

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta lesnická a dřevařská
Katedra ekologie lesa



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

Diplomová práce

**Prostorové vztahy, mortalita a růst dřevin v horském
smrkovém lese 30 let po kůrovcové disturbanci**

Autor: Bc. Alexander Reichmann

Vedoucí práce: Ing. Radek Bače, Ph.D.

© 2024 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Alexander Reichmann

Lesní inženýrství

Název práce

Prostorové vztahy, mortalita a růstu dřevin v horském smrkovém lese 30 let po kůrovcové disturbanci

Název anglicky

Spatial pattern, mortality and tree growth in a mountain spruce forest 30 years after bark beetle disturbance

Cíle práce

Vlivem klimatických změn nastává v dynamice lesa posun směrem k větší intenzitě, frekvenci a rozsahu disturbancí. Zkoumání vývoje přirozené obnovy a změny struktury porostu v delším časovém odstupu od disturbance je zásadní pro porozumění vývoje narušeného lesa v čase.

Cílem práce bude zjistit, jak se vyvíjí prostorové vztahy v lese během spontánní sukcese po disturbanci a jak se prostorové vztahy odráží v rychlosti růstu biomasy jednotlivých dřevin. Konkrétně má práce za cíl zjistit, zda více přirůstají (případně odumírají) jedinci ve shlucích (například z důvodu konkurence) anebo soliterně se vyskytující jedinci (např. z důvodu poškození abiotickými činiteli). Součástí práce bude zvážit využití zjištěných poznatků práce o přirozené sukcesi společenstva v praxi, např. z hlediska prevence poškození dřevin.

Metodika

1. Inventarizační měření tloušťky, výšky a statusu označených jedinců obnovy dřevin na přeshraniční trvalé výzkumné ploše v NP Šumava a NP Bayerischer Wald o velikosti 20 ha.
2. Výpočet kompetičních indexů jednotlivých jedinců dřevin.
3. Matematické a statistické zpracování dat pomocí prostorové statistiky.
4. Finální příprava práce.

Harmonogram zpracování:

červenec–srpen 2023: terénní sběr dat, přepis dat

březen–listopad 2023: studium literatury a příprava literární rešerše

prosinec 2023: odeslání rešerše ke konzultaci školiteli

říjen 2023–únor 2024: statistické zpracování dat

únor 2024: interpretace výsledků a jejich srovnání s dostupnou literaturou

březen 2024: odeslání práce ke kontrole školiteli

duben 2024: odevzdání závěrečné práce



Doporučený rozsah práce

40-50 stran

Klíčová slova

přirozená obnova, horský smrkový les, přírodní disturbance, lýkožrout smrkový

Doporučené zdroje informací

- Bace, R., Hofmeister, J., Vítková, L., Brabec, M., Begovic, K., Cada, V., ... & Svoboda, M. (2023). Response of habitat quality to mixed severity disturbance regime in Norway spruce forests. *Journal of Applied Ecology*.
- Bače, R., Svoboda, M., Janda, P., Morrissey, R. C., Wild, J., Clear, J. L., ... & Donato, D. C. (2015). Legacy of Pre-Disturbance Spatial Pattern Determines Early Structural Diversity following Severe Disturbance in Montane Spruce Forests. *PloS one*, 10(9), e0139214.
- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., & Červenka, J. (2012). Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 266, 254-262.
- Červenka, J., Bače, R., Zenáhlíková, J., & Svoboda, M. (2020). The structure of natural regeneration in a mountain spruce forest 5 years after parent stand dieback. *Silva Gabreta*, 26, 65-79.
- Després, T., Vítková, L., Bače, R., Čada, V., Janda, P., Mikoláš, M., ... & Svoboda, M. (2017). Past disturbances and intraspecific competition as drivers of spatial pattern in primary spruce forests. *Ecosphere*, 8(12), e02037.
- Gelnarová, T., Bače, R., Červenka, J., Pouska, V., & Svoboda, M. (2022). Vývoj Trojmezenského pralesa 13 let po kůrovcové gradaci–zůstává prales pralesem. *Silva Gabreta*, 28, 83-103.
- Macek, M., Wild, J., Kopecký, M., Červenka, J., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., ... & Fischer, A. (2017). Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. *Ecological Applications*, 27(1), 156-167.
- Royo, A. A., & Carson, W. P. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 36(6), 1345-1362.
- Synek, M., Janda, P., Mikoláš, M., Nagel, T. A., Schurman, J. S., Pettit, J. L., ... & Svoboda, M. (2020). Contrasting patterns of natural mortality in primary *Picea* forests of the Carpathian Mountains. *Forest Ecology and Management*, 457, 117734.
- Wild, J., Kopecký, M., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Edwards–Jonášová, M., & Herben, T. (2014). Spatial patterns with memory: Tree regeneration after stand–replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation science*, 25(6), 1327-1340.

