

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



**Fakulta lesnická
a dřevařská**

Růst přirozeného zmlazení smrku na mrtvém dřevě

Bakalářská práce

Ing. Petr Kostka

Ing. Radek Bače, Ph.D.

2024

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Ing. Petr Kostka

Lesnictví

Ochrana a pěstování lesních ekosystémů

Název práce

Růst přirozeného zmlazení smrku na mrtvém dřevě

Název anglicky

Growth of natural regeneration of spruce on dead wood

Cíle práce

Mrtvé dřevo je zejména v horských smrčinách vhodným mikrostanovištěm pro obnovu smrku. Je ale otázkou, zda vhodnost mrtvého dřeva přetrvává i po intenzivní disturbanci horního stromového patra, která přináší výrazné zvýšení teplot do podrostu a zvyšuje riziko vysychání všech vyvýšených stanovišť.

Cílem této práce porovnat dlouhodobý přírůst zmlazení dřevin na ploše po kůrovcové disturbanci a na disturbanci nezasazené ploše. Dalším cílem bude zhodnotit přírůst jedince na základě vlastností úseku ležícího kmene (množství světla, tloušťka, dotyk se zemí a další), na němž jedince roste a na kompetičním indexu.

Metodika

1. Terénní sběr dat se uskuteční v druhé polovině vegetační sezóny 2022 na dvou hektarových čtvercových plochách; jedné zasažené disturbancí v roce 2009 (Trojmezná, NP Šumava) a jedné nezasazené (Eustaška, NPR Praděd). Na obou lokalitách se nachází více než 100 objektů ležícího mrtvého dřeva, na kterých se od roku 2010 sleduje sukcese jedinců dřevin.
2. Na plochách budou přeměřeni všichni jedinci na ležících kmenech, kteří byli v předešlých letech označeni identifikačními štítky.
3. Matematické a statistické zpracování dat; vyhodnocení přírůstu zmlazení v závislosti na jeho výšce, výšce sousedních jedinců a vlastnostech mrtvého dřeva.
4. Vypracování BP.

Harmonogram BP: červenec, srpen – sběr dat v terénu

srpen, září – vypracování literární rešerše

říjen – zpracování metodiky práce

listopad, prosinec, leden – zpracování výsledků

únor – diskuze

březen – úvod a závěr BP, abstrakt

duben – závěrečné úpravy



Doporučený rozsah práce

30-40

Klíčová slova

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

Doporučené zdroje informací

- Bače R., Svoboda M., Janda P., et al. 2015. Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *PLoS ONE* 10: e0139214.
- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., & Červenka, J. (2012). Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 266, 254-262.
- Čížková P., Červenka J., Hubený P. 2020. Monitoring of tree regeneration in unmanaged area of the Šumava National Park. *Silva Gabreta* 26: 81–97.
- Diaci, J., Rozman, J., & Rozman, A. (2020). Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings?. *Forest Ecology and Management*, 455, 117688.
- Fukasawa, Y., Ando, Y., Suzuki, S. N., Aizawa, M., & Sakuma, D. (2020). Climate influences the effect of fungal decay type on regeneration of *Picea jezoensis* var. *hondoensis* seedlings on decaying logs. *Canadian Journal of Forest Research*, 50(1), 73-79.
- Holeksa, J., Żywiec, M., Bogdziewicz, M., Kurek, P., Milne-Rostkowska, F., Piechnik, Ł., & Seget, B. (2021). Microsite-specific 25-year mortality of Norway spruce saplings. *Forest Ecology and Management*, 498, 119572.
- Iijima, H., & Shibuya, M. (2010). Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Journal of forest research*, 15(1), 46-54.
- Macek M., Wild J., Kopecký M., et al. 2017. Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. *Ecol. Appl.* 27(1): 156–167.
- Szwagrzyk, J., Gazda, A., Zwiżacz-Kozica, T., Zięba, A., Ciesielska, B., Szewczyk, J., ... & Bodziarczyk, J. (2021). Role of environmental filtering and seed source availability in natural regeneration processes following large-scale disturbances in mountain forests. *European Journal of Forest Research*, 140(4), 835-845.
- Zeppenfeld T., Svoboda M., DeRose J., et al. 2015. Response of *Picea* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: Neighborhood effects lead to direct regeneration. *J. Appl. Ecol.* 52(5): 1402–1411.
-

Předběžný termín obhajoby

2022/23 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Radek Bače, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 13. 12. 2022

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 14. 2. 2023

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD

V Praze dne 05. 04. 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Růst přirozeného zmlazení smrku na mrtvém dřevě vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil, a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 5.4.2024

Poděkování

Rád bych touto cestou velmi poděkoval panu Ing. Radkovi Bačemu, Ph.D., za vedení práce, trpělivost, za spolupráci v průběhu sběru dat a poskytnutí mnoha cenných informací a rad.

Růst přirozeného zmlazení smrku na mrtvém dřevě

Souhrn

Cílem práce bylo porovnat dlouhodobý přírůst zmlazení smrku ztepilého (*Picea abies*) rostoucí na mrtvém dřevě nacházející se na lokalitě Trojmezna (NP Šumava) a Eustaška (NPR Praděd, Jeseníky) v jedenácti po sobě jdoucích letech (2011-2022). Rozdíl mezi oběma lokalitami byl určen stavem mateřského porostu. Na lokalitě Trojmezna došlo k odumření mateřského porostu v důsledku větrné kalamity a následného rozšíření kůrovce, zatímco lokalita Eustaška, stále mateřský porost má. Dalším cílem bylo zhodnotit přírůst jedince na základě vlastností úseku ležícího kmene (otevřenosti zápoje, tloušťce kmene, výšce kmene nad zemí, výšce okolní vegetace a rozkladu kmene) na němž jedinec roste a také na kompetičním indexu. Rozdílnost mateřského porostu vedla k odlišné dostupnosti světla pro obnovu, což způsobilo výrazně (téměř 2,5 krát) vyšší hodnoty průměrného ročního výškového přírůstu na disturbované lokalitě Trojmezna. Byla zjištěna jasná negativní závislost mezi průměrným ročním výškovým přírůstem a kompetičním indexem. Vliv otevřenosti zápoje na přírůst byl částečně potvrzen.

V rešeršní části práce byla zjištěna absence odborné literatury na téma dynamiky smrkového zmlazení v těchto specifických podmínkách, a proto byly cíle práce stanoveny tímto směrem, což přispívá k unikátnosti dosažených výsledků. Tato práce přispívá k doplnění poznatků o ekologii a odolnosti horských smrkových porostů a tím přispívá k zachování těchto unikátních lesních ekosystémů.

Klíčová slova

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

Growth of natural regeneration of spruce on dead wood

Summary

The aim of the work was to compare the long-term increase in the regeneration of norway spruce (*Picea abies*) growing on dead wood located in the locality Trojmezná (NP Šumava) and Eustaška (NPR Praděd, Jeseníky) in eleven consecutive years (2011-2022). The difference between the two locations was determined by the state of the parent stand. At the Trojmezná site, the mother plant died as a result of the wind disaster and the subsequent spread of bark beetles, while the Eustaška site still has the mother plant. Another goal was to evaluate the growth of the individual based on the properties of the section of the lying trunk (openness of the canopy, thickness of the trunk, height of the trunk above the ground, height of the surrounding vegetation and decomposition of the trunk) on which the individual grows and also on the competition index. The difference in the parent stand led to a different availability of light for regeneration, which caused significantly (almost 2.5 times) higher values of the average annual height increase at the disturbed site of Trojmezná. A clear negative relationship between the average annual height increase and the competition index was found. The effect of canopy openness on growth was partially confirmed.

In the research part of the work, the absence of professional literature on the topic of the dynamics of norway spruce regeneration in these specific conditions was found, and therefore the goals of the work were set in this direction, which contributes to the uniqueness of the achieved results. This work contributes to the addition of knowledge about the ecology and resilience of mountain spruce stands and thereby contributes to the preservation of this unique forest ecosystems.

Keywords

Picea abies, norway spruce, dead wood, disturbance, renewal, growth

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíle práce	3
3. Literární rešerše.....	4
3.1 Horské smrkové lesy	4
3.2 Přírozená obnova smrku	5
3.3 Klíčové faktory sukcese smrku.....	6
4. Metodika.....	8
4.1 Lokalita a přírodní podmínky	8
4.2 Trojmezna.....	9
4.3 Eustaška	10
4.4 Sběr dat	11
4.5 Zpracování dat	12
5. Výsledky.....	15
5.1 Struktura zmlazení a horního stromového patra s vlastnostmi ležících kmenů	15
5.2 Přehled průměrných ročních výškových přírůstů, včetně závislosti na výšce jedince	18
5.3 Závislost přírůstu na kompetičním indexu	21
5.4 Závislost přírůstu na otevřenosti zápoje	22
5.5 Závislost přírůstu na tloušťce segmentu ležícího kmene.....	24
5.6 Závislost přírůstu na výšce kmene nad zemí	25
5.7 Závislost přírůstu na výšce okolní vegetace	26
5.8 Závislost přírůstu na stupni rozkladu kmene	27
5.9 Závislost přírůstu na pokrytí kmene kůrou.....	29
5.9 Celkové statistické zhodnocení	30
6. Diskuze.....	32
6.1 Rozdílnost lokalit.....	32
6.2 Jak se liší vývoj přírůstu na obou lokalitách?.....	32
6.3 Jak se liší přírůst jedince v závislosti na kompetičním indexu?	33
6.4 Jak se liší přírůst z hlediska mikrostanovištních podmínek?	34
7. Závěr.....	37
8. Přehled literatury a použitých zdrojů	39

1. Úvod

Přírodní disturbance jsou důležitou součástí dynamiky horských lesů smrku ztepilého (*Picea abies*) (Svoboda et al. 2012; Attiwill 1994). Tyto narušení, které mohou mít podobu požárů, vichřic a výskytu a gradací hmyzu, velmi ovlivňují strukturu a složení lesa (Foster et al. 1998; Pickett a White 1985). Mnoho studií se zaměřilo na příčiny přírodních disturbancí a jejich důsledky, jako je vichřice a následné propuknutí kůrovcové kalamity v evropských lesích mírného pásma (Nagel a Svoboda 2008; Firm et al. 2009; Splechtna et al. 2005; Kucbel et al. 2010; Nagel et al. 2006; Zielonka et al. 2010; Svoboda et al. 2012). Tyto studie významně přispěly k pochopení přirozených lesních ekosystémů v této oblasti. Přirozená obnova smrku na těchto místech je podstatně ovlivněna přítomností specifických mikrostanovišť. Pro první kritické roky nových semenáčků jsou zde příznivé podmínky. Padlé mrtvé kmeny a pařezy, označovány termínem „nurse-logs“ (Harmon a Franklin 1989), se stávají chráněnými mikrostanovišti pro úspěšné uchycení a odrůstání smrkových semenáčků (Jonášová a Matějková 2007; Kuuluvainen a Kalmari 2003). Obecně lze konstatovat, že hlavními výhodami existence mrtvého dřeva jsou zlepšené světelné a vodní podmínky, postupné uvolňování i menších množství živin a vyšší tepelná stabilita spojená s nadmořskou výškou tohoto mikrostanoviště ve srovnání s okolním terénem (Zhou et al. 2007). Sukcese semenáčků smrku na kládách v závislosti na specifických vlastnostech těchto substrátů byla studována jak v subalpínských jehličnatých lesích Japonska (Takahashi et al. 2000; Mori et al. 2004) a ve středoevropských lesích (Zielonka 2006; Bače et al. 2012).

V těchto i dalších studiích se ovšem autoři nezaobírali dynamikou zmlazení ale například počty a hustotou zmlazení na těchto mikrostanovištích, proto byla stěžejní část práce věnována velikosti přírůstu zmlazení a přírůstu v závislosti na specifikách mrtvého dřeva jako substrátu pro růst semenáčků smrku. Navíc ve specifických přírodních a klimatických podmínkách.

Výzkum obnovovacích procesů v neobhospodařovaných přírodních smrkových lesích může nabídnout užitečné poznatky o ekologii a odolnosti smrkových ekosystémů vůči přírodním disturbancím. A to zvláště v době globální změny klimatu, kdy dochází k obrovským obdobím sucha, které ovlivňují vývoj všech porostů.

Tato práce má význam pro udržitelné lesní hospodářství jak v obhospodařených, tak i v chráněných lesích ve vyšších lesních vegetačních stupních, kde by mohlo být například

ponecháním mrtvého dřeva na určitých místech maximalizována pravděpodobnost úspěšného odrůstání přirozené obnovy bez nutnosti umělé výsadby.

2. Cíle práce

Cílem této práce bylo porovnat dlouhodobý přírůst zmlazení smrku ztepilého (*Picea abies*) rostoucí na mrtvém dřevě na ploše po kůrovcové disturbanci a na disturbanci nezasazené ploše.

Dalším cílem bylo zhodnotit přírůst jedince na základě vlastností úseku ležícího kmene, na němž jedinec roste:

- Otevřenosti zápoje,
- tloušťky kmene,
- výšce kmene nad zemí,
- výšce okolní vegetace,
- rozkladu kmene.

A také na kompetičním indexu.

Na základě těchto cílů byly stanoveny tyto otázky:

- Jak se liší vývoj přírůstu na obou lokalitách?
- Jak se liší přírůst jedince v závislosti na kompetičním indexu?
- Jak se liší přírůst z hlediska mikrostanovištních podmínek?

3. Literární rešerše

3.1 Horské smrkové lesy

Horské smrkové lesy v našem území tvoří pouze 1,5% z celkové plochy lesních porostů, s průměrnou nadmořskou výškou od 1050 do 1350 m n. m., s výjimkou Šumavy, kde spodní hranice je 1150 m n. m (Poleno et al. 2007). Klima těchto horských smrčín je chladné, s průměrnou roční teplotou nepřesahující obvykle 3°C a ročním úhrnem srážek 1200 až 1500 mm. Dominantní dřevinou je smrk ztepilý (*Picea abies*), doplňuje ho jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). Dalšími dřevinami, které je možné zde nalézt je buk lesní (*Fagus sylvatica*), javor klen (*Acer pseudoplatanus*), jedle bělokorá (*Abies alba*) a bříza (*Betula* spp.), přestože podmínky pro tyto dřeviny nejsou ideální. Horské smrčiny lze dále klasifikovat podle zamokření, vegetačního pokryvu a půdních podmínek. Zájmové území této práce spadají do papratkových a třtinových smrčín (Kočí et al. 2010).

Smrk ztepilý (*Picea abies*) je stálezelený jehličnatý strom patřící do čeledi borovicovitých (*Pinaceae*). Dosahuje výšky 30 až 50 metrů a může dosáhnout stáří 350 až 400 let (Hieke 2019). Plodit začíná přibližně ve věku 60 let, avšak na extrémních stanovištích mohou některé jedince začít plodit dříve (Úradníček a Chmelař 1995). Smrk ztepilý (*Picea abies*) často čelí ničivým větrům, což může vést k jeho vývrátům způsobeným plochým kořenovým systémem nedostatečně ukotveným v půdě. Kvalita kořenového systému je výrazně ovlivněna obsahem živin a půdními podmínkami. V některých případech může mladý smrk vyrostlý na tlejícím kmenu vytvořit chůdovité kořeny (Musil 2003). V našich podmínkách se chůdovité kořeny obvykle vyskytují v pralesích a přírodních lesích, kde mohou vznikat ze semenáčků klíčících na pařezech, padlých kmenech nebo vývratech, které se postupně rozkládají (Musil 2003). Smrk je dřevina, která má ráda světlo, ale v mládí dokáže snést i stín. Díky tomu, že se snadno prosazuje v porostu, může obsadit místa, která jinak zaujímají jiné druhy dřevin. Jeho růst může být omezen nedostatkem vlhkosti. Naopak není příliš náročný na půdu a geologické podmínky. Pokud jde o klima, smrk není nijak náročný a dokáže snášet mrazy. Nicméně vyšší teploty mu vadí, a proto mu lépe vyhovuje kratší a chladnější léto. V teplejších oblastech může docházet k předčasnému rašení, což smrk vystavuje riziku napadení houbovými škůdci, kteří mohou způsobit hnilobu (Úradníček a Chmelař 1995).

Přírodní disturbance představují důležitou součást dynamiky horských lesů smrku ztepilého (*Picea abies*) (Svoboda et al. 2012; Attiwill 1994). Tyto narušení, jako jsou požáry, vichřice a výskyt hmyzu, ovlivňují strukturu a složení lesa (Foster et al. 1998; Pickett a White 1985). Po

většinu 20. století byly přirozené lesní ekosystémy v mírném pásmu Evropy popisovány jako existující v dynamické rovnováze, charakterizované posouvající se jemnou mozaikou různých fází vývoje lesa (Remmert 1991). V tomto koncepčním rámci byl vliv periodických poruch většího rozsahu do značné míry ignorován (Svoboda et al. 2012). V posledním desetiletí však byl kladen zvýšený důraz na dynamický charakter horských lesních ekosystémů a roli přírodních disturbancí v řízení ekosystémových změn v této oblasti. Mnoho nedávných studií se například zaměřilo na příčiny a důsledky přírodních disturbancí, jako je vichřice a propuknutí kůrovcové kalamity, v evropských lesích mírného pásma (Nagel a Svoboda 2008; Firm et al. 2009; Splechna et al. 2005; Kucbel et al. 2010; Nagel et al. 2006; Zielonka et al. 2010; Svoboda et al. 2012). Tyto i další studie významně přispěly k porozumění dynamiky přirozených lesních ekosystémů.

