

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta lesnická a dřevařská
Katedra ekologie lesa



Diplomová práce

**Variabilita v rychlosti obnovy smrkového lesa po
kůrovcové disturbanci v povodí Plešného jezera**

Autor: Bc. Martina Prokopová

Vedoucí práce: Ing. Radek Bače, Ph.D.

© 2022 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Martina Prokopová

Lesní inženýrství
Lesní inženýrství

Název práce

Variabilita v rychlosti obnovy smrkového lesa po kůrovcové disturbanci v povodí Plešného jezera

Název anglicky

Variability in the rate of regeneration of spruce forest after bark beetle disturbance in the Plešné Lake basin

Cíle práce

Prostorová variabilita početnosti zmlazení po disturbanci je ve smrkových horských lesích značná a významně ovlivňuje tempo růstu biomasy nové generace stromů. Tyto výrazné rozdíly v hustotách zmlazení byly dosud jen částečně vysvětleny. Například podrostní vegetace, jakožto hlavní konkurent semenáčků, může dlouhodobě oddálit obnovu lesa a uchycování nových jedinců pak probíhá pomalu. Tato práce se zaměří zejména na vliv různých mikroklimatických charakteristik v rámci povodí na přírůstek nové biomasy, tj. např. na délku a průměrnou teplotu vzduchu během vegetačního období, vlhkost půdy a radiační parametry na trvalých výzkumných plochách.

Cíle práce bude otestovat tuto hypotézu:

Prostorová variabilita přírůstu biomasy se během prvních let po disturbanci zvyšuje v důsledku rozdílů ve zpoždění procesu obnovy lesa, způsobených synergickým působením mikroklimatu a odlišnou počáteční hustotou zmlazení. Vycházíme z předpokladu, že tytéž mikroklimatické podmínky omezující rychlost růstu byly také příčinou nízké startovní hustoty zmlazení v čase disturbance.

Metodika

1. Terénní sběr biometrických dat na kruhových trvalých plochách v oblasti karu Plešného jezera
2. Stahování a zpracování mikroklimatických dat, zpracování hemisférických fotografií
3. Matematické a statistické zpracování dat
4. Příprava diplomové práce

Harmonogram DP: červenec – sběr dat v terénu

srpen, září – vypracování literární rešerše

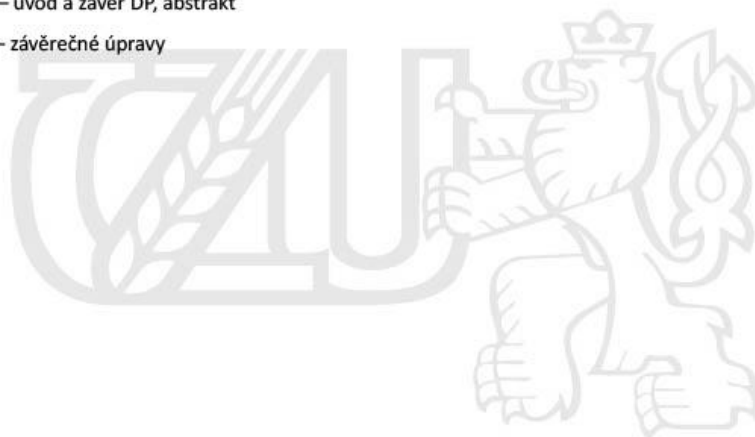
říjen – zpracování metodiky práce

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, mikroklima, disturbance, obnova, přírůst

Doporučené zdroje informací

- Bače R., Schurman J.S., Brabec M., et al. 2017. Long-term responses of canopy-understorey interactions to disturbance severity in primary *Picea abies* forests. *J. Veget. Sci.* 28(6): 1128–1139.
- 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.
- Čížková P., Červenka J., Hubený P. 2020. Monitoring of tree regeneration in unmanaged area of the Šumava National Park. *Silva Gabreta* 26: 81–97.
- Holeksa J., Saniga M., Szwagrzyk J., et al. 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Poľana biosphere reserve, Central Slovakia. *Eur. J. Forest Res.* 126: 303–313.
- Kopáček J., Bače R., Hejzlar J., et al. 2020. Changes in microclimate and hydrology in an unmanaged mountain forest catchment after insect-induced tree dieback. *Sci. Total Environ.* 720: 137518.
- 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.
- Oulehle F., Wright R.F., Svoboda M., et al. 2019. Effects of bark beetle disturbance on soil nutrient retention and lake chemistry in glacial catchment. *Ecosystems* 22: 725–741.
- Schurman J.S., Babst F., Björklund J., et al. 2019. The climatic drivers of primary *Picea* forest growth along the Carpathian arc are changing under rising temperatures. *Global Change Biol.* 25(9): 3136–3150.
- Trotsiuk V., Svoboda M., et al. 2016. The legacy of disturbance on individual tree and stand-level aboveground biomass accumulation and stocks in primary mountain *Picea abies* forests. *For. Ecol. Manag.* 373: 108–115.
- 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

Konzultant

ing. Jitka Zenáhlíková, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 1. 6. 2021

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 28. 7. 2021

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 26. 11. 2021

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci na téma "Variabilita v rychlosti obnovy smrkového lesa po kůrovcové disturbanci v povodí Plešného jezera" jsem vypracovala samostatně pod vedením Ing. Radka Bačeho, Ph.D. a použila jsem prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů. Jsem si vědoma, 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 Podmoklech dne 9.4. 2022

podpis autora

Poděkování

Ráda bych poděkovala všem, kdo mi při psaní diplomové práce pomáhali a podporovali. Děkuji svému vedoucímu práce Ing. Radkovi Bačemu, PhD. za jeho konzultace a doporučení. Poděkování patří i rodině a přátelům, kteří mě podporovali po celou dobu mého studia.

Abstrakt

Horské smrčiny na Šumavě zejména v poslední době čelí větrným disturbancím, které jsou spojené s následným přemnožením lýkožrouta smrkového, mimo jiné vlivem probíhajících klimatických změn. V unikátním území rozsáhlého smrkového pralesa v povodí Plešného jezera mezi lety 2004 – 2010 odumřelo postupně přes 95 % jedinců stromového patra. Ačkoli se jedná o člověkem málo dotčené území, není zcela jasné, zda proběhlá intenzivní disturbance má analogii v minulosti. Proto nás zajímalo, nakolik území ztratí ze své bohaté pralesovité struktury. Konkrétně jsme hodnotili, zda prostorová variabilita celkového přírůstu biomasy regenerujících stromů se během prvních let po disturbanci zvyšuje v důsledku rozdílů ve zpoždění procesu obnovy lesa v místech, kde je malá početnost zmlazení. Předpokládali jsme, že mikroklimatické faktory, které vedly k nízké početnosti zmlazení povedou v prvních letech i k nižším přírůstům biomasy dřevin na ploše.

K vyhodnocení jsme vycházeli ze dvou biometrických měření dřevin na celkem 41 kruhových plochách o výměře 500 m², ve výškovém rozmezí 1 090 – 1 368 m n. m. Odrůstající zmlazení je částečně druhově rozmanitější než předchozí odumřelý porost, zejména díky vyšší početnosti jeřábu ptačího a celková početnost zmlazení je více než dostatečná k zachování kontinuity lesa. Prostorová variabilita přírůstu biomasy dřevin mezi lety 2014 a 2019 vzrostla, jestliže ji vyjádříme absolutně (pomocí směrodatné odchylky), ale relativně vyjádřená variačním koeficientem naopak klesla. Heterogenita prostorové struktury v povodí Plešného jezera zhruba 15 let po disturbanci je velká, ale už se pravděpodobně zvyšovat nebude, vlivem zesilující kompetice a mortality na plochách s vysokou početností zmlazení. Nejvyšší hodnoty početnosti zmlazení byly zaznamenány v malých výškových třídách a s přibývajícím výškou jedinců početnost klesala. Pomocí lineární závislosti bylo zjištěno, že vliv nadmořské výšky na početnost zmlazení byl v roce 2014, ale v roce 2019 závislost nebyla. Kompetice způsobuje mortalitu a hustoty na plochách se snižují. Ze všech výsledků vyplývá, že po kůrovcové disturbanci se dokáže obnovit bohatě strukturovaný les.

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

Abstract

Mountain spruces in the Šumava mountains are recently faced with wind disturbances, that are associated with the subsequent overpopulation of eight-dentate bark beetle, among other things related to the ongoing climate change. In the unique area of the extensive spruce forest in the Plešné lake catchment over 95 % of the spruces had died off between 2004 and 2010. Although this is an area little affected by man, it is not entirely clear whether the intense disturbance that has taken place, has an analogy in the past. Therefore, we were interested to what extent the area would lose its rich primeval structure. Specifically, we assessed whether the spatial variability of the total biomass increment of regenerating trees increases during the first years after the disturbance due to differences in the delay of the reforestation process in places where there is a small number of regeneration. We presumed that the microclimatic factors that have caused the low number of regeneration will lead to lower increment of tree biomass in the first years.

We based our evaluation on two biometric tree measurements on a total of 41 circular areas with the acreage of 500 m² at altitudes in the range of 1 090 – 1 368 m above sea level. The outgrowing regeneration is partially more species-diverse than previous dead stand, mainly due to the higher occurrence of the European mountain ash, the overall number of regeneration is more than sufficient to maintain the continuity of forest. Spatial variability of tree biomass increment increased between 2014 and 2019 if expressed in absolute terms (using the standard deviation), but the coefficient of variation decreased. After 15 years past the disturbance, heterogeneity of the spatial structure in the Plešné lake catchment is large but unlikely to increase any further due to increasing competition and mortality in areas with high number of regeneration. The highest values of regeneration frequency were recorded in small height classes and the number declined as individuals increased in height. Using a linear dependence, it was found that there was an effect of altitude in 2014, but there was no dependence in 2019. Competitions causing mortality and surface density are decreasing. All the results show that a richly structured forest can be restored after bark beetle disturbance.

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

Obsah

1. Úvod	14
2. Literární rešerše	15
2.1 Dynamika horských smrčín	15
2.1.1 Nejvýznamnější disturbance v lesích	17
2.1.2 Disturbance v horských smrčínách na Šumavě.....	18
2.1.3 Disturbance způsobené větrem	18
2.1.4 Lýkožrout smrkový (<i>Ips typographus</i>) jako disturbanční činitel.....	19
2.2 Smrkový les v pohoří Šumavy.....	20
2.3 Smrk ztepilý (<i>Picea abies</i> L.)	21
2.3.1 Přírůst u smrku ztepilého	23
2.4 Přirozená obnova lesa	24
2.4.1 Výskyt a vyklíčení přirozené obnovy	24
2.4.2 Odrůstání a mortalita přirozené obnovy.....	25
2.5 Hemisférické fotografie	27
2.6 Klimatické podmínky	27
3. Metodika.....	30
3.1 Charakteristika lokality.....	30
3.2 Historie zájmového území	31
3.3 Sběr dat	32
3.3.1 Přirozené zmlazení	32
3.3.2 Sběr dendrometrických veličin	33
3.3.3 Hemisférické fotografie	33
3.4 Vyhodnocování výsledků	33
3.4.1 Druhové složení	33
3.4.2 Přirozené zmlazení	33
3.4.3 Rozdělení dřevin s průměrem větší než 7 cm do tloušťkových tříd	34

3.4.4 Objem biomasy	35
3.4.3 Hemisférické fotografie	35
4. Výsledky.....	38
4.1 Druhové složení	38
4.2 Výškové a tloušťkové třídy.....	41
4.3 Objem biomasy a prostorová variabilita	43
4.4 Závislost početnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce a sklonu plochy.....	47
4.5 Celkové množství světla dopadající na plochy	51
4.5 Závislost zmlazení v roce 2019 a rozdíl biomasy (mezi lety 2019 a 2014) na dopadu celkového množství světla (MJ/m ² /den)	52
5. Diskuze	54
5.1 Druhové složení v povodí Plešného jezera.....	54
5.2 Hustota přirozeného zmlazení	55
5.3 Heterogenita přirozeného zmlazení	55
5.3 Vliv nadmořské výšky a sklonu na přirozené zmlazení	56
5.4 Dopadající záření do porostu jako klimatický ukazatel.....	57
6. Závěr.....	59
7. Použitá literatura a zdroje.....	60

Seznam tabulek

Tabulka 1: Rozdělení do výškových tříd.....	32
Tabulka 2: Rozdělení průměrů do jednotlivých tříd.....	34
Tabulka 3: Druhové složení zmlazení v roce 2014.	38
Tabulka 4: Druhové složení zmlazení v roce 2019.	38
Tabulka 5: Druhové složení dřevin (s průměrem větší než 7 cm) v roce 2014....	40
Tabulka 6: Druhové složení dřevin (s průměrem větší než 7 cm) v roce 2019....	41

Seznam grafů

Graf 1: Krabicový graf, kde je porovnána početnost jedinců na všech plochách (ks/ha) v letech 2014 a 2019. Graf znázorňuje první a třetí kvartil, odlehlé hodnoty označené kolečkem, medián a rozsah hodnot včetně maxima a minima hektarových počtů pro oba roky.	39
Graf 2: Porovnání hektarových počtů zmlazení mezi lety 2014 a 2019.....	40
Graf 3: Početnost v jednotlivých výškových třídách u zmlazení do 5 m výšky... 41	
Graf 4: Početnost v jednotlivých tloušťkových třídách u jedinců s průměrem větší než 7 cm.	42
Graf 5: Hodnoty variačních koeficientů v jednotlivých kategoriích pro smrk ztepilý a jeřáb ptačí v letech 2014 a 2019.....	45
Graf 6: Hodnoty směrodatných odchylek (kg/plochy) v jednotlivých kategoriích pro smrk ztepilý v letech 2014 a 2019.....	46
Graf 7: Hodnoty směrodatných odchylek (kg/plochu) v jednotlivých kategoriích pro jeřáb ptačí v letech 2014 a 2019.....	46
Graf 8: Lineární závislost četnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce na jednotlivých plochách v roce 2014.	47
Graf 9: Lineární závislost četnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce na jednotlivých plochách v roce 2019.	48
Graf 10: Lineární závislost četnosti přirozeného zmlazení na sklonu jednotlivých ploch v roce 2014.....	49
Graf 11: Lineární závislost četnosti přirozeného zmlazení na sklonu jednotlivých ploch v roce 2019.....	50
Graf 12: Lineární závislost dopadu celkového množství světla (MJ/m ² /den) na sklonu jednotlivých ploch.	51
Graf 13: Lineární závislost rozdílu biomasy 2019 - 2014 (kg) na množství dopadajícího světla na plochu v roce 2019 (MJ/m ² /den).	52
Graf 14: Lineární závislost přirozeného zmlazení 2019 (ks/ha) na množství dopadajícího světla na plochu v roce 2019 (MJ/m ² /den).	53

Seznam obrázků

Obrázek 1: Vývoj horského smrkového lesa po např. větrné disturbanci nebo po napadení porostu lýkožroutem smrkovým (Oliver et Larson; 1996).	16
Obrázek 2: Semenáčky vyrůstající z tlejícího dřeva (Foto: Prokopová; 2022).	26
Obrázek 3: Plocha 102 - Vlevo hemisférická fotografie z terénu, vpravo naprahovaná hemisférická fotografie. Plocha, kde je otevřené stanoviště se soušemi a s přirozenou obnovou. (Zdroj: vlastní zpracování)	36
Obrázek 4: Plocha 154 - Vlevo hemisférická fotografie z terénu, vpravo naprahovaná hemisférická fotografie. Jedna z mála ploch, kde je zachováno stromové patro. (Zdroj: vlastní zpracování).....	36
Obrázek 5: Ukázka procesu vyhodnocování hemisférických fotografií v programu WinSCANOPY.	37

1. Úvod

Šumavské lesy jsou považovány za jeden z nejvíce zachovalých lesních komplexů napříč celou Evropou, kdy původní horské smrčiny se v této oblasti vyskytují nad 1 200 m n.m. (Kindelmann et al., 2012). Horské lesy poskytují v přírodě ochranu například před vodní, skalní či půdní erozí (Winter et al., 2015).

Disturbance (přírozené narušení porostu) je nedílnou součástí dynamiky v přírodním vývoji lesa (Frelich, 2002). Vítr, sníh a následné přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) patří mezi nejvýznamnější disturbanční činitele na území Šumavy (Kulakowski et Bebi, 2004). Již je známo, že se vichřice v průběhu století opakují, a to i s následnou hmyzí kalamitou (Svoboda, 2008). Mnohé výzkumy potvrdili, že se horské lesy dokážou samovolně obnovit a hybné síly pomohou k pestřejšímu zastoupení živých organismů (Winter et al., 2014).

V regeneraci po narušení je rozhodující početnost přírozeného zmlazení a jeho rozmístění před disturbancí (Rammig et al., 2006). Množství a odrůstání přírozené obnovy je značně variabilní a ovlivňují ho mnohé faktory mezi které patří například světlo, které se do porostu dostává mezerami v zápoji korun stromů (Cunningham et al., 2006). Celkové množství dopadajícího světla ovlivňuje teplotu a další klimatické podmínky na daném stanovišti (Canham et al., 1990). Příliš velký zápoj má negativní dopad na odrůstání přírozené obnovy (Bače et al., 2007). Na přírozenou obnovu má vliv i nadmořská výška, která ovlivňuje jeho strukturu. S přibývajícím nadmořskou výškou je zmlazení více hloučkovité (Míchal, 1983). Mezi další faktory, který ovlivňují vývoj a odrůstání přírozeného zmlazení patří sucho, mráz, mikrostanoviště, škody od zvěře, výška jedinců, vnitrodruhová konkurence a okolní vegetace (Vacek et Podrázský, 2003).

Cílem této diplomové práce je otestovat hypotézu: Prostorová variabilita přírůstu biomasy se během prvních let po disturbanci zvyšuje v důsledku rozdílů ve zpoždění procesu obnovy lesa, způsobených synergickým působením mikroklimatu a odlišnou počáteční hustotou zmlazení. Vycházíme z předpokladu, že tytéž mikroklimatické podmínky omezující rychlost růstu byly také příčinou nízké startovní hustoty zmlazení v čase disturbance.

2. Literární řešerše

2.1 Dynamika horských smrčín

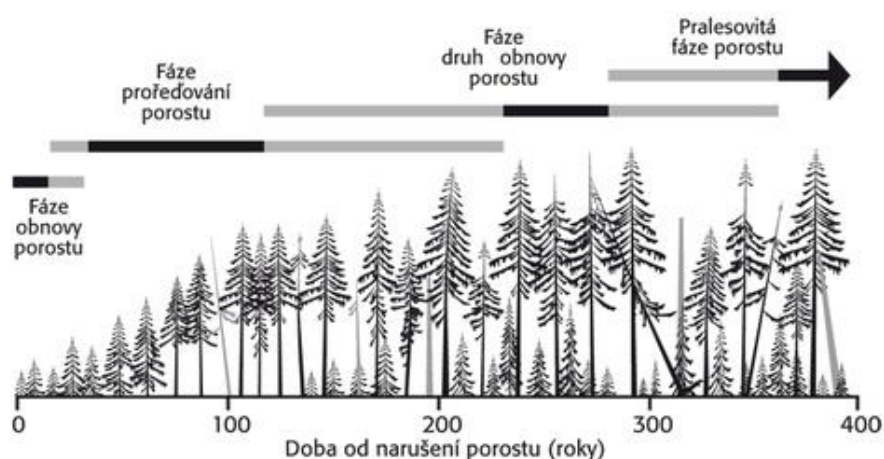
Dynamiku horských smrčín lze charakterizovat jako reakci lesního ekosystému na změny probíhající buď uvnitř nebo vně daného lesního ekosystému. Dynamika lesa je v porostech důležitou součástí (Frelich, 2002). Ve struktuře a dynamice horských smrčín hraje velkou roli rozsáhlé narušení (disturbance) (Trotsiuk, 2016). Jedná se především o gradaci lýkožrouta smrkového. V subalpinském stupni, kde se dřeviny nachází skupinovitě, je dynamika ovlivněna klimatickými změnami (Matějka, 2018). Dynamiku lesa v horských oblastech může také ovlivnit těžký sníh a sněhové pohyby, laviny, patogenní houby, okusy a ohryzy od zvěře a ostatní vegetace (Schönenberger, 2001).

