

Česka zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



**Horské smrkové lesy a jejich přirozená obnova
po rozsáhlých disturbancích**

Bakalářská práce

Autor: Kristýna Železná

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

© 2015 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra pěstování lesů

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Kristýna Železná

Lesnictví

Název práce

Horské smrkové lesy a jejich přirozená obnova po rozsáhlých disturbancích

Název anglicky

Spruce mountain forests and their recovery following large-scale forest disturbance

Cíle práce

Cíl práce je vypracovat literární rešerši na uvedené téma.

Metodika

Zpracování literární rešerše na zadané téma s použitím dostatečného počtu zahraničních a domácích pramenů. Struktura práce bude odpovídat standardním požadavkům na tento typ práce na Fakultě lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity v Praze.

Doporučený rozsah práce

20 30 stran

Klíčová slova

disturbance, přirozené obnova, sukcese

Doporučené zdroje informací

- Hofgaard, A., 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4: 601-608.
- Hunziker, U., Brang, P., 2005. Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management* 210, 67-79.
- Kupferschmid, A.D., Bugmann, H., 2005. Predicting decay and ground vegetation development in *Picea abies* snag stands. *Plant Ecology* 179, 247-268.
- Kuuluvainen, T., 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland. A review. *Annales Zoologici Fenniae*, 31, 35-61.
- Rammig, A., Fahse, L., Bebi, P., Bugmann, H., 2007. Wind disturbance in mountain forests: Simulating the impact of management strategies, seed supply, and ungulate browsing on forest succession. *Forest Ecology and Management* 242, 142-154.
-

Předběžný termín obhajoby

2014/06 (červen)

Vedoucí práce

doc. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 30. 3. 2013

prof. Ing. Vilém Podrázský, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 30. 3. 2013

prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.

Děkan

V Praze dne 15. 04. 2015

„Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Horské smrkové lesy a jejich přirozená obnova po rozsáhlých disturbancích vypracovala samostatně pod vedením doc. Ing. Miroslava Svobody, Ph.D. a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

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

V Praze dne 20. 4. 2015

.....

Touto cestou bych ráda poděkovala doc. Ing. Miroslavu Svobodovi, PhD., díky němuž jsem se rozhodla psát bakalářskou práci na toto téma. Dále bych ráda poděkovala Mgr. Zuzaně Michalové, která mi poskytovala rady při psaní této práce a pomohla mi s překlady článků. Velké poděkování patří mé rodině, která mi byla tou největší oporou během celého studia.

Abstrakt

Tato bakalářská práce má za cíl popsat přirozenou obnovu po rozsáhlých disturbancích v horských smrkových lesích. Hlavní otázkou tedy je, co přirozenou obnovu ovlivňuje a jaké faktory jsou důležité pro další vývoj porostu. Disturbance v podobě větrných kalamit či přemnožení hmyzu neovlivňují negativně přirozenou obnovu lesa, naopak zvyšují biodiverzitu lesních ekosystémů a hrají klíčovou roli v zachování biologické rozmanitosti. Dynamiku horského smrkového lesa ovlivňují vhodná mikrostanoviště, která jsou pro smrk zvláště důležitá vzhledem k jeho nárokům na světlo a růstovým podmínkám. Na obnovu mají vliv i vnější faktory, jako například nadmořská výška.

V současné době jsou velice kontroverzním tématem asanační zásahy, které v chráněných zónách mohou vést k narušení přirozené obnovy. Vytváření holin v chráněných oblastech by se mělo zastavit a přirozenou obnovu ponechat působení procesů vedoucích k vytvoření mnohem přirozenějšího stavu než zásahy lidskou činností. Navíc po disturbanci se vytváří stabilnější a strukturálně diferencovanější porost.

Klíčová slova: disturbance, přirozená obnova, sukcese

Abstract

This bachelor thesis aims to describe the natural forest regeneration after a large disturbance in mountain spruce forests. The main question is what influences the natural recovery and what factors are important for the further development of the forest cover. Disturbance in the form of windthrow disturbance or bark beetle infestation negatively affect the natural forest regeneration, on the contrary increase biodiversity in forest ecosystems and play a key role in biodiversity conservation. Dynamics of the mountain spruce forest affect suitable microsite which are particularly important for spruce due to demands for light and growing conditions. To rebuild the influence and external factors such as altitude.

There are currently very controversial topic sanitation mining, which may lead to the disruption of natural regeneration. Creating clearcuts would be mainly in protected areas should stop and leave the natural recovery of the action of natural processes leading to a much more natural state than intervention by human activities. In non-intervention zones after disturbance creates a more stable and structurally differentiated growth.

Key words: disturbance, natural forest regeneration, succession.

OBSAH

1. Úvod.....	9
2. Horský smrkový les	10
3. Charakteristika druhu <i>Picea abies</i>	10
3.1 Struktura horských smrčín	12
4. Dynamika lesa.....	13
4.1 Sukcese.....	15
5. Disturbance	16
5.1 Větrné disturbance	17
5.2 Kůrovcová disturbance.....	18
5.3 Klíčové role biologického dědictví	21
6. Přirozená obnova	21
6.1. Faktory ovlivňující přirozenou obnovu.....	21
6.2 Mikrostanoviště.....	25
6.2.1 Tlející odumřelé dřevo	25
6.2.2 Mechy	28
6.3 Populační dynamika přirozené obnovy	29
7. Závěr	30
8. Seznam literatury	31

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1. Porost po napadení kůrovcem	20
Obrázek 2. Přítomnost semenáčků na tlejícím dřevě.....	28

1. Úvod

Horské smrčiny jsou nestálé a nehybné celky. Zahrnují abiotickou a biotickou složku, mezi nimiž probíhá neustálá výměna energie. Je-li smrčina vystavena intenzivnímu narušení, následuje rozpad ekosystému a jeho obnova. V této bakalářské práci se zaměříme na přirozenou obnovu.

Pro vysvětlení, jak funguje dynamika lesa, je nutné vysvětlit základní pojmy, které s dynamikou lesa souvisí, a těmi jsou malý a velký vývojový cyklus. Dynamiku lesa je možné pojímat i jako sekundární sukcesí, kterou nastartují právě disturbance. Po přírodních disturbancech sukcesní procesy do značné míry určují přirozenou regeneraci a počet přežívajících dospělých stromů (Ramming et al. 2006).

Existuje mnoho typů narušení. Zásadním faktorem, ovlivňujícím četnost disturbancech, je stabilita porostu. V podmínkách střední Evropy je nejčastějším typem narušení horských smrkových porostů vítr, způsobující vyvrácení a zlomy kmenů a dále gradace podkorního hmyzu, vedoucí k formování stojících souší (Zielonka 2006).

Vlivem disturbancech dochází k vytváření určitých mikrostanovišť, která jsou potřebná pro následující přirozenou obnovu. Z těchto mikrostanovišť se zaměříme hlavně na tlející dřevo a také na mechy, představující součást nejen tlejícího dřeva. Jejich přítomnost též ovlivňuje obnovu porostu.

V této práci je především poukázáno na to, že disturbance mají na přirozenou obnovu vliv pozitivní a hrají nepostradatelnou roli v horském smrkovém lese a jeho dynamice.

2. Horský smrkový les

Horské smrkové lesy se vyznačují nepříznivými stanovištními podmínkami. V těchto lesích dochází ke zpomalení růstu dřevin, což je zapříčiněno pomalým rozkladem organické hmoty a malým množstvím živin v půdě díky chladnému podnebí. Půdní profil bývá obvykle relativně mělký a nepříliš bohatý na živiny (Míchal 1983). Půdotvorné procesy, které bývají rozloženy do delších časových intervalů, jsou u horských smrkových porostů důležité. Obecně se udává, že 1 cm půdy se tvoří cca 100 let.

Horské smrkové lesy, v nichž je dominantní dřevinou smrk ztepilý (*Picea abies*), označujeme jako přirozené klimaxové smrčiny. V České republice se díky dominanci smrku ztepilého (*Picea abies*) tyto lesy nejvíce podobají lesům severozápadní Evropy (Svoboda 2008).

