

Česká zemědělská univerzita

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra pěstování lesů



Režim disturbancí a analýza dynamiky současné přirozené obnovy původních horských smrkových lesů v pohoří Horhany na Ukrajině

Diplomová práce

Vypracoval: Bc. Petr Uzel

Obor: Lesní inženýrství

Vedoucí práce: doc. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Praha 2014

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra pěstování lesů
Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Uzel Petr

Lesní inženýrství

Název práce

Režim disturbancí původních horských smrkových lesů v pohoří Horhany na Ukrajině

Anglický název

Disturbance regime of the primary spruce mountain forests in Horhany Mts. in Ukraine

Cíle práce

Cílem práce je vyhodnotit režim disturbancí původního horského smrkového lesa v pohoří Horhany na Ukrajině.

Metodika

Práce předpokládá zapojení studenta do víceletého projektu, který probíhá v původních horských smrkových lesích v Karpatech. Student se zapojí do výzkumu, který zahrnuje založení výzkumných ploch a sběr strukturálních parametrů na výzkumných plochách.

Vlastní práce budou probíhat následujícím způsobem:

1. Založení a stabilizace zkusných ploch.
2. Popis stromového patra.
3. Odebrání vývrtů u vybraného počtu stromů.
4. Zpracování odebraných vzorků.
5. Matematické a statistické zpracování dat.
6. Zpracování výsledků a příprava diplomové práce.

Harmonogram zpracování

Březen 2013: Zadání DP.

Srpen 2013: Terénní sběr dat.

Březen 2013 – Listopad 2013: Studium literatury a příprava literární rešerše

Prosinec 2013: Odeslání rešerše ke konzultaci školiteli.

Prosinec 2013 – Březen 2014: Statistické zpracování dat.

Duben 2014: Interpretace výsledků a jejich srovnání s dostupnou literaturou, odeslání praktické části práce ke kontrole školiteli, předložení práce.

Rozsah textové části

50 stran

Klíčová slova

Smrk ztepilý, struktura lesa, disturbance

Doporučené zdroje informací

- Aakala, T., Kuuluvainen, T., Wallenius, T. & Kauhanen, H. 2011. Tree mortality episodes in the intact *Picea abies*-dominated taiga in the Arkhangelsk region of northern European Russia. *Journal of Vegetation Science* 22: 322-333.
- Fraver, S., White, A.S. & Seymour, R.S. 2009. Natural disturbance in an old-growth landscape of northern Maine, USA. *Journal of Ecology* 97: 289-298.
- Kulakowski, D. & Veblen, T.T. 2002. Influences of fire history and topography on the pattern of a severe wind blowdown in a Colorado subalpine forest. *Journal of Ecology* 90: 806-819.
- Panayotov, M., Bebi, P., Kulakowski, D., Krumm, F., Laranjeiro, L. & Spiecker, H. 2011. Dendroecological study of disturbances in the natural *Picea abies* forest "Paranglitsa" in Bulgaria. In press: doi:10.1016/j.foreco.2011.04.013.
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bace, R. & Zenahlikova, J. 2010. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management* 260: 707-714.
- Turner, M.G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91: 2833-2849.
- Veblen, T.T., Hadley, K.S., Nel, E.M., Kitzberger, T., Reid, M. & Villalba, R. 1994. Disturbance regime and disturbance interactions in a Rocky-mountain sub-alpine forest. *Journal of Ecology* 82: 125-135.
- Zielonka, T., Holeksa, J., Fleischer, P. & Kapusta, P. 2010. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science* 21: 31-42.

Vedoucí práce

Svoboda Miroslav, doc. Ing., Ph.D.

Termín odevzdání

duben 2014

prof. Ing. Vilém Podrázský, CSc.

Vedoucí katedry



prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.

Děkan fakulty

V Praze dne 27.11.2013

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci na téma „Režim disturbancí a analýza dynamiky současné přirozené obnovy původních horských smrkových lesů v pohoří Horhany na Ukrajině“ vypracoval samostatně pod vedením doc. Ing. Miroslava Svobody, Ph.D. a s konzultační pomocí Ing. Pavla Jandy, Ph.D. Veškerou literaturu, kterou jsem při sepisování této práce použil nebo citoval, uvádím v seznamu literatury na konci práce.

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

V Praze, dne 13. 4. 2014

Petr Uzel

Poděkování

Chtěl bych poděkovat vedoucímu své diplomové práce doc. Ing. Miroslavu Svobodovi, Ph.D. za vstřícnou podporu a ochotnou pomoc během celého období mé spolupráce s lidmi zabývajícími se dendroekologickým výzkumem. Děkuji také za velmi cennou několikaletou praktickou zkušenost z terénních sběrů a vyhodnocování dat v rámci těchto výzkumů, díky nimž vznikla i tato diplomová práce. Chtěl bych také poděkovat za vlídnou pomoc při konzultacích a přátelské prostředí všem lidem toho času spojených s Katedrou ekologie lesa, jmenovitě pak Ing. Pavlovi Jandovi, Ph.D.

Abstrakt

Znalost dynamiky vývoje přirozených lesů v konkrétní oblasti je důležitá pro pochopení ekologických vazeb a procesů a může nám velice pomoci k efektivnímu hospodaření v lesích podobného charakteru. Přirozené smrkové porosty v Karpatkém oblouku jsou vhodné lokality pro studium dynamiky vývoje horského lesa ve Středoevropských podmínkách. Tato práce analyzuje historii disturbančního režimu a jeho vliv na obnovu lesa v pohoří Horhany na Ukrajině. Výzkum proběhl na 20 plochách, ze kterých bylo dendrochronologickými metodami analyzováno 528 stromů. Na každé ploše byla sečtena přirozená obnova a zaznamenáno stanoviště, na kterém rostla. Regresní analýzou byl posuzován vliv výskytu disturbancí v posledních letech na četnost přirozené obnovy.

Struktura lesa na lokalitě Sywula 1 odpovídá různorodé struktuře přirozených lesů. Dynamika vývoje zdejšího lesa je výrazně ovlivněna častými disturbancemi nízkých intenzit a občasným působením disturbancí střední intenzity. Od poloviny 17. století bylo odhaleno jen 5 desetiletí, ve kterých se vyskytla disturbance se střední intenzitou, zatímco disturbance nízkých intenzit se na celé lokalitě vyskytla téměř každé desetiletí. Disturbance silných intenzit nebyly identifikovány a na zdejší dynamiku vývoje lesa zřejmě nemají vliv. Byla zjištěna korelace mezi výskytem disturbancí v posledních 50 letech a výskytem přirozeného zmlazení s výškou od 1,3 – 2,5 m. Malé semenáčky podléhají silnější autoregulaci, a navíc jsou schopny odrůstat i pod zápojem, a tak u zmlazení s výškou do 1,3 m korelace s výskytem disturbancí za posledních 30 let nalezená nebyla. Nejčastěji semenáčky byly v 86 % shledány na samotné půdě, výskyt na mrtvém dřevě byl celkově zastoupen 13 %.

V porovnání s ostatními pracemi tohoto tématu ve Středoevropském regionu vyplývá jistá diverzita disturbančních režimů a dynamiky vývoje horského lesa v závislosti na konkrétních přírodních podmínkách. Pravděpodobně nelze pro území střední Evropy stanovit zobecňující rámec těchto disturbančních režimů a proto je třeba soustředit větší množství informací i z dalších vhodných lokalit a doporučení pro management vytvářet zvlášť citlivě s ohledem na podmínky dané lokality.

Klíčová slova: Smrk ztepilý, struktura lesa, disturbance, přirozená obnova

Abstract

Knowledge of the dynamics of natural forests in a particular area is important for understanding the ecological linkages and processes and it can help us to the effective management of forests similar nature. The natural spruce forests in the Carpathian arc are suitable locations for the study of the dynamics of mountain forest in Central European conditions. This work analyzes the history regime of disturbance and its impact on forest regeneration in the mountains Horhany in Ukraine. The research was conducted on 20 plots of which were analyzed 528 trees by using dendrochronological methods. It was counted natural regeneration and It was recorded habitats of recruitment of in which grew on each of 20 plots. The effect of disturbance occurrence in recent years on the frequency of natural regeneration was evaluated by regression analysis.

The structure of the forest area Sywula 1 corresponds to the heterogeneous structure of primeval forests. Dynamics of local forest is strongly influenced by frequent disturbances of low intensity and transient disturbances by moderate intensity. It was revealed only 5 decades since the mid-17th century in which the disturbance occurred with medium intensity. The disturbances of low intensity occurred almost every decade in the entire area. Disturbances strong intensities weren't identified and seems to have no effect for the local dynamics of the forest progression. It was found a correlation between the occurrence of disturbances in the last 50 years, and the occurrence of natural regeneration with a height of 1,3 - 2,5 m. Small seedlings are subject to stronger self - regulation and also are able to grow under the canopy. Because of it the correlation between the regeneration at a height less than 1,3 m and the occurrence of disturbances for the last 30 years has not been found. Most often seedlings were found by 86 % to soil cover, occurrence of dead wood was generally represented by 13 %.

A certain diversity of disturbance regimes emerged compared with other works of the topic about the dynamics of mountain forest in the Central European region. It depends on the specific natural conditions. It probably not possible to establish a framework generalizing these disturbancy regimes for the region whole of Central Europe. For this problem it is necessary to focus greater amount of information from other appropriate sites and develop management recommendations for the particular sensitivity with regard to the conditions of the locality.

Key words: Norway spruce, structure of forest, disturbance, regeneration of forest

Obsah

1. Úvod	12
2. Cíle práce.....	14
3. Literární rešerše.....	14
3.1. Přirozené lesy	14
3.2. Význam pralesů a přirozených lesů	15
3.3. Struktura a textura lesa	16
3.4. Dynamika růstu horských smrčín.....	17
3.4.1. Stádium dorůstání.....	19
3.4.2. Stádium optima	19
3.4.3. Stádium rozpadu.....	20
3.5. Režim disturbancí	21
3.5.1. Disturbance nízké intenzity	23
3.5.2. Disturbance střední intenzity.....	23
3.5.3. Rozsáhlé disturbance.....	23
3.6. Režim disturbancí a dynamika růstu horských smrčín ve střední Evropě.....	24
3.7. Regenerace lesa	26
3.8. Význam mrtvého dřeva pro regeneraci lesa.....	27
3.9. Vliv struktury porostu na regeneraci a vývoj lesa	29
4. Metodika.....	31
4.1. Sběr dat	31
4.2. Měření a zpracování dat	34
4.3. Dendrochronologická analýza.....	35
4.3.1. Identifikace podmínek počátečního růstu stromu.....	35
4.3.2. Identifikace náhlé růstové změny.....	36
4.4. Analýza historie disturbančních režimů	37
4.5. Analýza počtu přirozeného zmlazení a posouzení vztahu obnovy s disturbanční historii.....	38
5. Výsledky.....	39
5.1. Struktura lesního porostu.....	39
5.2. Výsledky dendrochronologické analýzy	41

5.3.	Výsledky analýzy historie působení disturbančních režimů.....	47
5.4.	Obnova lesa a její vztah k historii disturbančních režimů a mikrostanovištím	53
6.	Diskuze.....	58
6.1.	Charakter lokality a struktura porostu	58
6.2.	Režim disturbancí	60
6.3.	Výskyt přirozené obnovy a její vztah k disturbančním vlivům.....	63
7.	Závěr.....	65
8.	Literatura	67
9.	Seznam příloh	74
10.	Přílohy.....	76

Seznam tabulek a grafů

Tabulky:

1. Početnost stromů, tloušťkové a věkové charakteristiky porostu podle ploch.....40
2. Procentuální četnost výskytu disturbančních projevů působící střední a silná uvolnění růstu.....42
3. Časová osa procentuálních projevů přírůstových změn I.....44
4. Časová osa procentuálních projevů přírůstových změn II.....45
5. Procentuální záznam přirozené obnovy podle rozdělení na základě výšek a mikrostanovišť.....54

Grafy:

1. Projevy růstových změn v čase s rostoucím počtem stromů.....52
2. Graf regresní analýzy znázorňující korelační vztah mezi četností zmlazení h 1,3 – 2,5 m a výskytem disturbancí sečetlých za posledních 50 let.....57

1. Úvod

Smrk ztepilý je jedním z nejvýznamnějších druhů dřevin rostoucích v evropských lesích jak z hospodářského tak i ekologického hlediska. Vzhledem k rozsahu jeho přirozeného nebo i umělého rozšíření a dále kvůli jeho výrazné variabilitě je i současně u něj zaznamenáván nejvyšší počet zdravotních a růstových problémů (Úhradníček et al, 2009, Rybníček et al, 2010), na jejichž neadekvátnější řešení se v posledních desetiletí zaměřuje celá řada odborných prací (Rybníček et al, 2010). Pozůstatky přirozených smrkových lesů představují velmi cenný zdroj informací o působení celé škály vnitřních i vnějších přírodních vlivů, se kterými se les v průběhu svého vývoje vyrovnával, o jejich ekologických vztazích a procesech, které z tohoto ekosystému vytvořily vegetační celek, jenž se bez cizího přičinění dokáže na daném stanovišti o daném klimatu udržet a úspěšně tak čelit veškerým pro les zdánlivě negativním vlivům (Korpeľ, 1989). Vědomosti, nabyté z mnoha podrobných analýz těchto přirozených procesů vztahených ke konkrétním lokalitám, nám mohou výrazně pomoci při stanovování cílů a volbě pěstební či vůbec managementové strategie v lesích plnící hospodářské i ekologické funkce (Landers et al, 1999). Mohou předejít neefektivním krokům, nebo dokonce i nevhodným zásahům, které ve snaze o kontrolu přirozených nepříznivých faktorů mohou způsobit daleko větší škody, než původní rušící element samotný (Korpeľ, 1989, Holling & Meffe, 1996). Přirozeným horským smrčínám se po celém světě za posledních přibližně 20 let věnuje celá řada odborných prací a snaze vyvodit poznatky o fungování vzájemné provázanosti vztahů jednotlivých organismů a fyzikálních jevů se věnuje čím dál tím větší pozornost, zejména s ohledem na uplatnění v managementové praxi. Navzdory obecně platným zásadám vztahených na horské přirozené smrčiny hraje významnou úlohu regionální variabilita (Kulakowski & Bebi, 2004) a je proto žádoucí provádět výzkumy těchto přirozených smrčín v blízkosti lokalit, ve kterých chceme tyto nabyté poznatky uplatňovat. Ve středoevropských podmínkách je takovýchto vědeckých prací pro nízký počet porostů splňující kritéria

přirozeného horského smrkového lesa kvůli historickým souvislostem výrazně méně než v jiných oblastech přirozeného výskytu porostů tohoto druhu smrku (Panayotov et al, 2011). Těmto kritériím v dané oblasti nejlépe vyhovují některé zbytky porostů zachovaných v Karpatském oblouku a na Balkáně, na které se momentálně soustřeďuje velká pozornost středoevropských výzkumů (např. Zielonka et al, 2010, Panayotov et al, 2011, Svoboda et al, 2013). Současně se zvyšujícím se počtem prací v rámci tohoto regionu vyvstávají na povrch otázky spojené s existencí poněkud osobitějšího projevu cyklických režimů, než jaké byly popsány pro přirozené horské smrčiny například v boreálních částech Sibiře, severní Evropy nebo horských smrkových lesů na Americkém kontinentu. Na základě výskytu velkoplošných rozsáhlých disturbancí, které na některých místech ve střední Evropě za poslední léta nastaly, vznikla hypotéza, která připouští možnost, že na rozdíl od ostatních jmenovaných regionů, kde je v rámci studií přisuzován nejvýznamnější vliv na dynamiku těchto smrčin disturbancím malých intenzit (Qinghong & Hitteborn, 1991, Kuuluvainen & Kaaliola, 1998, Svoboda et al, 2012), ve střední Evropě mohou hrát významný podíl na vývoj lesa disturbance středního až velkého rozsahu poškození (Zielonka et al, 2010, Svoboda, 2012). Tato práce je součástí rozsáhlého výzkumného projektu, který má za cíl komplexně zmapovat dynamiku vývoje a strukturu přirozených lesů na celé řadě míst v Karpatském oblouku. Oblastí, na kterou se konkrétně tato práce zaměřuje, je Ukrajinské pohoří Horany a jejím smyslem je v první řadě zmapovat vývoj zdejšího přirozeného horského smrkového lesa a mimo jiné přispět svými závěry k diskutování výše zmíněné hypotézy. Další oblastí zájmu této práce je snaha o zhodnocení současného i historického stavu dynamiky přirozené obnovy jakožto zásadního prvku pro garanci trvalosti a stability tohoto ekosystému a posouzení, jakým vlivem na přirozenou obnovu zjištěný disturbanční režim v rámci vývoje lesa působí. Výzkum se opírá o informace získané na základě dendrochronologických metod, které poskytují pro historickou rekonstrukci vývoje lesa velmi spolehlivý vědecký podklad (Fraver et al, 2007).

2. Cíle práce

Cílem této práce je zmapovat historii disturbančních režimů a vyvodit, jaká je míra vlivu disturbancí středního a velkého rozsahu na dynamiku smrkového horského lesa na zkoumaném porostu v ukrajinských Karpatech. Další snahou je určit, jak jsou tato disturbanční působení častá a zda se objevují v pravidelných cyklech. Tato práce chce na základě vlastních výsledků podpořit či vyvrátit závěry několika posledních studií v rámci středoevropského regionu, které naznačují významný vliv pravidelného disturbančního působení značného rozsahu na přirozené smrkové porosty ve střední Evropě (Zielonka et al, 2010, Panayotov et al, 2011, Svoboda, 2012). Dalším cílem je zjištění míry vlivu režimu disturbancí závažnějšího rozsahu z posledních let na dynamiku současného zmlazení. Jako vedlejší cíl si tato práce také vytyčila vyhodnocení nejvhodnějšího mikrostanoviště pro zdejší přirozenou obnovu smrku ztepilého ve vysokohorských podmínkách.

3. Literární rešerše

3.1. Přirozené lesy

Vymezení pojmu prales je z odborného hlediska poměrně komplikované, neboť podle Korpela (1989) je vnímání jednotlivých autorů dvojí. Rozkol panuje především v určení míry vlivu antropogenní činnosti na les během historie. Obecně platí, že pralesem je míněno lesní společenstvo, jehož růstové procesy a celková struktura je podmíněna a ovlivňována výhradně vlastnostmi prostředí, zejména klimatu (Korpeľ, 1989). Takovýto les, tvoří biocenologický, vztahově vzájemně provázaný komplex organismů, klimatu a půdního prostředí, který se samovolně vyvíjí a při trvalém zachování dané fytocenózy je schopen reagovat na přírodní rušivé faktory (Korpeľ, 1989). Jeden z pohledů odborné veřejnosti na pojem prales, při platnosti těchto zásad, zcela vylučuje jakýkoliv vliv hospodaření člověka v průběhu historie, který by nějakým způsobem ovlivnil či narušil strukturu lesa ve svém přirozeném vývoji v rámci jeho existence. Jiný

pohled na pojem prales je brán v obecnější rovině a je vztažen i na tzv. lesy přirozené (Míchal, 1983, Korpel, 1989). Tento pojem částečný a spíše nahodilý vliv hospodaření člověka připouští, za předpokladu, není-li narušeno původní druhové složení, věkové a tloušťkové rozložení a půdní vlastnosti prostředí, (Míchal 1983, Korpel, 1989, Vacek, 1990). Za přirozené lesy v širším slova smyslu lze tedy považovat i porosty, v nichž ovlivnění lidskou činností v průběhu historie nějakým způsobem došlo, avšak ve kterých jsou veškeré ekologické vazby stále zachovány natolik, že po přerušení antropogenního vlivu, během něhož stále docházelo k samovolné obnově, porost postupně opět dosáhne struktury přírodního lesa, tedy lesa pralesovitého charakteru (Míchal, 1983, Korpel, 1989). Takovýto charakter se projevuje především diferencovanou prostorovou výstavbou a značným věkovým a tloušťkovým členěním (Korpel, 1989). Z dnešního hlediska je velmi obtížné určit, zda během minulosti byl či nebyl les tohoto charakteru člověkem nějakým způsobem ovlivněn, ale v převážně kulturní krajině střední Evropy lze předpokládat, že se pralesy v tom nejužším slova smyslu na našem území již nevyskytují (Míchal, 1983). Přirozené lesy s pralesovitou strukturou, které v průběhu minulosti nebyly ovlivněny natolik, aby se změnila jejich struktura, se v našich podmínkách zachovaly v hůře přístupných terénních podmínkách, kde se v historii příliš nehospodařilo (Míchal, 1983, Vacek, 1990). Aby nedošlo ke vzniku zavádějících informací, pro účely této práce se tedy pro tento charakter lesních porostů v rámci střední Evropy raději přidržme termínu přirozené lesy.

3.2. Význam pralesů a přirozených lesů

Tyto porosty jsou z hlediska výzkumu a poznání interakcí a celkového fungování lesa velice cenné. Jsou totiž nejvhodnějšími objekty pro studium vývoje a historie lesního společenstva vztažené k příslušnému území. Poskytují jedinečné informace v rámci ekologie a pěstování lesa a ukazují přirozenou schopnost lesa bránit se okolním vlivům, rozsahy vlastní rezistence a schopnosti udržovat neustálou trvalost ekosystému prostřednictvím regeneračních procesů (Korpel, 1989). Pochopení veškerých těchto

přirozených procesů, které bude vztaženo na konkrétní území, nám pomůže v souladu s přírodními procesy efektivněji využívat lesní prostor plnící jakékoliv společenské funkce a obecně přispěje k efektivitě jejich pěstování a ochrany lesa (Korpeľ, 1989, Vacek, 1990).

3.3. Struktura a textura lesa

Strukturou lesa se rozumí obecný popis vertikálního či horizontálního uspořádání složek, které tvoří les jako celek (Mikeska & Vacek, 1998). Často je struktura lesního porostu přirozených smrkových lesů hodnocena především z hlediska výškové nebo tloušťkové, ale i věkové, popřípadě druhové variability. Důležitou roli v interakci mezi jednotlivými stromy v rámci smrkového porostu hraje zejména stav vertikální heterogenity. Výšková struktura určuje vzájemné vztahy mezi jednotlivými stromy v rámci různých korunových pater a ovlivňuje tak rychlost růstu nebo délku života jedinců nebo celých skupin stromů (Míchal, 1983, Košulič, 2010). Je zcela průkazná silná interakce mezi jednotlivými stromy v rámci stanoviště (Bouriaud & Popa, 2007) a ta je z hlediska konkurenčního boje silně vázána právě na výškovou strukturu. Strukturálně pestrý porost se od porostu s homogenní strukturou liší víceetážovou až stupňovitou stavbou. Takové porosty na základě celé řady faktorů podléhají neustálým drobným změnám v čase, a co se týče jejich celkové odolnosti vůči těmto faktorům, ta je u strukturálně pestrých porostů výrazně vyšší než u porostů strukturálně homogenních (Mikeska & Vacek, 1998). Pro hodnocení výškové struktury lesa byla vytvořena celá řada klasifikací s různými výškovými třídami. Pro zjednodušení lze tyto třídy rozličných klasifikací zobecnit do tří základních vrstev korunového zápoje na stromy rostoucí v horní, střední a spodní vrstvě zápoje. Stromy horní vrstvy tvoří hlavní korunovou vrstvu a dosahují výškou nejméně $\frac{2}{3}$ výšky porostu. Stromy střední vrstvy výškově odpovídají přibližně $\frac{1}{3}$ až $\frac{1}{2}$ výšky porostu a stromy spodní korunové vrstvy představují především obnovu a jsou nižší než $\frac{1}{3}$ výšky porostu (Košulič, 2010). U jednotlivých stromů jejich podíl v různých korunových patrech výškové struktury (neboli jejich sociální postavení), ovlivňuje rychlost přírůstu a délku života vůbec. Stromy, které rostly kvůli okolnímu prostředí pomaleji, dosahují

nakonec vyššího věku, než stromy rostoucí rychle. Tyto stromy, které rostly v prvních fázích svého vývoje potlačené v podrostu, vykazují pomalý růst a dlouhověkost s velkou vitalitou a později po svém proniknutí do svrchního patra zápoje tvoří hlavní jeho část, nebo dokonce okolní stromy o 2/3 výšky převyšují. Jsou plně osluněni a v porostu tvoří hlavní regulátory světla, což má přímý vliv na ostatní stromy (Košulič, 2010). U stromů, které však již od počátku kvůli příznivému oslunění zaznamenávaly výrazný přírůst, dochází k rychlejšímu stárnutí a dřívějšímu rozpadu. Co se týče vztahů jednotlivých pater ve víceetážových porostech, na případné změny horního korunového patra reaguje střední korunová vrstva, která je omezeným prostorem a příjmem světla částečně inhibována, a která do doby svého uplatnění ve vrchní vrstvě zápoje plní funkci rezervy. Svým stínem chrání před spálou kmenů nejen stromy z oné horní vrstvy, ale i zmlazení klimaxových dřevin ve spodním patře (Košulič, 2010). Spodní vrstva reaguje opět na vrstvu předešlou, zajišťuje obnovu lesa a pročišťuje střední vrstvu od větví. Zajišťuje tak rozmanitost a zároveň kontinualitu porostu (Košulič, 2010).