Předběžný termín obhajoby

2023/24 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Radek Bače, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 6. 9. 2023

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 28. 1. 2024

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 11. 02. 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma: Prostorové vtahy, mortalita růst dřevin v horském smrkovém lese 30 po kůrovcové disturbanci 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 diplomovou 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 diplomové 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.

Ve Svatavě dne 5.4.2024

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval vedoucímu Ing. Radkovi Bačemu, Ph.d. za odborné vedení při zpracování diplomové práce, za poskytnutí dat potřebných pro zpracování a za rady a připomínky, vědeckým pracovníkům Botanického ústavu AV ČR v. v. i. za spolupráci a vedení při sběru dat.

Prostorové vztahy, mortalita a růst dřevin v horském smrkovém lese 30 let po kůrovcové disturbanci

Souhrn:

Diplomová práce se zabývá porostní dynamikou horských smrkových lesů na přeshraniční trvalé výzkumné ploše v oblasti Národních parků Šumava a Bavorský les, kde byly stromy ponechány přirozenému vývoji 30 let po významné disturbanční činnosti a kde nebyl proveden jakýkoli zásah člověka. Díky této události terénním měřením zjišťujeme, jak porosty dokážou růst a tvořit přirozené formace shluků či solitérních jedinců. Jako vedlejší činností dynamiky vzniká i přidružená mortalita, která redukuje počet jedinců na lokalitě.

Cílem práce bylo získat data o růstu dřevin z přirozené obnovy, druhové složení, zjistit prostorové vztahy během spontánní sukcese a jakým způsobem se stromy ovlivňují a za jakých podmínek dochází k přírůstu a případné mortalitě.

V trvalé výzkumné ploše, kde se vytvořila síť 25 × 20 o velikosti čtverců 20 × 20 m na 20 ha, bylo zaznamenána dominance smrku ztepilého a v menším zastoupení jeřáb ptačí a buk lesní. Z tloušťkové a výškové struktury nabývá smrk stabilní růst ve všech parametrech, respektive nabývá průměrné DBH 96 mm a výšky 1,78 m. Jeřáb a buk jsou v růstovém útlumu, jelikož jsou aktivně potlačováni činností zvěře. Jeřáb nabýval hodnot DBH 46 mm, výškou 0,86 m. Buk s DBH 70 mm a výškou 0,77 m.

Mortalita se převážně týkala mladých jedinců, kde nejčastější příčinou byla konkurence. U starších jedinců to poté bylo environmentální působení – zlomení, vývrat, uschnutí.

Z výsledků vyplývá, že byla zjištěny signifikantní rozdíly v růstu dřevin na řidších plochách a hustých, hloučkovitých skupinách. Zatímco ve skupinách do 10 jedinců byla průměrná tloušťka 142 mm, v nejhustších skupinách činila tloušťka 68 mm.

Klíčová slova:

Přirozená obnova, horský smrkový les, přírodní disturbance, lýkožrout smrkový

Spatial pattern, mortality and tree growth in mountain spruce forest 30 years after bark beetle disturbance

Summary:

This master's thesis deals with stand dynamics of mountain spruce forests on cross border permanent research area at site of Šumava national park and Bavarian forest national park, where trees were kept to natural regeneration for 30 years after significant disturbance event and there has not been made any human interference. Thanks to this event we observe via field data, how tree stands grow and form natural clusters or solitary individuals. As secondary activities of forest dynamics an associated mortality arises, which reduces number of individuals on area.

The aim of this work was to acquire data about growth of tree species from natural regeneration, to find out spatial patterns throughout spontaneous development and how trees affects and in which conditions increments and potential mortality occurs.

In permanent research area, where a 25 × 20 square metre network of 20 × 20 metres on 20 ha was formed, the dominance of the spruce was noted and, in smaller proportion, the rowan and beech trees. From thickness and height structure, the spruce grows steadily in all parameters, respectively, acquiring an average DBH of 96 mm and a height of 1.78 m. The rowan and beech are in growth downturn as they are actively suppressed by game activity. The rowan gained DBH values of 46 mm, with height of 0.86 m. Beech with a DBH of 70 mm and a height of 0.77 m.

