

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



**Sukcese obnovy smrku ztepilého na mrtvém
dřevě na lokalitě zasažené a nezasazené
disturbancí**

Diplomová práce

Autor: Bc. Magda Pospíšilová

Obor: Lesní inženýrství

Vedoucí práce: Ing. Radek Bače, Ph.D.

Praha 2017

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Magda Pospíšilová

Lesní inženýrství

Název práce

Sukcese obnovy smrku ztepilého na mrtvém dřevě na lokalitě zasažené a nezasazené disturbancí

Název anglicky

Succession of Norway spruce regeneration on dead wood on disturbance-affected and unaffected sites

Cíle práce

1. Zjistit, jak se liší vývoj přirozeného zmlazení na mrtvém dřevě v lokalitě Eustaška a Trojmezná z hlediska mortality a přírůstu.
2. Zjistit zda a jak jsou odlišnosti závislé na mikro-stanovištních podmínkách (včetně množství dopadajícího světla) a vnitro- a mezidruhové konkurence.

Metodika

1. Sběr dat na výzkumné ploše v oblasti Trojmezná NPŠ a v přírodě blízkém lese v rezervaci Eustaška v rámci NPR Praděd.
2. Hodnocení hemisférických fotografií nad ležícími kmeny.
3. Matematické a statistické zpracování dat.
4. Příprava diplomové práce.

Doporučený rozsah práce

40 – 50 stran textu bez příloh

Klíčová slova

Přirozená obnova, mrtvé dřevo, smrk ztepilý, *Picea abies*, disturbance, mortalita, ležící kmeny

Doporučené zdroje informací

- Bače, R., Svoboda, M., Janda, P., Morrissey, R. C., Wild, J., Clear, J. L., ... & Donato, D. C. (2015). Legacy of Pre-Disturbance Spatial Pattern Determines Early Structural Diversity following Severe Disturbance in Montane Spruce Forests. *PloS one*, 10(9), e0139214.
- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., & Červenka, J. (2012). Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 266, 254-262.
- Harmon, M. E., & Franklin, J. F. (1989). Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 48-59.
- Harmon, M. E. (1989). Effects of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the *Picea-Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington. *American Midland Naturalist*, 112-124.
- Kupferschmid, A. D., & Bugmann, H. (2005). Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205(1), 251-265.
- Narukawa, Y., & Yamamoto, S. (2003). Development of conifer seedlings roots on soil and fallen logs in boreal and subalpine coniferous forests of Japan. *Forest ecology and management*, 175(1), 131-139.
- Robert, E., Brais, S., Harvey, B. D., & Greene, D. (2012). Seedling establishment and survival on decaying logs in boreal mixedwood stands following a mast year. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1446-1455.
- Royo, A. A., & Carson, W. P. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(6), 1345-1362.
- Sugita, H., & Nagaike, T. (2005). Microsites for seedling establishment of subalpine conifers in a forest with moss-type undergrowth on Mt. Fuji, central Honshu, Japan. *Ecological Research*, 20(6), 678-685.
- Zielonka, T. (2006). When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17(6), 739-746.
-

Předběžný termín obhajoby

2016/17 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Radek Bače, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

V Praze dne 14. 04. 2016

„Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma Sukcese obnovy smrku ztepilého na mrtvém dřevě na lokalitě zasažené a nezasazené disturbancí vypracovala samostatně pod vedením Ing. Radka Bače Ph.D. a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

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

V Praze dne 1. 4. 2017

.....

MagdaPospíšilová

Mé poděkování patří panu Ing. Radkovi Bačemu, Ph.D., za vedení práce, trpělivost, za dlouhodobou spolupráci v průběhu sběru dat a poskytnutí mnoha cenných informací a rad. Ráda bych poděkovala i své rodině za velkou podporu v průběhu celého studia, Filipovi Chrapanovi za péči a trpělivost při studiu a zpracování práce, Dominice Hetešové za podporu a trpělivost a Ing. Petru Chajmovi za cenné rady při řešení statistických otázek.

Název:**Sukcese obnovy smrku ztepilého na mrtvém dřevě na lokalitě zasažené a nezasazené disturbancí****Abstrakt:**

Cílem práce bylo porovnat průběh vývoje přírůstu a mortality obnovy smrku ztepilého (*Picea abies*) nacházející se pouze na mrtvém dřevě na lokalitě Eustaška (NPR Praděd, Jeseníky) a Trojmezná (NP Šumava) ve třech po sobě jdoucích letech (2014-2016). Rozdíl mezi plochami byl definován stavem mateřského porostu, kdy na lokalitě Trojmezná došlo k jeho odumření v důsledku větrné kalamity a následné kůrovcové gradace zatímco lokalita Eustaška je přirozeně se vyvíjejícím zapojeným porostem. Dále byl zjišťován vliv mikrostanovištních podmínek na přírůst a mortalitu. Byl zjištěn pozitivní vztah mezi výškou jedinců a hodnotami přírůstu na obou lokalitách. Na lokalitě Trojmezná byly zaznamenány výrazně vyšší hodnoty přírůstu než na lokalitě Eustaška, což bylo způsobeno výrazně vyšší dostupností světla. Zároveň zde ale bylo nalezeno mnohem větší množství odumřelých jedinců, což bylo vysvětleno především jako následek vnitrodruhové konkurence. Převaha mortality výškové kategorie 10-50 cm na lokalitě Trojmezná, oproti převaze mortality jedinců <10 cm na Eustašce byla vysvětlena odlišným vývojem odrůstání zmlazení, kdy je na nedisturbované lokalitě významný podíl nově nalezených jedinců (natality), zatímco na disturbované je převaha jedinců pocházejících z podrostu již zaniklého mateřského porostu. Z pohledu celkového vývoje počtu jedinců byl zaznamenán na disturbované lokalitě Trojmezná klesající trend počtu jedinců a zároveň klesající mortalita, zatímco na lokalitě Eustaška byl zaznamenán stoupající počet jedinců a současně stoupající mortalita. Dále bylo zjištěno, že obnova na obou lokalitách z hlediska přírůstu, reagovala naprosto shodně na změny přírodních podmínek v rámci vývoje v letech.

Klíčová slova:

Přirozená obnova, mrtvé dřevo, smrk ztepilý, *Picea abies*, disturbance, mortalita, ležící kmeny

Název:**Succession of Norway spruce regeneration on dead wood on disturbance-affected and unaffected sites****Abstract:**

The aim of this work was to compare the progress of the growth and mortality of the Norway spruce (*Picea abies*) regeneration which was found on dead wood on the Eustaška (NPR Praděd, Jeseníky) and Trojmezná (NP Šumava) in three consecutive years (2014-2016). The difference between the areas was defined by the condition of the tree layer, when the locality Trojmezná was disturbed due to wind calamity and subsequent bark beetle attack, while the locality Eustaška is a close-to-nature forest, without disturbance history in last few years. In addition, the impact of micro-conditions on growth and mortality was investigated. A positive relationship was found between the height of individuals and height increase at both plots. At the Trojmezná locality, significantly higher height increments were recorded compared to Eustaška site. This occurred due to significantly higher availability of light on Trojmezná. However, a much larger mortality was found here, which was mainly explained as a result of intra-group competition. The predominance of 10-50 cm high dead seedlings was found at Trojmezná site, compared to the predominance of mortality of <10 cm in Eustaška. This was explained by a different evolution of the growth of regeneration, where a significant proportion of newly found individuals (natality) is present only on the undisturbed site, whereas on the post-disturbed locality Trojmezná the prevalence of individuals is the regeneration of the already extinct parent forest. A decreasing trend in both- the quantity and mortality of spruce seedlings was recorded on the disturbed side. On Eustaška, on the other side, a rising of number of seedlings (again-both-alive and dead) was recorded. With regard to spruce regeneration, it was also found that the growth reaction to changes of natural conditions (temperature and water availability) in time was very similar on both sites.

Key words:

Natural regeneration, deadwood, Norway spruce, *Picea abies*, disturbance, mortality, lying logs

Obsah

1	Úvod	10
2	Cíle práce	12
3	Literární rešerše	13
3.1	Horské smrkové lesy	13
3.2	Ekologické nároky smrku ztepilého	14
3.3	Přírozená obnova smrku ztepilého	14
3.4	Význam mrtvého dřeva při obnově smrku ztepilého	15
3.5	Zvláštní adaptace smrku ztepilého	16
3.6	Disturbance	17
3.7	Limitní faktory pro zmlazování smrku ztepilého	18
4	Metodika	20
4.1	Popis lokalit.....	20
4.1.1	Lokalita č. 1 – Trojmezna	20
4.1.2	Lokalita č. 2 - Eustaška	24
4.2	Sběr dat.....	26
4.3	Zpracování dat.....	27
4.4	Statistické zpracování dat.....	30
5	Výsledky	31
5.1	Jak se liší vývoj přírozeného zmlazení na mrtvém dřevě v lokalitě Eustaška a Trojmezna z hlediska mortality?	34
5.2	Jak se liší vývoj přírozeného zmlazení na mrtvém dřevě v lokalitě Eustaška a Trojmezna z hlediska přírůstu?	36
5.3	Jsou odlišnosti závislé na mikrostanovištních podmínkách?	38
5.3.1	Mortalita - výška kmene nad zemí.....	38
5.3.2	Mortalita – mezidruhová konkurence	39
5.3.3	Mortalita – vnitrodruhová konkurence	40
5.3.4	Mortalita – otevřenost zápoje	41

5.3.5	Mortalita – stupeň rozkladu	42
5.3.6	Přírůst – výška kmene nad zemí	43
5.3.7	Přírůst – mezidruhová konkurence	44
5.3.8	Přírůst – vnitrodruhová konkurence	45
5.3.9	Přírůst – otevřenost zápoje.....	47
5.3.10	Přírůst – stupeň rozkladu	48
6	Diskuze.....	50
6.1	Jak se liší vývoj přirozeného zmlazení na mrtvém dřevě v lokalitě Eustaška a Trojmezná z hlediska mortality?	51
6.2	Jak se liší vývoj přirozeného zmlazení na mrtvém dřevě v lokalitě Eustaška a Trojmezná z hlediska přírůstu?	53
6.3	Jsou odlišnosti závislé na mikrostanovištních podmínkách?	54
6.3.1	Mortalita.....	54
6.3.2	Přírůst.....	57
7	Závěr	60
8	Použitá literatura.....	62

Seznam tabulek, obrázků a grafů

Tab. č. 1: Průměrné roční teploty a teploty ve vegetačním období na meteostanici Plechý.(str. 23)

Tab. č. 2: Maximální výška sněhové pokrývky na meteostanici Plechý. (str. 23)

Tab. č. 3: Vývoj celkových počtů jedinců na lokalitách (str. 28)

Tab. č. 4: Porovnání lokalit dle počtu kmenů, otevřenosti zápoje a výšky vegetace (str. 30)

Tab. č. 5: Vývoj mortality na lokalitách (ks, %).(str. 31)

Tab. č. 6: Vývoj přírůstu na lokalitách. (str. 36)

Obr. č. 1: Přirozená obnova na mrtvém dřevě, lokalita Eustaška. (str. 15)

Obr. č. 2: Různorodost prostředí po disturbanci, lokalita Trojmezná. (str. 18)

Obr. č. 3: Dlouhá řada stromů přibližně stejného věku, lokalita Trojmezná (str. 22)

Obr. č. 4: Horská smrčina Eustaška (str. 33)

Obr. č. 5: Smrkový semenáček na padlém kmeni (str. 29)

Obr. č. 6: Rozdílnost lokalit. (str. 50)

Obr. č. 7: Rozklad kmene kostkovitou hnilobou, lokalita Eustaška (str. 51)

Obr. č. 8: Mezidruhová konkurence; lokalita Trojmezná (str. 55)

Graf č. 1 Vývoj celkových počtů jedinců na lokalitách (str. 31)

Graf č. 2: Rozklad kmenů na lokalitách (str. 32)

Graf č. 3: Průměry kmenů na lokalitách (str.33)

Graf č. 4: Vývoj mortality na lokalitách (str. 34)

Graf č. 5: Vývoj mortality na lokalitách (str. 35)

Graf č. 6: Vývoj přírůstu na lokalitách (str. 36)

Graf č. 7: Přírůst na lokalitách (str. 37)

Graf č. 8. Závislost mortality na výšce hostitelského kmene nad zemí. (str. 38)

Graf č. 9: Závislost mortality na výšce okolní vegetace. (str. 39)

Graf č. 10: Vliv výšky okolní vegetace na natalitu (str. 39)

Graf č. 11: Vliv vnitrodruhové konkurence na mortalitu (str. 40)

Graf. č. 12: Vliv otevřenosti zápoje na mortalitu (str. 41)

Graf. č. 13: Vliv stupně rozkladu dřeva na mortalitu (str. 42)

Graf č. 14: Vliv výšky klády nad zemí na přírůst (str. 43)

Graf č. 15: Vliv výšky okolní vegetace na hodnoty přírůstu (str. 44)

Graf č. 16: Vliv vnitrodruhové konkurence na hodnoty přírůstu – souhrn (str. 45)

Graf č. 17: Vliv vnitrodruhové konkurence na hodnoty přírůstu- jednotlivé roky (str. 46)

Graf č. 18: Vliv otevřenosti zápoje na hodnoty přírůstu (str. 47)

Graf č. 19: Závislost přírůstu na stupni rozkladu (str. 48)

Graf č. 20: Vliv stupně rozkladu na hodnoty přírůstu. Souhrnný graf (str. 49)

1 Úvod

V současné době se intenzivně hovoří o důsledcích managementu aplikovaného po kalamitách v chráněných oblastech. Objevují se názory obhajující různé způsoby řešení. Na straně jedné stojí zastánci vyklizení porostu a následného zalesnění, strana druhá se přiklání ponechání oblasti přirozenému vývoji. První skupina čelí kritikám, že po odklizení dřevní hmoty z porostu přichází o potenciální domovinu druhy z říše rostlinné i živočišné, jejichž výskyt se váže na (velkoplošný) rozpad porostu, dále, že odklizením hmoty i samo prostředí přichází o cenné látky navracené do běhu živin jejím rozpadem a v neposlední řadě, že při odklizení kalamitního dříví dochází k významnému narušení půdy, ovlivnění bylinného patra a semenáčků. Skupina zastávající ponechání oblastí přirozenému vývoji je kritizována za narušení vodního režimu způsobené rozpadem stromového patra, odhalením nechráněné půdy a zahříváním půdy těly padlých stromů, dále za viditelnou změnu rázu krajiny, která se vzhledem k dlouhému cyklu vývoje lesa, velmi pomalu navrácí do původního stavu, pokud se do něj vůbec navrátí nebo například za neprostupnost a nebezpečnost vzniklého terénu.

Tento střed pohledů dlouhodobě sleduji a považuji za důležité předávat svému okolí informace, které jsem v průběhu studia získala a rozšiřovat tak povědomí o nutnosti kombinace přístupů lesnictví, ekologie, ekonomie a veřejných zájmů při nakládání s přírodním lesním bohatstvím. Lze říci, že k sepsání této práce motivoval zejména všeobecně panující názorový rozpor, dlouhodobé sledování výzkumných ploch, jejich výrazná pohledová odlišnost a zájem o odhalení odlišností pomocí hlubších analýz.

Hodnocená data pochází ze sběrů probíhajících ve 4 po sobě jdoucích letech, přičemž všech jsem se osobně účastnila. Hodnocené lokality se liší především disturbanční historií posledních let. Lokalita Trojmezná by zasažena orkámem Kyrill a následnou kůrovcovou kalamitou, která zapříčinila úplný rozpad stromového patra. Oproti tomu lokalita Eustaška takovýmto zásahům vystavena nebyla. Vzhledem k obdobné historii managementu, shodné poloze v rámci LVS, složení dřevinného patra a shodné struktury před disturbancí na Trojmezné tyto plochy splnily předpoklady pro věrohodné srovnání vývoje smrkové obnovy z hlediska mortality a přírůstu.

Práce se zabývá vývojem přirozeného zmlazení na ležícím mrtvém dřevě v lokalitách zasažených a nezasazených disturbancí v režimu ochrany přírody v horských smrčínách. Zpracování tohoto tématu se dotýká části výše zmíněných problémů, především důležitosti ponechání mrtvého dřeva v porostu a schopnosti stromů efektivně využít tyto podmínky pro své rozmnožování. To vše v podrobnějším pojednání zahrnujícím vliv dalších zásadních faktorů, jako je světlo, vláha a konkurenční boj.

2 Cíle práce

Cílem této diplomové práce je porovnat vývoj přirozeného zmlazení na ležícím mrtvém dřevě na dvou lokalitách s odlišnými podmínkami pro jeho přežití a odrůstání. Lokality se liší především stavem mateřského porostu, kdy na jedné z nich následkem gradace lýkožrouta smrkového se mateřský porost již zcela rozpadl.

Cíle práce:

1. Zjistit jak se liší vývoj mortality přirozené obnovy na mrtvém dřevě v lokalitě zasažené a nezasazené disturbancí.
2. Zjistit jak se liší vývoj přírůstu přirozené obnovy na mrtvém dřevě v lokalitě zasažené a nezasazené disturbancí.
3. Zjistit zda a jak jsou odlišnosti vývoje mortality a přírůstu závislé na následujících mikrostanovištních podmínkách:
 - a. výšce kmene nad zemí,
 - b. výšce okolní vegetace (mezidruhové konkurence),
 - c. vnitrodruhové konkurenci,
 - d. hodnotách otevřenosti zápoje,
 - e. stupni rozkladu.

3 Literární rešerše

3.1 Horské smrkové lesy

Horské smrkové lesy na našem území zaujímají pouze 1,5% z celkové plochy lesních porostů. Zasahují do výšky 1050-1350 m n. m., výjimku tvoří oblast Šumavy, kde je hranice posunuta na 1150-1350 m n. m. (POLENO, VACEK A KOL., 2007). Klimaticky jsou horské smrčiny chladné, průměrná roční teplota obvykle nepřesáhne 3°C a průměrný roční úhrn srážek činí 1200 – 1500 mm. Vývojový cyklus horských smrčín trvá přibližně 350 let (KORPEL, SANIGA, 1995).

Dominantní dřevinou horských smrčín je smrk ztepilý (*Picea abies*), doplňuje jej jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Výjimečně lze pozorovat buk lesní (*Fagus sylvatica*), javor klen (*Acer pseudoplatanus*), jedli bělokorou (*Abies alba*) a břízu (*Betula spp.*), nicméně pro žádnou z těchto dřevin zdejší podmínky nejsou ideální (POLENO, VACEK A KOL., 2007). Vegetační pokryv je tvořen například třtinou chloupkatou (*Callamagrostis villosa*), metličkou křivolakou (*Avenella flexuosa*), papratkou alpskou (*Athyrium alpestre*), brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*) a dalšími. Z vzácnějších druhů se zde vyskytuje například sedmikvítek evropský (*Trientalis europea*), dřípátka horská (*Soldanella montana*) a podbělice horská (*Homogyne alpina*)(vlastní pozorování).

Podle nadmořské výšky, zamokření, vegetačního pokryvu a půdních stanovištních podmínek lze horské smrčiny dále dělit. Zájmová území práce spadají do paprkatkových a třtinových smrčín (viz. kap. 4.4.1 Lokalita č. 1 - Trojmezna) (CHYTRÝ, KUČERA A KOL., 2010).

V 8. LVS je odlišný půdotvorný proces než u stupňů nižších, dopad světla na půdní povrch je díky typické rozvolněnější porostní struktuře vyšší a v průběhu dynamiky lesa spojené s přirozeným rozpadem se příliš nemění. Z tohoto lze usuzovat, že ani velkoplošný rozpad se na tomto společenstvu neprojeví tak výrazně, jako v nižších polohách (KINDLMANN A KOL, 2012).