Textura porostu je dalším významným ukazatelem komplexního uspořádání lesa. Jedná se o vyjádření prostorového uskupení porostů odlišné struktury nebo rozdílného vývojového stádia (Vacek, 1990, Korpel, 1989). Na základě vyjádření textury porostu lze částečně stanovit prognózy následného vývoje porostu (Korpel, 1989). Z obecného hlediska lze totiž říci, že čím je textura více rozčleněna a je tedy uplatňována na menší ploše, tím je vývoj celého lesa stabilnější. Této textury dosáhne buď les druhově variabilní, nebo les, který roste na bohatě členitém terénu (Vacek et al, 2006). Naopak velkoplošná textura souvisí s vývojem poznamenaným náhlejšími změnami v porostu a vykazuje celkově menší stabilitu (Korpel, 1989, Vacek, 1990, Vacek et al, 2006).

3.4. Dynamika růstu horských smrčín

Přirozený les lze obecně na základě klasifikace, kterou v roce 1956 uvedl Weck, rozdělit podle tří různých ontogenických fází, tedy na fázi přípravného

lesa, fázi přechodného lesa a fázi lesa závěrečného (Weck, 1956 in Míchal, 1983, Vacek, 1990).

Fáze přípravného lesa nastává většinou po ničivé velkoplošné disturbanci, kdy se původní les bez svého dalšího obnovení zajišťující kontinuální pokračování původního charakteru lesa rozpadne, nebo dojde-li k samovolnému usazení a vzrůstu lesního společenstva na nové lokalitě. Tato fáze je charakterizována výskytem výrazně světlomilných dřevin, jako jsou například bříza či osika, pro které se vžil název „pionýrské dřeviny“ (Míchal, 1983, Korpel, 1989, Frelich, 2002, Gilg, 2005). V této fázi se mohou vyskytovat ve formě přirozeného zmlazení i jedinci původního klimaxového druhu (Míchal, 1983, Frelich, 2002). Charakter růstu všech těchto dřevin je kvůli příznivým světlostním podmínkám velmi dynamický a rychlý (Míchal, 1983).

Fáze přechodného lesa je ontogenickým pokračováním fáze lesa přípravného, kdy se ve vzniklém porostu výrazněji rozmáhají klimaxové dřeviny, které jsou obecně stín tolerantní a tak konkurenčně postupně vytlačují světlomilné dřeviny z předešlé fáze (Korpel, 1989). Růst mladých jedinců započatý v této fázi je kvůli vyššímu zástínu v prvních desetiletích výrazně pomalejší (Míchal, 1983).

Pokud do této doby nedojde k žádné disturbanci, dospěje les ve svém vývoji do fáze závěrečného lesa. Druhové složení této fáze tvoří především dřeviny klimaxového charakteru, kdy převážná většina stromů odrůstá v podrostu pod zápojem a postupem času se na základě dále popisovaných procesů dostává do hlavního korunového zápoje. Růst stromů na počátku své existence je velice pomalý, výraznější změna v tempu růstu se může po částečném narušení clonícího svrchního patra projevit až po dlouhé době (Míchal, 1983). V tomto závěrečném lese dochází pak k dynamickému cyklu střídání jednotlivých vývojových stádií na malé ploše, což se odráží v porovnání s předchozími fázemi na větší heterogenitě především věkové struktury lesa. Klasifikaci těchto celkem tří vývojových stádií, ke kterým jsou navíc ještě přiřazeny doplňující fáze vývoje, uvedli ke konci padesátých let minulého století autoři Weck a Leibungut, a většina autorů jí nadále přejímá (Míchal, 1983, Korpel, 1989, Vacek, 1990, Gilg, 2005, Vacek et al, 2006, Košulič, 2010).

3.4.1. Stádium dorůstání

Jde o stádium lesa, ve kterém jsou největší měrou zastoupeny stromky nové, mladé generace s různou intenzitou růstu závislou na rozličných světelných a prostorových podmínkách (Korpeľ, 1989, Vacek, 1990). Vykazuje velmi silnou vitalitu a dynamiku růstu v porovnání s ostatními stádii. Je charakteristické různě členěným až plošným zmlazujícím podrostem často udržující vysokou hustotu zápoje na úrovních spodního a středního korunového patra (Korpeľ, 1989, Vacek, 1990). V této etapě vývoje porostu dochází k nejvýraznějšímu konkurenčnímu boji a tudíž i k největší mortalitě (Fraver et al, 2008, Katuje & Bruelheide, 2010), přesto však díky svému vysokému potenciálu je toto stádium v rámci vývoje vůči okolním vlivům nejodolnější (Košulič, 2010). Právě z důvodu vysokého konkurenčního boje má zápoj stupňovitý až vertikální charakter s výrazně různorodou výškovou, tloušťkovou i věkovou strukturou (Vacek et al, 2006, Košulič, 2010), kde stromy, které dospěly do horní vrstvy toho dynamického nástupu nových jedinců, odumírají na rozdíl od jedinců v nižších vrstvách minimálně, a pokud k odumření dojde, vzniklý prostor je okamžitě nahrazen stromky z nižších vrstev (Korpeľ, 1989). Typickou podobu tohoto stádia tak představuje nová dorůstající generace, která tvoří převážnou část porostu, v němž horní patro porostu buď z veliké části, nebo úplně chybí (Míchal, 1983). V počátcích se často překrývá s předcházející fází rozpadu, kde podrost nové generace odrůstá za přítomnosti původního pozvolna se rozpadajícího hlavního korunového patra (Vacek, et al, 2006). Nastává-li střídání jednotlivých stádií v rámci celého cyklu vývojové dynamiky lesa na malých plochách, dochází k pozvolnému dorůstání do úrovně stromů hlavního korunového zápoje, posléze i k relativně rychlému vyplnění menších mezer vzniklých po odumřelých jednotlivých stromech a opětovnému zapojení hlavního korunového patra (Korpeľ, 1989).

3.4.2. Stádium optima

Ve chvíli, kdy dojde k opětovnému souvislému zapojení hlavního korunového patra, dochází ke kulminaci výškového přírůstu a porost se dostává do stádia

optima (Míchal, 1983). V tomto stádiu dosahují stromy postupem času přibližně stejných dimenzí a tloušťková i výšková struktura se homogenizuje (Korpeľ, 1989, Košulič, 2010) na rozdíl od stále výrazně diferencované věkové struktury (Vacek et al, 2006), protože životnost stromu rostoucího v zápoji je výrazně delší, než období jeho výškového přírůstu (Vacek, 1990, Vacek, 2006). Vlivem zapojení a vzniku souvislé korunové vrstvy v rámci svrchního patra pak dochází k eliminaci nebo až úplné ztrátě podrostu (Míchal, 1983). Takový porost dospěl do svého závěrečného stádia (Korpeľ, 1989) a je pak na pohled velmi blízký lesu s hospodařením pasečným způsobem (Košulič, 2010). V tomto období dosahuje maximální dřevní zásoby během celého svého cyklu, zároveň se oproti předešlému stádiu výrazně snižuje vitalita, snižuje hustota a ztrácí vrstevnatost (Korpeľ, 1989), průměrné těžiště je v takovémto porostu značně vysoko a porost v tomto stádiu je nejméně odolný (Míchal, 1983, Košulič, 2010).

3.4.3. Stádium rozpadu

Nejméně vitální stádium v celém cyklu je stádium rozpadu, kdy vlivem věku a disturbančních činitelů zásoba porostu rapidně klesá a mezery po odumírajících stromech v rámci nejvyšších korunových pater již nejsou zaplňovány úměrně velkými stromy, či nárůstem korun stromů okolních (Korpeľ, 1989). Vzniká tak věkově a tloušťkově velmi různorodá struktura nepravidelně uspořádaných hloučků mezer mezi rozvolněným porostem dožívajících stromů původního lesa (Korpeľ, 1989, Vacek, 1990, Vacek et al, 2006, Košulič, 2010). Tyto mezery jsou vyplněny postupnou obnovou lesa mladou nastupující generací, která se uplatní v následném stádiu dorůstání nově nastupujícího porostu. Stávající podmínky jsou pro vznik nastupující generace zejména klimaxových dřevin ideální (Míchal, 1983, Korpeľ, 1989, Košulič, 2010). Stromy z původní generace, které v tomto stádiu dosáhly svých maximálních dimenzí, postupně po dosažení svého fyziologického limitu hynou a podíl starých žijících stromů v porostu kontinuálně klesá (Košulič, 2010).

Pro doplnění těchto tří zobecněných stádií byly vyčleněny další fáze zohledňující speciální případy porostů. Jeden z těchto speciálních případů je

situace na extrémních lokalitách velmi členitého terénu, nebo v blízkosti horní hranice lesa na horách, kde je fáze rozpadu natolik dlouhá, že se kryje se všemi ostatními stádii - tedy dorůstání i optima a může tak dojít k situaci, že se v porostu na jedné lokalitě vyskytují všechny tři stádia současně (Korpeľ, 1989, Míchal 1983, Gilg, 2005). Této fázi se říká výběrná nebo regenerační a většinou po definitivním rozpadu se situace dostává zpět do cyklu ve stádiu optima (Míchal, 1983, Korpeľ, 1989). Dalším specifickým případem je situace, kdy dojde k rozsáhlé disturbanci a porost je tvořen plošnou značně homogenní obnovou na velké ploše. Tato fáze se nazývá fází mladého lesa (Míchal, 1983, Korpeľ, 1989). Zbylé tři fáze řeší přechod mezi jednotlivými stádii. Fáze vrstevnaté etážové výstavby spojuje stádia rozpadu a dorůstání, kdy odumírající stromy staré generace se primárně podílí na produkci a nová generace je ještě příliš nízká. Vzniká tak porost dvouetážového charakteru, který se postupem doby překlene do stádia dorůstání (Korpeľ, 1989). Poslední dvě fáze dělí vývoj v rámci stádia optima. Fáze optima popisuje situaci, kdy je porost již ve stádiu optima, ale je stále aktivní ve výškovém přírůstu. Fáze stárnutí popisuje porost na konci tohoto stádia, kdy jeho přírůst je za kulminací a začíná dožívat. Jedná se tak o přechod mezi stádiem optima a rozpadu (Korpeľ, 1989, Míchal, 1983).

3.5. Režim disturbancí

Hlavními činiteli ovlivňující nástup a délku trvání jednotlivých stádií a fází v dynamice vývoje přirozených lesů jsou disturbance (Gilg, 2005). Tyto události působící přirozené kolísání změn v rámci porostu, ať už jsou vnímány odbornou veřejností jakkoliv, hrají významnou roli v tvorbě struktury přirozeného lesa a tím i v kontrole druhového složení a celkové stability a odolnosti daného ekosystému vůbec (Holling & Meffe, 1996, Landers et al, 1999, Frelich, 2002, Zielonka & Malcher, 2009). Jsou tak nedílnou součástí dynamiky vývoje těchto lesů, kdy rozpadem vrchního patra korunového zápoje iniciují nástup a přežití nové generace smrků, vyčkávající do té doby v zástínu mateřského porostu. Tím je garantováno zachování druhu a kontinuální obměna generací

na stanovišti (Hytteborn & Verwijst, 2013) a současně umožněn i výskyt některých doprovodných světlomilných dřevin, které by se pod stálým hustým zápojem jinak nikdy neprosadily, přičemž se na mnohých lokalitách přirozeně podílejí na dlouhodobém charakteru lesa (Qinghong & Hytteborn, 1991, Gromtsev, 2002, Fraver et al, 2008, Zielonka & Malcher, 2009, Zielonka et al, 2010). Disturbance také hrají podstatnou roli při vlastním vzniku mikrostanovišť pro výhodné klíčení a počáteční odrost semenáčků smrkového zmlazení vzešlého z přirozeného náletu. Nejen že dynamicky mění strukturu mozaiky lesa, která má zásadní vliv na existenci samotné obnovy (Grassi et al, 2004), a navíc i přispívá k větší stabilitě vůči plošně rozsáhlým disturbancím (Frelich, 2002, Kulakowski & Bebi, 2004), ale také vytváří heterogenitu v reliéfu a substrátu půdního povrchu nejčastěji množstvím a orientací napadaného mrtvého dřeva, nebo vytvářením terénních depresí, čímž vznikají podmínky zvýhodněné pro semenáčky na úkor buřeně či nepřízní mikroklimatických podmínek, či dalších negativně působících fyzikálních jevů (Harmon & Franklin, 1989, Hoefgaard, 1993, Jonášová, 2001, Kuuluvainen & Kalmari, 2003, Baier et al, 2007, Ulbrychová et al, 2009, Bottero et al, 2013). Celkově vzato jsou disturbance nedílnou součástí dynamiky přirozených horských smrčín a na mnohých stanovištích horského lesa jsou podmínkou pro zachování kontinuální existence smrkového porostu (Kuuluvainen et al, 1998, Landers et al, 1999, Frelich, 2002, Gigl, 2005, Kulakowski & Bebi, 2004, Svoboda 2008, Fraver et al, 2008, Svoboda et al, 2012).

Režimů disturbancí a scénářů vývoje lesa v rámci jejich působení je několik. Záleží především na intenzitě síly působitele disturbance, závažnosti jejího poškození, s tím ruku v ruce i na změně, kterou v porostu vyvolala a konečně také na frekvenci, se kterou se daná událost opakuje (Frelich, 2002). Základní rozdělení, které se v souvislosti s výzkumy používá, lze uvést na základě intenzity působení rušivého elementu a rozsahu území, který ovlivnil. Jedná se o disturbance malých, středních a velkých intenzit (Frelich, 2002).

3.5.1. Disturbance nízké intenzity

Projevují se mírnou intenzitou narušení porostu tak, že dojde k drobné mortalitě stromů, charakterizované řádově jen jednotlivými jedinci, nebo malými skupinkami stromů. Jsou důležitým tvůrčím prvkem ovlivňující strukturu porostu tím, že způsobují její maloplošnou heterogenitu a přirozené ředění méně odolných či stabilních jedinců. V místech odumřelých jedinců se vytváří malé mezery v zápoji a vzniká tak nový prostor pro růst jedinců z nižších pater. V těchto místech tak vzniká vertikálně i věkově diferenciovaný porost s mnohvrstevnatým zápojem korun. Častým činitelem způsobující takovéto disturbance malé závažnosti porušení bývají vichřice, které shodí jen několik stromů dorostlých větších dimenzí v porostu, nebo přirozený žír Kůrovců, tvořících tzv. „kůrovcové mezery“ či „oka“ (Kuuluvainen et al, 1998, Frelich, 2002, Müller et al, 2008).

3.5.2. Disturbance střední intenzity

Při tomto charakteru přírodního porušení dochází nejčastěji vlivem silné vichřice, přemnožením kůrovce nebo interakcí obojího, k rozsáhlejšímu zničení většího počtu až většiny jedinců v hlavním korunovém patře lesního porostu (Kulakowski & Bebi, 2004, Svoboda, 2008). Dochází k plošně velkým ztrátám původního korunového zápoje, avšak je stále zachován značný podíl genetické banky pokračovatelů původního porostu v podobě neporušených semenáčků nastupující generace (Frelich, 2002).

3.5.3. Rozsáhlé disturbance

Tyto disturbance zapříčiňují svou velkou intenzitou působení úplný zánik stávající populace a sukcese probíhá od začátku. Bývají způsobovány především požáry nebo velmi intenzivním působením větru často spojeným s dalšími doprovodnými disturbančními jevy. Tento režim disturbančních procesů je charakteristický především pro oblasti výskytu rozsáhlých přírodních

boreálních lesů, ve kterých jde o nejpodstatnější činitel ovlivňující strukturu rozsáhlých porostů (Kuuluvainen et al, 1998, Frelich, 2002, Fraver et al, 2008).

Z hlediska intervalů či frekvence působení disturbancí v rámci všech zmíněných intenzit působení lze na základě celé řady výzkumů říci, že přirozené události způsobující disturbance v klimaxových lesích se na stejných lokalitách v průběhu historie pravidelně opakují v jistých časových periodách. Lze tedy hovořit o disturbančních režimech, které mají charakter cyklů opakujících se v určitých intervalech a těmito víceméně pravidelnými cykly je ovlivňován vývoj a celková dynamika růstu lesa (Míchal, 1983, Gromtsev, 2002, Svoboda, 2008, Svoboda et al, 2012).

3.6. Režim disturbancí a dynamika růstu horských smrčín ve střední Evropě

Dlouhodobá historie působení disturbancí v lesích střední Evropy není díky intenzivnímu lidskému hospodaření dobře známa, přesto i tak lze stále nalézt ostrůvky, kde člověk pro obtížně dostupný terén příliš či vůbec v průběhu minulosti nezasahoval. V takovýchto sporadických porostech lze na základě dendrochronologických metod zjistit průběh přirozeného vývoje smrkových porostů i 150 a více let zpět v čase (Zielonka et al, 2010, Panayotov, 2011). Tyto zbytky do jisté míry přirozených horských společenstev jsou v posledních desetiletí častějším cílem mnoha studií v tomto regionu. Přesto, že obecné znalosti o vývoji horských smrčín a jejich disturbančních režimech jsou známé z mnoha studií a lze je uplatnit z jiných lépe prozkoumaných oblastí (Kulakowski & Bebi, 2004, Panayotov, 2011), rozdílnost těchto lokalit od středoevropských podmínek z hlediska klimatu, druhu a historie může hrát značnou roli v ovlivnění dynamiky vývoje lesa. Neuvědomění si některých těchto pro danou oblast charakteristických vlivů a nesprávné pochopení dynamiky růstu horských smrčín v dané oblasti může vést k nevhodným závěrům a posléze i k nevhodným řídicím rozhodnutím (Panayotov, 2011). Velký potenciál z hlediska takovýchto dostupných dat v rádiusu střední Evropy představují pohoří v rámci Karpatského oblouku a na Balkáně (Panayotov, 2011).

Obecně pro celou oblast střední Evropy lze jednoznačně říci, že nejčastějším a nejvýznamnějším disturbančním činitelem, a tedy vlastně i iniciátorem změn v rámci fází ve vývojovém cyklu horských smrčín ve střední Evropě za posledních několik stovek let jsou především vichřice. (Svoboda, 2008, Zielonka et al, 2010, Panayotov et al, 2011, Svoboda et al, 2012, Svoboda et al, 2013). Z výzkumů zabývajících se tímto prostorem je patrné, že jde o charakteristický jev ovlivňující v průběhu celé historie místní porosty a že systematický výskyt vichřic je nedílnou součástí běžného fungování a strukturování horských smrčín a samy o sobě nepředstavují žádný ekologický či klimatický problém (Panayotov et al, 2011). Struktura lesního porostu ovlivňovaného tímto disturbančním působením se v souladu s návaznými procesy a mortality, regenerace a konkurenčního ředění značně liší podle frekvence působení a míry závažnosti disturbancí (Zielonka & Malcher, 2009). Pro oblast střední Evropy, která není v tomto ohledu tak důkladně prozkoumána jako jiné oblasti jako například Skandinávie, či boreální lesy Severní Ameriky a Ruské tajgy, není obecná zákonitost frekvence a intenzity působení disturbančních režimů jednoznačně zřejmá. Oproti původnímu předpokladu obecné dynamiky růstu přirozených smrčín, vycházejícího v rámci malého vývojového cyklu z disturbančních režimů, ve kterém hlavní ovlivňující faktor tvoří disturbance malých intenzit (Qinghong & Hitteborn, 1991, Kuuluvainen et al, 1998), se v poslední době s příchodem nových studií pro danou oblast objevila řada lokalit, ze kterých vyplývalo spíše ovlivnění režimem disturbancí se středně silnými až silnými intenzitami (Zielonka & Malcher, 2009, Zielonka et al, 2010, Panayotov et al, 2011, Svoboda et al, 2012, Svoboda et al, 2013). Například v studii z Vysokých Tater Zielonka et al (2010) zaznamenal během období 150 let nejméně 3 silné vichřice. Stejně tak Svoboda et al (2012) datoval na základě výzkumu porovnaného se zprávami z historických dokumentů vichřice značného rozsahu poškozování působící v určité pravidelnosti na Šumavě již od 18. století. Tyto závěry také částečně podporuje Panayotov (2011), který v Bulharském pohoří Rila identifikoval dvě velkoplošné disturbance, přesto že na místní dynamiku lesa byl zřejmý i častý vliv disturbancí malého rozsahu (Panayotov, 2011). Výskyty rozsáhlých

i maloplošných disturbancí současně ovlivňujících dynamiku lesa byly prokázány i v Rumunských pohoří Calimani a Giumalau (Svoboda et al, 2013). Naopak některé studie velký vliv rozsáhlých a středních disturbancí na dynamiku vývoje lesa v rámci střední Evropy neprokázaly, jako například výzkum, který Szewczyk et al (2011) provedl v západních Karpatech. Z tohoto rozporu je zřejmé, že je pro hlubší pochopení disturbančních režimů ovlivňující oblast střední Evropy ještě potřeba většího počtu výzkumů, a že přes platnost určitých obecných zákonitostí o dynamice vývoje lesa a disturbančních režimů, které lze převzít z jiných lépe prozkoumaných oblastí (Kulakowski & Bebi, 2004), nelze dogmaticky aplikovat všechny závěry souhrnně pro veškeré přirozené smrkové porosty v horských polohách bez ohledu na jejich regionální polohu. Nesprávné pochopení dynamiky vývoje dané oblasti může dojít k nevhodným řídicím rozhodnutím. Pro doporučení vhodné řídicí strategie v neobhospodařovaných smrkových lesích je třeba na základě většího počtu takovýchto studií vytvořit rekonstrukci dynamiky smrčin a disturbančních režimů odpovídajících našim podmínkám a přirozeným vlivům (Zielonka et al, 2010, Panayotov, 2011, Svoboda, 2012).

3.7. Regenerace lesa

Přírodní podmínky pro regeneraci lesa v horských oblastech bývají především kvůli zhoršujícímu se klimatickému a půdnímu prostředí poměrně nepříznivé. Kvůli ztíženým klimatickým podmínkám klesá generativní schopnost reprodukce a oproti níže položeným lokalitám narůstá i perioda semenných let (Ulbrichová et al, 2009). Avšak ani po zdárném uchycení semenáčku není jeho úspěšný odrost do nastupující generace jistý. Úspěšná, dostatečná obnova a její následné přežití záleží na přízni celé řady faktorů. Ty nejpodstatnější z hlediska přežití jsou mráz, pohyb sněhu, dostatečná vláha, okus zvěří a konkurující buřen (Baier et al, 2007, Ulbrichová et al, 2009).

Půdní podmínky, mocnost humusové vrstvy a půdní pokryv hrají v uchycení semenáček významnou roli. Na mělkých půdách s tenkou vrstvou humusu bylo prokázáno výrazné snížení zmlazení oproti půdám byť kyselým, ale s mocným humusovým horizontem (Baier et al, 2007). Významným

činitelem je také půdní pokryv. Druhý jmenovaný typ půdy je charakteristický výskytem borůvky druhu *Vaccinium myrtillus*, která představuje daleko snesitelnější pokryv z hlediska konkurence než travnatá buřen, (Baier et al, 2007), nebo například kapradí (Ulbrychová et al, 2009). Opačným příkladem mohou být výrazně prosvětlená místa pokrytá travinami rodu *Calamagrostis* a dalšími vysokými bylinami, které nejen svým konkurenčním bojem, ale už svým hustým prokořeněním půdy mnohdy usazení semenáčku smrku ani neumožní (Svoboda & Zenáhlíková, 2009). Dalším faktorem, způsobující obnově lesa v horských oblastech vážné problémy, je reliéf terénu. Zejména na strmých svazích činí v zimě velký problém pohyb a sesun sněhu, nebo odvanutí semen a jejich skluz po sněhu ze svahu dolů. V nezimních měsících bývá zde také problém s rychlým stokem vody. Na těchto stanovištích se tak koncentruje obnova hlavně do míst, kde dochází k retenci těchto pohybů, tedy vody, sněhu a semen, a tak se obnova v těchto lokalitách koncentruje převážně na terénní deprese a přírodní překážky, které těmto pohybům brání (Baier et al, 2007).