Mortality predominantly involved young individuals, where competition was the most common cause. In the elderly, afterwards, it was an environmental action – fraction, windthrown, drought.

The results indicate that significant differences in tree growth were found on less dense areas and dense, clustered groups. While in groups up to 10 individuals the average thickness was 142 mm, in the densest groups the thickness was 68 mm.

Key words:

Natural regeneration, mountain spruce forest, natural disturbance, spruce bark beetle

Obsah

1. Úvod:	11
2. Cíle práce:	13
3. Rozbor problematiky	14
3.1. Kůrovcové disturbance	14
3.2. Vývoj přirozené obnovy	15
3.3. Mortalita	17
3.4. Prostorové vztahy	20
4. Materiál a metodika	22
4.1. Charakteristika zájmového území	22
4.2. Metodika	25
6. Výsledky	27
6.1. Přeshraniční trvalá výzkumná plocha	27
6.2. Druhové zastoupení a četnost	28
6.3 Tloušťková a výšková struktura	29
6.4 Mortalita	33
6.5 Prostorové vztahy	34
7 Diskuze	37
7.1. Druhové zastoupení a četnost	37
7.2. Tloušťková a výšková struktura	37
7.3. Mortalita	38
7.4. Prostorové vztahy	38
8 Závěr	39
9 Literatura	40

1 Úvod:

Disturbance v přírodní krajině, ať už ve formě vichřic či přemnožení podkorního hmyzu, jsou nedílnou součástí a hybatelem dynamiky lesů mírného pásma. V ekosystému lesa mají důležitou roli, ovlivňují porostní strukturu, zastoupení druhů i mění dynamiku vývoje lesa. Utváří se tak různorodá prostředí a mění dostupnost zdrojů (Turner 2010).

V posledních dekádách disturbance přidávají na intenzitě a početnosti (Lausch et al. 2011). S teplejším klimatem nastává fyziologický stres na stromy a zrychluje se tím i vývoj lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) (Raffa & Aukema 2008, Seidl et. al. 2014). Tudíž je zde předpoklad pro rostoucí intenzitu disturbancí průběžně se změnou klimatu (Seidl et. al. 2014, Dobor et. al. 2020). Následky a pozůstatek disturbancí se jsou nazvány jako biologické dědictví (Čada et. al. 2013, Frelich et. al. 2018); to i zahrnuje předešlou porostní strukturu, která ustála působení disturbancí z původních porostů, množství mrtvého ležícího dřeva nebo pokročilá obnovy (Červenka et. al. 2020). Biologické dědictví je definováno jako biologicky odvozené elementy z původních ekosystémů před disturbancí, které se přenáší do dalšího porostu (Franklin, Spies 2002).

Disturbance po kůrovci utváří zcela jiné prostředí pro přirozenou obnovu než oheň nebo vítr. Zásadní rozdíl tvoří fakt, že porosty zanikají postupně a ne najednou; spíše tento proces trvá několik let (Sproull et al. 2015, Červenka et al. 2016). Porostní mikroklima se také mění v závislosti na odumírání mateřského porostu (Jonášová & Prach 2004, Metslaid et al. 2007). V případě kůrovcových kalamit, není porušen povrch půdy, vegetační kryt ani pokročilá obnova. (Storaunet & Rolstad 2004). Při narušení stromového patra se zvýší výkyvy denních teplot a sníží se vlhkost vzduchu. Nejde však o zásadní rozdíly, ve srovnání s lesem, kde disturbance neproběhla, se odchylují o 4–20 % (Kopáček et. al 2020). Dochází také ke změně koloběhu vod, kdy nastává pokles intercepce a transpirace, naopak narůstá množství vody spadlé na povrch lesní půdy. V tomto ohledu se stává důležitým prvkem ve vodní bilanci nastupující vegetace v podobě travin, křovin či semenáčků nové lesní generace. Ta zvyšuje intercepci srážek a transpiraci, takže účelně nahrazuje transpiraci mateřského porostu a zmírňuje procento výparu (Kopáček et. al. 2020).

Nástupnická generace lesů po disturbanci nám může naznačovat další vývoj a růst lesů v horských pásmech.

Díky poznatkům této práce můžeme srovnávat souvislosti v růstu nástupnické generace na ploše s výskytem mrtvého dřeva, živin a prostorovými vztahy mezi jedinci.

2 Cíle práce:

Cílem práce bylo získat data o růstu dřevin z přirozené obnovy na plochách na přeshraniční ploše na územích Národního parku Šumava a Národního parku Bayerischer Wald o velikosti 20 ha.