Smrk ztepilý (*Picea abies*)

Jak již bylo zmíněno výše, smrk ztepilý dominuje mezi dřevinami horských smrkových lesů. Dorůstá výšky až 50 m, průměru až 1,5 m a stárí ve výjimečných případech až 400 let. Růst je obvykle ukončen ve 100 letech (CHMELAŘ 1981).

3.2 Ekologické nároky smrku ztepilého

Smrk se vyznačuje svou schopností snášet dlouhodobě v mládí zástin, a výraznou světlomilností (CHMELAŘ 1981, METSLAID, 2005). Na změnu v přísunu světla a vlhkosti velmi rychle reaguje zvýšením či snížením přírůstu. Smrkový nálet je schopen i po mnohaletém (100 let) zastínění stále vytvářet normální kmen (SVOBODA, 1952). Lze říci, že smrk je velmi variabilní a tolerantní ke stanovišti. Snáší jak vysokou půdní vlhkost, například v bažinách a rašeliništích, tak i zhoršené podmínky na kamenitých a balvanitých půdách (CHMELAŘ 1981). Dobře snáší nízké teploty a je proto schopný dobře se obnovovat i na holých plochách vzniklých disturbancemi. Naopak citlivý je k vysokým teplotám a dlouhodobému nedostatku vzdušné i půdní vlhkosti, stává se tak náchylným k dalšímu poškození (ŠIMEK 1993).

3.3 Přírozená obnova smrku ztepilého

Pralesy a přírozené lesy jsou posledním místem, kde můžeme pozorovat vývoj lesních ekosystémů v nezměněné podobě (KORPEL, SANIGA, 1995).

Smrk ztepilý za standardních podmínek začíná plodit okolo 60. roku života, přičemž semenné roky se opakují po 4 – 5 letech. Semenáček smrku má 5 – 10 štíhlých děložních lístků, po jejich opadu ve druhém roce života vyrůstají první jehlice a ve třetím roce se obvykle vytváří první přeslen (CHMELAŘ 1981). V horských smrčinách má smrk sníženou schopnost generativního rozmnožování, semenné roky nejsou tak časté a růst mladých jedinců významně pomalejší (POLENO, 2009).

Přírozená obnova smrku je za normálních podmínek v porovnání s ostatními dřevinami nižší díky zástině způsobeném matečním porostem, výrazně se navyšuje po větší disturbanci a vzniklých větších porostních mezerách v zápoji (KULLA A KOL., 2009).



Obr. č. 1: Přirozená obnova na mrtvém dřevě, lokalita Eustaška.

3.4 Význam mrtvého dřeva při obnově smrku ztepilého

V horských smrkových lesích plní mrtvé dřevo nezastupitelnou službu novým generacím smrku (KUPFERSCHMID, BUGMANN, 2015). V těchto oblastech často dochází k významné konkurenci vegetace, před níž mohou semenáčky do jisté míry ochránit právě vyvýšená místa na kmenech a pařezech (KUČERA, ČERNÝ, 2008). Pro první kritické roky nových semenáčků jsou zde méně příznivé klimatické podmínky. Padlé mrtvé kmeny a pařezy, označovány termínem „nurse-logs“ (HARMON, 1989), se stávají chráněnými mikrostanovišti pro úspěšné uchycení a odrůstání smrkových semenáčků (TENZIN A KOL, KUULUVAINEN & KALMARI, 2003; JONÁŠOVÁ, MATĚJKOVÁ, 2007, CHRISTENSEN A KOL., 2005). Pro uchycení a odrůstání smrkové obnovy je obzvláště důležitý výskyt mrtvého dřeva silných dimenzí (ZIELONKA, 2006). Semena, jež plodící smrky vypustí ze šišek, jsou váta větrem po sněhu a zachycují se na vyvýšených místech, často právě kmenech, které mohou vystupovat nad sněhovou pokrývkou a být ohřívány slunečním zářením. Semena se zachycují na kůře kmenů, zapadnou do prasklin vzniklých přirozeným vysycháním dřeva nebo do jiných otvorů vzniklých působením biotických nebo abiotických činitelů či samotným pádem stromu.

Po rozpadu kmenů či pařezů vznikají typické chůdovité kořeny (CHMELAR 1981, JANKOVSKÝ, 2005).

Mrtvé dřevo je masou ovlivňující lesní mikroklima, přičemž jedním z přínosů pro daný ekosystém je i vytváření zásoby vody pro suchá období. Dále je významným zdrojem uhlíku a dalších ekologických materiálů, které nepřetržitě uvolňuje při procesech humifikace (CHRISTENSEN A KOL., 2005).

V případě přirozené obnovy na strmých horských svazích mrtvé dřevo pomáhá zabraňovat poškození zmlazení vlivem posunu sněhu po terénu. Torza stojících stromů jsou vlivem slunečního záření také významně zahřívány, což způsobuje, že okolo nich rychleji odtává sníh a semena jsou zde snadno zachyceny. Vytvořením mezer v zápoji po odumření jednoho nebo skupiny stromů vznikají takzvané „GAPy“, proběhne radikální změna mikroklimatu, především proslunění. Světlo milná vegetace i mladé smrky zareagují velmi rychle a výsledkem jsou hloučky stromů na místě původního jedince (BAIER A KOL., 2007; MUSCOLO ET AL., 2014). Z tohoto hloučku obvykle konkurenčním bojem přežívá jeden nebo dva jedinci a jejich umístění pak nadále zachovává ráz lesa. Tento fenomén nazývaný „gap dynamics“ neboli malý vývojový cyklus (KIMMINS, 2004 IN MUSCOLO ET AL., 2014) úzce souvisí se zachováním struktury lesa (BAČE, 2015) a přirozenou obnovou stejně jako se vznikem ekologických nik a adaptací druhů na prostředí (YAMAMOTO, 2000 IN MUSCOLO ET AL., 2014)

3.5 Zvláštní adaptace smrku ztepilého

Smrk ztepilý v horských podmínkách pro své rozmnožování nevyužívá jen mrtvé dřevo. V oblastech blížících se hranici lesa dochází k zakořenění větví přitlačených k zemi sněhovou pokrývkou a vytvářejí se tak skupiny stromů okolo stromu mateřského, tzv. rozvody. Smrk nevytváří výmladky a po poškození špatně regeneruje. Při ztrátě terminálu jeho funkci nahrazují nejbližší větve (CHMELAR 1981). Lze nalézt i velmi mladé jedince, kteří na extrémních stanovištích předčasně získali schopnost plodit (MUSIL A HAMERNIK, 2007).

3.6 Disturbance

Disturbance jsou významnou součástí procesů v dynamice lesa a mají zásadní vliv na porostní a vegetační strukturu zasažené oblasti (KUULUVAINEN & KALMARI, 2003; KUPFERSCHMID ET AL., 2002). Lokální disturbance, kdy odumře jeden nebo malé množství sousedících stromů, i disturbance velkoplošné způsobené biotickými či abiotickými činiteli, vytvářejí mezery v porostním zápoji a vytváří tak ideální podmínky pro velmi rychlou regeneraci stávajícího porostu. Dramaticky se změní přísun světla, teplota, půdní podmínky a dostupné živiny. Tyto podmínky budou upřednostňovat některé druhy, nicméně ne všechny. Jakmile se vzniklé mezery v zápoji zaplní, mikroklima a stav živin se pomalu vrátí na úroveň před disturbancí a tyto podmínky budou upřednostňovány opět původními druhy (DENSLOW 1987, AND WRIGHT, 2002 IN MUSCOLO ET AL., 2014). Disturbance pomáhají utvářet různorodé prostředí, zamezují vzniku jednolitých ekosystémů náchylných k narušení. Vzniká mozaika narušených a nenarušených míst, s odlišným vývojem v čase, s lišící se druhovou a věkovou strukturou, čímž je pozitivně ovlivněna odolnost porostů vůči velkoplošným disturbancím (KULAKOWSKI AND BEBI, 2004).

V našich podmínkách v lesích nejčastěji dochází k disturbancím vzniklým působením hmyzích škůdců (převážně druhu *Ips typographus*), větrem nebo kombinací těchto dvou událostí (KUULUVAINEN & KALMARI, 2003; ZIELONKA a kol., 2009, HAIS A KOL, 2008).

V případě lesních porostů lze disturbance definovat jako faktor způsobující v období delším než jeden rok významné snížení indexu listové plochy (WARNING & RUNNING, 1998 IN HAIS A KOL., 2008).



Obr. č. 2: Různorodost prostředí po disturbanci, lokalita Trojmezna.

3.7 Limitní faktory pro zmlazování smrku ztepilého

Život stromu je podmíněn přežitím prvních často kritických let, v tomto období je nejcitlivější k prostředí, ve kterém se vyvíjí. Za nejvýznamnější faktory ovlivňující úspěšnost uchycení a přežití semenáčků jsou považovány půdní vlhkost, světelné podmínky a okolní bylinná vegetace (KUPKA A KOL, 2007; SVOBODA, 1952).

Vlhkost a teplota

Horské smrčiny jsou sužovány nízkými teplotami, silnějšími větry, vysokou a déletrvající sněhovou pokrývkou a tím pádem kratší vegetační dobou. Prostředí je závislé na atmosférické vláze, především na množství srážek v zimním období a rychlosti odtávání v jarním období. Po disturbanční události se klimatické podmínky mění, porost je vystavován vysokým letním teplotám, extrémním zimám nebo suchým létům, což může ovlivnit průběh obnovy.

Světlo

Dostupnost světla je důležitá pro vývoj koruny, letorostů a jehličí smrku ztepilého (METS LAID A KOL., 2007). Smrk dokáže dlouhodobě snášet v mládí zástin a následně

po otevření porostu velmi rychle zareagovat na náhle zvýšený přísun světla a vlhkosti (METS LAID, 2005).

Konkurence vegetace, vnitrodruhová konkurence

S otevřením porostu po maloplošné nebo velkoplošné disturbanci se nestane světlo a teplo dostupnější komoditou jen pro smrkové zmlazení, výrazně také ovlivní složení a výšku přízemní vegetace. Ta může negativně ovlivnit uchycování nových semenáčků a vstupovat do konkurenčního boje o vláhu, světlo a živiny. Stejně tak jedinci ve skupinovém hustém zmlazení smrku bojují o zdroje a díky tomu dochází ke samozředění a tvorbě pravidelné prostorové porostní struktury (GREY A HE, 2009). V případě obnovy na mrtvém dřevě se zmlazení nejčastěji potýká kromě vnitrodruhové kompetice s mezidruhovou konkurencí, především borůvky, travin a kapradí.

Mrtvé dřevo a jeho stav

Jak již bylo zmíněno, přítomnost mrtvého dřeva má významný vliv na ekosystémy. Pomáhá zachovávat biologickou rozmanitost, neboť poskytuje příhodná mikrostaniště pro mnoho rostlinných i živočišných druhů, jejichž výskyt je na ně často vázán (JONÁŠOVÁ, MATĚJKOVÁ, 2007; PALETTO A. A KOL, 2012). Smrk ztepilý je jedním z druhů, které jsou za určitých podmínek na jeho výskytu přímo závislé, tedy využívá mrtvé dřevo jako substrát pro klíčení a zdroj živin.

Stav mrtvého dřeva, které teoreticky poslouží k uchycení a odrůstání smrkových semenáčků může být různý. Jednou ze základních charakteristik je stupeň rozkladu. Rozklad je proces, kdy organická struktura biologického materiálu je přeměněna na minerální díky vzájemnému působení biotických a abiotických faktorů. V Evropě je nejčastěji používán systém pěti tříd, do kterých je daný kus zařazován podle přítomnosti kůry, malých větviček, měkkosti dřeva a dalších charakteristik (FERRIS-KAAN, LONSDALE, WINTER, 1993; PALETTO A KOL., 2012). Rozkladný proces trvá 20 – 180 let v závislosti na dřevině. Je urychlován nebo naopak zpomalován mj. dostupnou vlhkostí, typem dřevokazných hub a působením vegetace.

Dřevokazné houby svými enzymy rozkládají všechny složky včetně ligninu. Lze je řadit do dvou skupin na houby hnědého tlení způsobující kostkovitý rozklad dřeva, kdy ve dřevě zůstává lignin (např. *Fomytopsis pinicola*) a na houby bílého tlení, způsobující rozklad všech sacharidických polymerů obsažených ve dřevě

(např. *Almillaria mellea* neboli václavka). Ve studii probíhající v oblasti Modravy a na transektu Plechého bylo zjištěno, že pro zmlazování smrku jsou výhodnější rozkládající se kmeny, ve kterých probíhá bílé tlení (LEPŠOVÁ, 2005).

Rychlost a způsob rozkladu padlých klád do jisté míry ovlivňuje přítomnost kůry (LEPŠOVÁ, 2005). Kmeny zbavené kůry nejsou příliš vhodným substrátem pro kolonizaci dřevorozkladnými houbami. Dřevo bez kůry je vysušováno a proces tlení je proto delší než u dřeva s kůrou, která je atraktivní pro uchycení vegetace a udržování příhodných vlhkostních podmínek (JANKOVSKÝ, 2005).

4 Metodika

4.1 Popis lokalit

Výzkum byl prováděn na dvou lokalitách horských smrčín v České republice. Horské smrčiny na našem území zaujímají jen cca 1,5 % z celkové rozlohy lesních porostů a jsou definovány nadmořskou výškou mezi 1150 a 1450 m n. m. přičemž vybrané plochy jsou umístěny mezi 1220 a 1270 m n. m.

4.1.1 Lokalita č. 1 – Trojmezná

Lokalita Trojmezná se nachází ve velkoplošném chráněném území mezi Třístoličnickem a Plechým v Jihočeském kraji, okres Prachatice, katastrální území Nová pec. Oblast je tvořena převážně granitoidy, regionálně spadá do Českého masivu, původ geologických jevů je magmatický, mateční horninou je granit (žula). Z hlediska ochrany přírody je oblast Přírodní památka v Národním parku Šumava, výzkumná plocha se tedy nachází v I. zóně ochrany NPŠ, tedy nejprísněji chráněném nejcennějším přírodním území ([HTTP://LOKALITY.GEOLOGY.CZ/2078](http://LOKALITY.GEOLOGY.CZ/2078)), kde je aktuálně uplatňován režim bezzásahovosti a vstup je až na výjimky (poznávací výstupy vedené pracovníky NP) zcela omezen.

Biografické členění zařazuje NP Šumava do přírodní lesní oblasti 13 – Šumava. Podle pylových analýz v posledních 3000 letech docházelo na Šumavě k téměř pravidelnému rozpadu stromového patra horských smrčín a to v periodě 180 let (SVOBODOVÁ ET AL., 2001).

Historie ochrany šumavské přírody začala v r. 1885, kdy byla vyhlášena Pralesní rezervace Boubín. V roce 1933 vznikly rezervace Černé a čertovo jezero, Trojmezna hora (zde je umístěna výzkumná plocha č. 1), Mlynářská slat', Rokytská slat' a Lipka. Na konci roku 1963 byla vyhlášena Chráněná krajinná oblast Šumava a postupně byla vyhlášována maloplošná chráněná území. V roce 1990 byla Biosférická rezervace Šumava světového významu zapsána do seznamu UNESCO a konečně v roce 1991 byl vyhlášen Národní park Šumava (KINDLMANN A KOL, 2012).

Výzkumná plocha je vytyčena na Trojmezne hoře v 1250 m n. m., několik desítek metrů od hranic s Německem a Rakouskem. Pohoří Šumavy je svou polohou a stářím předurčeno k odlišným klimatickým podmínkám v porovnání s ostatními pohořími, vegetační stupně jsou zde posunuty výrazně směrem nahoru. Česká strana pohoří je orientována převážně severně.

Disturbanční historie v zájmovém území byla ovlivněna souhrou vývoje managementu oblasti s environmentálními podmínkami. Dlouhodobě (od 2. světové války) neobhospodařované smrkové monokultury, za pomoci člověka relativně odolávající kůrovcovým gradacím byly hluboce narušeny větrnou a kalamitou Kyrill v roce 2007. Následně v kombinaci s teplými a suchými roky příhodnými pro vývoj lýkožrouta smrkového došlo k jeho výrazné gradaci a následnému odumírání stromového patra především v oblasti Modrava a po pohraničním pásmu až k hoře Plechý (KINDLMANN A KOL, 2012).

Lokalita č. 1 je pravděpodobně historicky nedotčená rukou člověka. Přímo na ploše jsou k vidění znaky, které ukazují na prales. Předně v řadách stojící suché pahýly staré stovky let vzrostlých na nurse logs (viz. Obr. č. 3) a velké množství stromů s chůdovitými kořeny. Jedná se o více než 300 let starou klimaxovou smrčinu, v současné době zcela podléhající kůrovcovému rozpadu. Pralesovitá partie Trojmezne hory je unikátním rezervoárem autochtonního šumavského smrku s charakteristickým habitem (BUFKA A KOL., 2003).

Při výzkumu započatém v r. 2001 s cílem popsat charakter a strukturu zájmového porostu, jeho dynamiku a přirozenou obnovu. Trojmezenský les splňuje všechny typické strukturální znaky pralesa a to přítomnost mohutných starých stromů o objemu až 10 m³, výskyt jedinců stáří až 400 let, přítomnost mohutných souší a tlejících kmenů v různém stupni rozkladu. Nutno podotknout, že v době výzkumu

byly zdejší lesy v odlišném stavu než nyní, po úplném rozpadu stromového patra. V době výzkumu zde byla průměrná zásoba tlejícího dřeva 130 m³/ha a mrtvé dřevo (stojící i ležící) tvořilo cca 40 % celkové zásoby dřevní hmoty. Bylo potvrzeno, že vývoj smrkové obnovy je úzce spjat s výskytem tlejícího dřeva. Ačkoliv podíl povrchu mrtvého dřeva z celkové plochy byl pouhých 5 – 10 %, až 70 % veškerého zmlazení bylo zaznamenáno právě na něm. Téměř na všech výzkumných plochách byl sledován jev „nurse logs“, tedy růst stromů v liniích na padlých tlejících kmenech. Všechny tyto zjištěné aspekty ukazují, že vliv člověka na narušení přírodních procesů a dynamiky v těchto oblastech je nepravděpodobný. Po rozboru historických záznamů v kombinaci s vyhodnocením měření i strukturálních znaků bylo zjištěno, že některé části PP Trojmezna opravdu odpovídají svým charakterem struktuře smrkových pralesů (Svoboda, 2005).



Obr. č. 3: Dlouhá řada stromů přibližně stejného věku. V levém dolním rohu leží padlý kmen č. 7041. Fotografie je pořízena v jarním období, je zde velmi patrná hojná přítomnost papratty alpské (foto: autorka).

Průměrná teplota oblasti je přibližně 3,5 °C a průměrné roční srážky 1300 mm (průměrná teplota z let 1961-2000, Climate Atlas of Czechia). Maximální výška sněhové pokrývky je cca 2 m.

Konkrétní klimatické podmínky na výzkumné ploše mohou nejlépe přiblížit naměřené hodnoty z nejbližší meteostanice, fungující od roku 2014, která je umístěna na hoře Plechý ve výšce 1344 m n. m. Z této stanice pochází všechny následující informace.

Je důležité uvést, že teploty šumavských hřebenových partií jsou během zimy často ovlivňovány proudy velmi teplého vzduchu, což má za následek teploty nad 0 °C zatímco v nížinách panuje celodenní mráz. Výsledné roční průměrné hodnoty jsou také vyšší, v zimním období je obvyklé jasné teplejší počasí od určité nadmořské výšky, zatímco níže panuje inverze a chlad.