Optimální půdní podmínky pro úspěšnou obnovu s dostatečnou vláhou, ochranou před nepřízní klimatu a absencí buřeně jsou tedy v horských oblastech zastoupeny jen marginálně. Smrk se tak obnovuje jen místy a vytváří hloučkovité struktury zmlazení, které jsou fixovány převážně na specifická mikrostanoviště, jako jsou povrchy pokryté mechem, opadem jehličí a sušší místa nejčastěji vyvýšená nad úroveň okolního terénu (Vacek, 1990, Jonášová, 2001, Kuuluvainen & Kalmari, 2003, Bottero et al, 2013). Právě tato stanoviště nebývají porostlá buření, které semenáčky smrku, byť se nachází jinak ve vhodných podmínkách, nedokáží úspěšně konkurovat a potlačeny pak hynou (Harmon & Franklin, 1989, Vacek, 1990, Qinghong & Hitteborn, 1991, Jonášová, 2001, Svoboda & Zenáhlíková, 2009).

3.8. Význam mrtvého dřeva pro regeneraci lesa

Velmi důležitou roli ve smyslu výhodného mikrostanoviště pro přirozenou obnovu smrku zaujímá mrtvé dřevo (Harmon & Franklin, 1989, Vacek, 1990, Qinghong & Hitteborn, 1991, Hofgaard, 1993, Jonášová, 2001, Gilg, 2005,

Zielonka, 2006, Svoboda & Zenáhlíková, 2009, Kathke & Bruelheide, 2010, Bače et al, 2012). V horských oblastech přirozená obnova právě kvůli zmíněným faktorům tvoří často velmi nízké procento pokryvu půdy vůči celému zbytku lesního stanoviště a z tohoto sporadického zmlazení převážnou většinu (40, někde i 50 – 80 %) tvoří semenáčky rostoucí právě na mrtvém dřevě (Hofgaard, 1993, Zielonka, 2006, Svoboda & Zenáhlíková, 2009, Bače et al, 2012). Na některých klimaticky specifických stanovištích horských poloh je dokonce přítomnost mrtvého dřeva uváděna za podmínku pro zachování populace smrkového lesa (Hofgaard, 1993). Výhoda tlejícího dřeva spočívá hned v několika činitelích. Především toto stanoviště představuje pro smrk konkurenční výhodu v boji o světlo a prostor s okolní vegetací (Hormon & Franklin, 1989, Jonášová, 2001, Zielonka, 2006, Svoboda & Zenáhlíková, 2009). Jeho rozklad uvolňuje uhlík, dusík a minerální prvky uložené v celulóze, které jsou pak zpřístupněny nové generaci stromů (Gilg, 2005, Zielonka, 2006). Zajišťuje stálejší mikroklima, především teplotu, vláhu, zabraňuje odplavení vodou, či pohybu sněhu (Vacek, 1990, Svoboda & Zenáhlíková 2009). Na strmých srázech v bavorských Alpách bylo identifikováno nejvíce zmlazení na mrtvém dřevě a v jeho okolí, nejen pro příznivější substrát pro klíčení, ale také pro to, že mrtvé dřevo zde působí jako retenční činitel inhibující pohyb sněhu a semen ze svahu a vytváří tak překážky a nerovný povrch, který mimo jiné brání i erozi a sesuvu půdy v těchto specifických terénech (Gilg, 2005, Baier et al, 2007).

Důležitou roli v přípravě vhodného substrátu na mrtvém dřevě hrají dřevozpracující houby. Svou činností chemicky upravují strukturu dřeva, jeho složení, a tím urychlují jeho rozklad (Zielonka, 2006, Fraver et al, 2008, Bače et al, 2012). Umožňují tak i přes velmi pomalý proces rozkladu dřevní hmoty, uváděný až na 150 let po pádu stromu (Hofgaard, 1993, Holeksa, 2001), uchytit se smrkovému náletu již 20 – 30 let po pádu (Vacek, 1990, Zielonka, 2006, Svoboda & Zenáhlíková, 2009). Houby na mrtvém dřevě hrají také velký význam ve výživě mladých stromků. V Období sucha udržují v substrátu vlhkost a ovlivňují koncentrace kationů v roztocích. Jejich mycelium přenáší další prvky z půdy a tak z této mykorhizní interakce mohou mladé smrky velmi těžit (Zielonka, 2006, Bače et al, 2012). Mikrostanoviště vytvořené tlejícím mrtvým

dřevem poskytuje tedy pro klíčení semenáčků nesporné výhody oproti jiným stanovištím. Vykazuje největší hustotu zmlazení a tím i největší konkurenční boj mezi jednotlivými semenáčky navzájem (Kathke & Bruelheide, 2010). Avšak v západních Alpách bylo prokázáno, že naopak až přílišné nahromadění mrtvého dřeva na velkých plochách má na obnovu negativní vliv, protože usazení novému náletu semenáčků brání, nicméně významná prospěšnost roztroušeného mrtvého dřeva na regeneraci zejména hloučkovitého charakteru a její ochranu byla i zde prokázána (Bottero et al, 2013).

3.9. Vliv struktury porostu na regeneraci a vývoj lesa

Struktura lesa a události, které tuto strukturu ovlivňují, hrají podstatnou roli v regeneraci lesa a mají na existenci přirozené obnovy zásadní vliv. Tyto události totiž nejzásadnějším způsobem ovlivňují předešle jmenované faktory, tolik významné pro to, aby se nově vznikající generace vůbec prosadila a byla schopna přežít a odrůst (Grassi et al, 2004). Události, které se největší měrou projeví na struktuře přirozeného lesa, a tím nejzásadněji upravují stanovištní podmínky, jsou disturbance různých intenzit. V závislosti na druhu disturbance je velký rozdíl mezi následně nově vzniklou strukturou a tedy i celým vývojem lesa a jeho obnovy. Disturbance malé intenzity, většinou častějšího projevu, vytváří drobnou, mezerovitou, dynamickou strukturu lesa, zatímco občasné vichřice střední a velké závažnosti vytváří více hrubozrnnou strukturu, tedy zcela odlišnou (Zielonka & Malcher, 2009). Tím se pak liší i podmínky stanovišť, přirozená obnova a její vývoj, někdy i druhová skladba.

Obecně platí, že pro efektivní realizaci přirozené obnovy smrkového porostu je nezbytně nutná přítomnost, dostatečný počet a dostatečná vzdálenost plodných mateřských stromů od místa obnovy (Ulbrichová et al, 2009). V porovnání s velkými porostními mezerami vzniklých po středně velkých disturbancích zcela nejlépe pro přirozenou obnovu smrku vychází lokality s mozaikovitým uspořádáním menších mezer, zapříčiněných častějšími disturbancemi malých intenzit (Grassi et al, 2004). Výhodou těchto stanovišť je různorodost světelných a teplotních podmínek, zatímco na stanovištích postižených většími disturbancemi obnova převažuje jen v okrajích narušené zóny

a obnova uprostřed bývá výrazně slabší až sporadická. To může být způsobeno buď stresem způsobeným extrémní změnou stanoviště (světlo, teplo, nedostatek vláhy), nebo buření (Grassi et al, 2004). Za zcela nejhorší variantu pro přirozené zmlazení se prokázaly plochy, na nichž proběhla disturbance větší intenzity a následně bylo z těchto lokalit mrtvé dřevo odklizené (Jonášová et al, 2010).

Nejpříznivější prostředí pro nálet husté přirozené obnovy smrku je tedy zapojený les ve své produktivní fázi optima, kde semenáčky snázející snížené ozáření vyklíčí a přežijí do příchodu většího uvolnění zápoje způsobeného disturbancí (Grassi et al, 2004, Ulbrichová et al, 2009, Jonášová et al, 2010). Podíl obnovy smrku v živých, zapojených porostech je až desetinásobně vyšší než v porostech odumřelých. (Ulbrichová et al, 2009) Větší uvolnění je pak nejvíce žádoucí pro přírůst v pozdějších fázích růstu semenáčku (Grassi et al, 2004, Ulbrichová et al, 2009, Bottero et al, 2013).

V dospělých smrkových porostech ovlivňovaných malým vývojovým cyklem na konci stádia optima vzniká reprodukci mateřského porostu nově nastupující generace semenáčků, která je vznikem a svým vývojem závislá na maloplošné disturbanci. Tato nově vzniklá generace tvoří základ banky semenáčků nového porostu. Při náhlém výraznějším uvolnění zápoje, kdy tomuto zmlazení, vznikajícím již v podrostu, přibude větší osvětlení, je jeho reakce přírůstu mnohem větší, než u nově klíčících semenáčků osidlující stanoviště po disturbanci (Ulbrichová et al, 2009). Struktura tohoto zmlazení spočívá především ve hloučcích. Mladší stromky se shlukují kolem starších stromků, vzniklých už před vznikem mezery. Nejstarší stromky obnovy jsou uprostřed hloučku a nejmladší stromky, uchycené při větším světlostním uvolnění, na okrajích hloučku. Starší stromky vzniklé z náletu v zapojeném porostu ještě před disturbancí, která mimo jiné novými příznivými podmínkami silně podpořila jejich přírůst, mají nejen konkurenční výhodu před stromky vzniklými po disturbanci, a tím přispějí z největšího podílu do opětovného zapojení porostu, zároveň tyto stromky také představují jádro obnovy, kolem kterého se postupně začíná vytvářet a rozšiřovat mladá generace nového lesa (Grassi et al, 2004).

4. Metodika

4.1. Sběr dat

Získávání dat zkoumané lokality SY1 probíhalo na jihozápadním úbočí masivu Sywula v pohoří Horany v Ukrajinských Karpatech. Sběr byl prováděn v průběhu měsíce srpna v roce 2012. Na základě předem vytvořené pravidelné čtvercové sítě bylo celkem vytyčeno 20 ploch, na kterých se data získávaly. Čtvercová síť, vytvořená na mapovém podkladu v ArcGISu, měla rozměry 141,42 x 141,42 m, což odpovídá ploše 2 ha. V každé takto vzniklé čtvercové ploše byl umístěn koncentrický čtvereček o rozměru 0,5 ha, z důvodu, aby se zkoumané plochy nepřekrývaly. V takto vzniklých čtverečcích byly náhodně vygenerovány 3 body. První bod byl bodem, který vytyčoval v terénu střed výzkumné plochy, zbylé dva body byly náhradní, pokud by se první bod nacházel na nepřístupném nebo nereprezentativním místě. V případě, že se na nereprezentativním místě nacházel celý čtvereček (například v rozsahu nedávné disturbance, kde by se na výzkumné ploše nacházelo méně než 15 zájmových stromů, či značně podmáčeného prostředí, kde by většina stromů byla vyhnílá, nebo na ploše, kde by příměs jiných druhů dřevin překračoval hranici 33 %) nebyl na vygenerované ploše prováděn kompletní dendrochronologický výzkum, pouze se provedl zbylý strukturální záznam a plocha byla nahrazena druhým nebo třetím bodem z jiného sousedního čtverečku, tak aby stále bylo celkově dosaženo původního počtu dvaceti ploch, na kterých byl dendrochronologický výzkum prováděn.

V terénu se jednotlivé výzkumné plochy vyhledávali za pomoci GPS technologie. Střed se po té přesněji dohledal pomocí padesáti záměrů v programu Arcpad. Místo středu plochy bylo označeno kovovým geodetickým kolíkem, na nejbližší strom od středu byla uvázána žlutá páska, a ve vzdálenosti 2 metrů od středu směrem k severu byl umístěn roxor. Na nejbližších 3 – 5 stromů byly ve výšce 1,3 m směrem ke středu připnuty kovové připínáčky pro snadnější následné dohledání. Takto vyhledaný a určený

bod byl středem trvalé výzkumné plochy (dále TVP). Výměra TVP byla 1000 m². V případě, kdy TVP vycházela do mladého porostu, ve kterém se nacházelo více jak 150 stromů na plochu 0,1 ha, byla výměra TVP snížena na 500 m². Tvar TVP byl tedy kruhový s poloměrem 17,84 m (případně 12,62 m). Na každé ploše se před vlastním měřením a sběrem dat provedl popis lokality dle následných charakteristik.

Zaznamenávala se svažitost terénu, měřená výškoměrem Vertex, expozice svahu, dále pak charakteristiky Hillform a Landform.

Charakteristika Hillform popisuje pomocí třístupňové stupnice topografii terénu, v němž se TVP nachází. Číslo 1 znamená nahoře z pohledu umístění plochy ve svahu, číslo 2 uprostřed svahu a číslo 3 dole na svahu.

Charakteristika Landform popisuje mikrorelief svahu a využívá k tomu pětistupňovou škálu. Číslo 1 zde charakterizuje pozici plochy na vrchu kopce, číslo 2 na svahu pod kopcem s konvexním průběhem křivky svahu, číslo 3 označuje inflexní bod přechodu mezi konvexním a konkávním průběhem křivky svahu, tedy přechod z návrší do údolí, číslo 4 popisuje pozici nad údolím s konkávním prohnutím a konečně číslo 5 určuje polohu plochy v údolí.

Na každé ploše se zaznamenával a popisoval stav obnovy přesahující výšku 0,5m. Sčítali se všichni jedinci a byli zaznamenávání podle druhu a rozdělení do tří skupin podle kritéria v rozsahu 0,5 – 1,3 m, 1,3 – 2,5 m a 2,5 m a výše až do výčetní tloušťky $h_{1,3}$ 10 cm. U každého jedince bylo specifikováno na jakém mikrostanovišti se nachází. Mikrostanoviště byly charakterizovány čtyři – vyvýšené místo (např. na kupě vzniklé po vývratu), snížené místo (jáma po vývratu), na mrtvém dřevě a ostatní mikrostanoviště.

Dále byl na TVP prováděn sběr dat pro inventarizační a dendrochronologickou analýzu. Za zaujaté stromy pro měření v ploše byly vybrány všechny stromy nacházející se na ploše s výčetní výškou $h_{1,3}$ větší než 10cm. Všem zaujatým stromům bylo přiděleno číslo, byl zaznamenán druh, jeho

výčetní tloušťka, stav oslunění nebo zastínění, jeho sociální statut, dále zda je živý či mrtvý, mikrostanoviště na kterém rostl (pokud byl na kupě, ve vývratu, či mrtvém dřevě) a byla zaznamenána jeho poloha prostřednictvím technologie FieldMap. Pokud byl strom mrtvý, určovala se jeho výška pouze odhadem se zaokrouhlením v desetinásobcích metru a zaznamenával se stupeň rozkladu souše. Číslo 1 označovalo souši krátce po uschnutí stromu, na které ještě zbyly drobné větve a zbytky olistění, číslo 2 bylo přiřazeno k souši s drobnými větvičkami bez olistění, číslo 3 připadalo ke stromu se všemi silnými větvemi, bez drobných větviček, číslo 4 byly souše většinou se zlomy jen s několika zbylými silnými větvemi a číslo 5 označovalo pahýl pod 2m výšky. U živých stromů byl zaznamenáván stav podmínek oslunění, zda roste v podmínkách otevřeného zápoje (označen R – released), nebo uzavřeného zápoje (S – suppressed), kde bylo přiřazujícím kritériem, pokud více jak 50 % koruny stromu rostlo pod přímým zastíněním okolních jedinců. Další záznam byl veden o sociálním statusu, kde se hodnotilo, zda strom roste v úrovni nebo podúrovni hlavního korunového zápoje. Za úroňovou výšku se považovalo 75 % z výšky nejvyšších stromů na ploše. U pěti živých, náhodně vygenerovaných stromů z každé plochy, které byly zároveň nepoškozené i rostly v podmínkách otevřeného zápoje, byla měřena jeho výška, výška nasazení koruny a šířka koruny ve dvou na sebe kolmých směrech. Ze všech zaujatých živých stromů na ploše bylo prostřednictvím generátoru náhodných čísel vybráno 25 jedinců, na kterých byl za použití Presslerova nebozezu vyvrtán vývrt k dendrochronologické analýze. Vrt byl vůči stromu prováděn směrem po vrstevnici, aby vzorek nebyl nijak ovlivněný kompresním dřevem (Rybníček et al, 2010). Pro reprezentativnější vzorek se vždy vybírala k vrtu ta strana kolmá ke spádnicí, ve které vykazoval strom vyvinutější korunu, a tudíž se jeho přírůst jevil jako intenzivnější. Odebíralo se ve výšce 1m od paty stromu, aby nebyl ani zkreslen kořenovými náběhy (Fraver et al, 2007). V případě, že byl vygenerovaný strom shnilý, vybral se nejbližší strom podobné výčetní tloušťky a ten shnilý strom nahradil. V případě nedostatku stromů na ploše se odebírají nejbližší stromy od středu plochy, postupně ve všech 4 směrech světových stran (sever, východ, jih, západ). Všechny vývrty byly pečlivě vloženy

do plastových trubiček a důsledně označeny lokalitou, číslem plochy a číslem stromu.

V okolí každé TVP se dále vrtalo 3 – 5 stromů s výčetní tloušťkou $h_{1,3}$ 5 – 10 cm, jejichž koruna rostla v podmínkách otevřeného zápoje v tzv. gapu a změřila se velikost každého gapu, ve kterém stromek, jehož vrt byl odebrán, rostl. Stejně tak se vrtal přibližně stejný počet jedinců stejného tloušťkového rozsahu, který rostl pod zastíněním korunového zápoje. Na základě porovnání a vyhodnocení těchto údajů bude později během analýzy možno stanovit, v jakých podmínkách stromy na dané TVP v mládí odrůstaly, jestli v podmínkách otevřeného, nebo uzavřeného zápoje.

4.2. Měření a zpracování dat

V dendrochronologické laboratoři byly získané vrty jednotlivě vyjmuty z plastových trubiček a byly opatrně přilepeny na předem připravená prkna s vysoustruženými drážkami, tak aby nedošlo při manipulaci během měření k jejich poškození. Tyto vzorky byly pak následně po celé své délce rovnoměrně seříznuty, aby byly letokruhy pro analýzu a měření jednoznačně patrné. Před začátkem měření byla na každém vývrtnu spočtena jeho série letokruhů a pomocí teček byla rozfázována po desetiletích, pro snadnější zpětnou kontrolu správnosti měření. Vlastní měření probíhalo pod binokulární lupou na speciálním posuvném stole a s přesností 0,01 mm bylo zaznamenáváno prostřednictvím programu TSAP-Win do elektronického formátu. Měřilo se směrem od středu ke kůře, přitom poslední letokruh spolu s kůrou v měření zaznamenán nebyl (jedná se o letokruh, který ještě nedokončil svůj růst v roce 2012). Výstupem tohoto měření byly záznamy o přírůstech všech jednotlivých stromů (celkem 1 549 jedinců) z každého roku svého růstu a jejich jednotlivé přírůstové křivky. Souhrn těchto křivek bylo nutné pro každou výzkumnou plochu odděleně upravit o chyby, vzniklé například chybějícími letokruhy, nebo tvorbou letokruhů nepravých (Čada & Svoboda, 2011), tak aby bylo možné vytvořit přehledné křivky růstu, charakteristické pro každou plochu, a přiřadit tak k jednotlivým letokruhům konkrétní kalendářní data. To bylo

provedeno dendrochronologickou metodou křížového datování (Cook & Kairiukstis, 1990, Rybníček et al, 2010), kdy se jednotlivé přírůstové řady posuny upravovaly pomocí softwaru PAST 32 až do doby, kdy kopírovaly přírůstové křivky ostatních stromů na lokalitě. Takto upravené křivky lze pak datovat. Na základě vizuálního posouzení lze stanovit, ve kterých letech přírůst na dané ploše stagnoval a kdy byl naopak nějakou změnou v porostu stimulován. Z takovýchto informací lze vydedukovat historii událostí v průběhu růstu porostu, vztaženou ke konkrétním datům a přiřadit je ke konkrétním již známým událostem.

4.3. Dendrochronologická analýza

4.3.1. Identifikace podmínek počátečního růstu stromu

Na základě metody Gap – origin, neboli metody detekce počátečního rychlého růstu, lze stanovit v jakých světlostních podmínkách, jednotlivý strom na počátku svého růstu rostl. Tato informace nám dokáže poskytnout obrázek přibližné porostní struktury stanoviště, v jaké se začínal formovat současný porost. Stromy, které v počátcích svého vývoje rostly v podmínkách rozvolněného až otevřeného korunového zápoje, vykazují svůj počáteční výrazně růst vyšší než stromy, které ve své rané fázi odrůstaly pod zástínem souvislého zápoje. Stromy, které odrůstaly v porostní mezeře, jsou identifikovány na základě jejich počátečního růstu v rámci prvních pěti let, který byl vyšší, než byla zjištěna hranice, stanovená statistickou metodou logistické regrese (Svoboda et al, 2012, Svoboda et al, 2013). Tato metoda srovnává přírůstová tempa mladých stromků, které odrůstaly v porostní mezeře se stromky na stejné lokalitě odrůstajícími pod zápojem (Svoboda et al, 2012). Jako hranice pro detekci odrůstání v porostní mezeře byla zjištěna hodnota přírůstu překračující 1 cm za rok (Svoboda et al, 2012, Svoboda et al, 2013).

4.3.2. Identifikace náhlé růstové změny

Základním parametrem pro stanovení růstové dynamiky a detekci významných událostí během růstu porostu je detekce tzv. uvolnění růstu, nebo náhlé růstové změny. Je to situace, kdy se v porostu nejčastěji vlivem nějaké disturbance a narušení korunového zápoje zlepší světelné podmínky pro stromy nižších korunových pater a ty pak vykazují vyšší přírůst (Zielonka et al, 2010). Toto uvolnění se v přírůstové křivce projeví jako náhlé, setrvalé a výrazné zvýšení přírůstu (Svoboda et al, 2012). Je několik metod, jakým způsobem lze náhlou růstovou změnu vzniklou uvolněním zápoje z letokruhových záznamů detekovat. Pro tento výzkum byla zvolena metoda procentuálních změn růstu (Black & Abrams, 2003). Tato metoda eliminuje tzv. falešná uvolnění a identifikuje náhlou růstovou změnu na základě překonání určené procentuální meze, která vychází z procentuálních změn růstu a přímého přírůstu za posledních 10 let předchozího růstu (Black & Abrams, 2003, Svoboda et al, 2012). Hodnota procentuální růstové změny (Percent Grows Change) se počítá pro každý rok (letokruh). Black a Abrams (2003) ji vyjádřili vzorcem:

$$PGC = [(M_2 - M_1) / M_1] \times 100$$

V tomto vztahu M_1 vyjadřuje průměrný přírůst po deset let před posuzovaným datem a M_2 průměrný přírůst během deseti let po posuzovaném datu. Pokud vzniklá změna dosáhne na základě tohoto výpočtu pouze rozmezí mezi 0 – 20 % jedná se jen o reakci vyvolanou drobnými klimatickými změnami. Při dosažení 20 – 49 % růstové změny, se jedná o změnu menšího rozsahu a tedy částečným uvolněním zápoje vyvolaným pádem již několika stromů. Hodnoty převyšující 50 % indikují rozsáhlejší střední uvolnění způsobené ztrátou části zápoje hlavního korunového patra, způsobené disturbance větší intenzity. Pro hodnoty přesahující 100 % se při této analýze uvažovalo o disturbancích velkého rozsahu, kde došlo k výrazné ztrátě korunového patra (Nowacki & Abrams, 1997, Abrams et al, 2001, Frelich, 2002, Black & Adams, 2003, Black & Abrams, 2004, Svoboda & Zenáhlíková, 2009, Svoboda et al, 2012).