Hlavním aspektem práce je dynamika dřevin. Pojednání o prostorových vztazích dřevin, jakým způsobem se navzájem ovlivňují a za jakých podmínek dochází k přírůstu a případné mortalitě.

Hlavním cílem práce bude zjistit, jak se vyvíjí prostorové vztahy v lese během spontánní sukcese po disturbanci a jak se prostorové vztahy odráží v rychlosti růstu biomasy jednotlivých dřevin. Dalším z hlavních cílů bude také zjistit, zda přirůstají (případně odumírají) jedinci ve shlucích (například z důvodu konkurence mezi jedinci) nebo solitérní stromy (například z poškození okusem zvěří).

Součástí práce bude zvážit využití zjištěných poznatků práce o přirozené obnově lesa v praxi, např. z hlediska prevence poškození dřevin.

3 Rozbor problematiky

3.1 Kůrovcové disturbance

Početnost a rozlehlost kůrovcových kalamit značně celosvětově narostla v posledních dekádách v různorodých typech jehličnatých lesů (Dale et. al. 2001; Shelhaas et. al. 2003; Meddens et. al. 2012). Na kontinentu Evropy lesy smrku ztepilého (*Picea abies* Karst.) pokrývají rozsáhlé plochy v zónách boreálního lesa a v horských pásmech, kde smrk přirozeně tvoří téměř dominantní porosty. Tyto porosty byly převážně vystaveny vlivu lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.) a podléhaly kalamitám, které byly následkem po rozsáhlých větrných disturbancech (Brůna et. al. 2013; Čada et. al. 2016). Tyto disturbance byly zesíleny sériemi vichřic, rozšířenými díky rozsáhlým plochám smrkových monokultur a také narůstající teplotou klimatu zapříčiňující fyziologický stres a zrychlující vývoj lýkožrouta smrkového (Raffa & Aukema 2008; Temperli et. al. 2013; Seidl et. al. 2014). Výsledkem těchto kalamit byla kompletní úmrtnost zapojených smrkových porostů na rozsáhlých plochách v krátkém časovém úseku (Lausch et al. 2011).

Rozsáhlé, porosty měnící disturbance ve smrkových lesích zapříčinily mnohé ekonomické ztráty v hospodářských lesích a také v mnohých chráněných územích (Müller et al. 2008).

To přinášelo výzvu pro správce lesů a ochránců přírody a přineslo mnoho otázek týkajících se nejlepších schémat hospodaření a vyrovnání požadavků pro udržitelnost těžby dřeva, uchování biodiverzity, a dalších ekosystémových funkcí (Wermelinger 2004; Seidl et al. 2008; Beudert et al. 2015). Detailní znalost poddisturbanční sukcese je klíčová pro ochránce přírody z důvodu počátečního vývoje, který je zásadní pro biodiverzitu (Kouki et al. 2001; Müller et al. 2008; Donato et al. 2012; Lehnert et al. 2013). Doporučení pro hospodářské lesy dotčených porostů jsou naléhavě požadovány jak pro správce lesů, kteří musí rozhodnout, zdali ponechají les sám obnovit v přijatelném časovém úseku nebo zpracují napadené stromy a následně zalesní. Zpracování, často aplikované po kůrovcové kalamitě, bylo mnohdy předmětem debat (Lindenmayer & Noss 2006). Zastánci tohoto způsobu řešení tvrdí, že těžba a zalesnění jsou nutné pro řízení šíření kůrovce a zajištění obnovy porostů (Fettig et al. 2007; Stadelmann et al. 2013), zatímco odpůrci tázání na účinnost zpracování kůrovcového dřeva a řízení šíření (Grodzki et al. 2006) argumentovali tím, že toto zacházení naruší přirozenou obnovu,

schopnost samostatné obnovy narušených porostů (Donato et al. 2006; Wild et al. 2014) a negativně ovlivňuje biodiverzitu (Kouki et al. 2001; Jonášová & Prach 2008; Thorn et al. 2014).

Studie ohledně tohoto tématu se doposud zabíraly přirozenou obnovou větších celků, ale ne jednotlivých jedinců v čase (Jonášová & Prach 2004; DeRose & Long 2010; Diskin et al. 2011; Zeppenfeld et al. 2015).

