

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra pěstování lesa



Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: **Doc. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.**

Autor bakalářské práce: **Marián Rojíček**

2012

Obor studia: **BLES**

Název práce: **Vývoj a obnova lesů po intenzivních narušeních se zaměřením na horské smrkové lesy ve střední Evropě**

Název v angličtině: **Recovery and development of spruce mountain forests stands following disturbances**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně, pod vedením Ing. Miroslava Svobody, Ph.D. na základě vědecké literatury.

Děkuji Ing. Miroslavu Svobodovi, Ph.D. za cenné rady, které mi byly vodítkem pro zpracování této bakalářské práce.

Abstrakt: Předmětem této práce je přiblížit odpověď na otázku jakým způsobem probíhá přirozená a umělá regenerace a vývoj horských smrčín po intenzivních disturbancích v souvislosti s výběrem vhodného typu managementu a do jaké míry je tím ovlivněna budoucí struktura a funkce lesa. Shrnutím poznatků získaných z vědeckých článků a odborné literatury publikující problém stavu přirozené obnovy především smrku, ale i ostatních druhů horské vegetace, byl nastíněn vývoj těchto lesů ke vztahu k jejich přirozeným mikrostanošitím v regionu střední Evropy. Disturbance v podobě větru či přemnožení hmyzu zde nezpůsobují větší škody na mimoprodukčních funkcích lesa, ba naopak zvyšují biodiverzitu lesních ekosystémů. Z historických pramenů vyplývá, že se silné vichřice s bořivým účinkem objevovaly ve středoevropském regionu každých cca 100 let. Na narušených plochách pak dochází nejen navyšování podílu náletových dřevin a jeřábu, ale i k nerušené obnově smrku a to především na nevytěžené dřevní hmotě v různých stupních rozkladu a v okolí pařezů. Byla prokázána i pozitivní zpětná vazba mezi přemnožením kůrovce a příchodem semenných let u smrkových porostů. Schopnost smrku přežit pod silným zápojem a následně akcelerovat svůj růst po odstranění hlavního porostu např. vichřicí poukazuje silnou schopnost autoregulace a adaptace na silná narušení. Disturbance v těchto ekosystémech, ať už malých nebo velkých měřítek, jsou tedy na základě získaných poznatku v mezích variability autoregulačních procesů smrkových porostů horských lesů.

Klíčová slova: disturbance, dynamika lesa, horské lesy, smrk, přirozená obnova, mikrostanošitě, populační dynamika

Abstract: A subject of this work is to answer the following question: What is the process of natural and man-made regeneration and development of montane spruce forests after massive disturbance in connection with choice of proper management and what influence does it have on following function and structure of the forest. By summarizing knowledge found in scientific articles and literature concentrated on the rejuvenation of spruce and also other species of montane forests, I have indicated development of these forests in relationship to its typical microsites in the middle-European region. Disturbances like gale-force winds or overmultiplication of insects do not cause serious damage to non-productive functions of forests, but in fact they increase biodiversity of forest ecosystems. In historic sources we can find that strong winds have been appearing every 100 years in the middle Europe. At damaged places more self-seeded trees like rowan and also the spruce grows well, primarily on non-harvested wood and around stem bases. Positive relationship between overmultiplication of *Ips typhographus* and massive rejuvenation of spruce in next years. The ability of spruce to survive under closed stand and later accelerate its growing after removal of main stand (due to gale-force wind for example) shows us its power to autoregulate and to adapt to heavy disturbances. Disturbances in these ecosystems, in small or also in large scale, are due to gained knowledge in limits of autoregulation processes in spruce montane forests.

Key words: disturbances, forest dynamics, mountain forest, spruce, natural regeneration, microsites, population dynamics

1	Úvod	1
2	Horské lesy.....	2
2.1	Přirozené horské smrčiny.....	3
2.2	Management horských smrčin	4
3	Dynamika horských lesů.....	7
3.1	Disturbance.....	10
3.2	Abiotické faktory.....	10
3.3	Biotické faktory.....	12
4	Obnova.....	13
4.1	Umělá obnova.....	14
4.2	Přirozená obnova.....	16
4.2.1	Obnova na holých asanovaných plochách	16
4.2.2	Obnova po větrném narušení	17
4.2.3	Obnova po kůrovcové disturbanci	17
4.2.4	Struktura zmlazení.....	18
4.2.5	Vliv mikrostanoviště na přirozenou obnovu	21
4.2.5.1	Tvar reliéfu	21
4.2.5.2	Mrtvé dřevo	22
4.2.5.3	Mechy.....	23
4.2.5.4	Smrkový opad	24
4.2.5.5	Dominance bylinného patra.....	24
4.2.6	Škody na obnově.....	26
5	Závěr	28
6	Literatura	29

1 Úvod

Cílem mé práce je podat souhrnný přehled a syntézu poznání o dynamice horských lesních ekosystému se zaměřením především na obnovu a vývoj horských smrčín po intenzivních narušeních ve střední Evropě. Ty se po rozsáhlých narušeních vichřicemi v 90. letech minulého století a v roce 2007 dostaly do popředí zájmu, českých a zahraničních vědců, lesníku, široké veřejnosti a medií. Při zpracovávání budu využívat nejen českých, ale i zahraničních zdrojů citované literatury.

Lesy v ČR a v celé Střední Evropě jsou díky hustotě obyvatelstva chápány jako jeden z významných zdrojů obživy a surovin. Lidé je využívají jako zdroje pracovních příležitostí, surovin hlavně dřeva, ale také jako prostor kde mohou strávit svůj volný čas. V průběhu 20. století se také změnil pohled veřejnosti na les jako na pouhý zdroj surovin, a celosvětově byl posílen ekologický náhled na les, kde jsou všechny produkční i mimoprodukční tj. ekologické, enviromentální a sociální funkce v rovnováze. V našich podmínkách je les jedinou velkoplošnou vegetační formou, která se může sama vlastními silami a procesy udržovat, pokud se ovšem nezmění stanovištní podmínky především půdní a klimatické do té míry, že už ekosystém není schopný resilience (KORPEL 1989). Z těchto lesů plní významnou funkci lesy horské, které patří díky své poloze, náročnosti terénu a klimatickým podmínkám často k nejméně dotčeným ekosystémům v Evropě. Nejedná se však pouze o dospělé lesní porosty, ale i o jejich vývojové fáze a rostlinná společenstva, která nejen že velmi pozitivně chrání půdu před erozí a sesuvy, ale také významně ovlivňují vodní režim a chrání níže položené oblasti před bleskovými záplavami (VACEK ET AL. 2003). Proto bychom měli jakékoliv zásahy pečlivě zvážit, tak abychom posílily stabilitu a přirozený rozvoj těchto ekosystému. Ve střední Evropě se nachází zhruba 8,4 mil. ha lesa v horských polohách (BUTTOUD ET AL. 2000) a většina z těchto ekosystému je chráněna nebo je pro ně zvolen specifický způsob hospodaření. Z důvodu změn ve druhovém složení lesů v podhorských oblastech vlivem zásahu člověka, oproti lesům

vzniklým spontánní sukcesí v postglaciálu, je pro další generace důležité pochopit dynamiku horských lesů. Pro nynější generaci lesů je zřejmé, že při jejich vývoji docházelo k mnohým změnám životních podmínek. Např. zvýšená imisní zátěž a její růst až do 90. let 20. století, příchod těžké mechanizace a s ní spojená změna trendu v lesním hospodářství s orientací především na produkci nebo následná obnova vytěžených porostu pomocí nepůvodních dřevin nevhodné provenience. Proto je z důvodů zachování genofondu a stability ekosystémů klást důraz na vhodný druh obnovy lesů, zejména pak na poznatky získané jejím studiem např. přirozené obnovy a dynamiky lesů. Přirozená obnova v horských lesích umožňuje přežití geneticky a fenotypově odolných druhů a významných pro další vývoj, ale také je vhodným nástrojem pro udržení biodiverzity v těchto ekosystémech.

2 Horské lesy

Horské lesy jsou důležitým prvkem krajiny a mají velký význam pro studium a pochopení procesů probíhajících v lesním ekosystému. Charakteristické jsou pro ně někdy i smíšené porosty dřevin, smrku, ten ve vyšších polohách obvykle dominuje, dále následuje jeřáb, buk a jedle, eventuálně se zde objevují tzv. horské druhy bylinné vegetace (HLADÍK ET AL. 1993). Celkem se v horských lesích střední Evropy nachází 20 druhů dřevin a 20 druhů keřů. Tento nízký počet je zapříčiněn vývojem po poslední době ledové kdy rovnoběžkové umístění Alp neumožnilo stěhování druhů (VACEK ET AL. 2003). Mezi horské lesy zařazujeme podle ÚHÚL (PLÍVA 1991) ekosystémy náležící do LVS 6. -9. tj. smrkobukový, bukosmrkový, smrkový a klečový. V ČR se nachází na ploše 459 570 ha což je 17,45% z celkové výměry lesů u nás. Z velké části jde o lesy ochranné.

Poloha těchto lesů v často klimaticky extrémních a chudých stanovištích zapříčiňuje vysokou míru reakce na změny klimatu či imisního zatížení. Všeobecně se s rostoucí nadmořskou výškou zvyšuje nejen zastoupení smrku ale i labilita porostu a jeho citlivost na negativní antropické vlivy (HLADÍK ET AL. 1993). Rozhodující pro vývoj lesa v horských oblastech je vedle teplotních limitů, důležitý ekologický význam proudění vzduchu. Ten může spolu s polutanty v ovzduší vyvolat tzv. imisní proud, který má velmi nežádoucí rozkladné účinky v celém ekosystému (HLADÍK ET AL. 1993). Tento jev způsobil v 70. a 80. letech minulého

století velké imisně ekologické kalamity v lesích poblíž průmyslových center Krušných a Jizerských horách, Krkonoších.

Soudobé horské lesy, se ani z daleka nepodobají lesům, které vznikly v postglaciálu spontánní sukcesí. Velká hustota zalidnění v Evropě a zvýšená těžba dřeva pro výrobu dřevěného uhlí (sklářství) za posledních 400 let trvale pozměnila druhovou skladbu, nicméně se v nepřístupných horských terénech udržela lesnatost nad 50% a to především díky lesníkům a pokrokovým názorům jejich majitelů. I přesto velké zásahy do jejich ekosystému přežily a mohou poskytovat důležité mimoprodukční funkce, především z hlediska ochrany vodních zdrojů, biodiverzity, klimatu a vhodného prostředí pro rekreaci a turistiku. Z těchto důvodů jsou horské lesy stále jedny z nejdůležitějších krajinných prvků odlesněné a hustě zalidněné střední Evropy.