Dynamiku neboli vývoj lesa můžeme rozdělit do dvou cyklů (malý a velký). Velký vývojový cyklus probíhá na velké ploše po katastrofickém rozpadu lesa a trvá desítky let (Míchal, 1983). Setkáváme se s ním především v severní Evropě, kde jsou boreální lesy a v jehličnatých lesích Severní Ameriky. Pro velký vývojový cyklus jsou rozsáhlé disturbance (např. vichřice, požáry, přemnožení hmyzích škůdců) přirozenou součástí dynamiky daného ekosystému. Po velkoplošném rozpadu lesa dochází k mikroklimatickým změnám, změně vodní bilance, zároveň je vyšší mineralizace a dostupnost živin. V neposlední řadě se také mění i složení dřevinného a bylinného patra. Velký vývojový cyklus lesa se rozděluje do tří stádií: les přípravný, les přechodový a les závěrečný.

- Přípravný les – Na nově vniklé holině se začínají objevovat tzv. pionýrské dřeviny (rychle rostoucí, krátkověké a světlomilné dřeviny). Mezi zástupce těchto přípravných dřevin například patří: bříza, osika, borovice a jeřáb. Tyto dřeviny intenzivně po disturbanci osídlí plochu, ale jejich konkurenceschopnost a životnost je nízká, proto oproti dlouhověkým dřevinám brzy odumírají.
- Přechodný les – Vyskytují se zde jak přípravné, tak i klimaxové dřeviny. Klimaxové dřeviny (např. buk, smrk, jedle) využívají zápoje pionýrských dřevin a vytváří se tak kostra budoucího porostu.

- Závěrečný les – V této fázi jsou všechny přípravné dřeviny potlačeny a dominují klimaxové dřeviny (Korpeľ, 1991).

Malý vývojový cyklus je spojen s menšími plochami. Tento cyklus trvá v porostu několik stovek let, protože probíhá neustále (Míchal, 1983). V některých případech může malý vývojový cyklus probíhat v rámci velkého vývojového cyklu, kdy během třetí fáze (závěrečný les) může dojít k obnově na malých plochách, což způsobuje tzv. mozaikovitou strukturu lesa (Korpeľ, 1989). V malém vývojovém cyklu rozlišujeme fáze dorůstání, optima, zralosti a rozpadu (Míchal, 1983). Jakmile dojde ke kompletnímu rozpadu stromového patra, les se dostane do fáze obnovy. Obnovuje se smrk ztepilý, ale i jeřáb ptačí, který má vyšší nároky na světlo. Zhruba za 100 – 150 let smrk vytvoří patro dospělých jedinců. Je zde velká konkurence a dojde k prořezávání. Může také dojít k disturbanci, kdy se porost opět dostane do fáze kompletního narušení stromového patra a jeho následné obnovy. Pokud k narušení nedojde, porost stárne a vznikají porostní mezery, kde se smrk přirozeně zmlazuje. V tomto případě je v lese výšková a věková struktura rozmanitá a vzniká pralesovitá fáze porostu (Šantrůčková et al., 2010).



Obrázek 1: Vývoj horského smrkového lesa po např. větrné disturbanci nebo po napadení porostu lýkožroutem smrkovým (Oliver et Larson, 1996).

Pomocí zkoumání letokruhů se zjistilo, že horské klimaxové smrčiny na Šumavě jsou poměrně stejnověké. Zhruba 30 % jedinců pochází z jednoho desetiletí. Zbývajících 70 % se obnovilo během třiceti let. Tato nevyrovnaná věková struktura

dokazuje, že došlo k silnému narušení, které poničilo předcházející porost a mohl vzniknout porost současný. Toto tvrzení potvrzují i historické materiály v archivech. Na Šumavě se silné vichřice vyskytovaly každé desetiletí (Čada et al., 2013). V klimaxových smrčinách smrk ztepilý plní funkci jak klimaxové, tak i přípravné dřeviny (Kindelmann et al., 2012).

2.1.1 Nejvýznamnější disturbance v lesích

Disturbance je přirozený proces, který se vyskytuje v každém lesním porostu. Jedná se o součást dynamiky lesa, kdy dojde k náhlému narušení jednoho či více jedinců v lesním porostu (D'Amato, 2008). Disturbance (narušení) se definuje také jako hybná síla v přirozeném vývoji lesa (Frelich, 2002).

K disturbancím dochází v různých časových intervalech. Například hurikány či vichřice působí škody v řádech hodin až dní, zatímco oheň může způsobovat škody až několik měsíců, naopak sopky svými výbuchy dokážou způsobit škodu několik dnů až týdnů. Disturbance lze rozdělit podle původu na abiotické (například vítr, sníh, sopečné erupce, oheň) a biotické (například hmyzí škůdci nebo patogenní houby) (Turner, 2010). Disturbance lze také rozdělit podle jejich rozsahu na malé, střední a velké. Malé jsou v řádech jednoho nebo dvou stromů. Velké dokážou zničit větší část lesního porostu (Košulič, 2009, Storch, 1998).

Disturbance mají pozitivní vliv na diverzitu (rozmanitost) společenstev (Hošek et Storch, 1998). Některé druhy organismů jsou vázány na světlo, dostatečné množství mrtvého dřeva a porušení svrchní vrstvy půdy. V mnohých případech tedy disturbance zvyšuje přežití některých organismů, které by v konkurenci jinak neuspěly. Jedná se například o tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*), který byl v 80. letech 20. století na Šumavě na pokraji vyhynutí. V rozpadajících porostech dokázal nalézt biotop, který mu vyhovuje (Čada et al., 2013). Někdy může mít disturbance na diverzitu naopak negativní vliv. Každý typ prostředí má optimální rozsah disturbancí, pokud jsou příliš velké či časté, může být zničeno téměř vše. Disturbance mohou být také i málo četné a malého rozsahu, kdy nedokážou omezit rozpínavost dominantních druhů (Hošek et Storch, 1998).

Hmyz, vítr, oheň, sníh a zvěř patří mezi nejvýznamnější disturbanční faktory, které mají vliv na vývoj lesů. Oheň je významný zejména v boreálních lesích Evropy a v lesích Severní Ameriky, kde svou vysokou teplotou napomáhá ke zmlazení borových lesů. Ve střední a západní Evropě nejvíce dynamiku lesa ovlivňují vítr a hmyzí škůdci (Kulakowski et Bebi, 2004).

2.1.2 Disturbance v horských smrčínách na Šumavě

Mezi nejvýznamnější disturbanční činitele na území Šumavy patří vítr a sníh. Jedná se primárně o abiotické činitele (Kulakowski et Bebi, 2004). Následným činitelem může být kůrovec (Fanta, 2008). Je prokázáno, že přemnožení lýkožrouta smrkového je spjato s bořivými vichřicemi (Svoboda, 2008).

2.1.3 Disturbance způsobené větrem

Vítr se řadí mezi primární disturbanční činitele, který přirozeně naruší lesní ekosystémy (Clinton et al., 2000). Bouřlivé větry zapříčiňují, že vznikají v lesních porostech polomy (polámané či vyvrácené stromy). Polomy jsou ovlivněny jak přírodními, tak i antropogenními faktory. Člověk má vliv na stabilitu lesních porostů zejména hospodářským zásahem v oblasti pěstování lesa (Kolejka et al., 2010).

Pro Českou republiku jsou typické dva typy větrných jevů. Konvektivní bouře, která probíhá v letním období obvykle od dubna do září a jsou pro ni typické krátké a silné bouře. Druhý typ je v zimním období, od října do března. Větrný jev je podél tlakového gradientu a vyskytuje se ve formě vichřic (Dobrovolný et Brázdil, 2003).

Z průzkumu historických pramenů vyplynulo, že se v minulosti vichřice vyskytovaly na území České republiky poměrně často (Dobrovolný et Brázdil, 2003). Dne 7. prosince 1868 a v noci z 26. na 27. října 1870 zasáhly území České republiky ničivé vichřice, které způsobily jednu z největších kalamiť v historii. Následně došlo k přemnožení lýkožrouta smrkového. Dochovaná data uvádí, že na Šumavě kalamita zničila 9 000 hektarů smrkových porostů a celkem bylo vytěženo 3 632 000 m³ dřevní hmoty (Skuhřavý, 2002). Bořivé vichřice, které mohou dosáhnout rychlosti až 160 km/h se pravidelně několikrát opakují během jednoho století (Svoboda, 2008).

V noci z 18. na 19. ledna 2007 se zformovala tlaková výše nad jižní částí Evropy a tlaková níže nad Skandinávií, čímž vznikl orkán Kyrill. Jednalo se o velmi silný vítr západního proudění, který postihl velkou část Šumavy (Kolejka et al., 2010). Orkán dosahoval nárazové rychlosti většinou kolem 130 km/h, výjimečně až 170 km/h. Rozsah polomů na území Šumavy byl odhadnut na 900 000 m³ (Kolejka et al., 2009). Porosty, které se po orkánu Kyrill začaly rozpadat, vznikly také po obdobných bořivých vichřicích před 150 – 230 lety (Čada et al., 2013). V roce 2008 následkem vichřice došlo k vysokému nárůstu vytěženého kůrovcového dříví (Zahradník, 2015).

2.1.4 Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) jako disturbanční činitel

Lýkožrout smrkový patří do čeledi kůrovcovitých (*Scolytidae*), do řádu brouků (*Coleoptera*). Tento brouk je 4,5 mm velký a má tmavě hnědé až černé zbarvení (Zahradník et Knížek, 2016). Svou velikostí se řadí mezi naše největší kůrovce (Kindelmann et al., 2012). Válcovité tělo mu pokrývají zlatavé chloupky. Pro lýkožrouta smrkového je typická prohlubeň se zoubky, která se nachází v zádi krovek (Zahradník et Knížek, 2016).

Napadá především oslabené stromy, polomy a vývraty. Tyto stromy mají totiž sníženou schopnost čelit náletu lýkožroutů. Vlivem teplého počasí, sucha a větrných kalamit dochází k přemnožení lýkožroutů, kteří následně napadají i zdravé stromy (Kindelmann et al., 2012). Lýkožrout smrkový se nejčastěji vyskytuje ve smrkových porostech starších šedesáti let, na oslněných jižních porostních stěnách (Zahradník et Knížek, 2010).

Lýkožrout smrkový má na území České republiky ve vyšších polohách jednu generaci do roka a v nižších polohách dvě generace. Jarní rojení je ovlivněno nadmořskou výškou a teplotami, obvykle začíná na přelomu dubna a května. V horských oblastech může začít až o měsíc později. Letní (druhé) rojení probíhá obvykle od června až do srpna. Za příznivých teplotních podmínek může proběhnout i třetí rojení (srpen až září), ale většinou je vývoj této generace nedokončen (Skuhřavý, 2002).

Na strom první nalétávají samečci, kteří vyhloubí snubní komůrku a lákají k sobě samičky k páření. Na jednoho samce připadají až tři samičky. Každá samička vytvoří

matečnou chodbu, kam následně naklade vajíčka. Tento proces trvá 7 – 10 dní a jedna samička dokáže v průměru vyprodukovat 60 vajíček. Matečné chodby jsou vždy rovnoběžné s osou kmene. Po 6 – 18 dnech se z vajíček vylíhnou larvy. Jejich vývoj trvá v příznivých podmínkách zhruba 7 dní. Následuje vývojová fáze kukly, která trvá zhruba 8 dní. Brouci jsou po vylíhnutí nejdříve bílí, poté žloutnou a musí provést zralostní žír, aby mohli pohlavně dozrát a ztmavnout. Tato fáze mladého dospělého trvá 2 – 3 týdny. Vývoj od závrtu samce až po ukončení zralostního žíru trvá 6 – 10 týdnů, čímž je ukončen proces vzniku nové generace. V požerku je poměr pohlaví 1:1 (Zahradník et Knížek, 2007).

2.2 Smrkový les v pohoří Šumavy

Horské lesy na území České republiky lze zařadit do čtyř lesních vegetačních stupňů (LVS 6. – 9. -smrkobukový, bukosmrkový, smrkový a klečový). Tyto lesní vegetační stupně pokrývají zhruba 17 % z celkové lesní plochy na území České republiky. Lesy v horských oblastech ze zákona z velké části patří do kategorie lesy ochranné (Plíva, 1991) a jedná se většinou o stejnorodé porosty, někdy i smíšené, kterým dominuje smrk a příměs mu tvoří buk lesní (*Fagus sylvatica*), jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) a jedle bělokorá (*Abies alba*) (Hladík et al., 1993). Původní horské smrčiny se na Šumavě vyskytují ve výšce zhruba nad 1 200 m.n.m, kde se nevyskytuje jiný druh, který by smrku konkuroval. Vtroušený zde může být jeřáb ptačí (Kindelmann et al., 2012). Dřevinnou skladbu na Šumavě také mohou doplňovat například buk lesní (*Fagus sylvatica*), jedle bělokorá (*Abies alba*), vrba jíva (*Salix caprea*) a další. Tyto druhy se zde vyskytují pouze výjimečně (Čada et al., 2013). Druhové složení kromě nadmořské výšky určují také zvláštní půdní a vlhkostní podmínky (Kindelmann et al., 2012). Pro horské smrkové lesy je důležité i bylinné patro. Je zde výskyt tzv. smrkových druhů, kam například patří bika lesní (*Luzula sylvatica*), metlice křivolaká (*Avenella flexuosa*), třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) a další (Musil, 2003).

Horské smrčiny dokážou růst v extrémních podmínkách. Zejména tam, kde jsou zamokřené a podmáčené půdy nebo kamenité stanoviště. Horské lesy se musí vyrovnávat s dlouhodobou sněhovou příkrývkou a krátkou vegetační dobou, která trvá

zhruba pouhé tři měsíce. Tyto faktory výrazně snižují konkurenceschopnost ostatních dřevin (Walter et al., 2002).

Původní horské klimaxové smrčiny lze nalézt na nejvyšších hřebenech Šumavy, kam patří Trojmezenská hornatina a oblast Šumavské pláně (Kindelmann et al., 2012). Území Trojmezenského pralesu je pravděpodobně nejvíce zachovalý komplex horského smrkového lesa pralesovitého charakteru v České republice (Svoboda, 2007). Vývoj smrčin na Šumavě začal již před 10 000 lety v období preboreálu. V té době byly vyšší polohy stále nad hranicí lesa, ale do nižších poloh tohoto pohoří se dostal smrk z Alp. V období boreálu se změnily klimatické podmínky a vlivem tepla se smrk začal rozšiřovat do vyšších poloh. Před 7 000 lety se smrk stal již dominantní dřevinou v nejvyšších partiích pohoří Šumavy. Postupně se začal smrk rozšiřovat i do nižších poloh (Šantrůčková et al., 2010).

V přirozených horských smrčinách se jedna generace nachází stovky let, proto se zde nacházejí i jedinci starší 250 let. Důležitou součástí lesního ekosystému v horských lesích jsou odumřelé stromy, ze kterých může růst nová generace (Šantrůčková et al., 2010). Smrkový les v horských oblastech poskytuje ochranu před vodní, půdní a skalní erozí (Winter et al., 2015).

2.3 Smrk ztepilý (*Picea abies* L.)

Smrk ztepilý (*Picea abies*) je světlomilná až polostinná dřevina, která v mládí dokáže tolerovat zástín až do výšky 1 m. Jedná se o jehličnatou dřevinu z čeledi borovicovitých (*Pinaceae*), rodu smrk (*Picea*) (Úradníček et Chmelař, 1995). Smrk ztepilý dorůstá do 30 – 50 m a dožívá se 400 let (Hecker, 2015). Pro smrk ztepilý je typická kuželovitá či sloupovitá koruna, která bývá pravidelně přeslenitá. V horských oblastech je smrk vystaven častým větrům a těžkému sněhu. Z toho důvodu vznikají jednostranné vlajkové koruny. Kůra je v mládí světle hnědá, v pozdějším věku šedá, odlupuje se v plochých šupinkách. Jehlice vyrůstají ve spirále na vystouplých výstupcích listových polštářků, které zůstávají na větví i po opadu jehlic (Úradníček et Chmelař, 1995). Kmen je štíhlý a často se u tohoto druhu vyskytují vyvinuté kořenové náběhy. Z dřevin, rostoucích na českém území, smrk nejsnadněji podléhá bořivým větrům, což je dáno jeho plochým kořenovým systémem, který je v půdě nedostatečně zakotvený. Pokud je půda promrzlá, může dojít ke zlomům. Půdní

podmínky mají největší vliv na vývoj kořenového systému. Kořínkům nevyhovují půdní vrstvy chudé na kyslík. Pokud má smrk příznivé podmínky (hlinitopísčité půdy), kořeny zasahují až 6 m hluboko. Na kořenový systém má vliv také obsah živin v půdě, čím jsou půdy na živiny bohatší, tím jsou více prokořeněny (Musil, 2003).

Smrk ztepilý pokrývá v současnosti 49,5 % území lesů v České republice. Doporučená skladba smrku je 36,5 % a přirozená skladba je 11,2 % (*Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství ČR v roce 2019, MZe, 2020*).

Ve střední Evropě má smrk své ekologické optimum ve studených, výše položených oblastech, které často ohrožuje mraz. Zároveň je v těchto oblastech menší konkurence buku lesního a jedle bělokoré. V českých podmínkách je pro smrk lepší kratší vegetační perioda, chladné a krátké letní období. Pro smrk ve střední Evropě je optimální průměrná roční teplota přes 6 °C, srážky ve vegetačním období kolem 500 mm a teplotní amplituda nejteplejšího měsíce a nejchladnějšího přes 19 °C (Musil, 2003). Smrk je citlivý na vyšší teploty, proto se mu daří i v chladných polohách, dokáže dobře odolávat mrazům (Úradníček et. al., 2001). Jelikož nemá smrk hluboce sahající kořeny, je citlivý na suchá období. Nedostatek vlhkosti může limitovat jeho růst. Je považován za druh, který má střední až vyšší nároky na vláhu a nevdá mu přebytečná vlhkost. Zvláště citlivý je na záplavy, delší dobu zamokřená plocha způsobuje nedostatek přísunu kyslíku. Na půdy a obsah živin v nich nemá žádné velké nároky (Musil, 2003). Pokud se nachází ve svém klimatickém optimu, může růst i na chudších půdách, což zásadně ovlivňuje jeho přírůsty. Často dochází k odumírání smrkových porostů ve znečištěných půdách, které jsou způsobeny emisemi (Úradníček et. al., 2001).

Smrk je rozšířen přes celou Sibiř až na východ k Ochotskému moři. Jedná se tedy o rozsáhlý euroasijský areál, který se dělí na evropskou a asijskou část. Evropskou část lze rozdělit na dvě části, na severskou a středoevropsko-karpatskou oblast (Slávik, 2004). Česká republika svojí polohou patří do středoevropsko-karpatské oblasti. Pravděpodobně v minulosti existoval jen jeden areál – evropský, který navazoval na areál smrku sibiřského (*Picea obovata*) (Úradníček et Chmelař, 1995).

V České republice se jedná o nejvýznamnější hospodářskou dřevinu, která má široké spektrum použití. Využívá se jako truhlářské, stavební, palivové dříví, v papírenském průmyslu a také jako dřevo rezonanční. Hojně se smrk z mlazin a kultur

využívá jako vánoční stromeček. Dříve se ze smrku těžila i pryskyřice (Úradníček et Chmelař, 1995).

2.3.1 Přírůst u smrku ztepilého

Růst smrku ztepilého může být ve vyšších polohách velmi pomalý, což může být dáno podmínkami, které jsou v horských oblastech, kde se často vyskytuje velmi nepříznivé chladné počasí a extrémní stanoviště (živinově velmi chudé podloží) (Svoboda, 2005). Smrk ztepilý dokáže klidně i desetiletí tolerovat zástin a pozastavuje svůj růst. Jakmile se změní světelné podmínky, velmi výrazně zvyšuje své přírůsty (Musil, 2003).