4.4. Analýza historie disturbančních režimů

Pro každý strom v rámci jednotlivých lokalit byla tedy vynesena do grafu křivka, vycházející z údajů vypočítaných z výše uvedeného vzorce, a pokud tato křivka dosáhla či přesáhla hranici 50 % a nebo 100 % projevu růstové změny, byl z této křivky v jejím nejvyšším vrcholu odečten na časové ose letopočet, který byl zapsán do tabulky soustřeďující tyto letopočty projevů růstových změn pro všechny stromy vůči dané ploše a byl roztržěn tak, že pokud růstová změna přesáhla jen 50 %, letopočet byl zapsán do údajů identifikujících středně veliké uvolnění růstu stromu, a pokud přesáhla 100 %, byl letopočet veden jako údaj detekující silné uvolnění růstu stromu. Po té byly tyto letopočty roztrženy po desetiletích, aby na časové ose byla vidět jejich četnost. To bylo provedeno pro každou plochu zvlášť a vzniklých 20 časových os s vyjádřením četností středních i silných projevů disturbancí jednotlivě příslušných ke každé ploše bylo souhrnně uvedeno v jednu tabulku a procentuálně porovnáno. Z tohoto postupu bylo vyjádřeno procento, s jakou významností se na každé ploše v jednotlivých desetiletích disturbance projeví, a procentuální porovnání výskytu disturbancí mezi plochami navzájem, to vše s rozdělením podle jejich intenzity. Podobný postup byl proveden i při metodě Gap origin, a také informace z této metody byly uvedeny na časovou osu spolu s oběma předešle zmíněnými údaji. Dále byl prostřednictvím skládaného sloupcového grafu vyjádřen podíl procentuálního výskytu disturbancí středních, silných intenzit a detekovaných uvolnění mladých stromů metodou Gap origin s ohledem na měnící se počet dat v průběhu historie až do současné doby. Na základě posouzení z těchto grafů byla analyzována historie disturbančních režimů a míra ovlivnění celého porostu událostmi, které se v rámci této historie vyskytly. Tyto grafy vypracované pro každou plochu zvlášť a použité při této analýze (a jsou uvedeny v příloze) byly pro větší celkovou přehlednost sloučeny do jednoho grafu (Graf je uveden na obr. č. 4.).

4.5. Analýza počtu přirozeného zmlazení a posouzení vztahu obnovy s disturbanční historií.

Na základě dat sesbíraných a roztříděných podle kategorií již v terénu byla vytvořena přehledná tabulka počtů přirozené obnovy po jednotlivých mikrostanovištích a po jednotlivých předem určených výškových třídách pro každou plochu zvlášť. Údaje z této tabulky pak byly analyzovány a sumarizovány pro vyhodnocení, na kterém mikrostanovišti došlo k nejčetnější obnově a která z výškových kategorií obnovy dominovala. Pro posouzení vztahu přirozené obnovy s historií zdejšího disturbančního režimu byla zvolena tři období pro každou výškovou kategorii zvlášť, vůči kterým se tento vztah posuzoval. Pro výškovou kategorii do 1,3 m byla uvažována časová perioda, v níž mohl výskyt disturbancí potenciálně tyto jedince ovlivnit, v úseku uplynulých 30 let. Pro obnovu ve výškovém rozmezí 1,3 – 2,5 m byla uvažována časová perioda za posledních 50 let a pro mladé stromky odrostlé 2,5 m výšky byla zvolena perioda posledních 100 let. Z těchto period byla sečtena všechna procenta působení jakýchkoliv projevů uvolnění růstu stromů zjištěná v rámci daného období pro každou plochu zvlášť. K výsledným součtům procent byla do dalšího sloupce tabulky přiřazena čísla udávající počet zmlazení příslušné výškové kategorie vše podle ploch. Na základě vícenásobné regrese byl pak vyhodnocován vztah vlivu četnosti výskytu disturbancí v posledních letech na četnost přirozené obnovy. Byla stanovena hypotéza, že četnost výskytu disturbancí, během zmíněných období, úměrně ovlivňuje četnost výskytu přirozené obnovy v rámci jednotlivých výškových kategorií. Pravdivostní hladina byla stanovena na 0,05, tedy 95% výpovědnost.

5. Výsledky

5.1. Struktura lesního porostu

Na celé lokalitě se nacházelo 20 trvalých zkusných ploch. Tyto plochy se nacházely v maximálním rozpětí nadmořských výšek 137m. Nejvyšší výška plochy byla 1515m n. m. a nejnižší 1378m n. m. Průměrná nadmořská výška plochy tedy byla 1452m. Lokalita se ve své většině nacházela ve výrazně svažitém terénu jihozápadního úbočí Sywulského hřebenu, kde průměrný sklon na ploše byl 28 % a maximální až 43 %. Podle klasifikace landform a hillform převažoval největším počtem zastoupení (celkem 12krát) údaj 3 a 2, tedy topografický mikrorelief nacházející se ve střední části svahu s konvexním průběhem terénní křivky (celkový přehled terénních charakteristik znázorňuje tabulka. č. 1 v příloze).

Všechny výzkumné plochy na lokalitě byly vyhodnocovány na ploše 1000m². Žádná z ploch se nenacházela v mladém hustém porostu s hustotou vyšší jak 150 stromů na 0,1 ha, pro který by se výměra výzkumné plochy snížila na 500m². Celkově na všech dvaceti plochách bylo zjištěno 1550 stromů (tzn. průměrně 77 stromů na plochu), z nichž u 1525 stromů (76 na plochu) byl určen jejich druh. Zbylé stromy byly souše v tak pokročilém stádiu rozkladu, že jejich určení bylo obtížné. Druhově je celý lesní porost málo variabilní, dominantním druhem je smrk ztepilý (*Picea abies*), zastoupený 93, 5 % v počtu 1426 stromů souhrnně na všech plochách. Nejpočetnější druhovou příměs tvoří borovice limba (*Pinus cembra*), zastoupená 5, 5 % v počtu 84 stromů a marginálním zastoupením 1 % s počtem 15 stromů doplňuje příměs jeřáb ptačí (*Sorbus acuparia*). Z celkového počtu 1550 určených stromů bylo celkem 1363 živých stromů (průměrně 68 stromů na plochu) a zbylých 187 (tj. 9 stromů na plochu) bylo souší. Pro tento výzkum byly stěžejní informace získané na smrku ztepilém a tak následné charakteristiky a výsledky jsou vztažené především k tomuto druhu. Věkově byl porost velmi variabilní. Průměrné věkové rozpětí na plochu bylo 250 let, přitom průměrný věk činil 172 let. Průměrný věk nejstarších stromů ze všech ploch byl 312 let, průměrný nejmladší strom splňující kritéria

pro dendrochronologickou analýzu byl 61 let starý. Žádná z ploch netvořila souvislý homogenní mladší porost a na každé ploše se nacházely stromy, které věkově přesahovaly hranici 100 let. Celkově se na 14 plochách nacházely stromy starší 300 let. Na 12 plochách neklesl věk nejmladších analyzovaných stromů hranici 50 let. Nejstarší jedinec se nacházel na 12. ploše č. 572, který se dožil 381 let (jeho výčetní tloušťka činila 29,6 cm).

SY 1											
číslo plochy	počet stromů/plocha	živé stromy	souše	dg [cm]	median d [cm]	max. d [cm]	rozpětí max. d a dg [cm]	max. h [m]	prům. věk	věkové rozpětí	nejvyšší věk
494	101	89	12	23,6	18,6	53,6	30	22,5	165	255	284
523	69	61	8	31,5	28	63,7	32,2	30	135	269	304
524	47	35	12	37,5	35,1	58,3	20,8	24,2	144	258	333
525	69	57	12	28,4	22,8	73,5	45,1	21,5	179	296	356
526	93	79	14	25,6	22,6	64,1	38,5	24,4	227	307	347
542	54	50	4	31	25,6	61,7	30,7	25,7	134	130	202
542	58	45	13	29,3	23,5	58	28,7	20,6	145	315	346
544	60	56	4	28,3	25,4	55,4	27,1	20,5	175	305	356
558	90	76	14	28	21,9	69,6	41,6	30	166	208	319
559	85	75	10	25,7	23,6	66,6	40,9	21,5	176	278	361
560	80	68	12	25,2	22,3	49	23,8	18,7	242	227	352
572	95	89	6	22,9	19,2	56	33,1	23	253	325	381
573	72	67	5	23,6	17,1	56,7	33,1	23,5	152	303	353
584	64	55	9	37	32,9	67,1	30,1	31,6	154	93	196
585	47	38	9	42,2	41,3	73,5	31,3	31,2	156	214	275
586	63	55	8	29	23,8	61	32	23	84	113	144
596	80	72	8	25,5	17,7	57,8	32,3	24,8	172	307	349
603	68	60	8	31,7	24,8	62,9	31,2	31,2	144	252	279
604	103	95	8	26,6	19	72,8	46,2	32,7	226	275	324
605	152	141	11	21,3	19	58,6	37,3	19,5	219	285	378
průměr	78	68	9	29	24	62	33	25	172	251	312

Tabulka. č. 1. Početnost stromů, tloušťkové a věkové charakteristiky porostu podle ploch. Konečné průměry jsou zaokrouhleny na celá čísla.

Tloušťková struktura celkového porostu vykazuje levostranné rozdělení postupně klesajícího počtu stromů z hlediska tloušťkové variability a tvořícího tak křivku podobající se obrácenému písmenu „j“. Je značně různorodá i v rámci jednotlivých ploch, což ukazuje průměrné rozpětí mezi maximálními tloušťkami a tloušťkami středních kruhových základů na jednotlivých plochách,

které je 33 cm. Tloušťka střední kruhové základny dg na jednotlivých plochách u smrků se pohybovala v rozsahu 21,3 cm (minimální hodnota) a 42,2 cm (maximální hodnota), což činilo rozpětí 20,9 cm. Průměrná tloušťka střední kruhové základny dg všech ploch dosáhla hodnoty 28,7 cm, její medián byl 28,1 cm. Co se týče hodnot mediánů souhrnně pro všechny plochy, tak minimální medián tloušťkového rozpětí na všech plochách byl 17,1 cm, maximální 41,3 cm a průměrně dosahoval hodnoty 24,2cm. Střední hodnota tloušťkových mediánů ze všech ploch byla 23,2cm. Největší tloušťkové dimenze za smrků dosáhl ve své výčetní tloušťce strom na 15. výzkumné ploše č. 585 hodnotou 73,5 cm ve věku 198 let. Z hlediska výškové struktury byla průměrná nejvyšší výška stromů na všech plochách 25 metrů. Střední hodnota maximálních výšek všech ploch byla 23,9 metrů. Nejvyšší ze stromů v rámci všech dvaceti ploch byl strom z 19. plochy č. 604 s výškou 32,7m. Jeho výčetní tloušťka byla 72,8cm a byl 321 let starý.

5.2. Výsledky dendrochronologické analýzy

Celkově na všech plochách bylo pro dendrochronologickou analýzu vybráno 528 stromů, což průměrně vyšlo na 26, 4 stromu na každou z dvaceti ploch. Každý jednotlivý strom byl vyhodnocen na základě metody procentuálních změn růstu, zanesen do grafu v rámci každé své plochy a na základě dosažení či překonání předem popsanych hranic (Black & Adams, 2003) svojí maximální hodnotou procentuální růstové změny byly analyzovány výskyty, rozsah a datování významných událostí v porostu, které každý jednotlivý strom ovlivnily. Tyto informace byly následně zaneseny do tabulek a procentuálně vyjádřeny a porovnány. Každý jednotlivý strom byl navíc vyhodnocován i na základě metody Gap – origin, tedy metody detekce počátečního rychlého růstu. Výsledky těchto dvou metod byly nakonec porovnány v tabulce procentuálních četností výskytu významných událostí vztažené k časové ose.

		ovlivnění přírůstu stromů na ploše disturbancemi [%]			porovnání velikostí působících disturbancí [%]		počet gap-origin	zastoupení gap-origin [%]
pořadí	číslo plochy	střední	silné	neovlivněno	střední	silné		
1	494	11,1	7,4	81,5	60,0	40,0	13	48,1
2	523	50,0	22,0	28,0	30,4	69,6	17	68,0
3	524	52,0	20,0	28,0	70,0	30,0	16	64,0
4	525	42,6	35,2	22,2	54,2	45,8	13	61,9
5	526	44,4	48,1	7,4	39,0	61,0	5	18,5
6	542	36,0	28,0	36,0	56,3	43,8	14	56,0
7	543	33,3	22,2	44,4	58,8	41,2	17	63,0
8	544	42,6	24,1	33,3	61,5	38,5	12	44,4
9	558	38,5	26,9	34,6	54,2	45,8	10	38,5
10	559	60,7	17,9	21,4	71,9	28,1	8	28,6
11	560	44,4	33,3	22,2	55,2	44,8	4	14,8
12	572	36,7	56,7	6,7	44,9	55,1	10	33,3
13	573	50,0	24,1	25,9	63,0	37,0	9	33,3
14	584	42,3	19,2	38,5	65,0	35,0	8	30,8
15	585	7,7	30,8	61,5	20,0	80,0	17	65,4
16	586	20,0	16,0	64,0	54,5	45,5	19	76,0
17	596	39,7	25,9	34,5	56,5	43,5	9	32,1
18	603	28,0	24,0	48,0	47,4	52,6	12	48,0
19	604	75,9	16,7	7,4	71,1	28,9	8	29,6
20	605	40,0	46,7	13,3	54,8	45,2	5	16,7
průměr		40	28	32	54	46	11	43,6

Tabulka. č. 2. Procentuální četnosti výskytů disturbančních projevů působící střední a silná uvolnění růstu, vzájemné porovnání rozsahu vlivu těchto uvolnění a procentuální vyjádření výskytu stromů detekujících odrůstání v porostní mezeře. To vše je vyjádřené po jednotlivých plochách s celkově vyhodnocenými průměry. Z tabulky je patrná mírná převaha výskytu disturbancí působící středních přírůstovou změnu, nad disturbancemi působící změnu silnou. Celkový podíl výskytů disturbancí působící střední uvolnění růstu je hodnotou 40 % v průměru na plochu významný.

Z obecného porovnání disturbančních faktorů působící na strom jako jednotlivce průměrně vychází, že na maximální hodnotě změny přírůstu každého stromu se největší měrou podílely události spojené s výraznějším, tedy středně velkým, uvolněním zápoje okolního porostu. Zprůměrovaná procentuální hodnota vztahená ke všem dvaceti plochám pro disturbance působící střední uvolnění činila 40 %. Opravdu výrazné zvýšení přírůstu, detekující poškození zápoje rozsáhlého charakteru, průměrně vykazovalo jen 28 % stromů vzhledem ke všem plochám. Zbýlých 32 % byl průměrný podíl

stromů, které byly ovlivňovány pouze disturbancemi malých intenzit (pádem jen jednotlivých stromů), nebo nebyly za svůj dosavadní vývoj ovlivněny vůbec. V celkovém porovnání čistě jen v rámci poměru výskytu disturbancí působící silná a střední uvolnění v korunovém zápoji, mírně převažuje podíl disturbancí působící uvolnění střední (54 %) nad uvolněním silným (46%). Nejvíce stromů indikující ovlivnění svého přírůstu na základě disturbance středního projevu bylo zjištěno na ploše SY_1_604 (19. v pořadí), kde hodnota ovlivnění dosáhla téměř na 76%. Výskyt jednotlivých událostí porušující porost se střední intenzitou byl na celé časové ose rovnoměrně rozložen, přičemž nejznatelnější kumulace záznamů jednotlivých událostí se vyskytuje mezi lety 1920 - 1970. v tomto širokém rozmezí bylo zaznamenáno celkem 8 stromů vykazující uvolnění odpovídající disturbančnímu režimu se středním projevem na přírůst a 5 stromů s projevem silným. Maximálně čtyři stromy (cca 15 % stromů z plochy) dohromady indikují oba rozsahy událostí v rámci tohoto širokého rozmezí a ty byly zjištěny jen ve dvou dekadách, tedy během třicátých a šedesátých let 20. století. Plocha SY_1_572 (v pořadí 12.) zaznamenala naopak největší podíl stromů, u kterých byla zjištěna reakce indikující výraznější porušování zápoje. Procentuální hodnota výskytu stromů indikující disturbance způsobující silné uvolnění růstu dosáhla na této ploše téměř 57 %. Největší procento stromů indikující disturbanci silně narušující zápoj z této lokality (cca 13 %) připadalo opět do 20. století, tentokrát na dekádu v rozmezí let 1921 – 1930 a následně na dvacetiletí 1971 - 1990. 7% významnost (2 detekující stromy) v rámci působení disturbance velkých intenzit na této lokalitě byla zjištěna v desetiletích 1691 - 1700, 1731 – 1740, 1851 – 1860. Nejvíce stromů, které nevykazovaly žádné ovlivnění přírůstu událostmi charakterizovanými disturbancemi středních a silných projevů, byly zaznamenány na první ploše SY_1_494, kde procento těchto neovlivněných stromů dosahovalo hodnoty 81,5 %.

Situace, které vznikly v porostu po disturbancích různých intenzit, nám pomáhá určit a dokreslit metoda detekování rychlého počátečního růstu tzv. metoda Gap - origin. Průměrný výskyt stromů, které vykazovaly v počátcích své existence výrazný přírůst, který poukazoval na fakt, že strom odrůstal v porostu s rozvolněným zápojem, činil 11 jedinců na plochu. Průměrné zastoupení těchto

stromů bylo 43 % ze všech stromů na ploše. Plocha s nejvyšším počtem jedinců indikujících v rané fázi svého života velký přírůst byla plocha SY_1_586 (v pořadí 16.), kde byl zjištěn počet 19 stromů (tj. 76%) vyhovující tomuto kritériu. Největší procento stromů odrůstajících v podmínkách rozvolněného zápoje (3 stromy, tj. 12 %) bylo zjištěno pro dekády 1951 – 1960 a 1971 – 1980. V obou zmíněných dekádách byl i zaznamenán záznam narušení porostu působící jak střední, tak i silné uvolnění růstu ostatních stromů. V letech 1911 – 1920 byl zaznamenán projev silného působení disturbance a v následném období v rozmezí let 1911 – 1940 bylo zaznamenáno 20 % stromů v rámci celé plochy (6 jedinců), které vykazovaly počáteční růst na otevřené ploše. Nejméně stromů, které metoda Gap – origin odhalila, bylo na 11. ploše SY_1_560 (celkem 4 stromy, 14 % stromů z plochy) a dále pak na plochách SY_1_526 a SY_1_605 (5. a 20. v pořadí). Většina těchto záznamů koresponduje se záznamem výskytu disturbance působící nejčastěji silné uvolnění zjištěné analýzou identifikace náhlé růstové změny v rámci stejného nebo předchozího desetiletí.

procento počtu ploch, na kterých bylo zjištěno:	1651- 1660	1661- 1670	1671- 1680	1681- 1690	1691- 1700	1701- 1710	1711- 1720	1721- 1730	1731- 1740	1741- 1750	1751- 1760	1761- 1770	1771- 1780	1781- 1790	1791- 1800	1801- 1810	1811- 1820	1821- 1830
Střední uvolnění růstu	0	5	5	10	15	5	25	25	5	15	25	15	25	20	25	20	20	10
Silné uvolnění růstu	0	0	0	0	10	5	5	10	30	10	10	5	5	10	15	20	10	25
Odrost na otevřené ploše	0	5	5	0	0	0	0	5	0	5	5	5	0	0	0	5	15	15
průměrné procento ovlivnění ploch	1651- 1660	1661- 1670	1671- 1680	1681- 1690	1691- 1700	1701- 1710	1711- 1720	1721- 1730	1731- 1740	1741- 1750	1751- 1760	1761- 1770	1771- 1780	1781- 1790	1791- 1800	1801- 1810	1811- 1820	1821- 1830
Střední uvolnění růstu	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Silné uvolnění růstu	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1
Odrostem na otevřené ploše	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1

Tabulka. č. 3. Časová osa procentuálních projevů přírůstových změn I. Tabulka znázorňuje procentuální výskyt a průměrné procento projevu středních a silných uvolnění způsobených disturbancemi a stromů odrůstajících na otevřené ploše vztažené k časové ose v rozmezí let 1651 – 1830.

procento počtu ploch, na kterých bylo zjištěno:	1831- 1840	1841- 1850	1851- 1860	1861- 1870	1871- 1880	1881- 1890	1891- 1900	1901- 1910	1911- 1920	1921- 1930	1931- 1940	1941- 1950	1951- 1960	1961- 1970	1971- 1980	1981- 1990	1991- 2000	2001- 2002
Střední uvolnění růstu	25	20	40	30	40	40	75	40	35	45	70	45	60	55	35	60	60	30
Silné uvolnění růstu	20	15	25	45	50	35	45	30	30	35	40	35	35	65	45	40	65	35
Odrost na otevřené ploše	25	40	35	50	30	35	45	30	60	45	40	30	35	40	60	10	10	0
průměrné procento ovlivnění ploch	1831- 1840	1841- 1850	1851- 1860	1861- 1870	1871- 1880	1881- 1890	1891- 1900	1901- 1910	1911- 1920	1921- 1930	1931- 1940	1941- 1950	1951- 1960	1961- 1970	1971- 1980	1981- 1990	1991- 2000	2001- 2002
Střední uvolnění růstu	1	1	2	1	2	2	3	2	1	2	4	3	3	4	2	4	3	1
Silné uvolnění růstu	1	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	3	2	3	3	2
Odrostem na otevřené ploše	1	2	4	2	2	3	3	1	4	2	2	2	3	3	4	1	1	0

Tabulka. č. 4. Časová osa procentuálních projevů přírůstových změn II. Pokračování předešlé tabulky v časové návaznosti na obr. č. 6, tedy v rozmezí let 1831 – 2002. Barevné zvýraznění jednotlivých buněk usnadňuje vizuální orientaci v počtu ploch na kterém působily disturbance stejných intenzit ve stejných desetiletích. Modré spektrum barev v horní části tabulky zvýrazňuje události v rámci desetiletí, které byly zaznamenány na více jak čtvrtině všech ploch. Fialové spektrum znázorňuje události zaznamenané na více jak polovině ploch. Pouze jedno desetiletí vykazuje záznam o stejné intenzitě narušení porostu, které se projevilo na třech čtvrtinách z celkového počtu ploch, což je situace nejvyšší shody. Jedná se o desetiletí mezi lety 1891 – 1990 a intenzita porušení v tomto období odpovídala střední závažnosti. Spodní část tabulky je jednotkově odstupňována podle stupnice šedi.

Pro další část analýzy, především pro její lepší názornost, byla jednotlivá data, ve kterých byla prokázána nějaká reakce z již uvedených zkoumaných režimů, z jednotlivých tabulek všech ploch (příkladem je tabulka č. 4) souhrnně vnesena na časovou osu a četnostně nebo procentuálně vyhodnocena. Na základě těchto výsledků bylo pak možné usouvztažnit jednotlivé události v rámci i několika ploch a na základě shody v překrývání určitých událostí v rámci většího počtu ploch určit rozsah působení událostí v konkrétních deseti letech. Z těchto informací pak můžeme usoudit, zda se u určitého projevu jednalo pouze o nějakou lokální situaci, která ovlivnila jen jednu plochu, nebo o plošnější událost, která se projevila na více plochách. Výstupy z informací vnesených na časovou osu, která pro lepší orientaci byla rozdělena na jednotlivá desetiletí, byly vyhodnoceny v tabulkách č. 3 a 4. V těchto dvojitých tabulkách vrchní část poskytuje záznamy, na kolika procentech z celkového počtu ploch se vyskytl projev přítomnosti disturbance středních

a silných projevů a odrůstání stromů během svých prvních pěti let na ploše pod rozvolněným zápojem, to vše vyjádřené v rámci jednotlivých desetiletí na časové ose. Spodní část tabulky pak vyjadřuje průměr procentuální míry působení dané události v rámci deseti let ze všech dvaceti ploch.

S největší shodou vůbec ze všech tří zkoumaných informací v rámci jednoho desetiletí byl zaznamenán výskyt disturbancí působící střední uvolnění přírůstu mezi lety 1891 – 1900, který byl zjištěn na 75 % výzkumných ploch na lokalitě. Další výrazný vrchol v rámci disturbančních událostí působící střední uvolnění přírůstu, který ovlivnil 70% ploch, proběhl v letech 1931 – 1940. V obou těchto případech byl zároveň zaznamenán výskyt disturbance způsobující silné uvolnění růstu stromů na 40 a 45 % ze sítě zkoumaných ploch a shodně také na 40 a 45 % detekce stromů odhalující počáteční růst identifikuje pro tato období odrost mladých stromů v porostní mezeře. Je třeba zmínit vysokou četnost událostí působící středně intenzivní navýšení přírůstu v celém průběhu časové osy, kdy výskyt těchto událostí v rámci všech ploch soustavně kulminuje okolo 20 až 25 %. Tyto události se však na každé ploše projeví průměrně jen 1 %, tedy z oněch 20 – 25 % (tj. 4 – 5 ploch) jen jedním stromem. Od 50. let devatenáctého století se však četnost událostí působící střední uvolnění růstu ve shodných desetiletí zvyšuje a s výjimkou již zmíněných dvou výrazných vrcholů kulminuje až do 50. let dvacátého století na hodnotě 40% shody v rámci všech výzkumných ploch. Od roku 1951 až do konce 20. století pak tyto výskyty jsou zaznamenávány téměř kontinuálně na více jak polovině z ploch.