2.1 Přirozené horské smrčiny

Horské lesy s převažujícím zastoupením smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) označujeme jako přirozené klimaxové smrčiny. Zaujímají u nás oblast 150 tisíc ha a jde o jedny z nejméně člověkem ovlivněnými ekosystémy v takovémto měřítku u nás. Zcela zde dominuje smrk ztepilý a přidruženou dřevinou je jeřáb ptačí (*Sorbus acuparia*), další dřeviny jako buk lesní (*Fagus sylvatica*) jedle bělokorá (*Abies alba*) jsou zakrslé. Na živnějších stanovištích se může vyskytovat javor klen (*Acer pseudoplatanus*), který dorůstá střední velikosti. V bylinném podrostu se nacházejí množství tzv. smrkových druhů - podbělice alpská (*Homogyne alpina*), bika lesní (*Luzula sylvatica*), kamzičník rakouský (*Doronicum austriacum*), lipnice chaixova (*Poa chaixii*), častěji na klimaticky podmíněných kyselejších stanovištích nebo při převaze živinově chudších půd, převládají třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) a metlice křivolaká (*Avenella flexuosa*).

Nejčastějšími typem horských smrčin vyskytujícím se u nás, jsou supra montánní „klimaxové acidofilní horské smrčiny silikátových podkladů“ (asociace *Calamagrostis villosae-Piceetum*). Vzácněji můžeme pozorovat taky montánní „horské smrčiny na extrémních svažitých a suťových stanovištích“ (ochranné lesy, asociace *Dryopteris dilatatae-Piceetum*) příkré balvanité svahy a *Anastrepto-Picetum* vlhká kamenitá moře na prudkých svazích, řídce se vyskytují

supramontánní až subalpínské klimaxové smrčiny niv s převládající papratkou (*Athyrio alpestris-Piceetum*)(MUSIL 2003). Vertikální rozšíření klimaxových smrčín se pohybuje od 1050 až 1350 m. n. m. v 8. lesním vegetačním stupni. Pro 8. LVS jsou charakteristické tyto soubory lesních typů: 8Z - jeřábová smrčina, 8Y - skeletová smrčina, 8M - chudá smrčina, 8K - kyselá smrčina, 8N - kamenitá kyselá smrčina, 8S - svěží smrčina, 8A - klenová smrčina, 8V - podmáčená klenová smrčina, 8T - podmáčená zakrslá smrčina a 8R - vrchovištní smrčina.

Typickým pro smrčiny horských lesů jsou extrémní klimatické podmínky, nepříznivá stanoviště (oglejené nebo extrémně kamenité) malá mocnost půdních horizontů či živinově chudé matečné horniny. V tomto klimaticky velmi chladném prostředí je rozklad živin velmi pomalý to snižuje jejich množství v půdě a rychlost růstu dřevin. Toto podstatně ovlivňuje a diferencuje věkovou, výškovou a tloušťkovou strukturu lesa. Věková struktura totiž v lesích tohoto charakteru ztrácí význam a není určující charakteristikou pro pěstební intervence. S klimatickými vlivy souvisí i sporadická a nepravidelná obnova smrku odrůstajícího na tlejícím dřevě a v hloučcích kolem pařezů (SVOBODA 2005A).

2.2 Management horských smrčín

Porosty v těchto lesích nemusí vždy odpovídat původním, proto musíme být opatrní při změnách managementu, abychom neohrozili jeho ekologickou stabilitu. Rozlišujeme dva základní typy managementu horských lesů. Aktivní management vhodný pro hospodářské lesy s nepřirozenou druhovou skladbou s orientací na produkci dřevní hmoty. Využívá klasických lesnických postupů při obnově a následné výchově lesa tj. asanace dřevní hmoty, umělá obnova, probírky atd. (ŠANTRŮČKOVÁ ET AL. 2010)

Stěženy prvky trvale udržitelného managementu horských lesu podle (VACEK ET AL. 2003) jsou:

- Hospodaření orientované na les jako na ekosystém a ne se zaměřením pouze na lesní dřeviny či porosty.
- Vytvoření takových struktur porostů (druhově, ekotypově, věkově a prostorově) které odpovídají stanovištním poměrům a cílům hospodaření.

- Aplikování přirozené obnovy a podpora všech přirozených procesů zejména kompetice a dalších způsobů autoregulace.
- Při obnově a těžbě volení ekologicky vhodných prostředků dopravních prostředků a vhodné zpřístupnění ekologicky a ekonomicky odůvodněnou dopravní sítí podle terénní klasifikace a technologické typizace dotčených porostů.

Dalším typem managementu je pasivní typ, při kterém jsou lesy, které jsou zasaženy disturbancí ponechány samovolnému vývoji. Vhodné především pro bezzásahová území národních parků v autochtonních porostech, kde jsou disturbance i na velkém území součástí přirozeného vývoje lesa (ŠANTRŮČKOVÁ ET AL. 2010). Většinu lesů střední Evropy chybí rozsáhlá území bez narušení, kde bychom byli schopni provést plnohodnotný výzkum, abychom vyvrátili nebo potvrdili vhodnost uvedených postupů v praxi. Proto je důležité čerpat informace z výzkumů z obdobných ekosystémů. Tento typ managementu potvrzuje i studie (PANAYTONOV ET AL. 2012) podle které bylo zjištěno za využití dendrochronologických dat, že v oblasti bulharských hor jsou větrné disturbance přirozeným přírodním činitelem a pro zachování ekosystému by měli být zařazeni do strategického managementu těchto území.

Národní parky jsou podle zákona č. 114/1992 Sb. samostatnou kategorií zvláště chráněných území, pro která tento zákon stanoví základní ochranné podmínky a deklaruje, že veškeré jejich využití musí být podřízeno zachování a zlepšení přírodních poměrů a musí být v souladu s vědeckými a výchovnými cíli sledovanými jejich vyhlášením. Na místě je přehodnocení klasického lesnického paradigmatu o přístupu k disturbancím, jež je zkruseno velmi krátkým a z pohledu dynamiky ekosystému nepostačujícím pozorováním. Tzn. Nevnímat ekosystém jako statický s nutností ho zachovat v aktuálním stavu na vždy, izolovaný od okolí. V duchu těchto informací bychom se měli snažit o management aktivní údržby dynamiky těchto ekosystémů (PICKETT & WHITE 1986).



Obrázek 1. Bavorský národní park v pozadí NP Šumava

Při rozhodovacích procesech týkajících se managementu lesů v NP, ale i jiných chráněných lesů postižených přírodními disturbancemi bychom měli brát v potaz tyto poznatky (LINDENMAYER ET AL. 2008):

- Disturbance mají zásadní úlohu pro zachování biodiverzity a ekosystémových procesů.
- Schopnost ekosystémů obnovovat se samovolně po působení přírodních disturbancí byla mnohokrát prokázána.
- Zásahy proti přírodním disturbancím mají prokazatelný negativní vliv na budoucí strukturu a kompozici narušených lesních porostů.
- Území narušená přírodními disturbancemi představují kriticky důležité habitaty pro některé složky bioty.
- Velké přírodní rezervace tvoří kontrolní území, ve kterých je možno srovnat vliv hospodářských zásahů v obhospodařovaných lesích s přirozenými procesy růstu a sukcese.
- Rezervace jsou jedinými územími, kde mohou probíhat přírodní evoluční procesy (význam v době globální klimatické změny).

3 Dynamika horských lesů

Dynamika neboli soubor reakcí lesních ekosystému na změny v prostředí uvnitř i z vnějšku. Jde tedy o pohyb, nebo toky energie (sluneční záření) a koloběh látek v ekosystémech např. dýchání, rozklad, vzájemné požírání se mezi organizmy a s nimi spojené přeměny energie a tím způsobené ztráty. Dynamika lesa studuje ty to tři hlavní témata

- Vliv a kombinace všech tří škodlivých činitelů vítr, oheň (voda) a biologických činitelů na nástupnickou generaci a strukturu lesa
- Interakce listnatých a jehličnatých druhů dřevin a vytvoření různých mozaikovitých uspořádání, které mají rozdílný vliv na životní prostředí a režim disturbancí.
- Vliv časového a prostorového měřítka na průběh a celkový vliv disturbancí na ekosystém. (FRELICH 2002)

Dynamika přirozených lesu je značně složitý a komplexní proces, na který je důležité nahlížet z více hledisek. Jedním z autorů, který se pokusil o sjednocení pohledů na dynamiku lesa a nejlépe je definoval, je VAN DER MAAREL (1988) který determinoval tyto hlavní typy dynamiky: fluktuace, gap dynamics (porostní

mezery), patch dynamics (dynamika větších celku např. porostů), cyklická, regenerační, primární, sekundární a sekulární sukcese.

Dalšími autory, kteří studovali dynamiku přírodních lesu u nás (KORPEL 1989, 1991) jejich práce se s touto prací částečně ztotožňují, ji definovali na základě ontogenetického vývoje lesa a to malého a velkého vývojového cyklu ty spolu často koexistují. Velký vývojový cyklus, jenž probíhá často na velkých plochách, je spojen s katastrofickým rozpadem lesa. Takový rozpad v přírodních podmínkách zajišťují disturbance např. velké větrné smrště, požáry, přemnožení kůrovce atd. Existují typy lesních ekosystému, které jsou přímo na ty to podmínky adaptované a jsou schopny těchto událostí využít ke své obnově. Jde především o ekosystémy, které se nachází v oblastech severských boreálních lesu, některých typů borových lesů v Severní Americe a tajgy. V případě velkoplošného rozpadu se značně mění mikroklimatické i ostatní fyzikální podmínky prostředí. Odstraněním krytu v podobě dospělého porostu dochází ke zvýšení půdní vláh, což může vést až k zamokření lokality, dále se zvyšuje radiace, tepelné rozdíly, dočasně může dojít ke zvýšení nabídky živin a mineralizaci. Dále dochází k obsazování volné plochy různými druhy bylin a dřevin a podle toho v jakém stadiu se vývojového cyklu se nachází, rozlišujeme tyto tři typy.

- Přípravný les – po disturbanci se na holé ploše bez porostu vyskytuje porost krátkověkých, rychle rostoucích, světlomilných tzv. pionýrských neboli přípravných dřevin (bříza, borovice, modřín, olše, osika, jeřáb). Jde o nenáročné dřeviny, jež se jsou schopny často a intenzivně rozmnožovat pomocí vysoké úrody semen. Jsou ale omezeny životností a malou konkurence schopností vůči stínomilnějším a dlouhověkým dřevin. To je omezuje pouze na extrémní stanoviště a přípravná stadia lesů.
- Přechodný les – v tomto stadiu se nachází oba typy dřevin jak stinné tak světlomilné. Stinné a polostinné dřeviny tzv. klimaxové jako buk, jedle a na horách smrk, jež jsou více konkurence schopné, využívají zápoje pionýrských dřevin k nerušenému růstu a tvorbě budoucí kostry porostu. Přírůst těchto dřevin kulminuje později, ale zachovává si intenzitu i v pozdějším věku. To zapříčiňuje vznik tzv. dvojetážového přechodného lesa.