Během roku první tloušťkový přírůst u smrku ztepilého začíná začátkem května a kulminace probíhá v červenci. Poslední přírůst je zaznamenán v průběhu září (Kamlerová et Schejbalová, 2006). Přírůst smrku ztepilého výrazně ovlivňují klimatické faktory, například teploty během celé vegetační sezóny (Bošela, 2014). Se stoupající teplotou se zvyšuje i růst stromů (Schurman, 2019). Zároveň různé výzkumy potvrdily, že nebyly zaznamenány žádné významné změny maximálního průměru smrku ve vztahu k výškovému gradientu (Holeksa et al., 2007). Světelné podmínky a dostatek vody a živin patří mezi nejvýznamnější faktory, které ovlivňují výškový přírůst od 30 do 500 cm. U vyšších jedinců je významným aspektem i zvěř, která způsobuje škody (především se jedná o okus a vytloukání) (Hladík et al., 1993). Drápela et Zach, (1995) tvrdí, že tloušťkový přírůst závisí také na vlastnosti dřevin a na sociologickém postavení stromů. Uvádí, že jsou rozdílné přírůsty u dominantních a nedominantních jedinců (Drápela et Zach, 1995).

Kulminace výškového přírůstu u smrku je kolem 40 let věku. Přírůst v mladém věku je pozvolnější a později se zrychluje. Přírůst končí zhruba ve 100 letech. U smrku ztepilého jsou známé dva růstové typy. Typ, který v mládí roste rychleji, dochází k dřívější kulminaci a následuje k poklesu přírůstu. Druhý typ roste v mládí pozvolněji, kulminace přichází zhruba o 20 let později a přírůsty poté klesají pomaleji než u prvního typu (Musil, 2003).

2.4 Přirozená obnova lesa

Obnova lesa je proces, kdy nová generace dřevin nahrazuje stávající lesní porost (Kupka, 2005). Lze rozlišit dva druhy obnov lesních porostů, a to přirozená a umělá. Umělá obnova je provedena pomocí sítě nebo sadby, tedy s pomocí lidské činnosti. Přirozená obnova v lesním ekosystému udává, že daný porost je schopný autoreprodukce a poradí si bez zásahu člověka. Jedná se o zásadní prvek v bezzásahových zónách (Korpeľ, 1991). V těchto oblastech je přirozená obnova považována za jednu z nejúčinnějších způsobů, jak znovu zalesnit lesy, které poničila například kůrovcová kalamita (Zeppenfeld, 2015).

2.4.1 Výskyt a vyklíčení přirozené obnovy

Výskyt a úspěšnost přirozené obnovy ovlivňuje hned několik faktorů. Je to zejména počet plodných stromů a s tím spojené množství semen (Ulbrichová et al., 2009). Dále je významná kvalita mikrostanoviště s příznivými podmínkami pro vyklíčení (Kozłowski, 2002). Mezi další faktory patří konkurence v bylinném patře, klimatické a světelné podmínky, vysychavost nebo i okus od zvěře (Ulbrichová et al., 2009). Důležitým faktorem pro vývoj přirozené obnovy je také nadmořská výška, expozice a sklon stanoviště (Štícha, 2010). Podle Kramer et al., (2014) přirozenou obnovu ovlivňuje i půdní pH a obsah živin a vláhy v půdě. Z toho vyplývá, že na vyklíčení a přežití semenáčků mají vliv jak abiotické, tak i biotické faktory (Kramer et al., 2014).

Vlhkost půdy je důležitým faktorem pro vyklíčení přirozené obnovy. Příliš nízká nebo naopak příliš vysoká půdní vlhkost výrazně negativně ovlivňuje vyklíčení semen smrku ztepilého. Optimální vlhkost pro vyklíčení a následné přežívání semenáčků je 35 %. Obecně klíčivost semen je vyšší na vlhkých a teplých místech (Richard et al., 1958, sec. In Falta, 2002). V horských lesních oblastech mají významný dopad na klíčení a následný růst semenáčků difúzní světlo, srážky během roku, sněhová pokrývka a průběh teplot (Cunningham et al., 2006). Brang, (1996) došel k závěru, že semenáčkům smrku ztepilého začnou růst kořínky při půdní teplotě 2 – 4 °C. Jakmile teplota překročí 26 °C, růst se naopak zastaví (Brang, 1996).

2.4.2 Odrůstání a mortalita přirozené obnovy

Pro přirozenou obnovu jsou typické velmi vysoké počty semenáčků, s čímž je ale spojená i vysoká úmrtnost v prvních letech jejich vývoje (Zenáhlíková et al., 2011). Konkrétní počet semenáčků je ovlivněn semenným rokem. Ve smrkovém porostu se na jeden hektar může vyskytovat až desetitisíce jedinců (Jonášová, 2013). Studie prokázaly, že stromy reagují na narušení v porostu vyšší úrodou semen, čímž se zvyšuje početnost přirozené obnovy (Heurich, 2009). Bače et al., (2015) zjistili, že i když dojde k odumření stromového patra, nově rostoucí generace odráží strukturu, která byla v porostu před jeho narušením (Bače et al., 2015).

Pro odrůstání zmlazení je dostatek světla velmi významným faktorem. Příliš velký horizontální zápoj způsobuje nedostatek světla, čímž limituje odrůstání obnovy (Bače et al., 2007). Mortalitou stromového patra se horizontální zápoj sníží a naopak se zvýší dostupnost světla pro rostoucí semenáčky, což umožňuje jejich rychlejší růst (Bače et al., 2017). S lepšími světelnými podmínkami v porostu však dochází i k rozvoji podrostní vegetace, která představuje konkurenci pro semenáčky (Zenáhlíková et al., 2011). Nízká pokrývnost vegetace pozitivně ovlivňuje hustotu přirozené obnovy (Bače et al., 2011). Světelné podmínky mají pozitivní vliv i na druhovou diverzitu v porostu. S dostupností světla se druhová rozmanitost zvyšuje. Je prokázána vazba mnoha organismů na dostatečné množství světla v porostu (Hofmeister et al., 2009). Například druhová skladba lesních bylin a lišejníků je závislá na světelném režimu (Nascimbene et al., 2012). Záření, které se světlem prochází, je zdroj pro fotosyntézu a zároveň ovlivňuje i mikroklima daného stanoviště (Breshears et al., 1998). Procházka, (1998) tvrdí, že na povrch zeměkoule dopadá celkem 51 % slunečního záření. 24 % je přímé sluneční záření, 16 % záření rozptýlené od mraků a 11 % je difúzní záření rozptýlené atmosférou (Procházka, 1998).

Dalším důležitějším faktorem, který ovlivní přežití semenáčků, je jejich výška po narušení porostu. U 5 cm vysokých sazenic se roční mortalita pohybuje od 20 do 50 %, zatímco u jedinců vyšších než 50 cm je roční mortalita pod 5 %. (Macek et al., 2017). U jedinců vyšších než 10 cm mortalita s rostoucí výškou a s věkem významně klesá (Zenáhlíková et al., 2011).

Přežití dále ovlivňuje i mikrostanoviště semenáčků. Mechorosty, hrabanka, tlející dřevo a pahýly patří mezi nejvhodnější substráty, kde může přirozená obnova vyklíčit

(Bače, 2011). Rozpadající neboli tlející dřevo je velmi důležité pro přirozený vývoj v lese, jeho pozitivní vliv stoupá s nadmořskou výškou. Zároveň toto mikrostanoviště patří mezi nejzastoupenější v horských smrčínách. Odumřelá hmota, která uvolňuje živiny do půdy, vytváří vhodné podmínky pro mladé semenáčky. Tvoří jim substrát, kde mají dostatek vláhy. Zároveň chrání semenáčky před konkurencí okolní vegetace a v zimních měsících před sněhem (Svoboda, 2007). Bače et al., (2010) ve své studii tvrdí, že mrtvé dřevo má velký vliv na zotavení porostu po narušení. Odstranění tlejícího dřeva by výrazně omezilo přirozenou obnovu v těchto porostech, což by mělo vliv i na výskyt některých živočichů. Různé studie totiž prokázaly, že výskyt až 30 % organismů v lese je vázán na mrtvé dřevo (Šantrůčková et al., 2010).

Často se lze setkat s tím, že se přirozená obnova vyskytuje různě v hloučku, což může být dáno vazbou na tlející ležící kmen (Svoboda, 2007). Vlivem blízkého nahloučení semenáčků dochází na tomto mikrostanovišti k vysoké mortalitě. Jedinci malých výšek mají nedostatek světla a kvůli zastínění nedokážou odolávat vnitrodruhové konkurenci (Ulbrichová et al., 2009). Obecně platí, že vývoj malých semenáčků ovlivňuje světlo, sucho, vnitrodruhová konkurence a okolní vegetace (Vacek et Podrázský, 2003).



Obrázek 2: Semenáčci vyrůstající z tlejícího dřeva (Foto: Prokopová, 2022).

2.5 Hemisférické fotografie

Hemisférické fotografie jsou nástroj, pomocí kterého se jednoduše a přesně vyhodnotí struktura porostu a světelné podmínky v podrostu (Matějka, 2018). Jedná se tedy o metodu, která získává informace o relativních rozdílech v prostoru a čase (Danko et al., 2018).

Stromové patro určuje světelné a teplotní podmínky v podrostu. Změny v podrostu podstatně ovlivňují celý ekosystém, a především rostlinné společenstvo. Byly provedeny výzkumy, které dokazují, že celkovou pokrývnost bylinného patra silně ovlivňují světelné poměry v podrostu (Matějka, 2018). Stromové patro je možné dokumentovat pomocí hemisférických fotografií korunového patra. Tyto fotografie jsou pořízené prostřednictvím hemisférické čočky (rybí oko – „fisheye“). Následně se fotografie vyhodnocují (Fournier et Hall, 2017).

2.6 Klimatické podmínky

Z velké části pohoří Šumava patří do chladné oblasti středoevropského středohorského typu podnebí. Celkově podnebí na Šumavě má přechodný charakter mezi podnebí oceánským (přímořským) a kontinentálním (vnitrozemským). Pro toto podnebí jsou typické vysoké srážky se stejným rozložením během roku a malé roční výkyvy teplot (Anděra et al., 2003).

Průměrná teplota na Šumavě závisí na nadmořské výšce. Čím vyšší nadmořská výška, tím chladnější oblast. Zhruba v 750 m n. m. se průměrná teplota pohybuje kolem 6 °C. V nejvyšších partiích (cca 1 300 m n. m.) je průměrná teplota 3 °C. Nejchladnější měsíc v roce je leden a nejteplejší měsíc je červenec (Křivancová, 1999). Pro oblast Šumavy jsou velmi významné zimní srážky, protože se na celkovém množství ročních srážek podílejí zhruba 40 %. Trvalá sněhová pokrývka se ve vyšších polohách Šumavy vyskytuje 150 a více dní. Obecně platí, že celkové množství srážek roste s nadmořskou výškou, na každých 100 m srážky vzrůstají o 100 – 150 mm. S celozemským průměrem je vydatnost srážek na Šumavě nižší. Největší množství srážek spadne v oblasti Březník (1 552 m n. m.). V roce 1922 zde bylo zaznamenáno 2 132 mm srážek, což je považováno za jedno z nejvyšších množství srážek na Šumavě (Anděra et al., 2003). Většinu srážek přináší jihozápadní a západní proudění. Na návětrné bavorské straně dochází k zesílení padajících srážek (Procházka, 2019).

Průměrné roční srážky v oblasti Plešného jezera jsou kolem 1000 mm. Území se nachází severovýchodně od hlavního hřebene a nejvyššího vrcholu – Plechý. Vzhledem k převládajícím západním větrům je oblast na závětrné straně pohoří (ČHMÚ, 2009). Quittova klasifikace řadí okolí Plešného jezera do chladné oblasti CH7. Léto je krátké a chladné. Jaro a podzim jsou mírné. Zima je dlouhá s dlouhotrvající sněhovou pokrývkou. Oblast hřebenu kolem státních hranic a území kolem Plešného jezera patří do CH6. Rozdíl oproti CH7 spočívá v chladnějším podzimu a zimě (Quitt, 1971).

V minulých desetiletích došlo v oblasti Šumavy ke kůrovcové kalamitě, která zapříčinila odumření stromového patra horských smrčín. Lze předpokládat, že tento velkoplošný rozpad lesa bude mít vliv na některé prvky klimatu a zároveň na meteorologické charakteristiky v dané oblasti (Procházka, 2019). Po odumření dospělého porostu dochází k nárůstu půdní vlhkosti, což změní vodní bilanci a může dojít až k zamokření oblasti (Korpeř, 1991). Otevřeností porostu se mikroklima ovlivňuje zejména ohříváním půdy. Teploty v porostu jsou nižší pod uzavřeným porostem než v mezerách (Forrester et al., 2012). Sluneční teplo ohřívá hlavně koruny stromů ve výšce nad terénem, což způsobuje nižší teplotu v lese než na otevřeném stanovišti. Při průniku k zemi je vyřazující teplo výrazně utlumeno (Tesař et al., 2004). Maximální teplota půdy bývá mezi květnem a zářím. Chybí však studie, které by vyhodnotily, jak teplota půdy ovlivňuje rychlost odpařování a následně účinky na vodu, která má být dostupná pro rostliny (Breshears et al., 1998).

Na území Plešného jezera, kde proběhla kůrovcová disturbance, byly zjištěny následující změny:

1. Zvýšila se průměrná denní teplota vzduchu (ve 2 m nad zemí) o 0,5 °C.
2. Průměrné denní teploty půdy a vzduchu se průměrně zvýšily o 0,7 – 1,2 °C.
3. Přísun vody do půdy se zvýšil o 20 %, ale naopak v nadmořských výškách od 1 122 – 1 334 m se přísun vody snížil o 17 %.
4. Vlhkost půdy byla v průměru o 5 % vyšší.
5. Relativní vlhkost vzduchu byla na narušených plochách o zhruba 4 % nižší než pod živými stromy (Kopáček, 2020).

Tesař et al., 2004 tvrdí, že holina má vyrovnanější teploty než mrtvý les. V 5 cm porostu je mrtvý les méně teplotně stabilizován než holina, ale naopak mrtvý les má

vyrovnanější odtokový režim. Mrtvý les má rovněž vyrovnanější odtok než naprosto zdravý les. (Tesař et al., 2004).

V České republice je potvrzen trend rychlého oteplování. Jsou vytvořeny globální modely oteplení, které předpokládají, že do konce 21. století se oteplí o 2 – 3 °C při výrazném omezení emisí. Předpokládá se, že v nejvyšších horských oblastech se bude oteplovat rychleji než v nížinách. V lesních porostech se sníží vlhkost půdy, zvýší se výskyt sucha, sníží se hladina podzemní vody a sníží se i hladina povrchových toků (Stejskal, 2012).

3. Metodika

3.1 Charakteristika lokality

Zkoumané plochy se nacházejí v povodí Plešného jezera. Plochy slouží k trvalému monitoringu vývoje vegetace a dynamiky živé a mrtvé biomasy ke zkoumání geochemického systému lesa a jezerní vody ve spolupráci Fakulty lesnické a dřevařské ČZU v Praze s prof. Kopáčkem BC AV a dalšími kolegy z JČU v Českých Budějovicích.

Lokace ploch je v horských oblastech na jihozápadě České republiky (v NP Šumava). Šumava je geologicky velmi staré pohoří, z tohoto důvodu jsou její vrcholky již zaoblené (Kindlmann, 2012). Zkoumané plochy patří do Trojmezenské hornatiny, subprovincie Plešská hornatina. Trojmezenská hornatina je druhý největší geomorfologický celek Šumavy. Nachází se zde i nejvyšší vrchol Šumavy na české straně – Plechý (1 378 m. n. m.). Nadmořská výška Plešného jezera je 1090 m n. m. a jezero, které je ledovcového původu, se nachází v masivu vrcholu Plechý (Anděra et al., 2003). Nad Plešným jezerem dominuje kolmá žulová stěna, která je 260 m vysoká (Maršálková et Fořt, 2020). Jelikož se všechny výzkumné plochy nacházejí přímo v karu Plešného jezera, jejich nadmořská výška přesahuje 1000 m n. m. (Anděra et al., 2003), konkrétně jsou v rozmezí 1 090 – 1 368 m n. m. Plešné jezero leží na souřadnicích 48° 47' N, 13° 52' E. Povodí Plešného jezera má rozlohu 67 ha (včetně Plešného jezera 7,6 ha). (Janský et al., 2005). Povodí Plešného jezera představuje oblast s vzácnými středoevropskými lokalitami s minimálními antropogenními vlivy (Vrba et al., 2003). Zájmové území včetně Plešného jezera patří do povodí Vltavy a vodní toky jsou odváděny Jezerním potokem, který pramení u vrcholu Plechý (Anděra et al., 2003).

Na Šumavě se vyskytují především tyto hlavní půdní typy: litozemě, rankery, gleje, stagnogleje, kambisoly, podzoly, fluvizemě a organozemě. Velkou část podloží tvoří kyselé substráty. Ve výškách nad 1200 m. n. m. se vyskytují výhradně podzoly, které jsou hodně skeletovité. Na podzoly navazují kryptozoly, které jsou také hodně skeletovité a vyskytují se v nadmořských výškách kolem 1000 m. n. m. Podloží povodí Plešného jezera je tvořeno slídovými břidlicemi a granity (Tomášek, 1996). Dominuje zde nevyvinutá tenká organicky bohatá půda. Podzol pokrývá 29 % a kambizem 27 %

povodí. Holé skály pokrývají 5 % plochy. Plochy se nacházejí v 7. a 8. vegetačním stupni (Kopáček et al., 2002).

V karu Plešného jezera v současnosti probíhá intenzivní zmlazení. Dominuje zde smrk ztepilý (*Picea abies*) a příměs mu tvoří jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Bylinné patro tvoří především brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*). Dále se v karu Plešného jezera vyskytuje například: metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) a kaprad' rozložená (*Dryopteris dilatata*) apod. (Matějka, 2011).

3.2 Historie zájmového území

Nejspodnější vrstva ze dna Plešného jezera pochází z doby před 13 000 př. n. l., kdy zhruba na Šumavě roztál ledovec (Šantrůčková et al., 2010). Ledovec, který byl až jeden kilometr široký, vyhloubil kar a navršil 30 – 40 vysokou morénu. Tající ledovec následně zaplnil prohlubeň (Maršálková et Fořt, 2020). Pylový diagram prokázal, že v době preboreálu (před asi 10 000 lety) došlo k proměně vegetace. Tundrová krajina se začala postupně zalesňovat (Šantrůčková et al., 2010). Území nebylo pravděpodobně významně ovlivněno člověkem až do novověku. Významný zásah do jezera nastal mezi lety 1789 – 1791, kdy probíhala stavba Schwarzenberského plavebního kanálu. Byla vystavěna 2,5 m vysoká hráz a utěsnila se čelní moréna. Výsledkem těchto zásahů byla regulace odtoku vody z jezera, aby byl kanál splavný (Maršálková et Fořt, 2020).

Mezi lety 1870 – 2000 se vlivem acidifikace, která je zapříčiněna tzv. kyselými dešti, ochudily v povodí Plešného jezera lesní půdy o živiny. Obsah vápníku v půdě klesl o 55 % a obsah hořčíku dokonce až o 70 %, v jezeře rovněž významně poklesla biodiverzita (Oulehle et al., 2018).

V lesních porostech v povodí Plešného jezera probíhal rozpad stromového patra postupně mezi lety 2004 – 2010. V roce 2003 byl klimaticky extrémní rok, který ovlivnil část rozpadu stromového patra. V lednu 2007 zasáhl oblast orkán Kyrill, který umožnil zvýšený výskyt lýkožrouta smrkového a došlo k rozpadu zbytku stromového patra (Oulehle et al., 2018). Po rozpadu stromového patra docházelo k intenzivnímu zmlazení smrku ztepilého (Matějka, 2011). Odumřelo 93 % smrku ztepilého a celé území Plešného jezera bylo ponecháno přirozenému vývoji (Kopáček et al., 2020).