Pro srovnání jednotlivých let dobře poslouží informace o potu dní se sněhovou pokrývkou, který se během let výzkumu výrazně neměnil (90/86/90), a průměrná teplota zim sledovaných let (-3,6, -1,3, -3 °C), která ukazuje, jak výrazně teplejší byla zima v roce 2015.

	2015	2016
Průměrná roční teplota	5,1 °C	4,3 °C
Vegetační období	10,0 °C	9,7 °C

Tab. č. 1: Průměrné roční teploty a teploty ve vegetačním období na meteostanici Plechý.

Běžně uváděnou hodnotou maximální výšky sněhové pokrývky jsou 2 metry. Tato měření z posledních let ukazují hodnoty výrazně nižší. Je měřena pomocí ultrazvukového čidla. Ačkoliv byla zima roku 2015 teplejší, zaznamenala výrazně vyšší sněhovou pokrývku oproti roku 2014.

	2014/2015	2015/2016	2016/2017
prosinec	44	27	41
leden	84	109	112
únor	84	128	98
průměr	71	88	84

Tab. č. 2: Maximální výška sněhové pokrývky na meteostanici Plechý.

Na základě vegetačního půdního pokryvu lze lokalitu č. 1. označit jako kombinaci horské papratkové smrčiny a horské třtinové smrčiny (CHYTRÝ A KOL, 2010).

Většina plochy je dominantně obsazena papratkou alpínskou (*Athirium alpestre*), v malé míře doplněna brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*), bikou lesní (*Luzula sylvatica*), metličkou křivolakou (*Avenella flexuosa*) a třtinou chloupkatou (*Calamagrostis villosa*). Ve stínu papratky lze často nalézt šťavel kyselý (*Oxalis acetosella*) a dále vzácné horské druhy jako je dřípátka horská (*Soldanella montana*), sedmikvítek evropský (*Trientalis europaea*) a podbělice alpská (*Homogyne alpina*). Velká část plochy je velmi vlhká, často se zde vyskytuje rašeliník (*Sphagnum spp.*).

Velkou nevýhodou přítomnosti papratky je její výška (přesahující 1 m), vysoká pokryvnost propouštějící pouze minimum světla a velké množství odumřelé biomasy.

4.1.2 Lokalita č. 2 - Eustaška

Lokalita Eustaška se nachází v centrální části Hrubého Jeseníku v Národní přírodní rezervaci Praděd. Trvalá výzkumná plocha je umístěna na mírném jihovýchodním svahu v nadmořské výšce mezi 1240 a 1270 m n.m. Průměrné roční srážky činí 1200 mm a průměrná roční teplota okolo 4 °C. Nejstarší stromy porostu jsou ve věku mezi 260 – 300 lety a pravděpodobně zde odrůstaly po disturbančních událostech mezi lety 1770 a 1840. Jedná se o klimaxovou smrčinu se znaky pralesovitosti, klasifikovanou jako přírodě blízký les.

Jedná se o les přírodní/přírodě blízký, kde není uplatňován bezzásahový režim. Podle šetření CHKO Jeseníky v roce 2009 zde byly v minulosti prováděny obnovní zásahy na méně než ¼ plochy, v posledních 50 letech zde došlo k odvozu odumřelého dřeva, částečně se zde zpracovává odumřelé dřevo i v současnosti a je zde možná nahodilá těžba bez vzniku holiny (mzp.cz). V roce 1999 byl pod záštitou IFER, proveden výzkum hodnotící stav porostu v NPR Eustaška. Byl zjištěn objem ležících souší 68 m³ na ha⁻¹ a objem mrtvého dřeva 100 m³ na ha⁻¹ (RUSS, 2001 IN JANKOVSKÝ A KOL., 2016).

Les je klasifikován jako třtinová horská smrčina s plně dominujícím smrkem ztepilým rostoucím v rozvolněném zápoji. Pokryvnost bylinného patra kolísá spolu se zápojem, na ploše se střídají velmi vlhké až podmáčené oblasti se suššími. Bylinnému patru dominuje *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa* a *Calamagrostis villosa*, mechové patro je zde velmi rozvinuté (CHYTRÝ, KUČERA A KOL, 2010).

Vývoj Eustašky byl v minulosti lehce ovlivněn člověkem (pastevectví a těžba) a na TVP jsou k vidění asanované kmeny. V oblasti v nedávné době nedošlo k významnému narušení mateřského porostu. Generace lesa, která vznikla na otevřené ploše po disturbanci, se nyní dlouhodobě vyvíjí téměř přirozeně a tvoří tak věkově i prostorově různorodý porost (ADAM ET AL., 2011).



Obr. č. 4: Horská smrčina Eustaška.

Porovnatelnost obou zvolených lokalit je postavena na základě obdobné nadmořské výšky, vegetačního stupně a znaků ukazujících na pralesovitý charakter. Díky odlišnému vývoji z hlediska dynamiky lesa a jejich aktuálnímu stavu slouží tyto plochy jako dobré protipóly pro porovnání odrůstání obnovy na mrtvém dřevě.

4.2 Sběr dat

Data byla odebírána na trvalých zkusných plochách o velikosti 100 x 100 m. Na těchto plochách byly prostřednictvím Field-Map (fieldmap.cz) zaměřeny ležící kmeny delší než 2 m a silnější než 15 cm. Tyto kmeny byly rozděleny do segmentů po 1,5 m. V každém segmentu byli jedinci průběžně označeni štítky s jedinečnými identifikačními kódy všichni jedinci obnovy. Každý rok probíhajícího měření byli jedinci dohledáváni, s použitím skládacích metrů byla změřena a zaznamenána jejich výška. Podrobnosti o hodnocení mikrostanovištních podmínek jsou uvedeny v kapitole 4.3 Zpracování dat.

4.3 Zpracování dat

Pro účely hodnocení vývoje mortality na jednotlivých lokalitách byly vytvořeny kategorie výšky: 1 (0-10cm), 2(10-50cm), 3(50-100 cm), 4(>100cm).

Pro účely hodnocení vývoje přírůstků byly na základě pozitivního vztahu mezi výškou jedince a hodnotami přírůstu (KUPFERSCHMID, BUGMANN, 2005) na jednotlivých lokalitách pro každou výšku vytvořeny kategorie výšek: 1 (0-20cm), 2(20-50), 3(50-110), 4(>110).

Pro účely hodnocení vlivu jednotlivých mikrostanovišť na hodnoty přírůstu a mortality byly určeny základní rozlišující nezávislé proměnné související s časovým a prostorovým umístěním jednotlivých dat:

- Rok – Sběr dat byl realizován v letech 2013 – 2016. Ačkoli datový i metodický podklad pro tuto práci zahrnuje měření od r 2013, pro další zpracování byla použita data od r. 2014, přičemž z dat z roku 2013 vychází údaje o natalitě a mortalitě v r. 2014. Data hodnotící mikrostanovištní podmínky jsou z roku 2012 a otevřenost zápoje z roku 2015.
- Lokalita - Byla použita data pro dvě lokality popsané výše, lokalitě Eustaška bylo přiděleno č. 1, lokalitě Trojmezná č. 2.
- Kláda a segment – Sloučením těchto informací vznikl unikátní kód pro každého jedince zmlazení.

Dále byl hodnocen vliv mikrostanovištních podmínek charakterizovaných tloušťkou segmentu (cm), jeho výškou nad zemí (cm), stupněm rozkladu (škála 1-5), otevřeností zápoje (%) a výškou okolní vegetace (cm). Z analýzy byla vyřazena data, ke kterým nebyly dostupné úplné informace o všech hodnocených mikrostanovištních podmínkách.

- Tloušťka segmentu byla měřena v cm průměrkou ve středové části každého segmentu jako průměr dvou kolmých měření, zaokrouhlených na celé centimetry.

- Výška segmentu nad zemí udává výšku mezi povrchem země a spodní částí klády v celých centimetrech (např. zcela ležící kláda: 0 cm).
- Stupeň rozkladu hodnocení pětistupňovou škálou podle Sippoly a Renvalla;
 1. stupeň: průnik čepele možný jen několik mm, kmen je v kůře, nedávno odumřelý, živé lýko lze pozorovat,
 2. stupeň: dřevo je poměrně tvrdé, čepel proniká max 2 cm do hloubky, není přítomné živé lýko,
 3. stupeň: čepel lze zarazit až do hloubky 3-5 cm, kmen je téměř bez kůry, částečně rozložený
 4. stupeň: mrtvé dřevo je z větší části měkké, kůra zpravidla chybí a nůž proniká celou délkou čepele,
 5. stupeň: mrtvé dřevo je tak měkké, že se při manipulaci rozpadá, kmen je pokryt vegetací (SIPPOLA, RENVALL, 1990).
- Pro vyhodnocení otevřenosti zápoje byl použit program WinSCANOPY 2012a, v programu byly analyzovány hemisférické fotografie zápoje nad každým segmentem. Fotografie byly pořizovány ve výšce 60 cm nad povrchem klády, tedy pro analýzu byli za zápojem ovlivněné jedince považováni jedinci nižší než 60 cm. Z výsledných hodnot byly použity informace „Openness“ neboli otevřenost zápoje v %, zahrnující přímé i difuzní světlo.
- Výška okolní vegetace byla měřena v celých centimetrech. Měřena byla průměrná výška vegetace obklopující daný segment. Dopsat druhou možnost k výšce – výška vegetace – výška nad zemí – polovina průměru klády
- Pro účely hodnocení vlivu počtu obnovy na segmentu na mortalitu byly vytvořeny kategorie 1 (0-20 ks), 2 (20-40 ks), 3 (40-60), 4 (60-100), 5 (>100).

Dále byl hodnocen vliv stávající výšky zmlazení na přírůst a mortalitu, pro tyto analýzy a pro hodnocení příčiny úmrtí byly zavedeny kategorie. Pro účely hodnocení natality byly vyčleněny pouze jedinci určitých vlastností.

- Výšky zmlazení byly periodicky měřeny s přesností na centimetry. Jedinci vyšší než 4 m byli vyloučeni z analýz přírůstu. Tyto jedince nebylo možné věrohodně

změřit. Počet takto vyřazených jedinců je statisticky nevýznamný (9 z 17683 hodnot).

- Pro účely hodnocení mortality byl datový soubor na základě výšky rozčleněn do kvartilů. Původně bylo uvažováno o rozdělení souboru pouze do dvou částí, nicméně medián byl v rámci široké škály výšek příliš nízko (19 ve škále 1-550). Vzniklé kategorie: 1. kat. {1-9}, 2. kat. {10-19}, 3. kat. {20-38}, 4. kat. {39-550}.

Při hodnocení natality byli za nové označení pouze jedinci nepřesahující svou výškou 6 cm, u nichž bylo možné předpokládat, že se opravdu jedná o jedince ze semen vzešlých v loňském roce. Vyřazeni byli tedy poprvé objevení jedinci vyšší, kteří byli v předchozích letech přehlédnuti či nenalezeni.



Obr. č. 5: Smrkový semenáček na padlém kmeni, velký kládový štítek a jedinečný kód, pod kterým byl tento jedinec vyhodnocován v rámci studie.

4.4 Statistické zpracování dat

Pro statistické zpracování dat byly jako závislé proměnné určeny Přírůst a Mortalita. Byla hodnocena míra vlivu jednotlivých mikrostanovištních podmínek (nezávislých proměnných) na tyto závislé proměnné. Mezi nezávislé proměnné byly řazeny Zápoj, Výška jedince, Výška vegetace, Výška nad zemí, Stupeň rozkladu.

Během statistického zpracování dat bylo zapotřebí z důvodu nedostatku vstupních informací zanedbat některé faktory. Vznikly předpoklady:

- Přírůst v daném roce je zcela nezávislý na přírůstu v roce minulém.
- Jednotlivé kmeny ani segmenty se svou pozicí vzájemně neovlivňují.
- Mikrostanovištní podmínky se od r. 2012 nezměnily a to včetně podoby mateřského porostu.
- Rozdíl mezi difuzním a přímým zářením nebyl hodnocen.

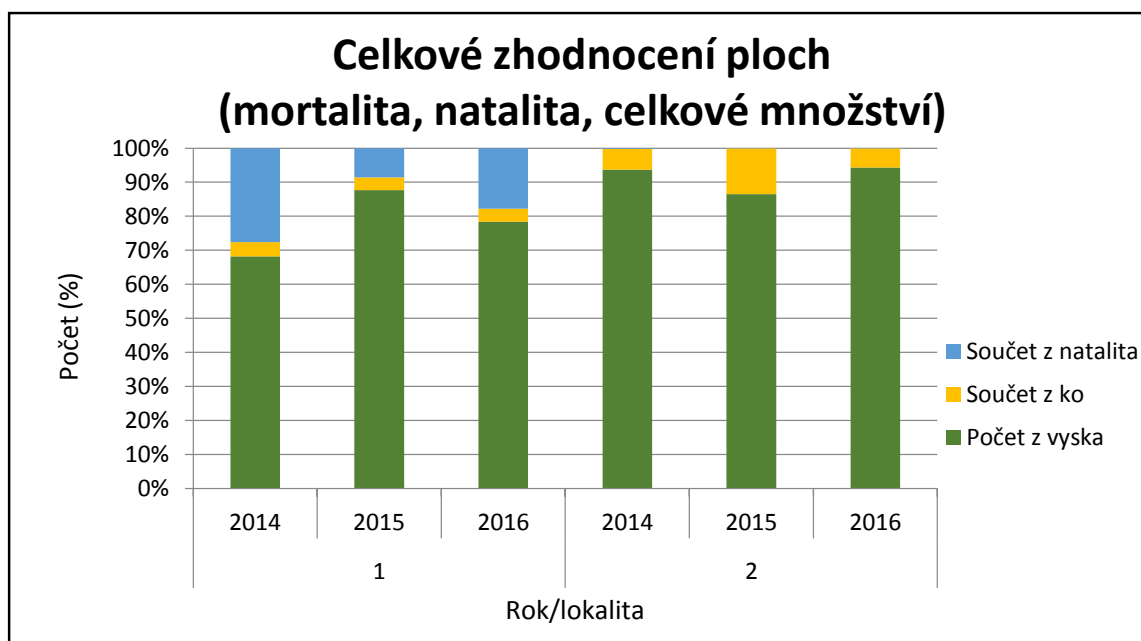
Signifikance nezávislých proměnných (výška kmene nad zemí, mezidruhová konkurence, vnitrodruhová konkurence, hodnoty zápoje a stupeň rozkladu) hodnocené pro binomické rozdělení mortality byly testovány neparametrickým jednovýběrovým Wilcoxonovým testem.

V případě hodnocení signifikance těchto nezávislých proměnných na závislé veličině přírůstu nabývajících hodnot normálního rozdělení bylo přistoupeno k neparametrickému vícevýběrovému testování Kruskal-Wallisovým testem.

Výsledné hodnoty byly porovnávány se zvolenou hladinou významnosti $\alpha=0,05$, tedy nulová hypotéza nezávislosti proměnných byla potvrzena tehdy, když výsledná dosažená výsledná hladina významnosti dosahovala vyšších hodnot než 0,05.

5 Výsledky

Cílem práce bylo zjistit, jak se liší vývoj přirozeného zmlazení na mrtvém dřevě na lokalitách zasažených a nezasazených disturbancí, a dále zda a jak jsou tyto odlišnosti závislé na mikrostanovištních podmínkách, včetně dopadu světla, a vnitro- a mezidruhové konkurence.



Graf č. 1 Vývoj celkových počtů jedinců na lokalitách. Celkové zhodnocení výzkumných ploch v (%) v rámci jednotlivých let sběru dat. Lokalita č. 1 Eustaška zastupuje les s funkčním a přirozeně se vyvíjejícím mateřským porostem. Lokalita č. 2 Trojmezná zastupuje les s chybějícím mateřským porostem po větrné disturbanci a následné kůrovcové gradaci. V průběhu sběru dat se struktura mateřských porostů neměnila, k rozpadu porostu na Trojmezné došlo již před započítáním sběru (viz. mapy v přílohách). Hodnoty „ko“ značí množství odumřelých jedinců.

Eustaška, lok. č. 1			Trojmezná, lok. č. 2				
rok	natalita	mortalita	celkem	rok	natalita	mortalita	celkem
2014	588	90	1454	2014	5	169	2567
2015	201	86	2049	2015	1	314	2025
2016	501	107	2208	2016	1	114	1913
celkem	1290	283	5711	celkem	7	597	6505

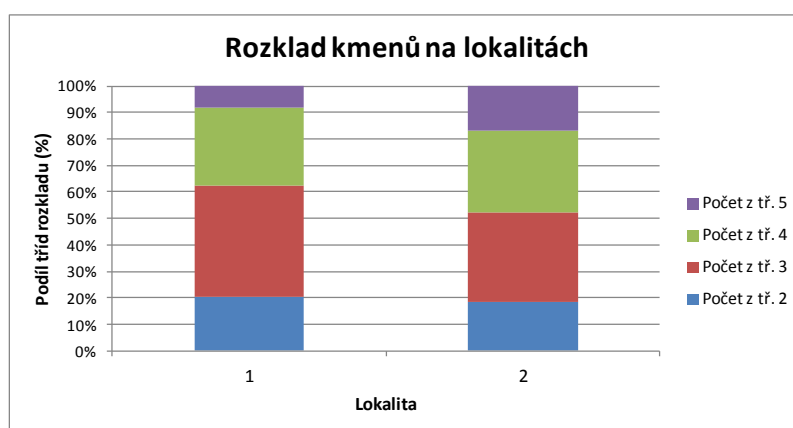
Tab. č. 3: Vývoj celkových počtů jedinců na lokalitách. Tabulka zahrnuje jak celkový počet živých jedinců vyvíjející se v letech v závislosti na měnící se natalitě a mortalitě (sloupec celkem), tak celkové množství nově nalezených jedinců, odumřelých jedinců

a celkově hodnocených položek v analýze – 12 216 záznamů. Pro potřeby zhodnocení vývoje ploch a dalších charakteristik, bylo celkem zpracovááno 17 682 záznamů.

Pro účely studie byla na plochách o velikosti 1ha ve třech po sobě jdoucích letech měřena výška jedinců rostoucích na mrtvém dřevě a zaznamenána mortalita a natalita. Na nedisturbované, přirozeně se vyvíjející ploše Eustaška, s existujícím mateřským porostem počet jedinců v letech stoupal. Bylo zde zjištěno velké množství nově nalezených jedinců (do 6 cm), přičemž roky 2014 a 2016 byly z tohoto hlediska srovnatelné. V roce 2015 byl zaznamenán v natalitě významný propad, avšak v mortalitě se tento výrazný rozdíl neprojevil. Naproti tomu u disturbované plochy s absencí mateřského porostu na lokalitě Trojmezná byla v roce 2015 zjištěna mortalita dvojnásobná oproti rokům 2014 a 2016. Na lokalitě Trojmezná je trend celkového počtu zmlazení klesající, což je způsobeno téměř nulovou natalitou.

Celkové množství zmlazení zaznamenaného na ploše Trojmezná na začátku sběru dat bylo o více než 1000 kusů vyšší než na lokalitě Eustaška. V roce 2015 se tento rozdíl vyrovnal a o rok později, v roce 2016, lokalita Eustaška převyšovala v počtu jedinců zmlazení na mrtvém dřevě lokalitu Trojmezná.

Mortalita na nedisturbované lokalitě Eustaška dosahuje polovičních hodnot než na lokalitě Trojmezná. Ta je co do počtu jedinců znevýhodněna chybějící natalitou.