3.2 Přirozená obnova smrku

Obnova v horských smrčínách, kterou obvykle tvoří hlavně smrky, se s nadmořskou výškou zřetelně zmenšuje. Intenzita a četnost semenných roků klesá se stoupající nadmořskou výškou, což vede k poklesu produkce až o 100 semen na 100 metrů nadmořské výšky za semenný rok (Mencuccini et al. 1995). Výskyt mladých stromků není tak pravidelný jako v nižších polohách kvůli klimatickým vlivům. V boreálních lesích se smrk ztepilý projevuje jako strom s vysokou tolerancí vůči stínu. I drobné mezery vzniklé úhynem jednotlivých stromů se rychle zaplní mladými semenáčky, které byly po mnoho let potlačeny v semenné bance pod korunami dospělých stromů. Naopak v subalpínských lesích ve vyšších nadmořských výškách je tolerance smrku ztepilého k zastínění výrazně nižší. I když zde předběžná obnova může sehrát významnou roli, přímé sluneční záření je klíčovým faktorem pro růst semenáček (Holeksa et al. 2021).

Obnova má tendenci být méně pravidelná a často roste skupinově pouze na místech s vhodnými podmínkami (Vorčák et al. 2006). Místa, kde se obnova vyskytuje, nelze považovat za náhodná (Kuuluvainen 2002). V těchto oblastech často dochází k významné konkurenci vegetace, před níž mohou semenáčky do jisté míry ochránit vyvýšená místa na kmenech a pařezech (Kupferschmid a Bugmann 2005). Pro období prvních kritických let nových semenáček jsou zde vhodné podmínky. Proto je přirozená obnova dřevin v horských smrčínách zásadně ovlivněna přítomností těchto specifických mikrostanovišť. Rozkládající se dřevo má v bezzásahových zónách klíčový význam pro další přirozený vývoj lesa (Svoboda 2007). Tlející dřevo vytváří optimální podmínky pro růst mladých semenáček smrku ztepilého (Duchesneau

a Morin 1999). Tlející dřevo také poskytuje potravu a úkryt pro živočichy, až 30 % druhů v evropských lesích je vázáno na mrtvé dřevo (Šantrůčková a Vrba 2010).

Padlé mrtvé kmeny a pařezy, označovány termínem „nurse-logs“ (Harmon a Franklin 1989), se stávají chráněnými mikrostanovišti pro úspěšné uchycení a odrůstání smrkových semenáčků (Jonášová a Matějková 2007; Kuuluvainen a Kalmari 2003). Podobným stanovištěm s výrazným pozitivním vlivem na výskyt a odrůstání smrkového zmlazení jsou pahýly, ty však mají zpravidla příliš malou plochu pro dlouhodobý výskyt většího množství zmlazení a jeho příznivého odrůstání. Rychleji než na padlých kmenech zde dochází tlakem vnitrodruhové konkurence ke snižování počtu semenáčků (Bace et al. 2011; Hofgaard 1993). Obecně lze konstatovat, že hlavními výhodami existence mrtvého dřeva jsou zlepšené světelné a vodní podmínky, postupné uvolňování i menších množství živin a vyšší tepelná stabilita spojená s nadmořskou výškou tohoto mikrostanoviště ve srovnání s okolním terénem (Zhou et al. 2007).

3.3 Klíčové faktory sukcese smrku

Světlo je jedním z nejdůležitějších zdrojů určujících přežití, usazování a růst semenáčků (Claveau et al. 2011; Pacala et al. 2011). Výška a průměr stonku určují velikost stromu a následně i celkovou produkci dendromasy jedince v daných podmínkách (Hulshof et al. 2015). Vzhledem k tomu, že konkurence o světelné zdroje je asymetrická, tj. závisí na velikosti, vyšší jedinec má konkurenční výhodu nad svými menšími sousedy, což je zvláště důležité během fáze klíčení a růstu malých semenáčků (Weiner 1990). Typickým příkladem konkurenční růstové strategie v rámci velikostně asymetrické konkurence je překročení výšky sousedů, aby se dostaly blíže ke zdroji světla, a tím bránily konkurenčnímu růstu vegetace (Weiner 1990).

Po otevření porostu po maloplošné nebo velkoplošné disturbanci se změní dostupnost světla a tepla, což ovlivní nejen růst smrkového zmlazení, ale také složení a výšku přízemní vegetace. Tato vegetace může negativně ovlivnit klíčení nových semenáčků a konkurovat jim o vláhu, světlo a živiny. Jedinci ve skupinovém hustém zmlazení smrku vzájemně také soutěží o zdroje, což vede k další samoregulaci a vytváření pravidelné prostorové struktury porostu (Weiner 1990). V případě obnovy na mrtvém dřevě se zmlazení často potýká nejen s konkurencí mezi jedinci stejného druhu, ale také s konkurencí od jiných druhů, zejména borůvky, travin a kapradin.

Sukcese semenáčků smrku na kládách v závislosti na fázi jejich rozpadu byla studována v subalpínských jehličnatých lesích Japonska (Takahashi et al. 2000; Mori et al. 2004) a ve středoevropských lesích (Zielonka 2006; Bače et al. 2012). Vzor byl podobný v obou těchto regionech. V subalpínských smrkových lesích ve střední Evropě semenáčky začínají obsazovat klády během druhé dekády po smrti stromu (Zielonka 2006). V této fázi se zlepšují podmínky živin a vlhkosti pro přežití a růst sazenic na kmenech (Takahashi et al. 2000; Harmon 1987). Optimalizované období pro vznik a přežití semenáčků nastává před tím, než jsou padlé kmeny úplně pokryty mechy (Zielonka a Piątek 2004; Iijima et al. 2007; Iijima a Shibuya 2010). Kolonizace klád mechorosty zvyšuje retenci semen; nicméně nadměrná vrstva mechu negativně ovlivňuje vznik a přežívání sazenic v následujících letech (Iijima a Shibuya 2010; Takahashi et al. 2000; Harmon a Franklin 1989). Počet stromků rostoucích na kládách se zvyšuje během procesu jejich rozkladu. Po dosažení vrcholu hustoty semenáčků jejich počet mírně klesá kvůli konkurenci s bylinami a zakrslými keři (Zielonka et al. 2010; Mori et al. 2004).

Přítomnost kůry má určitý vliv na rychlost a způsob rozkladu padlých klád. Kmeny bez kůry nejsou ideálním substrátem pro dřevo rozkladné houby, což ovlivňuje proces rozkladu. Dřevo bez kůry je náchylnější k vysychání, což zpomaluje proces rozkladu ve srovnání s dřevem s kůrou. Kůra přitahuje vegetaci a udržuje příznivé vlhkostní podmínky, což napomáhá rychlejšímu procesu rozkladu (Jankovský et al. 2006). (Bujoczek et al. 2015) ve svém výzkumu zaměřeném na vliv mikrostanovištních podmínek na smrkové zmlazení v západních Karpatech uvádějí, že přítomnost zmlazení roste s rostoucím průměrem kmene a také se stupněm rozkladu. Nejúspěšnějšími kmeny z hlediska hustoty zmlazení jsou ty ve vysokém stupni rozkladu s průměrem větším než 30 cm (Holeksa 1998). Fyzikálně-chemické vlastnosti rozkládajících se kmenů neustále mění, jak se rozkládají. Rozdíly v typech hub, organismů primárně odpovědných za rozpad dřeva v lesních ekosystémech, jsou důležité pro úspěšnou kolonizaci sazenic jehličnanů (Fukasawa 2021; Fukasawa et al. 2017; Mori et al. 2004). Zejména druhy patřící do oddělení *basidiomycetes* a *askomycet* mají silné rozpadové schopnosti pro strukturální složky dřeva a jejich typ rozpadu dřeva je tradičně seskupen do jedné ze dvou kategorií: bílá hniloba a hnědá hniloba, což odráží houbovou preferenci lignocelulózy. Houby hnědé hniloby rozkládají polysacharidy dřeva (celulózu a hemicelulózu), ale ponechávají lignin relativně nezměněný. Houby bílé hniloby rozkládají jak lignin, tak polysacharidy. Semenáčky stromů kolonizující rozkládající se kmeny mají tendenci preferovat určité typy rozpadu kmenů v závislosti na druhu semenáčků (Fukasawa 2021), možná proto, že typ rozpadu ovlivňuje růst semenáčků a související mikrobiální společenstva (Fukasawa 2021).

4. Metodika

4.1 Lokalita a přírodní podmínky

Výzkum byl realizován na dvou místech v horských smrčínách v České republice. Horské smrčiny představují pouze přibližně 1,5 % z celkové plochy lesního pokryvu v našem území a jsou charakterizovány nadmořskou výškou v rozmezí 1150 až 1450 metrů nad mořem. Vybrané lokality jsou umístěny v intervalu od 1220 do 1270 metrů nad mořem (Pospíšilová 2017).

Porovnatelnost obou vybraných lokalit je založena na jejich podobné nadmořské výšce, vegetačním stupni a pralesovitém charakteru. Díky recentně rozdílnému vývoji v dynamice lesa a současnému stavu obě lokality slouží jako efektivní protipóly pro srovnání regenerace na odumřelém dřevě.

V rámci dvou zájmových oblastí byly vybrány plochy tak, aby bylo jejich ovlivnění těžbou a asanační minimalizováno. Klíčovým kritériem byla maximální zachovalost přirozenosti porostů a přítomnost mrtvého dřeva na plochách. Současně byly vybírány lokality s co největší podobností v klimatických a půdních podmínkách a s podobnými původními dřevinami a bylinnými složeními. Tímto způsobem bylo zajištěno, že budoucí porovnávání poskytne co nejmenší množství proměnných (Hetešová 2017).



Obr. 1 Umístění disturbované plochy na Trojmezí a kontrolní plochy na Eustašce (převzato z Fukasawa et al. 2024).

4.2 Trojmezna

Disturbancí narušené území Trojmezna, jehož porost utrpěl 100% úmrtnost stromů nad 15 cm výčetní tloušťky (Bače et al. 2015) v důsledku orkánu Kyrill a následné kůrovcové kalamity, leží v Národním parku Šumava (48°47' s. š., 13°49' východní délky) na jihozápadě České republiky. Střední nadmořská výška zkoumané plochy dosahuje 1260 m n. m. Pozemek má severní orientaci a nachází se na mírném svahu ($\leq 8^\circ$). Roční průměrný úhrn srážek činí přibližně 1300 mm, zatímco průměrná roční teplota se pohybuje kolem 3,5 °C (v období 1961–2000) (Tolasz et al. 2007). Maximální výška sněhové pokrývky dosahuje přibližně 2 metry. Podloží je hrubozrnná žula (Kopáček et al. 2002).

Co se týče dřevinného složení, dominujícím druhem je smrk ztepilý (*Picea abies*), přičemž jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) tvoří méně než 2 % celkového zastoupení. V rámci bylinného pokryvu patří mezi nejvíce zastoupené druhy papratka alpská (*Athyrium alpestre*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a třtina (*Luzula sp.*). Vzhledem k rozsáhlému rozpadu horního stromového patra po roce 2007 vytváří papratka alpská souvislé husté a vysoké porosty, které jsou málo prostupné pro světlo. Zbytky původního porostu jsou v současné době patrné pouze díky přítomnosti pahýlů; před masivním rozpadem zde však rostly stromy, mnohdy starší než 200 let (Svoboda et al. 2012).

Historicky bylo území, kde se nachází výzkumná plocha, pravděpodobně minimálně do roku 1874 prakticky nedotčené lidským vlivem, především díky obtížné přístupnosti. S ohledem na nedostatek vhodné dřevní suroviny, která je zde převážně tvořena smrkem, lze vyloučit i těžbu pro výrobu dřevěného uhlí. Mezi lety 1874 a 1882, kdy došlo k významné vichřici a následnému rozšíření lýkožrouta smrkového, pravděpodobně proběhly sanitační těžby (Zenáhlíková et al. 2011). Přírozená obnova následně pravděpodobně proběhla samovolným zmlazením. V roce 1933 bylo toto území vyhlášeno přírodní rezervací. V roce 1996 došlo v rámci národního parku k rozšíření lýkožroutu, které vedlo k odumření téměř 40% plochy NP. Následovala sanace (Svoboda 2005), která postihla i zkoumanou plochu. Dalším významným zásahem do struktury porostu byl orkán Kyril, který zasáhl Šumavu v roce 2007. Krátce poté následoval rozpad horního stromového patra, opět v souvislosti s rozšířením lýkožrouta. Z historické perspektivy jsou cyklické disturbance s masivním rozpadem horního stromového patra typické pro horské smrkové lesy v těchto lokalitách a na daném území se periodicky opakují (Svoboda 2005; Hetešová 2017).



Obr. 2 Disturbovaná lokalita Trojmezna.

4.3 Eustaška

Eustaška se nachází v centrální části pohoří Hrubého Jeseníku a tvoří část národní přírodní rezervace "Praděd (Eustaška-Bílá Opava)", jejíž celková rozloha dosahuje přibližně 340 ha. Tato oblast horských třtinových smrčín patří z hlediska přirozenosti do kategorie lesa přírodě blízkého.

Výzkumná plocha se nachází v nadmořské výšce 1240-1270 m n. m. na mírném svahu (do 10°) s jihovýchodní expozicí. Průměrné roční srážky činí 1200 mm a průměrná roční teplota se pohybuje kolem 4 °C. Nejstarší stromy v porostu mají věk mezi 260 a 300 lety a pravděpodobně se zde vyvinuly po disturbančních událostech v období mezi lety 1770 a 1840. Geologické podloží patří do jednotky Silesika, s nejvyšším zastoupením ruly, svorů, amfibolitů, metakvarcitů a grafitové horniny. V půdním pokryvu převažují podzoly modální, měkké umbrické, rankerové a kryptopodzoly modální.

Dřevinné složení odpovídá nadmořské výšce a klimatickým podmínkám. Dominantní dřevinou je původní vysokohorský (jesenícký) ekotyp smrku ztepilého (*Picea abies*), který se vyznačuje úzkou kuželovitou korunou a skloněnými větvemi. Jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) se vyskytuje pouze v malém množství. V bylinném patře převažují druhy jako brusnice borůvka (*Vaccinium*

myrtillus), třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) a bika lesní (*Luzula sylvatica*). Rostlinné společenstvo spadá do asociace *Athyrio alpestris-Piceetum*, svazu *Athyrio alpestris-Piceion* a třídy *Vaccinio-Piceetea*.

Historicky byla Eustaška lehce ovlivněna lidskou činností, zejména pastevectvím a těžbou dřeva, a v terénu jsou patrné asanované kmeny. V nedávné době však nedošlo k významnému narušení původního porostu. Lesní generace, která vznikla na otevřené ploše po disturbančních událostech, se nyní vyvíjí přirozeně a tvoří věkově i prostorově rozmanitý porost.



Obr. 3 Lokalita Eustaška (převzato z Fukasawa et al. 2024).

4.4 Sběr dat

Záznamy byly získány z trvalých zkušebních ploch o rozměrech 100 x 100 m, kde byly pomocí Field-Map (fieldmap.cz) zaměřeny ležící kmeny délky přesahující 2 m a průměru u paty přesahujícího 10 cm. Tyto kmeny byly následně rozděleny do segmentů o délce 1,5 m. V každém segmentu byli jedinci obnovy systematicky označeni štítky s unikátními identifikačními kódy. Během měření v letech 2011, 2014, 2015, 2016, 2020 a 2022 byli jednotliví jedinci dohledáváni a pomocí metru byla změřena a zaznamenána jejich výška nebo případně odumření. Detaily o hodnocení mikrostanošních podmínek jsou podrobně popsány v kapitole 4.5 Zpracování dat (Pospíšilová 2017).

V létě roku 2022 proběhlo zatím poslední měření. Na základě GPS souřadnic byly identifikovány objekty ležícího mrtvého dřeva pomocí mapy. S využitím seznamu jednotlivých jedinců přirozeného zmlazení v metrových sekcích a jejich unikátních kódů byli jedinci lokalizováni. Následně byl posouzen jejich zdravotní stav a provedeno opětovné měření výšek a tloušťek. Pokud jedinci dosahovali výšky pro výčet (1,3 m), byla změřena i jejich výčetní tloušťka pomocí průměrky nebo posuvného měřítka. Zaznamenával se zdravotní stav stromku a případné uhynutí, včetně předpokládané příčiny úhynu. Štítek uhynulých jedinců byl vyňat ze zkusné plochy. V případě nalezení štítku volně ležícího bez stromku, byl také považován za mrtvého. Stejně tak byl označen za mrtvého i případ, kdy nebyl nalezen ani stromek, ani štítek, a příčina úhynu byla zřejmá (např. pád souše přes danou část segmentu, kde se jedinec měl nacházet). U živých jedinců byly zaznamenávány i různé zvláštnosti průběhu růstu, jako například růstové deformace a nepravidelnosti tvaru kmene. Součástí měření bylo také přemísťování identifikačních štítků z nižších pater korun stromků do vyšších pater, přibližně do výšky pro výčet. Toto opatření bylo provedeno s cílem zabránit pádu štítků ze suchých větví nižších pater korun vlivem tání sněhu nebo odlomení větve. Taktéž to sloužilo pro lepší identifikaci štítků při následujících letech výzkumu (Heřmánek 2023).

Hodnocení vlivu mikrostanovištních podmínek bylo provedeno na základě tloušťky segmentu (cm), výšky nad zemí (cm), stupně rozkladu (1-5), otevřenosti zápoje (%), a výšky okolní vegetace (cm). Byla provedena analýza, přičemž byla vyřazena data, kde nebyly k dispozici úplné informace o všech hodnocených mikrostanovištních podmínkách.