Největších shody u disturbancí působících silná uvolnění růstu je dosaženo v letech 1961 – 1970 a 1991 – 2000, kdy v obou desetiletí je prokázán výskyt těchto událostí na 65 % z výzkumných ploch na lokalitě. V těchto případech jsou i vysoká čísla shod (60 %) u detekování disturbance působící střední uvolnění. Za prvním zmíněným desetiletím následuje v nadcházejícím období 1971- 1980 i k největší shodě (60 %) ploch, na kterých byl detekován zvýšený přírůst odrůstajících stromů na počátku svého růstu. Další výrazné období, kdy došlo ke větší shodě výskytu disturbance silného působení, bylo rozmezí let 1861 – 1880, při kterém byl ovlivněn růst stromů přibližně na polovině zkoumaných ploch. V tomto období byla také

zaznamenána zvýšená shoda výskytu stromů, které v tomto období vykazovaly zvýšený počáteční přírůst.

Je důležité si uvědomit, že spolu s posunem do dřívějších let na časové ose logicky ubývá množství dat, a protože věkový charakter těchto porostů je výrazně nehomogenní, nelze v průběhu celé časové osy hodnotit procentuální projevy zkoumaných událostí v různých od sebe vzdálených časových úsecích podle stejných kritérií. Z tohoto důvodu lze jako období s významnějším projevem událostí způsobující silné uvolnění přírůstu uvést také desetiletí mezi lety 1731 – 1740, které se projevilo na 30 % ploch zkoumané lokality. Pro větší názornost byl při výsledné analýze disturbančních režimů pro každou lokalitu zvlášť vypracován graf vykreslující procentuelní projev každé zkoumané události dohromady s procentuelním záznamem měnící se početnosti stromů, které se dožily až do současné doby. Tyto grafy jednotlivých ploch jsou uvedeny v příloze a na jejich základě byl vygenerován graf. č. 1, který uvádí uvedené výsledky souhrnně pro všechny plochy dohromady.

5.3. Výsledky analýzy historie působení disturbančních režimů

Celkově lze říci, že v průběhu let, který byl naší analýzou zaznamenán (tedy řádově od 50. let 17. století) se pokaždé alespoň na jedné ploše ze zkoumané lokality v každém desetiletí vyskytl nějaký projev disturbance působící střední uvolnění. Podobné tvrzení lze vztáhnout i z pozorování disturbancí působící silné uvolnění v porostu. Často se však jednalo o projevy zaznamenané pouze na zlomkovém procentu z celkového počtu jedinců na ploše. Průměrný interval výskytu zjištěných projevů disturbancí působící střední uvolnění na jednotlivých stromech byl 25 let na jednu plochu. U disturbancí působící silnou odezvu stromu na přírůst byl průměrný interval 24 let. Tyto projevy jsou však v průběhu desetiletí zaznamenány takřka rovnoměrně bez výraznější kumulace z hlediska individuálního pohledu každé výzkumné plochy. V zásadě tak nebyla v průběhu zkoumaných let na lokalitě zjištěna téměř žádná vážnější disturbance, která by svým rozsahem ovlivnila více jak 30 % současně žijících stromů v rámci každé plochy. K přehlednější

orientaci ve vyjádření analýzy historie disturbančních projevů byly jednotlivé plochy rozděleny podle věkové struktury porostů.

První skupinu ploch tvoří plochy, jejichž porost tvoří relativně málo variabilní věkovou strukturu, která je graficky vyjádřena jednovrcholovou křivkou spojitého rozdělení. Na těchto plochách lze předpokládat jedno významnější rozmezí dat, kdy došlo k znatelnému náboru nových jedinců, a tedy i výskyt jedné významnější události. Jsou to plochy SY_1 523, SY_1 524, SY_1 558, SY_1 585. Indicie, vedoucí k možným projevům výraznějšího ovlivnění disturbancí v rámci jedné plochy, byla zaznamenána na ploše SY_1 524 pro desetiletí 1851-1860, kde do tohoto období rostl jediný strom, který se dožil současnosti a byl datován, a po tomto období porost zaznamenal 20% nábor nových jedinců, z kterých všichni po tuto dobu vykazovali zvýšený tloušťkový přírůst v mládí. Onen uvedený strom během tohoto období také vykazoval zvýšený tloušťkový přírůst odpovídající kategorii silné uvolnění. Mezi lety 1881 a 1890 byl na této ploše dále slabě zaznamenán projev disturbancí působícího jak střední, tak i silné uvolnění a současně zvýšený výskyt jedinců detekovaných metodou Gap origin (v souhrnu 24 % stromů identifikovalo disturbanční faktor, přičemž v daném období rostlo na ploše pouze 67 % stromů z dnešního, tedy kompletního počtu). Co se týče věkové struktury v rámci této plochy, tak drtivá většina dnes žijících stromů započala svůj růst právě v období mezi lety 1860 – 1910. Navíc velké množství stromů odrůstajících v tomto období vykazovalo v prvních pěti letech života vysoký přírůst a většina stromů se téměř ihned dostala do úrovně, později tvořící vrchní patro korunového zápoje. Křivka věkové struktury této plochy je výrazně pravostranně asymetrická s vrcholem v desetiletí 1851 – 1860. Na ploše SY_1 558, která svou věkovou strukturou je velmi podobná předešlé zmíněné ploše, proběhl opět během dvacetiletí 1851 - 1870 nábor zmlazení většiny dodnes rostoucích stromů (konkrétně 20 z celkových dnešních 26 jedinců). Křivka věkové struktury je i zde strmě pravostranně asymetrická s absolutním vrcholem v desetiletí 1851 - 1860. I zde byl zaznamenán zvýšený přírůst v mládí u většiny stromů po celé období od roku 1831 kontinuálně až do roku 1880, později představující 34 % ze současného počtu stromů na ploše. Všechny tyto stromy se prakticky ihned uplatnily ve tvorbě hlavní úrovně

korunového patra. Podobně i na ploše SY_1 585 byl v tomto období detekován velký podíl nárůstu jedinců. Věková struktura je zde znovu jednovrcholová, s maximem opět v letech 1851 – 1860. Oproti předešlým plochám má už křivka věkové struktury tvar podobající se normálnímu věkovému rozdělení. I zde většina stromů započínající svůj růst v tomto období se ihned zapojila do vytváření nového svrchního korunového patra. Velký nárůst nových jedinců od roku 1831, a kontinuálně i během dalšího poměrně dlouhého období, zaznamenává také plocha SY_1 523, s více rozkolísaným průběhem křivky věkového rozdělení s absolutním vrcholem v desetiletí 1881 – 1890, přičemž znatelného nárůstu jedinců došlo i v období 1851 – 1860. Také zde se všechny stávající stromky od počátku uplatnily v hlavní korunové vrstvě vytvářející pozdější zápoj. Od desetiletí 1861 – 1870 začíná datace porostu na ploše SY_1 586, od kdy dochází v průběhu přibližně sta let ke kontinuální obnově porostu a věková křivka od tohoto data nerovnoměrně kolísá bez známky kumulace mezi 1 – 3 novými stromy za desetiletí. Všechny tyto jedinci se však ihned začínají podílet na zápoji. Podle zjištěných dat na základě metody Gap origin vyplynul vysoký nárůst stromů z 0 % na 12 % dnešního počtu stromů během dvaceti let v rozmezí 1861 – 1880. U plochy SY_1 603 dochází k obnově od roku 1740 prakticky kontinuálně, jejíž nejvýraznější maximum lze zmínit pro období let 1891 – 1900. Za zmínku stojí i plocha SY_1 572, které má charakter výrazného prvního maxima věkové strukturální křivky v letech 1661 – 1680 a v dalších letech následoval podobně kolísavý kontinuální přírůst stromů s ne příliš významnými maximy. Podobné to bylo i se záznamy jednotlivých uvolnění na této ploše, které během všech desetiletí kontinuálně kolísaly v sinusoidě do hodnoty 10 % s jediným překročením 20% hranice v letech 1921 – 1930 (21 % detekujících stromů při tehdejších 86 % z dnešního stavu).

Další skupinu ploch tvoří plochy, které mají v rámci své věkové struktury dva výrazné vrcholy. Jsou jimi plochy SY_1 494, SY_1 542, SY_1 544, SY_1 559, SY_1 573, SY_1 584, SY_604. Z těchto ploch má nejstrmější nárůst počtu stromů za nejkratší období plocha SY_1 584, u které, přesto že graf její věkové struktury je dvouvrcholový, je věkový rozptyl ze všech ploch jeden z nejmenších (jen 196 let). První a nejvýraznější vrchol je datován v rozmezí let 1831 – 1840. Křivka části grafu okolo tohoto maxima je pravostranně

asymetrická, tudíž množstevní podíl náboru nových stromů v následujících desetiletí klesá pozvolna. Druhým daleko méně významným maximem je období mezi lety 1891 – 1910. Během obou těchto maxim je zaznamenán i vysoký počet jedinců odrůstajících v porostní mezeře a nástupu těchto stromů do hlavní korunové vrstvy. Plocha SY_1 559 má charakter dvou věkově přibližně homogenních skupin. Prvního maxima dvouvrcholová věková křivka dosahuje v letech 1661 – 1680, ve kterém je zahrnuto 7 jedinců z období mezi lety 1650 – 1700. Druhý významnější vrchol této křivky je dosažen v letech 1891 – 1900 a postupný nárůst této křivky s tvarem přibližně normálního rozdělení je započat desetiletím 1831 – 1840. Podobně jako tato plocha, vykazuje své první maximum věkové křivky v rozmezí 1661 – 1670 i plocha SY_1 573. Druhé a početně významnější maximum je na této ploše dosaženo v letech 1951 – 1960. I zde většina nově nastupující generace se dostala na úroveň okolního zápoje. Plocha SY_1 544 také zaznamenává první kumulaci přírůstu nových jedinců v průběhu let 1661 – 1700 s maximem v letech 1661 – 1670. Druhá kumulace nových jedinců začíná rokem 1841 a má dále tvar pozvolně rostoucí pravostranné křivky s vrcholem v desetiletí 1951 – 1960. Ostatní plochy s takto věkově strukturalizovaným rozložením měly po celou zkoumanou dobu víceméně pozvolný průběh a jejich maxima nebyla z hlediska své výpovědní hodnoty příliš významná. Disturbanční projevy jednotlivých intenzit působení v rámci všech ploch nepřesahovaly ani ve svém součtu významnějších procentuálních hodnot. Pouze na ploše SY_1 559 dosáhl součet procent středního a silného uvolnění 21 % v letech 1961 – 1970 a na ploše SY_1 542 součet středního uvolnění a gap origin 20 % v letech 1891 – 1900.

Další skupinou Ploch, jsou plochy, jejichž věková struktura je výrazně heterogenní a tedy nábor nových jedinců, které dnes tvoří porost na těchto plochách, probíhal v průběhu celé zkoumané historie kontinuálně a nelze proto stanovit na základě věkové struktury nějaký vztah k disturbančním projevům. Docházelo zde k víceméně pravidelné obměně porostu bez výrazných nárazových situací. Jsou to plochy SY_1 525, SY_1 526, SY_1 543, SY_1 560, SY_1 586 a Sy_1 605. Také v této skupině nebyla na většině ploch překročena 20% hranice záznamu jakéhokoliv disturbančního vlivu na přírůsty stromů

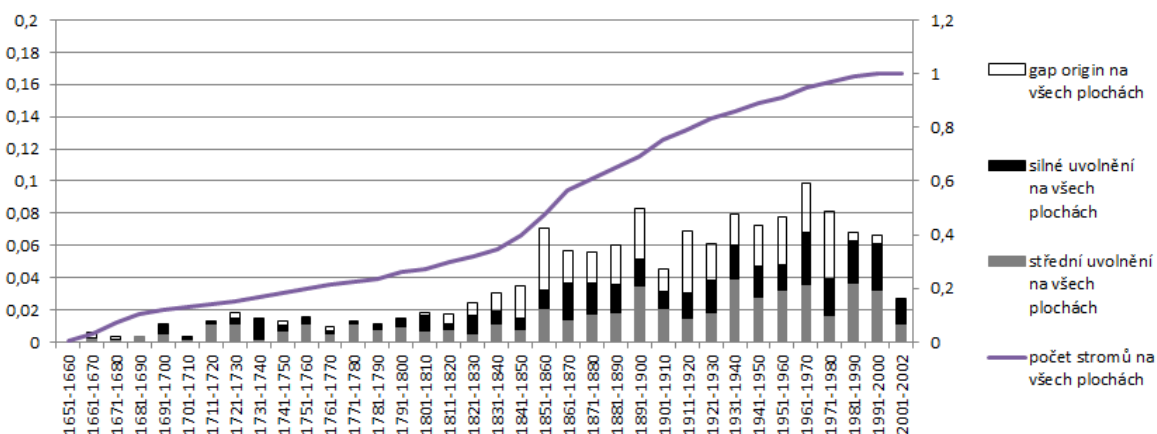
vyjma ploch SY_1 525 pro desetiletí 1951 – 1960 (28 %), a SY_1 543 pro desetiletí 1911 – 1920 (22 % projevu) a 1961 – 1970 (22 % projevu).

Plocha SY_1 596 byla také velmi věkově různorodá avšak z průběhu jejího grafu věkové struktury se dala identifikovat 3 významnější maxima a to pro desetiletí 1661 – 1670, 1831 – 1860 a 1961 – 1970.

Celkový projev uvolnění a stromů detekujících gap origin nebyl v rámci jednotlivých ploch detekován ve významnějších kumulativních celcích pro jednotlivá desetiletí. Počet ploch, na kterých byl součet těchto tří hledisek pozorován alespoň na 20 % stromů v rámci jednoho desetiletí, byl jen 7, a to u ploch SY_1 523, SY_1 524, SY_1 525, SY_1 542, SY_1 543, SY_1 559 a SY_1 572. Desetiletí, v nichž byla disturbanční činnost v rámci uvolnění pozorována a přesáhla v součtu 20 %, byla 1851 – 1860 na ploše SY_1 524, 1891 – 1900 na plochách SY_1 542 a SY_1 525, 1911 – 1920 na ploše SY_1 543, 1921 – 1930 na ploše SY_1 572, 1951 – 1960 na ploše SY_1 525, 1961 – 1970 na plochách SY_1 559 a SY_1 543 a konečně 1971 – 1980 na ploše SY_1 523. S přihlédnutím na historii nárůstů počtů jedinců po jednotlivých plochách v rámci vyhodnocené věkové struktury spolu s projevy uvolnění přesahující hranici 20 % byla určena rozmezí dat, ve kterých byl identifikován výrazný nárůst počtu jedinců či výraznější projev některého z uvolnění na více plochách na lokalitě.

Významný nárůst nových jedinců byl pozorován v desetiletí 1661 – 1670 na plochách SY_1 572, SY_1 573, SY_1 544, SY_1 559 a SY_1 596. Dalším datem jednoho z nejznatelnějších přílivů nových jedinců, kteří se ihned zapojili do tvorby hlavní korunové vrstvy, nebo bylo evidováno uvolnění na více než 20 % ze současného počtu stromů, bylo desetiletí 1851 – 1860, a to na plochách SY_1 523, SY_1 524, SY_1 558, SY_1 559 a SY_1 585. Pro roky 1891 – 1900 byl silný nárůst nových jedinců nebo výrazný projev uvolnění shledán u ploch SY_1 542, SY_1 559, SY_1 584 a SY_1 603. Desetiletí 1951 - 1960 se takto projevilo u ploch SY_1 525, SY_1 544 a SY_1 573. Pro následující desetiletí, tedy 1961 – 1970, byly tyto projevy shledány rovněž u tří ploch a to u SY_1 543, SY_1 559 a SY_1 543. Z tohoto sumáře lze jako početností nejvýznamnější desetiletí pro obnovu lesa v rámci celé lokality prohlásit jednotlivá rozmezí dat 1661 – 1670, 1851 – 1860, 1891 –

1900 a dvě po sobě jdoucí desetiletí v letech 1951 – 1970. Tato data korespondují i s nejvýraznějšími výkyvy jinak v zásadě rovnoměrného průměrného záznamu uvolnění uvedeného na grafu na obr. č 1. Grafy uvádějící procentuální vyjádření výskytu uvolnění na časové ose pro každou výzkumnou plochu zvlášť, spolu s křivkami znázorňující věkovou strukturu ploch, jsou jednotlivě uvedeny v příloze. Dle procentuálních vyjádření projevů jednotlivých uvolnění i v jejich součtu lze tvrdit, že vyjma dvou ploch, kdy byl porost ovlivněn z 28 % (SY_1 542 v letech 1851 – 1860 a SY_1 525 v letech 1951 – 1960), na žádné jiné ploše nedošlo k významnějšímu ovlivnění, které by se projevilo alespoň na čtvrtině stromů současného porostu. Z tohoto zjištění lze tvrdit, že za období zhruba od roku 1780, které je z hlediska dat už nějakým významnějším způsobem vypovídající, tedy ve kterém bylo průměrně alespoň ¼ stromů na každé ploše, nedošlo k žádné velkoplošné disturbanci. V celém průběhu let se soustavně vyskytovala neustálá rušení, která měla vliv pouze na jednotlivce, či menší skupinky stromů. Významnější souhrn těchto zaznamenaných událostí, které se projevily již na větším počtu stromů a současně tak na větším počtu ploch, byl uveden v předešlém výčtu několika desetiletí, v nichž lze předpokládat středně intenzivní disturbanční faktor.



Graf. č. 1. Projevy růstových změn v čase s rostoucím počtem stromů. Graf vyjadřuje podíl výskytu a průměrný procentuální rozsah působení disturbancí středních a velkých intenzit spolu se záznamy počátečního velkého přírůstu metodou Gap origin a křivkou znázorňující procentuální nárůst počtu stromů v průběhu historie.

5.4. Obnova lesa a její vztah k historii disturbančních režimů a mikrostanovištím

Z celkového počtu 528 dendrochronologicky analyzovaných stromů v rámci všech ploch na lokalitě u 226, čili 43 %, stromů bylo prokázáno odrůstání v prvních pěti letech růstu na otevřené ploše, tedy pod uvolněným zápojem po nějaké disturbanci. To znamená, že zbylých 302 stromů, tedy 57 %, odrůstalo v počátcích svého vývoje pod clonou, a vyklíčily v uzavřeném zápoji mateřského porostu. Průměrně na plochu vycházelo 44 % stromů, odrůstajících v prvních pěti letech v porostní mezeře v rozpětí 15 – 76 %. Stromy, odrůstající v počátcích své existence na otevřené ploše větší než 100 m², které byly vyhodnoceny na základě kritérií použitých v jiných studiích (Svoboda et al, 2012) tedy ty, které v prvních pěti letech svého růstu překračují regresní hranici svého průměrného přírůstu 1,9 cm za rok, byly na lokalitě zaznamenány v celkovém počtu 46 stromů, tedy jen 9 % ze všech stromů. Tyto jedinci se vyskytovaly průměrně 2 na ploše, v rozmezí 0 – 6 stromů podle lokality.

Výskyt těchto stromů, které své vyklíčení vykazovaly na ploše pod otevřeným zápojem o výměře větší než 100 m², nebyl shledán na všech plochách a byl proměnlivý. Alespoň jeden takový strom se vyskytoval na 70 % lokality (14 ploch). Údaje o těchto jedincích, byly podobně jako předešlá data pro přehlednou analýzu vneseny na časovou osu (tab. č. 4 v příloze). Z tohoto znázornění na časové ose je patrné, že na největším počtu ploch došlo k výskytu takovýchto stromů mezi lety 1971 – 1980. V této dekádě byl prokázán i jeden z nejvyšších výskytů stromů odrůstajících v porostní mezeře vůbec (60%) a v předchozí dekádě vysoká procenta výskytu středních a silných uvolnění přírůstu na ostatních stromech. Podobná situace byla zjištěna také v dekádě v rozmezí let 1911 – 1920.

Co se týče mikrostanovišť, na kterých přirozená obnova vykazovala nejpočetnější odrost, ta mohla být posuzována pouze podle současného stavu vyhodnoceného v terénu, neboť přesto, že při získávání dat u jednotlivých stromů v terénu bylo zaznamenáváno i to, zda dospělý jedinec prokazatelně rostl na některém z posuzovaných mikrostanovišť, nelze tyto záznamy příliš

objektivně využít pro konkrétní směrodatný závěr, protože rizikovost chybného posouzení nebo zpochybnění výpovědní hodnoty projevu je logicky velká.

Celkově na všech plochách bylo zaznamenáno 3 263 jedinců spadající svými výškovými a tloušťkovými parametry do naší klasifikace. Průměrně to odpovídá 163 jedincům na jednu plochu (1 000 m²). Byly započítávány pouze semenáčky vyšší než 0,5 m, až po stromky které svou výčetní tloušťkou nepřesáhly 10 cm. Dále byly rozřizeny podle výšek (výškové hranice pro rozdělení byly 0,5m, 1,3m a 2,5m) a mikrostanoviště, na kterém stromek odrůstal. Záznam tohoto evidování a rozdělení je uveden v tabulce č. 5 uvedené v příloze. Celkový počet zaznamenaných stromků do výšky 1,3 m byl 1801 (tj. průměrně 90/1000 m²), v rozmezí výšek 1,3 a 2,5 m bylo zjištěno celkem 964 stromků (průměrně 48/1000 m²) a počet stromků přesahujících svou výškou 2,5 m, ale nedosahujících ještě výčetní tloušťky 10 cm, byl 498 stromků (průměrně 25/1000 m²). Průměrné četnosti semenáčků se tedy s každou námi zvolenou vyšší třídou snižovaly přibližně o polovinu počtu výškové třídy předchozí.

[%]	mrtvé dřev	jáma po vývratu	kupa po vývratu	ostatní
SM h<1.3m	22	0	1	77
SM h=(1.3;2.5)m	11	0	1	87
SM h>2.5m	6	0	0	94

Tabulka. č. 5. Tabulka procentuálního záznamu přirozené obnovy podle rozdělení na základě výšek a mikrostanovišť, vyjádřeného souhrnně pro všechny plochy.

Z hlediska mikrostanovišť, jak vyplývá z tabulky č. 5, nejvíce nad všemi ostatními dominují dvě, mikrostanoviště na mrtvém dřevě a zcela vévodí mikrostanoviště v kategorii ostatní, které ve většině odpovídalo pouze půdě, a jejímu pokryvu. Mikrostanoviště jáma či kupa po vývratech byly v četnosti zmlazení zastoupeny pouze marginálně, celkově v řádech desetin až jednoho procenta. Největších počtů mladých stromků dosahovala kategorie ve výškovém rozpětí 0,5 až 1,3 m. V této kategorii bylo shledáno přes ¾ zmlazení (v konkrétních číslech 1376 stromků, tzn. 77 % v rámci své výškové kategorie) na mikrostanovišti ostatní. Necelá ¼ zmlazení (402 stromků, 22 % ve své kategorii) se nacházela na mrtvém dřevě. S narůstáním výškového

rozpětí počet stromků klesá a zvětšuje se i poměrový rozdíl v rámci těchto dvou nejčetnějších mikrostanovišť. Stromků, jejichž výška se pohybovala v rozmezí 1,3 a 2,5 metru, se na mrtvém dřevě vyskytovalo už jen 11 % (celkově 110 stromků ze souhrnných 964 stromků všech stanovišť) a stromků přerůstající hranici 2,5 metru bylo evidováno na mrtvém dřevě pouze 6 % (29 stromků ze 498 stromků všech stanovišť). Klesající podíl mladých stromků s narůstajícím výškovým rozpětím, stejně jako také klesající podíl zmlazení na mrtvém dřevě, souvisí s postupně se zvyšujícím konkurenčním tlakem a zvyšující se mortalitou v boji o životní prostor (Kathake & Bruelheide, 2010).