3.2 Vývoj přirozené obnovy

Jelikož velkoplošné disturbance odstraní většinu původních dospělých porostů, závisí tak přežití následných lesů na již ponechaných jedincích a nové rané obnově po disturbanční činnosti (Svoboda et al. 2012). Tyto procesy závisí na již zmíněném biologickém dědictví – např. pozůstatky lesů po disturbanci, včetně přeživších dorostů a dospělých stromů, mrtvého dřeva a mikrostanovištní heterogenity (Swanson et al. 2011). Z hlediska této problematiky nebyla zaměřena pozornost na vliv prostorové struktury na poddisturbanční vývoj (Svoboda et al. 2010). *Frelich & Reich (1995, 1999)*, ale pozorovali se konkurující efekty řízeny vrchní etáží dospělých stromů, které mohou ovlivnit pravděpodobnost nahrazení druhového složení porost, jenž byl zasáhnout disturbanční činností. Nicméně vývoj raných prostorových struktur po disturbanci zůstává neprobádán. Komplexita struktur raných sukcesních stádií je zamýšlena jako předchůdce komplexů dalších stádií (Donato et al. 2012), a takto zdůrazňuje důležitost raných sukcesních stádií pro obnovu lesa (Swanson et al. 2011).

Vývoj přirozené obnovy a její ujmutí nejčastěji na dřevních zbytcích začíná brzy, obzvláště kdy nastanou optimální předpoklady k rozkladu (Takahashi et al. 2000; Mori et al. 2004; Zielonka 2006; Iijima & Shibuya 2010). Ujímaní semenáčků započíná ještě před kompletním pokrytím povrchu mechem (Zielonka & Piatek 2004; Iijima & Shibuya 2010). Počet stromů rané obnovy rostoucích na ploše přibývá; nicméně skupiny menších semenáčků v menším počtu zanikají z důvodu silné intraspecifické a interspecifické konkurence s mechy, bylinami a trpasličími keřy (Nakagawa et al. 2003; Mori et al. 2004; Zielonka 2006). Nicméně, míra konkurence je stále nižší na kmenech v nejpokročilejších fázích rozkladu než na lesní půdě (Zielonka & Piatek 2004). To je pravděpodobně možné díky odhaleným částem rozkládaného dřeva nejvíce

vhodného pro růst nových semenáčků, jak v aspektu fyziologických, tak chemických procesů při rozkladu dřeva (Zhou et al. 2007).

Zetlelé dříví, pařezy a jiné dřevěné pozůstatky jsou velice vhodným materiálem pro tvorbu půdního krytu pro semenáčky stromů. Tento samo produkční systém lesních mikrosystémů pro obnovu najdeme hlavně v jehličnatých lesích a méně v listnatých lesích (Bellingham a Richardson 2006; Lonsdale et al. 2008).

Silné, neperiodické disturbance typicky vytváří rozlehlé plochy pro růst dřevin, velmi osvětlené, s odhalenými minerálními půdami a redukuje konkurenci (Oliver 1981). Raná sukcesní stadia světlomilných druhů dřevin odpovídají na prudkou environmentální změnu způsobenou náhlou disturbancí okamžitou obnovou. Jako výsledek, vzniká obnova charakterizovaná jako uchycení velkého počtu semenáčků v krátkém čase, na rozdíl od méně závažných disturbancí, kde obnova trvá v delším čase, s limitovanou oblastí růstu, menší světlostí ploch a silnou úrovní konkurencí s existující vegetací (Veblen 1986). Při menších, méně závažných disturbancích, semenáčky pozdějších sukcesních stádií, stínomilných druhů dřevin, možných existovat při slabém přístupu ke světlu, postupně akumulují pod pokročilou obnovou pod vrchní etáží. Toto nepřetržité uchycení obnovy může být charakterizováno jako proces, kde banka semenáčků (tj. stromy <5 cm v průměru v prsní výšce) se postupně vyvíjí jako pokročilá obnova při absenci silných disturbancí (Derose & Long 2010).

Při absenci jiných silně závažných disturbancí, jiné situace např. hniloba kořenů, kůrovec, větrné polomy, často tvoří kombinaci malých, prostorově oddělených mezer, které tvoří druhově specifickou mortalitu individuálních jedinců. Pokračující tvorba menších částí přispívá k obnově stínomilných dřevin (Veblen 1986). Rozdíly v tvorbě mezer může utvářet výhodu jednoho druhu nad druhým nebo jiným. Tento proces soupeřivé obnovy dojde ve výsledku k proředění banky semenáčků (Derose & Long 2010).