4.5 Zpracování dat

Pro hodnocení vlivu jednotlivých mikrostanovišť na přírůst semenáčků byly identifikovány klíčové nezávislé proměnné související s časovým a prostorovým umístěním dat:

- Rok: Sběr dat probíhal v letech 2011–2022. Data o mikrostanovištních podmínkách jsou z roku 2012, a otevřenost zápoje je z roku 2015.
- Lokalita: Použita byla data pro dvě lokality, které byly dříve popsány: lokalita Eustaška a lokalita Trojmezná.
- Kláda a segment: Sloučením těchto informací byl vytvořen unikátní kód pro každého jedince obnovy.

- Kompetiční index: Abychom vyhodnotili konkurenční prostředí každého semenáčku, bylo kvantifikováno kompetičním indexem na cílového semenáčka (Hegyi 1974). Bylo počítáno s velikostí konkurenta ve vztahu k určitému cílovému semenáčku a také se vzdáleností mezi nimi pomocí následující upravené rovnice kompetičního indexu (Hegyi 1974):

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

kde CI_i je konkurenční index pro cílového semenáčka i , h_j je výška konkurenčního semenáčka j , h_i je výška cílového semenáčka i , D_{ij} je vzdálenost mezi cílovým semenáčkem i a konkurenčním semenáčkem j a N_i je počet kompetičních semenáčků pro cílového semenáčka i . D_{ij} byla zvolena pro každý segment 0,75 m (délka segmentu je 1,5 m).

- Tloušťka segmentu: Měřena byla průměrkou ve středové části každého segmentu jako průměr dvou kolmých měření.

- Výška segmentu nad zemí: Udává výšku mezi povrchem země a spodní částí klády v celých centimetrech.

- Výška okolní vegetace: Měřena byla průměrná výška v centimetrech vegetace obklopující daný segment.

- Stupeň rozkladu: Hodnocen pětistupňovou škálou podle (Sippola a Renvall 1999):

1. stupeň: Průnik čepele je možný jen několik milimetrů, kmen je pokryt kůrou, nedávno odumřelý, živé lýko lze pozorovat.

2. stupeň: Dřevo je poměrně tvrdé, čepel proniká maximálně do hloubky 2 cm, 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.

- Přítomnost kůry: Procentuální zastoupení kůry na daném segmentu

- Druh dřevorožkladné houby:

B – bílá

Hk – hnědá kostkovitá

Arm – Armillaria

Fom – Fomitopsis pinicola

Nig – Phellinus nigrolimitatus

Vit – Phellinus viticola

- Otevřenost zápoje: Byl použit program WinSCANOPY 2012a pro analýzu hemisférických fotografií zápoje nad každým segmentem, které byly fotografovány v roce 2015. Otevřenost zápoje byla vyjádřena v procentech. 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.

Ke statistickému zpracování dat byl využit především program R studio, kde byli použity modely lineární regrese s logaritmickou transformací přírůstu. Pro práci s daty, tvorbu tabulek a grafů byl využit program MS Excel a MS Word.

5. Výsledky

5.1 Struktura zmlazení a horního stromového patra s vlastnostmi ležících kmenů

Trojmezna		
Celkový počet semenáčků	Počet nových semenáčků	počet mrtvých semenáčků
3108	14	1520

Tab. 1 Celkový počet semenáčků, počet nových semenáčků (do roku 2012) a počet mrtvých semenáčků na lokalitě Trojmezna v letech 2011-2022.

Eustaška		
Celkový počet semenáčků	Počet nových semenáčků	počet mrtvých semenáčků
2812	849	1072

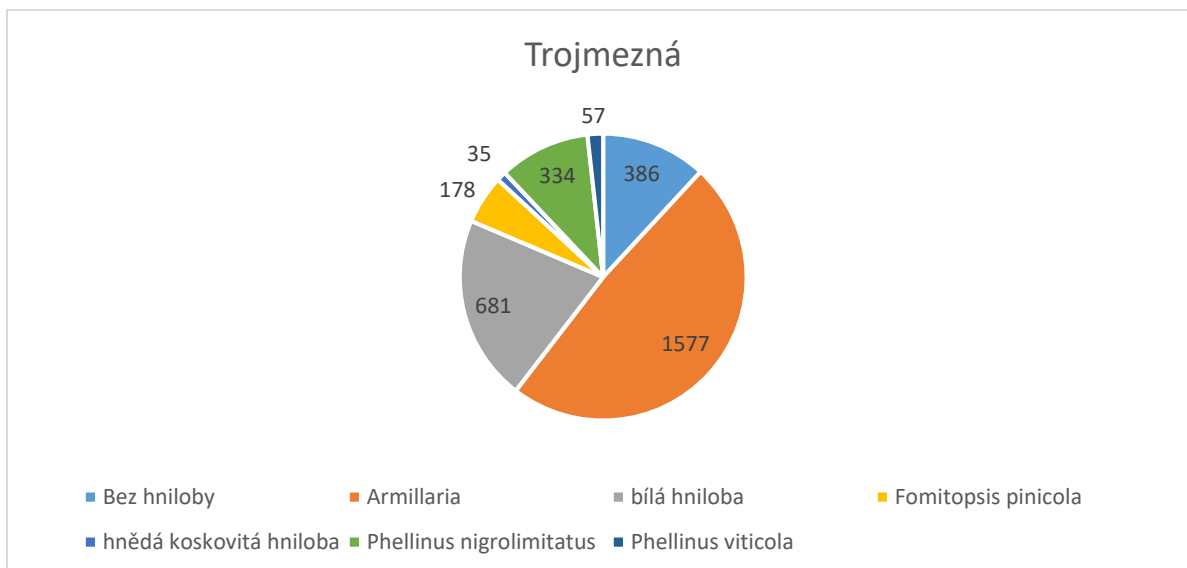
Tab. 2 Celkový počet semenáčků, počet nových semenáčků (do roku 2012) a počet mrtvých semenáčků na lokalitě Eustaška v letech 2011-2022.

Dohromady bylo pozorováno 5920 semenáčků, z toho 3108 (52,5%) na lokalitě Trojmezna a 2812 (47,5%) na lokalitě Eustaška. V Tab. 1 a Tab. 2 jsou vidět rozdíly mezi jednotlivými plochami na lokalitě Trojmezna a Eustaška. Za dobu jedenácti let, byla natalita (počet nově vzniklých semenáčků v tomto období) na lokalitě Trojmezna pouze 14 kusů, na lokalitě Eustaška pak dosáhla natalita hodnoty 849 nových semenáčků (tento fakt je dán jednoznačně rozdílem obou ploch, kdy na Trojmezne oproti Eustašce chybí mateřský porost a tím pádem je absence nových semen smrku). Mortalita byla vyšší na Trojmezne v absolutních (1520 mrtvých semenáčků na Trojmezne oproti 1072 na Eustašce) i relativních hodnotách (48,9% na Trojmezne a 38,1% na Eustašce).

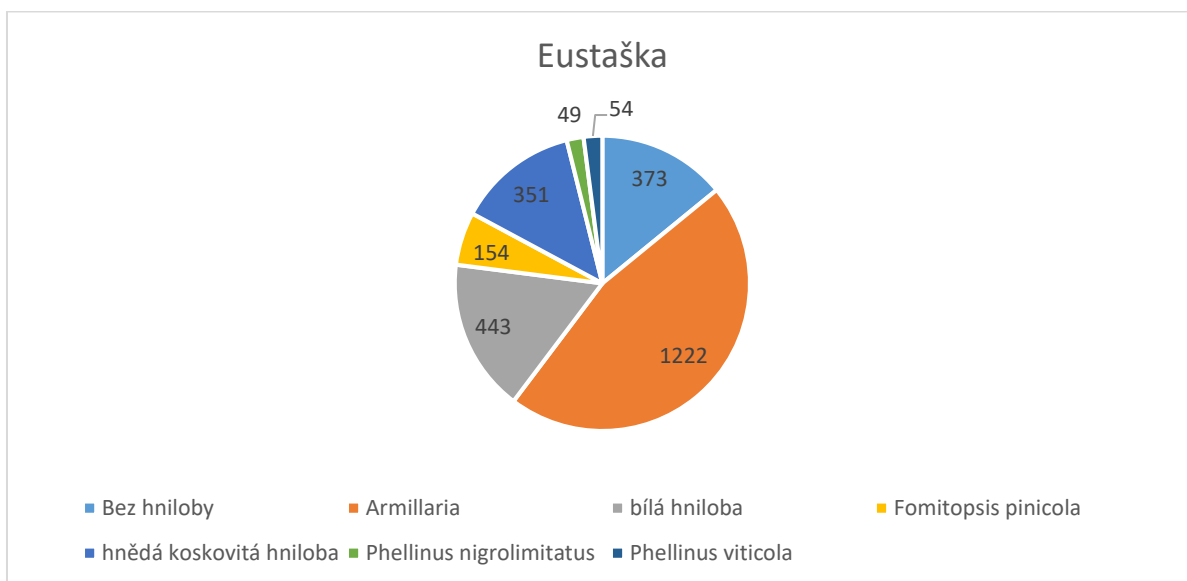
	Trojmezná	Eustaška
Tloušťka segmentu ležícího kmene [cm]	54,70	34,45
Výška spodní linie segmentu nad zemí [cm]	10,57	14,09
Výška okolní vegetace [cm]	77,82	21,36
Stupeň rozkladu [-]	3,54	3,60
Přítomnost kůry [%]	59,91	33,64
Otevřenost zápoje [%]	62,92	23,64

Tab. 3 Porovnání průměrných hodnot mikro stanovištních podmínek (tloušťka segmentu, výška segmentu nad zemí, výška okolní vegetace, stupeň rozkladu, procentuální zastoupení kůry a otevřenost zápoje) na obou lokalitách.

Podle Tab. 3 je možné porovnat průměrné hodnoty mikro stanovištních podmínek na lokalitě Trojmezná a na lokalitě Eustaška. Průměrná tloušťka segmentu je na Trojmezné 54,7 cm, což je o 20,25 cm větší než na lokalitě Eustaška, kde průměrná tloušťka dosahuje 34,45 cm. Toto je dáno především velkoplošnou disturbancí, která proběhla na lokalitě Trojmezná, kde popadaly veškeré dospělé porosty, zatímco na Eustašce jsou dospělé porosty na výzkumné ploše stále stojící. Průměrná výška segmentu nad zemí je větší na lokalitě Eustaška a je 14,09 cm oproti 10,57 cm na Trojmezné. Je to způsobené větším množstvím segmentů ležících kmenů (1124 segmentů na Eustašce a 453 segmentů na Trojmezné) a tím pádem i větším počtem klád které leží na jiné kládě, tím pádem se nedotýká povrchu půdy. Výška okolní vegetace je v průměru podstatně vyšší na Trojmezné 77,82 cm než na Eustašce, kde je pouze 21,36 cm. To je dáno logickým faktem, že na Eustašce je dospělý porost lesa, který snižuje otevřenost zápoje a bylinné patro nedosahuje takových rozměrů, jako na otevřeném stanovišti. Stupeň rozkladu podle (Sippola a Renvall 1999) je na obou lokalitách velmi podobný (Trojmezná – 3,54 a Eustaška – 3,6). Průměrná přítomnost kůry na ležících kmenech je na lokalitě Trojmezná 59,91%, což je téměř jednou tolik oproti Eustašce, kde je pouze 33,64%. Průměrná otevřenost zápoje je velmi ovlivněna faktem, jak už bylo zmíněno, že na Eustašce je dospělý porost stále živý a dosahuje tam pouze hodnoty 23,64%. Kdežto na Trojmezné zbyly po dospělém porostu pouze některé suché pahýly, a průměrná hodnota otevřenosti zápoje dosahuje až 62,92%.



Obr. 4 Podílový graf přehledu typů hniloby na jednotlivých segmentech ležících klád, součet počtu výskytů pro jedince na segmentech rostoucích na lokalitě Trojmezná



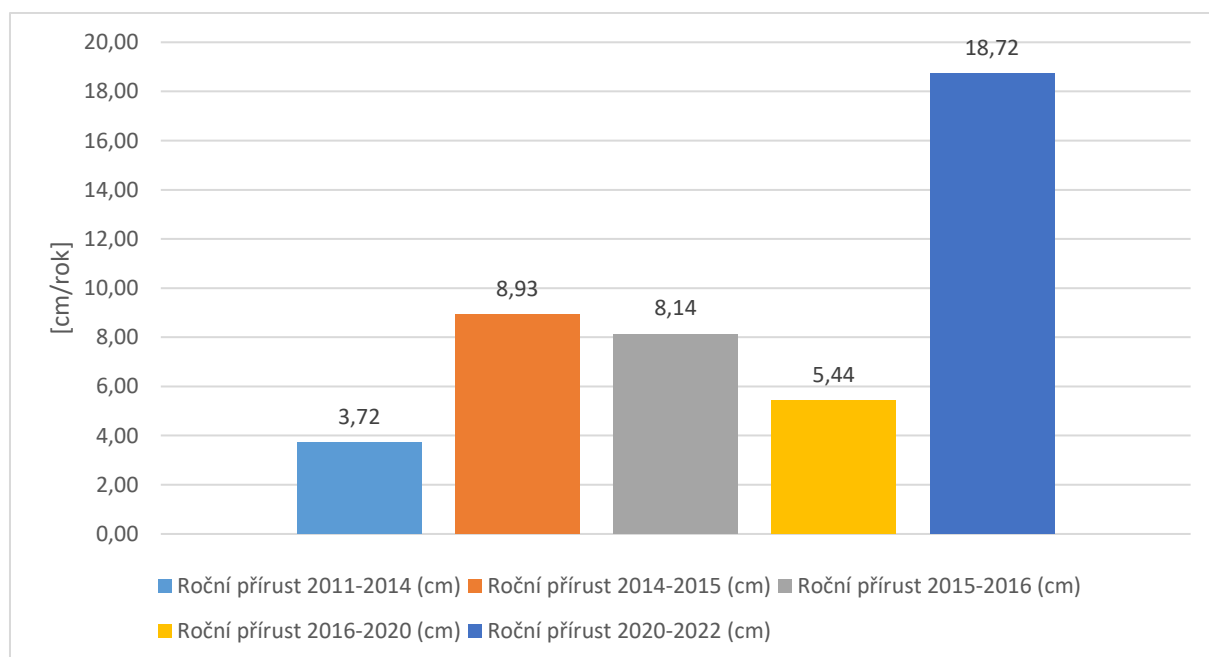
Obr. 5 Podílový graf přehledu typů hniloby na jednotlivých segmentech ležících klád, součet počtu výskytů pro jedince na segmentech rostoucích na lokalitě Eustaška

Na Obr. 4 a Obr. 5 můžeme pozorovat zastoupení jednotlivých typů hniloby na ležících kmenech vztahované k jednotlivým semenáčkům. Největší zastoupení je v obou případech hniloby *Armillaria* (48,55% na Trojmezné a 46,18% na Eustašce), poté hub způsobující bílou hnilobu (20,97% Trojmezná a 16,74% Eustaška). Další významnou hnilobou vyskytující se na odumřelých kmenech je *Phellinus nigrolimitatus*, která je zastoupena na Trojmezné v 10,28%,

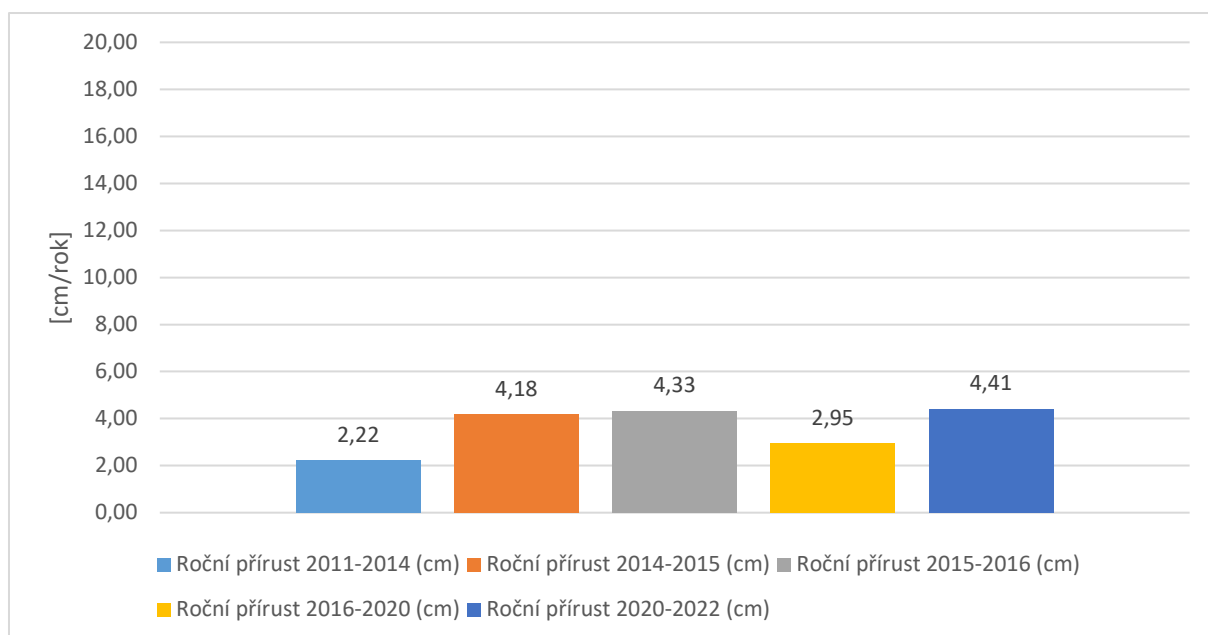
ovšem na Eustašce je mnohem méně zastoupena (1,85%). Úplně bez hniloby je na lokalitě Trojmezná 11,88% semenáčků, resp. Segmentů pod těmito stromky a na Eustašce je to 14,1%. Další hnilobou je *Fomitopsis pinicola*, která je v zastoupení na obou plochách okolo 5% (5,48% - Trojmezná, 5,82% - Eustaška). Zbylé hniloby jsou pouze v minoritním zastoupení.