3.3 Sběr dat

Sběr dat probíhal na území povodí Plešného jezera v září roku 2019. V karu bylo vytyčeno v roce 2014 celkem 41 výzkumných ploch, které jsou kruhovitého tvaru o výměře 500 m², tedy o poloměru 12,62 m. Střed ploch, tvořený železným kolíkem, byl nalezen pomocí GPS navigace, s případným dohledáním pomocí detektoru kovu. Místa, kde byly plochy vytyčeny, byly počítačem vygenerovány v roce 2014 náhodně, uvnitř buněk pravidelné čtvercové sítě. Na povodí Plešného jezera byla vytvořena imaginární čtvercová síť o velikosti 50x50 m. V této velké síti byly vytvořeny vnitřní čtverce o velikosti 30x30 m a v nich náhodně vygenerovaný bod plochy.

3.3.1 Přirozené zmlazení

Zmlazení bylo rozděleno podle své aktuální výšky do deseti výškových tříd (viz. tabulka č.1). Výška se určovala pomocí laťového výškoměru a počty všech jedinců v dané výškové třídě se zapisovaly do zápisových archů, které byly následně převedeny do elektronické podoby v programu Excel.

Tabulka 1: Rozdělení do výškových tříd

Označení výškové třídy	Rozmezí výškové třídy
r1	do 0,5 m
r2	0,5 – 1,3 m
r3	1,3 – 2 m
r4	2 – 2,5 m
r5	2,5 – 3 m
r6	3 – 3,5 m
r7	3,5 – 4 m
r8	4 – 4,5 m
r9	4,5 – 5 m
r10	>5 m

3.3.2 Sběr dendrometrických veličin

U jedinců, kteří svojí výškou překonali hranici pěti metrů a jejichž průměr byl větší než 7 cm, se pomocí obvodového měřidla změřila tloušťka kmene ve výčetní tloušťce 1,3 m nad zemí (DBH), zároveň se určil i druh dřeviny. Tyto veličiny poté sloužily k vyhodnocení druhového složení a spočtení biomasy v povodí Plešného jezera. Všechny údaje byly zaznamenány do papírových archů, které byly převedeny do elektronické podoby v programu Excel.

3.3.3 Hemisférické fotografie

Přímo uprostřed zkušné plochy se s fotoaparátém Canon EOS 1300D s objektivem typu rybí oko („fisheye“) pořídily vždy tři fotografie směrem do korunového zápoje s úhlem záběru 180 °C. Hemisférické fotografie porostu byly pořízeny ve výšce 1,3 m. K odměření dané výšky byl použit stativ.

3.4 Vyhodnocování výsledků

3.4.1 Druhové složení

K vyhodnocení a k porovnání dat byly poskytnuty data z roku 2014. Dostupná data byla zpracována v tabulkovém procesoru Excel. Vzhledem k tomu, že se na plochách vyskytovaly nízké počty druhů dřevin, tak nebylo provedeno statistické vyhodnocení druhového složení. Výsledné počty byly převedeny na hektarové zastoupení.

3.4.2 Přirozené zmlazení

Data z terénu byla přepsána do tabulkového procesoru Excel. V tomto programu byla zpracována data jednotlivých výškových tříd dle druhu dřeviny. Tyto třídy se mohly následně porovnat v jednotlivých grafech.

Lineární regresní závislost četnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce a sklonu jednotlivých ploch byla vyhodnocena ve statistickém programu Statistica, kdy výstupem byl index determinace a p-hodnota. Jakmile byla p-hodnota větší než hodnota 0,05, tak závislost nebyla potvrzena.

3.4.3 Rozdělení dřevin s průměrem větší než 7 cm do tloušťkových tříd

Průměry stromů neboli DBH byly pro lepší přehlednost rozděleny do následujících celkem 26 tříd po hodnotách 19:

Tabulka 2: Rozdělení průměrů do jednotlivých tříd

70-89	324-342
90-109	343-362
110-128	363-381
129-148	382-401
149-167	402-420
168-187	421-440
188-206	441-459
207-226	460-479
227-245	480-498
246-265	499-518
266-284	519-537
285-304	538-557
305-323	558-576

Rozdělení do výše uvedených tříd bylo provedeno pomocí statistické metody. Nejdříve se určily x_{\max} a x_{\min} , neboli maximální a minimální hodnoty v souboru. Následně bylo vypočítáno variační rozpětí $V = x_{\max} - x_{\min}$. Poté byl použit vzorec pro stanovení počtu tříd:

$$k = [10 \log (n)], \text{ kdy } n = \text{počet jedinců}$$

Šířka jednotlivých tříd se spočítala podle vzorce:

$$h = V / k$$

Interval první třídy se stanovil jako $x_{\min} + h$ a pokračovalo se až do hodnoty x_{\max} . Následně se dále v této práci pracovalo s takto stanovenými třídami (Kladivo, 2013).

3.4.4 Objem biomasy

Podle alometrických rovnic Wirtha, (2004) pro stromy a podle Pajtíka et al., (2017) pro zmlazení byly spočteny hodnoty biomasy pro jednotlivé složky jedinců (jehličí, větve, suché větve, kmen, kořeny).

U jednotlivých kategorií byla vypočtena směrodatná odchylka a variační koeficient. Směrodatnou odchylku lze charakterizovat jako druhou odmocninu z rozptylu a určuje míru rozptylu hodnot sledovaného znaku x_i kolem průměru.

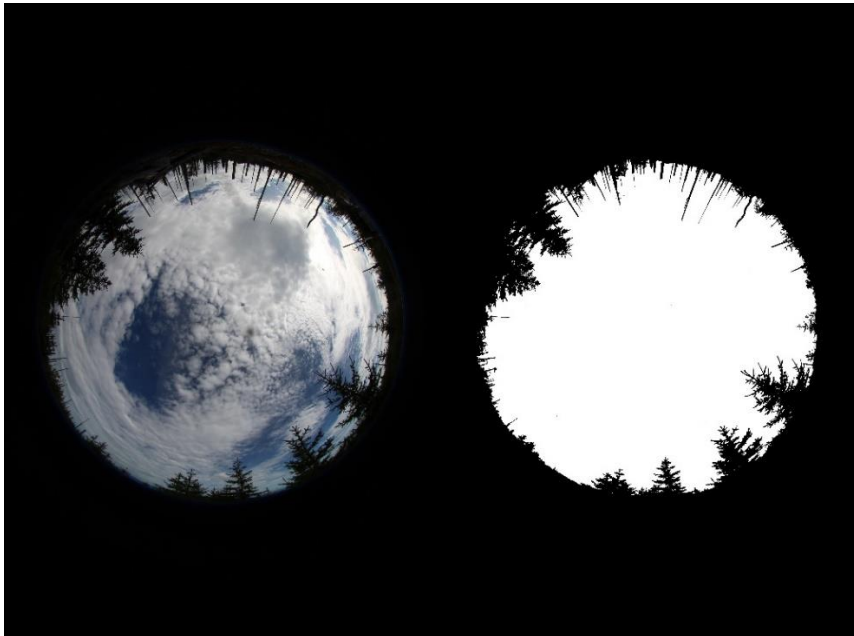
$$s = \sqrt{s^2} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^k (x_i - \bar{x})^2}{n}}$$

Variační koeficient je definován jako poměr směrodatné odchylky a aritmetického průměru. Jedná se o relativní míru variability. Po vynásobení variačního koeficientu 100 byla získána výsledná hodnota v procentech.

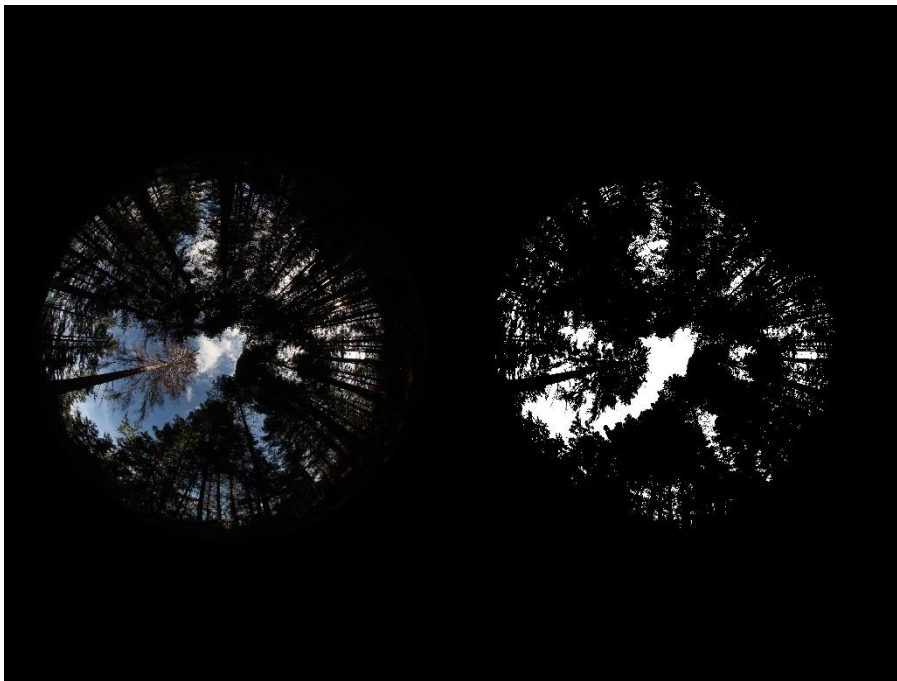
$$v = \frac{s}{\bar{x}} 100 [\%] \text{ (Kladivo, 2013)}$$

3.4.3 Hemisférické fotografie

Hemisférické fotografie z terénu byly z SD karty přendány do počítače a rozříděny podle jednotlivých zkusných ploch. Z každé plochy byla ze třech fotografií vybraná jedna, se kterou se následně dál pracovalo. V rastrovém grafickém editoru GIMP 2.10.14 bylo prováděno prahování daných hemisférických fotografií. Prahování fotografií je převedení na černé a bílé pixely. Černý pixel představuje vegetaci na snímku a bílý pixel oblohu. Pro vyhodnocení hemisférických fotografií jsou velmi důležité podmínky, za kterých byly snímky pořízeny. Nejlepšími světelnými podmínkami je jednotně zatažená obloha. Naopak je nevhodné vytvářet snímky za jasného počasí, kdy sluníčko nasvítí souše a kmene stromů a tyto části se musí v editoru ztmavit, jinak by byly výsledky zkresleny.

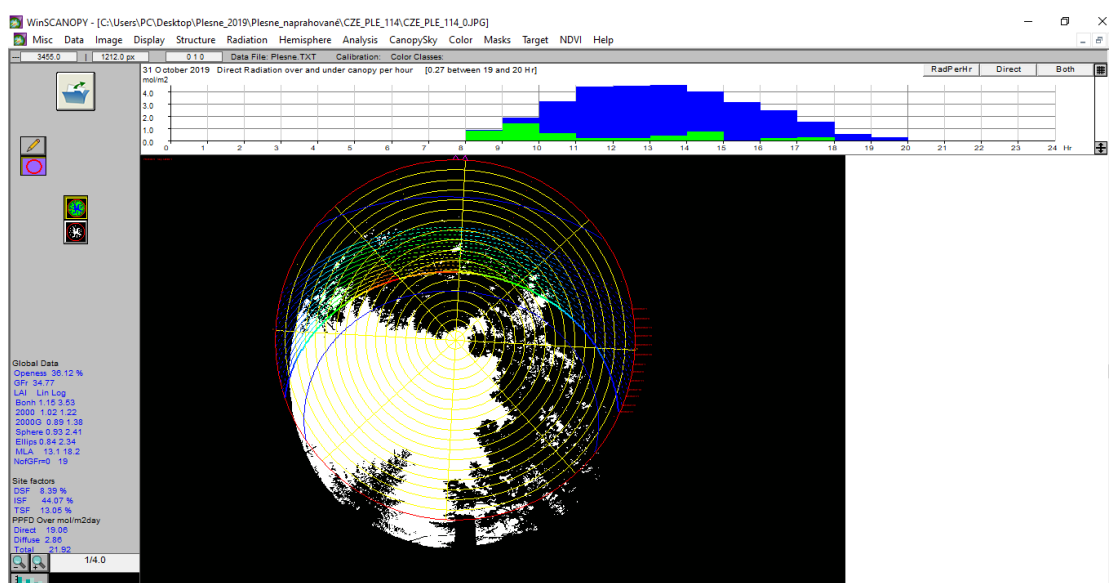


Obrázek 3: Plocha 102 - Vlevo hemisférická fotografie z terénu, vpravo naprahovaná hemisférická fotografie. Plocha, kde je otevřené stanoviště se soušemi a s přirozenou obnovou. (Zdroj: vlastní zpracování)



Obrázek 4: Plocha 154 - Vlevo hemisférická fotografie z terénu, vpravo naprahovaná hemisférická fotografie. Jedna z mála ploch, kde je zachováno stromové patro. (Zdroj: vlastní zpracování)

Vyhodnocení hemisférických fotografií proběhlo v digitálním obrazovém analyzátoru WinSCANOPY. Z výsledného výstupu z programu byla použita hodnota aspect (orientace plochy) a celkové množství dopadajícího světla na plochu (PPFDTotalOverPar), kdy tato hodnota byla uvedena v měrných jednotkách MJ/m²/den. U těchto hodnot byla zjišťována lineární závislost dopadu celkového množství světla na sklonu jednotlivých ploch v programu Statistica, kdy výstupem byl index determinace a p-hodnota. Jakmile byla p-hodnota větší než hodnota 0,05, tak závislost byla zamítnuta. V programu Statistica byla taktéž statisticky vyhodnocena lineární závislost zmlazení v roce 2019 a rozdíl biomasy (mezi lety 2019 a 2014) na dopadu celkového množství světla (MJ/m²/den).



Obrázek 5: Ukázka procesu vyhodnocování hemisférických fotografií v programu WinSCANOPY.

4. Výsledky

4.1 Druhové složení

Tabulka 3: Druhové složení zmlazení v roce 2014.

Druh dřeviny	Počet jedinců	Zastoupení (%)	Hektarové počty (ks/ha)
smrk ztepilý	7 897	82,96	3 158,8
jeřáb ptačí	1 536	16,14	614,4
bříza bělokorá	55	0,58	22
jedle bělokorá	11	0,12	4,4
modřín opadavý	4	0,04	1,6
buk lesní	16	0,17	6,4
Součet	9 519	100	-

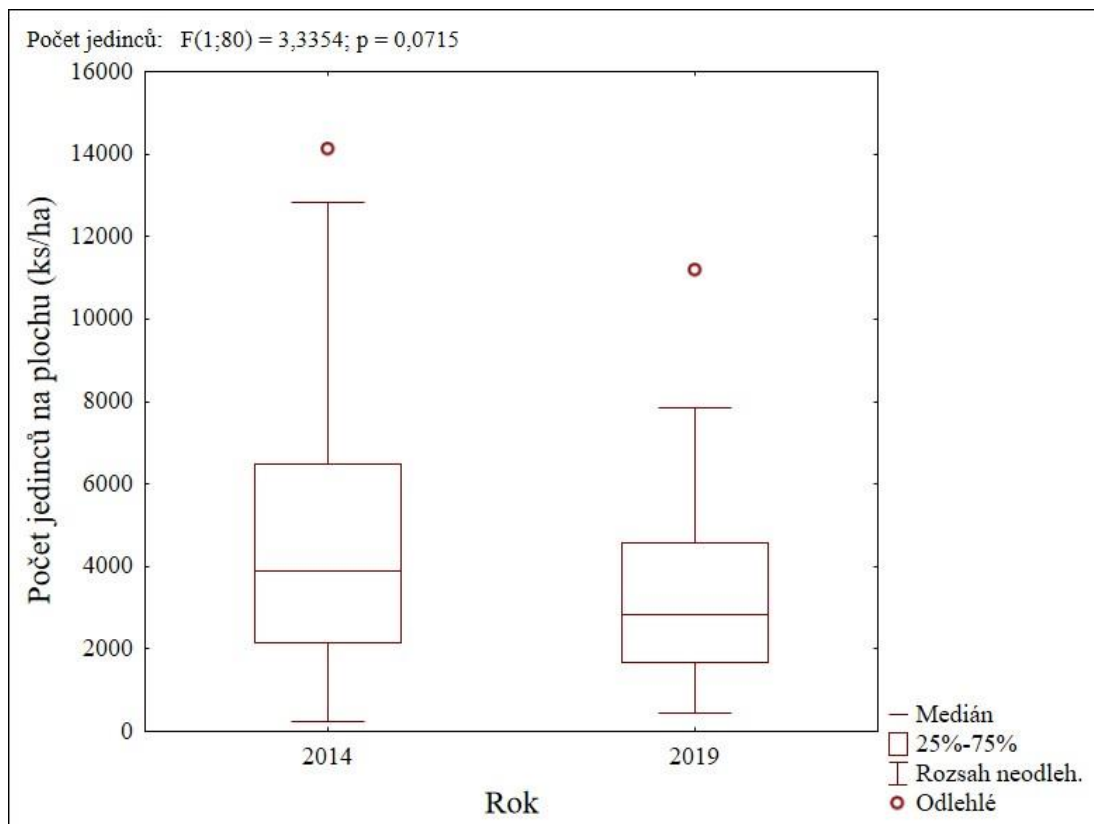
V přirozeném zmlazení, do pěti metrů výšky jedinců, převažoval v roce 2014 smrk ztepilý. Zastoupení smrku ztepilého bylo nižší než u dřevin s průměrem větším než 7 cm, konkrétně se jednalo o 82,96 %. V příměsi se zde vyskytoval jeřáb ptačí s 16,14% zastoupením. Druhovou skladbu doplňovali jedinci břízy bělokoré, jedle bělokoré, modřínu opadavého a buku lesního. Jejich zastoupení nepřesahovalo 1 %. Celkem bylo na plochách v roce 2014 evidováno 9 519 jedinců, na jeden hektar se na plochách vyskytovalo 3 158,8 ks smrku ztepilého a 614,4 ks jeřábu ptačího.

Tabulka 4: Druhové složení zmlazení v roce 2019.

Druh dřeviny	Počet jedinců	Zastoupení (%)	Hektarové počty (ks/ha)
smrk ztepilý	5 661	78,89	2 264,4
jeřáb ptačí	1 436	20,01	574,4
bříza bělokorá	66	0,92	26,4
jedle bělokorá	1	0,01	0,4
modřín opadavý	4	0,06	1,6
buk lesní	6	0,08	2,4
borovice lesní	1	0,01	0,4
topol osika	1	0,01	0,4
Součet	7 176	100	-

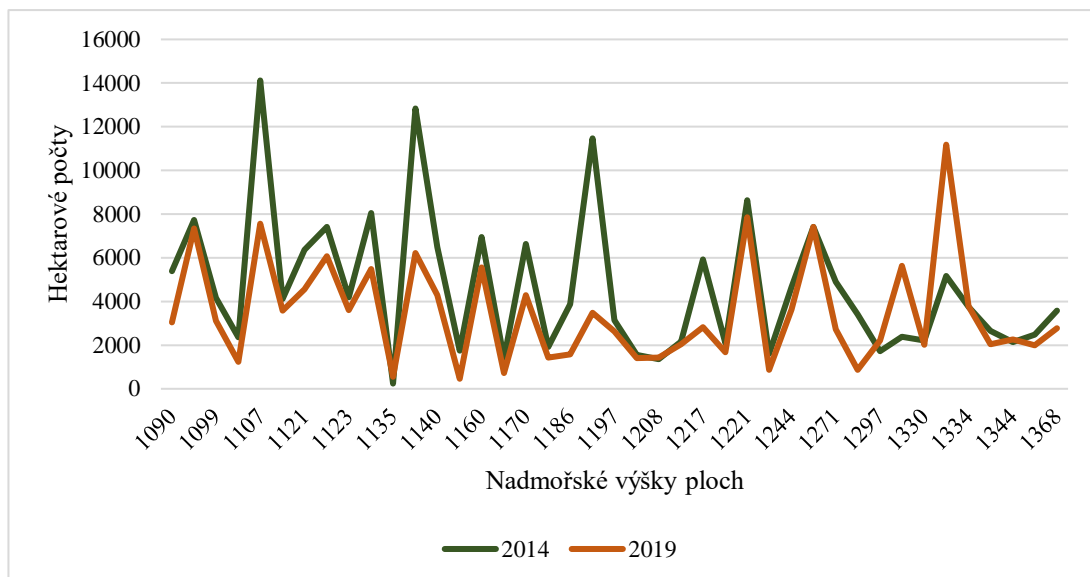
V roce 2019 bylo zaznamenáno 7 176 jedinců a 2 870,4 ks/ha. Celkový počet jedinců během pěti let klesl o 2 343 jedinců. Zastoupení smrku ztepilého je 78,9 % a jeřábu ptačího 20 %. V druhové skladbě se zde vyskytovali i jedinci břízy bělokoré, jedle bělokoré, modřínu opadavého, buku lesního, borovice lesní, topolu osika. Opět zastoupení těchto dřevin nepřesáhlo 1 %. Po porovnání tabulek č.3, č.4, č.5 a č.6 lze

soudit, že u jedinců do pěti metrů výšky je četnost jedinců daleko vyšší, dokonce v řádech tisíců. S přibývajícím výškou a s odrůstáním přirozené obnovy se četnost jedinců snižuje. Zároveň u zmlazení do pěti metrů výšky je rozmanitější druhové složení, ale i tak je patrné, že smrk na plochách dominuje.