Závislost jedinců na uchycení na mrtvém dřevě a volných plochách byla zjištěna na rozličných ekosystémech a rozsáhlá závislost rodu *Picea* zejména v subalpínských lesích v Severní Americe, Evropě a Japonsku (Lonsdale et al. 2008). V evropském subalpínském lese, populace semenáčků *Picea abies* zabírají více než 50 % z celkové obnovy, dokonce i v hospodářských lesích kde jsou dotčeny těžbou dřeva (Bače et al. 2011, Svoboda et al. 2010).

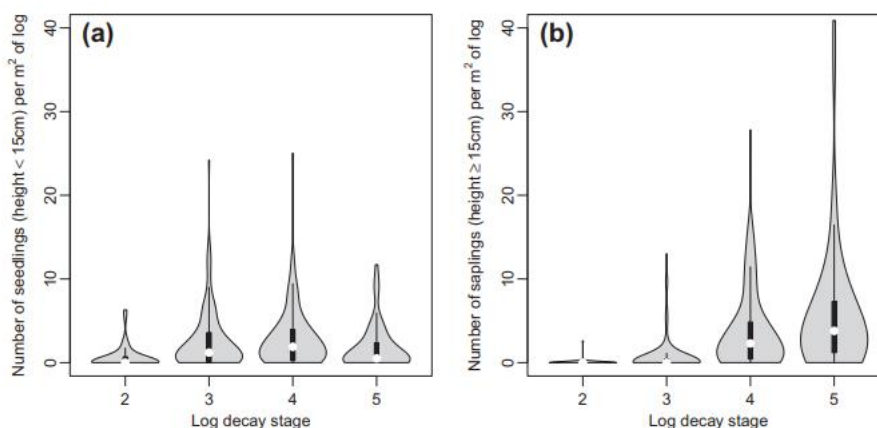


Fig. 1. The density of seedlings (a) and the density of saplings (b) vs. the decay stage of logs. The figure shows that seedling density and sapling density distribution is over-dispersed at all decay stages. Seedling density increased until decay stage 4 and slightly decreased at decay stage 5. Sapling density continually increased with decay progress. A violin plot represents median, 25% and 75% quartiles, range without outliers and Kernel density estimation of regeneration densities.

Obr. 1 – Hustota semenáčků a hustota odrostků na rozkládajících kmenech (Bače et al. 2012)

Při pokročilejším rozkladu kmenů dochází k nárůstu početnosti jedinců odrostků.

3.3 Mortalita

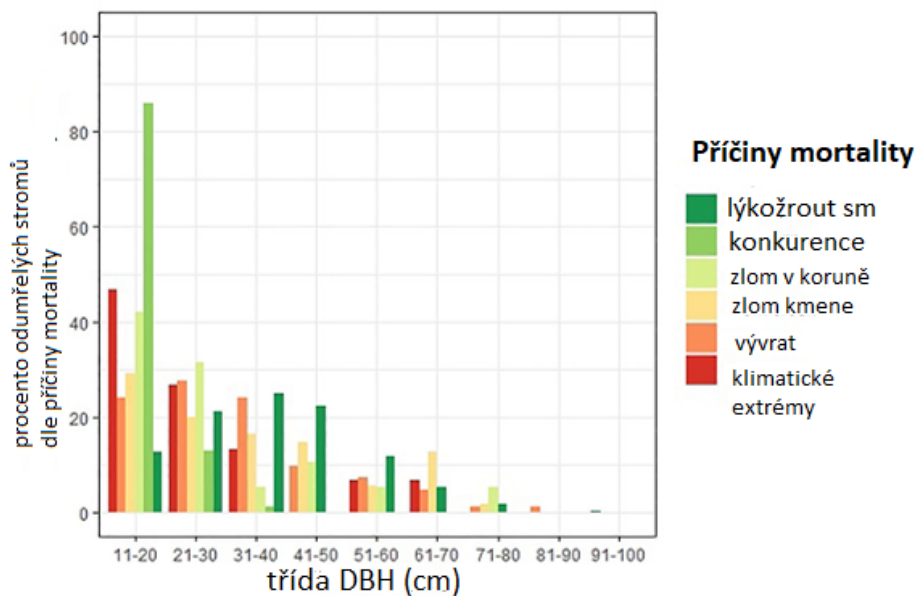
Úmrtnost stromů a jejich příčiny jsou významným prvkem k porozumění dynamiky lesa (Franklin et al. 1987, Das et al. 2016), protože silně ovlivňují budoucí vývoj následného porostu (Bircher et al. 2015), a hrají tak klíčovou roli v nánaku a dalšímu vývoji lesní struktury a změnách kompozice v důsledku změny klimatu (Bonan 2008; Adams et al. 2010; Allen et al. 2010, Dietze a Matthes 2014).