Pro vyhodnocení vztahu či vlivu historie disturbančních režimů pro tuto oblast se současným výskytem přirozeného zmlazení byly z předešle zmíněných výstupů o historii disturbančního působení extrahovány data z posledních sta, padesáti a třiceti let pro každou plochu zvlášť, byla sečtena všechna procenta veškerých narušení identifikovaných za toto období v každé ploše, na základě čehož bylo zjištěno, jak mnoho byly jednotlivé plochy jen za toto období některou disturbací ovlivněny. K těmto informacím byly vztahovány výsledky výskytu zmlazení pro každou plochu zvlášť a podle každé výškové kategorie bylo pro ni uvažováno určité časové období z onoho výčtu. Pro obnovu do 1,3 m výšky bylo vztahováno období posledních 30 let, pro obnovu v rozmezí výšek 1,3 – 2,5 m období posledních 50 let a pro mladé stromky nad 2,5 m výšky do výčetní tloušťky 10 cm bylo vztáhnuto období posledních 100 let. Na základě porovnání procent výskytu disturbančních faktorů během uvažovaných období s množstvím přirozeného zmlazení byl případný vliv působení disturbancí na četnost zmlazení analyzován pro všechny tři námi zvolené výškové kategorie obnovy.

Události z posledních 30 let, (respektive 20 let vzhledem ke konečnému datu 2002 v rámci analýz) datovaných mezi lety 1981 – 2002, prokázaly nějaký výskyt projevu disturbančního narušení porostu za toto období na všech plochách. Jako nejmenší záznam disturbančního projevu bylo zaznamenáno 4 % na ploše SY_1 586. Největší procento ovlivnění bylo 31 % na ploše SY_1 585. Průměrné procento ovlivnění disturbančním faktorem za posledních 30 let bylo shodné s mediánem o hodnotě 16 %. Největšího počtu zmlazení do 1,3 m výšky (164 stromků) bylo shledáno na ploše SY_1 573, kde byla

hodnota disturbančního působení za toto období 20 %. Naopak nejmenší počet zmlazení byl shledán na ploše SY_1 605 (35 stromků) se 17% disturbančním ovlivněním.

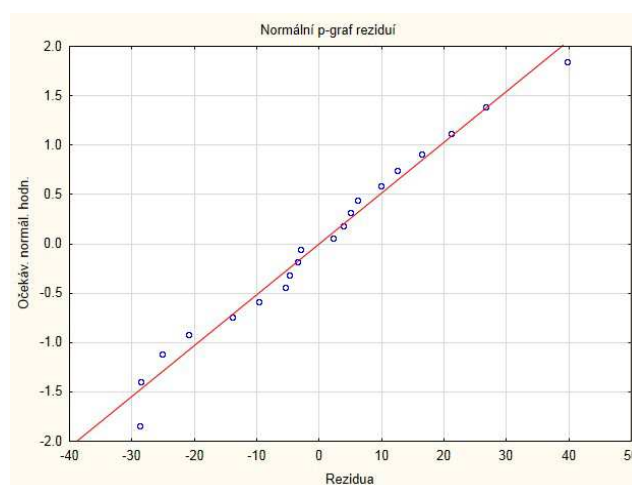
V období z uplynulých 50 let, zahrnující záznamy od roku 1961 – 2002, byl nejmenší počet detekovaného uvolněného růstu zjištěn na ploše SY_605, kde bylo takto ovlivněno za celou dobu jen 13 % stromů z plochy. Naopak největší projev disturbancí v tomto období byl shledán na plochách SY_1 586, SY_1 543 a SY_1 573 s 48 % stromů. Průměrně bylo procento stromů detekujících uvolnění za tuto dobu na plochu 34 % (medián těchto hodnot byl 35 %), z čehož celkově vyplývá již poměrně značný počet projevů disturbančního působení, byť jen z prostorového a časového hlediska roztroušeného charakteru během tohoto půlstoletí v rámci celé lokality. Největší počet zmlazení ve výškovém rozmezí 1,3 – 2,5 m bylo zjištěno na ploše SY_1 526 (88 stromků), kde bylo detekováno 44 % stromů ovlivněných disturbančním faktorem. Naopak nejnižší počet obnovy této kategorie byl shledán na ploše SY_1 524 (13 stromků), kde byl zjištěn vliv disturbancí na 28 % stromů.

Pro období posledních sta let (na datových záznamech 90 let v období 1911 - 2002) byl nejmenší projev disturbancí 27 % zjištěn na ploše SY_1 585. Na této ploše byl shledán i nejnižší počet mladých stromků vyšších jak 2,5 m (celkem 3). Největší projev disturbancí byl zaznamenán na ploše SY_1 543, kde ovlivnění stromů dosáhlo 104 %. Počet mladých stromků na této ploše byl 24. Největší počet stromků (65 stromků) v této kategorii byl nalezen na ploše SY_1 604, kde ovlivnění lokality disturbancemi za období 100 let bylo pozorováno na 74 % stromů.

Pro relevantní vyhodnocení těchto výstupů byla použita statistická metoda vícenásobné regrese, kde na základě vstupních údajů četnosti zmlazení a množství výskytu disturbancí na plochách byla testována hypotéza předpokladu, že rostoucí výskyt projevů disturbančního působení pozitivně koreluje s nárůstem přirozené obnovy. S ohledem na předpokládaný výrazný věkový rozdíl v rámci tří námi zvolených výškových kategorií přirozeného zmlazení byly jednotlivé kategorie testovány jen v rámci příslušných časových období. To znamená, že četnost výskytu přirozené obnovy do výšky 1,3 m byla

vztahována jen pro výskyty disturbancí v období posledních 30 let, četnost obnovy v rozmezí výšek 1,3 – 2,5 m byla vztahována pro období uplynulých 50 let a mladé stromky vyšší než 2,5 m byly vztaženy k období posledních 100 let. Proběhly tak 3 analýzy, v nichž nezávislou proměnnou byla pokaždé stanovena procentuální míra ovlivnění jednotlivých ploch disturbancemi v rámci příslušného období a proměnnou závislou byla stanovena četnost zmlazení příslušné kategorie na jednotlivých plochách.

Z vícenásobné regresní analýzy pro zmlazení do výšky 1,3 m vyšel korelační koeficient 0,11 při pravdivostní hodnotě 0,65, tedy poměrně nízký koeficient korelace s velkým rizikem vlivu náhody. Na hladině významnosti 0,05 se tedy vyřčená hypotéza pro tuto kategorii zmlazení v rámci působení disturbančního režimu za posledních 30 let zamítá. Pro obnovu ve výškovém rozmezí 1,3 – 2,5 m, která byla testována s vlivem disturbancí za posledních 50 let, vyšel korelační koeficient 0,55 při pravdivostní hodnotě 0,01, tedy poměrně významný koeficient přímo úměrného vztahu za velmi nízkého rizika vlivu náhody. Na hladině významnosti 0,05 lze potvrdit hypotézu, že s rostoucím výskytem disturbančních vlivů za posledních 50 let roste i početnost přirozené obnovy ve výškovém rozmezí 1,3 – 2,5 m. Pro četnost mladých stromků vyšších než 2,5 m v rámci testování vztahu s výskytem disturbancí za uplynulých 100 let vyšel korelační koeficient 0,29 při pravdivostní hodnotě 0,25. Hypotéza přímého vlivu disturbančního působení za posledních 100 let na počtu mladých stromků vyšších než 2,5 m nalezených na lokalitě v roce 2012 se tedy při hladině významnosti 0,05 opět zamítá.



Graf. č. 2. Graf regresní analýzy znázorňující korelační vztah mezi četností zmlazení h 1,3 – 2,5 m a výskytem disturbancí sečetlých za posledních 50 letech.

6. Diskuze

6.1. Charakter lokality a struktura porostu

Pohoří Horany se nachází na západě Ukrajiny na rozhraní Zakarpatské a Ivano–Frankivské administrativní oblasti a geomorfologicky jako součást Karpatského oblouku spadají do Vnějších Východních Karpat (Brändli & Dowhanytsch, 2003, Křístek, 2008). Celá oblast ukrajinských Karpat je pro svou vysokou lesnatost (51 %) a velikou biologickou rozmanitost vysoce ceněna. Obzvláště významným faktem je zachování rozsáhlých ploch přirozených lesních společenstev, zasažených člověkem kvůli obtížně dostupnému terénu jen minimálně. Tento jev vedl celou řadu lesnických badatelů z mnoha zemí střední i východní Evropy k výzkumu a ochraně zdejších přirozených lesů již od počátků 20. století (Hamor et al, 2008). V současné době je v celém území státem chráněno na 25 % lesního porostu a přirozené lesy s pralesovým charakterem zde tvoří rozsáhlé plochy především bukových porostů, jež byly navíc pro svou autentičnost v roce 2007 zařazeny pod ochranu organizace UNESCO. Hodnota zdejších lesů spočívá především v možnostech výzkumu historie vývoje vegetačního pokryvu od poslední doby ledové v mnoha ohledech. Pro lesnický obor je zde stále ještě zachován model přirozeného biologicky stabilního a vysoce produktivního lesního společenstva, jehož ekologické procesy se mohou stát určitým vzorovým modelem pro trvale udržitelný rozvoj lesa a jehož principy lze vztáhnout na přirozené lesy Střední Evropy (Hamor et al, 2008, Panayotov et al, 2011). Konkrétně pro pohoří Horany Hamor et al (2008) uvádějí přes 7 tisíc hektarů rozlohy lesů, které lze klasifikovat za přirozené. Tyto lesy se zde vyskytují napříč několika vegetačních pásy ve výškovém rozmezí 750 – 1580 m n. m., především na strmých jižních, jihovýchodních a jihozápadních svazích o sklonech 30 – 35° a čistě smrkové porosty v rámci těchto 7 tisíc hektarů přirozených lesů tvoří přibližně polovina, tedy 3,5 tisíce ha (Hamor et al, 2008). Co se týče obecné charakteristiky přírodních podmínek tohoto pohoří, podloží tvoří převážně flyšové vrstvy doplňované tvrdým těžko zvětravatelým pískovcem. Půdní

poměry jsou výrazně kyselé ($\text{pH} < 4$) s vysokým obsahem hrubého humusu značně nasyceného organickými látkami avšak s nízkým obsahem nasycení amfoterních bází. Z půdních referenčních tříd převažují Kambisoly, hlavně typ districké kambizemě, a nevyvinuté půdy litických leptosolů (Hamor et al, 2008). Klimatické podmínky zde panují mírné až chladné s průměrnou roční teplotou $0 - 8^{\circ}\text{C}$ a průměrný roční úhrn srážek se pohybuje v rozmezí 850 – 1800 mm. Charakter horstva tvoří střídání pásem ostrých skalnatých hřebenů se suťovisky, hlubokými příčnými údolí a smrkobukovými až smrkovými lesy na strmých svazích (Hamor et al, 2008).

Lokalita, na které výzkum probíhal, se nacházela již v poloze odpovídající vegetačním stupňům, ve kterých výrazně dominantní dřevinu tvoří smrk až po horní hranici lesa. Nadmořská výška ploch, které se nacházely převážně ve středních částech konvexně probíhajícího jihozápadního svahu Sywulského masivu, se pohybovala mezi 1378 až 1515 m a smrk ztepilý svými zaznamenanými 93,5 % logicky tvořil podstatnou část porostu.

Poměr živých stromů ke stojícím souším byl shledán 88 % ku 12 % a na žádné ploše nedošlo k výraznému odumření stromů, které by výrazněji přesahovalo jednu třetinu z celkového počtu stromů.

Věková struktura porostu byla velmi pestrá. Pouze na dvou plochách věkové rozpětí většiny stromů činilo zhruba 40 let, na zbylých bylo rozpětí podstatně delší a věkové rozložení jednotlivých ploch se až na malé výjimky nedá příliš charakterizovat výraznými výkyvy. Celkově na všech plochách byl zaznamenán věkově velmi rozrůzněný profil, jehož rozpětí v celkovém průměru ploch na lokalitě činilo přibližně 250 let. Takováto výrazně různověká struktura lesa je způsobená diferencovaným přirozeným dožíváním stromů a delším trváním přirozené obnovy lesa (Korpeľ, 1989).

Co se týče tloušťkové struktury, i zde je patrná značná variabilita. Průměrné rozmezí mezi tloušťkou středové základny d_g a průměrnou tloušťkou nejtlustšího stromu na lokalitě je 33 cm, kdy průměrné d_g ze všech ploch činí 29 cm a průměr nejtlustších stromů ze všech lokalit 62 cm. Tloušťková struktura je tedy výrazně variabilní a na křivce znázorňující četnost stromů podle tloušťkových stupňů se projevuje výraznou levostrannou asymetrií. Tento jev ukazuje trvalý a velmi dynamický průběh zmlazování a dorostu nových jedinců

v porostu, přitom s rostoucí tloušťkou mají četnosti silných stromů postupně klesající tendenci. Zdejší les je charakteristický velkým množstvím podrostu, nebo stromů menšího vzrůstu, dorůstajícího pod hlavním korunovým zápojem tvořeným výrazně nižším počtem vzrostlejších stromů. Tento model lesa se skládá z mozaiky několika skupin stromů v různých fázích vývoje či vzrůstu a tvoří tak velmi jemnou heterogenní strukturu, která je typická pro cyklickou dynamiku lesa uplatněnou na malých plochách. Podobné struktury levostranně asymetrické klesající křivky přibližně ve tvaru obráceného písmena „J“ byly zaznamenány i v jiných studiích řešících problematiku struktury přirozených smrkových a smrkojedlových lesů (Korpeľ, 1989, Kuuluvainen & Kalliola, 1998, Mori & Lertzman, 2011). Tato jemná struktura bývá výsledkem pozvolného průběžného narušování porostu a pomalejším zato stabilnějším a odolnějším vývojem (Korpeľ, 1989, Vacek et al, 2006).

Oba tyto strukturální ukazatelé vykazují poměrně zjevnou heterogenitu a na první pohled nahrávají nerovnoměrnému a kontinuálnímu působení nepříliš výrazných vnějších vlivů ovlivňující vývoj struktury lesa v rámci dynamiky malého vývojového cyklu.

6.2. Režim disturbancí

Na základě dendrochronologické interpretace projevů výrazných přírůstových změn jednotlivých stromů bylo zjištěno vysoké procento stromů, které byly během svého růstu ovlivněny vnější událostí, která zesílila jejich přírůst. Celkově takovýto jev byl shledán alespoň jednou z uvedených metod na 84,5 % stromů. Zbýlých 15,5 % stromů zvýšený přírůst během svého života neprojevilo. Z oněch projevů, které byly detekovány, mírně převažoval výskyt středního uvolnění růstu nad silným. Projevy těchto uvolnění však téměř nikdy nebyly shledány ve významnějším početním zastoupení seskupeně v některé z dekad v rámci jednotlivých výzkumných ploch, přesto že počet takto ovlivněných stromů v průběhu celé historie na leckterých plochách byl vysoký (až 97 % ovlivněných stromů bylo zjištěno na ploše SY_1_572). V rámci porovnání výskytu jakéhokoliv projevu uvolnění mezi všemi plochami lze konstatovat, že k nějakému projevu na celé lokalitě došlo v každé dekádě

a synchronnost těchto výskytů se s posunem na časové ose směrem k přítomnosti logicky zvyšuje, tak jak se zvyšuje počet jedinců, kteří se dožili současnosti. Přesto, že v celé řadě dekád dosahovala synchronnost jednotlivých ploch s výskytem kteréhokoliv projevu uvolněného růstu vysokých procentuálních čísel (v některých případech byl projev shledán až na 70 % ploch), není to žádným vážným ukazatelem významnější události, protože řada těchto projevů se na většině těchto ploch projevila třeba jen na jednom stromě. Spíše to může znamenat disturbanční události nízké intenzity působení, jako jsou slabší vichřice, nebo lokální kůrovcový žír, které se v porostu projeví jen slabým proředěním jednotlivých stromů (Worrall et al, 2005, Svoboda et al, 2013). Některé tyto události mohly na stejné ploše zavdat příčinu výskytu dalšího porušení porostu ve větší či menší míře v následujícím desetiletí (Worrall et al, 2005), tak jak bylo na některých lokalitách pozorováno, avšak o výraznější ovlivnění většího počtu stromů v jednotlivých plochách na celé této lokalitě nedošlo. Kontinualita a značné rozložení ojedinělých výskytů disturbančních projevů v rámci plochy koresponduje i s poměrně jemnou strukturou porostu, popsanou v předchozím odstavci a podporuje představu dynamiky lesa ovlivňované častými disturbancemi velmi malých intenzit, uplatňujících se jen na malé ploše (Korpeľ, 1989, Panayotov, 2011, Svoboda et al, 2013).

Na souvislé ploše tedy nebyl v průběhu historie pozorován téměř žádný projev disturbance středního až velkého rozsahu ovlivňující výrazný podíl této lokality a výskyt disturbancí malých intenzit byl prakticky v průběhu všech dekád neustálý. Na některých jednotlivých plochách byl však evidován 20 a více % výskyt stromů vykazující růstovou změnu, což lze již považovat za důsledek výskytu disturbance střední intenzity (Svoboda et al, 2013). Takováto disturbance se mohla vyskytnout v letech 1661 – 1670, kam sahají nejstarší záznamy letokruhové analýzy ze zdejší lokality. Na pěti plochách s výskytem nejstarších stromů z lokality vůbec byl shledán nejvýznamnější početní přírůst těchto jedinců a téměř všichni z nich vykazovali vysoký přírůst v mládí a rychlé zapojení do vrchního korunového patra, což napovídá o jejich odrostu v prostředí porostní mezery. Vzhledem k relativně nízkému počtu jedinců z tohoto období jsou však tyto záznamy poměrně kusé na to, abychom o ně

opírali příliš relevantní závěry. To rozmezí dat 1851 – 1860 poskytuje informace značně jednoznačnější. Na 5 plochách byl zaznamenán vysoký přírůst počtu nových jedinců odrůstajících v porostní mezeře spolu s identifikovaným zvýšeným přírůstem okolních stromů. Na třech plochách výskyt uvolnění téměř dosahoval nebo přesahoval 20 %, tedy hranici uvažování disturbance střední intenzity (Svoboda et al, 2013). Vysoký nárůst počtu stromů započínající svůj růst v tomto případně ještě dalších dvou následných desetiletí spolu s faktem, že projevy zvýšeného růstu téměř dosahovali hranice 20 % na více plochách, vezmeme-li v úvahu, že v té době počet stromů tvořící dnešní porost na těchto plochách, od kterého bylo procento vyčísleno, ještě nebyl kompletní, můžeme předpokládat, že v tomto rozmezí let 1851 – 1860 došlo k středně intenzivní disturbanční události, které se znatelněji projevila minimálně na čtvrtině výzkumných ploch. Od tohoto data po současnost překročilo hranici 20 % projevených stromů, nad kterou lze uvažovat o výskytu disturbance střední intenzity (Svoboda et al, 2013), jen 7 desetiletí a všechny tyto události se projevily pouze na jedné, po každé jiné, ploše. Tyto desetiletí na sebe navazují. Jedná se o rozmezí od roku 1881 – 1900, dále 1911 – 1930 a 1951 – 1980. V těchto případech se jedná jen o velice lokální poškození porostu se střední intenzitou a lze jej vysvětlit stanovištními či vývojovými specifiky každé lokality, za neustálého působení slabých až středních disturbančních faktorů, jako například vichřicemi, kůrovcem, popřípadě pro desetiletí 1911 – 1920 i světovou válkou (v terénu byly velmi nápadné pozůstatky zákopových linií po prošlé frontě). Nikdy se však nejednalo o projev působící výraznější vliv na více jak jedné ploše vyjma desetiletí 1961 – 1970, kdy k projevu uvolnění překonávající 20% hranici stromů došlo na dvou lokalitách. Možná zajímavější informace poskytne opět sloučení těchto dat s daty přírůstu nových stromů do stávajícího porostu, kdy letopočty 1891 – 1900 a 1951 – 1970 ukazují výrazný přírůst nových jedinců na větším počtu ploch (rámcově na 3 – 4 plochách). Tyto dvě časová rozmezí tedy mohou naznačovat sice opět malý, ale vzhledem k ostatním projevům výraznější výskyt disturbance střední intenzity.

Celkový režim zdejší disturbanční historie lze tedy shrnout konstatováním, že porost na této lokalitě podléhá zákonitostem malého lesního

cyklu, který je ovlivňován převážně disturbancemi malých intenzit na malých plochách, které působí ve velmi krátkých intervalech prakticky každých deset let. V letech 1661 – 1670 a 1851 – 1860 pravděpodobně došlo k projevům disturbancí středních intenzit, které mohly ovlivnit větší plochu porostu. Od konce 19. století docházelo k průběžnému středně intenzivnímu narušování střídavě v jednotlivých nepříliš rozlehlých částech porostu. V letech 1891 – 1900 a 1951 – 1970 došlo pravděpodobně ke středně intenzivním disturbancím na souvislejší ploše, přesto rozsah poškození zřejmě nedosahoval plochy poškozené během disturbančního působení oněch dvou výrazných desetiletí. Lze říci, že zdejší porost na celé lokalitě není ovlivňován působením rozsáhlých disturbancí, jak to naznačují některé horské smrkové porosty v rámci Středoevropského regionu (Zielonka et al, 2010, Svoboda et al, 2012), ale spíše soustavným působením disturbancí malých intenzit a vývoj dynamiky lesa se tak děje především na malé ploše, tak jak to naznačovaly i jiné studie (Panayotov et al, 2011, Szewczik et al, 2011). Částečný vliv občasných disturbancí středních intenzit, který zde ale v dynamice v plošném měřítku rozhodně nehraje dominantní roli, byl také patrný. Z tohoto závěru v porovnání se závěry prací z jiných lokalit Středoevropského regionu je dobře vidět poměrně zajímavá variabilita v dynamice přirozených horských smrčín, která je velice závislá na místní situaci a přírodních podmínkách (Panayotov et al, 2011, Svoboda et al, 2013).

6.3. Výskyt přirozené obnovy a její vztah k disturbančním vlivům

Přirozené zmlazování v poměrně strukturálně různorodém porostu probíhá značně dynamicky a obnova bývá díky variabilním stanovištním podmínkám poměrně hojná (Grassi et al, 2004). Horský smrkový les na této lokalitě je díky převážným vlivům disturbancí nízkých intenzit v mnoha ohledech (a tedy i prostorově) strukturálně pestrý a početnost zdejší přirozené obnovy tomu odpovídá. Průměrná hustota stromků s nižší výčetní tloušťkou než 10 cm činila 163 jedinců na 0,1 ha, z toho 90 stromků tvořilo rannější fáze již ujaté obnovy s výškou mezi 0,5 m až 1,3 m a 48 stromků s výškou od 1,3 m do 2,5 m. Nejčastějším stanovištěm pro probíhající obnovu byla místa

na běžném půdním pokryvu. Nižší, ale počtem také velmi podstatné zastoupení obnovy, bylo shledáno na mrtvém dřevě. Na ostatních stanovištích byl výskyt obnovy minimální. Vysoký výskyt přirozené obnovy na běžném půdním povrchu lze vysvětlit místy mezernatým, ale v zásadě poměrně spojitým zápojem, který částečnou redukcí světelných podmínek neumožňoval bušení souvislé pokrytí půdy tak, jak by tomu mohlo být u lesa s velkými mezerami v zápoji (Svoboda & Zenáhlíková, 2009). Zároveň však pestrá maloplošná struktura porostu propouštěla dostatek světla pro odrost malých semenáčků a současně zachovávala poměrně ustálené lesní klima (Grassi et al, 2004). Výskyt obnovy na mrtvém dřevě je poměrně nižší. Ze stromků mezi 0,5 – 1,3 m výšky tvoří obnova na mrtvém dřevě přibližně $\frac{1}{4}$ z celku a v dalších výškových kategoriích procentuální podíl výskytu ještě klesá. Tento jev, a především klesající trend počtu jedinců s rostoucí výškou stromku, lze vysvětlit vzrůstající konkurencí v boji o prosazení se na specifickém stanovišti s poměrně omezenou plochou. Na tomto typu stanoviště je totiž i z jiných studií prokázána sice nejvyšší hustota zmlazení, ale také s tím spojený nejvýraznější konkurenční boj a největší mortalita vůbec (Kathke & Bruelheide, 2010).