Graf 1: Krabicový graf, kde je porovnána početnost jedinců na všech plochách (ks/ha) v letech 2014 a 2019. Graf znázorňuje první a třetí kvartil, odlehlé hodnoty označené kolečkem, medián a rozsah hodnot včetně maxima a minima hektarových počtů pro oba roky.

Průměr hustoty zmlazení v roce 2014 ze všech 41 ploch bylo 4 643 ks/ha (směrodatná odchylka 3 160). V roce 2019 došlo k poklesu průměrné hustoty zmlazení na 3 500,5 ks/ha. Zároveň poklesla i směrodatná odchylka na hodnotu 2 388.



Graf 2: Porovnání hektarových počtů zmlazení mezi lety 2014 a 2019.

Graf č. 2 znázorňuje hektarové počty přirozeného zmlazení vzhledem k nadmořské výšce. Z grafu je patrné, jak se hektarové počty během pěti let změnilo. V roce 2014 byly nejvyšší počty v nižších nadmořských výškách (především 1 107 m. n. m.). V roce 2019 převládaly nejvyšší hektarové počty ve vyšších nadmořských výškách (přes 1 300 m. n. m.).

Tabulka 5: Druhové složení dřevin (s průměrem větší než 7 cm) v roce 2014.

Druh dřeviny	Počet jedinců	Zastoupení (%)	Hektarové počty (ks/ha)
smrk ztepilý	492	93,54	196,8
jeřáb ptačí	29	5,51	11,6
jedle bělokorá	3	0,57	1,2
buk lesní	2	0,38	0,8
Součet	526	100	-

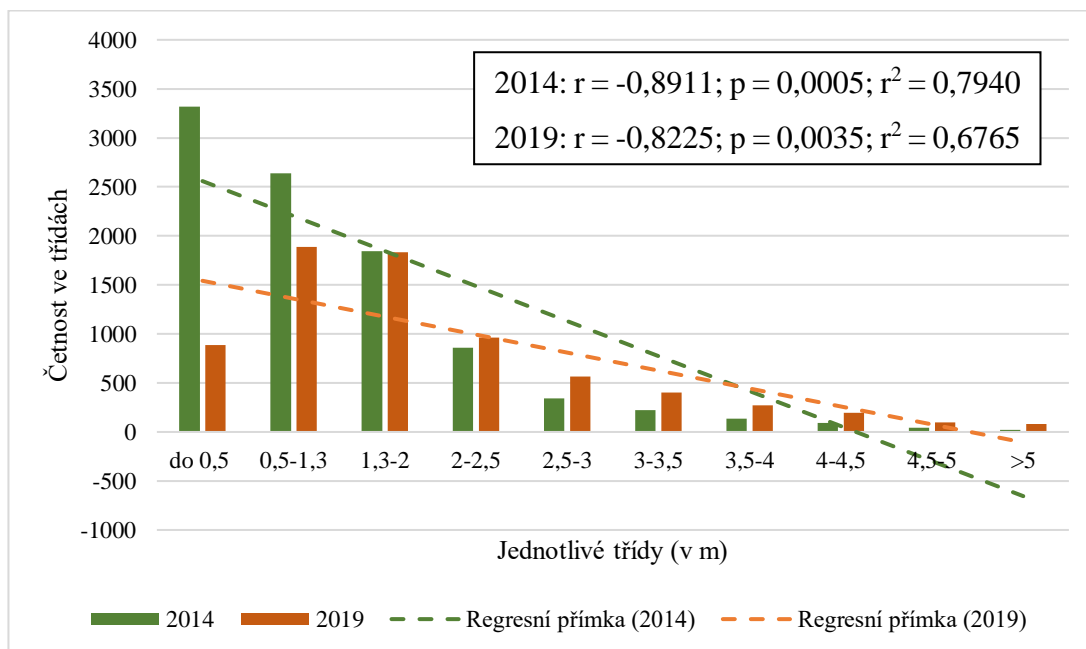
V druhovém složení v roce 2014 výrazně převažoval smrk ztepilý (*Picea abies*), který vykazoval zastoupení více než 93 %. Přimíšenou dřevinu mu s 5 % tvořil jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Na plochách se také objevili jedinci jedle bělokoré (*Abies alba*) a buku lesního (*Fagus sylvatica*), jejichž zastoupení nepřesáhlo hranici 1 %. Celkově se na plochách vyskytovalo 526 jedinců, v přepočtu na hektarové počty se na jeden hektar v zájmovém území vyskytovalo 210 jedinců.

Tabulka 6: Druhové složení dřevin (s průměrem větší než 7 cm) v roce 2019.

Druh dřeviny	Počet jedinců	Zastoupení (%)	Hektarové počty (ks/ha)
smrk ztepilý	797	93,22	318,8
jeřáb ptačí	44	5,15	17,6
jedle bělokorá	5	0,58	2
buk lesní	7	0,82	2,8
bříza bělokorá	2	0,23	0,8
Součet	855	100	-

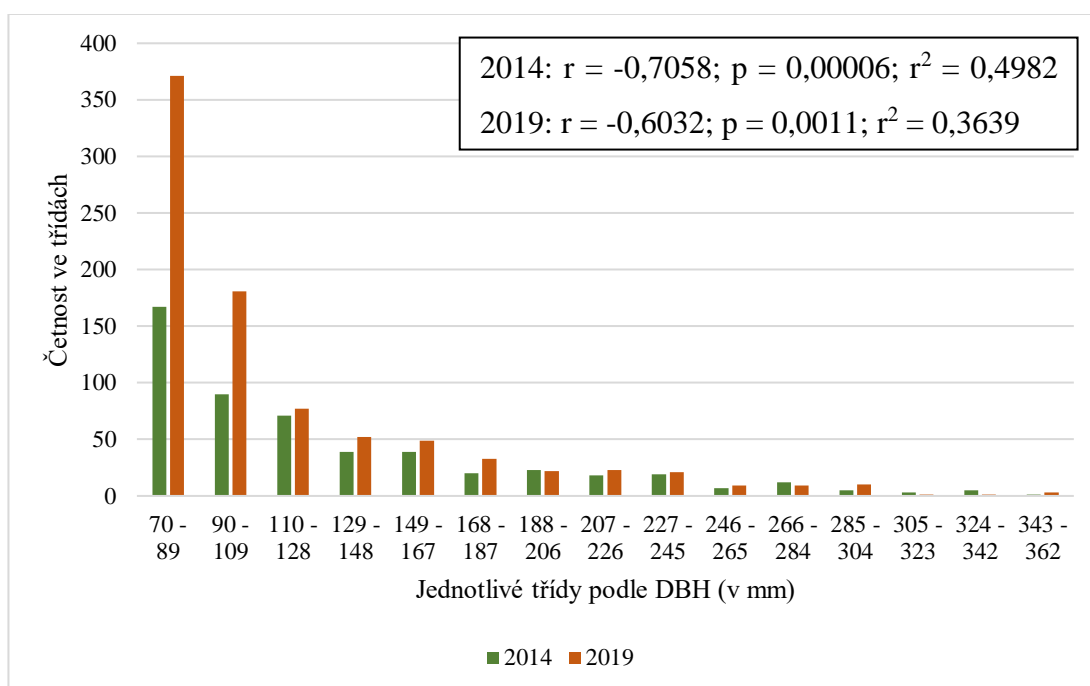
V roce 2019 v druhovém složení rovněž převažoval smrk ztepilý. Jeho zastoupení přesahovalo 93 %, zastoupení jeřábu ptačího bylo větší než 5 %. Na plochách se také objevili jedinci buku lesního, jedle bělokoré a břízy bělokoré. Zastoupení těchto dřevin opět nepřekročilo 1 %, jednalo se o ojedinělé jedince. Celkový počet jedinců byl oproti roku 2014 navýšen o 329 jedinců na celkový počet 855 jedinců. Zvýšily se rovněž hektarové počty na 342 ks/ha. Z tabulky č. 3 a z tabulky č. 4 je zřejmé, že s přibývajícím věkem od disturbance se počty jedinců přesahujících pět metrů, zvyšují.

4.2 Výškové a tloušťkové třídy



Graf 3: Početnost v jednotlivých výškových třídách u zmlazení do 5 m výšky.

Z grafu č. 3 vyplývá, že zmlazení dřevin v roce 2014 bylo nejvíce výrazné ve výškových třídách do 2,5 m výšky, poté začala početnost zmlazení výrazně klesat. Naopak nejvíce konstantní byla výšková třída 1,3 – 2 m. Největší početnost byla evidována ve třídě do 0,5 m výšky, konkrétně se v roce 2014 jednalo o 3 320 jedinců. V roce 2019 byla největší početnost (1 889 jedinců) evidována ve druhé výškové třídě (0,5 – 1,3 m). To byl rozdíl proti roku 2014, kdy byla největší početnost evidována v první výškové třídě. S přibývajícím výškou početnost ve třídách klesala, což potvrzují i regresní přímky v grafu. Ze statistických hodnot vyplývá, že v roce 2014 ze 79,4 % početnost jedinců závisela na jejich výšce (p-hodnota = 0,0005). V roce 2019 byla p-hodnota 0,0035 a závislost početnosti jedinců na jejich výšce odpovídala 67,7 %.



Graf 4: Početnost v jednotlivých tloušťkových třídách u jedinců s průměrem větší než 7 cm.

Z grafu č. 4 je patrné, že zastoupení jedinců ve třídách bylo v roce 2019 vyšší než v roce 2014, největší rozdíl byl zaznamenán v první tloušťkové třídě (70 – 89). Početnost jedinců s průměrem větším než 7 cm se s odstupem sedmi let po disturbanci zvyšovala. Rozdíl početností jedinců v letech 2014 a 2019 byl nejvýraznější v prvních třídách (zejména 70 – 89 a 90 – 109 mm), což byly zároveň nejhojněji zastoupené třídy. V grafu byla znázorněna poslední třída 343 – 362, ve vyšších třídách byl evidován maximálně jeden jedinec. S přibývajícím vyšší třídou měla početnost tříd

sestupný charakter. V roce 2014 byla p-hodnota 0,00004 a index determinace byl 0,4982. V roce 2019 p-hodnota byla 0,0011 a index determinace odpovídal hodnotě 0,3639.

4.3 Objem biomasy a prostorová variabilita

Tabulka 7: Souhrn biomasy (zmlazení i dospělé stromy) ze všech 41 ploch. Biomasa je uváděna v kilogramech.

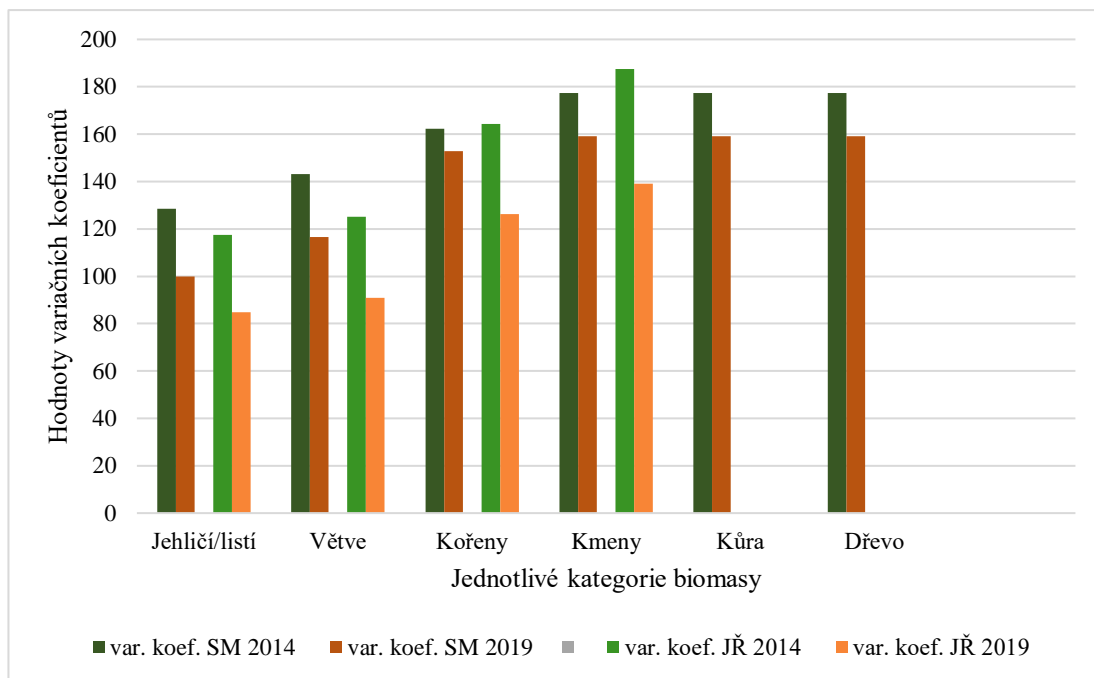
		Jehličí/listí	Větve	Kořeny	Kmeny	Kůra	Dřevo	Suma
Biomasa 2014	Smrk	6 468,8	7 383,8	11 135,9	40 225,5	5 631,6	34 593,9	105 439,5
	Jeřáb	653,6	612,6	599,6	2 015,8	-	-	3 881,6
	Celkem	7 122,4	7 996,4	11 735,4	4 2241,3	5 631,6	34 593,9	109 321,1
Biomasa 2019	Smrk	8 753,7	9 450,4	11 958,5	46 254,7	6 475,7	39 779	122 672,0
	Jeřáb	891,9	806,6	632,6	2 186,2	-	-	4 517,3
	Celkem	9 645,7	10 257	12 591,1	48 440,9	6 475,7	39 779	127 189,4

Z tabulky č. 7 lze vyčíst souhrn veškeré biomasy (v kg) nacházející se na plochách. V roce 2014 bylo na plochách celkem 109 321,1 kg biomasy, v roce 2019 hodnota stoupla na 127 189,4 kg. U smrku byly nejvyšší hodnoty u kmene, dřeva a vysoké hodnoty vykazovaly také i kořeny. U jeřábu měly vysoké hodnoty kmeny a poté asimilační orgány – listí.

Tabulka 8: Směrodatné odchyly (*s*) a variační koeficienty (*v*) rozdělené na rok 2014 a 2019 a na smrk a jeřáb (nejhojněji zastoupené dřeviny). Variační koeficient je uveden v procentech a směrodatná odchylna v kg/plochu.

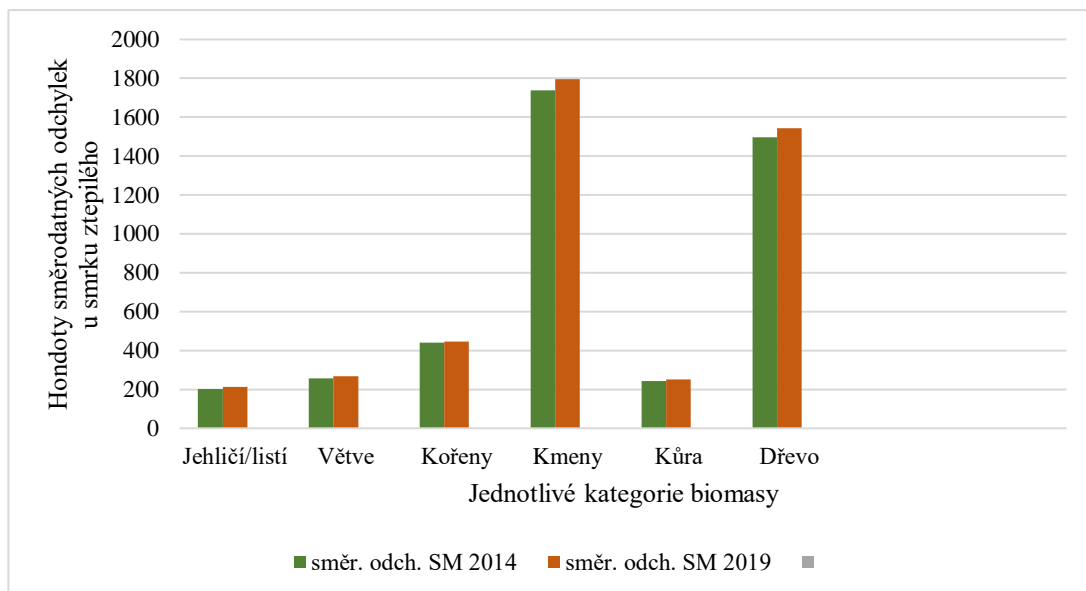
		Jehličí/listí	Větve	Kořeny	Kmeny	Kůra	Dřevo
2014	<i>s</i> smrk	202,8	257,7	440,6	1 739,2	243,5	1 495,7
	<i>s</i> jeřáb	18,7	18,7	24,0	92,1	-	-
	<i>v</i> smrk	128,6	143,1	162,2	177,3	177,3	177,3
	<i>v</i> jeřáb	117,4	125,2	164,4	187,4	-	-
2019	<i>s</i> smrk	213,3	268,7	446	1 795,8	251,4	1 544,4
	<i>s</i> jeřáb	18,5	17,9	19,5	74,1	-	-
	<i>v</i> smrk	99,9	116,6	152,9	159,2	159,2	159,2
	<i>v</i> jeřáb	84,9	91,0	126,2	139,0	-	-

Tabulka č. 8 znázorňuje směrodatné odchyly a variační koeficienty smrku a jeřábu v roce 2014 a 2019. Z výsledných hodnot je patrné, že variační koeficienty během pěti let klesají. Předpokládá se, že začnou klesat i hodnoty směrodatné odchyly, nelze však předurčit kdy k tomuto faktu dojde. Na základě těchto výsledků lze tvrdit, že heterogenita je velká, ale nadále se pravděpodobně zvyšovat nebude.



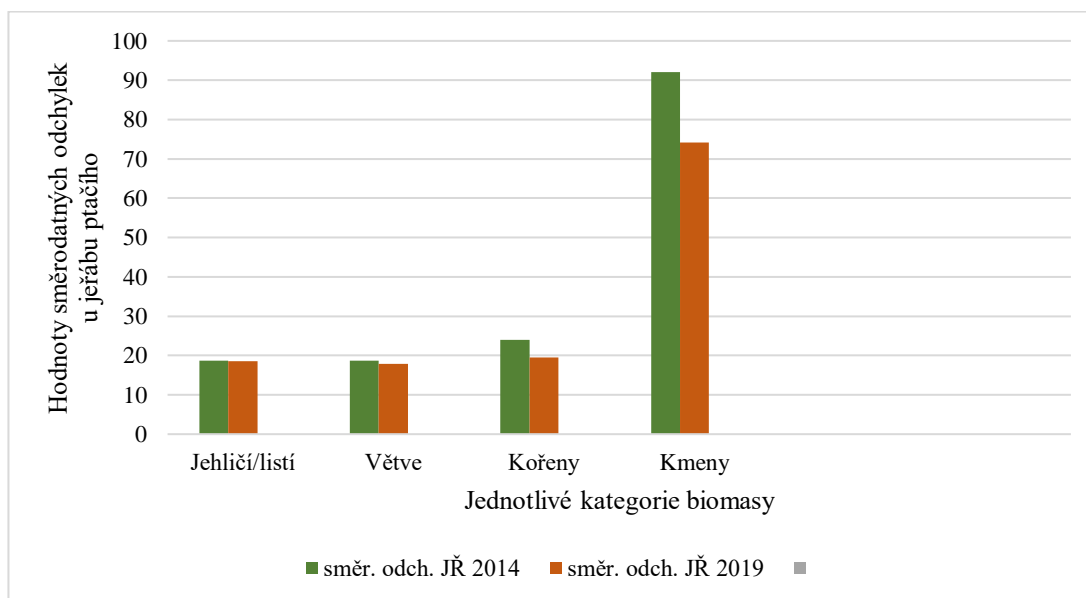
Graf 5: Hodnoty variačních koeficientů v jednotlivých kategoriích pro smrk ztepilý a jeřáb ptačí v letech 2014 a 2019.