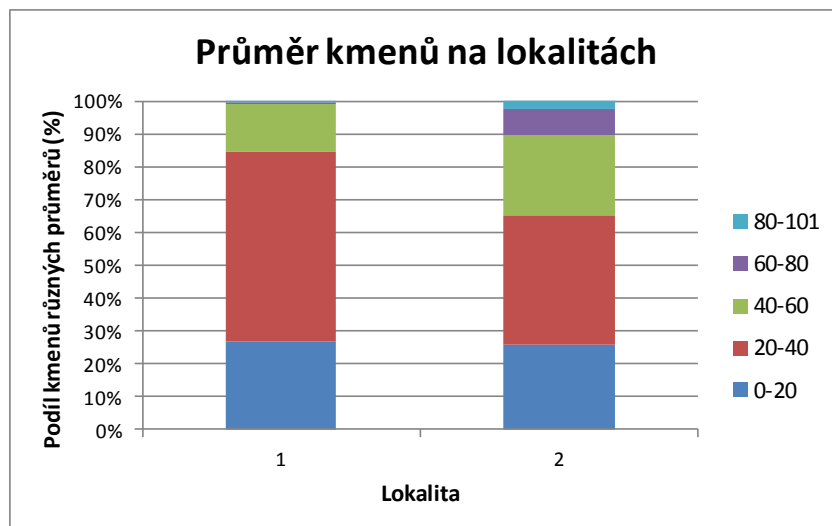


Graf č. 2: Rozklad kmenů na lokalitách. Graf hodnotí podíl jednotlivých tříd rozkladu jednotlivých segmentů na celkovém množství mrtvého dřeva na lokalitách č. 1 (Eustaška) a 2 (Trojmezná).

Lokalita	Počet kmenů	Prům. otevřenost zápoje (%)	Prům. výška vegetace (cm)
Lok. č. 1 - Eustaška	152	24	16
Lok. č. 2 - Trojmezná	71	65	64

Tab. č. 4: Porovnání lokalit dle počtu kmenů, otevřenosti zápoje a výšky vegetace.

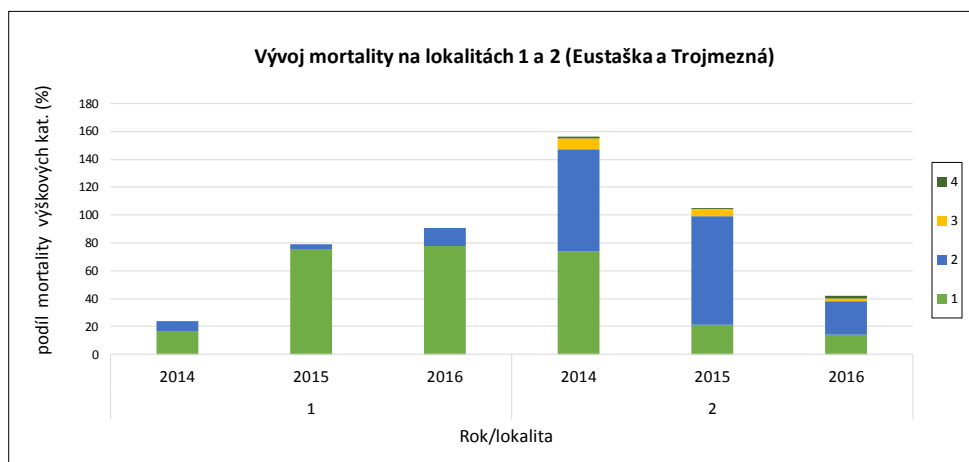
Ačkoliv množství hodnocených mrtvých kmenů je na disturbované lokalitě Trojmezná výrazně menší než na lokalitě Eustaška, rozložení jednotlivých tříd rozkladu je téměř identické. Průměrná hodnota zápoje byla na disturbované lokalitě Trojmezná zjištěna výrazně nižší než na lokalitě Eustaška, z důvodu rozdílné podoby mateřského porostu. Z téhož důvodu se lišila i průměrná výška okolní vegetace, kdy na Trojmezně díky velkému přísunu světla dosahovala vegetace průměrných hodnot 64 cm, zatímco na Eustašce pouhých 16 cm.



Graf č. 3: Průměry kmenů na lokalitách. Graf hodnotí podíl tloušťek hodnocených kmenů v cm v rámci jednotlivých segmentů v celkovém množství mrtvého dřeva na lokalitách č. 1 (Eustaška) a 2 (Trojmezná).

Podíly kmenů silných do 20 cm, jsou na obou lokalitách shodné. Podíl mrtvých kmenů 20-40 cm je výrazně vyšší na nedisturbované lokalitě Eustaška. Na disturbované lokalitě se nachází více kmenů o průměru mezi 40-60 cm. V porovnání s Trojmeznou se na lokalitě Eustaška nenacházely hodnocené kmene o větším průměru než 60 cm, na Trojmezně byla obnova zaznamenána i na kmenech 60- 100 cm.

5.1 Jak se liší vývoj přirozeného zmlazení na mrtvém dřevě v lokalitě Eustaška a Trojmezná z hlediska mortality?



Graf č. 4: Vývoj mortality na lokalitách 1 (Eustaška) a 2 (Trojmezná). Pro hodnocení mortality byly vytvořeny kategorie výšky: 1 (0-10cm), 2 (10-50cm), 3 (50-100 cm), 4 (>100cm). Hodnoty byly sledovány ve třech po sobě jdoucích letech. Znárodná data zahrnují pouze množství odumřelých jedinců na jednotlivých plochách v rámci let.

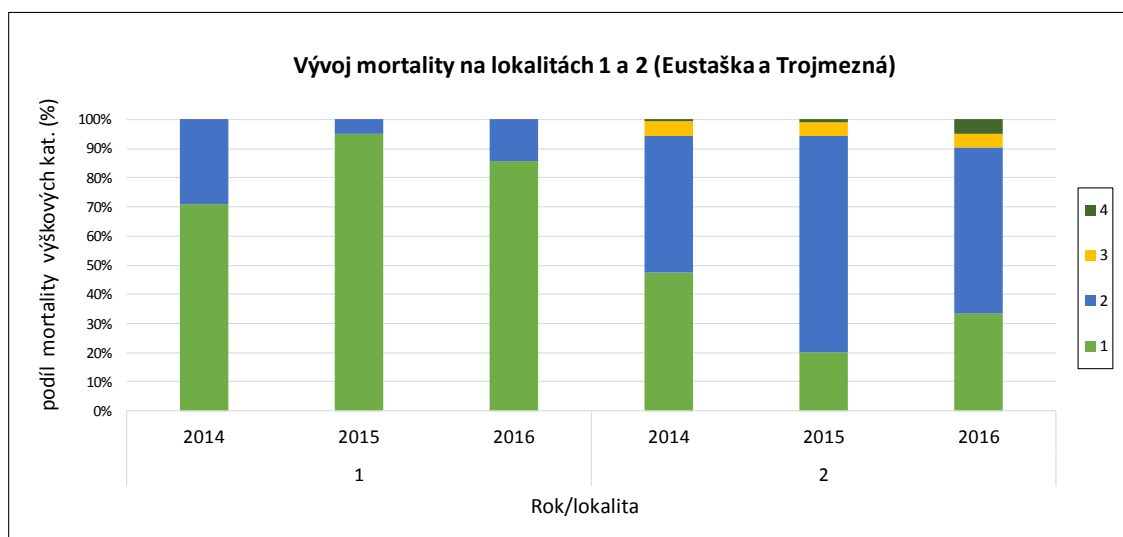
U lokality s nenarušeným vývojem Eustaška bylo zjištěno zvyšování mortality, přičemž výrazné navýšení bylo zaznamenáno mezi roky 2014 a 2015. Ve všech třech letech převažovala mortality jedinců první kategorie. U disturbované plochy Trojmezná se mortality v letech snižovala, vždy byly obsaženy všechny kategorie výšky a v porovnání s Eustaškou byla velmi výrazně zastoupena kategorie 2 (10-50 cm).

Eustaška, lok. č. 1												
kat.	1 (0-10 cm)			2 (10-50 cm)			3 (50-100 cm)			4 (>100 cm)		
	ko	Σ	%	ko	Σ	%	ko	Σ	%	ko	Σ	%
2014	17	508	3	7	794	1	0	113	0	0	39	0
2015	75	886	8	4	945	0	0	160	0	0	58	0
2016	78	991	8	13	947	1	0	190	0	0	80	0

Trojmezná, lok. č. 2												
kat.	1 (0-10 cm)			2 (10-50 cm)			3 (50-100 cm)			4 (>100 cm)		
	ko	Σ	%	ko	Σ	%	ko	Σ	%	ko	Σ	%
2014	74	882	8	73	1344	5	8	236	3	1	105	1
2015	21	210	10	78	1365	6	5	304	2	1	146	1
2016	14	113	12	24	1253	2	2	364	1	2	183	1

Tab. č. 5: Vývoj mortality na lokalitách (ks, %). V rámci vytvořených kategorií výšky byly na lokalitách vyhodnoceny procentuální podíly mortality z celkového množství jedinců v dané kategorii a v daném roce.

Z hlediska podílů mortality v rámci celkového množství jedinců v daných kategoriích bylo dosaženo vyšších hodnot u disturbované lokality Trojmezná. Pokud je mortalita zaznamenána na obou lokalitách, hodnoty se v rámci kategorie liší většinou jen mírně (průměrně o 3,5 %).

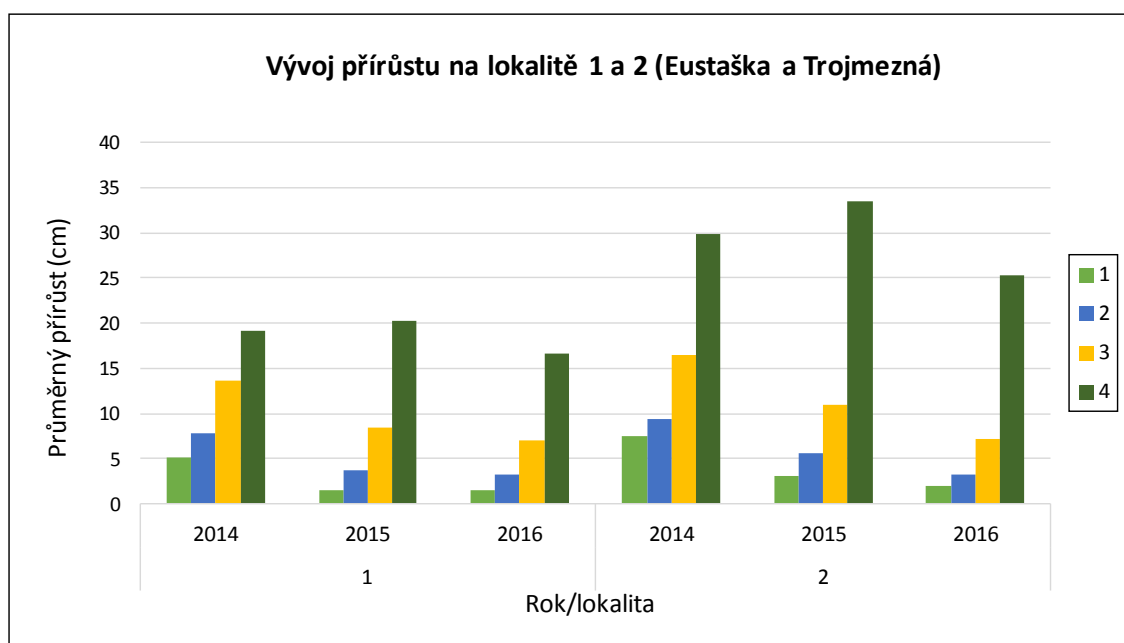


Graf č. 5: Vývoj mortality na lokalitách 1 (Eustaška) a 2 (Trojmezná)(%). Pro hodnocení mortality byly vytvořeny kategorie výšky: 1 (0-10cm), 2 (10-50cm), 3 (50-100 cm), 4 (>100cm). Hodnoty byly sledovány ve třech po sobě jdoucích letech. Znázorněná data vyjadřují procentuální podíly mortality jednotlivých výškových kategorií v letech.

Z pohledu procentuálních podílů mortality v jednotlivých kategoriích výšky byla na Eustašce zjištěna ve všech třech hodnocených letech výrazná převaha mortality jedinců první kategorie, tedy nejmenších, do 10 cm výšky. Na Trojmezné převažovala naopak kategorie druhá, pouze v roce 2014 umírali rovným dílem jedinci z 1. i 2. kategorie.

Na nenarušené lokalitě Eustaška nebyla zaznamenána mortalita jedinců vyšších než 50 cm, oproti tomu na lokalitě Trojmezná, byla zaznamenána mortalita jedinců i vyšších než 50 cm. V celkovém podílu každý rok 5 % mortality v kategorii 50-100 cm a v rámci let se zvyšoval podíl odumírajících jedinců vyšších než 100 cm.

5.2 Jak se liší vývoj přirozeného zmlazení na mrtvém dřevě v lokalitě Eustaška a Trojmezná z hlediska přírůstu?



Graf č. 6: Vývoj přírůstu na lokalitách 1 (Eustaška) a 2 (Trojmezná). Pro hodnocení vývoje přírůstu byly na základě křivky průměrných přírůstů pro každou výšku vytvořeny kategorie výšek: 1 (0-20cm), 2(20-50), 3(50-110), 4(>110). Hodnoty byly sledovány ve třech po sobě jdoucích letech.

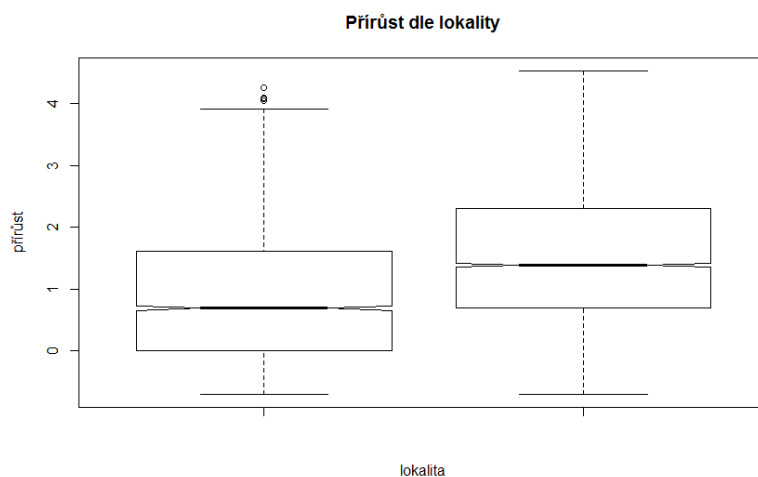
Eustaška, lok. č. 1				
rok	1 (0-20 cm)	2 (20-50 cm)	3 (50-110 cm)	4 (>110 cm)
2014	5,2	7,8	13,6	19,2
%	-71%	-53%	-38%	5%
2015	1,5	3,6	8,5	20,2
%	-2%	-9%	-18%	-17%
2016	1,5	3,3	6,9	16,7
Trojmezná, lok. č. 2				
rok	1 (0-20 cm)	2 (20-50 cm)	3 (50-110 cm)	4 (>110 cm)
2014	7,4	9,4	16,4	29,8
%	-60%	-41%	-34%	12%
2015	3,0	5,5	10,9	33,5
%	-35%	-42%	-35%	-24%
2016	2,0	3,2	7,1	25,3

Tab. č. 6: Vývoj přírůstu na lokalitách. Tabulka zachycuje průměrnou hodnotu přírůstu v kategorii v cm a meziroční změnu v %.

Při hodnocení vývoje přírůstu na lokalitách byl zjištěn shodně klesající trend velikosti přírůstů na obou lokalitách s výjimkou kategorie nejvyšších stromů (kategorie 4, tedy jedinci >110). Z tohoto lze usuzovat, že měnící se podmínky na lokalitách okamžitě ovlivňují nižší jedince <110 cm, zatímco jedinci vyšší na změny reagují později. Klesající trend u nejvyšší kategorie lze pozorovat při porovnání hodnot průměrného přírůstu v roce 2014 a 2016.

Na přirozeně se vyvíjející lokalitě Eustaška byl v kategoriích 1-3 (obnova <110 cm), zaznamenán mezi roky 2014 a 2015 pokles průměrného přírůstu o 71, 53 a 38 %. Ve 4. kategorii (>110) byl zaznamenáno zvětšení průměrného přírůstu o 5 %. Na disturbované lokalitě Trojmezná byl v této periodě zaznamenán výraznější pokles, o 60, 41 a 34 % v rámci výškových kategorií 1 – 3. U výškové kategorie 4 (>110 cm), zvětšení průměrného přírůstu o 12 %.

V období 2015 – 2016, se na lokalitě Eustaška i na lokalitě Trojmezná přírůst u všech kategorií snižoval poměrně vyrovnaně, pouze s tím rozdílem, že na lokalitě Trojmezná byla změna výraznější. Eustaška, změna 1. – 4. kategorie o 2, 9, 18 a 17 %; Trojmezná – změna 1. – 4. kategorie o 35, 42, 35 a 24 %. Z výsledků lze usuzovat, že stromy vyšší 110 cm, reagují na změnu podmínek později a vyrovnaněji.



Graf č. 7: Přírůst na lokalitách Eustaška a Trojmezná. Graf porovnává logaritmované hodnoty přírůstu na obou lokalitách.

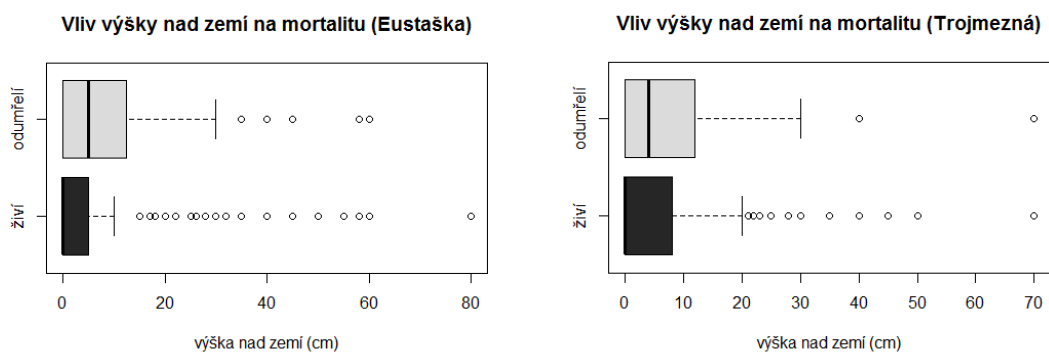
Na lokalitě Trojmezná v porovnání s lokalitou Eustaška byly zjištěny celkově vyšší hodnoty přírůstu.

5.3 Jsou odlišnosti závislé na mikrostanovištních podmínkách?

Mortalita

V rámci práce byla hodnocena mortalita, tedy množství odumřelých jedinců na lokalitách. Bylo zjišťováno, zda se výše mortality odvíjí od prostředí, jehož podmínky se měnily v rámci jednotlivých, 1,5 m dlouhých segmentů.

5.3.1 Mortalita - výška kmene nad zemí

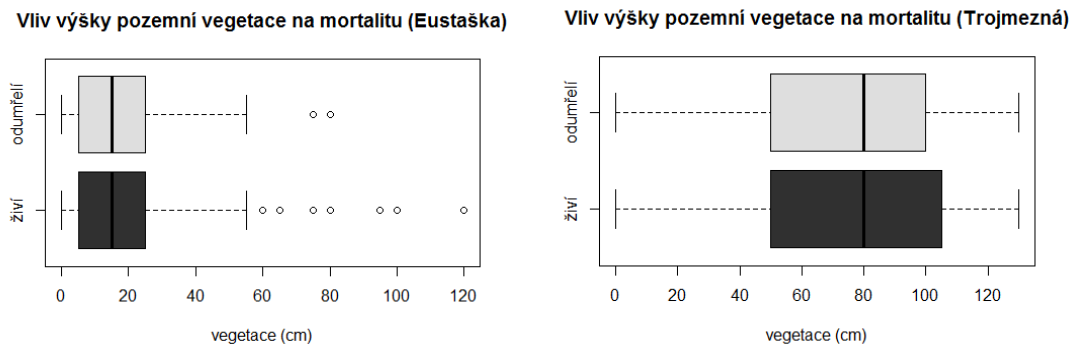


Graf č. 8. Závislost mortality na výšce hostitelského kmene nad zemí. Graf hodnotí množství odumřelých jedinců na kmenech s různou výškou nad zemí, současně demonstruje, v jaké výšce se nejčastěji nacházejí živí jedinci.