Co se týče porovnání jednotlivých výškových kategorií obnovy lesa s výskytem disturbancí, poměrně vysoká pozitivní korelace s významnou pravdivostní hodnotou byla prokázána pouze u stromků ve výškové kategorii mezi 1,3 – 2,5 metry. U ostatních dvou kategorií (tedy u stromků nižších než 1,3 a vyšších než 2,5 m) vycházely nízké korelační koeficienty navíc s pravdivostní hodnotou výrazně překračující toleranci 5% chyby. Nesouvislost množství výskytu obnovy nízké výškové třídy s četností vlivu disturbančních procesů a naopak pozitivní korelaci počtu obnovy střední výškové třídy s těmito vlivy lze vysvětlit jednak vysokým konkurenčním bojem v raném věku odrůstání a také tím, že k přirozenému zmlazování porostu dochází velmi často ještě pod zapojeným porostem, kde tyto semenáčky v potlačení rostou často i velmi pomalu, a teprve až dojde k uvolnění zápoje, reagují zvýšeným přírůstem (Grassi et al, 2004, Ulbrichová et al, 2009, Jonášová et al, 2010). Případná výraznější souvislost s počtem přirozené obnovy a narušením zápoje lze očekávat u stromků, které již odrostly konkurenčnímu boji a zaznamenaly znatelnější výškový přírůst. To bylo statisticky prokázáno právě u stromků

s výškou od 1,3 – 2,5 m. U stromků klasifikovaných jako obnova přesahující výšku 2,5 m tato tendence se statistickou významností prokázána nebyla. To může být důsledek pravděpodobně již velmi variabilní věkové diferenciaci v rámci této výškové třídy, kdy význam disturbančního vlivu mohl hrát roli jen v určité fázi vývoje každého stromu zvlášť. Odrostlejší stromky, které se v kritickém věku ředění v podrostu uplatnily a dosáhly určité výškové hranice, mohly vlivem okolních světlostních podmínek v přírůstu opět stagnovat a přetrvat delší dobu ve srovnatelných habituelních rozměrech jako jedinci, kteří odrostli v relativně krátkém čase rychleji, a díky jiným okolním podmínkám stagnaci růstu nepocítily. Pro kategorii stromků vyšších výškových tříd tedy není tato metoda časového srovnání, byť se zaujmutím širšího časového pásma, pravděpodobně příliš vypovídající.

7. Závěr

Struktura horského smrkového lesa na lokalitě Sywula 1 je ve všech ohledech výrazně různorodá a odpovídá obecným charakteristikám přirozeného lesa podobajícího se pralesům. Dynamika vývoje zdejšího porostu v průběhu historie podléhá soustavnému působení disturbančních procesů, nejčastěji zastoupenými vichřicemi a kůrovcovým žírem, charakteristickými pro přirozené smrkové lesy střední a východní Evropy. Disturbanční režim je zde charakterizován velmi častým působením disturbancí malých intenzit a občasného výskytu disturbance střední intenzity. Vliv velkoplošné disturbance zde nebyl prokázán a tak tato práce nepotvrzuje zjištění z jiných lokalit střední Evropy, ve kterých je vliv disturbancí s velkou intenzitou a rozsahem na dynamiku vývoje přirozených smrčín patrný. Soustavné narušování zápoje disturbancemi malých a středních intenzit pozitivně podporuje výskyt a další vývoj podrostu, který je však schopen semenit i v uzavřeném porostu. Pro klíčení přirozené obnovy na této lokalitě je mimo jiné i díky pestré struktuře lesa nejčtetnějším stanovištěm půdní pokryv. Značný podíl přirozeného zmlazení byl však zaznamenán i na mrtvém dřevě.

Tato práce v porovnání s ostatními pracemi zaměřujícími se na toto téma v rámci střední Evropy jen potvrzuje jistou variabilitu vývojové dynamiky

na tomto území, a že tato rozdílnost je odvislá od lokality. Pro efektivní uplatnění konkrétních poznatků z dynamiky vývoje přirozeného lesa pro účely lesního hospodaření je žádoucí zmapovat vývoj dynamiky lesa na větším množství lokalit a závěry vždy citlivě vztahovat pro vhodnou konkrétní oblast.

8. Literatura

ABRAMS M. D., COPENHEAVER C. A., BLACK B. A., VAN DE GEVEL S. 2001. The dendroecology and climatic impacts for a relict old-growth, bog forest in the Ridge and Valley Province of central Pennsylvania. USA. Canadian Journal of Botany. 2001;79:58–69 ppt

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 ppt.

BAIER R., MEYER J., GÖTTLEIN A. 2007. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forest of the Bavarian limestone Alps. European journal of forest research. 12b (1): 11 – 22 ppt.

BLACK B. A. & ABRAMS M. D. 2003. Use of boundary-line growth patterns as a basis for dendroecological release criteria. Ecological applications. 13: 1733 – 1746 ppt.

BLACK B. A. & ABRAMS M. D. 2004. Development and application of boundary-line release criteria. Dendrochronologia. 22: 31–42 ppt.

BOURIAUD O. & POPA I. 2007. Dendroecological reconstruction of forest disturbance history comparison and parametrization of methods for Carpathian mountains. Analele ICAS 50: 135 – 151 ppt.

BOTTERO A., GARBARINO M, LONG J. N., MOTTA R. 2013. The interrating ecological effect of large – scale disturbance and salvage logging on mountane spruce forest regeneration in the western European alps. Forest ecology and management. 292. 19 – 28 ppt.

BRÄNDLI U.B. & DOWHANYTSCH J. (Red.). 2003. Urwälder im Zentrum Europas. Ein Naturführer durch das Karpaten-Biosphärenreservat in der Ukraine. Birmensdorf, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL; Rachiw, Karpaten-Biosphärenreservat. Bern, Stuttgart, Wien, Haupt. 192 ppt.

COOK E.R. & KAIRIUKSTIS L.A. 1990. Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences. Kluwer academic publishers Dordrecht, The Netherlands. 393 ppt.

ČADA V. & SVOBODA M. 2011. Dendrochronologická analýza pralesových smrkových porostů v údolí Bílé Opavy (NPR Praděd). Česká zemědělská univerzita v Praze. Fakulta lesnická a dřevařská. Katedra pěstování lesa. 31 ppt.

FRAVER S., SEYMOUR R. S., SPEER J. H. & WHITE A. S. 2007. Dendrochronological reconstruction of spruce budworm outbreaks in Northern Maine. USA. Forest research 37.3: 523 – 529 ppt.

FRAVER S., JOHNSON G. B., MARI J. & Essen per- Anders. 2008. Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *pinus abies* forest. Journal of vegetation science. 19 : 789 – 798 ppt.

FRELICH L. E. 2002. Forest Dynamics and Disturbance Regimes. Studies from Temperate Evergreen-Deciduous Forests. Cambridge University Press 2002. 266 ppt.

GILG O. 2005. Old-growth forests: Characteristics, conservation and monitoring. L'Atelier technique des espaces naturels: 74. Aten, Montpellier. 96 ppt.

GRASSI G., MINOTTA G., TOTON G., BAGNARESI U. 2004. Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven – aged management. Journal of forest research. 34 (1): 141 – 149 ppt.

GROMTSEV A. 2002. Natural disturbances dynamics in the boreal forests of European Russia. *Sylva fennica*. 36 (1): 41-55 ppt.

HAMOR F., DOVHANYCH Ya., POKYNCHEREDA V., SUKHARYUK D., BUNDZYAK Yo., BERKELA Yu., VOLOSHCHUK M., HODOVANETS B., KABAL M. 2008. Virgin forests of Transcarpathia. Inventory and management. – Rakhiv, 86 ppt.

HARMON M. E. & FRANKLIN J. F. 1989. Tree seedlings on logs in *Picea – Tsuga* forest of Oregon and Washington. *Ecology* 70 (1): 48 – 59 ppt.

HOFGAARD A. 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in Northern Sweden. *Journal of vegetation science* 4: 601 – 608 ppt.

HOLEKSA J. 2001. Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaft – lisches centralblatt*. 120: 331 – 348 ppt.

HOLLING C. S. & MEFFE G. K. 1996. Command and control and the pathology of natural resource management. *Conservation biology*. 10: 328 – 337 ppt.

HYTTEBORN H. & VERWIJST T. 2013. Small – scale disturbance and stand structure dynamics in an old – growth *Picea abies* forest over 54 yr in central Sweden. *Journal of vegetation science* 19 (3)

JONÁŠOVÁ M. 2001. Regenerace horských smrčín na Šumavě po velkoplošném napadení lýkožroutem smrkovým. *Aktuality Šumavského výzkumu*. 161 – 164 ppt.

JONÁŠOVÁ M., VÁVROVÁ E., CUDLÍN P. 2010. Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: Natural regeneration in cleared and uncleared areas. *Forest ecology and management*. 259 (6): 1127 – 1134 ppt.

- KATHKE S. & BRUELHEIDE H. 2010. Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. *Forest ecology and management*. 259 (8): 1597 – 1605 ppt.
- KORPEL' Š.. 1989. *Pralesy Slovenska*. Veda – Slovenská akadémia vied. Bratislava 1989, 328 ppt.
- KOŠULIČ M. 2010. Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu. *Forest Stewardship Council ČR*. Brno. 1 – 51 ppt.
- KŘÍSTEK Š. 2008. Lesní pastva v Ukrajinských Karpatech. *Lesnická práce* 87 (2008): 8.
- KULAKOWSKI D. & BEBI P. 2004. Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum fur Wissen*, 2004: 47-54.
- KUULUVAINEN T. S. & KAALIOLA R. 1998. Structure of a pristine picea abies forest in northeastern Europe. *Journal of vegetation science* 9: 563 – 574 ppt.
- KUULUVAINEN T. S. & KALMARI R. 2003. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old – growth forest in southern Finland. *Annales botanici temnici*. 40 (6) 401 – 413 ppt.
- LANDERS P.B., MORGAN P., SWANSON F.J. 1999. Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems. *Ecological Applications*, 9(4), 1999, 1179–1188 ppt.
- MIKESKA M. & VACEK S. 1998. Struktura porostů a trvale udržitelné hospodaření v lese. *Lesnická práce*. 11 – 07.
- MÍCHAL I. 1983. Dynamika přírodního lesa I až VI. *Živa*. 1983, XXXI(LXIX). 1-6, 8-13, 48-53, 85-88, 128-133, 163-168, 233-238 ppt.

MORI A.S. & LERTZMAN K. P. 2011. Historic variability in fire-generated landscape heterogeneity of subalpine forests in the Canadian Rockies. *Journal of vegetation science*. 22: 45 – 58 ppt.

MÜLLER J., BUßLER H., GROßNER M., RETTELBACH T., DUELLI P. 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers conserv*. 17: 2979 – 3001 p

NOWACKI G. J. & ABRAMS M. D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement- origin oaks. *Ecological Monographs*. 1997; 67: 225–49 ppt.

PANAYOTOV M., KULAKOWSKI D., LARANJEIRO DOS SANTOS L., BEBI P. 2011. Wind disturbances shape old Norway spruce – dominated forest in Bulgaria. *Forest ecology and management*. 470 – 481 ppt.

QINGHONG L. & HYTTEBORN H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of vegetation science*. 2: 391 – 402 ppt

RYBNÍČEK M., ČERMÁK P., ŽID T., KOLÁŘ T. 2010. Radial growth and health condition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in relation to climate (Silesian Beskids, Czech republic). *Geochronometria*. 36: 9 – 16 ppt.

SVOBODA M. 2008. Efekt disturbancí na dynamiku horského lesa s převahou smrku ve střední Evropě: Jakou roli hraje vítr a kůrovec? *Ochrana přírody*. 31-33 ppt.

SVOBODA M. & ZENÁHLÍKOVÁ J. 2009. Historický vývoj a současný stav lesa v NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmezské. *Příroda*. Praha. 28: 71 – 122 p.

SVOBODA M., JANDA P., NAGEL T. A., FRAVER S., REJZEK J., BAČE R. 2012. Disturbance history of an old-growth, sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian forest, Czech Republic. *Journal of vegetation science*. 23: 86 – 97 ppt.

SVOBODA M., JANDA P., BAČE R., FRAVER S., NAGEL T. A., REJZEK J., MIKOLÁŠ M., DOUDA J., BOUBLÍK K., ŠAMONIL P., ČADA V., TROTSIUK V., TEODOSIU M., BOURIAUD O., BIRIS A. I., SÝKORA O., UZEL P., ZELENKA J., SEDLÁK V., LEHEJČEK J. 2013. Landscape-level variability in historical disturbance in primary *Picea abies* mountain forests of the Eastern Carpathians, *Romania*. *Journal of Vegetation Sciences*, DOI: 10.1111/jvs.12109

SZEWCZYK J., SZWAGRZYK J., MUTER E. 2011. Tree growth and disturbance dynamics in oldgrowth subalpine spruce forest of the western Carpathians. *Canadian journal of forest research*. 41 (5) 938 – 944 ppt.

ULBRYCHOVÁ I., REMEŠ J., ŠTÍCHA V. 2009. Vyhodnocení přirozené obnovy smrku, NP Šumava. Průběžná zpráva za řešení projektu 2B06012. Management biodiverzity v Krkonoších a na Šumavě v roce 2008. Editor K. Matějka Praha 2009, 9 ppt.

ÚHRADNÍČEK L., MADĚRA P. ET ALL. 2008. Dřeviny České republiky. Matice lesnická. Písek. 333 ppt.

VACEK S. 1990. Analýza autochtonních smrkových populací na Strmé stráni v Krkonoších. *Opera corcontica*. 59-103 ppt.

VACEK S., PODRÁZSKÝ V., MIKESKA M., SCHWARZ O., SIMON J., BOČEK M., MINX T. 2006. Lesy a ekosystémy nad horní hranicí lesa v národních parcích Krkonoš. *Lesnická práce*. Praha 112 ppt.

WORRALL J. J., LEE D. T., HARRINGTON T. C. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea–Abies* forests of Crawford Notch, New Hampshire, USA. *Journal of ecology* 10.1111/j.1365-2745.2004.00937.

ZIELONKA T. 2006. When does dead wood turn into substrate for spruce replacement? *Journal of vegetation science* 17: 739 – 746 ppt.

ZIELONKA T. & MALCHER P. 2009. The dynamics of mountain mixed forest under wind disturbance in the Tatra mountains, central Europe – a dendroecological reconstruction. *Canadian journal of forest research*. 39 (11)

ZIELONKA T., HOLEKSA J., FLEISCHER P., KAPUSTA P. 2010. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of vegetation science*. 21: 31 – 42 ppt.

9. Seznam příloh

Tabulky:

1. Terénní charakteristika.....	76
2. Příklad tabulky znázorňující počet procentuálních změn přesahující kritické hodnoty a jejich datování.....	77
3. Tabulka procentuálního a celkového výskytu stromů detekovaných metodou Gap – origin.....	78
4. výskyt stromů odrůstajících v prvních pěti letech svého růst v porostní mezeře větší než 100 m ² vztažený k časové ose.....	78
5. Záznam přirozeného zmlazení v rámci všech 20 ploch a jeho rozdělení podle výškového rozmezí a mikrostanovišť, na kterých se nacházelo.....	79

Grafy:

1. Příklad výstupu dendrochronologické analýzy importované do grafu.....	76
2. Plocha SY_1 494.....	79
3. Plocha SY_1 523.....	79
4. Plocha SY_1 524.....	80
5. Plocha SY_1 525.....	80
6. Plocha SY_1 526.....	80
7. Plocha SY_1 542.....	81
8. Plocha SY_1 543.....	81
9. Plocha SY_1 544.....	81
10. Plocha SY_1 558.....	81
11. Plocha SY_1 559.....	81
12. Plocha SY_1 560.....	82
13. Plocha SY_1 572.....	82
14. Plocha SY_1 573.....	82
15. Plocha SY_1 584.....	82
16. Plocha SY_1 585.....	83
17. Plocha SY_1 586.....	83

18. Plocha SY_1	596.....	83
19. Plocha SY_1	603.....	83
20. Plocha SY_1	604.....	84
21. Plocha SY_1	605.....	84

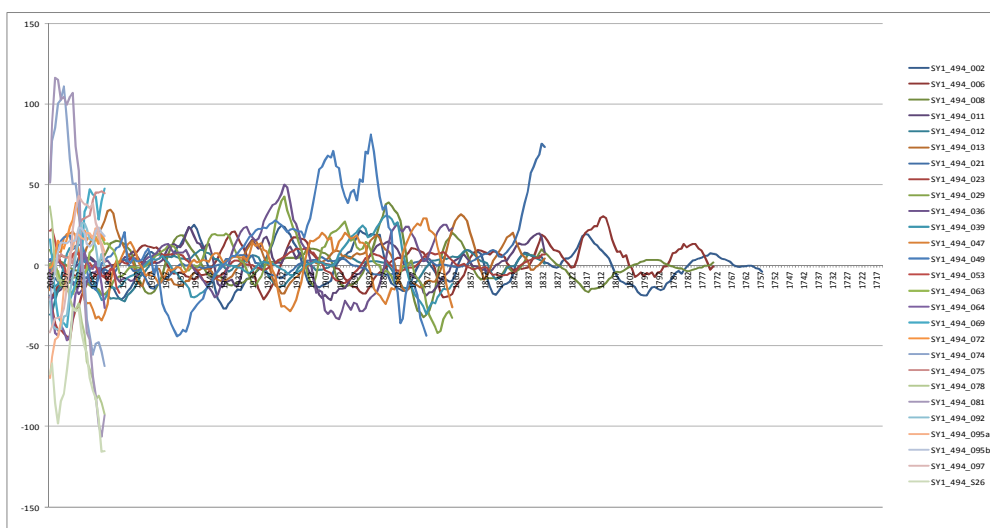
10. Přílohy

Terénní charakteristika a mikrorelief

pořadí a číslo plochy	nadmořská výška[m]	výměra plochy [m ²]	sklon [%]	Landform/Hillform
1 - 494	1450	1000	29	3/2
2 - 523	1452	1000	25	2/3
3 - 524	1492	1000	14	1/2
4 - 525	1475	1000	21	3/2
5 - 526	1440	1000	23	4/2
6 - 542	1467	1000	37	3/2
7 - 542	1511	1000	14	3/2
8 - 544	1515	1000	27	4/2
9 - 558	1378	1000	42	3/2
10 - 559	1494	1000	17	3/2
11 - 560	1507	1000	30	4/2
12 - 572	1388	1000	35	3/2
13 - 573	1492	1000	27	3/2
14 - 584	1407	1000	22	3/2
15 - 585	1428	1000	32	3/2
16 - 586	1498	1000	38	3/1
17 - 596	1473	1000	28	3/1
18 - 603	1378	1000	41	3/2
19 - 604	1382	1000	17	4/2
20 - 605	1418	1000	43	3/2

Tabulka. č. 1. Terénní charakteristika. Nejpčetnějším typografickým mikroreliefem je 12 krát zastoupený Landform/hillform: 3/2 - tedy střední část svahu s konvexním tvarem terénu, 4 krát je zastoupen terén 4/2 v rámci této klasifikace – tedy uprostřed spodní části svahu s konkávním tvarem. Ostatní typografické mikrorelief jsou zastoupeny pouze jednou či dvakrát.

Výsledky dendrochronologické analýzy



Graf č. 1. Příklad výstupu dendrochronologické analýzy importované do grafu. Tento graf vykresluje procentuální přírůstové změny každého stromu na první ploše č. SY_1_494 v každém roce na časové ose. Takovýto graf byl vyhotoven pro každou plochu zvlášť a zvlášť vyhodnocen. Z tohoto grafu je patrné, že na aktuální ploše hodnoty 50% změny dosáhly, nebo přesáhly celkem 3 stromy. Hodnotu 100% změny přesáhly 2 stromy. Následně jsou tyto údaje

zaneseny do tabulky vztažené k té samé ploše a jsou k nim odečtena příslušná data. Všechny tyto výstupy jsou pro objektivnější vzájemné porovnání všech ploch v rámci celého výzkumu v závěru tabulky vyjádřeny procentuálně.

	změna růstu překračující 50 %	změna růstu překračující 100 %	rok vstupu stromu do zápoje	stromu na otevřené ploše
SY1_494_002			1751	0
SY1_494_006			1965	1
SY1_494_008			1743	0
SY1_494_011			1830	0
SY1_494_012			1753	0
SY1_494_013			1816	1
SY1_494_021	1832		1987	0
SY1_494_023			1974	0
SY1_494_029			1952	0
SY1_494_036	1921		1913	1
SY1_494_039			1913	1
SY1_494_047			1733	0
SY1_494_049	1891		1954	1
SY1_494_053			1976	1
SY1_494_063			1973	1
SY1_494_064			1981	1
SY1_494_069			1966	1
SY1_494_072			1950	1
SY1_494_074		1997	1963	1
SY1_494_075			1759	0
SY1_494_078			1972	0
SY1_494_081		1994	1967	1
SY1_494_092			1982	1
SY1_494_095a			1780	0
SY1_494_095b			1782	0
SY1_494_097			1777	0
SY1_494_S26			1796	0
počet projevů	3	2	27	13
celkový podíl v %	11	7	-	48

Tabulka. č. 2. Příklad tabulky znázorňující počet procentuálních změn přesahující kritické hodnoty a jejich datování, počet a datování počátků růstu jednotlivých stromů, které vykazovaly růst na otevřené ploše a datování dorostu do zápoje jednotlivých stromů na ploše SY_1_494. Tato tabulka byla vyhotovena pro každou plochu zvlášť a celkové výsledky z každé tabulky byly vzájemně porovnány v tabulce na obr. č. 5, která objektivně na základě procent porovnávala výsledky všech ploch v rámci lokality Sywula 1.

Obnova lesa, detekce počátečního přírůstu metodou Gap origin

číslo plochy	počet stromů	počet stromů odrůstajících v porostní mezeře na počátku svého růstu	procento stromů osdrůstajících v porostní mezeře na počátku svého růstu	počet stromů odrůstajících v porostní mezeře nad 100 m ²	procento stromů odrůstajících v porostní mezeře nad 100 m ²
494	26	13	50	5	19
523	25	17	68	3	12
524	25	16	64	4	16
525	21	13	62	2	10
526	27	5	19	0	0
542	25	14	56	1	4
543	27	17	63	6	22
544	27	12	44	0	0
558	26	10	38	2	8
559	28	8	29	0	0
560	27	4	15	0	0
572	30	10	33	4	13
573	27	9	33	0	0
584	26	8	31	1	4
585	26	17	65	6	23
586	25	19	76	4	16
596	28	9	32	1	4
603	25	12	48	6	24
604	27	8	30	1	4
605	30	5	17	0	0
celkem	528	226	-	46	-
průměr	26	11	44	2	9

Tabulka. č. 3. Tabulka procentuálního a celkového výskytu stromů detekovaných metodou Gap – origin.

pořadí	číslo plochy	1801-1810	1811-1820	1821-1830	1831-1840	1841-1850	1851-1860	1861-1870	1871-1880	1881-1890	1891-1900	1901-1910	1911-1920	1921-1930	1931-1940	1941-1950	1951-1960	1961-1970	1971-1980	1981-1990	1991-2000	2001-2002	
1	494				1								1		1		1	2	1	1			
2	523												1		1								
3	524					1				2	1												
4	525									1										1			
5	526																						
6	542											1											
7	543												2			2				2			
8	544																						
9	558						1	1															
10	559																						
11	560																						
12	572						1										1		1		1		
13	573																						
14	584											1											
15	585		1	1		1	1			1									1				
16	586												1				2		1		1		
17	596																		1				
18	603									1			3		1						1		
19	604					1																	
20	605																						
celkem stromů		0	1	1	2	2	3	1	0	4	2	2	6	1	2	2	4	4	4	6	2	1	0
výskyt (%)		0	5	5	10	10	15	5	0	15	10	10	15	5	10	10	15	15	25	10	5	0	

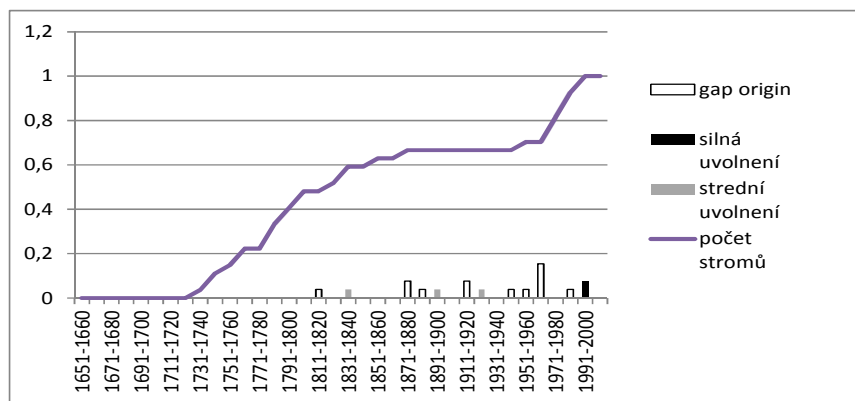
Tabulka. č. 4. Tabulka výskytu stromů odrůstajících v prvních pěti letech svého růst v porostní mezeře větší než 100 m² vztáženého k časové ose. V tabulce jsou zaznamenány výskyty těchto stromů pro všechny plochy a v posledních dvou řádcích jsou tyto informace sumarizovány k výslednému porovnání.