Horské smrkové lesy, respektive horské smrčiny jsou ovlivňovány režimem disturbancí a dynamikou obnovy, což má vliv na prostorovou a věkovou strukturu porostu (Fanta 2008). Původní horské lesy se do dnešní doby zachovaly jen omezeně. Většina porostů byla pozměněna antropogenní činností, zejména ve spojitosti s rozvojem pastevectví, s vlivem těžby atd. (Korpel' 1989).

3. Charakteristika druhu *Picea abies*

Smrk ztepilý (*Picea abies*) je dřevina se širokou ekologickou valencí, což dokazuje jeho současné rozšíření. Vyskytuje se nejen v České republice, ale i v Evropě. V podhorských a horských oblastech střední Evropy v 600 až 1000 m. n. m. je nejrozšířenější jehličnatou dřevinou. Oblasti zalesněné smrkem se však vyskytují i mnohem výše, například Šumava je takto zalesněna do průměrné výše 1200 až 1250 m. n. m. (Prach et Jonášová 2005). Z hlediska charakteristiky smrku ztepilého (*Picea abies*) s ohledem na jeho stabilitu v porostu je důležité vědět, že kořenový systém je variabilní a utváří se především podle půdních poměrů. Je považován za druh schopný růstu v širokém spektru fyzikálních a chemických vlastností půdy, jestliže je zajištěno její dostatečné provzdušnění (Puhe 2003) a dostatečný obsah půdní vody (Musil et Hamerník 2007).

Díky plochému kořenovému systému má oproti dřevinám s křivými kořeny výhody. Je schopen osidlovat mělké půdy a úspěšně na nich růst. Plochý kořenový systém může mít však i nevýhody. Za hlavní nevýhodu lze považovat to, že dochází k častým vývrátům, protože nejsou kořeny usazeny hluboko v půdě.

Důležitý je obsah kyslíku v půdě. Kořeny nevytváří tam, kde ho není dostatek (Musil 2003).

Častým jevem ve smrkových porostech jsou také chůdovité kořeny, které vznikají jako důsledek klíčení na pařezu či padlém kmeni (Musil 2003). Semenáček prorůstá dřevem, až dosáhne minerální půdy. Zetlením dřeva pak kmen nebo pařez zmizí a strom stojí jakoby na chůdách.

Smrk je známý jako druh tolerantní ke stinným podmínkám, ale nevhodné světelné podmínky mohou být limitujícím faktorem růstu pro starší stromy pod nepropustnými korunami. Přítomnost mezer a nespojitost koruny je potřebná pro další úspěšný růst smrku (Zielonka 2006). Je tedy vysoce náročný na světlo, naopak na teplotu tak náročný není. Nízké teploty snáší dobře, je spíše citlivý na teploty vyšší (Modrzyński 2007; Musil et Hamerník 2007).

Převážná většina smrků má hustou korunu, která má tvar kužele a také rovný kmen. Typické jsou boční větve s pravidelným, přeslenitým větvením. Ve volných porostech sahají až k zemi, kde nezřídka zakořeňují. V hustých porostech dochází k samovolnému vyvívání a kmen je do určité vzdálenosti od země holý. Díky vysoké intercepci korun dokáže smrk v horských polohách získat značné množství vody z usazených srážek (Modrzyński 2007; Musil et Hamerník 2007). Předpokládá se, že kuželovitý tvar koruny se u smrku vyvinul během evoluce kvůli ochraně před velkým zatížením v důsledku zapadání sněhem. Koruna nedokáže zadržet sníh, jeho větve nejsou v důsledku velkého zatížení odlamovány a smrk tak snáší i silné sněžení, které se vyskytuje právě v horských oblastech (Šantrůčková et al. 2010). Štíhlá koruna smrku vytváří menší plochu, na kterou může působit vítr a je tak určitou ochranou proti poškození stromu náporem větru. Co ale smrky nechrání před poškozením větrem je mělký kořenový systém, díky němuž dochází při silných větrech, majících charakter vichřice, k rozsáhlým polomům a vývrátům.

3.1 Struktura horských smrčín

Strukturou porostu se rozumí jeho vnitřní uspořádání, výstavba a kompozice celého složitého souboru stromů (Korpel' et al. 1991).

V horských oblastech má zásadní vliv na strukturu porostu gradient nadmořské výšky. Nadmořská výška je jedním z nejvýznamnějších faktorů, které ovlivňují strukturu a funkci ekosystémů a jejich společenstev. Vliv nadmořské výšky se neprojevuje přímo, ale prostřednictvím klimatického gradientu, obzvláště teplotního. Důležitou součástí struktury horských smrčín je také odumřelé dřevo (Svoboda et Zenáhlíková 2009). V této kapitole se zaměříme na druhové složení, tloušťkovou, výškovou a věkovou strukturu a dále také na prostorovou strukturu.

V klimaxových acidofilních horských smrčínách a edaficky podmíněných podmáčených smrčínách ve středoevropských pohořích je horní stromové patro tvořeno z největší části smrkem ztepilým (*Picea abies*), další nejčastěji se vyskytující dřevinou bývá jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*), příměs tvoří místy i jedle bělokorá (*Abies alba*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*), bříza pýřitá (*Betula pubescens* agg.), buk lesní (*Fagus sylvatica*) nebo javor klen (*Acer pseudoplatanus*) (Husová et al. 2002). Nutno je ovšem podotknout, že v některých porostech se další druhy dřevin kromě smrku v horní vrstvě nevyskytují vůbec (Svoboda 2005) vyjma Jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*), který je běžně vtroušen (Janda et al. 2010; Svoboda et al. 2010). Modřín opadavý (*Larix decidua*) a Borovice limba (*Pinus cembra*) obohacují druhovou skladbu v horských lesích Karpat a Alp (Korpel' 1989).

V klimaxových smrčínách postihují úmrtnost hlavně nejnížší tloušťkové třídy a to především kvůli konkurenčním ztenčením, zejména v důsledku boje o světlo, které je ve smrkových porostech nejvýznamnějším limitujícím faktorem pro fotosyntézu (Lamedica et al. 2011). Co se výškové struktury týče, Holeksa et al. (2007) ve svých studiích uvádí, že s přibývajícím nadmořskou výškou klesá výška stromů. Tendenci klesat má i porostní zásoba (Holeksa et al. 2007), obzvláště pokud je porost více vertikálně strukturovaný.

Přirozené smrkové porosty se vyznačují značnou věkovou variabilitou (Korpel' 1989). Rozdíly mohou činit 70-160 let (Korpel' 1989), ale i 200 let (Janda et al. 2010).

Na Šumavě průměrné stáří porostů činí 160-200 let (Svoboda 2005), v Krkonoších 135-211 let (Vacek 1990). Korpel' (1989) uvádí, že stromy v nadmořských výškách kolem 1200 metrů mohou dosahovat v extrémních případech i nad 350 let, avšak v mnoha studiích byly uváděny údaje o smrcích starších více než 400 let (Janda et al. 2010).

Vznikne-li porost následkem rozsáhlé disturbance, věková struktura se vyznačuje výrazným vrcholem následovaným poklesem trvajícím několik desetiletí (Svoboda et al. 2010). V horských smrkových porostech lze pozorovat, že se zvyšující nadmořskou výškou věk stromů stoupá (Korpel' 1989). K zpomalení výškového, ale i tloušťkového přírůstu dochází ve vysokém věku dřevin (vzniká po překročení doby standardního obmýtí, např. u smrku po 120 roce).

V horských oblastech je prostorová struktura typicky hloučkovitá, což zapříčiňují určitá mikrostanoviště (Svoboda et Zenáhlíková 2009). Pro smrk je hloučkovité uspořádání důležité, dalo by se říci až životně. Hlouček tvoří celek, kde jednotlivé stromy mají svou specifickou funkci. Smrky vyskytující se na okraji nesou tíhu drsného klimatu, tím pádem jsou silně poškozovány a odumírají. Stromy ve středu hloučku však poměrně dobře obstojí, jelikož jsou nejvíce chráněné.