Naměřené hodnoty u disturbované lokality Trojmezna ukazují na mírně odlišné podmínky pro odrůstání a mortalitu jedinců. Podle naměřených dat zde byla zaznamenána o 5 cm vyšší horní hranice umístění obnovy oproti přirozeně se vyvíjející lokalitě Eustaška. Se zvyšující se výškou kmene nad zemí se zvyšovala mortalita až do 15 cm, jedinci odumřelí i přežívající na kmenech výše položených se objevovali v malém počtu. Převážná většina odumřelých jedinců se nacházela na kmenech okolo 5 cm nad zemí, v porovnání s výskytem živých jedinců se tento údaj překrývá. Jedinci živí se vyskytovali nejvíce na kmenech ležících zcela na zemi, jejich počet se postupně snižoval se zvyšující se výškou kmene nad zemí.

Signifikance závislosti mortality na výšce kmene nad zemí byla testována neparametrickým jednovýběrovým testem (Wilcoxonův test). Bylo zjištěno $p < 2,2e^{-16}$ na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, tedy tento znak byl shledán významným.

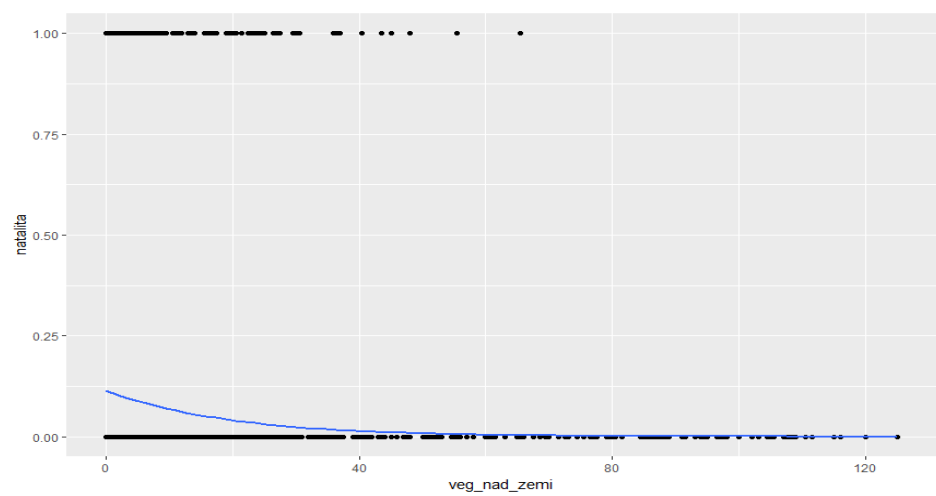
5.3.2 Mortalita – mezidruhová konkurence



Graf č. 9: Závislost mortality na výšce okolní vegetace. Graf porovnává množství odumřelých jedinců rostoucích na segmentech obklopených vegetací (uvedeno jako výška v cm) v rámci jednotlivých lokalit a v porovnání s živými jedinci.

Rozdíl mezi lokalitami tkví především ve výšce hodnocené vegetace. Mortalita jedinců ovlivněná okolní vegetací na lokalitě Trojmezná byla zjištěna u segmentů obklopených vegetací vysokou od 50 do 100 cm. Většina této plochy je obsazena vysokým porostem papratky alpské. Naproti tomu u přirozeně se vyvíjející lokality Eustaška se bylo zjištěno ovlivňování okolní vegetací o výšce 5-25 cm. Zde se zcela rovnou měrou vyskytovali odumřelí i živí jedinci, obě skupiny převážně obklopeny vegetací okolo 15 cm výšky.

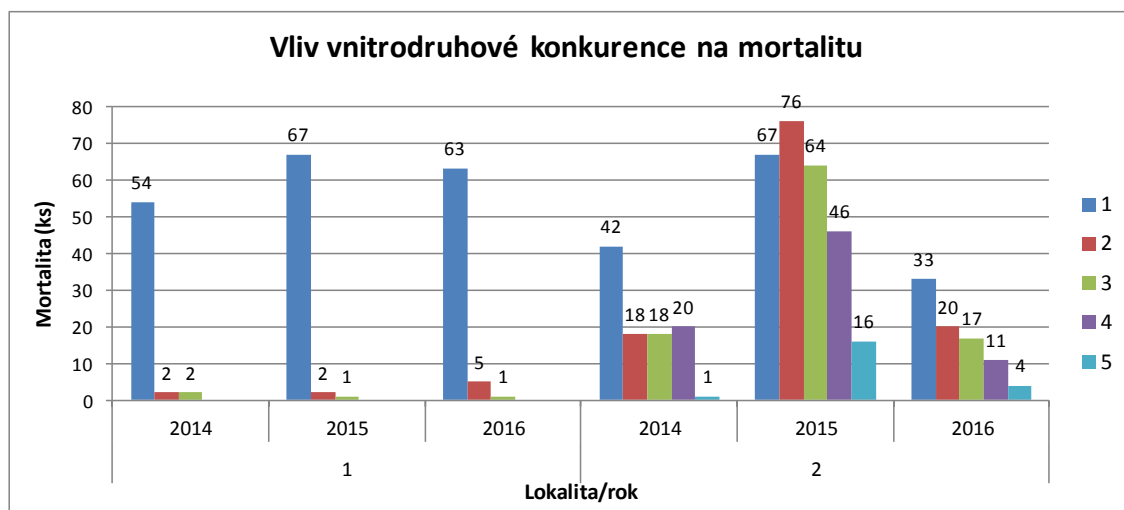
Signifikance závislosti mortality na mezidruhové konkurenci byla testována neparametrickým jednovýběrovým testem (Wilcoxonův test). Bylo zjištěno $p < 2,2e^{-16}$ na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, tedy tento znak byl shledán významným.



Graf č. 10: Vliv výšky okolní vegetace na natalitu. Pro druhý způsob hodnocení vlivu okolní vegetace byla sloučena výška kmene nad zemí s polovinou průměru kmene na základě předpokladu uchycení semenáčků pouze na horní polovině kmene. Výška vegetace byla snížena o tuto hodnotu, čímž bylo dosaženo vybrání pouze takové mortality, kdy je možné, že by ji vegetace zasahující do “příznivé části kmene” vhodné pro uchycení, mohla ovlivnit.

V tomto případě také nebyl prokázán statisticky významný vliv na mortalitu, na natalitu ano (graf č. 7), tedy čím vyšší je okolní vegetace, tím více ubývá množství nově nalezených jedinců. Uchycování nových jedinců je tedy snazší na kmenech, které vegetací obklopeny nejsou.

5.3.3 Mortalita – vnitrodruhová konkurence

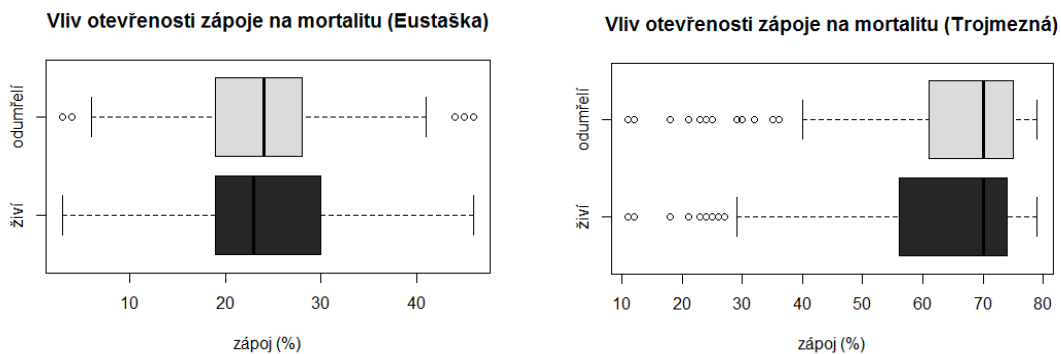


Graf č. 11: Vliv vnitrodruhové konkurence na mortalitu na lokalitě 1 (Eustaška) a 2 (Trojmezná). Pro účely hodnocení vlivu počtu obnovy na segmentu na mortalitu byly vytvořeny kategorie 1 (0-20 ks), 2 (20-40 ks), 3 (40-60), 4 (60-100), 5 (>100). Graf znázorňuje množství odumřelých jedinců na segmentech obsazených takovým počtem živých jedinců, jakým určují kategorie.

Vliv vnitrodruhové konkurence na mortalitu je na obou lokalitách výrazně odlišný. Na lokalitě č. 1, přirozeně se vyvíjejícím lese Eustaška, byla stabilně ve všech třech letech měření nejvyšší mortalita na segmentech obsazených 0-20 jedinci obnovy na segment. Na lokalitě Trojmezná, jejíž přírodní podmínky jsou výrazně ovlivněny disturbančními událostmi, se kromě celkově výrazně vyšší mortality lišil i průběh v letech a především zastoupení všech kategorií hustoty osídlení jednotlivých segmentů.

V roce 2015 zde byla zaznamenána výrazně vyšší mortalita ve všech kategoriích hustoty osídlení segmentů. Roky 2014 a 2016 jsou v naměřených hodnotách srovnatelné a opět jsou zastoupeny všechny kategorie.

5.3.4 Mortalita – otevřenost zápoje

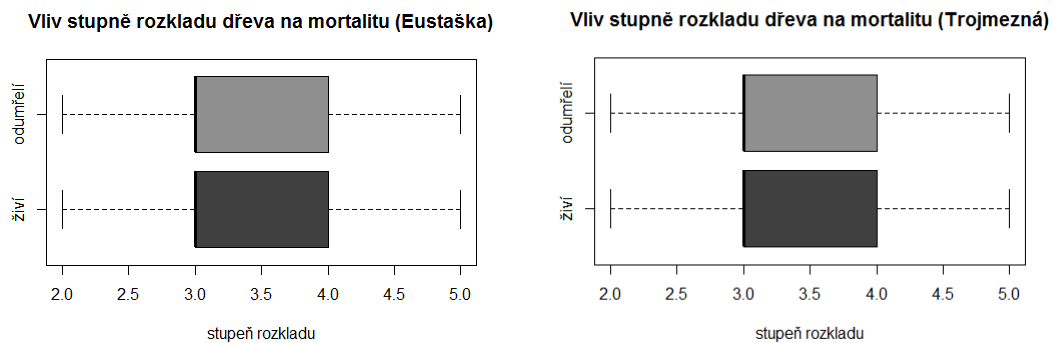


Graf. č. 12: Vliv otevřenosti zápoje na mortalitu na lokalitách Trojmezná a Eustaška. Porovnává hodnoty otevřenosti zápoje v % s množstvím odumřelých jedinců na dané lokalitě. Hodnoty otevřenosti zápoje nad odumřelými jedinci na lokalitě Trojmezná se pohybují na škále mezi 5 a 46 %, na lokalitě Eustaška mezi 10 a 79 %.

Zásadní rozdíl mezi lokalitami je v hodnotách dostupného oslunění. Na disturbované lokalitě Trojmezná byl sledována otevřenost zápoje mezi hodnotami 10 a 79 %. Odumírali nejčastěji jedinci nacházející se pod výrazně rozvolněným zápojem v hodnotách mezi 60 až 75 % otevření. V případě lokality Eustaška byla mortalita jedinců nejčastější při hodnotách otevřenosti zápoje mezi 18 až 27 %, přičemž škála oslunění se pohybovala mezi 5 a 46 %.

Signifikance závislosti mortality na stupni otevřenosti zápoje byla testována neparametrickým jednovýběrovým testem (Wilcoxonův test). Bylo zjištěno $p < 2,2e^{-16}$ na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, tedy tento znak byl shledán významným.

5.3.5 Mortalita – stupeň rozkladu



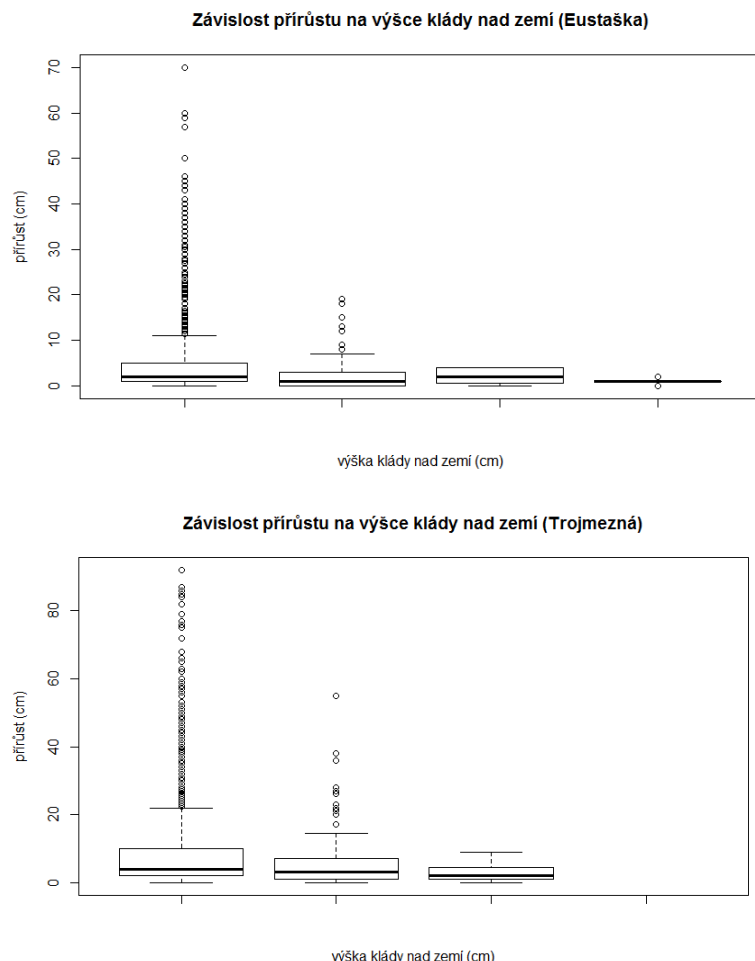
Graf. č. 13: Vliv stupně rozkladu dřeva na mortalitu na lokalitách Trojmezná a Eustaška. Graf porovnává stupeň rozkladu rozřazený podle kategorií 1-5 (SIPPOLA A RENVALL, 1999) s množstvím mrtvých jedinců.

Změřené hodnoty odumřelých jedinců se shodují s výskytem živých, což značí neprůkaznost souvislosti mezi zjištěnou mortalitou a stupněm rozkladu jednotlivých segmentů. Na obou lokalitách (Eustaška – přirozeně se vyvíjející porost, Trojmezná – plocha po rozsáhlé disturbanci s absencí mateřského porostu) byla shodně sledována mortalita obnovy nejčastěji na kmenech ve 3 – 4 stupni rozkladu, přičemž převážná většina odumřelých i živých jedinců se nacházela na kládách se stupněm rozkladu 3.

Signifikance závislosti množství uhynulých semenáčků na stupni rozkladu kmene byla testována neparametrickým jednovýběrovým testem (Wilcoxonův test). Bylo zjištěno $p < 2,2e^{-16}$ na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ byl tedy tento znak byl shledán významným. Výsledek tohoto testu mohl být ovlivněn velkým množstvím hodnocených dat (přes 17000 položek).

Přírůst

5.3.6 Přírůst – výška kmene nad zemí



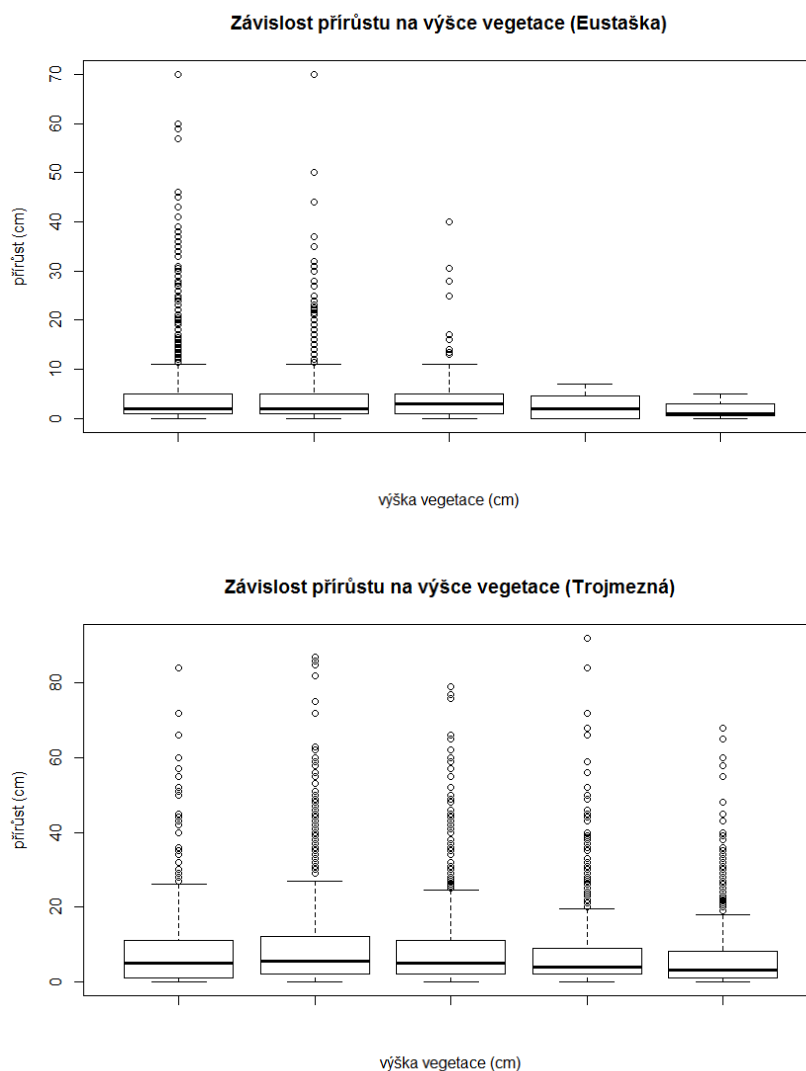
Graf č. 14: Vliv výšky klády nad zemí na přírůst na lokalitách Trojmezná a Eustaška.

Pro analýzu byly vytvořeny kategorie: 1 (0-20%), 2 (20-40%), 3 (40-60%), 4 (60-80%). Graf porovnává hodnoty přírůstu a výšku klády nad zemí, resp. rozdíl mezi zemí a spodní částí klády v centimetrech.

Na lokalitě Trojmezná bylo zjištěno snížení přírůstu s rostoucí výškou klády nad zemí, nejvyšších hodnot přírůstu bylo dosaženo v případě klád 0-20 cm nad zemí, s rostoucí výškou se přírůst snižuje. Poslední kategorie 60-80 zde není vůbec zastoupena, neboť žádní živí jedinci se na kládách v takové výšce nevyskytují. Na lokalitě Eustaška byl mírně vyšší přírůst zjištěn rovněž u klád, které byly 0-20 cm nad zemí. Dále se přírůst výrazně neměnil, až v poslední kategorii, tedy 60-80 cm nad zemí byl přírůst téměř nulový.

Signifikance závislosti přírůstu výšce kmene nad zemí byla testována neparametrickým vícevýběrovým testem (Kruskall-Wallisův test). Bylo zjištěno $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, tedy tento znak byl shledán významným.