5.2 Přehled průměrných ročních výškových přírůstů, včetně závislosti na výšce jedince

Celkový průměrný přírůst na obou lokalitách dohromady je 5,6 cm za rok. Na lokalitě Trojmezná je tento přírůst 7,95 cm za rok a na Eustašce je to pouze 3,25 cm za rok, což je téměř 2,5 krát méně než na Trojmezné. Průměrné roční přírůsty na jednotlivých lokalitách je možno vidět na Obr. 5 a Obr. 6. Na obou grafech je vidět průběh přírůstů, kdy nejnižší byl zaznamenán za období 2011-2014, na Trojmezné to byl přírůst 3,72 a na Eustašce 2,22 cm/rok. V následujících dvou obdobích byl přírůst v obou letech podobný a to 8,93 a 8,14 na Trojmezné a 4,18 a 4,33 na Eustašce. V období 2016-2020 byl zaznamenán pokles přírůstu na obou lokalitách. Na Trojmezné to bylo na hodnotu 5,44 cm/rok a na Eustašce 2,95 cm/rok. V posledním sledovaném období byly průměrné přírůsty nejvyšší. Na Trojmezné dosahoval průměrný přírůst až 18,72 cm/rok, což je 2,35 krát více než průměr za celé sledované období. Na Eustašce, nebyl nárůst průměrného přírůstu až tak signifikantní, ale přesto byl za sledované období nejvyšší, a to 4,41 cm/rok.

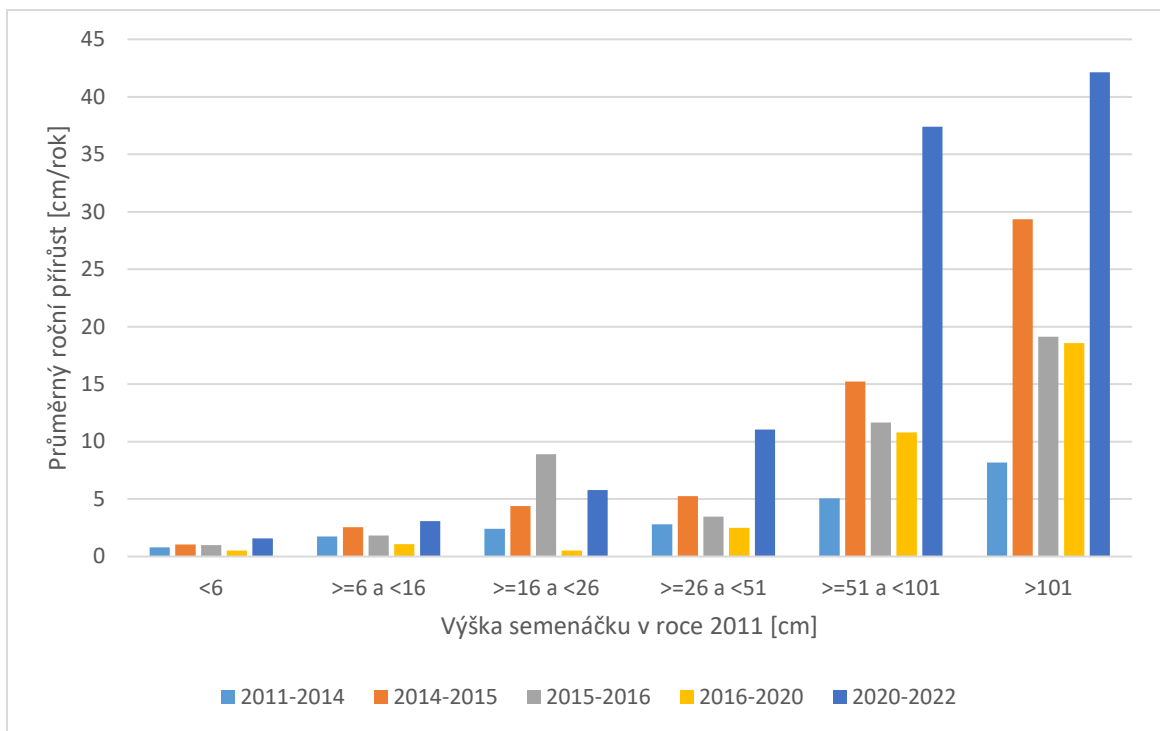


Obr. 6 Sloupcový graf průměrných ročních výškových přírůstů zmlazení smrku na ležících kmenech na lokalitě Trojmezná v jednotlivých obdobích měření

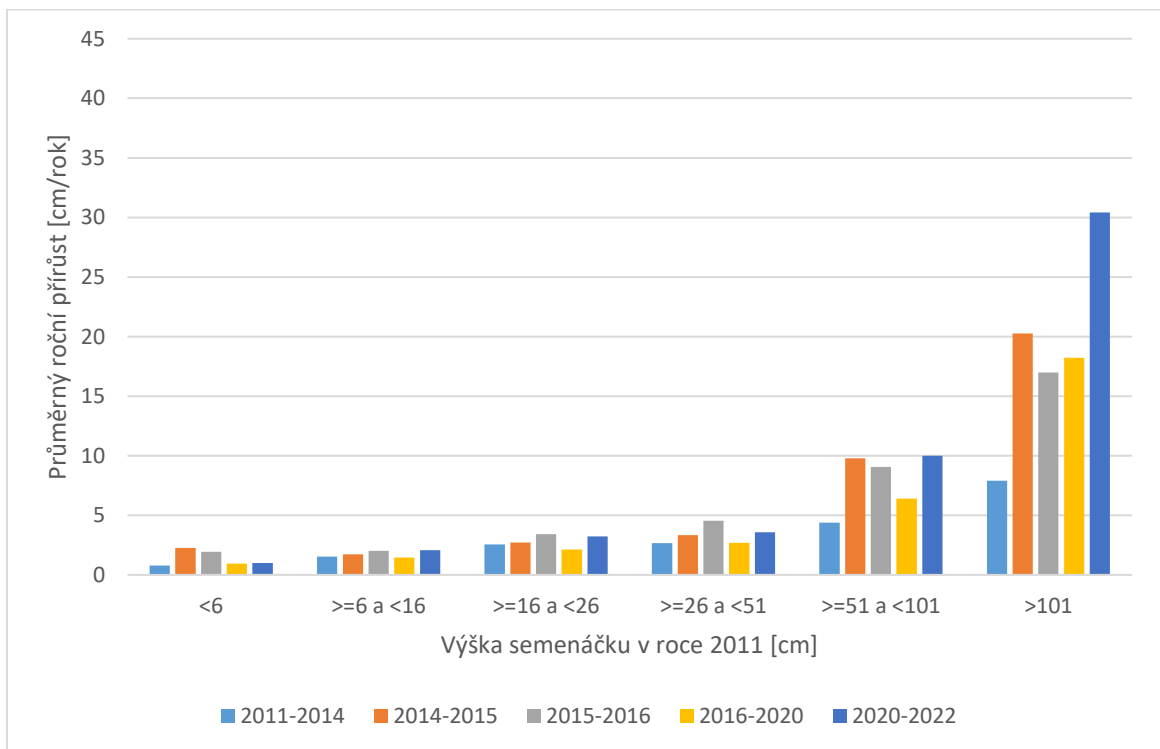


Obr. 7 Sloupcový graf průměrných ročních výškových přírůsty zmlazení smrku na ležících kmenech na lokalitě Eustaška v jednotlivých obdobích měření

Na následujících dvou grafech jsou vidět roční průměrné přírůsty v závislosti na výšce semenáčků v prvním roce měření (2011). Grafy byly rozděleny na šest sekcí, podle výšky semenáčku v roce 2011, kde hranice byly nastaveny hodnotách 6, 16, 26, 51 a 101 cm. Na grafech je dobře vidět trend, že čím větší semenáčky byly v roce 2011, tím rychleji v následujících letech přirůstaly. Ve většině případů nejrychleji přirůstaly v posledních letech měření (2020-2022), na lokalitě Trojmezna to bylo u semenáčků do 6 cm, 1,57 cm za rok a v kategorii nad 101 cm dosahoval průměrný roční přírůst až hodnoty 42,14 cm za rok. Na lokalitě Eustaška byl trend stejný, ve většině případů nejrychleji semenáčky přirůstaly v období 2020-2022. U nejnižších semenáčků do 6 cm to byl roční přírůst za toto období 0,99 cm/rok a u stromků nad 101 cm vysokých byl pak průměrný roční přírůst 30,4 cm/rok.



Obr. 8 Histogram průměrných ročních výškových přírůstků v závislosti na výšce semenáčků v roce 2011 na lokalitě Trojmezna. Hranice jednotlivých kategorií byly nastaveny na hodnotách 6, 16, 26, 51 a 101 cm.



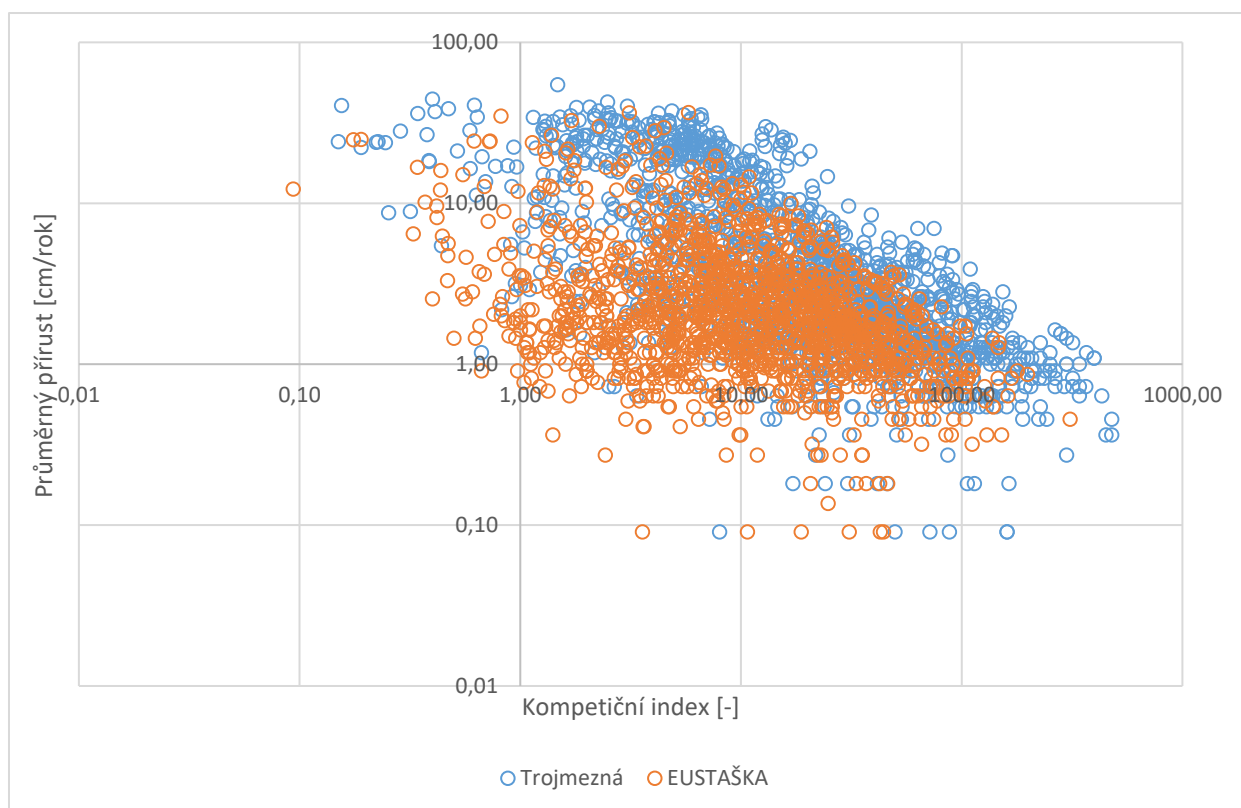
Obr. 9 Histogram průměrných ročních výškových přírůstků v závislosti na výšce semenáčků v roce 2011 na lokalitě Eustaška. Hranice jednotlivých kategorií byly nastaveny na hodnotách 6, 16, 26, 51 a 101 cm.

5.3 Závislost přírůstu na competičním indexu

		Estimate	Pr(> t)	R ²
Trojmezná	log(kompetiční.index.CI + 1)	-0.4035455	<2e-16	0.5547
Eustaška	log(kompetiční.index.CI + 1)	-0.1364150	<2e-16	0.3285
Trojmezná + Eustaška	log(kompetiční.index.CI + 1)	-0.2278130	<2e-16	0.3833

Tab. 4 Závislost průměrného výškového přírůstu na competičního indexu. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává hladinu pravděpodobnosti, na níž nelze nulovou hypotézu nezávislosti vyloučit. R² značí koeficient determinace jednotlivých lokalit, tedy udává, nakolik daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.

Na Obr. 10 je znázorněn průběh závislosti průměrného ročního přírůstu na competičním indexu na obou lokalitách. Z tohoto grafu je patrná závislost kdy se zvětšujícím se competičním indexem (více semenáčků na jednom segmentu klády) klesá průměrný roční přírůst. Tento trend je patrný na obou lokalitách. V Tab. 4 můžeme vidět hodnoty, které tento trend podtrhují. Především je to vidět na lokalitě Trojmezná, kde hodnota Estimate Std. Dosahuje -0,404, což nám značí, že očekávaná změna v logaritmu průměrného ročního přírůstu výšky za jednotkový nárůst v logaritmu competičního indexu (s přidáním 1 kvůli problémů logaritmování nul) je -0,404.



Obr. 10 Graf závislosti průměrného ročního výškového přírůstu na kompetičním indexu (Hegyí 1974) na obou lokalitách, osa x i y v logaritmickém měřítku.

5.4 Závislost přírůstu na otevřenosti zápoje

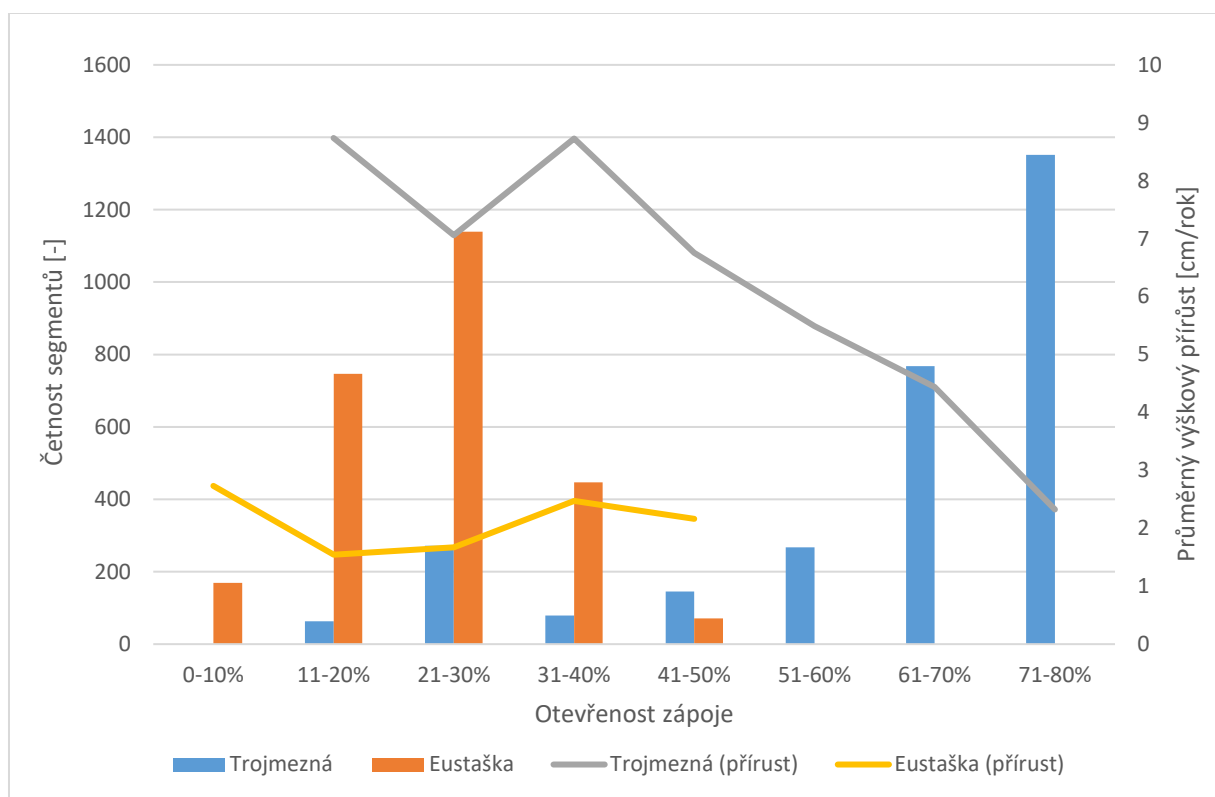
		Estimate	Pr(> t)	R ²
Trojmezna	openness_est	0.0019383	9.59e-15	0.243
Eustaška	openness_est	0.0153568	0.0756	0.2882
Trojmezna + Eustaška	openness_est	0.0040812	0.0454	0.2406

Tab. 5 Závislost průměrného výškového přírůstu na otevřenosti zápoje. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává hladinu pravděpodobnosti, na níž nelze nulovou hypotézu nezávislosti vyloučit. R² značí koeficient determinace jednotlivých lokalit, tedy udává, nakolik daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.