4. Dynamika lesa

Dynamika přirozených lesů ve středoevropském prostoru bývá popisována dvěma vývojovými cykly. Prvním z nich je velký vývojový cyklus a druhým je malý vývojový cyklus. Z prací např. Holeksi (2001) nebo Zielonky (2001) vyplývá, že horský smrkový les se obnovuje pomocí tzv. malého cyklu, který lze pojímat jako součást velkého vývojového cyklu, jelikož se týká pouze klimaxového stádia.

Vlivem rozsáhlých disturbance (např. vítr, hmyzí škůdci nebo sníh) dochází k rychlému rozpadu lesa, ale ani pravidelný výskyt těchto rozsáhlých narušení porostů v dynamice horského smrkového lesa nehraje takovou roli, jako malý vývojový cyklus. Po velkoplošném rozpadu vývoj směřuje přes přípravný les až k závěrečnému (Míchal 1983; Korpel' 1989). Také podle poznatků Kuulivina et al. (1998) je nyní akceptován názor, že dynamiku smrkových porostů mohou ovlivňovat maloplošná narušení. Lze tedy říci, že větší roli hraje v dynamice lesa malý vývojový cyklus. I přesto bych ráda

uvedla charakteristiku jednotlivých fází lesa, které následují po velkoplošném narušení. Dále také jednotlivá stádia malého vývojového cyklu.

Les přípravný se vytváří bezprostředně po narušení. Součástí lesa přípravného jsou druhy světlomilných pionýrských dřevin, které jsou schopny snášet klimatické extrémy charakteristické pro holiny a vyznačují se rychlým růstem v mládí. Mezi tyto druhy patří např. borovice, břízy, vrby, olše, osiky, jeřáby a v některých případech i smrk. U těchto dřevin bývá zpravidla častá a bohatá úroda semen a jejich růstová vytrvalost a doba životnosti je nízká, takže jsou téměř vyloučeny ze závěrečných stádií lesa (Bednařík 2014). Po lesu přípravném následuje les přechodný, který se vyznačuje vrstevnatou strukturou, rozdílnou skladbou porostu a růstovou dynamikou. Pionýrské dřeviny začínají ustupovat a být nahrazovány dlouhověkými klimaxovými dřevinami (smrk, jedle, buk), které začnou vytvářet typ lesa závěrečného (klimax), což je poslední článek velkého vývojového cyklu lesa. Tento článek bývá označován jako nejstabilnější.

U malého vývojového cyklu převažují v druhové skladbě stinné dřeviny, struktura porostu se výrazně během jedné generace lesa mění. Malý cyklus je tvořen třemi základními vývojovými stádii: stádium optima, stádium rozpadu a stádium dorůstání (vzestupu). Tato stádia se svými vlastnostmi struktury zřetelně odlišují (Míchal 1992).

Stádium optima se vyznačuje výškově vyrovnaným porostem s přítomností stromů různého stáří, ve kterém dominují stromy s největší tloušťkou. V této fázi téměř nedochází k přírůstu a na jednotku plochy připadají stromy velkých rozměrů s malým počtem. V tomto stádiu je vytvořen horizontální zápoj, skrze který se do porostu dostává málo světla. Toto stádium trvá delší dobu až do doby, kdy porost začne stárnout. Poté nastává stádium další, a to stádium rozpadu (Podrázský 1999; Kupka 2005).

Ve stádiu rozpadu zanikají nejstarší stromy, mrtvé dřevo se na ploše hromadí a dochází postupně k obnově klimaxových dřevin. Po tomto stádiu následuje stádium dorůstání. Toto stádium je charakteristické tím, že přírůst má převahu nad mortalitou, a tak nový porost předrůstá původní. Dochází k rozdílnosti tloušťkové i výškové. Ve stádiu dorůstání má porost velmi komplikovanou vnitřní stavbu a výraznou vrstevnatost (Podrázský 1999; Kupka 2005).

4.1 Sukcese

Dynamiku lesů je možno pojímat jako sekundární sukcesi, která je nastartovaná buď lokální disturbancí, kdy dojde k odstranění části původního lesního porostu nebo rozsáhlou disturbancí způsobující odstranění celého společenstva. Následkem disturbance tedy probíhá buď primární sukcese, která vzniká na substrátu bez vegetace nebo sekundární sukcese, jejíž vývoj vzniká po odstranění společenstva, ale se zachováním půdy a diaspor v půdě.

Pojem sukcese lze chápat jako přirozený sled změn druhové skladby společenstev a jejich struktury na určitém místě v průběhu času (Pickett et Cadenasso 2005).

Sukcese je tvořena stádii, od počátečního, přes přechodné až po závěrečné (Moravec 1994). V počátečním stádiu převládají jednoleté (případně i dvouleté) druhy, poté následují širokolisté byliny, později trávy a nakonec keře a stromy (Prach et al. 2008). Konečné stádium sukcese je označováno jako klimax. Tento pojem lze definovat jako stabilní stav společenstva adaptovaný na maximální využívání přírodních zdrojů (Whittaker 1953). Míchal (1983) považuje za stabilní (rovnovážný, sukcesně vyspělý) pouze takový ekosystém, který se za stabilních vnějších podmínek dále nemění, resp. je schopen vracet se po vychýlení rušivými vlivy zpět do původního rovnovážného stavu.

Sukcesní procesy po přírodních disturbancích do značné míry určují přirozenou regeneraci a počet přežívajících dospělých stromů (Ramming et al. 2006).

5. Disturbance

Disturbance bývá označována jako nahodilá událost, která svým působením mění vnitřní vztahy v ekosystému. Přírodní disturbance představují klíčový faktor v přírodní lesní dynamice (Frelich 2002) a jsou důležitým procesem nejen pro obnovu horských smrčín, ale i pro udržení biodiverzity téměř všech skupin organismů, které jsou na horskou smrčinu vázány. Po disturbanci nastává změna především ve struktuře a rozložení lesa (Clinton et al. 2000).

Mezi hlavní disturbanční faktory, které mohou ovlivňovat vývoj lesa, řadíme: vítr, hmyz, zvěř, oheň, sníh atd. Zatímco oheň je považován za hlavní faktor ovlivňující dynamiku lesa v temperátních a boreálních lesích Severní Ameriky, ve střední Evropě je mu přisuzován pouze minimální význam. Naopak vítr a hmyzí kalamity jsou považovány za nejvýznamnější činitele, které mohou ovlivňovat dynamiku lesa ve střední a západní Evropě (Kulakowski et Bebi 2004). Nedávno se frekvence a intenzita vichřice a kůrovcových ohnisek zvýšila a způsobila velké narušení v mnoha smrkových lesích střední Evropy (Zenáhlíková 2012). Dalšími většími výskyty a intenzitami narušení lze v důsledku očekávat globální klimatické změny (Rubel 2009). Klimatické změny (oteplování) stále častěji zapříčiňují velkoplošné odumírání lesa způsobené kůrovcem. Stále je nedostatek informací o roli těchto rozsáhlých disturbancí v lesní dynamice středoevropských horských smrčín. Jedním z důvodů může být skutečnost, že většina horských smrkových lesů (jejich struktura) ve střední Evropě byla změněna v různé míře antropogenní činností (Svoboda et Zenáhlíková 2009).

Disturbance neohrožují existenci lesa, naopak způsobují uvolnění zápoje a pozitivně ovlivňují biologickou rozmanitost rostlin a hmyzu (Kulakowski et Bebi 2004). Pionýrské listnaté druhy, zejména bříza, zlepšují půdu pomocí koloběhu živin, což je důležité pro dlouhodobé fungování smrkových lesů.

Při posuzování rozsahu změn záleží na časoprostorovém měřítku, životních dráhách druhů a jejich regeneračních strategiích, na režimu disturbancí a dalších procesech (Barnes et al. 1998).

5.1 Větrné disturbance

Větrná narušení jsou považována za nejrozšířenější disturbance ve střední a západní Evropě (Kulakowski et Bebi 2004). Tato narušení ovlivňují výraznou část smrkových horských lesů. Z historických pramenů vyplývá, že k větrným disturbancím např. docházelo v každém století během posledních 500 let na Šumavě (Kindlmann a kol. 2012) a že působily rozsáhlá poškození lesních porostů. V České republice se silné větry vyskytují poměrně často. Za poslední století byly velké větrné kalamity zaznamenány opakovaně v letech 1929, 1955, 1967, 1984 a 2007.