5.3.7 Přírůst – mezidruhová konkurence



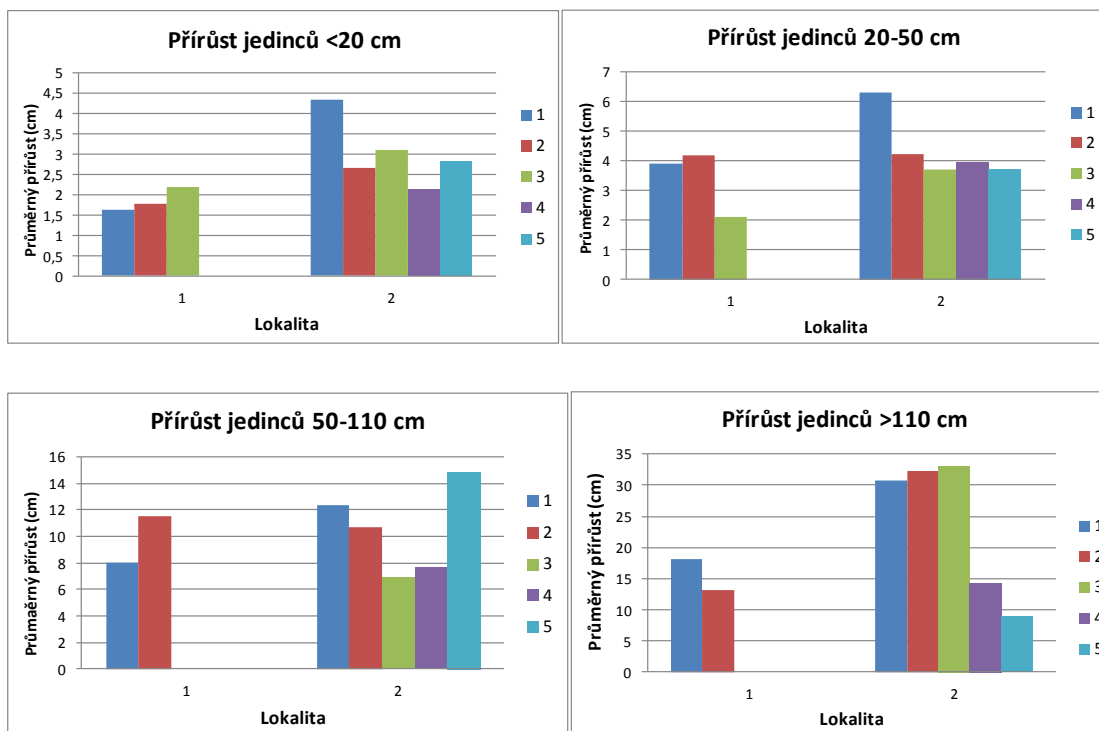
Graf č. 15: Vliv výšky okolní vegetace na hodnoty přírůstu (Eustaška a Trojmezná).

Pro analýzu byly vytvořeny kategorie výšek vegetace: 1 (0-25%), 2 (26-51%), 3 (52-78%), 4 (79-104%), 5 (105-130%). Graf porovnává hodnoty přírůstu a výšku okolní vegetace.

Významná závislost přírůstu na výšce okolní vegetace nebyla prokázána, nicméně bylo zjištěno, že hodnoty přírůstu na lokalitě Trojmezná jsou přibližně dvojnásobné v porovnání s lokalitou Eustaška.

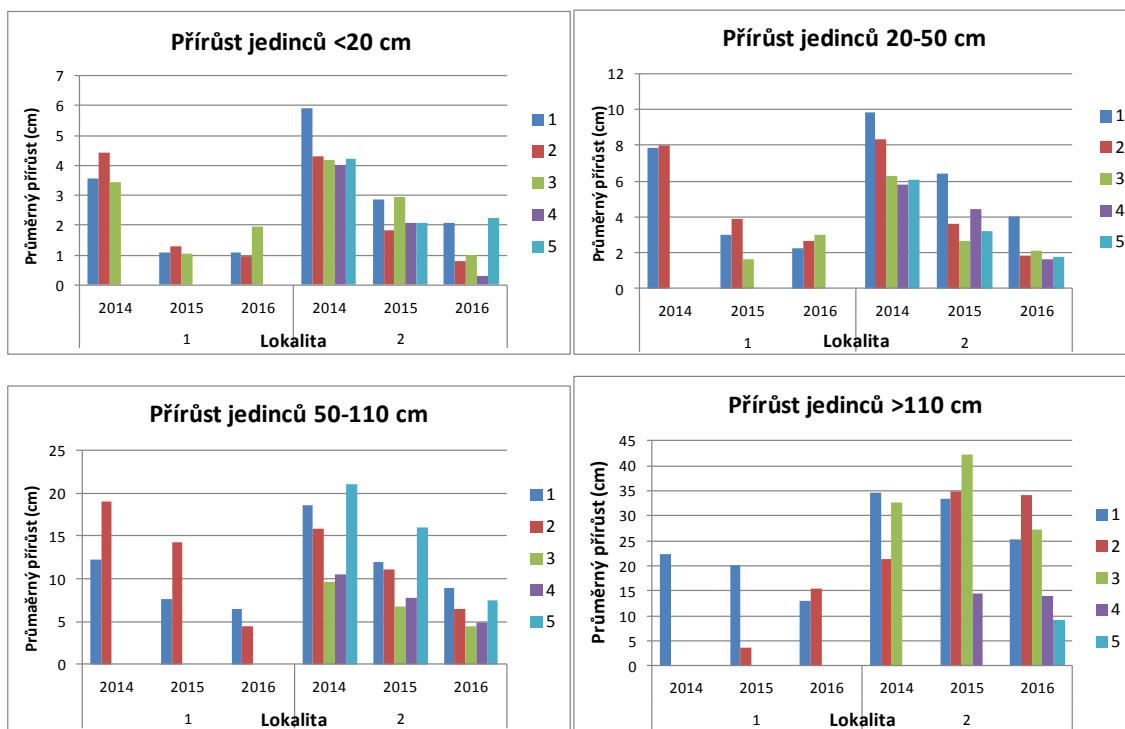
Signifikance závislosti přírůstu na mezidruhové konkurenci byla testována neparametrickým vícevýběrovým testem (Kruskall-Wallisův test). Bylo zjištěno $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, tedy tento znak byl shledán významným. Výsledek tohoto testu mohl být ovlivněn velkým množstvím hodnocených dat (přes 17000 položek).

5.3.8 Přírůst – vnitrodruhová konkurence



Graf č. 16: Vliv vnitrodruhové konkurence na hodnoty přírůstu - souhrn. Graf popisuje, jak se v rámci celého sledovaného období na přirozeně se vyvíjející ploše č. 1 (Eustaška) a na disturbované ploše č. 2 (Trojmezna) mění hodnoty přírůstu u jedinců <20 cm, 20-50 cm, 40-110 cm a jedinců vyšších než 110 cm v závislosti na zvyšující se hustotě osídlení segmentu. Pro toto hodnocení byly vytvořeny kategorie počtů jedinců na jeden segment: 1(0-20 ks/segment), 2(20-40 ks/segment), 3(40-60 ks/segment), 4(60-100 ks/segment), 5(100-140 ks/segment).

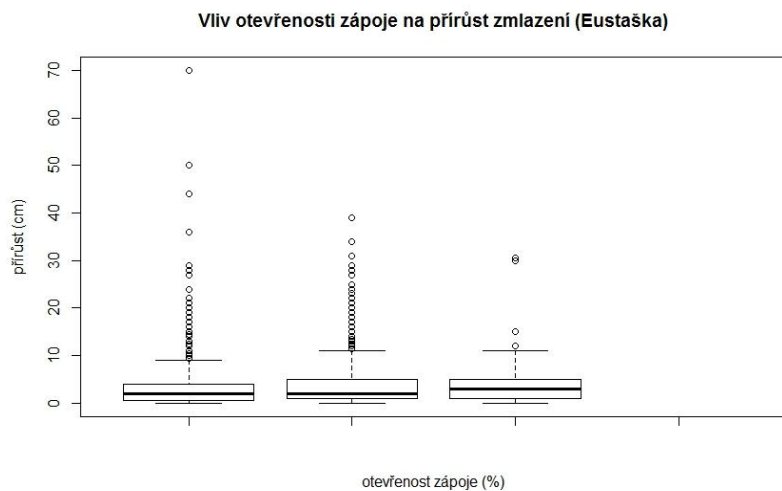
Ačkoliv se na obou lokalitách nacházelo téměř stejné množství obnovy, na disturbované lokalitě Trojmezna byla zaznamenána vyšší tendence k nahlučování zmlazení než na lokalitě Eustaška. Na přirozeně se vyvíjející lokalitě Eustaška nebyl potvrzen negativní vliv vnitrodruhové konkurence na přírůst. Na lok. Trojmezna u jedinců vysokých do 50 cm byl zjištěn klesající trend hodnot přírůstu v závislosti na zvyšující se hustotě osídlení segmentu. Na lok. Trojmezna jsou zastoupeny všechny kategorie hustoty osídlení, na Eustašce je pozorováno maximálně 60 ks na segment, přičemž v nejhustěji osídlených segmentech se nacházejí pouze jedinci vysokí do 50 cm. To naznačuje, že jedinci nižší 50 cm nejsou schopni přežít v hustším osídlení než je 60 ks na segment. Oproti tomu na lokalitě Trojmezna je obnova všech výškových tříd přítomna ve všech kategoriích hustoty osídlení segmentu.



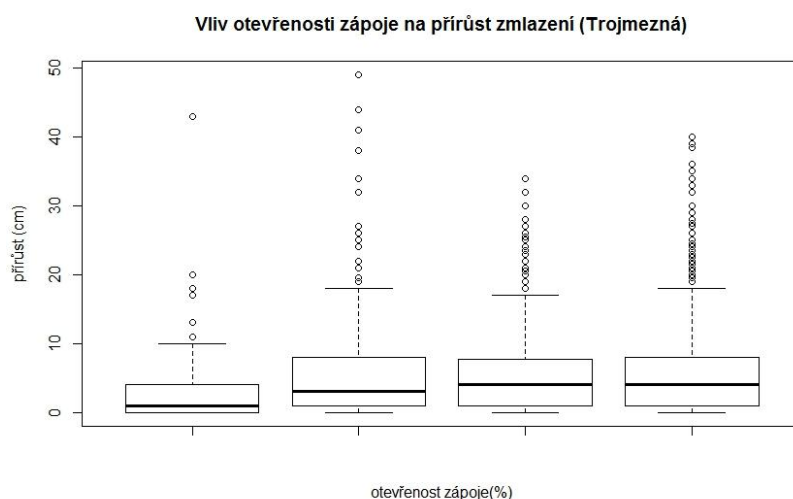
Graf č. 17: Vliv vnitrodruhové konkurence na hodnoty přírůstu – jednotlivé roky. Graf popisuje, jak se v rámci jednotlivých let výzkumu na přirozeně se vyvíjející ploše č. 1 (Eustaška) a na disturbované ploše č. 2 (Trojmezná) mění hodnoty přírůstu u jedinců <20 cm, 20-50 cm, 40-110 cm a jedinců vyšších než 110 cm v závislosti na zvyšující se hustotě osídlení segmentu. Pro toto hodnocení byly vytvořeny kategorie počtů jedinců na jeden segment: 1(0-20 ks/segment), 2(20-40 ks/segment), 3(40-60 ks/segment), 4(60-100 ks/segment), 5(100-140 ks/segment).

Z výše uvedených grafů (graf č. 14) vyplývá, že všichni jedinci na obou lokalitách až do výšky 110 cm reagovali na změny přírodních podmínek oblastí snížením hodnot přírůstu ve všech kategoriích hustoty osídlení jednotlivých segmentů. Pouze jedinci vyšší než 110 cm reagovali pomaleji, snížení hodnot přírůstu nebylo tak výrazné. Na disturbované lokalitě Trojmezná byly průměrné hodnoty přírůstu jedinců vyšších než 110 cm ve druhém roce studie dokonce vyšší než v prvním, ačkoliv všeobecným trendem u ostatních výškových tříd byl jasně klesající průměrný přírůst v rámci jednotlivých kategorií hustoty osídlení segmentů.

5.3.9 Přírůst – otevřenost zápoje



Graf č. 18: Vliv otevřenosti zápoje na hodnoty přírůstu (Eustaška).



Pro analýzu byly vytvořeny kategorie otevřenosti na základě kvartilů: 1 (3-21%), 2 (22-40%), 3 (41-59%), 4 (60-79%). Graf porovnává hodnoty přírůstu a otevřenosti zápoje. Jako jedinci ovlivňovaní hodnotami zápoje byli vybráni jedinci nižší než 60 cm (viz. metodika).

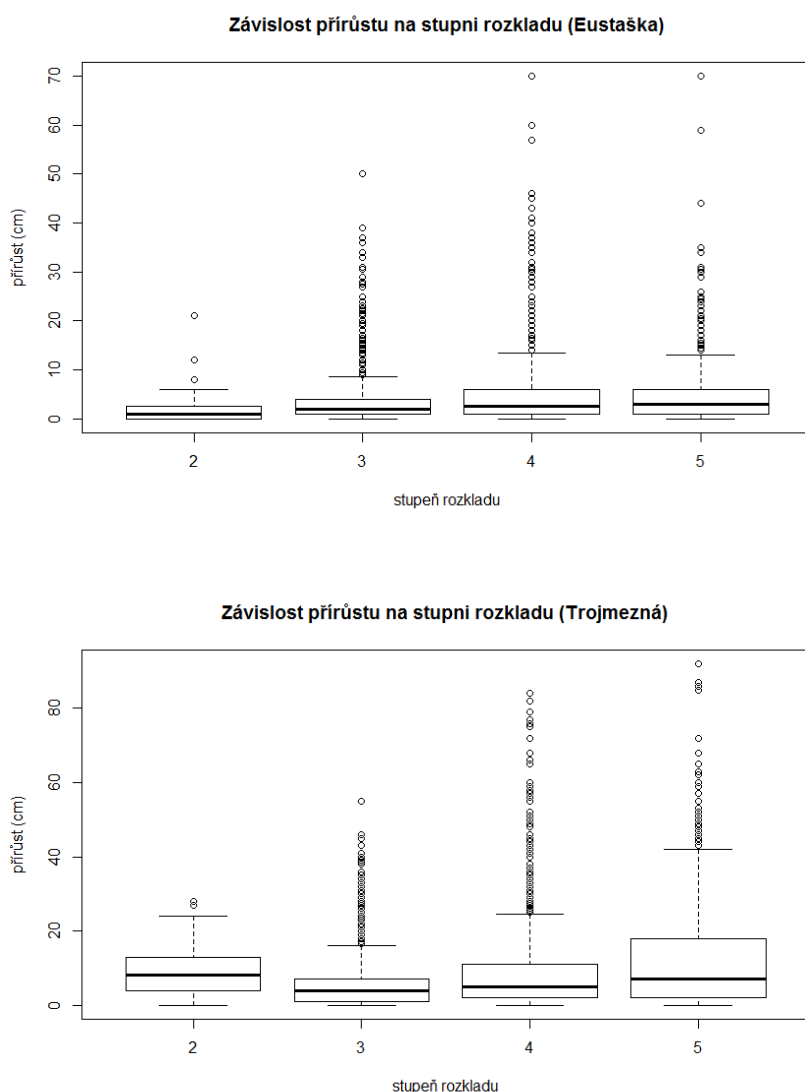
Na lokalitě Eustaška byly zjištěny téměř shodné hodnoty přírůstu ve všech kategoriích otevřenosti zápoje, tedy na této přirozeně se vyvíjející ploše s běžnými hodnotami zápoje pro horskou smrčinu vliv zápoje na hodnoty přírůstu prokázán nebyl. Mírně nižší přírůsty byly sledovány u kategorie 1, tedy kategorie jedinců rostoucích pod nejvyššími hodnotami zápoje. Na ploše nebyla zaznamenána obnova pod zcela otevřeným zápojem (>60%).

Na disturbované lokalitě Trojmezná bylo zjištěno, že pokud mají jedinci dostupné oslunění 22 a více % (max naměřeno 79%), dosahují zde dvojnásobných

hodnot přírůstu oproti kategorii 1 (3-21 % oslunění). Hodnoty přírůstu se u kategorií 2-4 neměnily.

Signifikance závislosti přírůstu na hodnotě otevřenosti zápoje byla testována neparametrickým vícevýběrovým testem (Kruskall-Wallisův test). Bylo zjištěno $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, tedy tento znak byl shledán významným. Výsledek tohoto testu mohl být ovlivněn velkým množstvím hodnocených dat (přes 17000 položek).

5.3.10 Přírůst – stupeň rozkladu

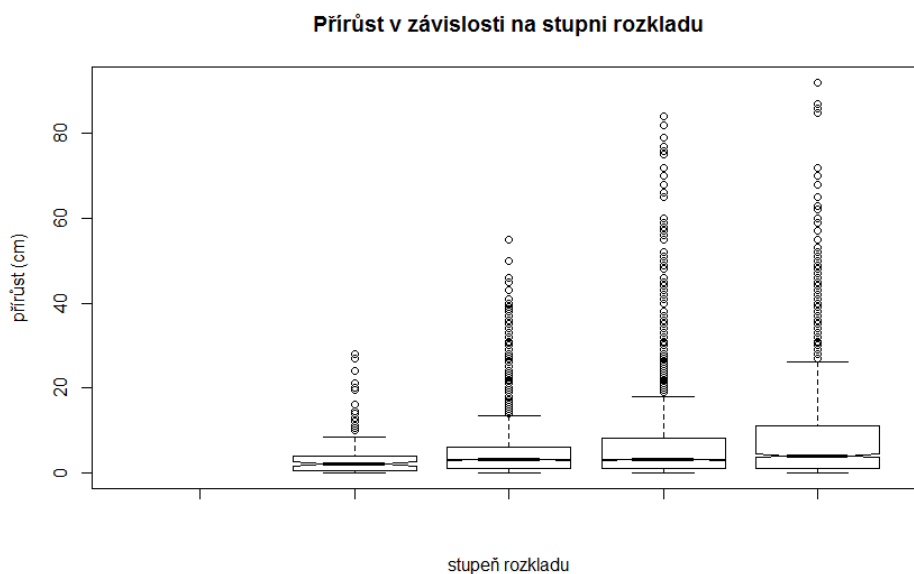


Graf č. 19: Závislost přírůstu na stupni rozkladu - Trojmezná, Eustaška.

Graf porovnává hodnoty přírůstu na různých stupních rozkladu. Použita stupnice Sippoly a Renvalla o 5ti stupních, přičemž stupeň 1 není zahrnut, neboť na kládách ve stupni rozkladu 1 se nenacházelo žádné zmlazení.

Na lokalitě Eustaška i na lokalitě Trojmezná byla zjištěna závislost přírůstu na stupni rozkladu kmene. Čím vyššímu stupni rozkladu podléhal hostitelský kmen, tím vyšší přírůsty byly zaznamenány na jedincích. Tento jev byl výrazněji pozorován na

disturbované lokalitě Trojmezná, kdy byly zjištěny výrazně vyšší hodnoty přírůstu na kládách se stupněm rozkladu 5, tedy zcela rozložených, splývajících s povrchem. Přírůst na lokalitě Eustaška byl nejvyšší ve 4. a 5. stupni rozkladu. Ani na jedné z lokalit se nenacházelo zmlazení v 1 stupni, hodnoty přírůstu v 5 stupni rozkladu byly na lokalitě Eustaška třetinové v porovnání s Trojmeznou.



Graf č. 20: Vliv stupně rozkladu na hodnoty přírůstu. Souhrnný graf pro obě lokality, porovnává stupeň rozkladu s hodnotami přírůstu.