- Závěrečný les – zde zcela dominují klimaxové typy dřevin, pionýrské jsou potlačeny. V této fázi je les obvykle nejproduktivnější a nejstabilnější. (KORPEL 1991)

Této fázi, kdy je les v klimaxovém stadiu, může docházet k obnově lesa i v rámci velkého vývojového cyklu pomocí malého vývojového cyklu. Jde o obnovu na malých plochách pomocí klimaxových dřevin, čímž dochází ke tvorbě tzv. mozaikovitě struktury lesa, kde jsou velké rozdíly ve věku a tloušťce, typické pro listnaté lesy mírného pásu (KORPEL 1989). Zde se také uplatňuje koncept „Gap dynamics“ dynamika porostních mezer kde vzniká odumřením jednoho nebo více jedinců mezera v horní vrstvě porostu (VAN DER MAAREL 1988) a vzniká tak typická mozaikovitá struktura.

- Fáze dorůstání – Roste porostní zásoba. Porost se dostává se tak do stádia dorůstání, proto se zvyšuje zásoba spodní a vyrovnává se zápoj. Ze stupňovitěho přechází až k vertikálnímu (event. výběrná fáze, výběrná struktura, výstavba). V této fázi je rozrůzněnost všech dendrometrických veličin největší (výška, tloušťka a rozmístění po ploše). Staří porost pokud se na ploše nachází, je ve fázi dorůstání.
- Fáze optima – Jde o výškově vyrovnaný ale tloušťkově diferencovaný porost s věkovými rozdíly. Počet jedinců je v této fázi nejnižší vrcholí však tloušťkový přírůst. Na konci tohoto stádia se porost dostává do fáze stárnutí, kdy začínají odumírat jednotlivé stromy, a nastupuje první obnova.
- Fáze rozpadu – V této fázi začínají stromy hynout. Počet jedinců se zvyšuje a naopak se porostní zásoba se prudce snižuje, ve vznikajících mezerách nastupuje obnova a porost se opět dostává do stádia dorůstání (KORPEL ET.AL 1991)

Na základě uvedených informací můžeme vyvozovat, že rozlehlejší celky horské lesy, které ovlivňují disturbance větších měřítek, jsou řízeny pouze podle principu velkého vývojového cyklu. Toto ale neplatí vždy, protože oba tyto vývojové cykly se mohou prolínat a působit ve stejném měřítku, jak v boreálních lesích (KUULUVAINEN ET AL. 1998), tak v horských smrčínách střední Evropy. Kde jak je z mnoha studií a podle historických záznamů (DOBROVOLNÝ & BRÁZDIL 2003)

známo se průběh vichřic ve střední Evropě spojený s velkoplošným rozpadem smrčín opakoval každých 100 let.

3.1 Disturbance

Základní silou utvářející ekosystémy a umožňující jejich vývoj a regeneraci jsou disturbance (FRELICH 2002). Ekosystémy jsou ovlivňovány poruchami různých druhů, jako jsou požáry, vichřice, sesuvy půdy, záplavy, žír lesní zvěře a hmyzích škůdců, dále pak antropogenními disturbancemi jako je těžba dřeva, pastva dobytka a zavedení nepůvodních druhů (WHITE & JENTSCH 2001). Pro pohoří střední Evropy jsou typické disturbance třídy VI (FRELICH 2002), kde se projevuje jako dominantní prvek dynamiky disturbancí lesa vítr, který je doprovázen invazí podkorního hmyzu (SPLECHTNA ET AL. 2005) v porostech se to projevuje dvěma způsoby, buďto dojde vytvoření mezery (gap), což vede k vytvoření dalších větších mezer anebo dochází k zarůstání mezer z boku nebo druhou etáží stromů.

Obecně lépe reagují na disturbance ekosystémy, jež jsou člověkem ovlivněny minimálně, proto je důležité pro vytvoření prediktivních modelů, které nám umožní předvídat budoucí změny, abychom pochopili dynamiku disturbancí (WHITE & JENTSCH 2001). Narušení čili disturbance mají silný vliv na utváření struktury a druhové složení ekosystému lesů. Lesy s častým průběhem disturbancí obývají spíše druhy světlomilné a naopak tam, kde jsou intervaly mezi narušeními dlouhé, se vyskytují druhy stínomilné (FRELICH 2002). Přírodní disturbance jsou pro chod ekosystému velmi důležité a výrazně ovlivňují dynamiku horských lesů, ale protože hustota osídlení a těžba zapříčinily, že ve střední Evropě nenalezneme dostatečně rozlehlý areál přirozených člověkem neovlivněných lesů je vhodné využít informací ze studií jiných autorů (KULAKOWSKI & BEBI 2004), např. studie dlouhodobého působení disturbancí v lesích v rezervaci Parangalitsa v Bulharsku (PANAYTONOV ET AL. 2012).

3.2 Abiotické faktory

V přírodních smrkových lesích vyšších poloh se abiotičtí činitele uplatňují jako základní prvky podílející se na vymezení vývojových cyklů. Les je zde jak stoupá nadmořská výška, mnohem homogennější především strukturně a

objemově pouze v krátkém stadiu rozpadu a dorůstání se přibližuje charakteru výběrného lesa. Homogenita těchto porostů zapříčiňuje větší náchylnost ke katastrofickému rozpadu lesa často ještě před fází rozpadu, ve fázi optima kdy je les nevíce náchylný (POLENO & VACEK 2007).

Z abiotických činitelů, které se působí na tyto ekosystémy, je nedůležitější vítr, který i při nekatastrofickém scénáři vývoje lesa zodpovědný za vyvrácení většiny stromů ve stadiu rozpadu (POLENO & VACEK 2007). Oheň se jako disturbanční činitel, v lesích s převahou smrku ztepilého objevuje sporadicky a nemůžeme ho považovat za základní sílu dynamiky těchto lesů (WALLENIOUS 2002). Větrné vichřice se zde jsou hlavní silou, která ovlivňují dynamiku lesa jejich vliv je však různý a liší se podle toho, s jakou intenzitou vichřice na porosty působí síla větru nebo délka po kterou na les působí, nebo také jak a je daný porost starý a původ, pokud je nepůvodní, je průběh disturbance často katastrofální.

Pozitivní vliv disturbancí na vývoj ekosystému je patrný v boreálních smrkových lesích, kde je vývoj lesa spojený s katastrofickým rozpadem větších plochách a vývojem podle velkého vývojového cyklu. Aktuální pohled na dynamiku nenarušených smrkových lesů se s příchodem nových studií mění od koncepce dynamiky boreálních lesů publikovaných u nás např. (POLENO & VACEK 2007). KUULUVAINEN ET AL. (1998) ve své práci naopak poukazuje na to, že v boreálních lesích je dynamika smrkových porostů ovlivněna zejména maloplošným typem disturbance a vliv narušení známých z velkého vývojového cyklu (přemnožení kůrovce vítr, oheň) je pouze okrajový. Výsledkem tohoto maloplošného vývoje, pokud nedojde k rozsáhlému narušení nebo zásahu člověka, je vznik klimaxových stadií nesterjnorodých smrkových porostů (SVOBODA 2005B).

Disturbance např. větrné při svém působení na porosty, vytváří tzv. „microsites“ čili mikrostanoviště se specifickými klimatickými a fyzikálními podmínkami. Jedná se především o vývraty a ležící klády v různých stupních rozkladu, jež vytváří různé druhy vyvýšenin a na kterých se smrk velice úspěšně zmlazuje. Proto bychom se při obnově lesů v hospodářských lesích měli snažit co nejlépe stimulovat tyto podmínky a podpořit tím biodiverzitu a rozmanitost hospodářských lesů (KUULUVAINEN & KALMARI 2003).

3.3 Biotické faktory

Mezi biotické faktory ovlivňující horské lesy nejvíce je žír lesní zvěře a podkorní škůdci zejména pak kůrovec Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (L.) (*Coleoptera: Scolytidae*). Narušení způsobené jeho invazí jsou podstatným elementem dynamiky přírodních procesů v přirozených horských smrčinách. Avšak změna druhové skladby a ovlivnění lesů antropogenními faktory vede k tomu, že tyto lesy mají sklon k vyšší intenzitě kůrovcových narušení. A proto je výskyt kůrovce ve smrkovém hospodářském lese obvykle pokládán za velmi nebezpečným jev pro jeho funkční stability, výjimku ovšem mohou tvořit chráněné lesy přírodního původu (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). V přirozeném smrkovém lese je naopak invaze škůdců žádoucí pro jeho obnovu a z výzkumů v šumavském národním parku vyplývá, že na pod chřadnoucím lesem vzniká životaschopný podrost (JONÁŠOVÁ 2001).

Pokud je populace kůrovce dost velká je schopna napadat zdravé stromy a stále narůstat, dokud nedojde k vyčerpání zdrojů potravy nebo oslabením populace vnitrodruhovou (intraspecifickou) konkurencí. Nedostatek potravy sníží natalitu a zvýší mortalitu, poté přežijí jen ty silnější. Dále může dojít k vnějšímu oslabení populace např. prudká změna klimatu nebo také mezidruhová konkurence a nástup přirozených predátorů (POLENO & VACEK 2007). Dynamika výskytu kůrovce závisí nejen na množství hmyzu, ale především na počtu vhodných stromů, povětrnostních podmínkách a lidských opatřeních. Samotné napadení stromu je ovlivněno nejvíce expozicí věkem a množstvím živin a vody, která zásobuje strom (WERMELINGER 2004). Po napadení se ve stromu spustí obranná reakce, výronem pryskyřice v místě invazy kůrovce do stromu dále dochází ke změně fyziologických dějů hlavně přenosu asimilátu a strom chřadne (WERMELINGER 2004). Následné vyčerpání obranných látek a neschopnost obnovy pletiv vedoucí asimiláty vede k zvýšené defoliaci a strom chřadne. Okus zvěře je patrný zejména na listnatých dřevinách především na jeřábu (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004).

Provázanost jednotlivých složek disturbancí je známa zvláště pak, ve spojitosti s gradací lýkožrouta smrkového a napadáním zdravých jedinců smrku po

narušení větrem (SCHROEDER & LINDELÖV 2002). Extrémní vliv na dynamiku horských lesů má také dynamika klimatu a výskyt klimatických extrémů. Tyto extrémy v roce 2003 v podobě vysokých teplot a nedostatku srážek na Šumavě. Způsobili postupnou gradaci lýkožrouta smrkového, která byla ještě navíc urychlena orkámem Kyril (MATĚJKA 2011). Tyto extrémní teploty, které často předcházejí kůrovcové kalamitě, paradoxně nepodporují pouze invazi *Ips typographus* (L.), ale i kvetení a dozrávání šišek smrku. Následné usychání mateřského porostu umožňuje pronikání světla k semenáčkům, jež by zástin nepřežily (ŠANTRUČKOVÁ ET AL. 2010).