Závažnost dopadu větru na porost záleží na mnoha faktorech, jako například na intenzitě nárazů větrů, délce dlouhých větrů a současné struktuře lesa (Jonášová et Vávrová 2010). Silné větry poškozují porosty v rozsahu od pomístné individuální úmrtnosti stromů přes malé porostní mezery, až k velkoplošným narušením (Kramer et al. 2014) V horských lesích závažná narušení větrem často na nějaký čas snižují ochranný efekt proti přírodním rizikům, jako jsou např. laviny a padající kameny (Clinton et al. 2000).

Větrné disturbance vytvářejí mikrostanoviště, vhodná pro růst nové generace. Jedná se především o ležící klády (tlející dřevo v různých stupních rozkladu) a vývraty. Právě tato mikrostanoviště vytvářejí typy vyvýšenin tvořených odumřelými kořeny obalených půdou, na kterých se smrk úspěšně zmlazuje (Kuulavainen et Kalamari 2003), a těmi jsou vyvýšeniny a prohlubně. Clinton et al. (2000) charakterizoval výsledky topografie vyvýšenin a prohlubní způsobených po katastrofickém větru v Coweeta Basin. Z výsledků vyplývá, že právě na vyvýšeninách se smrk vyskytuje hojně, kdežto v prohlubních ne. Rozdílnosti prohlubní a vyvýšenin spočívá ve vlhkosti a teplotě půdy. Vyšší půdní teploty na vrcholcích prohlubní mohou vést k častějšímu klíčení semínek, nicméně ve studiích Clintona et al. (2000) byl zde výskyt menší. Vrcholky vyvýšenin jsou vystaveny vyšší erozi, což způsobuje nestabilní substrát (Clinton et al. 2000).

V porostech se díky činnosti větru utváří v porostech mezery, které umožňují opětovný růst stromů a rostlin, což zapříčiňuje větší přísun slunečního záření. Velikosti mezer určují způsoby pádu stromu. Jsou však i případy, kdy některé stromy nejprve odumrou a až pak se postupně sesunou k povrchu půdy a tím dojde k menším mezerám. Ještě menší mezery vytvářejí spadlé větve a naopak největší mezery logicky vytváří pády více stromů najednou. Záleží samozřejmě na velikosti stromů. Velké množství hrubé

dřevní hmoty způsobené polomy má za následek snížení regenerační příležitosti pro jiné druhy, jako např. bříza (Clinton et al. 2000).

Nejčastější stádium, ve kterém dochází k náhlému rozpadu lesa kvůli větrné disturbanci, je stádium zralosti a to především proto, že vysoké stromy s vysoko nasázenými korunami jsou značně nestabilní a na vývraty náchylné (Ulanova 2000).

Větrné disturbance sice lesní porost naruší, ale utvoří podmínky pro novou obnovu lesa. Hrají důležitou roli ve zvýšení biologické různorodosti lesních ekosystémů. Vývraty zvyšují strukturální celistvost lesní půdy (Jonsson 2000). Odhalují velké množství substrátu jako humusu, minerální půdy, kořenů a v některých případech i kamení. Vytváří mikrotopografickou změnu lesní půdy, což má za následek gradienty obsahu vody v půdě a teplotní rozdíly v malém měřítku. Poškozují, ničí nebo naruší přízemní vegetaci (vysoké trávy) a vytváří vhodné místo pro kolonizaci rostlin.

5.2 Kůrovcová disturbance

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) patří do řádu brouků (Coleoptera), čeledi kůrovcovitých (Scolytidae). Lýkožrout smrkový se ve střední Evropě řadí mezi nejvýznamnější škůdce smrkových porostů, zejména pro svou schopnost se exponenciálně rozmnožovat při vhodných klimatických a potravních podmínkách. Svou velikostí (4,5-5,5 mm) se řadí mezi naše největší kůrovce a společně s některými dalšími druhy kůrovců, např. lýkožrout menší (*Ips amitinus*), lýkožrout severský (*Ips duplicatus*), je považován za nedílnou přírodní součást smrkového lesa, jelikož udržuje jeho dynamiku vývoje lesa (Jonášová et Prach 2004). Tento fakt dokazuje skutečnost objemu napadeného dříví, které v osmdesátých a devadesátých letech minulého století dosahovalo téměř 14 mil. m³.

V první řadě lýkožrout napadá polomy, čerstvě vytěžené smrkové dříví a oslabené (imisemi, suchem) stojící stromy. Pokud dojde k jeho přemnožení, napadá i stromy zdravé (Svoboda et al. 2008).

Pro lýkožrouta jsou typické cyklické gradace - náhlé vzestupy populačních hustot proložené obdobími, kdy jeho početnost je relativně malá. Mezi faktory, které ovlivňují změny v jeho početnosti, patří teplota, srážky, interakce s hostitelskou rostlinou,

parazitě, predátoři a houby, dále také hustota porostu či jeho zdravotní stav. Za nejdůležitější z těchto faktorů, které jsou pro kůrovce příznivé, se považují teploty (Skuhravý 2002), což dokazuje to, že při vyšších teplotách může vytvořit i tři generace ročně a také to, že se nejčastěji vyskytuje na osluněných porostních stěnách (nejčastěji jižní - jihozápadní expozice). Nejvýznamnějším a současně nejznámějším predátorem lýkožrouta smrkového (a některých dalších kůrovců) je brouk pestrokroveční mravenčí (*Thanasimus formicarius*).

Lýkožrout je schopen úspěšně napadnout a usmrtit stromy vzdálené od místa, kde se vyvinul, jen výjimečně. Nejsnáze najde hostitelský strom v případě, že jeho ohnisko je ještě malé. Následkem toho dochází v malých ohniscích k největší rychlosti růstu lýkožrouta (Kindlmann et al. 2012).

Po napadení kůrovcem odumírá stromové patro. To má pozitivní vliv na obnovu smrčín. Pokud se v původním porostu vyskytovalo zmlazení smrku, tato situace je ideální k dalšímu vývoji. Odumřením stromového patra dochází k prosvětlení a vytvoření porostu pro novou generaci stromů. Prosvětlením doje také ke vzniku jiných druhů, což bylo zjištěno např. na Šumavě. Zde prosvětlením porostu po kůrovcové kalamitě došlo i k prospěšnosti populace tetřeva hlušce, o jehož populaci panují největší obavy (Jonášová 2013).

Ve Střední Evropě je stále nedostatek vědomostí o spontánním vývoji přírodních smrkových lesů po rozmachu kůrovce, jelikož napadené lesy jsou ihned předmětem praktik správy lesa spočívající v kácení a vyklizování stromů (Wermelinger 2004).

V NP Šumava gradace kůrovce ponechaná bez zásahu vedla k větší různorodosti (heterogenitě) porostů, zatímco lesnické hospodaření svými postupy (urychlení zapojování porostů výsadbami, probírkami) vedlo k homogenním porostům, na které je adaptován nižší počet druhů, ve srovnání s heterogenními porosty. (Jonášová 2013). Lesnické zásahy velmi redukují nejmladší generace semenáčků ve smrkových lesích (Jonášová et Prach 2004). Přitom už je známo, že odumírající staré stromy jsou součástí přirozeného lesního cyklu a prakticky nikdy neznamenají zánik lesa. Lesy ovlivněné a změněné lidskou činností jsou totiž náchylnější k napadení kůrovcem (Jonášová et Prach 2004).



Obr.1 Porost po napadení kůrovcem, Trojmezná (Foto: Josef Brůna, 2013).

V posledních desetiletích byly zdokumentovány dvě generace lýkožrouta, které způsobily velkoplošný rozpad stromového patra v šumavských lesích. První byla v 90. letech minulého století v oblasti Modravská, ke druhé došlo po klimaticky extrémním roce 2003. Poté byl rozpad porostů urychlen větrnou kalamitou v roce 2007. Z výsledků, které uvádí Kindlmann et al. (2012), je jasné, že druhové složení rostlinných společenstev se po náhlém rozpadu stromového patra, způsobeného těmito gradacemi, radikálně nezměnilo, jestliže nedošlo k takzvané asanační těžbě. Asanační těžba vede k podstatné změně stanovištních podmínek, mechanicky je při ní narušena bylinná vegetace včetně zmlazujících se dřevin, dochází také k porušení půdy a urychlení eroze. To vše ovlivní druhové složení rostlinného společenstva a také společenstva jiných organismů (Kindlmann et al. 2012). Z vědeckých studií lze vyvodit závěr, že asanace představují pro ekosystém mnohem větší zásah než narušení kůrovcem nebo větrem. V případě kůrovce dojde k odumření stromového patra, ale půda, vegetace a zmlazení zůstávají zachované.