Ze souhrnného grafu vyplývá jasná závislost přírůstu na stupni rozkladu. Se stoupajícím stupněm rozkladu stoupají i hodnoty přírůstu, přičemž v 5 stupni jsou hodnoty výrazně vyšší.

Signifikance závislosti přírůstu na stupni rozkladu kmene byla testována neparametrickým vícevýběrovým testem (Kruskall-Wallisův test). Bylo zjištěno $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$ na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, tedy tento znak byl shledán významným.

6 Diskuze

Cílem této studie bylo zjistit odlišnosti mezi vývojem přírůstu a mortality na dvou srovnávacích plochách. Základním rozdílem mezi nimi je stav jejich mateřského porostu. Vitalita mateřského porostu na lokalitě Trojmezná byla v předchozím desetiletí poškozena v důsledku větrné kalamity a následně se zcela rozpadl po kůrovcové gradaci. Díky tomu se na ploše rapidně změnily přírodní podmínky a to především hodnoty zápoje (aktuální průměrná hodnota zápoje plochy 35%) a výkyvy teplot a vlhkosti; především v letním období až o 15 °C vyšší teploty v porovnání se zapojeným porostem (HOJDOVÁ ET AL, 2005). Na lokalitě Eustaška, která nebyla v nedávné době ovlivněna žádnou přírodní kalamitou, hodnoty zápoje dosahují vyšších hodnot (aktuální průměrná hodnota zápoje plochy 76%), celkový místní režim je mírnější a stabilnější (POLENO, VACEK A KOL. 2007), což se ukazuje u dosažených výsledků.



Obr. č. 6: Rozdílnost lokalit. Vlevo lokalita č. 1 Eustaška, vpravo lokalita č. 2 Trojmezná.

6.1 Jak se liší vývoj přirozeného zmlazení na mrtvém dřevě v lokalitě Eustaška a Trojmezná z hlediska mortality?

Vývoj mortality na obou lokalitách byl odlišný a to jak z hlediska celkového počtu odumřelých jedinců, tak i podílu jednotlivých výškových skupin na mortalitě. Na nenarušené ploše Eustaška počet odumřelých jedinců v letech stoupal a největší podíl činili jedinci do výšky 10 cm. Tento jev mohl být způsoben jednak křehkostí nejmenších semenáčků z pohledu uchycení se na nevhodné pozici na kmeni a následným odpadnutím s kůrou, zahlušením okolní vegetací nebo rozpadem kmene v důsledku pokročilého stádia hniloby, případně nevhodného typu hniloby pro odrůstání semenáčků (kostkovitá hniloba) (LEPŠOVÁ, 2005). ANDO a kol. (2016) však negativní souvislost mezi výskytem a hustotou smrkové obnovy ve svém výzkumu nepotvrdili.



Obr. č. 7: Rozklad kmene kostkovitou hnilobou, lokalita Eustaška. Na tomto kmeni se díky jeho dimenzím pravidelně každý rok nachází mnoho nových jedinců. Většina z nich ale v důsledku rychlého rozpadu kmene následující rok není vůbec k nalezení.

Na lokalitě Trojmezná, kde zcela chybí mateřský porost, se mortalita v letech výrazně snižovala. Největší množství odumřelých jedinců bylo v kategorii 10-50 cm. Tento jev mohl být zapříčiněn tím, že na lokalitě prakticky není zaznamenána žádná natalita, tedy nejmenší jedinci zde netvoří výraznou část obnovy. Nejvyšší podíl

odumřelých jedinců v rámci kategorie byl také zjištěn u nejmenších (0-10 cm), což opět ukazuje na největší náchylnost této kategorie vůči tlaku změn prostředí. Na tuto skutečnost poukazuje i Juntunen (2007). Stejného výsledku dosáhla ve svých pracech i Zenáhlíková (2012), kdy dokonce mortalita na zkoumaných plochách u jedinců do 10 cm dosáhla 65 %. Také se zde v porovnání s Eustaškou každý rok vyskytovali odumřelí jedinci i těch nejvyšších kategorií, tedy vyšší než 50 cm. Jedinci často odumírali v důsledku dlouhodobého nedostatku vláhy, při nevhodném místě uchycení (viz. kapitola: Vliv výšky nad zemí na mortalitu).

Ulbrichová a kol. (2006) při sledování vývoje obnovy v porostech s rozdílnou podobou mateřského porostu dosáhli závěru, že v porostech s odumřelým stromovým patrem z pohledu rozložení počtů jedinců převažoval počet jedinců mezi 10 – 40 cm, zatímco v porostech s funkčním stromovým patrem převažovali jedinci do 10 cm. Tento stav jedinců na plochách byl stejný, jako v této studii což naznačuje, že průběh mortality je ovlivněn počtem jedinců ve výškových kategoriích a základní rozdíl v tomto průběhu je způsoben podobou mateřského porostu.

Celkové množství obnovy ve třech sledovaných letech na lokalitě Eustaška stoupalo a na lokalitě Trojmezná klesalo. Nutno říci, že na lokalitě Eustaška bylo hodnoceno více než dvojnásobné množství padlých kmenů oproti Trojmezné. Téměř stejných početních hodnot dosáhly obě lokality v roce 2015, ačkoliv o rok dříve bylo nalezeno na Trojmezné o více než 1000 jedinců více. Příčinou tohoto jevu byla vysoká mortalita a téměř nulová natalita na Trojmezné. Aktuálně je na Trojmezné o 300 jedinců méně a předpokladem je jejich stále se snižující počet. K podobnému závěru došel i Harmon (1989), tedy, že na kmenech, kde byla zjištěna vysoká hustota obnovy, dochází také k silnému proředění a dlouhodobě množství přeživších jedinců odrůstajících na odumřelých kmenech je poměrně nízké.

Při sledování poddisturbančního vývoje autorů Macka, Wilda a kol. (2017) bylo zjištěno snížení z počátečních 2552 jedinců na plochách po 12ti letech na pouhých 12,4 % z nich, tedy 316 ks. Snižující se mortalitu na disturbované lokalitě Trojmezná lze odůvodnit také tím, že velmi nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím mortalitu po disturbanci je výška jedinců (MACEK, WILD A KOL. 2017). Vzhledem k tomu, že od větrné kalamity v oblasti uběhlo již 10 let, nejmenší a nejohroženější jedinci již

odumřeli a proto je ve zhodnocení vývoje mortality více zastoupena kategorie odrostlejších jedinců v porovnání s Eustaškou.

6.2 Jak se liší vývoj přirozeného zmlazení na mrtvém dřevě v lokalitě Eustaška a Trojmezná z hlediska přírůstu?

Při hodnocení vývoje přírůstu na lokalitách, bylo zjištěno, že na lokalitě Trojmezná dosahuje obnova celkově vyšších hodnot přírůstu. To může být způsobeno právě absencí mateřského porostu a díky tomu větším přísunem slunečního záření. Světlo je autory uváděno jako nejzásadnější faktor růstu ((ZIELONKA, 2006, HOLEKSA, 2003, LIU & HYTTEBORN, 1991, Löff a kol. 2007)), což tato studie potvrzuje.

Ulbrichová a kol. (2006) ve své studii dosáhli obdobného zjištění, tedy že hodnoty přírůstu jsou v lokalitách s chybějícím mateřským porostem dokonce dvojnásobné.

Stejně jako ve studii dvojice autorů Kupferschmid a Bugmann (2005) bylo zjištěno, že s rostoucí výškou jedinců se zvyšuje jejich přírůst. Z tohoto důvodu byly vytvořeny kategorie výšek na základě křivky přírůstu. Na obou lokalitách byl zaznamenán klesající trend hodnot přírůstu u kategorií výšek jedinců do 110 cm, přičemž k největšímu propadu došlo mezi lety 2014 a 2015. Rok 2015 byl nebývale suchý a teplý a na obou lokalitách (ČHMÚ), bez ohledu na přítomnost mateřského porostu, obnova reagovala naprosto shodně, což potvrzují i procentuální údaje o rozdílech. Mezi roky 2015 a 2016 byl na lokalitě Eustaška zjištěn menší rozdíl mezi přírůsty, než na lokalitě Trojmezná. Zde se již nejspíše projevil rozdíl mezi lokalitami, kdy na lokalitě Eustaška je patrná ochrana mikrostanovišť mateřským porostem a na lokalitě Trojmezná je obnova nadále vystavována extrémním podmínkám.

V případě nejvyšších jedinců, byl vývoj u obou lokalit také shodný. V roce 2015, ve kterém, ač byl výrazně suchý a teplý, byly hodnoty přírůstu vyšší než o rok dříve. O to větší byl propad hodnot do roku 2016 a tím pádem, celkový trend byl ve výsledku také klesající. Vzhledem k tomu, že meziroční změny hodnot tloušťkového a výškového přírůstu jsou neoddelitelné (VEJPUSTKOVÁ, ČIHÁK, 2015), tento jev mohl být způsoben tím, že větší jedinci již mají stabilnější kořenový systém a reagují na vlhkostní podmínky v podstatě s ročním zpožděním. (FELIKSIK, 2004, DITTMAR, ELLING, 2004). Totéž platí pro reakce na teplotní výkyvy (WILSON, 2001, SANDER A KOL. 1995).

6.3 Jsou odlišnosti závislé na mikrostanovištních podmínkách?

6.3.1 Mortalita

V rámci práce byla hodnocena mortalita, tedy množství odumřelých jedinců na mrtvém dřevě na lokalitách s různou disturbanční historií. Bylo zjišťováno, zda se výše mortality odvíjí od prostředí, jehož podmínky se měnily v rámci jednotlivých, 1,5 m dlouhých segmentů.

Výška kmene nad zemí

Byla zjišťována souvislost mezi mortalitou jedinců a výškou kmene nad zemí. Na lokalitě Eustaška, v přirozeně se vyvíjejícím lese, kmeny ve většině případů leží přímo na zemi a překrývají se jen výjimečně. Na disturbované lokalitě Trojmezná, díky tomu, že se stromové patro rozpadalo rychle, kmeny padaly přes sebe a je zde tak větší podíl kmenů, jejichž části se země vůbec nedotýkají. Mrtvé kmeny ležící na zemi jsou schopny zadržovat vláhu a optimálně se rozkládat, a poskytují tak obnově vhodné prostředí pro růst (CHRISTENSEN A KOL., 2005). Jsou-li ve vzduchu, tedy nemají kontakt se zemí, snadno vysychají, kůra odpadává, tím pádem se i pomaleji rozkládají a nejsou tolik vhodným stanovištěm (ULBRICHOVÁ, 2006). Z výsledků vyplývá, že se na obou lokalitách shodně se zvyšujícím se rozdílem mezi zemí a spodní stranou kmene zvyšovala mortalita. Rozdíl mezi plochami tkví ve výšce kmene, kdy byli jedinci schopni na něm přežít. Na disturbované lokalitě Trojmezná je živá obnova nejvíce přítomna až do výšky 9 cm a odumřelí jedinci se vyskytují až do 13 cm, což je v obou případech výše než na lokalitě Eustaška. Tento jev může být spojen s výškou vegetace na lokalitách, kdy vyšší vegetace (průměrně 65 cm, max 125 cm) na lokalitě Trojmezná do jisté míry chrání kmeny nad zemí před vyschnutím.

Mezidruhová konkurence

Mezidruhovou konkurencí je rozuměn vliv výšky okolní vegetace na mortalitu jedinců rostoucích na mrtvém dřevě. Základní rozdíl mezi oběma lokalitami tkví ve složení vegetace, kdy na lokalitě Trojmezná díky chybějícímu mateřskému porostu, obsadila prostor dominantní populace vysoké papratky alpské (*Athirium alpestre*). Ačkoliv jsou na ploše místa, kde se nevyskytuje, průměrná hodnota výšky vegetace je zde 64 cm. Oproti tomu v zapojeném porostu Eustaška je průměrná hodnota výšky

vegetace jen 16 cm. Vliv na mortalitu prokázán nebyl ani na jedné z ploch. Holeksa (2003) ve své studii zjistil negativní vliv vegetace na uchycení a odrůstání smrkové obnovy

Pokusně byl testován vliv výšky okolní vegetace na natalitu, resp. uchycování nových semenáčků, přičemž bylo prokázáno, že čím vyšší vegetace se nacházela v okolí hodnocených segmentů, tím menší počet nově nalezených jedinců byl zaznamenán.

Macek, Wild a kol. (2017) došli při studii vývoje porostů po disturbanci způsobené kůrovcovou gradací s následným úplným odumřením stromového patra k závěrům, že nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím přežití sazenic po poruše byla jejich výška. Nejvíce se obnova vyskytovala na mrtvém dřevě, zatímco mortalita semenáčků rostoucích ve vysoké konkurenci okolní vegetace byla vysoká. Při pohledu na obr. č. 8 je zřejmé, že pro obnovu na lokalitě Trojmezná je mrtvé dřevo opravdu stěžejním mikrostanovištěm.



Obr. č. 8: Mezidruhová konkurence; lokalita Trojmezná. Na fotografii vlevo jsou modře znázorněny středy kmenů, které jsou zcela pokryty odumřelou masou papratky alpské. Jedná se o kmeny s menším průměrem, které jsou mírně ve vzduchu, neboť se jedná o vývraty; celkem je na nich 1 jedinec. Vpravo je obnova na silném kmeni zcela

se dotýkajícím země, kdy jsou jedinci chráněni před okolní vegetací; celkem je zde 173 jedinců.

Vnitrodruhová konkurence

Lokality byly rozdílné především v tom, že ačkoliv na Trojmezné bylo zaznamenáno o polovinu méně kmenů než na Trojmezné, počet obnovy byl stejný a mortalita na Trojmezné dokonce výrazně vyšší. Z výsledků vyplývá, že na disturbované lokalitě Trojmezná je mnohem větší hustota osídlení jednotlivých segmentů. Tento fakt naznačuje, že vnitrodruhová konkurence (denzita) může být významným faktorem úmrtnosti semenáčků.

Nejvyšší počet obnovy na segment se nachází na Trojmezné a to konkrétně 133 jedinců. Na lokalitě Eustaška byla zaznamenána nejvyšší hustota 60 jedinců na segment, mortalita však byla zjištěna nejvyšší u segmentů téměř neobsazených. Mohlo by se jednat o malé semenáčky, které ve velkém odumíraly, jak bylo zjištěno při šetření vývoje mortality obecně.

Otevřenost zápoje

Na disturbované lokalitě Trojmezná bylo dosaženo průměrných hodnot otevřenosti zápoje 65 %, tedy v porovnání s normálně zapojeným porostem Eustaška (24% otevřenosti), výrazně více. Bylo zjištěno, že na lokalitě Trojmezná byla mortalita mírně vyšší na místech, kde byla hodnota oslunění nejvyšší, tedy až 76%. Na lokalitě Eustaška zase mírně převažovala mortalita u jedinců, kteří se nacházeli pod nižšími hodnotami oslunění. Obecně lze tedy říci, že příliš mnoho ani příliš málo slunečního záření obnově neprospívá.

Stupeň rozkladu

Průměrný stupeň rozkladu byl na obou lokalitách shodný, tedy stupeň č. 3 podle škály Sipolly a Renvalla (1999). Mortalita i umístění živých jedinců byly shodně na segmentech o rozkladu 3 – 4, což značí, že souvislost mezi stupněm rozkladu a mortalitou nebyla zjištěna.

Ve starých smrkových porostech ve Finské boreální zóně byla zkoumána úspěšnost uchycení smrkové obnovy na mrtvém dřevě a jeho okolí v různém stupni jeho rozkladu. Byl zjištěn zvyšující se počet semenáčků spolu se zvyšujícím se stupněm

rozkladu (KUULUVAINEN & KALMARI, 2003). Rozdíl mezi výsledky těchto studií je způsoben tím, že studie Kuuluvainena a Kalmariho zahrnovala pouze nejmenší jedince, semenáčky, zatímco tato studie hodnotila výskyt všech výškových kategorií.

6.3.2 Přírůst

Výška kmene nad zemí

Obdobně jako u hodnocení mortality bylo i při hodnocení přírůstu zjištěno, že s rostoucí výškou kmene nad zemí se snižují hodnoty přírůstu. Nejvyšších hodnot přírůstu bylo dosaženo na lokalitě Trojmezná na kmenech do 20 cm nad zemí, dále opět na lokalitě Trojmezná 20-40 cm nad zemí a až na třetím místě se nacházel nejvyšší přírůst na lokalitě Eustaška a to na kmenech ve výšce 0-20 cm. Tedy ačkoliv je lokalita Eustaška stabilnější a chráněnější, jedinci rostoucí na kmenech ve všech výškách přirůstají výrazně méně než na Trojmezné, kde chybí mateřský porost. Tyto rozdíly s největší pravděpodobností souvisí opět s dostatkem světla, jakožto nejdůležitějším faktorem pro odrůstání obnovy (ZIELONKA, 2006, HOLEKSA, 2003, LIU & HYTTTEBORN, 1991, LÖF A KOL. 2007).

Bače a kol. (2012) zjistili pozitivní vliv kontaktu kmene se zemí na hustotu osídlení kmenů obnovou. Lze předpokládat, že je tento pozitivní vliv přenesen i na hodnoty přírůstu, což bylo v této studii potvrzeno.

Mezidruhovú konkurence

Závislost hodnot přírůstu na výšce okolní vegetace nebyla prokázána. Kromě faktu, že hodnoty přírůstu jsou vyšší na lokalitě Trojmezná je z výsledků patrné, že na obou lokalitách dosahovali jedinci obnovy přibližně stejných hodnot ve všech kategoriích výšky okolní vegetace. Bače a kol. (2012) ve svém výzkumu neprokázali negativní vliv okolní vegetace na hustotu obnov, lze proto předpokládat, že ani přírůst tímto ovlivněn není.

Vnitrodruhovú konkurence

Jak již bylo zmíněno u mortality, na disturbované lokalitě Trojmezná i přes poloviční množství hodnocených kmenů oproti Eustašce, je stejné množství obnovy a tudíž vyšší hustota zmlazení. Na Eustašce bylo zjištěno maximální množství jedinců na segment 60, na Trojmezné 133. Podle Harmona (1989) je hustota osídlení

negativně ovlivněna uzavřeností zápoje, přičemž nejvyšší hustota osídlení v rámci jeho výzkumu byla zjištěna při otevřenosti zápoje 75%. Tento závěr také vysvětluje, proč je na disturbované lokalitě s chybějícím mateřským porostem mnohem vyšší hustota zmlazení než na nedisturbované.

Ze zjištěných počtů a rozložení obnovy a lokalitách vyplývá, že v porostech zasažených disturbancí se obnova vyskytuje velmi nahlučeně. Na nedisturbované lokalitě Eustaška nebyl zjištěn u jedinců do 50 cm negativní vliv hustoty na přírůst.

Na lokalitě Trojmezná byl u jedinců vysokých do 50 cm byl zjištěn klesající trend hodnot přírůstu v závislosti na zvyšující se hustotě osídlení segmentu. Zatímco na Trojmezné je obnova všech výškových tříd zastoupena ve všech kategoriích denzity, na Eustašce je pozorováno maximálně 60 jedinců na segment, přičemž v nejhustěji osídlených segmentech se nacházejí pouze jedinci vysokí do 50 cm. To naznačuje, že jedinci nižší 50 cm nejsou schopni přežít v hustším osídlení než je 60 ks na segment.

V průběhu let výzkumu všichni jedinci na obou lokalitách do výšky 110 cm reagovali shodně snížením hodnot přírůstu v závislosti na hustotě v jednotlivých segmentech. Jedinci vyšší než 110 cm reagovali pomaleji a snížení hodnot nebylo tak výrazné. To může souviset s jejich stabilním postavením, silnějším kořenovým systémem, který již mohl dosáhnout minerální půdy (HARMON, 1989), a chybějící nutností konkurenčně předrůst ostatní obnovu (HARMON, 1989).