Obnova lesa zaznamenaná k datu srpen 2012 s ohledem na mikrostanoviště.

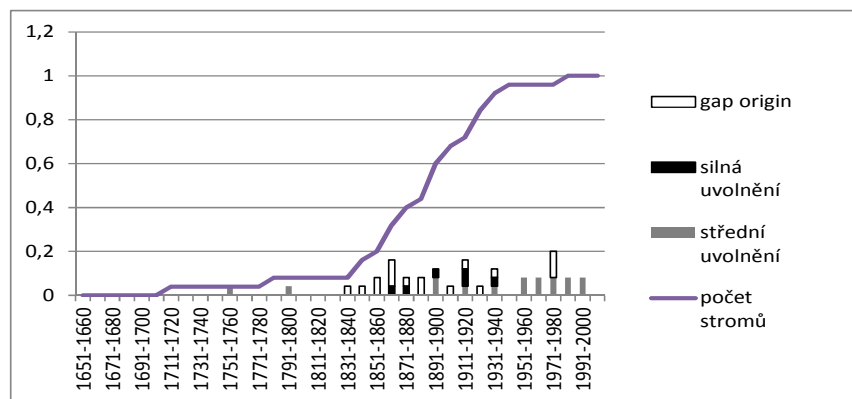
mikro- stanoviště plocha	mrtvé dřevo			jáma po vývratu			Kupa po vývratu			ostatní		
	SM h<1.3m	SM h=(1.3;2.5)m	SM h>2.5m	SM h<1.3m	SM h=(1.3;2.5)m	SM h>2.5m	SM h<1.3m	SM h=(1.3;2.5)m	SM h>2.5m	SM h<1.3m	SM h=(1.3;2.5)m	SM h>2.5m
SY1_494	5	5	0	0	0	0	0	0	0	57	75	45
SY1_523	37	9	0	0	0	0	0	0	0	33	23	20
SY1_524	18	1	0	0	0	0	0	0	0	28	12	6
SY1_525	6	0	0	0	0	0	1	0	0	54	31	20
SY1_526	10	8	0	0	0	0	0	0	0	74	80	47
SY1_542	61	15	3	2	0	0	0	0	0	46	11	9
SY1_543	56	23	5	0	0	0	0	0	0	78	45	19
SY1_544	3	0	0	0	0	0	0	0	0	64	27	19
SY1_558	18	4	1	1	0	0	4	0	0	101	32	18
SY1_559	5	3	0	0	0	0	0	0	0	125	43	15
SY1_560	1	0	0	0	0	0	0	0	0	78	40	21
SY1_572	43	8	4	0	0	0	1	4	1	120	61	23
SY1_573	11	9	5	0	0	0	0	0	0	41	47	43
SY1_584	38	4	0	0	0	0	0	0	0	81	54	18
SY1_585	19	0	0	0	0	0	0	1	0	97	51	3
SY1_586	34	5	3	5	4	0	6	4	0	54	65	16
SY1_596	6	1	1	0	0	0	0	0	0	64	23	14
SY1_603	6	5	2	0	0	0	0	0	0	91	56	24
SY1_604	16	7	4	0	0	0	0	0	0	67	47	61
SY1_605	9	3	1	0	0	0	0	0	0	26	18	27
suma	402	110	29	8	4	0	12	9	1	1379	841	468
průměr	20	6	1	0	0	0	1	0	0	69	42	23

Tabulka. č. 5. Záznam přirozeného zmlazení v rámci všech 20 ploch a jeho rozdělení podle výškového rozmezí a mikrostanovišť, na kterých se nacházelo

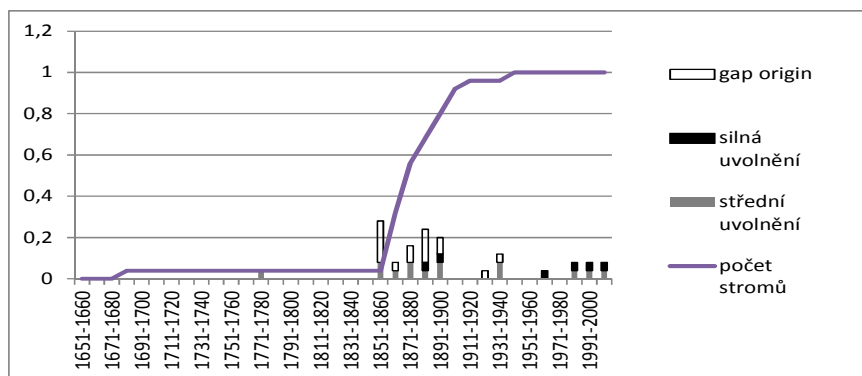
Procentuální vyjádření projevu jednotlivých uvolnění se znázorněním postupného nárůstu počtu stromů po jednotlivých plochách



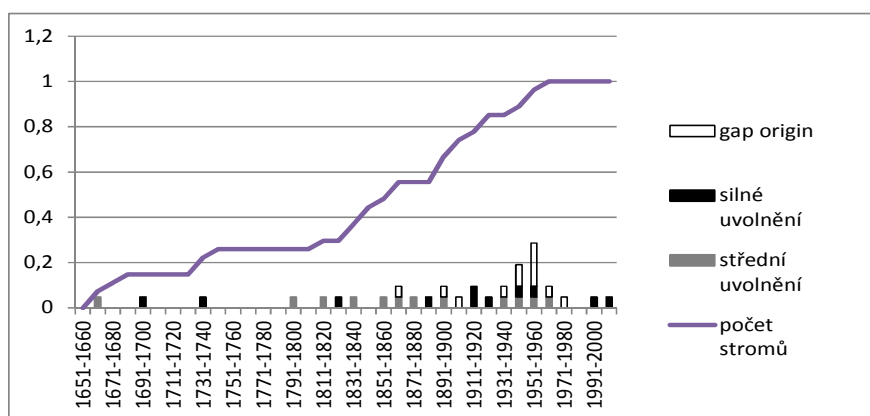
Graf č. 2. Plocha SY_1 494



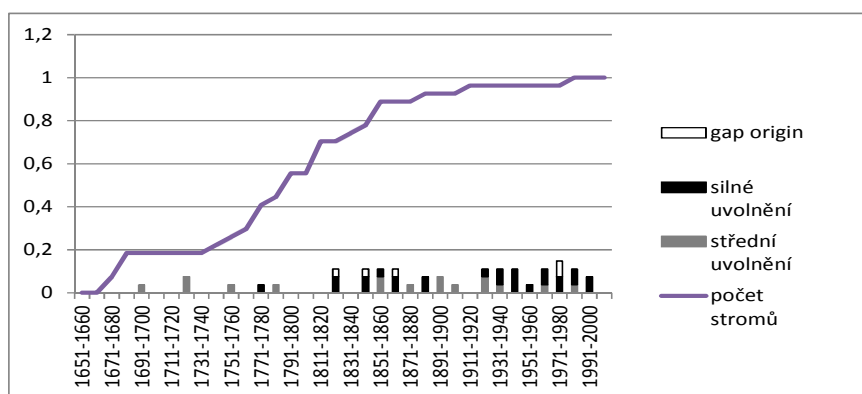
Graf č. 3. Plocha SY_1 523



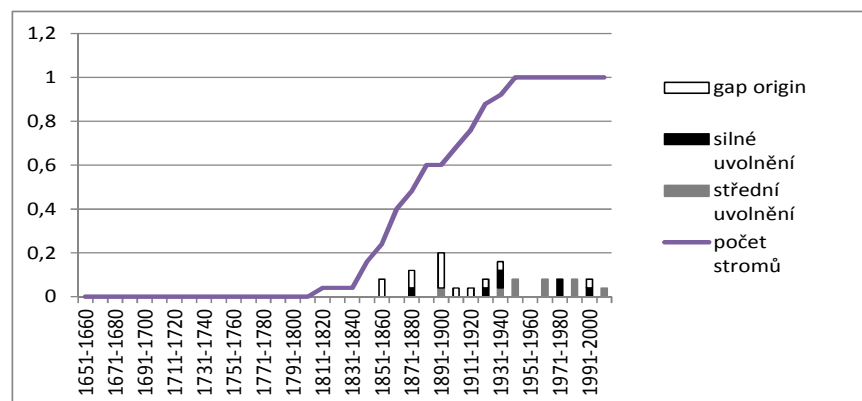
Graf. č. 4. Plocha SY_1 524



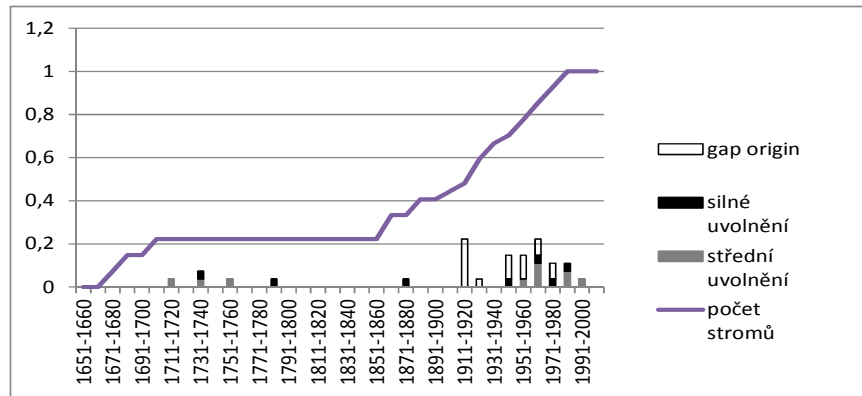
Graf. č. 5. Plocha SY_1 525



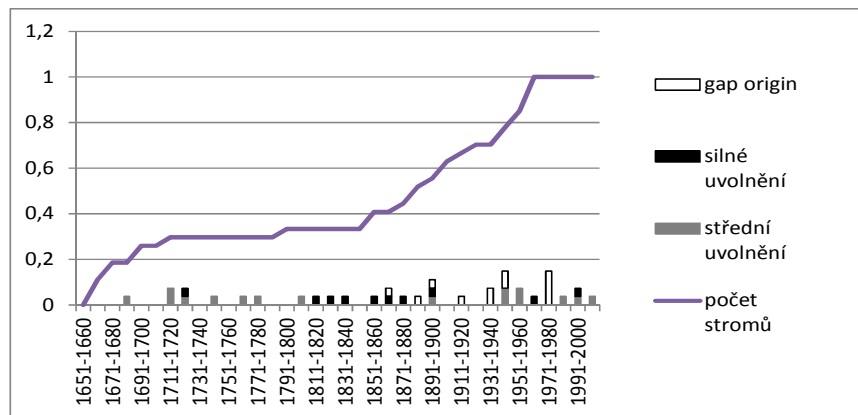
Graf. č. 6. Plocha SY_1 526



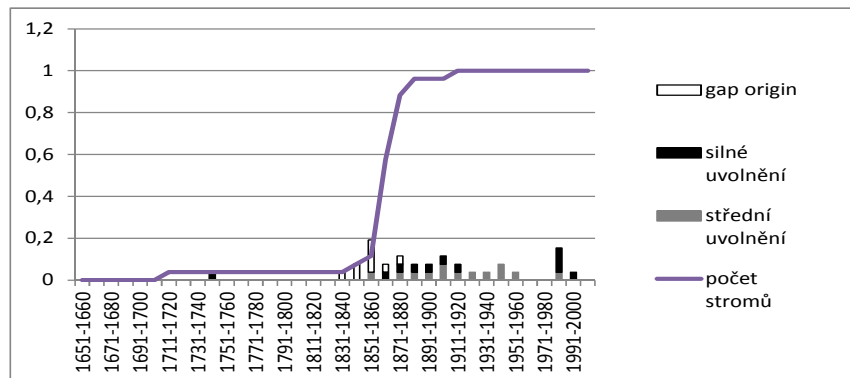
Graf. č. 7. Plocha SY_1 542



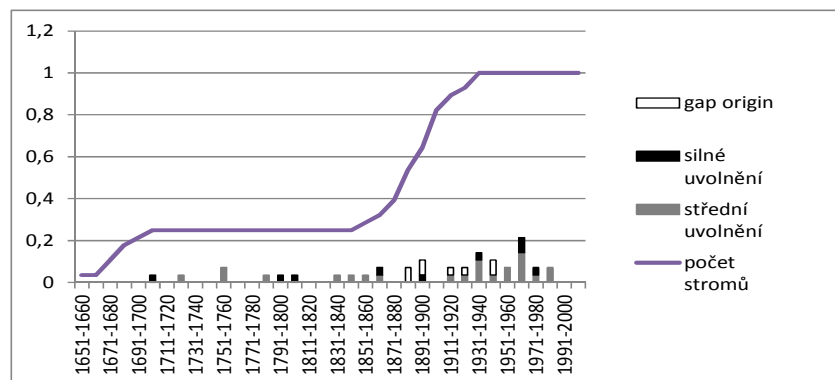
Graf. č. 8. Plocha SY_1 543



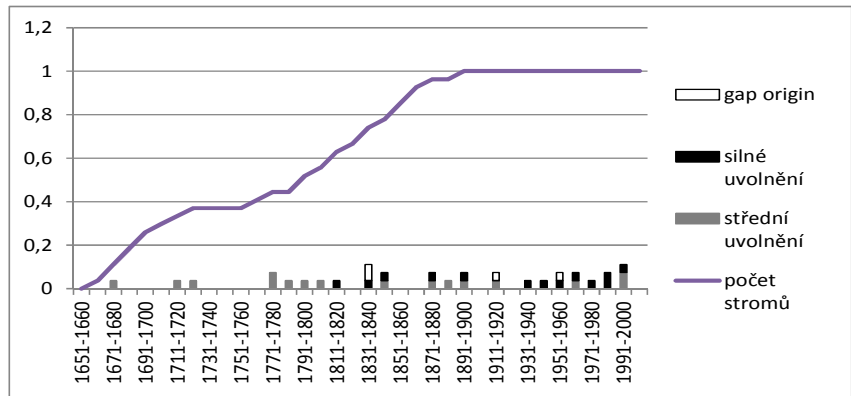
Graf. č. 9. Plocha SY_1 544



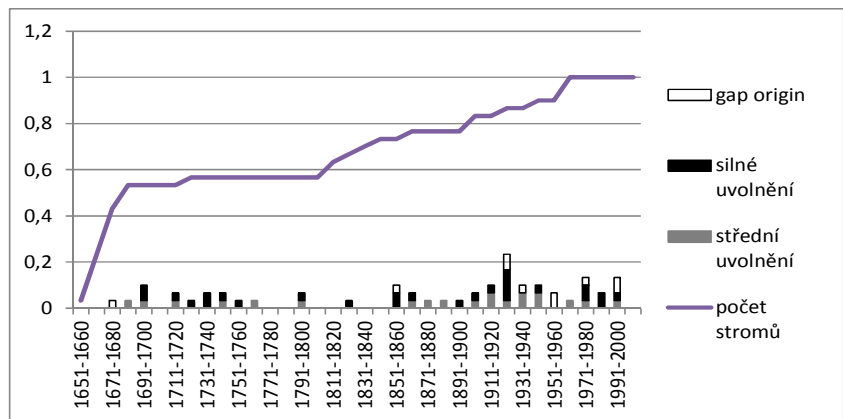
Graf. č. 10. Plocha SY_1 558



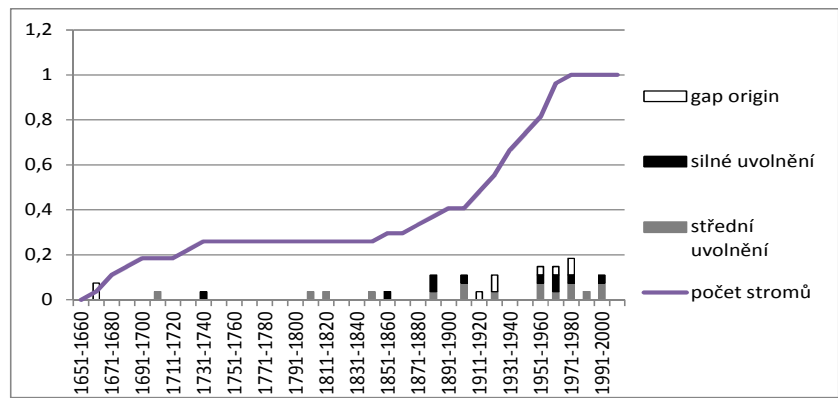
Graf. č. 11. Plocha SY_1 559



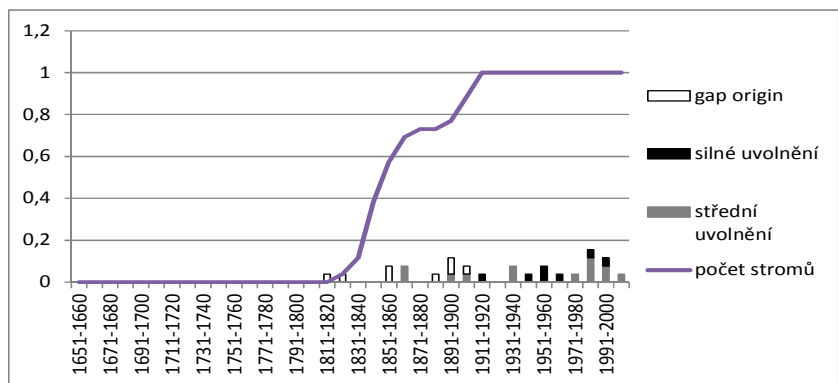
Graf. č. 12. Plocha SY_1 560



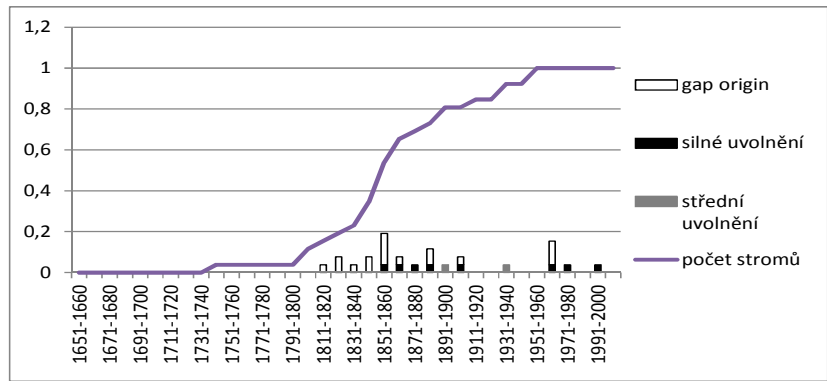
Graf. č. 13. Plocha SY_1 572



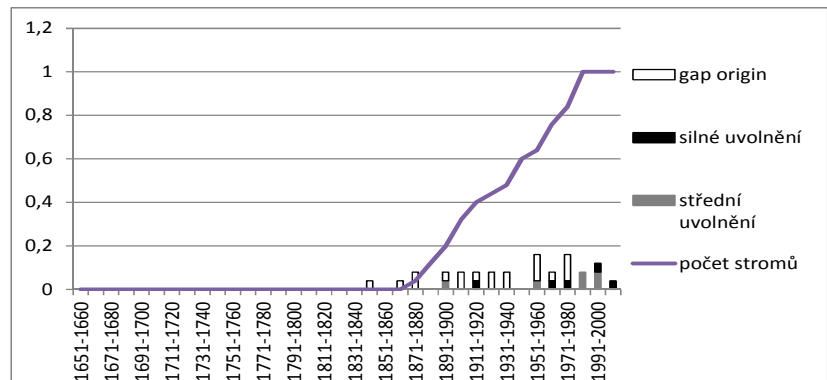
Graf. č. 14. Plocha SY_1 573



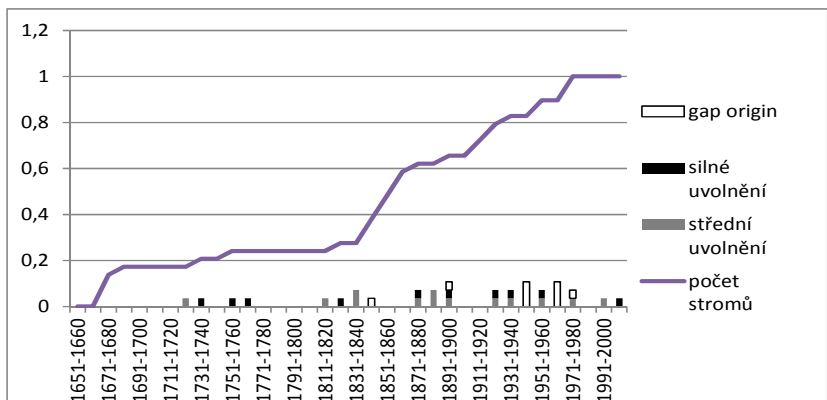
Graf. č. 15. Plocha SY_1 584



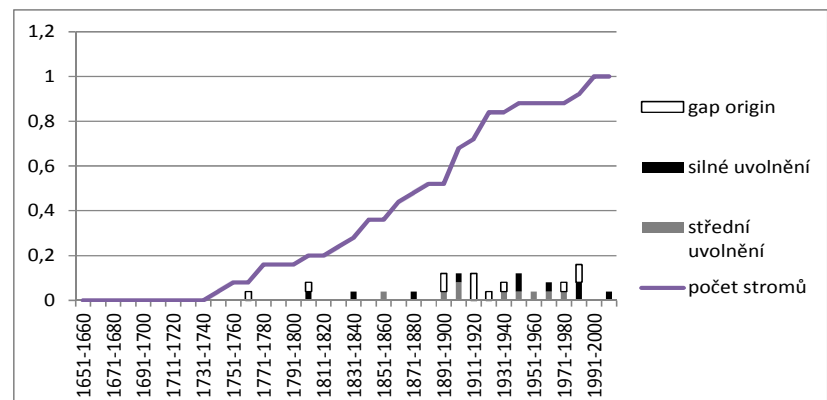
Graf. č. 16. Plocha SY_1 585



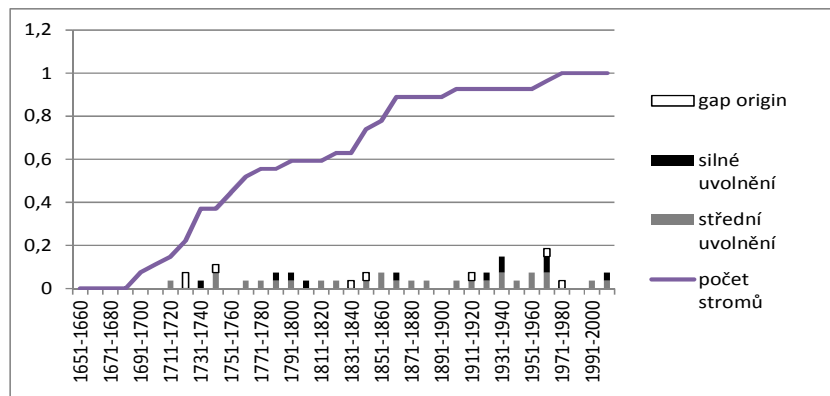
Graf. č. 17. Plocha SY_1 586



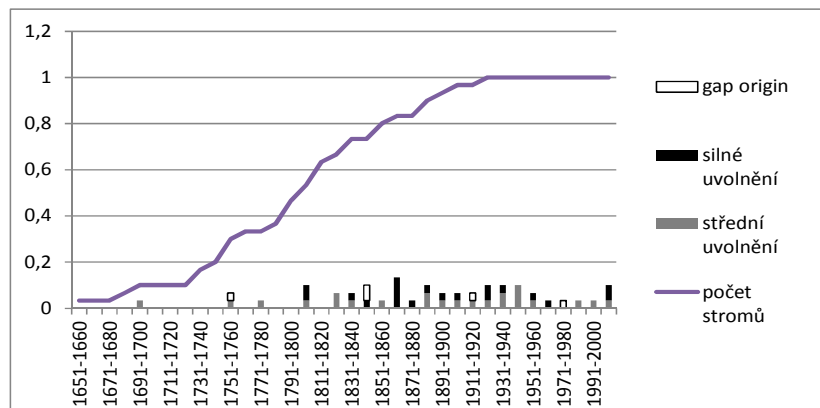
Graf. č. 18. Plocha SY_1 596



Graf. č. 19. Plocha SY_1 603



Graf. č. 20. Plocha SY_1 604



Graf. č. 21. Plocha SY_1 605