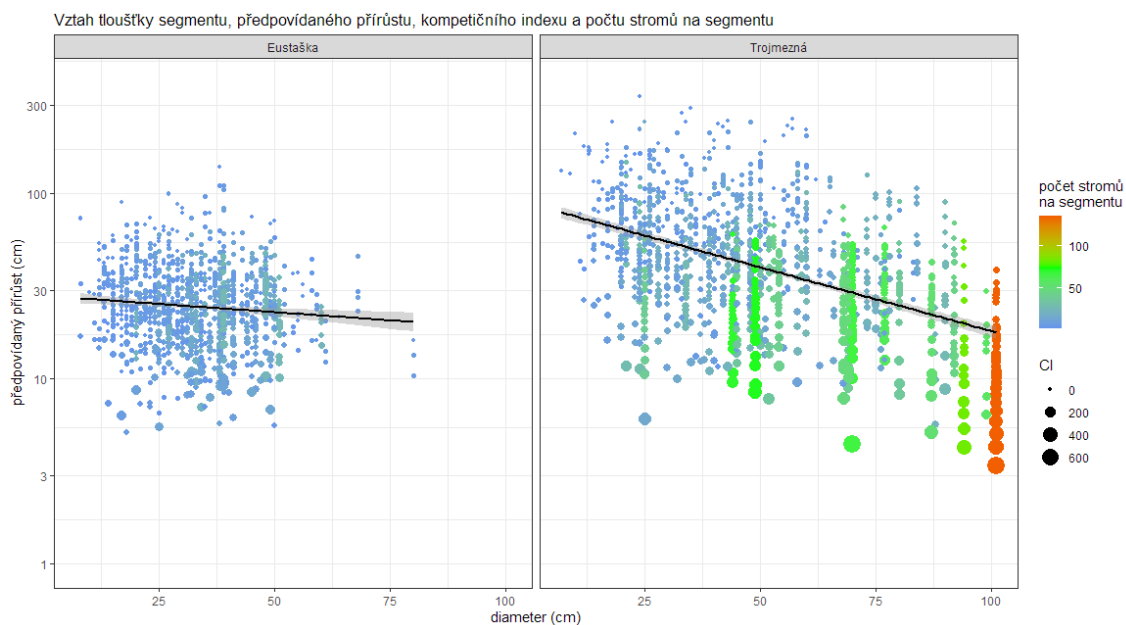
Příloha 13: Pravděpodobnost úhynu v závislosti na tloušťce segmentu v kategoriích podle vyvýšení segmentu nad zemí. Kategorie vyvýšení segmentu nad zemí jsou zobrazeny v oknech po 10 cm, kategorie 0 cm znamená úplný kontakt se zemí. Osa y zobrazuje vypočtené pravděpodobnosti úhynu z logistické regrese v kapitole 5.1.4, kde jsou zahrnuty vysvětlující proměnné *CI* (kompetiční index), *a_{cm}* (vyvýšení kmene nad zemí) a *diameter* (tloušťka segmentu).



Příloha 14: Mortalita v tloušťkových skupinách segmentů v kategoriích podle vyvýšení nad zemí. Kategorie vyvýšení segmentu nad zemí jsou zobrazeny v oknech po 10 cm, 0 cm znamená úplný kontakt se zemí. Měřítka na ose y je zobrazeno v logaritmické stupnici.



Příloha 15: Distribuce naměřených výškových přírůstů rozdělených do skupin po 10 %.



Příloha 16: Vztah tloušťky segmentu, Předpovídaného přírůstu, kompetičního indexu a počtu stromů na segmentu. Barevný gradient značí počet stromů na segmentech, gradient velikosti bodu značí hodnoty kompetičního indexu. Osa y je zobrazena v logaritmickém měřítku a obsahuje předpovídané hodnoty z analýz GLM v kapitole 5.2.1, kde jsou zahrnuty vysvětlující proměnné h_{11} (výška stromu v roce 2011), CI (kompetiční index) a $diameter$ (tloušťka segmentu). Regresní linie byla zobrazena s konfidenčním intervalem 95 %.