5.3 Klíčové role biologického dědictví

Přírodní disturbance zanechávají v horských lesích jasné známky původních porostů ve formě biologického dědictví (Lindenmayer et al. 2008). I přestože dojde vlivem disturbance k odstranění stromového patra, nejde hned o zánik ekosystému, jelikož většinou přetrvává tzv. biologické dědictví v podobě podrostu, včetně semenáčků, semenných bank a dobře vyvinuté humusové vrstvy a vrstvy půd. Důležitým biologickým dědictvím disturbance je množství stojícího i ležícího mrtvého dřeva, které představuje stejně významnou složku přírodního lesa jako živé stromy (Jonášová 2013).

Biologické dědictví tedy značí základ, kde se ekosystém narušený disturbancemi začíná opět obnovovat (Kulakowski et Veblen 2003).

6. Přirozená obnova

Přirozená obnova lesních porostů je jednou z nejdůležitějších podmínek další existence lesů a pro zachování lesních ekosystémů hraje klíčovou roli. Přirozenou obnovou lesa se rozumí schopnost dřevin se samovolně obnovovat ze semen (Šantrůčková et al. 2010).

Podíl přirozené obnovy na celkové obnově lesa v porovnání s ostatními evropskými zeměmi je v České republice jedním z nejnižších. V roce 1995 u nás dosahoval pouze 3%, naproti tomu v Německu až 40%. Ovšem tento podíl se u nás daří v posledních letech postupně zvyšovat (Kupka 2004).

Úspěšnost přirozené obnovy ovlivňují přírodní podmínky a stav jednotlivých porostů (Šimek 1993). Faktory, které ovlivňují přirozenou obnovu, se budeme zabývat v následující kapitole. V horských smrčinách jsou těmito faktory především světlo a teplo a s tím i související fakt, že se stoupající nadmořskou výškou klesá hustota zmlazení smrku a také jeřábu (Bače et al. 2012).

6.1. Faktory ovlivňující přirozenou obnovu

Přežívání a vývoj semenáčků v přirozených lesích ovlivňuje mnoho faktorů. Tyto faktory lze rozdělit do dvou skupin. Prvními jsou abiotické faktory, kam se zařazuje například nepříznivý vliv klimatu, teplota, srážky, vlhkostní a světelné podmínky, vítr

atd. Druhými jsou faktory biotické, kam lze zařadit gradace hmyzu, predace atd. Biotické faktory tedy souvisí s živými organismy.

Aby byla přirozená obnova úspěšná, je nutné splnění třech základních podmínek: zdroj semen, vhodné přírodní podmínky a vhodné mikrostanoviště výskytu (Jonášová et Prach 2004). S těmito podmínkami souvisí mnoho dalších faktorů.

Pro klíčení, uchycení, růst a přežívání (resp. mortalitu zmlazení) jsou udávány populační dynamika stromů (Rammig et al. 2006), přítomnost semenné banky a banky semenáčků, konkurence přízemní vegetace, poškození zvěří, světelné podmínky, mráz a sníh nebo také faktory související s vlhkostí (Fischer 1992).

V uschlých (vyschlých) lesích můžeme pozorovat časně z jara napadení velké vrstvy sněhu, která je uhlazena větrem. Když uschlé stromy začne silně oslňovat jarní slunce, fungují jako tepelný akumulátor. Nahřívají se a sníh kolem nich odtává. Vytvářejí kolem kmene „trychtýře“ s dírou až k patě stromu. Právě v tom čase na návětrné straně hory vypadávají semena ze šišek plodných stromů a po povrchu uhlazeného sněhu je vítr vane až do míst, kolem starých uschlých stromů, kam mohou zapadnout a uchytit se.

Přítomnost semenné banky a banky semenáčků v porostech je důležitá ještě před vznikem disturbance (Fischer 1992). Důležitý je také sklon terénu a nadmořská výška oblasti.

Všechny uvedené faktory ovlivňují obnovu lesa současně. Vliv mají také na rozmístění obnovy, druhové složení, zdravotní stav, růst a přírůst a tím i na celkový charakter budoucího porostu.

Světlo

Světlo je hlavní faktor, který je spojen s lesní dynamikou a ovlivňuje regenerační proces. Nevhodné světelné podmínky jsou limitujícím faktorem pro růst semenáčků a stromků pod uzavřenou klenbou podhorského smrkového lesa (Bače et al. 2012).

Množství dopadajícího světelného záření je ovlivněno zápojem horního stromového patra nebo zastíněním stromů stejného věku (Baier et al. 2007).

Světlo ovlivňuje také teplotu půdy a celkový vývoj stromu (koruna, letorosty, jehličí). V mládí je smrk považován za druh tolerantní ke stinným podmínkám, takže se může uchytit i pod zavřeným zápojem, ovšem jak již bylo zmíněno na začátku této práce, nevhodné světelné podmínky mohou být limitujícím faktorem růstu pro stromy pod nepropustnými korunami. Semenáčky se nejlépe uchycují a rostou pod mírným zápojem, toto prostředí totiž zmírňuje klimatické extrémny (Jonášová et Prach 2004).

Po disturbancích velkého charakteru vznikají velké mezery v zápoji, někdy však dochází k rozpadu celého porostu. Nejen velké, ale i malé mezery hrají důležitou roli v obnově porostu. Jejich vznik v průběhu vývoje lesa umožní uchycení a růst banky zmlazení, která má později význam při rozpadu celých porostů. Změny ve struktuře mají také dlouhotrvající vliv na vývoj a úspěšnost semenáčků po uvolnění (Metslaied et al. 2007).

Vegetace

Pozitivní efekt zvýšené dostupnosti světla se může časem proměnit kvůli lesní vegetaci. Podmínky pro nové semenáčky jsou snižené odrůstající se lesní vegetací. Vegetace se semenáčky soupeří o vodu, světlo a živiny a dochází k zastínění růstu zmlazení vyššími trávami. V našich horských lesích se nejčastěji vyskytují druhy *Avanella flexuosa* a *Calamagrostis vilosa*. Tyto druhy zabraňují klíčení a růstu semenáčků (Hanssen 2003), často se totiž vyskytují v hustých kobercích. I přesto jsou některé druhy vegetace, které příznivě ovlivňují obnovu. Mezi takové druhy patří např. mechy (Jonášová et Prach 2004).

Okus zvěře

V porostech, kde je odumřelý mateřský porost, má na obnovu a její strukturu vliv okus terminálních výhonů spárkatou zvěří. V malé míře může docházet i k poškození mladých stromů hlodavci nebo hmyzem (Hanssen 2003).

Reliéf terénu

Vhodnými stanovišti pro přirozenou obnovu jsou vyvýšená místa. Ta nesporně souvisí s vývraty stromů. Semena smrku, uložená během zimy, jsou častěji váta přes sněhovou pokrývku a vyvrácené stromy „vylézající“ skrze pokrývku jsou jako pasti pro tato semena. K dalším vyvýšeným místům patří i talíře vývratů, kde je pro semenáčky výhodou absence vegetace, protože na takových místech neroste kvůli vysychání (Wohlgemuth et al. 2002) a dochází zde k časnému odtání sněhu (Kupferschmid et al. 2005). Dospělé stromy fungují jako tepelný akumulátor a svým nahříváním způsobují rychlejší odtávání sněhu kolem kmene. Semena, která jsou vátá větrem po sněhové pokrývce, se velmi snadno zachytávají a klíčí ve vzniklých prohlubních (Manderscheid et Matzner 1995). Nelze opomenout, že pro uchycení a růst semenáčků je důležitý půdní pokrýv. Čím bude okolní substrát vhodnější, tím méně zmlazení se bude vyskytovat například na mrtvém dřevě (Kuuluvainen 1994).