4 Obnova

K zajištění dynamické rovnováhy ekosystémů slouží obnova jejím předmětem je časový předěl při přechodu dvou produkčních cyklů, kdy dochází k výměně dvou generací stromů. Rozlišujeme dva základní typy a jeden odvozený druh obnovy a to přirozenou, umělou (síví nebo sadbou) a jejich kombinaci, kdy v rámci jednoho porostu využíváme obou metod (KORPEL 1991).

Horské porosty jsou velice komplexní a složité ekosystémy, a při jejich obnově hraje roli spousta činitelů, kteří ji ovlivňují. Pěstování lesa je tudíž o mnoho složitější a má odlišné hospodářské a celospolečenské cíle než management lesa v nižších polohách (HLADÍK ET AL. 1993). Přirozená délka života smrku se v nadmořských výškách 1200 m.n.m. pohybuje cca 350 let což je i délka vývojového cyklu porostu ve vysokohorských polohách s vyšší nadmořskou výškou se délka tohoto cyklu zkracuje (HLADÍK ET AL. 1993). Velký vliv na délku vývojového cyklu mají disturbance hlavně vítr a kůrvec, ty jsou pro většinu stromů ve fázi rozpadu hlavním způsobem, jak mohou padnout. Na samotnou obnovu, tedy i jaký druh dřeviny se zregeneruje, má poté podstatný vliv, k jakému typu disturbance dojde a jaký typ managementu je na daném území využíván. Dále závisí na zásobě kvalitních a životaschopných semen, vhodném médiu pro vzklíčení, příznivých podmínkách prostředí a schopnosti vzklíčení nebo zakořenění určitého druhu samotné dřeviny (KOZŁOWSKI 2002). Např. Semenáčky smrku pro svůj růst preferují především zvláštní mikrostanoviště jaký vytváří např. pokryv mechorostů a zejména pak tlející dřevo. Pronikáním světla do porostu, což

je v často horských lesích s nízkým horizontálním zápojem běžné, vzniká tak hustý travní podrost, ve kterém mají semenačky minimální ujímavost (JONÁŠOVÁ 2001, HARMON & FRANKLIN 1989). Nároky na světlo jsou však ve středoevropských horských smrččinách poměrně vysoké (např. v porovnání s boreálními lesy) a k úspěšné obnově je potřeba velkoplošného rozpadu porostu (HOLEKSA ET AL. 2006).

Důležitou roli pro následný vývoj obnovy mohou hrát i poznatky získané studiem mykorhízy tzv. soužití hub a kořenů vyšších rostlin, které je vzájemně prospěšné pro oba jde tedy o mutualistický vztah. Toto spojení aktivně využívá pro transport živin více než 80% suchozemských rostlin (VAN DER HEIJDEN & SANDERS 2002 SEC. IN SCATTOLIN 2006) např. trav, kde může mykorhíza velmi pozitivně ovlivňovat a jejich růst zejména pak pokud jede o imisně či jinak člověkem narušené lokality. Ty se pak stávají mnohem agresivnějšími kompetitory a vytlačují ostatní rostliny (VÁVROVÁ 2009). V mírných a boreálních lesích je až 95% z krátkých kořenů spojeno s hyfami ectomykorhizních hub (SMITH & READ 1997 SEC. IN SCATTOLIN 2006). Druh a vitalita těchto ECM hub se nemění mezi stromy ve stejném porostu a mnohem více je ovlivněna typem podloží především pH expozicí které hrají hlavní roli při adaptivním výběru ECM (SCATTOLIN 2006). Z toho vyplývá, že lokality postižené imisemi, při kterých došlo ke změnám pH, bude obnova trvat delší dobu, než dojde k regeneraci houbových mycelií.

4.1 Umělá obnova

Úspěch obnovy závisí na tom jak se při zakládání a následné péči o porosty napodobí a urychlí přírodní procesy (KORPEL ET. AL. 1991). Pokud volíme umělou obnovu, měli bychom nejdříve provést důkladnou analýzu růstových podmínek a projekt obnovy daného porostu. Postup obnovy by měl být veden tak, že se nejprve zalesňují nejlépe zalesnitelná místa, poté můžeme doplnit a pokud je to možné rozšířit existující nárosty nebo zalesněné plochy. Dále se se snažíme o vytvoření klínovitých předpolí z již zajištěných skupin což porosty lépe ochrání proti nepříznivým ekologickým podmínkám (KORPEL ET. AL. 1991). Tento postup jak uvádí KORPEL (1991) by měl vytvořit skupinovitě a porosty dřevin tzn. přírodní vývoj napodobující obnovní postup známí z malého vývojového cyklu, který

vyloučí možnost vzniku druhově a výškově homogenních porostů. Avšak k tomu nedochází vždy a i přes veškerou snahu lesníku se na horách vytváří homogenní porosty. Navíc v porovnání s přirozenou obnovou při umělé obnově dochází ke snížení vnitrodruhové populační variability, díky čemuž dochází ke snížení adaptability ke změnám podmínek prostředí a snížení produkce v porovnání s porosty obnovované přirozeně (GOMORY 1988 IN KORPEL 1991).

Pro NP Šumava, jak na základě jeho směrnic vyplývá (SMĚRNICE Č. 7/2007 SPRÁVY NP ŠUMAVA), má umělá obnova v národním parku sloužit pouze jako doplněk přirozeného zmlazení. Její realizace by měla vést ke tvorbě věkově a (výškově) diferencovaných porostů způsobem, který je co nejbližší přírodním procesům na dané lokalitě. Realizaci těchto zásahu docílíme vzniku přírodě blízkých věkově a prostorově diferencovaných lesů, rovnoměrného zastoupení porostních skupin a zajištění vhodné druhové skladby podle toho v jaké vývojovém stadiu se les a typ porostu nachází.

Jako vhodný prvek obnovy horských smrkových lesů se umělá obnova uplatňuje v rámci podsadeb, ty využíváme především k doplnění přirozené obnovy, pokud je nedostatečná a při splnění těchto podmínek (VACEK & PODRÁZSKÝ 2000):

- porosty mají ochrannou funkci, brání pohybu sněhu, vzniku lavin apod.
- poškozené porosty (imisemi, větrem, zvěří, kůrovcem apod.)
- půda pod porosty je náchylná k erozi
- porosty není možné těžit z hlediska ochrany přírody
- porosty v mrazových polohách.

Velký přínos mají podsadby tam, kde kvůli rychlému rozpadu porostů není přirozená obnova dostatečná k zachování všech funkcí lesa. Nutné jsou i při disturbancích kdy dochází k následné asanaci dřevní hmoty, kdy je přirozená obnova lesa při absenci padlých klád velmi obtížná. Poté je velmi důležité abychom znovu vysadili pionýrské či klimaxové druhy dřevin (PODRÁZSKÝ 1999).

4.2 Přirozená obnova

Nejdůležitější prvek regenerace přírodě blízkému způsobu obhospodařování lesů je přirozená obnova. Tento typ obnovy lesa je jedním ze základních stavebních kamenů managementu porostů v bezzásahových zónách národních parků. Definice podle KORPELA 35 (1991) označuje přirozenou obnovu jako, přírodní jev vývoje lesa ve kterém se odráží schopnost lesního společenstva (porostu) vlastní autoreprodukce. Buďto jde výsledek využití autoreprodukčních vlastností lesa cílevědomou pěstební činností, anebo je označována za a jedno z vývojových stadií přirozených ekosystému, kde je součástí stability a dynamické rovnováhy. Přirozená obnova je typická vysokým počtem semenáčků po semenném roce, avšak úmrtnost v prvních letech je vysoká a až 90% jedinců odmírá.

Při obnově lesních porostu se rozlišují dva typy zmlazení a to vegetativní a generativní. Generativní neboli semenná vzniká opadem semen z mateřského porostu. Vzniklý porost je autochtonní, geneticky variabilní přizpůsobeny okolním ekologickým podmínkám. Generativní přirozená probíhá ve vyšších polohách na alpské hranici lesa, kde již kvůli krátké vegetační době nejsou stromy schopné fruktifikace a stromy se rozmnožují hřížením přes zakořeněné větve (KORPEL 1991). Nejdůležitějšími faktory ovlivňující dynamiku přirozeného zmlazení, patří různé typy abiotických a biotických narušení zvláště pak mráz, pohyb sněhu, poškození zvěří a konkurence přizemní vegetace nezanedbatelné jen působení klimatu a dlouhá perioda semenných let což je pro tento typ lesů typické (ZENÁHLÍKOVÁ ET AL. 2009).

4.2.1 Obnova na holých asanovaných plochách

Vyklizení ploch po disturbanci tj. polomů nebo těžba napadených stromů se velmi zásadně podepisuje zejména na půdním povrchu. Zejména na mechorestech, jež na změny mikroklimatických podmínek reagují snížením pokrývnosti JONÁŠOVÁ & PRACH (2008). Často se po tak vyklizení polomů stane z heterogenního prostředí polomu celistvá homogenní plocha, jež může mít negativní vliv především na biodiverzitu a přirozenou obnovu (SVOBODA 2007, HANSEN 2003, MÜLLER 2010) i JONÁŠOVÁ & PRACH (2008) své studii tento trend

potvrdily, když zaznamenali největší změny v pokryvnosti vegetace právě na holinách. A právě přizemní vegetace má významný vliv na obměnu stanovištních podmínek a následnou mortalitu mladých jedinců.

Asanace často poškozuje i již životaschopný nálet, který vznikl ještě před disturbancí a prošel nevíce citlivou fází klíčení (JONÁŠOVÁ ET AL. 2010), v takovýchto porostech dochází, tak přerušení přirozených procesů vývoje a tlakem vegetace a zvěře může postupem času dojít ke snížení počtu jedinců do té míry, že les již nebude schopný autoreprodukce. V takovém případě je nebytná složitá, finančně a časově náročná umělá obnova.

4.2.2 Obnova po větrném narušení

Obnova se v bezzásahovém režimu po větrné disturbanci liší především v druhovém složení jak přizemí vegetace (VÁVROVÁ 2009), tak druhů obnovovaných dřevin. Podle studie JONÁŠOVÉ ET AL. (2010) v Tatranském národním parku (TANAP), kde vlivem tzv. bory padla velká část smrkových lesu, se plochách na kterých neproběhla asanace, vyskytuje znatelně vyšší podíl zmlazení a oproti asanovaným plochám. Na asanovaných plochách byli počty jedinců 3380 a 1210 na Ha zatímco počty jedinců na plochách bez zásahu byli 8835 a 7225 na Ha. Dalším důvodem může být nízký počet semenných stromů a vzdálenost mezi nimi což dokazují nižší počty zmlazení smrku na všech lokalitách. Zajímavé je i zjištění vysokého počtu listnatých druhů (bříza a vrba) na větrem vyvrácených stromech. Je tomu tak zejména, protože pionýrské druhy preferují jiné druhy mikrostanovišť než smrk to např. obnaženou půdy po vyvrácených stromech.