Na Obr. 11 je v první řadě vidět histogram otevřenosti zápoje na obou lokalitách. Na Eustašce je otevřenost zápoje nižší, nejvíce semenáčků (1139) roste s 21-30% otevřenosti zápoje a pouze 71 semenáčků s 41-50%. Vyšší hodnoty na Eustašce již nejsou. Oproti tomu na Trojmezně roste nejvíce semenáčků (1351) při otevřenosti zápoje 71-80% a dalších 768 semenáčků při 61-70%. To znamená, že více než 2/3 všech semenáčků rostou při otevřenosti zápoje větší než 61%.

Ze stejného grafu je také možno povšimnout, výškového přírůstu v závislosti na otevřenosti zápoje. Na Trojmezně byly nejvyšší přírůsty zaznamenány při otevřenosti zápoje 11-20% (8,74

cm/rok), 31-40% (8,73 cm/rok) a 21-30% (7,06 cm/rok), i přes to byla zaznamenána velmi malá pozitivní korelace mezi výškovým přírůstem a otevřeností zápoje na této lokalitě, jak můžeme vidět v Tab. 5, ovšem s malou pravděpodobností. Ze stejné tabulky můžeme číst také pozitivní korelaci na lokalitě Eustaška, tam už je pravděpodobnost vyšší. Na Eustašce byly výškové přírůsty v závislosti na otevřenosti zápoje více vyrovnané než na druhé lokalitě, nejvyšší přírůst (2,73 cm/rok) byl zaznamenán při nejnižší otevřenosti zápoje (0-10%), jak můžeme vidět na Obr. 11.

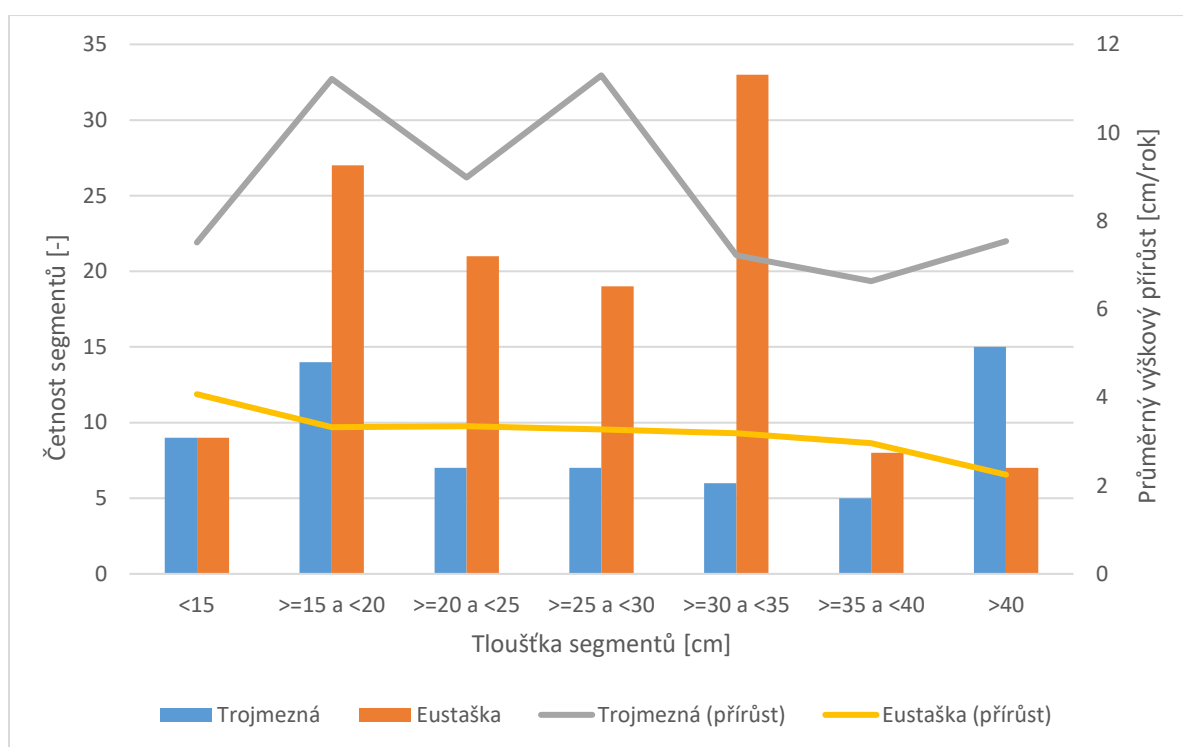


Obr. 11 Graf závislosti průměrného ročního výškového přírůstu na otevřenosti zápoje na obou lokalitách. Zároveň byla otevřenost zápoje rozdělena do osmy kategorií po 10%. Na grafu je také možno zjistit zastoupení semenáčků v jednotlivých kategoriích otevřenosti zápoje.

5.5 Závislost přírůst na tloušťce segmentu ležícího kmene

		Estimate	Pr(> t)	R ²
Trojmezná	diameter	-0.0095355	<2e-16	0.3067
Eustaška	diameter	-0.0011884	0.414	0.262
Trojmezná + Eustaška	diameter	-0.0078604	<2e-16	0.2875

Tab. 6 Závislost průměrného výškového přírůstu na tloušťce segmentů. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává hladinu pravděpodobnosti, na niž nelze nulovou hypotézu nezávislosti vyloučit. R² značí koeficient determinace jednotlivých lokalit, tedy udává, nakolik daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.



Obr. 12 Graf závislosti průměrného ročního přírůstu výšky na tloušťce segmentu. Tloušťky segmentů jsou rozděleny do sedmi kategorií s hraničními hodnotami 15, 20, 25, 30, 35 a 40 cm. Dále také můžeme z grafu vidět četnost segmentů v závislosti na tloušťce segmentů.

Na Obr. 12 můžeme pozorovat Histogram četnosti tlouštěk jednotlivých segmentů na obou lokalitách. Nejvíce jsou zastoupeny segmenty s tloušťkou nad 40 cm, na Eustašce 121 a na Trojmezné dokonce 138 segmentů. Nejméně je pak segmentů jejichž tloušťka je menší než 15cm, na Eustašce 45 a na Trojmezné dokonce jen 18 segmentů. Průměrná tloušťka segmentu na Eustašce je 34,45 cm a na Trojmezné je to 39,89 cm.

Na Obr. 12 je také vidět závislost průměrného ročního přírůstu výšky na tloušťce segmentu. Nejvíce na Trojmezné přirůstaly semenáčky, kteří jako substrát měly kmen spíše s menšími rozměry, konkrétně s tloušťkou 25-30 cm a to 11,3 cm/rok, dále s tloušťkou 15-20 cm – 11,22 cm/rok a poté, již s výrazně nižším přírůstem výšky, s tloušťkou 20-25cm kde dosahoval 8,98 cm/rok. Nejméně pak semenáčky na této lokalitě přirůstaly (6,63 cm/rok), pokud rostly na kmenech s tloušťkou 35-40 cm. Na lokalitě Eustaška byl trend podobný, nejvíce stromky přirůstaly na nejmenších kmenech, jejichž tloušťka byla nižší než 15 cm, přírůst tam dosahoval 4,07 cm/rok. A naopak nejnižší přírůst (2,25 cm/rok) byl na kmenech s největší tloušťkou (nad 40 cm).

Tyto fakta jsou ještě podpořeny Tab. 6, kde je vidět záporná (ovšem mírná) korelace přírůstu výšky a tloušťky segmentu, na němž semenáček roste. U dat z Trojmezné a ze spojitých dat z obou lokalit je i vysoká pravděpodobnost správnosti této hypotézy.

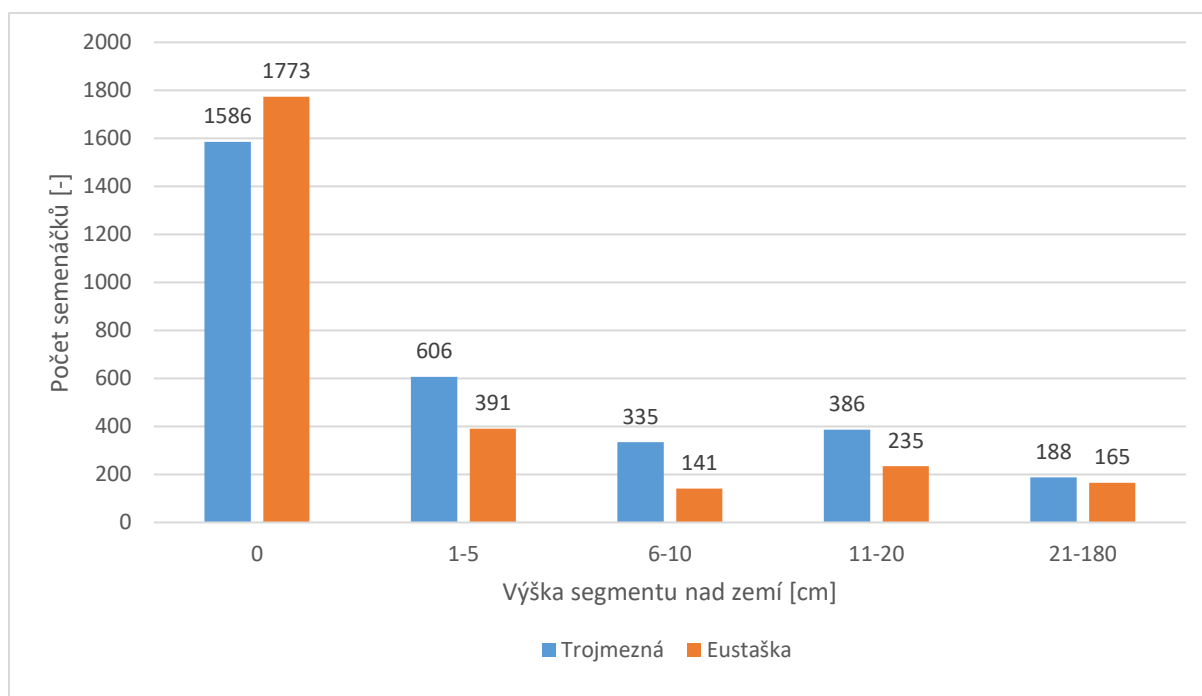
1.6 Závislost přírůstu na výšce kmene nad zemí

		Estimate	Pr(> t)	R ²
Trojmezná	a_cm	-0.0210122	<2e-16	0.2866
Eustaška	a_cm	0.0050718	0.0503	0.2634
Trojmezná + Eustaška	a_cm	-0.0150336	<2e-16	0.2676

Tab. 7 Závislost průměrného výškového přírůstu na výšce segmentu nad povrchem půdy. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává hladinu pravděpodobnosti, na níž nelze nulovou hypotézu nezávislosti vyloučit. R² značí koeficient determinace jednotlivých lokalit, tedy udává, nakolik daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.

Jak můžeme vidět na Obr. 13 nejvíce semenáčků roste na kmenech které přímo leží na povrchu půdy. Na Eustašce je 1773 semenáčků, což odpovídá 63,1% všech stromků na této lokalitě, na Trojmezné to je pak 1586 stromků, což je 51% všech semenáčků. Nejméně stromků (141) pak na Eustašce roste na kmenech, které leží ve vzdálenosti 6-10 cm na zemi, relativně to pak odpovídá hodnotě 5%. Na Trojmezné je pak nejméně stromků (188) na kmenech poslední kategorie, která odpovídá vzdálenosti 21-180 cm nad zemí. Relativně to je pak 6% semenáčků.

Z Tab. 7 je možné číst nejednotné a slabé výsledky závislosti průměrného výškového přírůstu na výšce segmentu nad zemí. Na Trojmezné vychází slabá záporná korelace, zatímco na Eustašce je závislost kladná, ovšem velmi slabá.



Obr. 13 Histogram četnosti semenáčků rostoucích na segmentech s různou výškou segmentů nad zemí, resp. Vzdálenosti spodního okraje kmene nad povrchem půdy. Výšky segmentů byly rozděleny do 5 kategorií, 0, 1-5, 6-10, 11-20 a 21-80 cm. Graf je pro obě lokality.

5.6 Závislost přírůstu na výšce okolní vegetace

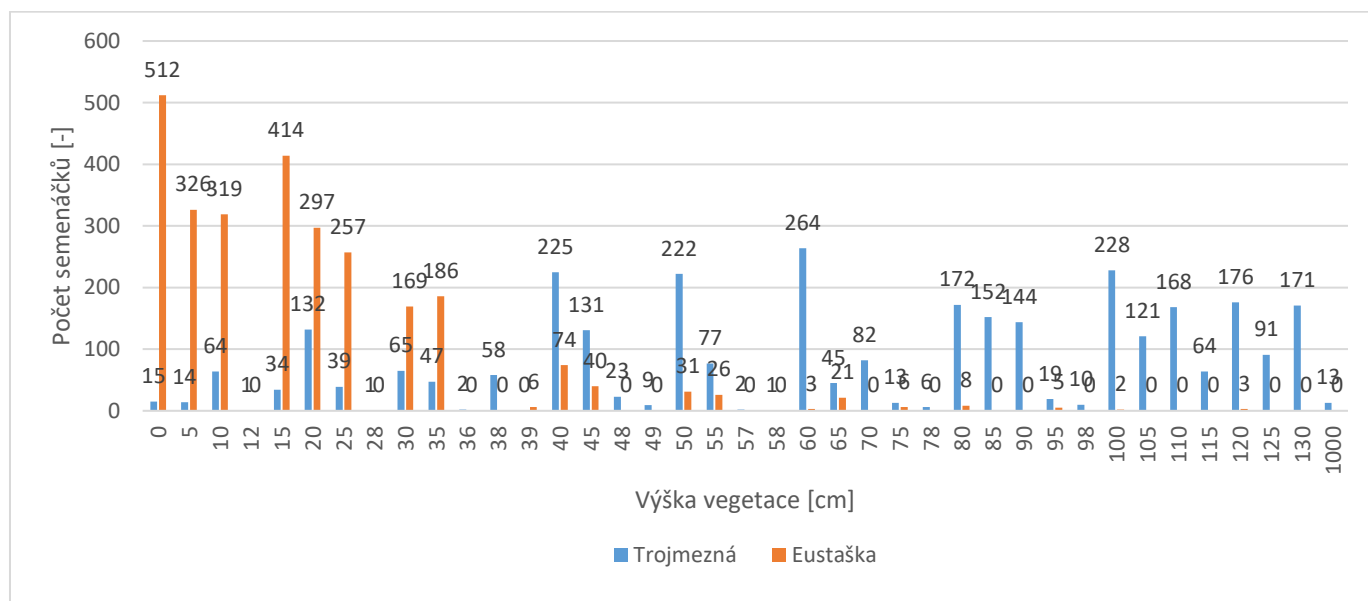
		Estimate	Pr(> t)	R ²
Trojmezná	veg._cm	-0.0000989	0.686	0.2585
Eustaška	veg._cm	-0.0044397	3.68e-05	0.2695
Trojmezná + Eustaška	veg._cm	-0.0005843	0.00335	0.254

Tab. 8 Závislost průměrného výškového přírůstu na výšce okolní vegetace. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává hladinu pravděpodobnosti, na níž nelze nulovou hypotézu nezávislosti vyloučit. R² značí koeficient determinace jednotlivých lokalit, tedy udává, nakolik daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.

Na Obr. 14 můžeme vidět počty semenáčků v závislosti na výšce okolní vegetace. Na ose X je výška okolní vegetace, která ovšem není lineární a mění se podle naměřených hodnot a jen je seřazena od nejmenších po nejvyšší hodnoty. Na Eustašce jsou větší podíly nižší vegetace, největší podíl zastoupení semenáčků (512) je úplně bez vegetace, a téměř všechny semenáčky rostou vedle vegetace do 35 cm výšky. Na lokalitě Trojmezná je situace opačná, větší zastoupení semenáčků (225) začíná až od výšky okolní vegetace 40 cm. Nejvíce je semenáčků

(264) s výškou okolní vegetace 60 cm. Ještě 171 semenáčků roste na Trojmezné vedle vegetace, která je 130 cm vysoká.

V Tab. 8 jsou vidět velmi slabé záporné korelace mezi průměrným výškovým přírůstem a výškou okolní vegetace. Pravděpodobnost této korelace je vyšší pouze na lokalitě Trojmezná.



Obr. 14 Počet semenáčků rostoucích na segmentech ležících kmenů, kde vedle těchto segmentů je průměrná výška vegetace daný segment obklopující. Je zde uvedena veškerá naměřená výška vegetace na obou lokalitách a je pouze seřazena od nejmenší 0 do nejvyšší hodnoty 1000 cm (proměnlivá osa x).