Nadmořská výška

S rostoucí nadmořskou výškou dochází k prodloužení intervalu semenných let, zvyšuje se vliv mrtvého dřeva jako vhodného stanoviště pro přirozenou obnovu a klesá také hustota odrostlého smrkového zmlazení, což se dá vysvětlit nižšími teplotami půdy, tím pádem delší době pokryvu sněhu a většímu poškozování pohybem sněhu (Streit et al. 2009). Gradient nadmořské výšky ovlivňuje i změnu struktury porostu, čímž je myšleno hloučkovité uspořádání (Holeksa et al. 2007). Ve vyšších nadmořských výškách obnova smrku není tedy pravidelná a jak již bylo uvedeno, hustota zmlazení je zde podstatně nižší (Streit et al. 2009).

Semenné roky

Důležitý faktor, související s úspěšností přirozené obnovy, je bezesporu frekvence semenných let (Heurich 2009), především v horských lesích. S rostoucí nadmořskou výškou se interval semenných let prodlužuje, což je dáno vlivem teplot ve vegetačním období. Semenné roky ovlivňují také věkovou strukturu obnovy (Zielonka 2006).

6.2 Mikrostanoviště

Jak již bylo zmíněno, pro efektivní obnovu je důležité vhodné mikrostanoviště. V procesu vzházení a přežívání semenáčků smrku hrají mikrostanovištní podmínky velmi důležitou roli (Jonášová et Prach 2004). Podle podmínek prostředí se může význam mikrostanoviště proměňovat.

Nejčastěji je popisováno jako vhodné mikrostanoviště pro obnovu smrkových semenáčků tlející dřevo. Úspěšnost tlejícího dřeva pro uchycení a růst semenáčků smrku je prokázána v horských smrkových lesích střední Evropy (Jonášová et Prach 2004) v boreálních lesích, v horských smíšených lesích (Baier et al. 2007) i jiných typech lesů. V uschlých lesích je důležitý i smrkový opad a opadávající části kůry a větví, které částečně brání rozšiřování bylinné vegetace (Jonášová et Prach 2004). Konkurenci této vegetace jsou schopny překonat starší semenáčky, kdežto mladé semenáčky ne (Jonášová et Prach 2004). Zvláštním typem vegetace ohledně obnovy jsou mechy, kterými se budeme zabývat v kapitole 4.1.2.

Dalším mikrostanovištěm může být hrabanka. Je to sice stanoviště vhodné pro uchycování semen smrku, ale na druhou stranu je třeba říci, že zde dochází k největší mortalitě zmlazení (Jonášová et Prach 2004). Hlavními důvody může být rychlá evaporace a vysoké teploty, které v hrabance převažují zejména pod otevřeným zápojem (Hansen 2003). Paradoxní je, že semenáčky smrku se velmi často uchycují právě na hrabance, chudé půdě bez humusové vrstvy, nebo na obnažených kamenech pokrytých vrstvou mechu. Tato mikrostanoviště jsou sice vhodná pro uchycování zmlazení, ale absolutně nevhodná pro následný růst a přežívání.

6.2.1 Tlející odumřelé dřevo

Tlející dřevo je hlavním substrátem pro obnovu smrku. Za tlející dřevo lze považovat odumřelé ležící klády, odlomené větve, pařezy a pahýly, části roztráštěného dřeva nebo také stojící souše.

Zatímco v nižších polohách může vyklíčit a vyrůst v téměř jakémkoliv substrátu, v horských smrčinách to bývají převážně ležící rozkládající se klády (Jonášová 2013),

kteře poskytují stabilní a vhodné podmínky pro vyklíčení semínek smrku během procesu rozkladu (Zielonka 2006).

Regenerace stromů na rozkládajícím se dřevě byla pozorována u širokého spektra druhů a geografických regionů (Harmon et al. 1986). Důležitost tohoto substrátu byla potvrzena například ve vysokohorských a karpatských lesích (Zielonka 2006) a v několika oblastech smrkových lesů ve střední Evropě (Jonášová et Prach 2004).

Zakládání semenáčků na rozkládajících se kmenech je způsobeno vhodnou vlhkostí a světelnými podmínkami. Rozkládající se dřevo může být bohaté na živiny jako výsledek mikrobiální fixace dusíku (Jurgensen et al. 1987). Nicméně stojí za zmínku, že kmeny musejí být v pokročilé fázi rozkladu, aby se na nich obnova vyskytovala. S postupným rozkladem dřeva se mění vlhkostní poměry a chemické složení tlejícího dřeva. Pro výskyt dostatečné obnovy smrku je ideální přítomnost tlejícího dřeva stupně rozkladu 3 a více (na škále pět stupňů). Počet semenáčků a stromků rostoucích na kládách se tedy zvyšuje během procesu rozkladu (Bače et al. 2012). Nutno je ovšem podotknout, že tlející dřevo je nedílnou a důležitou součástí horských lesů střední Evropy ve všech svých stupních rozkladu a stává se v podstatě vhodným substrátem pro přirozenou obnovu poměrně brzy po odumření. Se stupněm rozkladu souvisí i dostupnost živin, jelikož se s ním mění jejich obsah a dostupnost.

Podle Holeksy (2001) jsou velké kmeny v obnově upřednostňovány před malými. Větší klády poskytují semenáčkům větší příležitost díky snížené mezidruhové konkurenci, dále také větší plochu pro uchycení semen a dochází k pomalejšímu tlení (Holeksa 2001). Poskytují také lepší podmínky pro přírodní regeneraci, protože jejich vlhkostní a teplotní stabilita je větší než u malých klád.

Smrkové zmlazení vyskytující se na tlejícím dřevě má hned několik důvodů. Vedle toho, že tento substrát je vhodný pro zakořenění, může také omezit nebo snížit přetrvávající pohyb sněhu v zimním období a v jarním období během tání sněhu. Sníh na něm taje mnohem dříve než na okolním podkladě (Jonášová 2013). Hustota semenáčků smrku je také ovlivňována průměrem klády, jejím kontaktem se zemí a půdou.

Mnohé studie ukázaly, že tlející dřevo hraje důležitou roli při vytváření biotopů pro různé druhy organismů a je tedy nedílnou součástí ekosystémů horských lesů s řadou

specifických funkcí. Z hlediska biodiverzity je rozkládající se dřevo společně s půdou nejbohatší nikou. Pro dřevokazné houby, mechorosty, lišejníky a řadu bylin je tlející dřevo významným substrátem a obnova těchto ekosystémů je na tlejícím dřevě výrazně závislá. Byla také dokázána kolerace mezi semenáčky a hnilobami, které rozkládají mrtvé dřevo. Při studii v Českém lese a v Jeseníkách byl zjištěn pozitivní efekt přítomnosti *Armillaria* spp. a *Phellinus nigrolimitatus* na semenáčky. Oproti tomu hnědé plísňe způsobující houbu *Fomitopsis pinicola* částečně negativně ovlivňují hustotu semenáčku, je-li dřevo převážně rozloženou touto houbou (Bače et al. 2012).

Jedním z možných příčin vyšší početnosti zmlazení na kmenech rozkládaných houbami bílého tlení může být fakt, že tyto kmeny mají lepší a delší mechanickou stabilitu. Kmeny rozkládané houbou *Fomitopsis pinicola*, vytvářející hnědou kostkovitou hnilobu, naopak poměrně rychle ztrácejí strukturu, čímž dochází k rozpadu na drobné kousky (Harmon et al. 1986) a zmlazení nemá takovou šanci k uchycení.

Z těchto faktů je zřejmé, že mrtvé ležící dřevo vytváří vhodné mikrostanoviště pro vývoj semenáčků.



Obr.2 Přítomnost semenáčků na tlejícím dřevě, NP Šumava (Foto: Josef Brůna, 2013).