4.2.3 Obnova po kůrovcové disturbanci

Přirozená obnova se v lesích, které po intenzivním působení kůrovce odumřeli, se zcela liší od ploch asanovaných a to tím že zde nedošlo k narušení přirozených regeneračních procesů a půdního povrchu jak je to mu při těžbě nebo při polomu. Těchto plochách se vyskytuje minimální počet pionýrských druhů dřevin, ty jsou zcela vytlačeny smrkem ztepilým. K významným změnám

nedochází ani v bylinném podrostu, pokrýv trav i mechu (JONÁŠOVÁ & PRACH 2008).

4.2.4 Struktura zmlazení

Smrk ztepilý bývá považován za polostinný až stinný druh (helisciofyt až sciofyt) se střední a až vyšší tolerancí k zástinu. Podle některých autorů jde ale o slunnou dřevinu snášející zástin pouze v mládí, a proto dokáže podobně jako jedle čekat na svou šanci v zástinu i celá desetiletí aniž by po změně porostních poměrů ztratil schopnost akcelarovat růst a během pár let několikanásobně zvýšit svůj přírůstek (MUSIL 2003). Tato schopnost velmi pozitivně ovlivňuje další obnovu lesa např. při změnách ve světlostních poměrech a tím dává konkurenční výhodu v podobě vyvinutého kořenového systému před dřevinami teprve klíčícími. Reakce na podrostu na změny je opožděná, není okamžitá a smrky přizpůsobují pozvolna. Výhodu mají starší jedinci, protože byli vystaveni déle nepříznivým klimatickým podmínkám a lépe se jim přizpůsobili, než mladší z počátku rychleji rostoucí (LUSHER IN HLADIK ET AL. 1993)

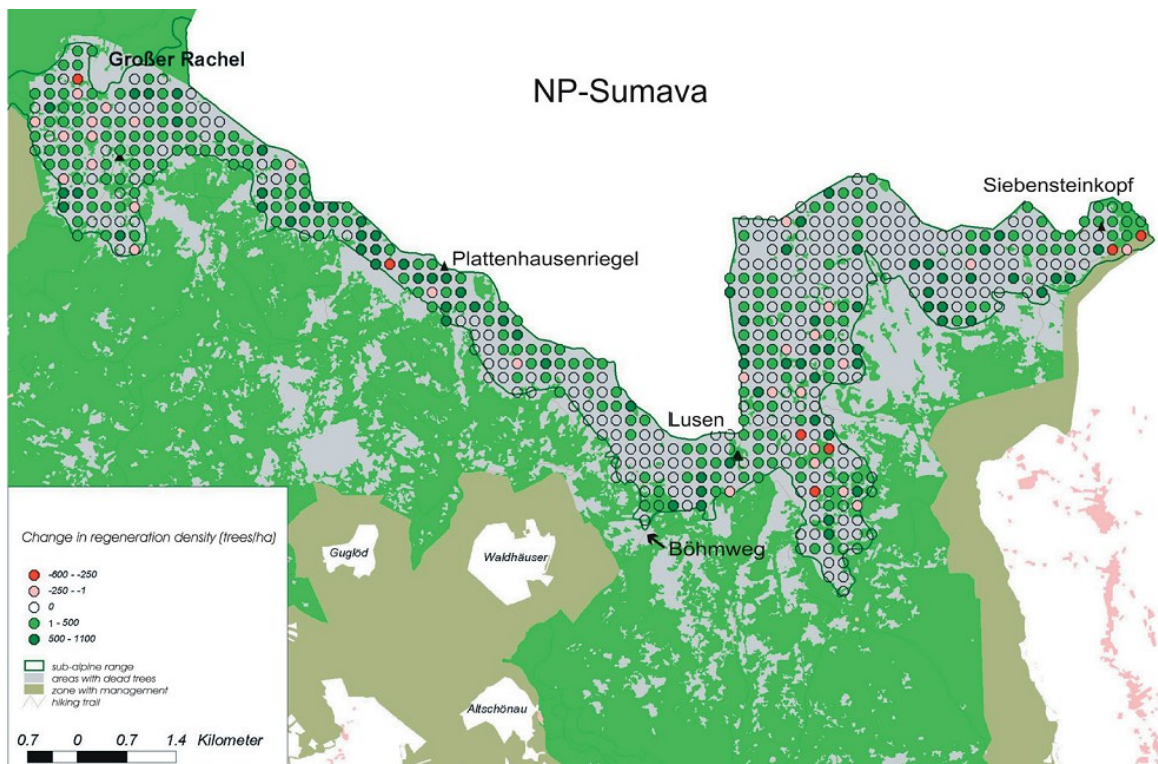
Na strukturu právě vznikajícího lesa, mají výrazný vliv i další faktory, především světelné poměry, vnitrodruhová kompetice a konkurence rostlin v bylinném patře. Výškový růst je v úseku od 30 do 500 centimetrů ovlivňován řadou faktorů z nichž nejdůležitější je světlo to však může být kombinováno nebo překrýváno řadou jiných faktorů (HLADÍK ET AL. 1993). Tyto a mnohé další například abiotické faktory způsobují vysokou úmrtnost nejmladších stádií smrku ve věku do 4-5 let (Jonášová & Prach 2004). Vliv kompetice přizemní vegetace zejména na pomalu rostoucí semenáčky v závislosti na distribuci slunečního záření se věnují práce (CANHAM ET AL. 1990, GRASSI & BAGNARESI 2001). Větší roli než světlo ale má kořenová kompetice, která se na horách, kde převažují na živiny chudé půdy, projevuje mnohem intenzivněji než na půdách bohatých na živiny kde je tomu spíše naopak (COOMES & GRUBB 2000).

Věkové a druhové struktura členění závisí na druhu disturbance, která postihne daný horský les (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004). Ty vytváří specifické podmínky pro rychlost a druhovou selekci přirozené obnovy, jde o různé typy mikrostanovišť, které přímo ovlivňují mortalitu a vzcházení lesních dřevin. Závisí

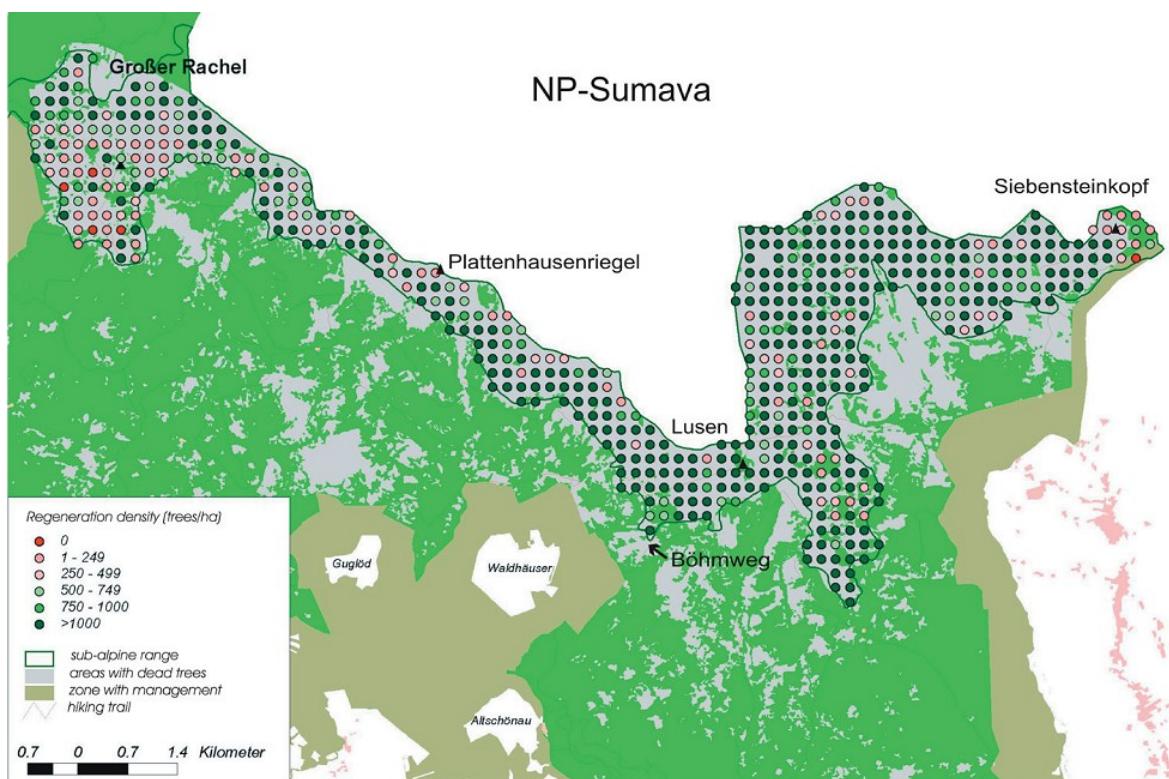
obzvláště na mikroreliefu a druhu substrátu, na kterém se dřevina zmlazuje. Zejména tlející dříví je jedním z hlavních činitelů ovlivňujících strukturu a z mnoha studií vyplývá, že nejméně polovina jedinců se nachází na tomto substrátu. (HEURICH 2009, JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, JONÁŠOVÁ ET. AL. 2010, BAČE ET. AL 2011, BAČE ET. AL 2012). Stromy na těchto mikro stanovištích vytváří malé shluky a skupinky, které vyrůstají spolu a vzájemně podporují. Zároveň je takováto skupinka zmlazení odolnější vůči kompetitorum díky schopnosti si časem přizpůsobit mikrostanoviště (HEURICH 2009).

Početností zmlazení smrku, jeřábu a ostatních druhů dřevin se na plochách zasažených disturbancí se zabýval HEURICH (2009) ve studii z Bavorského národního parku. Z výsledků vyplývá, že semenačky měřící více než 20cm se vyskytovali na 99,1% ploch v roce 2005. Na základě těchto výsledků konstatuje, že dochází ke zvyšování regenerační hustoty oproti roku 1998, kdy procento ploch bez náletu dosahovalo 6,3%. Tento pozitivní trend se projevoval na všech zkoumaných plochách. Zatímco počet kruhových ploch s méně než 500 jedinců na hektar se snížil z 32,7 na 20,8% méně než v předchozím přehledu, počet ploch s více než 500 jedinci na hektar se zvýšil z 62,8 na 79,2%. Podíl ploch s více než 1000 jedinci na hektar se zvýšil ze 41,6 na 62,4% (obr. 2-3). Během měření došlo i vyrovnání rozdílů v počtu a hustotě zmlazení mezi západní a východní částí parku.

Abychom udrželi strukturu smrkového lesa, je třeba alespoň 200 jedinců na ha (MAYER & OTT 1991). Díky tomu můžeme konstatovat, že horské smrčiny v střední Evropě mají dostatečný potenciál k tomu, aby si udrželi schopnost se obnovit pomocí přirozené obnovy i při rozsáhlé disturbanci (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, HEURICH 2009).