Otevřenost zápoje

Na nedisturbované lokalitě Eustaška byly zjištěny hodnoty přírůstu u všech kategorií otevřenosti podobné, v kategorii nejvíce zastíněné byl přírůst mírně nižší. U disturbované plochy Trojmezná se přírůst výrazně lišil u jedinců rostoucích pod zápojem do 21% a nad tuto hodnotu, přičemž se zvětšujícím se zápojem se hodnoty přírůstu nezměňovaly, ale ani nezmenšovaly. Löff a kol. (2007) potvrdil zvyšující se přírůst se zvyšujícím se přísunem slunečního záření (na škále od 5 do 70 % oslunění) s tím, že největší změna (nárůst) přírůstu byla zaznamenána od 5 do 20 %, poté již přírůst tak strmě nestoupal, což potvrzuje výše uvedené výsledky.

Zjištěné výsledky této práce naznačují, že pokud jedinec přijímá sluneční záření (přímé i difuzní) z více než 22 %, jeho přírůst se oproti nižším hodnotám zvyšuje.

Výzkum Zielonky (2006) naznačuje, že světlo je limitním faktorem při odrůstání smrku, a to především u vyšších jedinců rostoucích pod vyššími hodnotami zápoje. Pro další úspěšný růst jedinců je vhodný porost s mezernatým zápojem.

Harmon (1989) při zkoumání Picea-Tsuga porostů v Olympic National Park ve Washinktonu zjistil, že světlo ovlivňuje rychlost a charakter sukcese na padlých kmenech. Stejně jako ve sledovaných lokalitách této studie stupeň otevřenosti zápoje pozitivně ovlivňoval rychlost růstu obnovy, přičemž v místech, kde byl porost velmi zapojený, bylo nalezeno méně jedinců (HARMON, 1989, BAČE, 2015).

Stupeň rozkladu

Při hodnocení obou lokalit současně byl prokázán jasný a výrazný pozitivní vliv stupně rozkladu na hodnoty přírůstu. Přírůst se s rostoucím stupněm rozkladu zvyšoval, přičemž na lokalitě Eustaška tento rozdíl nebyl tak markantní jako u disturbované lokality Trojmezná. Ani na jedné lokalitě se nenacházela obnova na kmenech v nejnižším stupni rozkladu, čímž se tento výzkum lišil od výzkumu Kuuluvainena a Kalmariho (2003), kdy v jejich projektu jedince na kmenech ve stupni rozkladu 1 našli. Oproti tomu McCullough (1948) na základě svého výzkumu došel k závěru, že obnova odrůstá stejně na mírně i velmi rozložených kmenech, což je v rozporu s výsledky této práce, především s výsledky z lokality Trojmezná.

7 Závěr

Cílem práce bylo porovnat průběh vývoje přírůstu a mortality obnovy smrku ztepilého (*Picea abies*) nacházející se pouze na mrtvém dřevě na lokalitě Eustaška (NPR Praděd, Jeseníky) a Trojmezná (NP Šumava) ve třech po sobě jdoucích letech (2014-2016). Rozdíl mezi plochami byl definován stavem mateřského porostu, kdy na lokalitě Trojmezná došlo k jeho odumření v důsledku větrné kalamity a následné kůrovcové gradace zatímco lokalita Eustaška je přirozeně se vyvíjejícím zapojeným porostem. Rozdílná podoba mateřského porostu a z toho plynoucí rozdíl mezi dostupností světla pro obnovu v rámci ploch zapříčinil výrazně vyšší hodnoty přírůstu na disturbované lokalitě Trojmezná. Tento trend se udržel po všechny 3 roky studie. Na obou lokalitách byla prokázána jasná pozitivní souvislost mezi výškou jedinců a hodnotami jejich přírůstu.

Celkový vývoj počtu jedinců a mortality byl na lokalitách zcela opačný a to z důvodu absence uchycování nového zmlazení na lokalitě Trojmezná. Zde došlo během let ke snižování počtu jedinců a mortality, na lokalitě Eustaška naopak stoupal počet živých i uhynulých jedinců. Rozdíl byl nalezen v převažující výšce odumírajících jedinců, kdy na Trojmezně převažovala mortalita jedinců výšky 10-50 cm, tedy jedinců pocházejících z podrostu původního lesa, zatímco na Eustašce převažovala mortalita jedinců do 10 cm, což bylo způsobeno vysokou natalitou, která na Trojmezně chyběla.

Z hodnocených faktorů byla jako faktor nejvíce ovlivňující mortalitu vyhodnocena hustota osídlení 1,5 m dlouhého segmentu. Posouzení vlivu dostupnosti světla na mortalitu ukazuje na mírně vyšší mortalitu v případě úplného nedostatku světla (Eustaška) a přílišného oslunění (Trojmezná). Vliv výšky vegetace obklopující segment na mortalitu nebyl prokázán na lokalitě Eustaška, kde ale také průměrná hodnota výšky vegetace byla jen 16 cm. Na lokalitě Trojmezná, kde díky velkému oslunění plochy dominuje bylinnému patru papratka alpínská a tedy průměrná výška vegetace zde činí 64 cm. Navzdory těmto rozdílům nebyl vliv výšky okolní vegetace prokázán. Oproti tomu vliv okolní vegetace na natalitu, tedy uchycování nových jedinců, byl v datech pro obě lokality potvrzen.

V úvodu práce bylo položeno několik otázek, které vedly k uchopení a zpracování tématu této práce. V oblastech horských smrčín podléhajících ochraně

přírody v bezzásahovém či mírně zásahovém režimu, kde jejich využití není primárně hospodářské, je důležité ponechat množství mrtvého dřeva velkých dimenzí pro podporu uchycování a odrůstání smrkové obnovy a celkově pro opětovný vývoj a regeneraci disturbovaného porostu.

Kdyby na lokalitě Eustaška nyní proběhla disturbance takového rozsahu, jako zasáhla lokalitu Trojmezná, bylo by na základě této a řady dalších prací předpokládat, že porost by díky aktuálně přítomné zásobě smrkového zmlazení dobře regeneroval. Je důležité uvést, že ačkoliv stromové patro na Eustašce plní svou funkci ochránce mikroklimatu, téměř všechno zmlazení na ploše je rozmístěno na mrtvém dřevě. Na základě stáří a velikosti obnovy na Trojmezné, lze i podle leteckých snímků (viz. přílohy) přesvědčivě odhalit velký podíl obnovy přítomné na padlých kmenech ještě před rozpadem mateřského porostu.

Další motivací pro rozbor dat byla otázka, jak se tolik odlišné plochy vyvíjely v závislosti na změnách klimatických podmínek v rámci 3 hodnocených let, mezi nimiž byl obsažen i neobvykle suchý a teplý rok 2015. V tomto roce také započaly veřejné diskuze o „usychání lesů, vysychání vod, apod.“ v souvislosti se stavem porostů ve vrcholových partiích NP Šumavy, ačkoliv se tyto podmínky projevovaly po celém území naší republiky, Evropy. Při analýze dat bylo zjištěno, že obě lokality reagovaly na změnu přírodních podmínek naprosto shodně snížením přírůstu a to včetně rozdílu reakcí jedinců do 110 cm výšky a jedinců vyšších (viz. kap. 5.2., graf č. 6). Vzhledem k rozdílné reakci ploch z pohledu mortality, kdy na nedisturbované ploše Eustaška mortalita v letech stoupala, zatímco na Trojmezné klesala a shody mezi plochami ve vývoji přírůstu, lze usuzovat, že výše mortality je podmíněna stavem mateřského porostu a hodnoty přírůstu jsou podmíněny především klimatickými podmínkami.

V rámci zpřesnění a ucelení získaných informací je dobré zcela jistě ve sledování lokalit pokračovat. Možností na co vše se zaměřit je mnoho. V následujícím roce by bylo dobré provést aktualizaci stavu mikrostanovištních podmínek. Prováděné metodické postupy by mohly být doplněny o sledování vývoje v rámci modelových segmentů se stejnými podmínkami na obou lokalitách prostřednictvím fotografií. Do studie vlivu denzity, by mohl být přínosný údaj o korunových projekcích jednotlivých kusů obnovy, resp. získání průměrných hodnot o korunové projekci a s tím souvisejícím zastíněním nižších jedinců, pro každou výškovou kategorii obnovy.

8 Použitá literatura

1. ADAM, D., DOLEŽELOVÁ, P., HORT, H., ANIK, D., KRÁL, K., UNAR, P., VRŠKA, T., 2011: Vývoj dřevinného patra v lokalitě Eustaška v období 1999-2011. Zpracováno v rámci Programu péče o krajinu, číslo smlouvy: PPK-S69a/83/11. Brno.
2. ANDO, Yoko; FUKASAWA, Yu; OISHI, Yoshitaka. Interactive effects of wood decomposer fungal activities and bryophytes on spruce seedling regeneration on coarse woody debris. *Ecological Research*, 2016, 1-10.
3. BAČE, Radek, et al. Legacy of Pre-Disturbance Spatial Pattern Determines Early Structural Diversity following Severe Disturbance in Montane Spruce Forests. *PLoS one*, 2015, 10.9: e0139214.
4. BAČE, Radek, et al. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 2012, 266: 254-262.
5. BAIER, R., MEYER, J., GÖTTLEIN, A., 2007. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *Eur. J. For. Res.* 126, 11–22.
6. BUFKA L., MAŠKOVÁ Z. & SMEJKAL Z. 2003: Národní park a chráněná krajinná oblast Šumava. In: ALBRECHT J. (ed.) 2003: Chráněná území ČR – Českobudějovicko, svazek VIII. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha.
7. DITTMAR, C., ELLING, W., 2004. Radial growth of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] at the Coulissenhieb site in relation to environmental conditions and comparison with sites in the Fichtelgebirge and Erzgebirge. *Biogeochemistry of Forested Catchments in a Changing Environment. Ecological Studies* 172, pp. 291–311.
8. FELIKSIK E. AND WILCZYŃSKI S., 2004b. The dendrochronological monitoring of the Western Beskid Mountains (southern Poland) on the basis of

radial increments of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Electronic Journal Polish Agricultural University, series Forestry* 7(2)

9. FERRIS-KAAN R., LOONSDALE D., WINTER T. The conservation management of deadwood in forests. *Research Publications Officer, The Forestry Authority, Research Division*. Alice Holt Lodge, Wrecclesham, Farnham, Surrey, 1993GU10 4LH, ISSN 0267 2375
10. GRAY L. & HE F., 2009: Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management*, 259: 98–106.
11. HAIS M., LANGHAMMER J., JIRSOVÁ P., DVOŘÁK L. Dynamics of Forest Disturbance in Central Part of the Šumava Mountains between 1985 and 2007 Based on Landsat. TM/ETM+ Satellite Data, 2008 *Geographica*, No 1-2, PAG. s. 53-62.
12. HARMON, M. E. (1989). Effects of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the *Picea-Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington. *American Midland Naturalist*, 112-124.
13. HOJDOVÁ, Maria; HAIS, Martin; POKORNÝ, Jan. Microclimate of a peat bog and of the forest in different states of damage in the Šumava National Park. *Silva Gabreta*, 2005, 11.1: 13-24.
14. HOLEKSA J. Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecol.* 2003; 168: 57–67.
15. CHMELAR J., *Dendrologie s ekologií lesních dřevin, 1. část – Jehličnany*. Praha: Státní pedagogické nakladatelství, 1981. 91 s.
16. CHRISTENSEN M., HAHN K., MOUNTFORD E., ÓDOR P., STANDOVÁR T., ROZENBERGAR D., DIACI J., WIJDEWEN S., MEYER P., WINTER S., VRSKA T. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management* 210 (2005) s. 267 - 282, doi 10.1016/j.foreco2005.02.0332

17. CHYTRÝ M., KUČERA T., KOČÍ M., GRULICH V. ET LUSTYK P. (eds) (2010): Katalog biotopů České republiky. Ed 2 Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
18. JANKOVSKÝ L. Dřevní houby, tlející dřevo a les. *Šumava - čtvrtletník správy NP a CHKO Šumava*, 31. 3. 2005, č. 10, s. 12 – 14.
19. JANKOVSKÝ L., TOMŠOVSKÝ M., BERÁNEK J., LIČKA D. (2006): Analýza postupů ponechávání dřeva k zetlení z hlediska vlivu na biologickou rozmanitost. Studie MŽp ČR.
20. JONÁŠOVÁ M., MATĚJKOVÁ I., Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. Canada, *Can. J. For. Res.* 37, 2007, s. 1907-1914; doi:10.1139/X07-062.
21. JUNTUNEN, Vesa, et al. Natural regeneration of Scots pine and Norway spruce close to the timberline in northern Finland. *Silva Fennica*, 2007, 40.3: 443.
22. KINDLMANN, P., MATĚJKA, K., DOLEŽAL, P. Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody. Univ. Karlova v Praze, Nakl. Karolinum, 2012.
23. KORPEL Š., SANIGA M. *Prírode blízke pestovanie lesa*. 1. vydání. Zvolen: Ústav pre výchovu a vzdelávanie pracovníkov LVH SR, 1995. 158 s, ISBN 80-88677-30-0.
24. KUČERA A., ČERNÝ M. Seznamte se s šumavskými horskými smrčínami. *Šumava - čtvrtletník správy NP a CHKO Šumava*, 31. 3. 2008, č. 1, s. 08 – 11.
25. KULAKOWSKI D. & BEBI P., 2004: Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*, 2004: 47–54.
26. KULLA L., MARUŠÁK J., MERGANIČ R. Analysis natural regeneration in declining spruce forests on the Slovak part of the Beskydy Mts. *Beskydy*, 2009, 2 (1): 51 - 62, ISSN, s. 1803-2451.
27. KUPFERSCHMID A. D., SCHÖNENBERGER W., WASEM U. Tree regeneration in a Norway spruce snag stand after tree die-back caused by *Ips typographus*, Switzerland, *For. Snow Landsc.* 2002, Res. 77, ½, s. 149 – 160.

28. KUPFERSCHMID, Andrea D.; BUGMANN, Harald. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 2005, 205.1: 251-265.
29. KUPKA I., ULBRICHOVÁ I, REMEŠ J. Rešerše k problematice obnovy horských lesů. Průběžná zpráva za řešení projektu 2B06012 *Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě v roce 2006*. Praha: 2007.
30. KUULUVAINEN T. & KALMARI R. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Ann. Bot. Fennici* 40, 2003, s. 401-413, ISSN 0003-3847.
31. LEPŠOVÁ A. Vyhodnocení stavu mykocenóz na TVP v oblasti Modravy a na transektu Plechého. In *Sborník referátů k VaV 620/8/03. Sledování dynamiky obnovy lesa v oblasti postižené kůrovce v Národním parku Šumava*. Ed. Neuhöferová P. 1. vydání. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze. Fakulta lesnická a environmentální. Katedra pěstování lesů, 2005. s. 7- 16. ISBN 80-213-1410-9.
32. LIU, Qinghong; HYTTEBORN, Hakan. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 1991, 2.3: 391-402.
33. LÖF, Magnus, et al. Growth and mortality in underplanted tree seedlings in response to variations in canopy closure of Norway spruce stands. *Forestry*, 2007, 80.4: 371-383.
34. MACEK, Martin, et al. Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. *Ecological Applications*, 2017, 27.1: 156-167.
35. MCCULLOUGH, H. A. 1948. Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-forest. *Ecology*, 29:508-513.
36. METSLAID M., ILISSON T., VINCENTE M., NIKINMAA E., JOGISTE K. Growth of advance regeneration of Norway spruce after clear cutting. *Tree Physiology* 25, 2005, s. 793-801.

37. METSLAID M., JOGISTE K., NIKINMAA E., MOSER W. & PORCARCASTELL A., 2007: Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release. *Forest Ecology and Management*, 250: 56 – 63.
38. MUSCOLO, ADELE, ET AL. A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research*, 2014, 25.4: 725-736.
39. MUSIL, I.; HAMERNÍK, J. Jehličnaté dřeviny: přehled nahosemenných i výtrusných dřevin: lesnická dendrologie 1. Praha:Academia, 2007. 352 s.
40. PALETTO A., FERRETTI F., DE MEO I., CANTIANI P. AND FOCACCI M. Ecological and Environmental Role of Deadwood in Managed and Unmanaged Forests. *Sustainable Forest Management - Current Research*, Dr. Julio J. Diez (Ed.), 2012. ISBN: 978-953-51-0621-0,
41. POLENO Z., VACEK S. a kol. *Pěstování lesů II - Teoretická východiska pěstování lesů*. 1. vydání. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 2007. 463 s. ISBN 978-80-87154-09-0.
42. POLENO Z., VACEK S. a kol. *Pěstování lesů III – Praktické postupy pěstování lesů*. 1. vydání. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 2009. 952 s. ISBN, 978-80-87154-34-2.
43. SANDER, C., ECKSTEIN, D., KYNCL, J., DOBRÝ, J., 1995. The growth of spruce (*Picea abies* [L.]Karst.) in the Krkonoše Mountains as indicated by ring width and wood density. *Ann. For. Sci.* 52, 401–410
44. SIPPOLA A. L., RENVALL P. 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: a 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 115(2), 183-201.
45. SVOBODA M., 2005: Trojmezenský prales: realita nebo mýtus? *Živa*, 4: 190–192
46. SVOBODA P. *Život lesa*. 1. vydání. Praha: Brázda, 1952. 894 s.
47. SVOBODOVÁ H., REILLE, M., GOEURY, C., 2001: Past vegetation dynamics of Vltavský luh, upper Vltava river valley in the Šumava mountains, Czech republic. *Vegetation History and Archeobotany* 10: 185-199.

48. ŠIMEK J. *Přirozená obnova smrku*. 2. vydání. Tábor: Ministerstvo zemědělství, n. Frank, 1993. 55 s. ISBN 80-7084-056-0.
49. TENZIN K., GRATZER G., DARABANT A., RAI P. B. Conifer regeneration and herbaceous competition in spruce-dominated mixed conifer forest in central Bhutan 17 years after salvage operations. BOKU University of Natural Resources and Applied Life Sciences, *Institute of Forest Ecology*, Peter Jordan Strasse 82, A-1190, Wien Austria
50. VEJPUSTKOVÁ, M., ČIHÁK, T. Růstová reakce smrku (*Picea abies* (L.) KARST.) na extrémní imisně-klimatický stres v průběhu zimy 1995/96 v Krušných horách. *Zprávy lesnického výzkumu*, 2015, 60.4: 274-280.
51. WILSON. Dendrochronological investigations of Norway spruce along an elevation transect in the Bavarian forest, Germany. *Dendrochronologia*. 2001, 19(1), 67-69.
52. ZENÁHLÍKOVÁ, J.; SVOBODA, M.; WILD, J. The state and development of natural regeneration before and one year after a dieback in the tree layer of a mountain spruce forest in the Trojmezna area of the Šumava National Park. *Silva Gabreta (in press)*. (in Czech), 2011.
53. ZIELONKA T., HOLEKSA J., FLEISCHER P., KAPUSTA P. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science* 21. s. 31-42, 2010, DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01121.x.
54. ZIELONKA, Tomasz. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement?. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17.6: 739-746.

Elektronické zdroje

<http://lokality.geology.cz/2078> česká geologická služba

(Pertoldová, J. et al. (2006c): Vysvětlivky k základní geologické mapě ČR 1:25000 32-142 Nová Pec a 32-141 Nové Údolí. 79 s. MS Česká geologická služba.)

<http://pralesy.cz/75-hodnoceni-plp-2-praded-eustaska> MŽP VÚKOZ

http://www.ifer.cz/page/index.php?verze=cz&page=project_running_detail&id=51999