6.2.2 Mechy

Zvláštním typem vegetace ohledně obnovy jsou mechy. V přirozených smrčínách je mechová vrstva bohatě vyvinuta. Mechy mohou mít vliv pozitivní i negativní. Přítomnost mechového patra v lese je například prokázán u mechu dostatečně vlhkých, které se vyskytují v relativně slabé vrstvě (Hunziker et Brang 2005) a má pozitivní vliv na mikroklima lesních porostů, především díky své vysoké schopnosti absorbovat vodu, ale tím, že přispívají k hromadění organické hmoty, snižují teplotu půdy a naopak negativní vliv mají na dostupnost živin. Lišejníky spolu s mechorosty jsou prvními druhy, které obsazují odumřelý kmen, prakticky v počátcích samotného rozkladu (Zielonka et Piatek 2004). Tlejícím kmenům mechy prospívají, avšak výška mechu

nesmí být příliš velká, aby nekonkurovala semenáčkům (Iijima et al. 2007). Nejvhodnější podmínky pro semenáčky smrku vytváří *Sphagnum spp.* a *Polytrichum commune*, postupem času se však může zvyšovat mortalita zmlazení a to zejména v porostech rodu *Sphagnum* (Hannsen 2003). Podle studie Jonášové & Pracha (2004) je mikrostanooviště mechu sice vhodné pro vzcházení semenáčků, ale s vyšší mortalitou. Právě druh *Sphagnum spp.* je známý tím, že může přerůst malé semenáčky. Pokud se tak stane, dochází k jejich udušení (Hansen 2003). Nepřítomnost mechů na tlejících kmenech ovšem drasticky snižuje možnost uchycení semen (Harmon et al. 1986).

6.3 Populační dynamika přirozené obnovy

V této kapitole se zaměříme na mortalitu, růst a přírůst zmlazení. Na přežívání semenáčků má vliv celá řada faktorů. Některé z nich již byly uvedeny. V první fázi (klíčení) jedince má největší vliv na přežívání velikost semen. V této fázi nehraje mikrostanooviště žádný vliv. Největší mortalita bývá v prvním roce života, zejména v průběhu prvního léta (Wohlgemuth et al. 2002). V tomto období je mortalita způsobena vysycháním substrátu, jelikož porost ještě není vyvinutý a dopad slunečního záření je tím pádem větší. Přežívání semenáčků záleží tedy na kvalitě substrátu a na zajištění dostatečného přísunu vody. Nejrychleji vysychají hrabanka a mechy. Nejvhodnější mikrostanooviště pro přežívání jedinců jsou ležící kmene ve vyšším stupni rozkladu, minerální půda a humus. Dalšími faktory ovlivňujícími přežívání semenáčků jsou světelné poměry, vnitrodruhová kompetice a konkurence bylinné vegetace. Právě bylinná vegetace, jak již bylo několikrát zmíněno, má velký vliv na úmrtnost malých smrčků (Jonášová et Prach 2004). Největší mortalita je u jednoletých semenáčků. S rostoucí výškou mortalita zmlazení klesá (Baier et al. 2007).

Nejvíce je výškový přírůst zmlazení ovlivněn jeho velikostí, dále také zápojem porostu, nadmořskou výškou, dobou trvání sněhové pokrývky a pokryvností okolní vegetace a křovin (Cunningham et al. 2006). Semenáčky rostou lépe v otevřených porostech, než v plně zapojených. Nejlepší růst je však pod mírným zápojem, protože toto prostředí zmírňuje klimatické výkyvy a extrémy a chrání jedince před eventuelním suchem (Jonášová et Prach 2004).

7. Závěr

Přírodní procesy, jako jsou disturbance, hrají klíčovou roli v udržování biologického dědictví a v přirozené obnově. Disturbance utvářejí vhodná mikrostaniště, na která je smrk více či méně vázaný. Jako nejvhodnější mikrostaniště bylo popsáno odumřelé tlející dřevo, které se na přirozené obnově výrazně podílí a jehož množství roste právě s intenzitou narušení. Díky ponechání dostatečného množství odumřelého dřeva dochází k postupnému zvyšování biodiverzity.

Po kůrovcové kalamitě je po odumření stromového patra obnova úspěšná a zapříčiňuje vznik druhově původních lesů. Kůrovec je dnes mimo jiné díky člověkem pozmeněné struktuře lesa a také kvůli klimatickým změnám (oteplování) stále častěji příčinou velkoplošného odumírání lesa. Následkem větrných disturbance dochází k prosvětlení porostu, zvyšuje se množství mrtvého dřeva a vytvářejí se tzv. prohlubně a vyvýšeniny.

Ne vždy je přirozená obnova stejná. Na vývoj porostu má vliv nadmořská výška, s jejímž růstem se snižuje produkce semen. Důležité je hloučkovité uspořádání smrku, jelikož díky tomuto postavení jsou stromky stabilnější.

Dynamika smrkových lesů je podle několika autorů ovlivňována hlavně malým vývojovým cyklem, v této práci je však poukázáno i na teorii, že dynamiku lesa lze pojímat jako sekundární sukcesí. Hlavní otázkou bylo, jak disturbance ovlivňují přirozenou obnovu a co se v jejich důsledku děje v horských smrkových lesích. Dříve byly disturbance pojímány jako katastrofická událost, ovšem s odstupem času se na toto téma začalo pohlížet jako na pozitivní procesy. Bohužel stále není široká veřejnost dostatečně obeznámena s tímto přirozeným jevem, proto je důležité, aby se na toto téma rozvíjelo co nejvíce výzkumů a diskuzí, a tím pádem docházelo k novým poznatkům a rozšiřování vědomostí o přirozených procesech v lese.

V závěru lze konstatovat, že disturbance nepředstavují riziko pro přirozenou obnovu horských lesů.

8. Seznam literatury

BAČE R., JANDA P., SVOBODA M., 2009: Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezí. *Silva Gabreta*, 15.1: 67-84.

BAČE R., SVOBODA M., POUSTKA V., JANDA P., ČERVENKA J., 2012: Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forest: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 266: 254-262.

BAIER R., MEYER J., GOTTLEIN A., 2007. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *Eur. J. For. Res.* 126, 11–22.

BARNES B.V., ZAK D.R., DENTON S.R., SPURR S.H., 1998: *Forest ecology*. 4th edition. - John Wiley & Sons.

BEDNAŘÍK J., 2014: Sekundární sukcese smrku ztepilého (*Picea abies*/L./Karst.) v oblasti Medvědí hory (I.zóna NP Šumava Modravské slatě). Disertační práce – FLD ČZU: 72 s.

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

CUNNINGHAM C., ZIMMERMANN E., STOECKLI V. & BUGMANN H., 2006: Growth of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in subalpine forests in Switzerland: does spring climate matter? *Forest Ecology and Management*, 228: 19–32.

FANTA J., 2008: Práce s lesem v národních parcích po orkánu Kyrill, *Ochrana přírody*, 1/2008, roč. 63.

FRELICH, Lee E., 2002: *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests*. New York: Cambridge University Press, 266 s.

FISCHER A., 1992: Long term vegetation development in Bavarian mountain forest ecosystems following natural destruction. *Vegetatio*, V103, N2, 93-104.

HANSSEN K. H., 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180: 199–213.

HARMON M. E., FRANKLIN J. F., SWANSON F. J., SOLLINS P., GREGORY S. V., LATTIN J. D., ANDERSON N. H., CLINE S. P., AUMEN N. G., SEDELL J. R., LIENKAEMPER G. W., CROMACK K. et CUMMINS K. W., 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 15: 133-302.

HARMON M. E., FRANKLIN J. F., SWANSON F. J., SOLLINS P., GREGORY S. V., LATTIN J. D., ANDERSON N. H., CLINE S. P., AUMEN. G., SEDELL J. R., LIENKAEMPE G. W., CROMACK K., CUMMINS K. W., 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 34: 59 – 234.

HEURICH M., 2009: Progress of forest regeneration after a large-scale Ips typographus outbreak in the subalpine Picea abies forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta*, 15(1): 49–66.

HOLEKSA J., 2001: Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 120: 256–270.

HOLEKSA J. et al., 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*, 126.2: 303-313.

HOLEKSA J., SANIGA M., SZWAGRZYK J., DZIEDZIC T., FERENC S. et WODKA, M., 2007: Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Polana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 126: 303-313.