Graf č. 5 znázorňuje variační koeficienty pro jednotlivé kategorie biomasy (jehličí/listí, větve, kořeny, kmeny a pro smrk i kůra a dřevo) smrku ztepilého a jeřábu ptačího v roce 2014 a 2019. Z výsledků vyplývá, že prostorová variabilita přírůstu biomasy dřevin mezi lety 2014 a 2019 klesla, pokud ji vyjádříme relativně pomocí variačního koeficientu.



Graf 6: Hodnoty směrodatných odchylek (kg/plochy) v jednotlivých kategoriích pro smrk ztepilý v letech 2014 a 2019.

Z grafu č. 6 lze vyčíst směrodatné odchylky pro smrk ztepilý v jednotlivých kategoriích v letech 2014 a 2019. Z výsledků vyplývá, že prostorová variabilita přírůstu biomasy smrku mezi lety 2014 a 2019 vzrostla, pokud ji vyjádříme pomocí směrodatné odchylky.



Graf 7: Hodnoty směrodatných odchylek (kg/plochy) v jednotlivých kategoriích pro jeřáb ptačí v letech 2014 a 2019.

Graf č. 7 znázorňuje směrodatné odchylky pro jeřáb ptačí v letech 2014 a 2019 pro jednotlivé kategorie. Z výsledků vyplývá, že prostorová variabilita přírůstu

biomasy jeřábu mezi lety 2014 a 2019 klesla, pokud ji vyjádříme pomocí směrodatné odchylky.

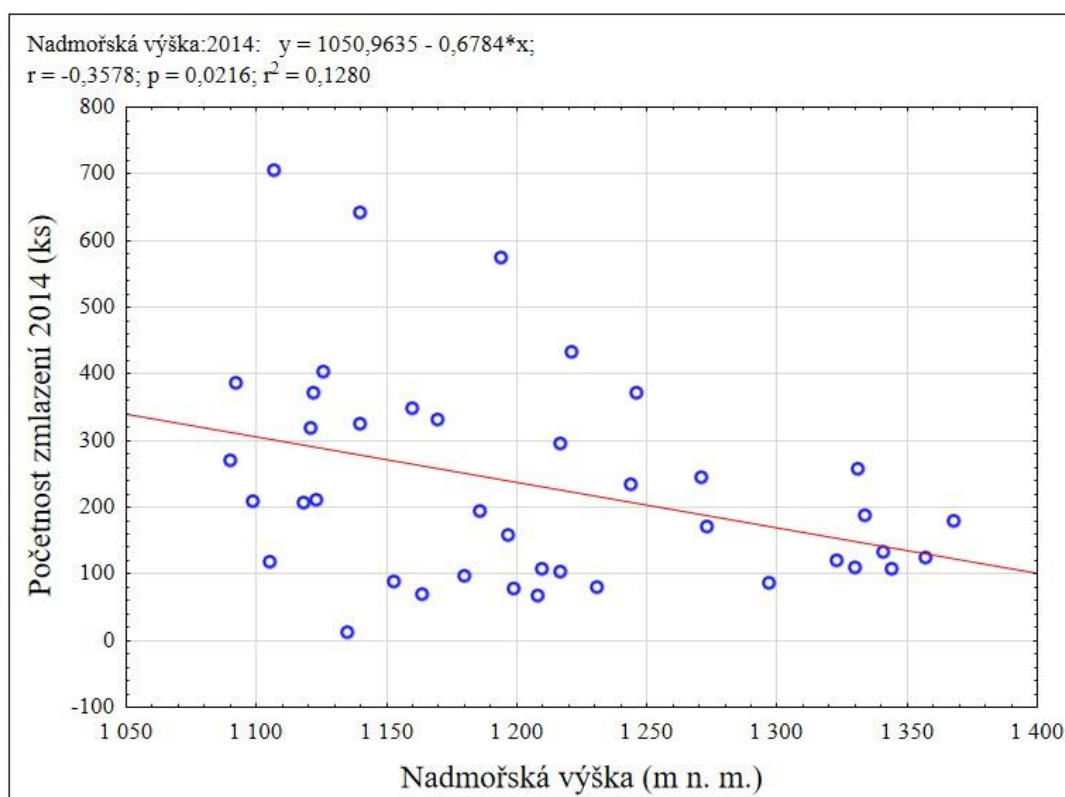
4.4 Závislost početnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce a sklonu plochy

Pro statistické vyhodnocení závislosti početnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce sklonu ploch byla stanovena hladina významnosti $\alpha = 0,05$, což znamená, že výsledek mohl být určen s 95% pravděpodobností.

Hypotézy byly stanoveny:

H0: Početnost přirozeného zmlazení nezávisí na nadmořské výšce (sklonu) plochy.

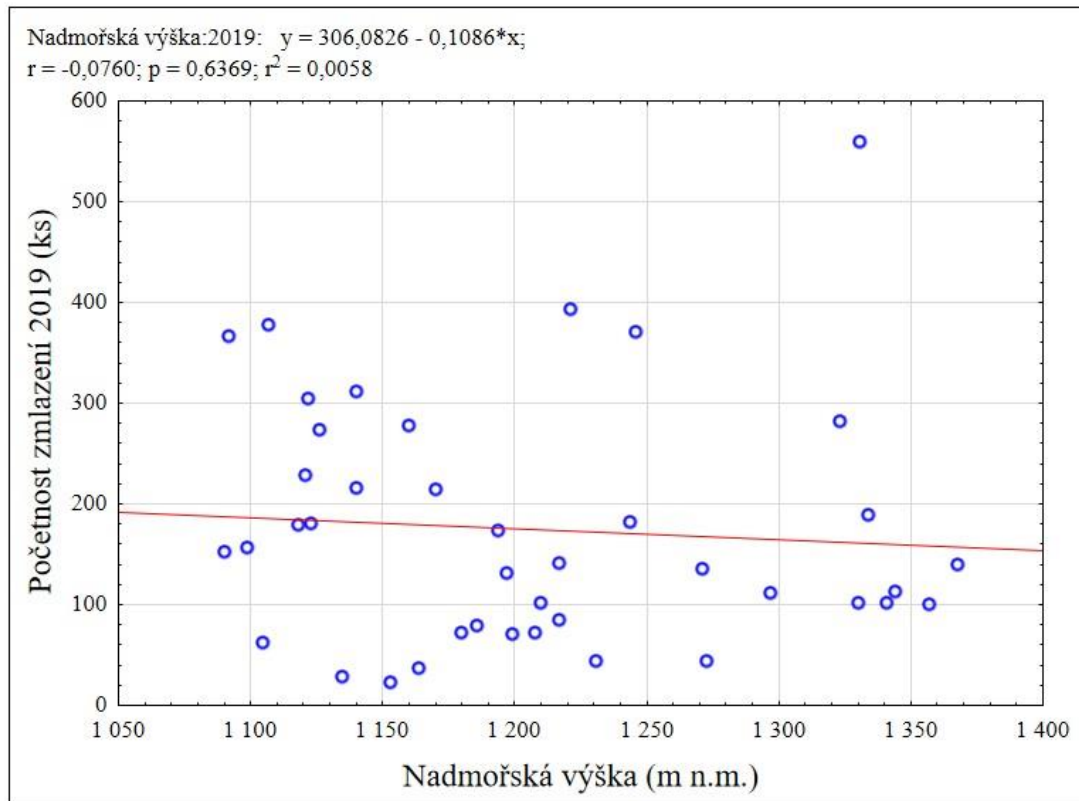
H1: Početnost přirozeného zmlazení závisí na nadmořské výšce (sklonu) plochy.



Graf 8: Lineární závislost početnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce na jednotlivých plochách v roce 2014.

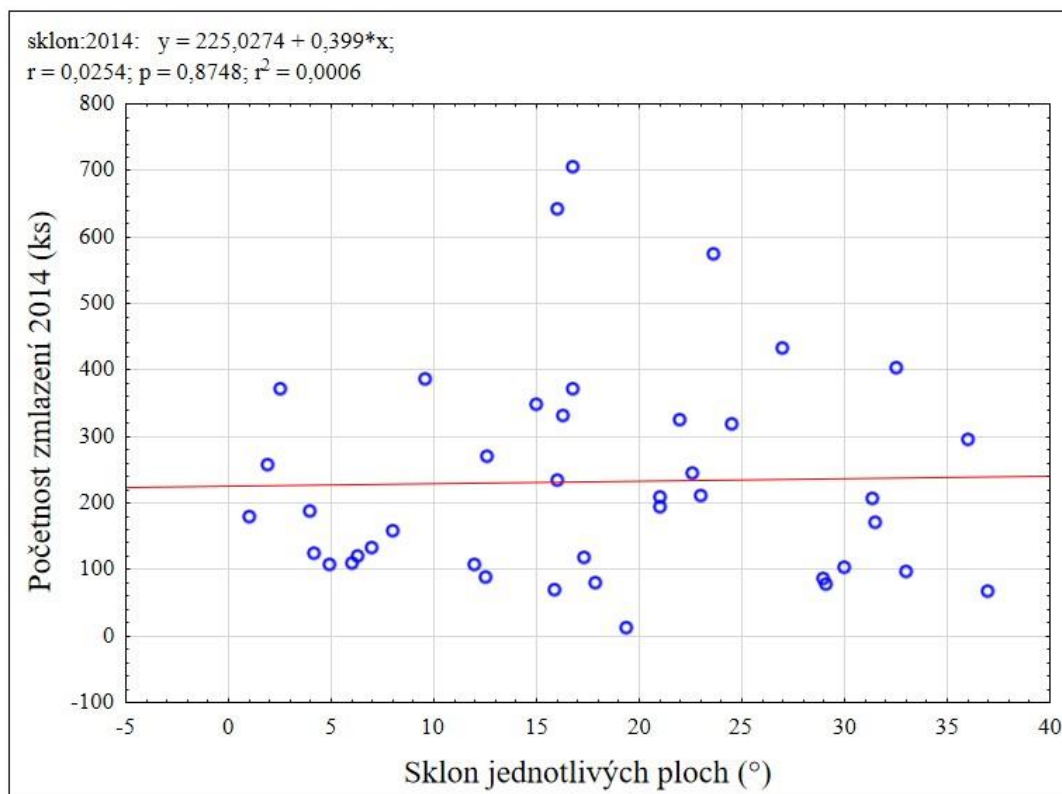
Graf č. 8 znázorňuje závislost početnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce ploch. Lineární regresní funkce zjistila index determinace 0,1280. Na hladině

významnosti $\alpha = 0,05$ s 95% pravděpodobností lze určit, že v roce 2014 početnost jedinců na plochách závisí na nadmořské výšce právě z 12,8 % (p-hodnota = 0,0216).



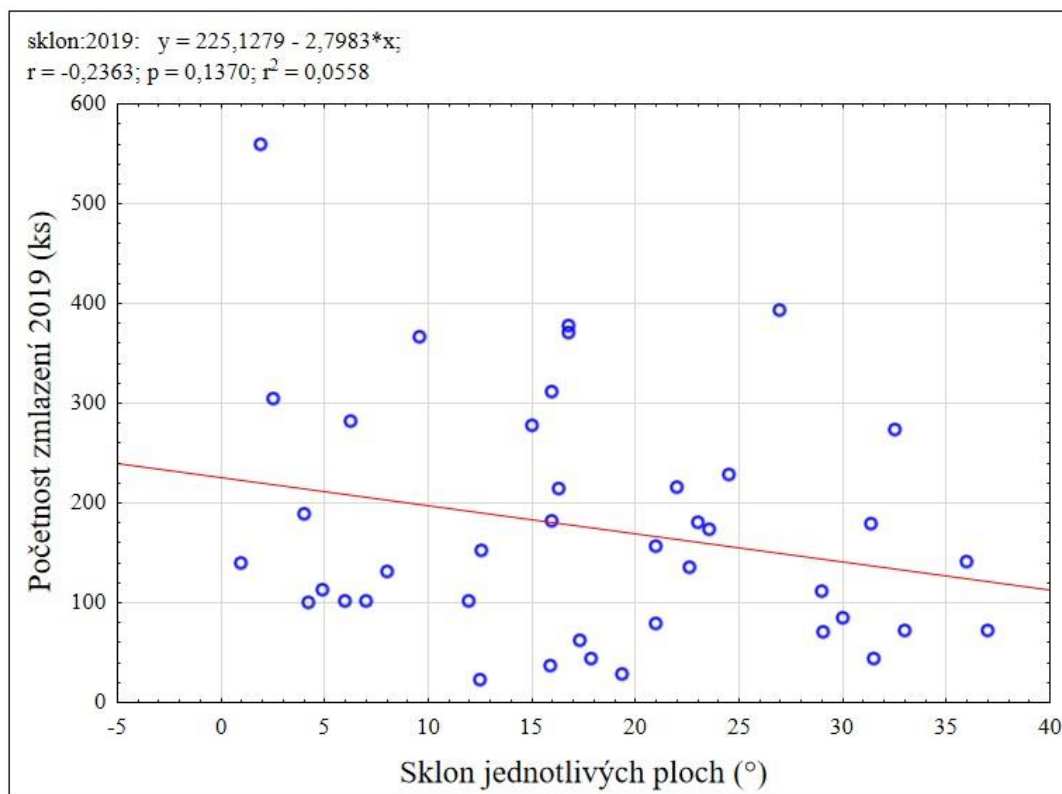
Graf 9: Lineární závislost početnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce na jednotlivých plochách v roce 2019.

Graf č. 9 navazuje na graf č. 5 a znázorňuje závislost početnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce jednotlivých ploch v roce 2019. S využitím lineární regresní funkce bylo zjištěno, že na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ s 95% pravděpodobností v roce 2019 nebyla prokázána závislost četnosti přirozeného zmlazení na nadmořské výšce (p-hodnota = 0,6369).



Graf 10: Lineární závislost početnosti přirozeného zmlazení na sklonu jednotlivých ploch v roce 2014.

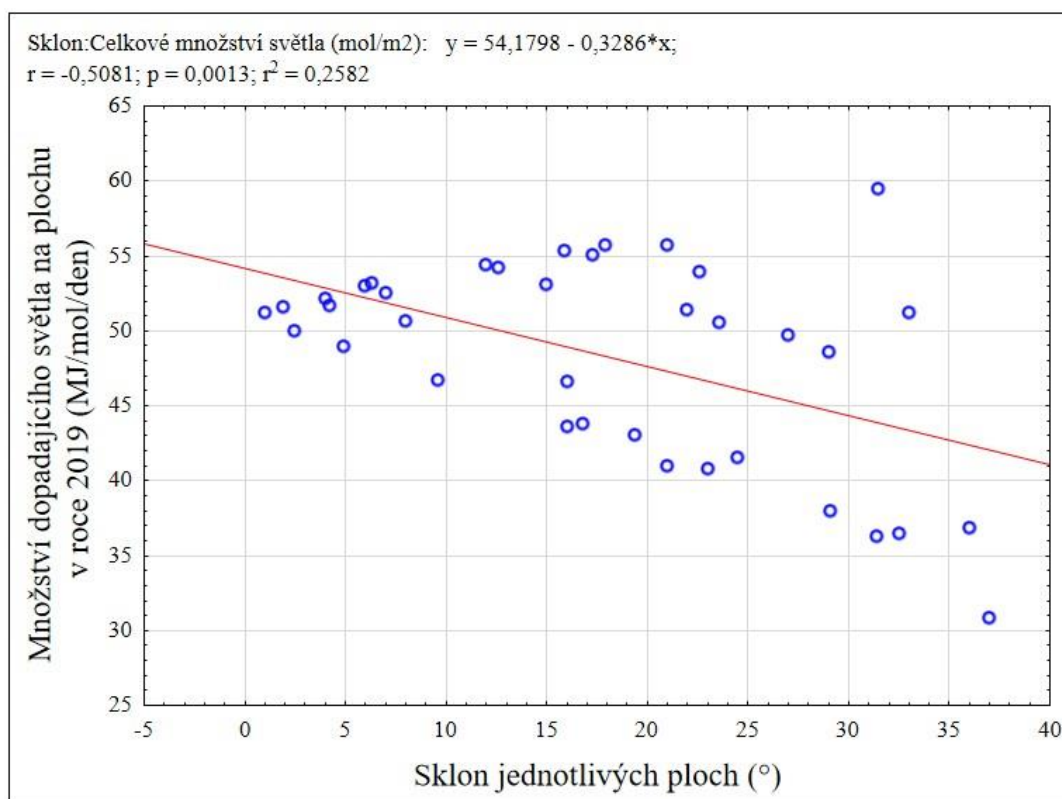
Graf č. 10 znázorňuje lineární závislost početnosti přirozeného zmlazení na sklonu zájmových ploch. Ze statistického vyhodnocení vyplývá, že p -hodnota = 0,8748 a tak nebyla prokázána závislost mezi těmito proměnnými. Na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ s 95% pravděpodobností lze určit, že v roce 2014 početnost jedinců na plochách nezávisí na sklonu plochy.



Graf 11: Lineární závislost početnosti přirozeného zmlazení na sklonu jednotlivých ploch v roce 2019.

Graf č. 11 obdobně jako graf č. 10 znázorňuje lineární závislost početnosti přirozeného zmlazení na sklonu zájmových ploch, tentokrát v roce 2019. Ze statistického vyhodnocení vyplývá, že p -hodnota = 0,1370 a tak ani v tomto roce nebyla prokázána závislost mezi těmito proměnnými. Na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ s 95% pravděpodobností lze určit, že v roce 2019 početnost jedinců na plochách nezávisí na sklonu plochy.

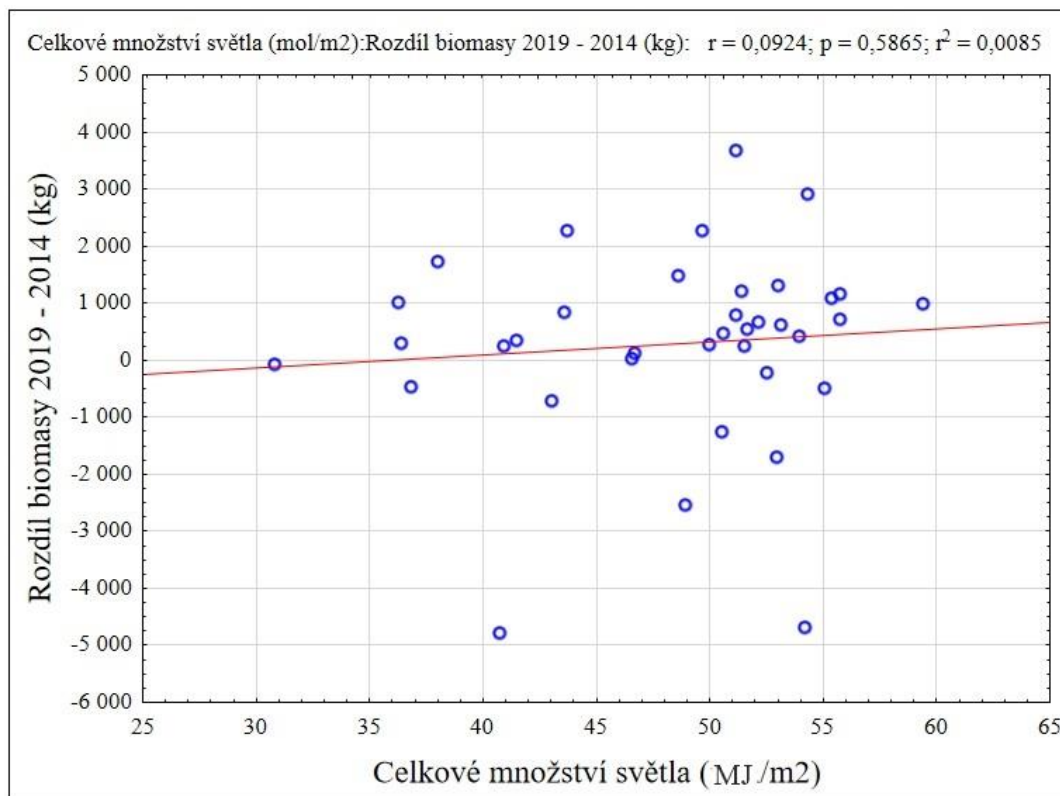
4.5 Celkové množství světla dopadající na plochy



Graf 12: Lineární závislost dopadu celkového množství světla (MJ/m²/den) na sklonu jednotlivých ploch.