Obrázek 2. Početnost zmlazení v oblasti horských smrčín Roklan - Luzný v roce 2005 (Heurich 2009).



Obrázek 3. Změna početnosti zmlazení smrku v oblasti horských smrčín Roklan – Luzný mezi roky 2002 - 2005 (Heurich 2009). V oblasti proběhla kůrovcová disturbance s vrcholem v roce 1996.

4.2.5 Vliv mikrostanoviště na přirozenou obnovu

Plochy zasažené disturbancí se nám mohou často jevit jako mrtvá měsíční krajina bez života ale při bližším pohledu je to právě naopak. Na těchto plochách dochází ke změně stanovištních faktorů a životních podmínek, které velmi se pozitivně podílejí na zvýšení počtu druhu (dřevokazné houby, hmyz, ptáci) i na další vývoj lesa mají tyto změny velmi pozitivní vliv, kde změna podmínek v podrostu nahrává přirozené obnově. Podle studií z Bavorského národního parku, se výskyt přirozené obnovy potvrdil na všech zkoumaných plochách (BAUER 2002, HEURICH 2009). Markantní vliv na tento fenomén dynamiky přirozených lesů a především na hustotu přirozené obnovy, mají mikrostanoviště, kde specifické teplotní, vlhkostní a živinové poměry hrají hlavní roli při ujímaní a vzcházení smrkových semen. Výzkumem v této oblasti se zabývá řada autorů (SHÖNENBERGER 2002, HANSSEN 2003, JONÁŠOVÁ & PRACH 2004, BAIER ET AL. 2006, BAIER ET AL. 2007, VÁVROVÁ ET AL. 2007, ILISSON ET AL. 2007, VÁVROVÁ 2009, BAČE ET AL. 2011) a tzv. microsites čili mikrostanoviště ovlivňují v horských smrčínách především tyto druhy stanovišť tvar mikroreliéfu, mohutnost humusové vrstvy a půdních horizontů a hustota podrostu. Také výzkum (KUPFERSCHMID ET AL. 2006) po kůrovcové disturbanci ve švýcarských Alpách prokázal rozhodující vliv mikrostanoviště na schopnost přirozené obnovy.

4.2.5.1 Tvar reliéfu

Studiu mikrostanovišť věnoval mimo jiné i (HANSSEN 2003), který se vedle vlivu vegetačního krytu, vrstvy humusu a vzdálenosti k semenným stromům zabýval tvarem i mikroreliéfu na obnovu smrku ztepilého. S ohledem na často mělkou vrstvu půdy a extrémní klimatické podmínky hor je tvar reliéfu, čili mikrorelief jedním z hlavních faktorů, který působí na přirozenou obnovu těchto lokalit. Z jeho výzkumů plyne, že semenáčky přežívají lépe nejen v opadance, než na lokalitách pokrytých mechem a zároveň lépe i v terénních depresích, než mimo ně (na studovaných plochách zaujímaly deprese 4,9 % plochy, ale vyskytovalo se v nich 24,1 % semenáčků). Zde jsou chráněny před mrazem či přehřátím.

4.2.5.2 Mrtvé dřevo

Jedním z ukazatelů přirozeného vývoje přírodních lesů je výskyt tlejícího tedy „mrtvého dřeva“. Dřevní hmota je často opomíjenou, i když velmi důležitou součástí mnoha ekosystémů s množstvím zásadních ekologických funkcí, jež se podílí na utváření hlavních strukturálních znaků typických pro lesy blízké přírodě (HARMON ET AL. 1986). Shrnutí všech nejdůležitějších vlastností a funkcí mrtvého dřeva CWD popsala ve své práci STEVENSOVÁ (1997, SEC. IN SVOBODA 2005B):

- příznivý vliv na obohacování půdy o organickou hmotu a živiny, s pozitivním účinkem na fyzikální a chemické vlastnosti půdy
- pozitivně ovlivňuje biologickou diverzitu všech složek lesních ekosystémů
- vliv na tvar, funkci a strukturu vodních toků v lesních porostech a morfologii svahů
- ovlivnění koloběhu uhlíku v ekosystému

Mnohé studie provedené v oblasti střední Evropy potvrdily předpoklady, že smrk v horském pásmu, je z částí vázaný na obnovu na tlejícím dřevě a na mikroklima s ním spojené. Semenáčky v organickém nebo na substrátu tvořeném mrtvým dřevem mají významně vyšší obsah stopových prvků N, P, K, Mn, Zn (jen mrtvého dřeva) ve srovnání se sazenicemi pěstovanými na minerální půdě. Tuto skutečnost popsal BAIER ET AL. (2006) v bavorských Alpách, kde je zhoršený přístup k živinám díky alkalickému podloží a přirozená obnova smrku je tudíž možná pouze díky trouchnivějícímu dřevu a kyselé humusové vrstvě. Počty zmlazení se liší mezi různými typy rozkládajícího se dřeva podle studie od BAČEHO (2011) je ujímavost semenáčků vyšší na pařezech než napadlých kmenech. Zejména protože pařezy jsou kořeny spojeny s půdou, což podporuje rychlost rozkladu, ten je v podélném směru rychlejší (RYPÁČEK 1957 SEC. IN BAČE 2011) a získávání živin z půdy. Důležitá je také kompetiční výhoda před působením přízemní vegetace, nejen svým umístěním nad terénem, ale výskytem v různých vegetačních stadiích kolem pařezů. Obnova na padlých kmenech závisí i na stupni rozkladu druhu hniloby. Existencí pozitivní korelace mezi druhem hniloby (houby) a počtem zmlazení na kládě se zabýval (BAČE ET AL. 2012). Ve studii z NPR Šumava připisuje významný vliv hub v tlejícím dřevě smrku na hustotu zmlazení.

Především pak přítomnost bílé hniloby hub *Armillaria* spp. nebo *S. nigrolimitatus* měla pozitivní vliv na semenáčky. Ve srovnání s dřevem, ve kterém dominuje *F. pinicola* byl počet zmlazení až 7krát vyšší než na kládách s bílou hnilobou.

I další studie od BAIERA ET AL. (2007) na svazích horských lesů v Bavorských alpách, kde má mrtvé dřevo na prudkých elevacích pozitivní účinek nejen na ujímavost semenáčků. Kolem padlých klád se totiž nachází často silnější vrstvy organický látek což umožňuje výskyt a vyššího počtu semenáčků a mladých stromků, než na plochách bez překážek. Naproti tomu SCHÖNENBERGER (2002) udává, že ponechání padlých klád po polomu na místě škodí přirozené obnově smrku zejména v počátečních stadiích v 10-ti letech, což je v rozporu s většinou studií ostatních autorů. Podle nichž naopak kmeny velkých dimenzí zvyšují druhovou diverzitu, obohacují půdu o živiny nebo mohou sloužit jako ochranný prvek před okusem lesní zvěří (HEURICH 2001, JONAŠOVÁ & PRACH 2004, ILISSON ET AL. 2007). Význam mrtvého dřeva silnějších rozměrů pro regeneraci smrku je důležitý především v lesích hustým podrostem, jak dokládají výzkumy z NPR v Jeseníkách a na Šumavě (BAČE ET. AL 2011).

4.2.5.3 Mechy

Přítomnost mechového patra v lese má pozitivní vliv na mikroklima lesních porostů, nejen díky své vysoké schopnosti absorbovat vodu, ale tím že přispívají k hromadění organické hmoty, snižují teplotu půdy a naopak negativní vliv mají na dostupnosti živin (BONAN & SHUGART 1989). Regenerační hustota na mikrostanovištích pokrytých mechem je velmi proměnlivá a liší se od druhu a postupem času. Nejlepší podmínky pro semenáčky smrku vytváří *Sphagnum* spp. a *Polytrichum commune* a zatímco např. *Dicranum* spp. a *Pleurozium shreberi* je pro semenáčky nevhodné. Postupem času se však může zvyšovat mortalita zmlazení a to zejména v porostech rodu *Sphagnum* (HANSEN 2003). To potvrzuje i studie JONÁŠOVÉ & PRACH (2004), že mikrostanoviště mechu je sice vhodné pro vzcházení semenáčků, ale a s vyšší mortalitou.

4.2.5.4 Smrkový opad

Působení smrkové hrabanky není zatím dostatečně prozkoumáno, často se projevují rozporuplné názory na vliv opadu na přirozenou obnovu což je zapříčiněno především možným ovlivněním ostatními stanovištními faktory (VÁVROVÁ 2009). Část vědců (BAIER ET AL. 2007, HANSEN 2003) prosazuje opad jako vhodný substrát zejména ke klíčení. Těchto poznatků již využívali lesníci především ve školkařství, kde se je smrková hrabanka používala při dunemanově metodě pěstování jehličnatých semenáčku. Naproti tomu ale podle (JONÁŠOVÁ & PRACH 2004) je vysoká vrstva opadu odpovědná za odumírání části semenáčků. Důvody mohou být různé vyšší evaporace, alelopatický vliv rozkládajících se jehlic na právě klíčící semena či nižší termoregulační schopnosti opadu a následné vysychání kořenů (NAKAMURA 1992 SEC. IN VÁVROVÁ ET AL. 2007). Za možný alelopatický vliv smrkových jehlic na redukci kořenů smrkových semenáčku jsou zodpovědné látky p-hydroxy acetophenon a picein (VÁVROVÁ 2009).

Naproti tomu HANSEN (2003) uvádí, že dominance smrkové hrabanky naopak zvýhodňuje semenáčky proti jiným oproti ostatním mikrostanovištím např. (borůvčí, mechy) pro vyšší podíl dostupných živin z rozkládajících se organických látek. Musí být však zachovány světelné poměry, aby nedocházelo přehřívání a kořenového vlášení.

4.2.5.5 Dominance bylinného patra

Společenstva bylin a travin hrají velmi důležitou roli při obnově nejen v horských oblastech, jejich vliv závisí na druhovém složení a typu vegetace. Markantní je ovlivnění především v počáteční fázi růstu semenáčků zejména u hustoty a mortality (ULBRICOVÁ ET AL. 2006). Mezi hlavní druhy přizemní vegetace ovlivňující přirozenou obnovu smrku patří *Vaccinium myrthylus*, *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*. Mezi ostatní typy patří různé druhy kapradin (*Pteridium aquilinum*, *Athyrium distentifolium*). Např. podrostu *A. distentifolium* podrostu je vhodný jako mikrostanoviště pro regeneraci pouze po krátkou dobu (BAČE ET AL. 2011), vyskytují se v ní, kteří unikli jejímu kompetičnímu vlivu stejně jako *P. aquilinum* (VÁVROVÁ 2009). Dále byli studovány možné alelopatické účinky *Athyrium filix-femina* u smrkových sazenic ale pouze

v laboratorních podmínkách (PELLISSIER 1993 SEC. IN VÁVROVÁ 2009), naopak u *Oxalis acetosella* byli potvrzeny pozitivní účinky jejich dominantního postavení (VÁVROVÁ 2009).