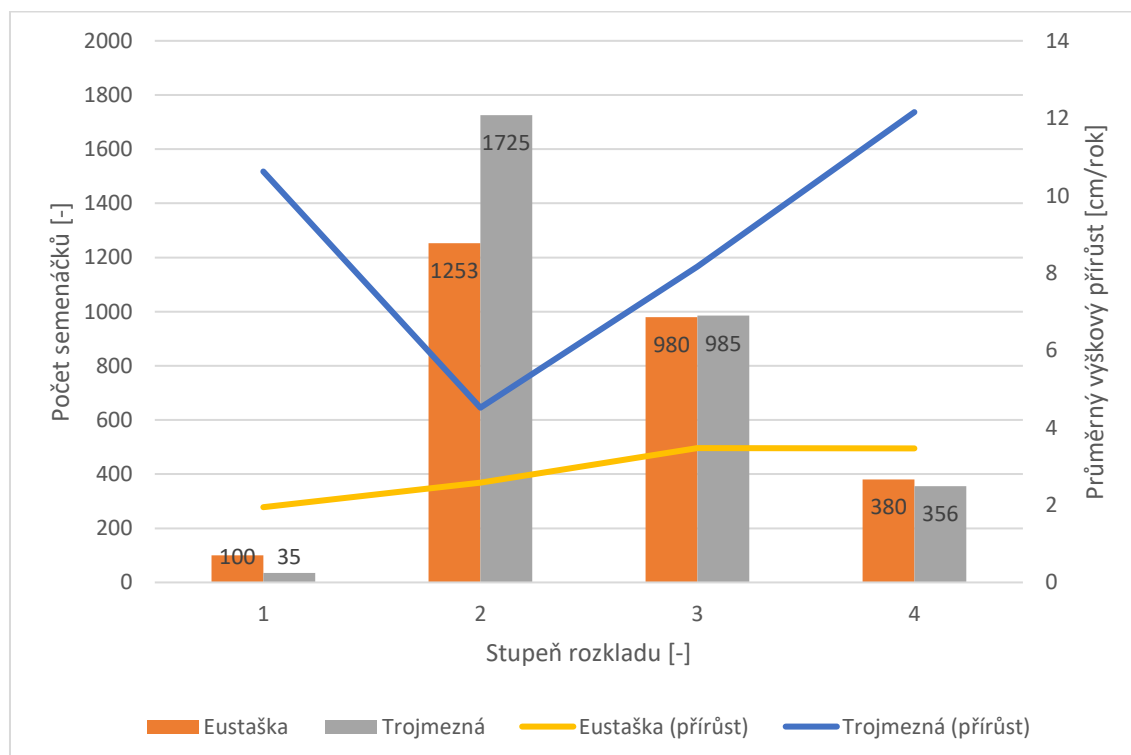
5.7 Závislost přírůstu na stupni rozkladu kmene

		Estimate	Pr(> t)	R ²
Trojmezná	decay	0.1899563	2.83e-14	0.2733
Eustaška	decay	-0.1350898	2.67e-09	0.2778
Trojmezná + Eustaška	decay	0.0758875	1.36e-05	0.2558

Tab. 9 Závislost průměrného výškového přírůstu na rozkladu kmenu. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává hladinu pravděpodobnosti, na níž nelze nulovou hypotézu nezávislosti vyloučit. R² značí koeficient determinace jednotlivých lokalit, tedy udává, nakolik daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.

Na následujícím grafu Obr. 15 je vidět podíl zastoupení počtu semenáčků na stupni rozkladu kmenu. Na lokalitě Eustaška je nejvíce zastoupen 3. stupeň rozkladu, který odpovídá 44,6% všech semenáčků na dané lokalitě, následuje 4. stupeň rozkladu s 34,9%, poté 5. stupeň s 13,5% a nejméně je zastoupen 2. stupeň s 3,6% semenáčků. Na lokalitě Trojmezná je pořadí stejné, 55,5% semenáčků roste na kmenech s 3. stupněm rozkladu, 31,7% s 4. stupněm rozkladu, 11,5% s 5. stupněm rozkladu a nejméně, pouze 1,1% roste na kmenu s 2. stupněm rozkladu.

Ze stejného grafu můžeme pozorovat závislost průměrného výškového ročního přírůstu v závislosti na stupni rozkladu kmene. Na lokalitě Eustaška je tendence vzrůstající, ve 2. stupni rozkladu byl průměrný přírůst semenáčků na kmenech rostoucích 1,95 cm/rok, ve 3. stupni byl přírůst o něco vyšší (2,58 cm/rok), ve 4. a 5. stupni byl přírůst velmi podobný, 3,47 cm/rok ve 4. a 3,46 cm/rok v 5. stupni rozkladu. Ovšem celkově, jak můžeme sledovat z Tab. 9 je na této lokalitě korelace těchto proměnných záporná. Naopak na lokalitě trojmezná je korelace pozitivní. Tam byl zjištěn největší přírůst také v 5. stupni a to 12,16 cm/rok. Ve 4. stupni je to 8,16 cm/rok, ve 3. stupni byl přírůst nejmenší a to 4,52 cm/rok. Poměrně velký přírůst byl zjištěn ve 2. stupni rozkladu kmenů a to 10,62 cm/rok, ovšem zde rostlo pouze 35 semenáčků.



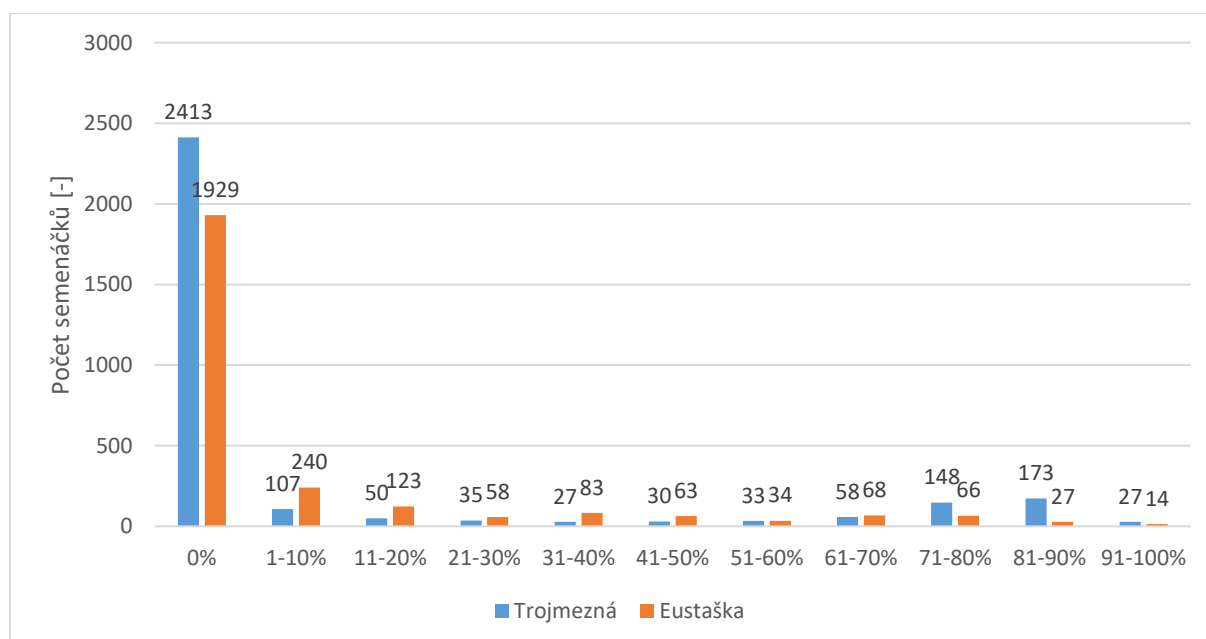
Obr. 15 Graf závislosti průměrného ročního výškového přírůstu semenáčků na stupni rozkladu kmenů na němž semenáčky rostou. Dále je z grafu patrný počet semenáčků, které rostou na kmenech s různou stupni rozkladu.

5.8 Závislost přírůstu na pokrytí kmene kůrou

		Estimate	Pr(> t)	R ²
Trojmezná	bark_cov	-0.0052741	<2e-16	0.2798
Eustaška	bark_cov	0.0117193	0.00337	0.2656
Trojmezná + Eustaška	bark_cov	-0.0045089	<2e-16	0.2664

Tab. 10 Závislost průměrného výškového přírůstu na pokrytí kmene kůrou. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává hladinu pravděpodobnosti, na níž nelze nulovou hypotézu nezávislosti vyloučit. R² značí koeficient determinace jednotlivých lokalit, tedy udává, nakolik daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.

Na následujícím Obr. 16 můžeme vidět histogram pokrytí kmene kůrou podle počtu semenáčků na těchto kmenech rostoucích. Většina semenáčků na obou lokalitách roste na kmenech, které jsou kompletně bez kůry, na Trojmezné je to 2413, což odpovídá 77,6% všech stromků na dané lokalitě. Na Eustašce je to pak 1929, což odpovídá 68,6% všech semenáčků. Nejméně stromků roste na kmenech kompletně zakrytých kůrou, na Trojmezné je to 27 a na Eustašce 14 semenáčků, což odpovídá 0,9%, resp. 0,5%.



Obr. 16 Histogram pokrytí kmene kůrou podle počtu semenáčků na těchto kmenech rostoucích na obou lokalitách. Pokrytí kůrou bylo rozděleno 11 kategorií, 1. kategorie je 0% a poté jsou kategorie řazené po 10%.

5.9 Celkové statistické zhodnocení

	Estimate	Pr(> t)	R ²
(Intercept)	1.744e+00	< 2e-16	0.5835
h_11	9.151e-03	< 2e-16	
log(kompetiční.index.CI + 1)	-3.890e-01	< 2e-16	
openness_est	5.326e-03	2.50e-07	
diameter	-5.801e-04	0.485	
a_cm	-1.888e-02	2.53e-10	
veg._cm	-3.204e-05	0.896	
decay	1.166e-01	3.28e-05	
bark_cov	-6.071e-04	0.447	

Tab. 11 Nezávislé proměnné s vlivem na přírůst zmlazení na lokalitě Trojmezna. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává úroveň pravděpodobnosti, na které nelze vyloučit nulovou hypotézu nezávislosti. R² představuje koeficient determinace jednotlivých proměnných, což vyjadřuje míru, do které daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.

	Estimate	Pr(> t)	R ²
(Intercept)	0.9688367	< 2e-16	0.3971
h_11	0.0094825	< 2e-16	
log(kompetiční.index.CI + 1)	-0.1485888	< 2e-16	
openness_est	0.0171391	< 2e-16	
diameter	0.0049941	0.000726	
a_cm	-0.0065654	0.016969	
veg._cm	-0.0039984	0.000194	
decay	-0.0414499	0.091860	
bark_cov	0.0015596	0.201788	

Tab. 12 Nezávislé proměnné s vlivem na přírůst zmlazení na lokalitě Eustaška. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává úroveň pravděpodobnosti, na které nelze vyloučit nulovou hypotézu nezávislosti. R² představuje koeficient determinace jednotlivých proměnných, což vyjadřuje míru, do které daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.

	Estimate	Pr(> t)	R ²
(Intercept)	9.394e-01	< 2e-16	0.4856
h_11	1.033e-02	< 2e-16	
log(kompetiční.index.CI+ 1)	-2.947e-01	< 2e-16	
openness_est	1.236e-02	< 2e-16	
diameter	1.309e-04	0.854	
a_cm	-1.190e-02	4.36e-08	
veg._cm	-1.540e-04	0.499	
decay	1.021e-01	1.81e-07	
bark_cov	9.493e-05	0.890	

Tab. 13 Nezávislé proměnné s vlivem na přírůst zmlazení na obou lokalitách. Sloupec „Estimate“ značí koeficient sklonu regresní křivky modelů. Sloupec Pr(>|t|) udává úroveň pravděpodobnosti, na které nelze vyloučit nulovou hypotézu nezávislosti. R² představuje koeficient determinace jednotlivých proměnných, což vyjadřuje míru, do které daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu.

V předchozích tabulkách můžeme vidět celkové statistické zhodnocení všech pozorovaných proměnných dohromady na lokalitě Trojmezna, Eustaška i obou lokalit najednou. Zlogaritmovaný kompetiční index (log(kompetiční.index.CI + 1)) dosahuje nejvyšší záporné korelace (-0,389) na lokalitě Trojmezna, na Eustašce je tato hodnota o více než 0,24 vyšší (-0,1486). U otevřenosti zápoje (openness_est) vychází korelace kladná s nejvyšší hodnotou na lokalitě Eustaška (0,0171), na Trojmezné je tato hodnota nižší, je pouze 0,0053. Proměnná tloušťky segmentu (diameter) a její vliv na výškový přírůst je nejednoznačný, u hodnocení všech dat z obou lokalit je hodnota Estimate velmi malá a kladná (0,00013), u Trojmezné zase vychází v záporných hodnotách (-0,00058) a velmi malá. I pravděpodobnosti vychází relativně malé (resp. Pr(>|t|) vysoké). Korelace přírůstu a hodnoty výšky ležícího kmene nad povrchem půdy vychází na obou lokalitách záporná, vyšší je na Trojmezné (-0,0189) a na Eustašce vychází -0,0066. Výška okolní vegetace negativně ovlivňuje výškový přírůst semenáčků, ovšem s relativně nízkou pravděpodobností, hodnota Estimate na lokalitě Trojmezna vychází -0,000032 a na Eustašce vychází -0,004. U proměnné rozkladu kmene (decay), je korelace na Trojmezné kladná a dosahuje hodnoty Estimate 0,1166. Na lokalitě Eustaška je pak ovšem tato hodnota záporná a dosahuje -0,0415. Poslední sledovanou proměnou je pokrytí kmene kůrou. Opět je rozdíl ve znaménku hodnoty Estimate na obou lokalitách. Na trojmezné je tato hodnota -0,000607 a na Eustašce je 0,00156. U obou hodnot je nízká pravděpodobnost že tyto hodnoty platí.

6. Diskuze

6.1 Rozdílnost lokalit

Základním rozdílem mezi oběma lokalitami je stav jejich mateřského porostu. V lokalitě Trojmezná byla vitalita mateřského porostu v předchozím desetiletí narušena v důsledku větrné kalamity, následně se pak zcela rozpadl v důsledku kůrovcové gradace. Tento rozklad měl za následek rapidní změny v přírodních podmínkách, zejména co se týče hodnoty otevřenosti zápoje (aktuálně dosahující průměrné hodnoty otevřenosti zápoje jsou 62,9 %) a výkyvů teplot a vlhkosti. V letním období se zde teploty mohou zvýšit až o 15 °C ve srovnání se zachovalým porostem (Hojdová et al. 2005). Naopak v lokalitě Eustaška, která nedávno nebyla ovlivněna žádnou přírodní disturbancí, jsou hodnoty otevřenosti zápoje podstatně nižší (aktuálně dosahující průměrné hodnoty otevřenosti zápoje jsou 23,6 %) a místní klima je mírnější a stabilnější (Poleno et al. 2007). Toto se také projevuje ve výsledcích.

6.2 Jak se liší vývoj přírůstu na obou lokalitách?

Při posouzení vývoje přírůstu na obou lokalitách bylo zjištěno, že na Trojmezné dosahuje obnova celkově vyšších hodnot přírůstu. Na lokalitě Trojmezná je průměrný výškový přírůst 7,95 cm za rok a na Eustašce je to pouze 3,25 cm za rok, což je téměř 2,5krát méně než na Trojmezné. Toto je pravděpodobně způsobeno absencí mateřského porostu, což umožňuje větší přísun slunečního záření. Světlo je zásadní faktor, který souvisí s dynamikou lesa a ovlivňuje proces obnovy. Limitujícím faktorem pro růst semenáčků a výmladků pod uzavřenými zápoji subalpínského smrkového lesa jsou nepříznivé světelné podmínky (Bače et al. 2009; Svoboda et al. 2010; Holeksa et al. 2007). Tento fakt je v literatuře ještě podtržen studií, kde je světlo uváděno jako klíčový faktor pro růst (Bače et al. 2009; Zielonka 2006; Holeksa 2003; Löf et al. 2007), a i tato práce potvrzuje tento fakt.

Podobně jako v obecných růstových křivkách (Korf 1953) nebo například ve studii dvojice autorů (Kupferschmid a Bugmann 2005) bylo zjištěno, že s rostoucí výškou jedinců roste i jejich přírůst. Z tohoto důvodu byly vytvořeny kategorie výšek na základě křivky přírůstu. Jak můžeme vidět z grafů Obr. 8 a Obr. 9, na obou lokalitách byl pozorován rostoucí trend hodnot přírůstu s rostoucí výškou jedince. Na těchto grafech a také na grafech Obr. 6 a Obr. 7 je vidět rostoucí trend přírůstu až do roku 2015. Největší propad přírůstu byl zaznamenán v období 2016-2020 a to na obou lokalitách. 2015 a hlavně 2018 a 2019 byly velmi teplé a suché roky (ČHMÚ) což pravděpodobně mělo negativní vliv na přírůst. Mezi obdobími v letech 2014 až 2020 byl na lokalitě Eustaška zaznamenán menší rozdíl mezi přírůsty než na lokalitě

Trojmezná. Zde se pravděpodobně začal projevovat rozdíl mezi lokalitami, přičemž na lokalitě Eustaška je patrná ochrana mikrostanovišť mateřským porostem, zatímco na lokalitě Trojmezná je obnova nadále vystavována extrémním podmínkám.