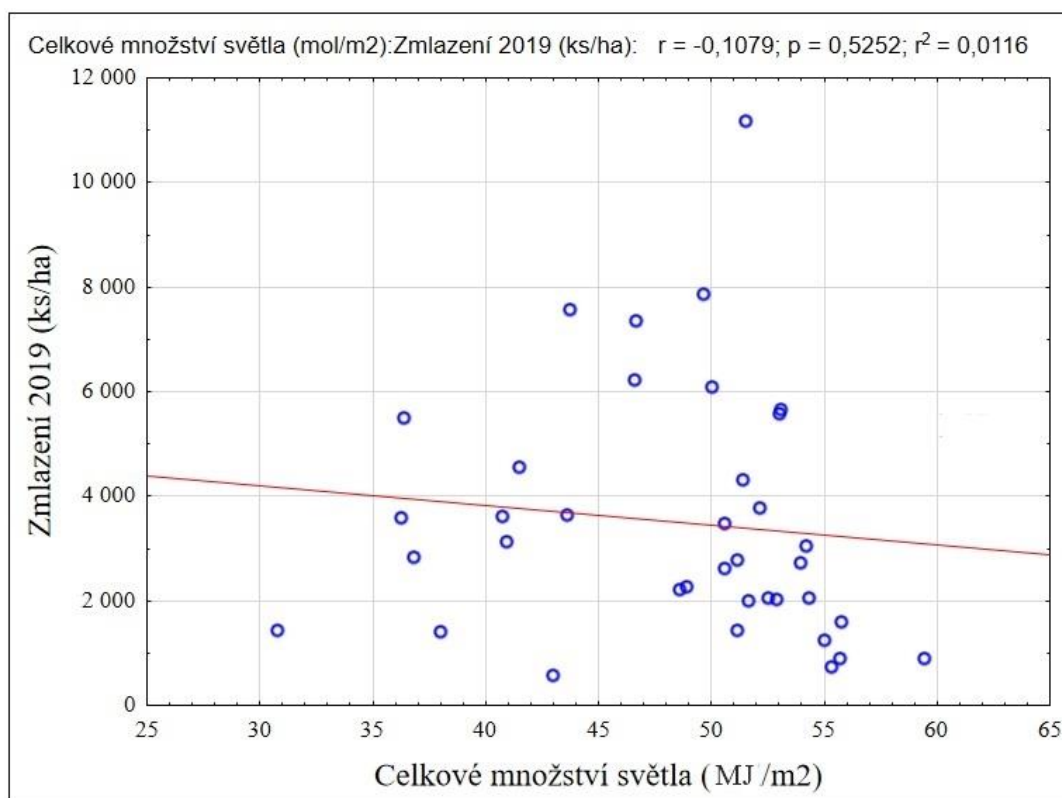
Z grafu č. 12 lze vyčíst lineární regresní závislost dopadu celkového množství světla (MJ/m²/den) na sklonu jednotlivých zkoumaných ploch. Ze statistického vyhodnocení vyplývá, že závislost byla prokázána (p-hodnota = 0,0013). Na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ s 95% pravděpodobností určit, že hodnota celkového dopadu světla závisí na sklonu plochy z 25,8 %.

4.5 Závislost zmlazení v roce 2019 a rozdíl biomasy (mezi lety 2019 a 2014) na dopadu celkového množství světla ($\text{MJ}/\text{m}^2/\text{den}$)



Graf 13: Lineární závislost rozdílu biomasy 2019 – 2014 (kg) na množství dopadajícího světla na plochu v roce 2019 ($\text{MJ}/\text{m}^2/\text{den}$).

Graf č. 13 znázorňuje lineární regresní závislost rozdílu biomasy mezi lety 2019 a 2014 v kilogramech na dopadu celkového množství světla ($\text{MJ}/\text{m}^2/\text{den}$). Z vyhodnocení vyplývá, že na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ s 95% pravděpodobností závislost nebyla prokázána (p -hodnota = 0,5865).



Graf 14: Lineární závislost přirozeného zmlazení 2019 (ks/ha) na množství dopadajícího světla na plochu v roce 2019 (MJ/m²/den).

Graf č. 14 popisuje lineární závislost přirozeného zmlazení v roce 2019 (ks/ha) na dopadu celkového množství světla (MJ/m²/den). Ze statistických hodnot vyplývá, že na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ s 95% pravděpodobností závislost nebyla prokázána (p -hodnota = 0,5252). Závislost přirozeného zmlazení závisí z 98,84 % na jiných faktorech než na dopadu celkového množství světla (MJ/m²/den).

5. Diskuze

5.1 Druhové složení v povodí Plešného jezera

Hlavní dominující dřevinou na plochách byl smrk ztepilý, který vykazoval v přirozeném zmlazení zastoupení větší než 78 % a mezi stromy o průměru větší než 7 cm překročilo zastoupení hranici 93 %. Významného podílu dosahoval také jeřáb ptačí, kdy v zmlazení do 5 m bylo zastoupení přes 16 % a u stromů větších 5 m a s průměrem nad 7 cm bylo zastoupení přes 5 %. Ostatní dřeviny nepřekročily zastoupení nad 1 %. Ze zjištěných výsledků vyplývá, že nově vznikající porost má rozmanitější druhové složení oproti odumřelému porostu, kde byl silně dominantní smrk. Čížková et al., (2020) ve svém výzkumu zjistili, že početnost přirozeného zmlazení smrku ztepilého roste s rostoucím zastoupením smrku ve stromovém patře (Čížková et al., 2020).

Zajímavé je poměrně velké procentuální zastoupení jeřábu, jelikož v horských smrčínách není jeřáb dominantní dřevinou. Pozoruhodné je také jen minimální zastoupení buku lesního, které netvoří ani 1 %, přičemž předpokládané druhové zastoupení jeřábu ptačího v 8. vegetačním stupni Šumavy je alespoň 4 % (Kupka, 1999).

Na většině ploch se vyskytovalo dostatečné množství obnovy a lze soudit, že po disturbanci se druhová skladba dřevin v povodí Plešného jezera nezmění. I když je zmlazení do pěti metrů výšky druhově rozmanité, tak je patrné, že smrk bude na plochách dominovat. Jeřáb ptačí je pionýrská krátkověká dřevina, která nedokáže v pozdějším věku odolávat konkurenci smrku (Havira, 2017). Zároveň výzkum, který provedli Čížková et al., (2020) zjistil, že nejvíce poškozenou dřevinou od zvěře s více než polovinou poškozených jedinců, je právě jeřáb ptačí (Čížková et al., 2020). Ostatní dřeviny mají jen zanedbatelné procento zastoupení a budoucí druhovou strukturu neovlivní. Na plochách, které byly narušeny vichřicí se vyskytuje více dobře šířících pionýrských dřevin (např. vrba a bříza). Byla pro ně vytvořena vhodná mikrostaniště s dostatkem světla (Fischer et al., 2002).

5.2 Hustota přirozeného zmlazení

Početnost přirozené obnovy byla v povodí Plešného jezera značně variabilní, hektarové počty se na plochách pohybovaly v rozmezí (240 – 14 120 ks/ha). Z vysokých hektarových počtů na některých plochách lze soudit, že jedinci přirozené obnovy jsou mnohdy nahloučeni. Značně variabilní množství přirozeného zmlazení zjistili i Štícha et al., (2013), kteří prováděli výzkum také na území NP Šumava. Domnívají se, že na plochách bude v budoucnu struktura horských klimaxových smrčín (mezernatý zápoj a hloučkovitá struktura) (Štícha et al., 2013). Svoboda et al., (2010) tvrdí, že typická hloučkovitá struktura pro horské smrčiny se odvíjí od relativně otevřeného zápoje a vhodného substrátu (Svoboda et al., 2010).

Vhodné stanoviště je například tlející dřevo, kterého je vlivem odumření stromového patra v povodí Plešného jezera dostatek. V mnoha výzkumech byla zjištěna závislost přirozené obnovy na různé mikrostaviště, zejména na tlející dřevo (Ulbrichová et al., 2009, Jonášová et Prach, 2004). Bače et al., (2012) zjistili, že variabilita hustoty semenáčků se nachází i na samotném tlejícím dřevě. Rozdílná hustota může být ovlivněna například průměrem ležícího kmene, velikostí plochy docházející ke kontaktu se zemí, pokrytí ostatní vegetací a podobně (Bače et al., 2012). Nevýhodou tohoto mikrostanoviště je, že semenáčci jsou příliš nahloučeni a dochází k vysoké mortalitě. Dochází k tomu, že menší jedinci mají nedostatek světla a nedokážou odolávat vnitrodruhové konkurenci (Ulbrichová et al., 2009). Tato skutečnost by mohla vysvětlovat výsledky této práce, kdy v roce 2019 byly zjištěny menší počty přirozené obnovy než v roce 2014. Konkrétně bylo v roce 2014 zjištěno 9 519 jedinců přirozeného zmlazení a v roce 2019 počty klesly na 7 176 jedinců. Kopáček, (2019) v povodí Plešného jezera zjistil, že roky 2015 a 2016 patřily mezi nejsušší roky od roku 2008 (Kopáček, 2019). Sucho by mohlo být dalším aspektem, který má vliv na snížení početnosti přirozené obnovy.

5.3 Heterogenita přirozeného zmlazení

Z výsledků této práce vyplývá, že krátce po disturbanci došlo poměrně rychle ke vzniku dostatečného množství přirozené obnovy. Vysoká prostorová heterogenita po disturbanci je způsobená velkou variabilitou početnosti přirozené obnovy. Dostatečné množství a různorodost přirozené obnovy vypovídají o tom, že v novém porostu bude

vysoká heterogenita a zároveň odrostlí jedinci budou rozrůžňovat strukturu v porostu (Havira, 2017). Heterogenita v povodí Plešného jezera je vysoká a v nadcházejících letech se pravděpodobně již zvyšovat nebude. Zjištěné variační koeficienty veškeré biomasy (přirozené zmlazení i stromy s průměrem větším než 7 cm) během pěti let klesají a je v předpokladu, že začnou postupně klesat i směrodatné odchylky a porost se bude vyrovnávat. Stromové patro (více než 90 % smrků) odumřelo v povodí Plešného jezera mezi lety 2004 a 2008 (Kopáček, 2019). Po odumření mateřského porostu byla přirozená obnova v různých fázích svého vývoje. V horských smrčinách se vyskytuje horizontální neuspořádanost přispívající k celkové strukturální heterogenitě ploch (Svoboda et al., 2010). Nejvyšší početnost přirozeného zmlazení se nacházelo v prvních výškových třídách a zároveň i v prvních tloušťkových třídách byla zjištěna největší početnost stromů s průměrem nad 7 cm. Jedná se o klasický lineárně klesající průběh, kdy s vyšší třídou početnost přirozeného zmlazení klesá. K podobným výsledkům ve svém výzkumu dospěli například i Čížková et al., (2020). Ze zjištěných výsledků vyplývá, že po disturbanci se dokáže obnovit bohatě strukturovaný les s přirozenými procesy.

5.3 Vliv nadmořské výšky a sklonu na přirozené zmlazení

Podle Schweiger et Sterba, (1997) hustota a výška přirozeného zmlazení u smrku ztepilého závisí na nadmořské výšce, typu okolní vegetace a hustotě daného porostu (Schweiger et Sterba, 1997). Klopčic et al., (2009) tvrdí, že nadmořská výška, orientace a heterogenita porostu má vliv třeba na větrné kalamity, polomy způsobené sněhem a na hmyzí kalamity. Z výsledků této práce vyplývá, že nadmořská výška má v roce 2014 na přirozené zmlazení vliv z 12,8 % (p-hodnota = 0,0216). Znamená to, že na přirozené zmlazení mají z 87,2 % vliv jiné aspekty než nadmořská výška. V roce 2019 závislost nebyla prokázána téměř žádná (p-hodnota = 0,6369). Pro prokázání těchto výsledků by bylo vhodné v následujících letech statistické vyhodnocení zopakovat. Vorčák et al., (2006) ve svém výzkumu v Oravských Beskydách (Babia Hora) zjistili, že s rostoucí nadmořskou výškou je vyšší shlukování přirozeného zmlazení. Vliv nadmořské výšky byl však potvrzen až od 1 461 m n.m. Vzhledem k nižší nadmořské výšce v povodí Plešného jezera je možné, že z toho důvodu nebyla závislost přirozeného zmlazení na nadmořské výšce prokázána (Vorčák et al., 2006). Z výsledků výzkumu, který provedli Holeksa et al., (2007) lze soudit, že v masivu

Zadná Poľana v Západných Karpatech nebyla také zjištěna souvislost mezi nadmořskou výškou a hustotou porostu. Zjistili, že v nižších nadmořských výškách docházelo více k prostorové pravidelnosti. Naopak s rostoucí nadmořskou výškou docházelo ke shlukování přirozené obnovy obdobně jako zjistil Vorčák et al., (2006) (Holeksa et al., 2007).

5.4 Dopadající záření do porostu jako klimatický ukazatel

Canham et al., (1990) tvrdí, že jakmile jsou v porostu větší mezery, tak celkové množství záření je výraznější než u malých mezer v porostu. Na větších mezerách jsou periody větší a kontrastnější a tím spíše ovlivní teplotní podmínky a klimatické podmínky na stanovišti. Zároveň Hofmeister et al., (2009) tvrdí, že celkové záření má vliv i na diverzitu (Hofmeister et al., 2009).

Pro odrůstající zmlazení je světlo velmi významným faktorem. Jakmile je horizontální zápoj stromového patra příliš velký, způsobuje nedostatek světla, čímž limituje odrůstání obnovy. Horizontální zápoj 29 % je stále dost velký na to, aby negativně ovlivňoval odrůstání přirozené obnovy (Bače et al., 2007). Po odumření horního stromového patra vlivem zvýšení světelných podmínek dochází ke zrychlení výškového přírůstu přirozené obnovy smrku ztepilého (Jonášová et Prach, 2004).

V této práci byla zjištěna závislost dopadu celkového množství světla ($\text{MJ}/\text{m}^2/\text{den}$) na sklonu jednotlivých zkoumaných ploch (p -hodnota = 0,0013). Tato závislost byla určena z 25,8 %. Zároveň v průběhu zpracování výsledků práce byla prokázána závislost sklonu a orientace na celkovém množství dopadajícího světla (p -hodnota = 0,00075), přičemž větší podíl na závislosti má sklon. V této práci nebyla prokázána závislost rozdílu biomasy (2019 – 2014) a přirozeného zmlazení v roce 2019 na dopadu celkového množství světla (p -hodnota = 0,5865, p -hodnota = 0,5252). Pro potvrzení těchto výsledků by bylo vhodné ve výzkumu nadále pokračovat, jelikož zhruba deset let po disturbanci je v lesní dynamice malý úsek a variabilita zmlazení se bude i nadále vyvíjet. Během sběru dat v roce 2019 došlo k tomu, že ze všech živých stromů (stromy s průměrem větším než 7 cm) bylo nalezeno jen 60 %. Mohlo dojít k chybě při terénním šetření, kdy nebyl u měřené plochy určen totožný střed zkusné plochy jako v roce 2014. Při vyhodnocování dat byl tento fakt zjištěn a kvůli tomu

vycházely u některých ploch rozdíly biomasy mezi lety 2019 a 2014 v záporných hodnotách a tím mohou být výsledky zkresleny.

Courbaud et al., (2003) ve svém výzkumu tvrdí, že dynamika lesa a přirozené zmlazení by mělo být necitlivější na změny ozáření na úrovni země, které bylo největší na jižní straně expozice. Zároveň zjistili, že dopad radiace nebyl ovlivněn sklonem a expozicí plochy. Zajímavá je také informace, že kvůli hloučkovité struktuře horských smrčín se do půdy dostane jen 23 % dopadajícího záření (Courbaud et al., 2003). Mnohé výzkumy prokázaly, že pokud dojde k odumření nebo o vytěžení stromového patra, tak sluneční záření je na otevřeném stanovišti asi 5–11krát vyšší než ve zdravém lese a zároveň jsou i vyšší denní teploty (Radler et al., 2010).

6. Závěr

Cílem této práce bylo potvrdit, zda se prostorová variabilita přírůstu biomasy během prvních let po disturbanci zvyšuje v důsledku rozdílů ve zpoždění procesu obnovy lesa. Byly zkoumány různé aspekty, jako je druhové složení, hektarové počty, výškové třídy u zmlazení, tloušťkové třídy u dřevin s průměrem větším než 7 cm, biomasa na plochách, závislost nadmořské výšky a sklonu na početnosti zmlazení a také i dopadající světlo na plochy, jenž má zásadní vliv na mikroklima.

Z výsledků vyplývá, že v povodí Plešného jezera se nachází dostatečné množství odrostlé přirozené obnovy a vysoká heterogenita. Nově vznikající porost po disturbanci má vlivem otevřeného zápoje druhově rozmanitější složení než odumřelé stromové patro, ale i přesto se druhové složení v povodí Plešného jezera nezmění a bude zde dominovat smrk ztepilý. Největší početnost zmlazení byla zaznamenána v prvních výškových třídách, poté s přibývajícím výškou početnost ve třídách výrazně klesala. Obdobně tomu bylo i u tloušťkových tříd stromů s průměrem větší než 7 cm, kdy početnost ve třídách měla opět sestupný charakter. Variační koeficienty během pěti zkoumaných let klesají a je v předpokladu, že začnou klesat i hodnoty směrodatné odchylky. Na základě těchto hodnot lze určit, že heterogenita je vysoká a prostorová variabilita vzrostla, pokud byla vyjádřena pomocí směrodatné odchylky (absolutně). Jestliže byla prostorová variabilita vyjádřena relativně (pomocí variačního koeficientu), tak klesla.

Ze statistického vyhodnocení bylo zjištěno, že vliv nadmořské výšky na zmlazení byl zjištěn pouze v roce 2014, v roce 2019 nikoliv. Zároveň nebyla zjištěna závislost přirozeného zmlazení na sklonu ploch. Byla prokázána závislost dopadu celkového množství světla na sklonu zkusných ploch. Nebyla prokázána závislost rozdílu biomasy mezi zkoumanými lety a přirozeného zmlazení na dopadu celkového množství světla.

Předpokládá se, že se s odrůstáním přirozené obnovy bude měnit i její struktura. Pro průkaznější výsledky doporučuji zmlazení sledovat v delším časovém úseku než zhruba deset let po disturbanci.

7. Použitá literatura a zdroje

ANDĚRA, M., ZAVŘEL P., 2003: Šumava příroda, historie, život. Baset, Praha. ISBN: 80-7340-021-9.

BAČE, R., JANDA, P., SVOBODA, M., 2007: Vliv horizontálního korunového zápoje na zmlazení dřevin ve smrkovém horském lese v 1. zóně Trojmezna. NP Šumava, Srní.