Podrost *Vaccinium myrthylus*

Ve srovnání s porosty *A. flexuosa*, *C. villosa* nebo *A. distenifolium* je porost *V. myrthillus* kompetičně slabší k semenáčkům smrku ztepilého (BAIER ET AL. 2006, VÁVROVÁ 2009, BAČE ET AL. 2011). Vhodnější je i pro odrůstání semenáčků na mrtvém dřevě protože zde nedochází k zarůstání padlých klád (BAČE ET AL. 2011). *Vaccinium myrthylus* je oproti ostatním druhům přizemní vegetace vhodný zejména v zimním a jarním období, kdy jsou semenáčky ohroženy poleháním odumřelých částí travin (ŠERÁ ET AL. 2000). I přesto je podrost pro vzcházení semenáčků nevhodný pro možné alelopatické účinky opadu. Fenolické látky, které jsou obsaženy v listech, mají inhibiční vliv na růst (VÁVROVÁ 2009). Dalším důvodem může být i upřednostňování podobných substrátů pro vzcházení, tedy kyselá mikrostanoviště se silnou vrstvou humusu (BAIER ET AL. 2006), což na alkalických půdách může poskytovat vhodné podmínky pro přirozenou obnovu.

Porosty travních společenstev

Jako velmi nevhodná mikrostanoviště jsou mnohými autory označovány travní společenstva *A. flexuosa* a *C. villosa* a to především pro svůj kompetiční vliv na přirozenou obnovu (ŠERÁ ET AL. 2000; HANSEN 2003; JONÁŠOVÁ & PRACH 2004; BAIER ET AL. 2007; VÁVROVÁ ET AL. 2007; VÁVROVÁ 2009). Jejich dominance závisí do určité míry a na imisní situaci, jak tomu naznačuje vývoj v krkonošském národním parku, kdy se během let 1995-2006 vlivem snížení emisí SO₂ došlo k výraznému ústupu obou dominantních trav ve prospěch mechu. Vliv hustého podrostu travin spočívá v rychlosti a rozrůstání oddenků. *C. villosa* se dokáže rozrůst o 0,3 – 0,5 m ročně což vede k vytvoření hustého porostu (až 2000 stébel na 1 m²) a neproniknutelné hrázi kořenů v půdě již během tří let o prosvětlení (FIALA ET AL. 2007). V této situaci je silný kompetiční tlak kořenů trav v boji o vodu a živiny hlavní příčinou mortality přirozeného zmlazení, také mechanický tlak

odumřelých stébel může ohrozit, ohýbat a nakonec zadusit semenáčky (HANSSEN 2003, ŠERÁ ET AL. 2000).

Naproti tomu může být hustý podrost prospěšný zvláště pro klíčící rostliny, které zde ukryty před konzumenty např. ptáky (VÁVROVÁ 2009), i JONÁŠOVÁ & PRACH (2004) zaznamenali vyšší počet hlavně u nejmladších stadií jak v porostech *C. villosa* tak v *A. flexuosa*, kde přežili i starší jedinci. Význam porostů druhu *A. flexuosa* pro přirozenou obnovu smrku ztepilého může též stoupat se zvyšující se nadmořskou výškou a s ní související extremitou klimatických podmínek. V těchto podmínkách může facilitační efekt porostu *A. flexuosa* převážit nad kompetičním (GERMINO ET AL. 2002 SEC. IN VÁVROVÁ 2009).

4.2.6 Škody na obnově

Zásadní vliv na lesní ekosystémy a jejich management mají škody způsobené fytofágními obratlovci, ty výraznou mírou ovlivňují především rychlost obnovy. Škody jsou významné především u listnatých druhů dřevin zejména u jeřábu ptačího, který je ovlivněn především okusem spárkaté zvěře (BAČE ET AL. 2009). Z výzkumu které provedl Nascher (1979 sec. in Čermák 2008) vyplývá, že vysokohorský smrk potřebuje k obnově pod porostem cca 26 let, než dosáhne výšky 1,5m. Pokud ale dojde ke škodám např. okusem terminálů, tak se u 35 % jedinců prodlouží tato doba na 34 let, a pokud je okus nad 50% tak dokonce 42 let. Dlouhodobý okus, může vézt k výrazným změnám dřevinné skladby. V Bavorských Alpách, kde jsou na rozdíl od území České republiky k dispozici dlouhodobá systematická sledování, způsobil, okus ve smíšených porostech smrku ztepilého, jedle bělokoré, buku lesního a javoru klenu změnu dřevinné skladby ve prospěch smrku a buku na úkor jedle a klenu (AMMER 1990 SEC. IN ČERMÁK 2008). Rozsah těchto poškození v lesích, kde je regenerační strategie založena na stínu tolerantních dřevinách, je závislý především na hustotě populací velkých býložravců, ty zvyšuje mortalitu semenáčků (TREMBLAY ET. AL. 2007).

Dále můžeme za škůdce považovat i různé druhy ptáku, kteří poškozují především semena a šišky patří mezi ně křivka obecná (*Loxia curvirostra*), jejíž spotřeba může přesáhnout až 2100 semen denně, mezi občasné patří strakapoud velký (*Dendrocopos major*) a někteří holubovití (*Columbidae*) (FLOUSEK 1997).

Významnější jsou pak také škůdci jako např. veverka obecná (*Sciurus vulgaris*) ale i hraboš mokřadní (*Microstus agrestis*), ty poškozují především semenáčky i zajištěné kultury kroužkováním (FALTA 2002).

Úkolem managementu je proto zajistit nerušený odpovídající vývoj těchto lokalit, tak aby nedocházelo vlivem zvýšeného nepřirozeného tlaku škůdců na porosty ke zpomalení a následně nežádoucí druhové selekci přirozené obnovy např. podporou přirozených predátorů.

5 Závěr

Závěrem je možno konstatovat, že v disturbancích opravdu nelze spatřovat riziko pro přirozenou obnovu horských lesů. Z řady výzkumů vyplývá, že přirozená obnova na sledovaných plochách je dostačující pro vytvoření mozaikovitě strukturovaného horského lesa. Těžbu bychom jako ochranný prvek před působením kůrovce měli uplatňovat pouze při v ochranných pufrálních zónách kolem parků a v hospodářských lesích. Není přirozenou součástí přírodních procesů v ekosystému a má často velmi negativní dopad přízemí vegetaci, zvyšuje extremitu podmínek na stanovišti. Je dokázáno, že při kumulaci přírodní a antropogenní disturbance dochází k vyšší míře narušení, takže tzv. postdisturbační těžba naopak eskaluje dopad disturbance prvotní (FRELICH 2002, LINDENMAYER ET AL. 2008).

Ochrana těchto lesů by se měla soustředit na ochranu především přírodních procesů jako takových ve všech vývojových stadiích. Přírodní procesy, jako je např. větrná disturbance, vedou na základě předložených výzkumů k postupnému zvyšování biodiverzity především v důsledku ponechání dostatečného množství odumřelého dřeva, které se významně podílí na obnově bohatě strukturovaných společenstev horských smrčín. Ponechání samovolnému vývoji tedy nemá zásadní negativní vliv ani na biodiverzitu a naopak podporuje výskyt druhů, které bychom v uzavřeném tmavém lese nenalezli. Nemění se ani druhová skladba dřevin ba naopak zvyšuje se zastoupení jeřábu a náletových druhů. Získané poznatky je vhodné uplatňovat především v horských lesích, kde je kladen důrazem na mimoprodukční funkce lesa.

Pro zajištění trvale udržitelného, ekologicky a ekonomicky efektivního budoucího vývoje horských lesů by se měli rozhodnutí managementu opírat, nejen o historicky velmi pokročilé pěstebně empirické znalosti lesníku ve střední Evropě ale i o nejnovější poznatky vědeckých pracovníků.

6 Literatura

1. AMMER, CH. 1990: Auswirkungen des Bestockungswandels und der Waldschaden auf die Schutzfunktion des Bergwaldes gegenüber Schneebewegungen. In Schuster, E. J., (ed.), 1990. Zustand und Gefährdung des Bergwaldes. Ergebnisse eines Rundgespräches, 21. April 1989: 102-111.
2. 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. *European Journal of Forest Research*, 126(1): 11-22.
3. BAIER, R., Ettl, R., HAHN, CH., GÖTTLEIN, A. 2006: Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps a bioassay. *Annals of Forestry Sciences*, 63(4): 339-348.
4. BAUER, M. L. 2002: Walddynamik nach Borkenkäferbefall in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. Dissertation Arbeit, Fakultät Wissenschaftszentrum Weißenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt, Technischen Universität München.
5. BAČE, R., JANDA, P., SVOBODA, M. 2009: Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezí. *Silva Gabreta*, 15 (1): 67 – 84
6. BAČE, R., SVOBODA M., JANDA, P. 2011: Density and Height Structure of Seedlings in Subalpine Spruce Forests of Central Europe: Logs vs. Stumps as a Favourable Substrate. *Silva Fennica*, 45(5): 1065–1078.
7. BAČE, R., SVOBODA M., JANDA, P., V., POUŠKA, 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.
8. BONAN, G. & B., SHUGART, H. H. 1989: Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 1-28.
9. BUTTOUD, G., BRUN, F., GLUCK, P., PRICE, M., SCHÖNENBERGER, W. 2000: White Book 2000 on Mountain Forest in Europe. Sain jean d' Arvey, EOMF 2000, 56p.

10. CANHAM, CH. D., DENSLOW J. S., PLATT, W. J., RUNKLE, J. R., SPIES, T. A., WHITE P. S. 1990: Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20(5): 620-631.
11. COOMES, D. A. & GRUBB, P. J. 2000: Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecol. Monography*, 70(2): 171-207.
12. ČERMÁK, P. 2008: Vliv zvěře na stav a vývoj lesních ekosystémů. *Ochrana přírody*, 63(1): 28 – 30
13. DOBROVOLNÝ, P. & BRÁZDIL, R. 2003: Documentary evidence on strong winds related to convective storms in the Czech Republic since AD 1500. *Atmospheric Research*, 67-68: 95-116.
14. FALTA, V. 2002: Prežívání semenáčků smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) a jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia* L.) v narušených lesních ekosystémech Krkonoš a Krušných hor. (Disertační práce, ZF, JU České Budějovice). 124s.
15. FIALA, K., TŮMA, I., HOLUB, P. 2007: Porosty trav na odlesněných plochách nežádoucích buřň, *Živa*, 55(5): 203–205.
16. FLOUSEK, J. 1997: Monitoring ptáků a savců v Krkonošském národním parku. In: *Geoekologické problémy Karkonoszy*, Przesieca, 15 -21.
17. FRELICH, L. E. 2002: *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen deciduous forests*. Cambridge University Press, Cambridge, 261p.
18. GERMINO, M. J., SMITH, W. K., RESOR A. C. 2002: Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology*, 162(2): 157-168.
19. GOMORY, D. 1988: Vplyv obhospodarovania na genetickú štruktúru populácií smreka obyčajného (*Picea abies* (L.) Karst) na Slovensku. (Kandid. Disertační práce. VŠLD, Zvolen). 126s.
20. GRASSI, G., & BAGNARESI, U. 2001: Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along natural light gradient, *Tree Physiology*, 21(12-13): 959-967.
21. HANSEN, K. H. 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180(1-3): 199-213.