Z hlediska mortality semenáčků procento klíčivosti není závislé na typu mikrostanoviště; ačkoliv mortalita je značně vyšší mezi obnovou rostoucí přímo na lesní půdě při prvním období růstu (Narukawa & Yamamoto 2002; Mori et al. 2004, Mori & Mizumachi 2005). Hlavním důvodem je dostupnost vlhkosti na stanovišti (Greene et al. 1999; Mori et al. 2004; Iijima et al. 2006). Podzimní mortalita je nejčastěji způsobována akumulací opadu (DeLong et al. 1997, Simard et al. 2003) a zimní mortalita způsobena tíhou těžkého sněhu (Baier et al. 2007), hrají také důležitou roli v úmrtnosti obnovy. Dále také konkurence mezi přirozenou obnovou dřevin, bylin a mechů na lesní půdě je také další důvod proč se uchycení semenáčků daří lépe

na mikrostanovištích zbytků dřevních částí stromů (Harmon & Franklin 1989; Narukawa & Yamamoto 2002; Sugita & Nagaike 2005).

Výsledky dle Synek *et al.* 2019 demonstrují konkurenceschopnost jako důležitý hnací mechanismus mortality v porostech, které nebyly zasaženy vážnými velkoplošnými disturbancemi v nedávné době, přesto se ale lišili podstatně mezi lokalitami. Byl zde převážně vyšší podíl v potlačovaných stromech v hustých skupinách či stromech vyskytujících se v spodní etáži porostu. Jak bylo prezentováno podle distribuce nedávno odumřelých stromů v třídách DBH. Rozložení konkurence lze očekávat že bude vyšší, pokud se sníží plocha odběru vzorků, jak ukazuje prevalence tohoto režimu mortality v nejmenších velikostních třídách.

M. Synek, *et al.*



Obr. 2. – procentické rozložení příčin mortality dle tloušťkových tříd (Synek *et al.* 2019)

K porozumění v mortalitě stromů a jejich procesům máme neúplná data, jelikož tato problematika může být vzácně monitorována a připisována jednoznačným příčinám (Adame *et al.* 2010, Das *et al.* 2016; Vanoni *et al.* 2016). Velký počet studií pozorovalo lesy s konzistentní nízkou roční mírou mortality (Stephenson a van Mantgem 2005; Das *et al.* 2016). V těchto lesních komplexech i menší poklesy či nárůsty v míře úmrtnosti, např. 0,5 až 2 % za rok (Stephenson & van Mantgem 2005) mohou pravděpodobně mít větší dopady než slabší kalamity (van Mantgem *et al.* 2009). Odlišná skupina z výzkumů mortality se zaměřovala na porosty silně postiženy suchem a kalamitami hmyzích škůdců s vysokou mírou úmrtnosti

(Bréda et al. 2006, Sala et al. 2010, McDowell et al. 2011, Anderegg et al. 2015; Sproull et al. 2015,2016).

S predikovaným nárůstem v rozsahu a závažnosti sucha a přemnožení škodlivého hmyzu při klimatické změně (Seidl et al. 2007; Lindner et al. 2010; Johnson et al. 2012; Vanoni et al. 2016; Seidl & Rammer 2017; Seild et al. 2017), je mnoha studií relevantní čím dál tím více. V souhrnu, tyto různé režimy mortality formují spektrum od pravidelných po pravidelné úmrtí jedinců.

Mnoho individuálně založených modelů úmrtnosti lesa sjednocují mortalitu do skupin, rozděleny mezi „související s vitalitou“ a „ambientní (či podkresovou)“ mortalitu. U mortality související s vitalitou se jedná o obrácený vztah mezi růstem stromu a pravděpodobností úmrtí, které je předpokládáno (Shugart 1984; Bugmann 2001; Bircher et al. 2015), naznačuje, že stromy potlačované v růstu, za jakéhokoli důvodu, jsou předurčeny k zániku. Ambientní mortalita není obvykle vztažena na růstové faktory. Abiotické faktory jako vítr, oheň, nebo blesk, jsou všeobecně brány jako faktory, které spadají do podkresové mortality. Nicméně, jiné vnitřní biotické faktory mohou přispívat k úmrtnosti (Das et al. 2016). Mnoho individuálně založených modelů úmrtnosti lesa nicméně byly vyvinuty pro stejnověké produkční lesy, které jsou často považovány za jednu generaci stromů, to je tak činí jako nevhodné pro lesy s komplexní, nestejnověkou strukturou, typickou pro mnoho pralesů či lesů ponechaných přirozenému vývoji (Bircher et al. 2015).