BAČE, R., SVOBODA, M., JANDA, P., et al., 2011: Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of central Europe: Logs vs. Stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica* 45(5): 1065-1078.

BAČE, R., SVOBODA, M., POUŠKA, V., JANDA, P., ČERVENKA, J., 2011: Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management* 266. 254-262.

BAČE, R., SVOBODA, M., POUŠKA, 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.

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., SCHURMAN, J.S., BRABEC, M., et al., 2017: Long-term responses of canopy-understorey interactions to disturbance severity in primary *Picea abies* forests. *J. Veget. Sci.* 28(6): 1128-1139.

BOŠELA, M., SEDMÁK, R., SEDMÁKOVÁ, D., MARUŠÁK, R., KULLA, L., 2014: Temporal shifts of climate-growth relationships of Norway spruce as an indicator of health decline in the Beskids, Slovakia. *Forests Ecology and Management* 325, 108-117.

BRANG, P., 1996: Ansamungsgut und Verteilung der Direktstrahlung in schlitzförmigen Bestandsöffnungen zwischenalpiner Fichtenwälder. *Schweiz. Z. Forstwes.*, s. 761-784.

BRESHEARS, D. D., NYHAN, J. W., HEIL, C. E., WILCOX, B. P., 1998: Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: Soil temperature and

evaporation in canopy and intercanopy patches. *International Journal of Plant Sciences*, 159, 1010-1017.

CANHAM, C.D., DENSLOW, J.S., PLATT, W.J., RUNKLE, J.R., SPIES, T.A., WHITE, P.S., 1990: Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20, 620-631.

CLINTON, B.D.; BAKER, C.R., 2000: Catastrophic windthrow in the southern Appalachians: characteristics of pits and mounds and initial vegetation responses. *Forest Ecology and Management*, 126: 51-60.

COURBAUD, B., COLIGNY, F., CORDONNIER, T., 2003: Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology*. Volume 116, Issue 1-2, 1-18.

CUNNINGHAM C. et al., 2006: Growth of Norway spruce saplings in subalpine forests in Switzerland: Does spring climate matter? *Forest Ecology and Management*.

ČADA V., BRŮNA J., SVOBODA M., WILD J., 2013: Dynamika horských smrčín na Šumavě. *Živa* 5/2013.

ČESKÝ HYDROMETEOROLOGICKÝ ÚSTAV, 2009: [online]: Informace o klimatu. Dostupné na URL <http://www.chmi.cz/meteo/ok/infklim.html>, staženo 8.5.2009.

ČÍŽKOVÁ, P., ČERVENKA, J., HUBENÝ, P., 2020: Monitoring zmlazení dřevin v bezzásahovém území Národního parku Šumava. *Vimperk. Silva Gabreta*, vol. 26, p. 81-97.

DANKO M., HOLKO L., ŠKVARENINOVÁ J., ŠKVARENINA J., 2018: Sezónna variabilita indexu listovej plochy smrekového porastu rozneho veku v Západných Tatrách. *Acta Hydrologica Slovaca*. Ročník 19, č. 2, 210 – 219.

D'AMATO, A. W., ORWIG, D. A., 2008: Stand and Landscape-Level Disturbance Dynamics in Old-Growth Forests in Western Massachusetts. *Ecological Monographs*, 78(4).

DOBROVOLNÝ, P., BRÁZDIL, R. 2003: Documentary evidence on strong winds related to convective storms in the Czech Republic since AD 1500. *Atmospheric Research*, 67-68: 95-116.

- DRÁPELA, K., ZACH, J., 1995: Dendrometrie (dendrochronologie). MZLU Brno, Brno. 150 s. 266.
- FISCHER, A., LINDNER, M., ABS, C., LASCH, P., 2002: Vegetation dynamics in Central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37: 17-32.
- FORRESTER, J. A., MLADENOFF, D., GOWER, S. T., STOFFEL, J. L., 2012: Interactions of temperature and moisture with respiration from coarse woody debris in experimental forest canopy gaps. *Forest Ecology and Management* 265. P. 124-132.
- FOURNIER R.A., HALL R.J., 2017: Hemispherical Photography in Forest Science: Theory, Methods, Applications. In: *Managing Forest Ecosystems*, Vol. 28. – Springer Science+Business Media B.V., Dordrecht, 306p.
- FRELICH, L.E., 2002: Forest dynamics and disturbance Regimes – Studies from temperate evergreen-deciduous forest. 1. vydání. New York: Cambridge University Press.
- HAVIRA, M., BAČE, R., ČADA, V., SVOBODA, M., 2017: Množství a výšková struktura odrostlého zmlazení. *Zprávy lesnického výzkumu*, 62. 33-41.
- HECKER U., 2015: *Stromy a keře*. Graso CZ, a.s., Zlín. ISBN 978-80-255-0969-2.
- HEURICH, M., 2009: Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park, 15 (1): 49-66.
- HLADÍK, M., KORPEL, Š., LUKÁČ, T., TESAR, V., 1993: *Hospodárenie v lesoch horských oblastí*. LF VŠZ Praha, 123 s.
- HOFMEISTER, J., HOŠEK, J., MODRÝ, M., ROLEČEK, J., 2009: The influence of light and nutrient availability on herb layer species richness in oak-dominated forests in central Bohemia. *Plant Ecology*, 205, 57-75.
- HOLEKSA, J., SANIGA, M., SZWAGRZYK, J., et al., 2007: Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. *Eur. J. Forest Res.* 126: 303-313.

HOŠEK P., STORCH D., 1998: O katastrofách malých a velkých. Publikováno: Vesmír 1998, roč. 77, č. 10, s. 558.

JANSKÝ B., ŠOBR M., KOCUM J., ČESÁK J., 2005: New bathymetric mapping of the Bohemian Forest glacial lakes. Geografie – Sborník České geografické společnosti, 110: 176-187.

JELÍNEK, J., 1997: Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava. Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk.

JONÁŠOVÁ, M., PRACH, K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. Ecological Engineering, 23: 15-27.

JONÁŠOVÁ, M., 2013: Přírodní disturbance – klíčový faktor obnovy horských smrčín. Živa, č.5, roč. 2013, 216-219.

KAMLEROVÁ K., SCHEJBALOVÁ H. 2006: Vliv klimatických faktorů na sezónní dynamiku tloušťkového přírůstu smrku ztepilého. „Fenologická odezva proměnlivosti podnebí.“ Brno. ISBN 80-86690-35-0.

KINDELMANN, P. a kolektiv, 2012: Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody. Praha Karolinum. ISBN 9788024621555.

KLADIVO, P., 2013: Základy statistiky. Univerzita Palackého v Olomouci. Přírodovědecká fakulta. ISBN 978-80-244-3842-9.

KLOPCIC, M., POLJANEC, A., GARTNER, A., BONCINA, A., 2009: Factors related to natural disturbances in mountain Norway spruce (*Picea abies*) forests in the Julian Alps. Ecoscience, 16(1), 48-57.

KOLEJKA, J., KLIMÁNEK M., MIKITA T., 2009: Lesní polomy jako diskvalifikační faktor regionálního rozvoje: Analýza následků orkánu Kyrill na Šumavě. In Regionálne štruktúry ČR a SR: Časové a priestorové zmeny. 1. vyd. Bratislava: Geografický ústav SAV, 2009. s. 28-34. ISBN 978-80-970076-6-9.

KOLEJKA, J., KLIMÁNEK M., MIKITA T., SVOBODA J., 2010: Polomy na Šumavě způsobené orkánum Kyrill a spoluúčast reliéfu na poškození lesa. Geomorphologia slovacica et Bohemica 2/2010.

KOPÁČEK J., KAŇA J., ŠANTRŮČKOVÁ H., PORCAL P., HEJZLAR J., PICEK T., VESELÝ J., 2002: Physical, chemical and biochemical characteristics of soils in watersheds of the Bohemian Forest lakes: I. Plešné Lake. *Silva Gabreta*, 8: 43-46.

KOPÁČEK J., 2019: Zbytečná dramtizace klimatické situace Šumavy. *ekolist.cz – zprávy o přírodě, životním prostředí a ekologii* [https://ekolist.cz/cz/publicistika/nazory-akomentare/jiri-kopacek-sumava-jeste-jednou-tentokrat-i-s-obrazky] [Online].

KOPÁČEK, J., BAČE, R., HEJZLAR, J., et al., 2020: Changes in microclimate and hydrology in an unmanaged mountain forest catchment after insect-induced tree dieback. *Sci. Total Environ.* 720: 137518.

KORPEL, Š., 1989: *Pralesy Slovenska*. Bratislava: Slovenská akademie věd. 80-224-0031-9.

KORPEL, Š., 1991: *Pestovanie lesa. Priroda*, Bratislava, s. 472.

KOŠULIČ MILAN: [online] Vystaveno: 04/01/2009 Dostupné z: <http://prirozenelesy.cz/node/26>

KOZLOWSKI, T. T., 2002: Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest ecology and management*, 158 (1-3): 195-221.

KRAMER, K., BRANG, P., BACHOFEN, H., BUHMANN, H., WOHLGEMUTH, T., 2014: Site factors are more important than salvage logging for tree regeneration after wind disturbance in Central European forests. *Forest Ecology and Management*. 331, 116-128.

KŘIVANCOVÁ S., 1999: Doplnění poznatků o teplotních zvláštnostech Šumavy. In Polcar P. (ed.): *Sborník prací ČHMÚ*. Sv. 47. ČHMÚ. Praha. Str. 47-51.

KULAKOWSKI D. & BEBI P., 2004: Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*, 47–54.

KUPKA, I., 1999: Přírozená, cílová a aktuální druhová skladba lesních porostů na území národního parku Šumava. *Monitoring, výzkum a management ekosystémů NP Šumava*.

KUPKA, I., 2005: Základy pěstování lesa. - Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha: 174.

Kyrill: Zpráva Národního parku Šumava po orkánu Kyrill 2008

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.

MARŠÁLKOVÁ, J., FOŘT, K., 2020: Šumava – Za tajemstvím horských jezer. Vimperk. Vydavatelství VÍKEND s. r. o., ISBN 978-80-7433-283-8.

MATĚJKA K., 2011: Vegetace v povodí Plešného a Čertova jezera v letech 2007-2010 (aktualizace 2011). Praha. Dostupné z: www.infodatasy.cz

MATĚJKA K., 2018: Pralesy, přirozenost lesů a jejich dynamika – jaké je situace v České republice. Dostupné z: www.infodatasy.cz

MATĚJKA K., 2018: Struktura stromového patra a světelné poměry v porostech na výzkumných plochách, s.73. Dostupné z: www.infodatasys.cz

MATĚJKA K., 2018: Využití hemisférických snímků pro studium ekologie lesů. Dostupné z: www.infodatasys.cz

MÍCHAL, I., 1983: Dynamika přírodního lesa II. *Živa*, č. 2, s. 48-51.

MUSIL, I., 2003: Lesnická dendrologie 1: jehličnaté dřeviny: Přehled nahosemenných (i výtrusných) dřevin. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, ISBN 80-213-0992-X – 2. ed.

NASCIMBENE, J., MARINI, L., ODOR, P., 2012: Drivers of lichen species richness at multiple spatial scales in temperate forests. *Plant Ecol Divers*, 5(3): 355-363.

OLIVER, C. D., LARSON, B. C., 1996: Forest stand dynamics.

OULEHLE, F., KOPÁČEK, J., SVOBODA, M., 2018: Koloběh živin v povodí Plešného jezera 1870-2100. Dostupné z: www.infodatasys.cz

OULEHLE F., WRIGHT R.F., SVOBODA M., BAČE R., MATĚJKA K., KAŇA J., HRUŠKA J., RAOUL-MARIE COUTURE R.-M., KOPÁČEK J., 2018: Effects of

Bark Beetle Disturbance on Soil Nutrient Retention and Lake Chemistry in Glacial Catchment. – Ecosystems. DOI: 10.1007/s10021-018-0298-1.

PAJTÍK, J., KONOPKA, B., ŠEBEŇ, V., 2017: Matematické modely pre biomasu mladých jedincov lesných drevín na území Západných Karpát. Národné lesnícke centrum. Prvé vydanie. ISBN: 978-80-8093-230-5.

PLÍVA, K., 1991: Funkčně integrované lesní hospodářství. 3. díl. Modely hospodářských opatření. ÚHUL, Brandýs nad Labem, 132 s.

PROCHÁZKA, S. et al., 1998: Fyziologie rostlin. Praha. Akademie věd České republiky. 484 s. ISBN 80-200-0586-2.

PROCHÁZKA J., 2019: Výsledky dlouhodobého pozorování na meteorologické stanici Březník na Šumavě. Praha: Meteorologické zprávy (Meteorological Bulletin). Roč. 72, č. 4.

QUITT E., 1971: Klimatické oblasti Československa. In *Studia Geographica*. 1. vydání, Brno. Geografický ústav. Academia.

RADLER, K., OLTCHEV, A., PANFEROV, O., KLINCK, U., GRAVENHORST, G., 2010: Radiation and Temperature Responses to a Small Clear-Cut in a Spruce Forest. *The Open Geography Journal*, 3. 103-114.

RAMMIG, A., FAHSE, L., BUGMANN, H., BEBI, P., 2006: Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 222: 123-136.

RICHARD F., CHAUSSON J.S. & SURBER E., 1958: Der Einfluss der Wasserbedingung und der Bodenstruktur auf das wachstum von Fichtenkeimlingen. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes*, vol. 34: 1-34.

ULBRICHOVÁ, I., REMEŠ, J., ŠTÍCHA, V., 2009: Vyhodnocení přirozené obnovy smrku NP Šumava. Dostupné z: www.infodatasys.cz

ÚRADNÍČEK, L., Chmelař J., 1995: Dendrologie lesnická: 1 . část, Jehličnany (Gymnospermae). Brno. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, ISBN 80-7157-162-8.

ÚRADNÍČEK, L., MADĚRA P. a kolektiv, 2001: Dřeviny České republiky. Matice Lesnická, spol. s.r.o., Písek pro Mendelovu zemědělskou a lesnickou univerzitu v Brně, ISBN 80-86271-09-9.

SCHÖNENBERGER, W., 2001: Trends in mountain forest management in Switzerland, Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 152, s. 152-156.

SCHURMAN, J.S., BABST, F., BJÖRKLUND, J., et al., 2019: The climatic drivers of primary *Picea* forest growth along the Carpathian arc are changing under rising temperatures. Global Change Biol. 25(9): 3136-3150.

SCHWEIGER, J., STERBA, H., 1997: A model describing natural regeneration recruitment of Norway spruce (*Pice abies* (L.) Karst.) in Austria. Forest Ecology and Management. Volume 97, Issue 2. 107-118.

SKUHRAVÝ, V., 2002: Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. Agrospoj, Praha. ISBN 80-7084-238-5.

SLÁVIK, M., 2004: Lesnická dendrologie. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, ISBN 80-213-1242-4.

STEJSKAL, L., 2012: Změna klimatu a její dopady: hlavní hrozba 21. století. Trendy, rizika a scénáře bezpečnostního vývoje ve světě, Evropě a ČR – dopady na bezpečnostní politiku a bezpečnostní systém ČR. Středisko bezpečnostní politiky.

SVOBODA, M., 2005: Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. Silva Gabreta, 11(1): 43-62.

SVOBODA, M., 2007: Tlející dřevo – jeho význam a funkce v horském smrkovém lese. Aktuality šumavského výzkumu. Sborník z konference Srní 4.-5. října, 115-118.

SVOBODA M., 2007: Les ve druhé zóně v oblasti Trojmezí není hospodářskou smrčinou: změní se management dřívě, než vznikne rozsáhlá asanovaná plocha? Silva Gabreta 13 (2): p. 171-87.

SVOBODA M., 2008: Efekt disturbancí. Ochrana přírody, roč. 1, č. 1, s. 31-33.

SVOBODA, M., FRAVER, S., JANDA, P., BAČE, R., ZENÁHLÍKOVÁ, J., 2010: Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. Forest Ecology and Management 260. 707-714.

ŠANTRŮČKOVÁ H., VRBA J., KŘENOVÁ Z., SVOBODA M., BENČOKOVÁ A., EDWARDS M., FUCHS R., HAIS M., HRUŠKA J., KOPÁČEK J., MATĚJKA K. et. RUSEK J., 2010: Co vyprávějí šumavské smrčiny. Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk: 153.

ŠTÍCHA, V., 2010: Vliv mikrostanoviště na přirozenou obnovu a svrchní humusové horizonty v NP Šumava. Česká zemědělská univerzita, Fakulta lesnická a dřevařská, Praha. 91 s. (Disertační práce). „Nepublikováno“. Dep. SIC ČZU v Praze.

ŠTÍCHA, V., MATĚJKA, K., BÍLEK, L., MALÍK, K., VACEK, S., 2013: Obnova smrkového lesa po gradaci lýkožrouta v Národním parku Šumava. Zprávy lesnického výzkumu, 58, 131 – 137. Praha.

TESAŘ, M., ŠÍR, M., ZELENKOVÁ, E., 2004: Vliv vegetace na vodní a teplotní režim tří povodí ve vrcholovém pásmu Šumavy. Aktuality šumavského výzkumu II. Srní. s. 84-88.

TOMÁŠEK M., 1996: Soil Cover of Šumava National park and Protected Landscape Area. Silva Gabreta 1., Vimperk. s. 33-35.

TROTSIUK, V., SVOBODA, M., et al., 2016: The legacy of disturbance on individual tree and stand-level aboveground biomass accumulation and stocks in primary mountain *Picea abies* forests. For. Ecol. Manag. 373: 108-115.

TURNER G. M., 2010: Disturbance and landscape dynamics in a changing world. Ecological Society of America. Ecology, 91(10), pp. 2833-2849.

ULBRICHOVÁ, I., REMEŠ, J., ŠTÍCHA, V., 2009: Vyhodnocení přirozené obnovy smrku NP Šumava.

VACEK, S., PODRÁZSKÝ, V., 2003: Forest ecosystems of the Šumava Mts. and their management. Journal of Forest Science, 49: 291-301.

VORČÁK, J., MERGANIČ, J., SANIGA, M, 2006: Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. Journal of forest science, 52. 399-409.

VRBA J., KOPÁČEK J., FOTT J., KOHOUT L., NEDBALOVA L., PRAŽÁKOVÁ M., SOLDÁN M., SCHAUMBURG J., 2003: Long-term studies (1871-2000) on

acidification and recovery of lakes in the Bohemian Forest (central Europe). *Science of the Total Environment*, 310: 73-85.

WALTER H., BRECKLES S. W., LAWLOR D. W., 2002: *Walter's Vegetation of the Earth: the Ecological Systems of the Geo-biosphere*. Springer.

WINTER, M. B., AMMER, CH., BAIER, R., DONATO, D. C., SEIBOLD, S., MÜLLER, J., 2014: Multi-taxon alpha diversity following bark beetle disturbance: Evaluating multi-decade persistence of a diverse early-seral phase. In: 2015: *Forest Ecology and Management*. Elsevier, 338: 32-45.

WINTER, M. B., BAIERL, R., a AMMER, C., 2015: Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle-induced spruce dieback. *European Journal of Forest Research*, 134(6), 949-968.

WIRTH, CH., SCHUMACHER, J., SCHULZE, E.D., 2004: Generic biomass functions for Norway spruce in Central-Europe – a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. Heron Publishing – Victoria, Canada. *Tree Physiology* 24, 121-139.

ZAHRADNÍK, P., KNÍŽEK, M., 2007: *Lýkožrout smrkový Ips typographus (L.)*. Lesní ochranná služba. Lesnická práce 4/2007. Druhé, doplněné vydání.

ZAHRADNÍK, P., GERÁKOVÁ, M., 2010: *Lýkožrout smrkový Ips typographus (L.)*. Lesní ochranná služba. Lesnická práce 12/2010.

ZAHRADNÍK, P., 2015: Historie kůrovcové kalamity na Šumavě a její možné dopady na budoucí vývoj. Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti. Strnady. 4 pp.

ZAHRADNÍK, P., KNÍŽEK, M., 2016: *Lýkožrouti na smrku a sucho*. Lesní ochranná služba. Lesnická práce 4/2016.

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.

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.