22. HARMON, M. E., FRANKLIN, J. F., SWANSON, F. J., SOLLIN S, P., GREGORY, S. V., LATTIN, J. D., ANDERSON, N. H., CLINE, S. P., AU MEN, N. G., SEDELL, J. R., LIENKAEMPE, G. W., CROMACK, K., CUMMINS, K. W. 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15: 133–302.
23. HARMON, M. E. & FRANKLIN, J., F. 1989: Tree Seedlings on Logs in *Picea-Tsuga* Forests of Oregon and Washington Tree Seedlings on Logs in *Picea-Tsuga* Forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70(1): 48–59.
24. VAN DER HEIJDEN, M. G. A. & SANDERS, I. R. 2002: *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Berlin Heidelberg, New York, 469p.
25. HEURICH, M. 2001: Waldentwicklung im montanen Fichtenwald nach großflächigem Buchdruckerbefall im Nationalpark Bayerischer Wald. In: Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Nationalpark Bayerischer Wald, Wissenschaftliche Reihe, 14: 99-176.
26. HEURICH, M. 2009: Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park, 15 (1): 49–66.
27. HOLEKSA, J., SANIGA, M., SZWAGRZYK, J., DZIEDZIC T., FERENC, S. 2007: Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Reserch*, 126(2): 303-313.
28. HLADÍK, M., KORPEL, Š., LUKÁČ, T., TESAŘ, V. 1993: *Hospodárenie v lesoch horských oblastí*. LF VŠZ Praha, 1993, 123 s.
29. ILISSON T., KÖSTER, K., VODDE, F., JÖGISTE, K. 2007: Regeneration development 4-5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. *Forest Ecology and Management*, 250(1-2): 17-24.
30. JONÁŠOVÁ, M., 2001: Regenerace horských smrčín na Šumavě po velkoplošném napadení lýkožroutem smrkovým, *Aktuality šumavského výzkumu*, 161–164.
31. JONÁŠOVÁ, M. & PRACH, K. 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23(1), 15-27.
32. JONÁŠOVÁ, M., & PRACH, K. 2008: The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation*, 141(6): 1525–1535.

33. JONÁŠOVÁ, M., VÁVROVÁ, E., CUDLÍN, P. 2010: Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: Natural regeneration in cleared and uncleared areas. *Forest Ecology and Management*, 259(6): 1127–1134.
34. KORPEL', Š. 1989: *Pralesy Slovenska*. Veda, Slovenská akadémia vied, Bratislava, 328s.
35. KORPEL', Š. 1991: *Pestovanie lesa*. Priroda, Bratislava, 472s.
36. KOZŁOWSKI, T. T. 2002: Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest ecology and management*, 158(1-3): 195-221.
37. KULAKOWSKI, D., & BEBI, P., 2004: Range of Variability of unmanaged subalpine forests. *Forum American Bar Association*, 47-54.
38. KUPFERSCHMID, A. D., BRANG, P., SCHÖNENBERGER, W., BUGMANN, H. 2006: Predicting tree regeneration in *Picea abies* snag stands. *European Journal of Forest Research*, 125(2): 163-179.
39. KUULUVAINEN, T., SYRJANEN, K., KALLIOLA, R. 1998: Structure of a pristine *Picea abies* forest in north eastern Europe. *Journal of Vegetation Science*, 9(4): 563–574.
40. KUULUVAINEN, T. & KALMARI, R. 2003: Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 40(6): 401-413.
41. LINDENMAYER D., BURTON P., FRANKLIN J. 2008: *Salvage Logging and its Ecological Consequences*. Island Press, Washington D. C., 246p.
42. LUSHER, F. 1990: *Untersuchungen zur Hohentwicklung der Fichtennaturverjüngung im inneralpinen Gebirgswald*. (Diss. ETH Zürich) 83s.
43. VAN DER MAAREL, E., 1988: Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Plant ecology*, 77(1-3): 7-19.
44. MATĚJKA, K., 2011: *Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě - závěrečná zpráva spoluřešitele*.
< <http://www.infodatasys.cz/biodivkursu/IDSreport2011.pdf>>
45. MÜLLER, J., NOSS, R. F., BUSSLER, H., & BRANDL, R., 2010: Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biological Conservation*, 143(11): 2559-2569
46. MUSIL, I., 2003: *Dendrologie I.*, ČZU LF Praha, 177s.

47. MAYER, H. & OTT, E. 1991: Gebirgswaldbau – Schutzwaldpflege. 2. Auflage, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 578p.
48. NAKAMURA, T., 1992: Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. *Ecological Research* 7(2): 155–162.
49. NASCHER, F. A. 1979: Zur waldbaulichen Bedeutung des Rothirschverbisses in der Waldgesellschaft des subalpinen Fichtenwalds in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks. Dissertation an der ETH Zürich (Diss. Nr. 6373).
50. PANAYTONOV, M., KULAKOWSKI, D., LARANJEIRO DOS SANTOS, L., BEBI, P., 2012: Wind disturbances shape old Norway spruce-dominated forest in Bulgaria. *Forest ecology and management*, 262(3), 470-481.
51. PELLISSIER, F. 1993: Allelopathic inhibition of spruce germination. *Acta Ecologica* 14(2): 211-218.
52. PICKETT, S. T. A. & WHITE, P. S. 1986: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic press, London 472 p.
53. PLÍVA, K. 1991: Funkčně intergrované lesní hospodářství. 3. díl. Modely hospodářských opatření. ÚHÚL, Brandýs nad Labem 132s.
54. PODRÁZSKÝ, V. 1999: Obnova horských lesů v NP Šumava. *Lesnická práce*, 78(3): 30-33.
55. POLENO, Z. & VACEK, S., 2007: *Ekologické základy pěstování lesů*, Lesnická práce s.r.o., Praha 315 s.
56. RYPÁČEK, V. 1957: *Biologie dřevokazných hub*. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha, 209 s.
57. SCATTOLIN, L. 2006: Variation of the ectomycorrhizal community in high mountain Norway spruce stands and correlations with the main pedoclimatic factors. (Dissertation Thesis, UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA, FACOLTÀ DI AGRARIA and LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT MÜNCHEN, FAKULTÄT FÜR BIOLOGIE). 87p.

58. SCHÖNENBERGER, W., 2002: Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first ten years after the 1990 storm Vivian. *Forest Snow and Landscape Research*. 77: 61-80.
59. SCHROEDER, M. L. & LINDELÖV, A. 2002: Attacks on living spruce trees by bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera - Scolytidae) following a storm felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 4(1): 47–56.
60. SMITH, S. E. & READ D. J. 1997: *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, London, 605p.
61. SPLECHTNA, B. E., GRATZER, G., & BLACK, B. 2005: Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 511-522.
62. STEVENS, V., 1997: The ecological role of coarse woody debris: an overview of the ecological importance of CWD in B.C. forests. B.C. Ministry of Forests, Research Branch, Victoria, B.C., Work Paper, 30: 26p.
63. SVOBODA, M., 2005A: Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezné ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám, *Silva Gabreta*, 11 (1): 43–62.
64. SVOBODA, M. 2005B: Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezná. *Zprávy lesnického výzkumu*, 50(1): 33-45.
65. SVOBODA, M. 2007: Efekt disturbancí na dynamiku horského smrkového lesa s převahou smrku - případová studie z oblasti tzv. Kalamitní svážnice na Trojmezné. *Aktuality šumavského výzkumu*, Srní 4. - 5. 10. 2007
66. ŠERÁ, B., FALTA, V., CUDLÍN, P., CHMELÍKOVÁ, E., 2000: Contribution to knowledge of natural growth and development of mountain Norway spruce seedlings. *Ekológia*, 19(4): 420-434.
67. ŠANTRŮČKOVÁ H., VRBA J., KŘENOVÁ Z., SVOBODA M., BENČOKOVÁ A., EDWARDS M., FUCHS R., HAIŠ M., HRUŠKA J., KOPÁČEK J., MATĚJKA K., RUSEK

- J. 2010: Co vyprávějí šumavské smrčiny. Průvodce lesními ekosystémy Šumavy. - Správa NP a CHKO Šumava, PŘF Jihočeské Univerzity & Česká společnost pro ekologii, Vimperk, 153s.
68. TREMBLAY, J-P., HUOT, J., POTVIN, F. 2007: Density related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, 44(3): 552 – 562.
69. ULBRICHOVÁ, I., REMEŠ, J., ZAHRADNÍK, D., 2006: Development of the spruce natural regeneration on mountain sites in the Šumava Mts. *Journal of Forest Science* 52(10): 446 – 456.
70. VACEK, S. & PODRÁZSKÝ, V. 2000: Možnosti využití podsadeb při obnově lesů NP Šumava. In: Monitoring, výzkum a management ekosystémů Národního parku Šumava. Sborník referátů z celostátní konference. Kostelec nad Černými lesy 27. a 28. 11. 2000. Eds. V. Podrázský, Hana Ryšánková, S. Vacek, I. Ulbrichová. Praha, ČZU LF, Lesnická práce 2000: 99-106s.
71. VACEK, S., ET. AL. 2003: Horské lesy české republiky. Praha, MZ ČR, 313 s.
72. VÁVROVÁ, E., CUDLÍN, P., JONÁŠOVÁ, M. 2010: Regenerační procesy horských klimaxových smrčín Krkonoš, In: Štursa, J. Knapik, R. (eds): Geologické problémy Krkonoš. Sborník mezinárodní. vědecké. konference. říjen 2006, Svoboda nad Úpou. Opera Corcontica 2007, 437–444.
73. VÁVROVÁ, E. 2009: Dynamika přízemní vegetace a přirozená generativní obnova smrku ztepilého v horských smrčinách Krkonoš v období po výrazném snížení imisí SO₂. (disertační práce, ÚŽP, Přírodovědecká fakulta UK, Praha). 151 s.
74. WALLENIUS, T. 2002: Forest Age Distribution and Traces of Past Fires in a Natural Boreal Landscape Dominated by *Picea abies*. *Silva Fennica*, 36(1): 201-211.
75. WERMELINGER, B., 2004: Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202(1-3): 67–82.
76. WHITE, P. S., & JENTSCH, A. 2001: The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in botany*, 62: 399–450.
77. ZENÁHLÍKOVÁ, J., SVOBODA, M., WILD, J. 2011: Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava Silva Gabreta, 17(1): 37–54.