6.3 Jak se liší přírůst jedince v závislosti na kompetičním indexu?

Na disturbované lokalitě Trojmezná, i přes více než jen poloviční počet hodnocených kmenů (segmentů) oproti Eustašce, je pozorováno větší množství semenáčků a tudíž vyšší hustota zmlazení. Na Eustašce bylo zjištěno maximální množství jedinců na segmentu 26, na Trojmezné 117. Podle (Harmon 1987) je hustota osídlení negativně ovlivněna uzavřeností zápoje, a nejvyšší hustota osídlení byla zaznamenána při otevřenosti zápoje 79 %, což vysvětluje, proč je na disturbované lokalitě s chybějícím mateřským porostem mnohem vyšší hustota zmlazení než na nedisturbované. Ze zjištěných počtů a rozložení obnovy na lokalitách vyplývá, že v porostech zasažených disturbancí se obnova vyskytuje velmi nahloučeně. I to přispělo k větší záporné korelaci mezi průměrným ročním výškovým přírůstem a kompetičním indexem na disturbované lokalitě Trojmezné. Jak je vidět v Tab. 4, záporná korelace vychází i na lokalitě Eustaška, tam je ovšem závislost nižší (resp. nižší záporná hodnota estimate). Stejnou závislost přírůstu a kompetice uvádí i řada autorů, např. (Fraver et al. 2014; Coomes a Allen 2007).

Některé studie ukázaly, že výškový růst smrkové obnovy negativně koreluje s hustotou porostu v hustých nerovnoměrně starých smrkových lesích (Hofgaard 1993; Leemans 1991). Ovšem několik dalších studií ukazuje, že hustota zmlazení má buď pozitivní (Lundqvist a Fridman 1996) nebo žádný vliv (Nilson a Lundqvist 2001) na semenáčky smrku a jejich přírůst výšky v severní boreální Evropě. Jedním vysvětlením neprůkazných výsledků ohledně vlivu hustoty nadúrovňových vrstev stromů na obnovu smrku by mohlo být, že údaje z konvenční inventarizace lesů, jako je kruhová výčetní základna ($m^2 ha^{-1}$) a objem porostu ($m^3 ha^{-1}$), dostatečně nepopisují aktuální světelné podmínky v obhospodařovaných porostech. (Greis a Kellomaki 1981) prokázali, že vyšší intenzita světla zvýšila regenerační výškový růst smrku ztepilého ve starých smrkových lesích. Toto ovšem budeme nadále diskutovat v kapitole o otevřenosti zápoje.

6.4 Jak se liší přírůst z hlediska mikrostanovištních podmínek?

Otevřenost zápoje

Vliv otevřenosti zápoje na přírůst byl částečně s poměrně malou pravděpodobností potvrzen. Ve studii (Iijima a Shibuya 2010) je zdůrazněn význam světla pro přežití a růst zmlazení. Nejvýhodnějšími pro růst smrkového zmlazení jsou stanoviště vystavená vyšším hodnotám přímého slunečního záření, ideálně ve středních až velkých mezerách v porostu (Diaci et al. 2005). Naopak ve výzkumu (Kathke a Bruelheide 2010) se uvádí, že i přestože vytvoření porostních mezer a následné zlepšení světelných podmínek může vést k lepšímu růstu zmlazení, konkurence o světlo může částečně tyto výhody vyrušit. Tato studie může toto tvrzení potvrdit a to především na disturbované ploše na Trojmezí, kde je velká otevřenost zápoje. (Harmon a Franklin 1989) při zkoumání *Picea-Tsuga* porostů v Olympic National Park ve Washingtonu zjistili, že světlo ovlivňuje rychlost a charakter sukcese na padlých kmenech.

Ve studii (Löf et al. 2007) potvrdili, že se zvyšujícím se přísunem slunečního záření (na škále od 5 do 70 % oslunění) stoupá přírůst, přičemž největší nárůst byl zaznamenán při hodnotách od 5 do 20 %, avšak nárůst již není tak výrazný při vyšších hodnotách zápoje, což potvrzují i naše výsledky. Výsledky této studie naznačují, že pokud jedinec přijímá sluneční záření (přímé i difúzní) z více než 22 %, jeho přírůst se zvyšuje ve srovnání s nižšími hodnotami oslunění. Výzkum (Zielonka 2006) naznačuje, že světlo je limitujícím faktorem pro odrůstání smrku, zejména u vyšších jedinců rostoucích pod vyššími hodnotami zápoje. Pro další úspěšný růst jedinců je proto vhodný porost s mezernatým zápojem. Stejně jako ve sledovaných lokalitách této studie, stupeň otevřenosti zápoje pozitivně ovlivňoval rychlost růstu obnovy, přičemž v místech s velmi zapojeným porostem bylo nalezeno méně jedinců (Bače et al. 2015; Harmon 1987). Dále (Greis a Kellomaki 1981) ukázali, že výškový přírůst stoupá v regeneraci předsunutých smrků za vyšších světelných podmínek. Diskuse o vlivu světla na přírůst zmlazení byla částečně také probírána již v předchozí kapitole.

Tloušťka segmentu

Vztah mezi velikostí přírůstu a tloušťkou segmentu byl vyhodnocen jako mírně negativní s nízkou pravděpodobností. Větší průměr kmene má za následek menší poměr povrchu k objemu, čímž je menší část dřeva vystavena sušení. Stres ze sucha může být jednou z příčin nízké hustoty sazenic (Narukawa et al. 2003; Takahashi et al. 2000). Vnitrodruhová konkurence mezi přirozenou regenerací může být intenzivnější na kmenech s větším průměrem; jak z důvodu vyšších hustot, tak z důvodu menšího růstového prostoru na jednotlivce mimo oblast

kulatiny. Optimálně rozmístění jedinci na ploše úzkého obdélníku mají mimo tento obdélník více volného prostoru než jedinci stejné hustoty na ploše širšího obdélníku (Bače et al. 2012).

Naopak (Bujoczek et al. 2015) ve svém výzkumu zaměřeném na vliv mikrostanovištních podmínek na smrkové zmlazení v západních Karpatech uvádějí, že přítomnost zmlazení roste s rostoucím průměrem kmene a také se stupněm rozkladu. Nejúspěšnějšími kmeny z hlediska hustoty zmlazení jsou ty ve vysokém stupni rozkladu s průměrem větším než 30 cm (Holeksa 1998). Zmlazení na kládách s větším průměrem (zejména blíže k čelu klády) může mít častěji lepší světelné podmínky kvůli uvolnění zápoje po pádu stromu než to, které roste na tenčích kmenech. (Takahashi 1994) uvedl, že padlé kmeny malého průměru (<20 cm) neposkytují vhodný substrát pro semenáčky *P. glehnii*, bez ohledu na typ okolní vegetace. (Harmon a Franklin 1989) navíc ve své experimentální studii nenašli žádný vztah mezi nárůstem mrtvého dřeva nad úrovní terénu a hustotou semenáčků. Proto, ačkoli větší kmeny upřednostňují početnost sazenic snížením mezidruhové konkurence, poskytují také lepší podmínky pro přirozenou regeneraci, protože jejich vlhkostní podmínky jsou stabilnější než u menších kmenů (Renvall 1995).

Výška kmene nad zemí

Při hodnocení přírůstu bylo zjištěno, že s rostoucí výškou kmene nad zemí klesají hodnoty přírůstu na lokalitě Trojmezna. Na Eustašce byl trend spíše opačný, i když jen opravdu málo, navíc s malou pravděpodobností. (Bače et al. 2012) zjistili pozitivní vliv kontaktu kmene se zemí na hustotu osídlení kmenů obnovou. Lze předpokládat, že tento pozitivní vliv se přenáší i na hodnoty přírůstu, což bylo potvrzeno i v této studii na lokalitě Trojmezna. Důvod proč je trend rozdílný na Eustašce může být, že tato lokalita je stabilnější a lépe chráněná, a je menší pravděpodobnost, že kmeny, které jsou nad zemí, více vysychají a jedinci na nich tolik netrpí suchem a naopak lépe přirůstají vzhledem k menšímu zástínu, protože světlo je nejdůležitějším faktorem pro růst obnovy (Liu a Hytteborn 1991; Holeksa 2003; Zielonka 2006; Löff et al. 2007).

Výška okolní vegetace

Závislost hodnot přírůstu na výšce okolní vegetace nebyla prokázána, resp. Vyšla velice nízká negativní korelace mezi těmito proměnnými. Navzdory tomu, že hodnoty přírůstu jsou vyšší na lokalitě Trojmezna, je z výsledků zřejmé, že na obou lokalitách dosahovali jedinci obnovy přibližně stejných hodnot ve všech kategoriích výšky okolní vegetace. (Bače et al. 2012) ve svém výzkumu neprokázali negativní vliv okolní vegetace na hustotu obnovy, a proto lze

předpokládat, že ani přírůst tímto faktorem není ovlivněn. Vegetace může ovlivnit početnost semenáčků na kmenech a v důsledku toho se celkový počet stromků začíná snižovat (Jonášová a Prach 2004). Semenáčky, které regenerovaly na mladších (vyvýšených a středně rozpadlých kmenech) byly zvýhodněny větším zastíněním boční vegetace a také přísunem opadu z okolních rostlin. Na kmenech doplněných organickou hmotou se zvyšuje přežití a růst semenáčků. Vrstva mulče zlepšuje podmínky živin a vlhkosti (Takahashi et al. 2000; Harmon 1987), což zase může snížit stres ze sucha. Jak se kmen více rozpadá, přibližuje se k zemi, hloubka podestýlky se proto zvyšuje (Harmon 1987; Harmon a Franklin 1989) a vliv okolní vegetace se mění z pozitivního na negativní (Bače et al. 2012).

Rozklad kmene

Na základě výsledků této práce lze konstatovat, že stupeň rozkladu pravděpodobně pozitivně ovlivňuje velikost přírůstu na disturbované lokalitě Trojmezna. Výskyt zmlazení v závislosti na fázi rozpadu ležícího kmene byl zkoumán v mnoha odborných pracích z různých regionů světa. Například ve studii (Narukawa et al. 2003) při měření četnosti zmlazení v boreálních a subalpínských japonských pralesích zjistil, že na čerstvě padlém dřevě nebyly zaznamenány žádné semenáčky, avšak s postupujícím rozpadem kmene došlo k výraznému nárůstu množství zmlazení. (Takahashi et al. 2000) ve svém výzkumu z podobné oblasti zjistil, že semenáčky se nejčastěji uchycují na ležících kládách ve fázích rozkladu od 3. do 5., zatímco ve 2. fázi je toto uchycení omezené. Ve studii (Zielonka 2006) pozoroval nejvyšší četnost zmlazení na ležících kmenech po 30-60 letech od jejich odumření, ale zároveň uvádí, že uchycení semenáčků je možné již od druhé dekády po odumření stromu. Nicméně, kvůli pomalému rozkladu kmene může docházet k pomalejšímu růstu jedinců kvůli postupnému uvolňování živin a nedostatečné vlhkosti. (Bače et al. 2012) uvádí, že střední věk a počet semenáčků rostoucích na kmenech se zvyšoval s progresí rozkladu. Dále je ale i v odborné literatuře uvedeno, že hustoty regenerace klesaly v nejpokročilejších stádiích rozpadu v důsledku vnitrodruhové konkurence a mezidruhové kompetice s bylinami a zakrslými keři (Zielonka 2006; Zielonka a Piątek 2004; Mori et al. 2004; Nakagawa et al. 2003). Nicméně stojí za to zdůraznit, že hustoty regenerace jsou proměnlivé ve všech fázích rozpadu kmene (Bače et al. 2012).

7. Závěr

Cílem této práce bylo srovnání přírůstu zmlazení smrku ztepilého (*Picea abies*) na mrtvém dřevě na dvou různých lokalitách - Trojmezná (NP Šumava) a Eustaška (NPR Praděd, Jeseníky) během dlouhodobého vývoje. Rozdíl mezi lokalitami spočíval ve stavu mateřského porostu - na Trojmezně byl porost zasažen větrnou kalamitou a následnou gradací kůrovce, zatímco na Eustašce se jednalo o přirozeně se vyvíjející zapojený porost. Tato rozdílnost mateřského porostu vedla k odlišné dostupnosti světla pro obnovu, což způsobilo výrazně (téměř 2,5 krát) vyšší hodnoty průměrného ročního výškového přírůstu na disturbované lokalitě Trojmezná. Tento trend se potvrdil po celou dobu jedenáctiletého (2011-2022) výzkumu.

Dalším cílem bylo zhodnotit přírůst jedince na základě vlastností úseku ležícího kmene, na němž jedinec roste a také na kompetičním indexu.

Byla zjištěna jasná negativní závislost mezi průměrným ročním výškovým přírůstem a kompetičním indexem. Na disturbované lokalitě Trojmezná, i přes více než jen poloviční počet hodnocených kmenů (segmentů) oproti Eustašce, je pozorováno větší množství semenáčků a tudíž vyšší hustota zmlazení. Na Eustašce bylo zjištěno maximální množství jedinců na segmentu 26, na Trojmezně 117. I kvůli této skutečnosti byla negativní korelace obzvláště vysoká na lokalitě Trojmezná.

Vliv otevřenosti zápoje na přírůst byl částečně s poměrně malou pravděpodobností potvrzen. Stejně jako v celé řadě studií vyšlo, že je kladná závislost mezi přírůstem a otevřeností zápoje, síla této korelace ovšem v této práci je velmi nízká a to ještě s poměrně nízkou pravděpodobností a to hlavně na lokalitě Eustaška.

Co se týče vlivu průměru kmene, na kterém semenáčky vyrůstají a jejich výškovém přírůstu, tak byla zjištěna nízká záporná závislost, opět vyšší pravděpodobnost tohoto jevu byla potvrzena na lokalitě Trojmezná.

Při hodnocení závislosti přírůstu s rostoucí výškou kmene nad zemí bylo zjištěno, že klesají hodnoty výškového přírůstu na lokalitě Trojmezná. Na Eustašce je trend spíše opačný, i když jen opravdu málo, navíc s malou pravděpodobností.

Další vlastností mikrostanoviště, která se hodnotila, byla závislost výškového přírůstu na výšce okolní vegetace. Byly zjištěny velmi slabé záporné korelace mezi průměrným výškovým přírůstem a výškou okolní vegetace. Pravděpodobnost této korelace byla zjištěna vyšší pouze na lokalitě Trojmezná.

Stupeň rozkladu s velkou pravděpodobností pozitivně ovlivňuje velikost přírůstu na disturbované lokalitě Trojmezná. Na lokalitě Eustaška je trend opačný, ovšem s nižší pravděpodobností.

Poslední vlastností mikrostanoviště, které bylo hodnoceno, je závislost přírůstu na pokrytí kmene kůrou, na kterém semenáčky rostou. Výsledek je, že na Trojmezné vychází velmi slabá negativní korelace a na Eustašce je korelace také slabá ovšem pozitivní, s nízkou pravděpodobností.

Pro dosažení lepšího porozumění a komplexnějšího zpracování získaných informací je vhodné pokračovat v monitorování sledovaných lokalit. Obzvláště je toto vhodné v době, jako je tato, kdy dochází k výraznému globálnímu oteplování. Studium obnovovacích procesů v neobhospodařovaných přirozených smrkových lesích může zároveň poskytnout rozsáhlé, cenné informace o ekologii a odolnosti smrkových ekosystémů vůči přírodním disturbancím, což má klíčový význam pro udržitelné hospodaření v obhospodařovaných i chráněných lesích.

8. Přehled literatury a použitých zdrojů

ATTIWILL, Peter M., 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* [online]. **63**(2–3), 247–300. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/0378-1127(94)90114-7

BAČE, Radek, Pavel JANDA a Miroslav SVOBODA, 2009. Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezí Effect of microsite and upper tree layer on natural regeneration in the mountain spruce forest stand Trojmezí (Šumava National Park). **15**(1), 67–84.