HUNZIKE U. & BRANG P., 2005: Microsite pattern of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 210: 67–79.

HUSOVÁ M., JIRÁSEK J., MORAVEC J., 2002. Přehled vegetace České republiky [Vegetation Survey of the Czech Republic] Svazek 3. Jehličnaté lesy. Academia, Praha.

JANDA P., BAČE R., SVOBODA M., STARÝ M., 2010: Věková a prostorová struktura horského smrkového lesa v I. zóně „Trojmezna“ v NP Šumava [Temporal and spatial structure of the mountain Norway spruce forest in the core zone “Trojmezna” in the Šumava NP]. *Silva Gabreta* 16, 43-59.

IJIMA H., SHIBUYA M., SAITO H., 2007: The water relation of seedlings of Picea jezoensis on fallen logs. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 664-670.

HOLEKSA J., 2001: Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 120, 256-270.

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

JONÁŠOVÁ M., VÁVROVÁ E. & CUDLÍN P., 2010: Western Carpathian mountain spruce forest after a windthrow: Natural regeneration in cleared and uncleared areas. *Forest Ecology and Management*, 259: 1127–1134.

JONÁŠOVÁ M.E., 2013: Přírodní disturbance – Klíčový faktor obnovy horských smrčín. *Živa*. Roč. 160, č.5, s. 216-219.

JONSSON, B. G., 2000: Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. - *Journal of Vegetation Science*, 11: 51-56.

JURGENSEN M.F., LARSEN M.J., GRAHAM R.T. & Harvey A.E., 1987. Nitrogen fixation in woody residue of northern Rocky mountain conifer forests. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 1283-1288.

KINDLMANN P. a kol., 2012: *Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody* – Praha: Karolinum, 328 s. ISBN 9788024621555.

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

KORPEL' Š., 1989: *Pralesy Slovenska*. Veda, Slovenská akadémia vied, Bratislava: 328 s.

KORPEL' Š. et al., 1991: *Pestovanie lesa*. - *Príroda*, Bratislava.

KULAKOWSKI D. & VEBLÉN T. T., 2003: Subalpine forest development following a blowdown in the Mount Zirkel Wilderness, Colorado. *Journal of Vegetation Science* 14: 653-660.

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

KUULUVAINEN T., 1994: Gap disturbance, grand microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland. A review. *Ammales Zoologici Fenniae*, 31: 35-61

- KUPFERSCHMID A.D., BUGMANN H. (2005): Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. - *Forest Ecology and Management*, 205: 251-265.
- KUPKA I., 2004: Přírozená a umělá obnova – přednosti, nevýhody a omezení. *Lesu zdar* 5/2004.
- KUPKA I., 2005: Základy pěstování lesa. - Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha: 174 s.
- KUULUVAINEN T., SYRJANEN K. & KALLIOLA R., 1998: Structure of a pristine *Picea abies* forest in north eastern Europe. *Journal of Vegetation Science*, 9: 563–574
- KUULUVAINEN T., KALMARI R., 2003: Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. In: *Annales Botanici Fennici*. Helsinki: Societas Biologica Fennica Vanamo, 40: 401-413.
- LAMEDICA, Silvia, et al., 2011: Spatial structure in four Norway spruce stands with different management history in the Alps and Carpathians. *Silva Fennica*, 45.5: 865-873.
- LINDENMAYER D. B. & NOSS R. F., 2008: Salvage Logging, Ecosystem Processes, and Biodiversity Conservation. *Conservation Biology* 20, No. 4, 949-958.
- MANDERSCHIED B., MATZNER E., 1995: Spatial heterogeneity of soil solution chemistry in a mature Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand. *Water, Air and Soil Pollution*, 85 (3): 1185-1190.
- METSLAID M., JOGISTE K., NIKINMMA E., MOSER W. & PORCARCASTELL A., 2007: Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release. *Forest Ecology and Management*, 250: 56 – 63.
- MÍCHAL I., 1983: Dynamika přírodního lesa I až VI. *Živa*, č. 1-4.
- MÍCHAL I. (ed.), 1992: Obnova ekologické stability lesů. Academia, Praha, 172 s.
- MODRZYŃSKI J., 2007: Outline of Ecology. In: Tjoelker M. G., Boratyński A., Bugała W. (Eds), *Biology and Ecology of Norway spruce*. - Springer, pp. 195-253.
- MORAVEC, J. et al., 1994: *Fytocenologie*. Academia, Praha. 403 s.

MUSIL I., 2003: Lesnická dendrologie I: jehličnaté dřeviny. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 2003. 177 s. ISBN: 80-213-0992-X-2-ed.

MUSIL I., HAMERNÍK J., 2007: Jehličnaté dřeviny. - Academia, Praha.

PRACH K., BASTL M., KONVALINKOVÁ P., KOVÁŘ P., NOVÁK J., PYŠEK P., ŘEHOUNKOVÁ K., SÁDLO J., 2008: Sukcese vegetace na antropogenních stanovištích v České republice – přehled dominantních druhů. Příroda 26, 5-26 s.

PRACH K., JONÁŠOVÁ M., 2005: Jak by měl vypadat přirozený les a jeho dynamika. Šumava, 10: 6-8.

PICKETT, S.T.A., CADENASSO, M.L., 2005: Vegetation dynamics, in: Van der Maarel, E., (Eds.), Vegetation Ecology. Blackwell Publishing, Malden, 395 s.

PODRÁZSKÝ V., 1999: Ekologie lesa: Dynamika a management lesních ekosystémů I. – Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha: 86 s.

PUHE J., 2003: Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – a review. Forest Ecology and Management, 175: 253–273.

RAMMING A., FASHE L., BUGMANN, H., BEBI P., 2006: Forest regeneration after disturbance: a modelling study for the Swiss Alps. Forest Ecology and Management. 222(1/3): 123-136.

SKUHRAVÝ V., 2002: Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. Praha: Agrospoj, 196 s. ISBN 80-7084-238-5.

STREIT K., WUNDER J. & BRANG P., 2009: Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. Forest Ecology and Management, 257: 1902–1909.

SVOBODA, M., 2005: Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. Silva Gabreta, 11.1: 43-62.

SVOBODA M., 2007: Efekt disturbance a hospodářských zásahů na stav lesního ekosystému – případová studie z oblasti tzv. Kalamitní svážnice na Trojmezí

SVOBODA M., POUŠKA V., 2008: Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. Forest Ecology and Management, 255.7: 2177-2188.

SVOBODA M., ZENÁHLÍKOVÁ J., 2009: Historický vývoj a současný stav lesních porostů v druhé zóně NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmeznné [Past development and recent structure of forests stands in the Bohemian Forest National Park in the area of Trojmezná]. *Příroda*, 28: 71–122.

SVOBODA M. et al., 2010: Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest ecology and management*, 260

SVOBODA M., FRAVER S., JANDA P., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J., 2010: Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forests. *Forests Ecology and Management* 260 (5), 707–714.

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

ŠIMEK J., 1993: Přirozená obnova smrku. 2. vydání. Tábor: MZE ČR, 55 s. ISBN 80-7084-056-0.

ULANOVA N., 2000: The effects of windthrow on forest at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135(1–3): 155–167.

VACEK S., 1990: Analýza autochtonních smrkových populací na Strmé stráni v Krkonoších. *Opera Corcontica* 27, 59-103.

WERMELINGER B., 2004: Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* — a review of recent research. *Forests Ecology and Management* 202, 67–82.

WHITTAKER R. H., 1953: A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. *Ecological Nonographs* 23, 41-78.

WOHLGEMUTH T., KULL P., WUTHRICH H., 2002: Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *Forest-Snow-and-Landscape-Research*. 2002; 77(1/2): 17-47.

ZENÁHLÍKOVÁ J., 2012: Přirozený vývoj horských lesů po rozsáhlých disturbancích. Disertační práce – FLD ČZU: 124 s.

ZIELONKA T. & NIKLASSON M., 2001: Dynamics of dead wood and regeneration patterns in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. *Ecological Bulletin*, 49: 159–163.

ZIELONKA T., PIATEK G., 2004: The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecology*, 172: 63-72.

ZIELONKA T., 2006: When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement?. *Journal of Vegetation Science*, 17: 739-746.