BACE, Radek, Miroslav SVOBODA a Pavel JANDA, 2011. Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of central Europe: Logs vs. stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica* [online]. **45**(5), 1065–1078 [vid. 2024-04-02]. ISSN 00375330. Dostupné z: doi:10.14214/sf.87

BAČE, Radek, Miroslav SVOBODA, Pavel JANDA, Robert C. MORRISSEY, Jan WILD, Jennifer L. CLEAR, Vojtěch ČADA, Daniel C. DONATO a Han Y.H. CHEN, 2015. Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *PLoS ONE* [online]. **10**(9), e0139214. ISSN 19326203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0139214

BAČE, Radek, Miroslav SVOBODA, Václav POUSKA, Pavel JANDA a Jaroslav ČERVENKA, 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management* [online]. **266**, 254–262. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2011.11.025

BUJOCZEK, Leszek, Małgorzata BUJOCZEK, Jan BANASÍ a Stanisław ZIĘBA, 2015. Spruce regeneration on woody microsites in a subalpine forest in the Western Carpathians. *Silva Fennica* [online]. **49**(3). ISSN 22424075. Dostupné z: doi:10.14214/SF.1337

CLAVEAU, Yves, Christian MESSIER, Philip G. COMEAU a K. Dave COATES, 2011. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. <https://doi.org/10.1139/x01-220> [online]. **32**(3), 458–468 [vid. 2024-04-02]. ISSN 00455067. Dostupné z: doi:10.1139/X01-220

COOMES, David A. a Robert B. ALLEN, 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology* [online]. **95**(5), 1084–1097 [vid. 2024-03-29]. ISSN 1365-

2745. Dostupné z: doi:10.1111/J.1365-2745.2007.01280.X

DIACI, Jurij, Rok PIŠEK a Andrej BONCINA, 2005. Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Research* [online]. **124**(1), 29–36 [vid. 2024-04-03]. ISSN 16124669. Dostupné z: doi:10.1007/S10342-005-0057-7

DUCHESNEAU, Robin a Hubert MORIN, 1999. Early seedling demography in balsam fir seedling banks. *Canadian Journal of Forest Research* [online]. **29**(10), 1502–1509 [vid. 2024-04-02]. ISSN 00455067. Dostupné z: doi:10.1139/X99-090

FIRM, Dejan, Thomas A. NAGEL a Jurij DIACI, 2009. Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management* [online]. **257**(9), 1893–1901. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2008.09.034

FOSTER, David R., Dennis H. KNIGHT a Jerry F. FRANKLIN, 1998. Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems* [online]. **1**(6), 497–510. ISSN 14329840. Dostupné z: doi:10.1007/s100219900046

FRAVER, Shawn, Anthony W. D'AMATO, John B. BRADFORD, Bengt Gunnar JONSSON, Mari JÖNSSON a Per Anders ESSEEN, 2014. Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning. *Journal of Vegetation Science* [online]. **25**(2), 374–385 [vid. 2024-03-29]. ISSN 1654-1103. Dostupné z: doi:10.1111/JVS.12096

FUKASAWA, Masaaki, 2021. Volatility has to be rough. *Quantitative Finance* [online]. **21**(1), 1–8 [vid. 2024-04-02]. ISSN 14697696. Dostupné z: doi:10.1080/14697688.2020.1825781

FUKASAWA, Y., Y. KOMAGATA a S. USHIJIMA, 2017. Fungal wood decomposer activity induces niche separation between two dominant tree species seedlings regenerating on coarse woody material. *Canadian Journal of Forest Research* [online]. **47**(1), 106–112 [vid. 2024-04-02]. ISSN 12086037. Dostupné z: doi:10.1139/cjfr-2016-0218

FUKASAWA, Yu, Václav POUSKA, Radek BAČE, Lucie ZÍBAROVÁ, Yuki KAWASAKI, Shunsuke MATSUOKA, Hirotoši SATO, Olga ORMAN, Kamil KRÁL a Miroslav SVOBODA, 2024. Bark beetle outbreaks in *Picea abies* stands are associated with changes in wood-inhabiting fungal communities and seedling establishment on logs. *Fungal Ecology*

[online]. **68**, 101328. ISSN 17545048. Dostupné z: doi:10.1016/j.funeco.2023.101328

GREIS, I a S KELLOMAKI, 1981. Crown structure and stem growth of Norway spruce undergrowth under varying shading. [online]. [vid. 2024-04-03]. Dostupné z: <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19830682947>

HARMON, M. E., 1987. The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. seedlings growing on logs. *Canadian Journal of Forest Research* [online]. **17**(12), 1475–1479 [vid. 2024-04-02]. ISSN 00455067. Dostupné z: doi:10.1139/x87-229

HARMON, M. E. a J. F. FRANKLIN, 1989. Tree Seedlings on Logs in *Picea-Tsuga* Forests of Oregon and Washington. *Ecology* [online]. **70**(1), 48–59 [vid. 2024-04-02]. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:10.2307/1938411

HEGYI, Frank, 1974. A simulation model for managing jack-pine standssimulation. *Royal Coll. For. Res. Notes*. **30**, 74–90.

HEŘMÁNEK, Jiří, 2023. *Mortalita přirozeného zmlazení smrku na mrtvém dřevě*. B.m. b.n.

HETEŠOVÁ, Dominika, 2017. *Jak se liší kličení , růst a mortalita v různých úsecích ležících kmenů ?* B.m. b.n.

HIEKE, Karel, 2019. *Encyklopedie jehličnatých stromů a keřů*. B.m.: CPress. ISBN 978-80-264-2461-1.

HOFGAARD, Annika, 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden . *Journal of Vegetation Science* [online]. **4**(5), 601–608. ISSN 1100-9233. Dostupné z: doi:10.2307/3236125

HOJDOVÁ, Maria, Martin HAIS a Jan POKORNÝ, 2005. Microclimate of a peat bog and of the forest in different states of damage in the Šumava National Park. *Silva Gabreta* [online]. **11**(1), 13–24 [vid. 2024-03-26]. Dostupné z: http://www.npsumava.cz/storage/vyzkum/SGpdf/SG11_1_HojdovaEtAl.pdf

HOLEKSA, Jan, 1998. Rozpad drzewostanu i odnowienie świerka a struktura i dynamika karpackiego boru górnoregłowego [Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest]. *Monographiae Botanicae* [online]. **82**, 1–209 [vid. 2024-04-02]. ISSN 0077-0655. Dostupné z: doi:10.5586/mb.1998.001

HOLEKSA, Jan, 2003. Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology* [online]. **168**(1), 57–67 [vid. 2024-03-26]. ISSN 13850237. Dostupné z: doi:10.1023/A:1024457303815/METRICS

HOLEKSA, Jan, Milan SANIGA, Jerzy SZWAGRZYK, Tomasz DZIEDZIC, Stanisław FERENC a Maciej WODKA, 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 Research* [online]. **126**(2), 303–313 [vid. 2024-04-03]. ISSN 16124669. Dostupné z: doi:10.1007/S10342-006-0149-Z/METRICS

HOLEKSA, Jan, Magdalena ŻYWIEC, Michał BOGDZIEWICZ, Przemysław KUREK, Fiona MILNE-ROSTKOWSKA, Łukasz PIECHNIK a Barbara SEGET, 2021. Microsite-specific 25-year mortality of Norway spruce saplings. *Forest Ecology and Management* [online]. **498**, 119572. ISSN 0378-1127. Dostupné z: doi:10.1016/J.FORECO.2021.119572

HULSHOF, Catherine M, Nathan G SWENSON, Michael D WEISER, Puerto RICO a Correspondence M CATHERINE HULSHOF, 2015. Tree height–diameter allometry across the United States. *Ecology and Evolution* [online]. **5**(6), 1193–1204 [vid. 2024-04-02]. ISSN 2045-7758. Dostupné z: doi:10.1002/ECE3.1328

IJIMA, Hayato a Masato SHIBUYA, 2010. Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Journal of Forest Research* [online]. **15**(1), 46–54 [vid. 2024-04-02]. ISSN 13416979. Dostupné z: doi:10.1007/S10310-009-0133-9

IJIMA, Hayato, Masato SHIBUYA a Hideyuki SAITO, 2007. Effects of surface and light conditions of fallen logs on the emergence and survival of coniferous seedlings and saplings. *Journal of Forest Research* [online]. **12**(4), 262–269 [vid. 2024-04-02]. ISSN 13416979. Dostupné z: doi:10.1007/S10310-007-0012-1

JANKOVSKÝ, Libor, Michal TOMŠOVSKÝ, Jakub BERÁNEK a Dalibor LIČKA, 2006. Analýza postupů ponechávání dřeva k zetlení z hlediska vlivu na biologickou rozmanitost.

JONÁŠOVÁ, Magda a Ivona MATĚJKOVÁ, 2007. Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research* [online]. **37**(10), 1907–1914. ISSN 00455067. Dostupné z: doi:10.1139/X07-062

JONÁŠOVÁ, Magda a Karel PRACH, 2004. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological*

Engineering [online]. **23**, 15–27. Dostupné z: doi:10.1016/j.ecoleng.2004.06.010

KATHKE, Sabine a Helge BRUELHEIDE, 2010. Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. *Forest Ecology and Management* [online]. **259**(8), 1597–1605 [vid. 2024-04-03]. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/J.FORECO.2010.01.036

KOČÍ, Martin, Milan CHYTRÝ a Pavel LUSTYK, 2010. *Katalog biotopů České republiky*. B.m.: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. ISBN 978-80-87457-02-3.

KOPÁČEK, Jiří, Jiří KAŇA, Hana ŠANTRŮČKOVÁ, Petr PORCAL, Josef HEJZLAR, Tomáš PICEK a Josef VESELÝ, 2002. Physical, chemical and biological characteristics of soils in watersheds of the Bohemian Forest lakes: I. Plešne Lake. *Silva Gabreta*. **8**, 43–66.

KORF, V., 1953. *Dendrometrie*. B.m.: Státní zemědělské nakladatelství Praha.

KUCBEL, Stanislav, Peter JALOVIAR, Milan SANIGA, Jaroslav VENCURIK a Vladimír KLIMAŠ, 2010. Canopy gaps in an old-growth fir-beech forest remnant of Western Carpathians. *European Journal of Forest Research* [online]. **129**(3), 249–259. ISSN 16124669. Dostupné z: doi:10.1007/s10342-009-0322-2

KUPFERSCHMID, Andrea D. a Harald BUGMANN, 2005. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management* [online]. **205**(1–3), 251–265. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2004.10.008

KUULUVAINEN, Timo, 2002. Introduction. Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity. *Silva Fennica* [online]. **36**(1) [vid. 2024-04-02]. ISSN 22424075. Dostupné z: doi:10.14214/SF.547

KUULUVAINEN, Timo a Riku KALMARI, 2003. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Ann. Bot. Fennici*. **40**, 401–413. ISSN 0003-3847.

LEEMANS, R., 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio* [online]. **93**(2), 157–165 [vid. 2024-03-30]. ISSN 00423106. Dostupné z: doi:10.1007/BF00033209/METRICS

LIU, Qinghong a Hakan HYTTEBORN, 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* [online]. **2**(3), 391–402

[vid. 2024-03-26]. ISSN 1100-9233. Dostupné z: doi:10.2307/3235932

LÖF, Magnus, Matts KARLSSON, Kerstin SONESSON, Torkel N. WELANDER a Catherine COLLET, 2007. Growth and mortality in underplanted tree seedlings in response to variations in canopy closure of Norway spruce stands. *Forestry* [online]. **80**(4), 371–384. ISSN 0015752X. Dostupné z: doi:10.1093/FORESTRY/CPM022

LUNDQVIST, Lars a Eva FRIDMAN, 1996. Influence of local stand basal area on density and growth of regeneration in uneven-aged *Picea abies* stands. *Scandinavian Journal of Forest Research* [online]. **11**(1–4), 364–369 [vid. 2024-04-03]. ISSN 16511891. Dostupné z: doi:10.1080/02827589609382948

MENCUCCINI, M., P. PIUSSI a A. ZANZI SULLI, 1995. Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest: Patterns of temporal and spatial variation. *Forest Ecology and Management* [online]. **76**(1–3), 109–125. ISSN 0378-1127. Dostupné z: doi:10.1016/0378-1127(95)03555-O

MORI, Akira, Eri MIZUMACHI, Takashi OSONO a Yusuke DOI, 2004. Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management* [online]. **196**(2–3), 287–297. ISSN 0378-1127. Dostupné z: doi:10.1016/J.FORECO.2004.03.027

MUSIL, I., 2003. *Dendrologie I*. Praha: ČZU LF.

NAGEL, Thomas A. a Miroslav SVOBODA, 2008. Gap disturbance regime in an old-growth Fagus-Abies forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina. *Canadian Journal of Forest Research* [online]. **38**(11), 2728–2737. ISSN 00455067. Dostupné z: doi:10.1139/X08-110

NAGEL, Thomas A., Miroslav SVOBODA a Jurij DIACI, 2006. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth Fagus-Abies forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management* [online]. **226**(1), 268–278. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2006.01.039

NAKAGAWA, Masahiko, Akio KURAHASHI a Taizo HOGETSU, 2003. The regeneration characteristics of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* on cut stumps in the sub-boreal forests of Hokkaido Tokyo University Forest. *Forest Ecology and Management* [online]. **180**(1–3), 353–359. ISSN 0378-1127. Dostupné z: doi:10.1016/S0378-1127(02)00654-0

- NARUKAWA, Yoshiko, Shigeo IIDA, Hiroyuki TANOUCHI, Shin ABE a Shin Ichi YAMAMOTO, 2003. State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecological Research* [online]. **18**(3), 267–277. ISSN 09123814. Dostupné z: doi:10.1046/j.1440-1703.2003.00553.x
- NILSON, Kristina a Lars LUNDQVIST, 2001. Effect of Stand Structure and Density on Development of Natural Regeneration in Two *Picea abies* Stands in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* [online]. **16**(3), 253–259. ISSN 0282-7581. Dostupné z: doi:10.1080/713785124
- PACALA, S. W., C. D. CANHAM, J. A. SILANDER JNR a R. K. KOBE, 2011. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. <https://doi.org/10.1139/x94-280> [online]. **24**(11), 2172–2183 [vid. 2024-04-02]. ISSN 00455067. Dostupné z: doi:10.1139/X94-280
- PICKETT, S. T.A. a P. S. WHITE, 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*.
- POLENO, Z., S. VACEK a KOL., 2007. *Pěstování lesů II - Teoretická východiska pěstování lesů*. 1. vydání. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce. ISBN 978-80-87154-09-0.
- POSPÍŠILOVÁ, Magda, 2017. *Sukcese obnovy smrku ztepilého na mrtvém dřevě na lokalitě zasažené a nezasazené disturbancí*. B.m. b.n.
- REMMERT, H., 1991. The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems — An Overview. In: [online]. B.m.: Springer, Berlin, Heidelberg, s. 1–21 [vid. 2024-04-02]. ISBN 978-3-642-75650-4. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-642-75650-4_1
- RENVALL, Pertti, 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* [online]. **35**(1), 1–51. ISSN 0453-3402. Dostupné z: doi:10.29203/KA.1995.309
- ŠANTRŮČKOVÁ, Hana a Jaroslav VRBA, 2010. Co vyprávějí šumavské smrčiny. 153.
- SIPPOLA, Anna Liisa a Pertti RENVALL, 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management* [online]. **115**(2–3), 183–201. ISSN 03781127. Dostupné z: doi:10.1016/S0378-1127(98)00398-3
- SPLECHTNA, Bernhard E., Georg GRATZER a Bryan A. BLACK, 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest - A spatial dendro-ecological analysis.

Journal of Vegetation Science [online]. **16**(5), 511–522. ISSN 1100-9233. Dostupné z: doi:10.1658/1100-9233(2005)16[511:DHOAEO]2.0.CO;2

SVOBODA, Miroslav, 2005. Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. *Silva Gabreta* [online]. **11**(1), 43–62 [vid. 2024-02-20]. Dostupné z: http://www.npsumava.cz/storage/vyzkum/SGpdf/SG11_1_Svoboda.pdf

SVOBODA, Miroslav, 2007. Efekt disturbance a hospodářských zásahů na stav lesního ekosystému-případová studie z oblasti tzv. Kalamitní svážnice na Trojmezí Effects of disturbances and management on the forest ecosystem-case study from the area of Trojmezí old-growth forest. **10**.

SVOBODA, Miroslav, Shawn FRAVER, Pavel JANDA, Radek BAČE a Jitka ZENÁHLÍKOVÁ, 2010. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management* [online]. **260**(5), 707–714. ISSN 0378-1127. Dostupné z: doi:10.1016/J.FORECO.2010.05.027

SVOBODA, Miroslav, Pavel JANDA, Thomas A. NAGEL, Shawn FRAVER, Jan REJZEK a Radek BAČE, 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science* [online]. **23**(1), 86–97 [vid. 2024-01-30]. ISSN 1654-1103. Dostupné z: doi:10.1111/J.1654-1103.2011.01329.X

TAKAHASHI, Koichi, 1994. Effect of Size Structure, Forest Floor Type and Disturbance Regime on Tree Species Composition in a Coniferous Forest in Japan. *The Journal of Ecology* [online]. **82**(4), 769. ISSN 00220477. Dostupné z: doi:10.2307/2261442

TAKAHASHI, Masamichi, Yoshimi SAKAI, Reiko OOTOMO a Masao SHIOZAKI, 2000. Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea - Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research* [online]. **30**(7), 1148–1155 [vid. 2024-04-02]. ISSN 0045-5067. Dostupné z: doi:10.1139/X00-042

TOLASZ, Radim, T MÍKOVÁ, A VALERIANOVÁ a V VOŽENÍLEK, 2007. Climate atlas of Czechia. *Czech Hydrometeorological Institute, Prague*. **256**.

ÚRADNÍČEK, Luboš a Jindřich CHMELÁŘ, 1995. Dendrologie lesnická. 1. část, Jehličnany (Gymnospermae).

- VORČÁK, J., J. MERGANIČ a M. SANIGA, 2006. Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. <https://jfs.agriculturejournals.cz/doi/10.17221/4520-JFS.html> [online]. **52**(9), 399–409 [vid. 2024-04-02]. ISSN 12124834. Dostupné z: doi:10.17221/4520-JFS
- WEINER, Jacob, 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution* [online]. **5**(11), 360–364 [vid. 2024-04-02]. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/0169-5347(90)90095-U
- ZENÁHLÍKOVÁ, Jitka, Miroslav SVOBODA a Jan WILD, 2011. Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava 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 Trojmezí area of the Šumava National Park. **17**(1), 37–54.
- ZHOU, Li, Li-min DAI, Hui-yan GU a Lei ZHONG, 2007. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research* 2007 18:1 [online]. **18**(1), 48–54 [vid. 2024-04-02]. ISSN 1993-0607. Dostupné z: doi:10.1007/S11676-007-0009-9
- ZIELONKA, Tomasz, 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science* [online]. **17**(6), 739–746 [vid. 2024-03-26]. ISSN 1100-9233. Dostupné z: doi:10.1111/J.1654-1103.2006.TB02497.X
- ZIELONKA, Tomasz, Jan HOLEKSA, Peter FLEISCHER a Paweł KAPUSTA, 2010. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science* [online]. **21**(1), 31–42. ISSN 11009233. Dostupné z: doi:10.1111/j.1654-1103.2009.01121.x
- ZIELONKA, Tomasz a Grzegorz PIĄTEK, 2004. The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecology* [online]. **172**(1), 63–72. ISSN 13850237. Dostupné z: doi:10.1023/B:VEGE.0000026037.03716.fc