3.4 Prostorové vztahy

Nejčastěji běžně studované vzorky v rámci prostorových vztahů zahrnují jak stojící, tak i padlé mrtvé stromy, jámy a haldy z kořenících stromů, půdní organické hmoty z dospělých stromů např. kůra, jehličí apod., spodní vrstvy semenáčků a odrostků a vegetativně reprodukcující se části a semenné banky (Franklin et al. 2002). Role pokročilé obnovy v nastupující sukcesi po likvidující disturbanci mateřského porostu v pozůstatcích (pomocí četnosti a přežívající nástupnické generace) byla zjištěna napříč několika typy lesa (Kwitt, Platt 2003; Boggs et al. 2008; DeRose, Long 2010). Přesto méně studovaná role obnovy je ta, která lesy před disturbancí, počítaje v to prostorové struktury, včetně pokročilé obnovy a nadetážové vrstvy, ovlivňuje strukturu poddisturbančních porostů. Ačkoli velkoplošné kalamity mohou být vážné natolik že mohou odstranit předešlou strukturu (Turner et al. 1998; White et al. 2011), nedávné studie ukazují trvalé horizontální struktury po disturbancích (Suzuki et al. 2013; Wild et al. 2014), a s touto dobou struktury můžou přetrvat více než dvě století (Kashian et al. 2005; Lorente et al. 2013). „Nicméně, hnací síly, které jsou základem této kontinuity struktury a následky pro ranější porostní struktury a vývoj jsou slabě pochopeny“ (Bače et al. 2015).

Vliv dědičné pokročilé sukcesní obnovy a faktory, které budují vlastní prostorové vztahy, jsou obzvlášť důležité po disturbancích, které zapříčiní kompletní odstranění vrchního stromového patra. Například u smrku ztepilého v horských oblastech Střední Evropy, kde vichřice a přemnožení lýkožrouta smrkového nedávno způsobily kompletní destrukci dospělých porostů přes více než tisíce hektarů (Lausch et al. 2011; Čada et al. 2013; Mezei et al. 2014), se převážně obnovuje ze spodní vrstvy banky semenáčků a odrostků, a z poddisturbančního klíčení semenáčků je relativně menší nepatrná složka obnovy (Svoboda et al. 2010; Nováková et al. 2015). Struktura pokročilé obnovy v dospělých porostech je ovlivněna vrchní vrstvou přes distribuci semen při semenných letech a dostupností světla pro spodní vrstvu stromů (Messier et al. 1999), půdu a spodní vrstvu vegetace, která tak může tvořit silný filtr na sukcesi pokročilé obnovy v obou případech – jak před, tak i po disturbanci (Royo, Carson 2006). Mrtvé dřevo v podobě pahýlů, pařezů, padlých kmenů a jejich blízké okolí jsou také důležitým prvkem pro pokročilou obnovu a přežití, tím že distribuují potřebné živiny pro klíčení na plochách a mikroprostředích smrku ztepilého (Bače et al. 2011). Tímto pre-disturbanční vztahy mezi dospělými porosty, dostupností mikroprostředí, nízkou etážovou distribucí a růstem mohou

efektivně určit porostní strukturu následující silné disturbance odstraňující zapojené dospělé porosty (Bače et al. 2015).

Identifikace pre-disturbančních prostorových vlivů na po-disturbančních porostních strukturách je značně limitován nedostatkem explicitních dat monitorovaných při kalamitě. Mnoho studií používají pouze data po disturbanční události k rekonstrukci částí předešlého porostu (Wild et. al. 2014; Boggs et. al. 2008; Kayes, Tinker 2012). Monitorování prostorových vztahů v čase, i v omezeném počtu ploch, může nést jedinečná data, které dávají přesnější vhled do porostní dynamiky (Lutz et. al. 2014).



Obr. 3 – příklad konkurence jedinců na ploše (vlastní fotodokumentace)

4. Materiál a metodika

4.1 Charakteristika zájmového území

NP Šumava

Území Národního parku Šumava se rozprostírá podél jižní hranice České republiky. Většinová část NP leží na územích okresů Klatovy a Prachatice, menší část zasahuje do okresu Český Krumlov.

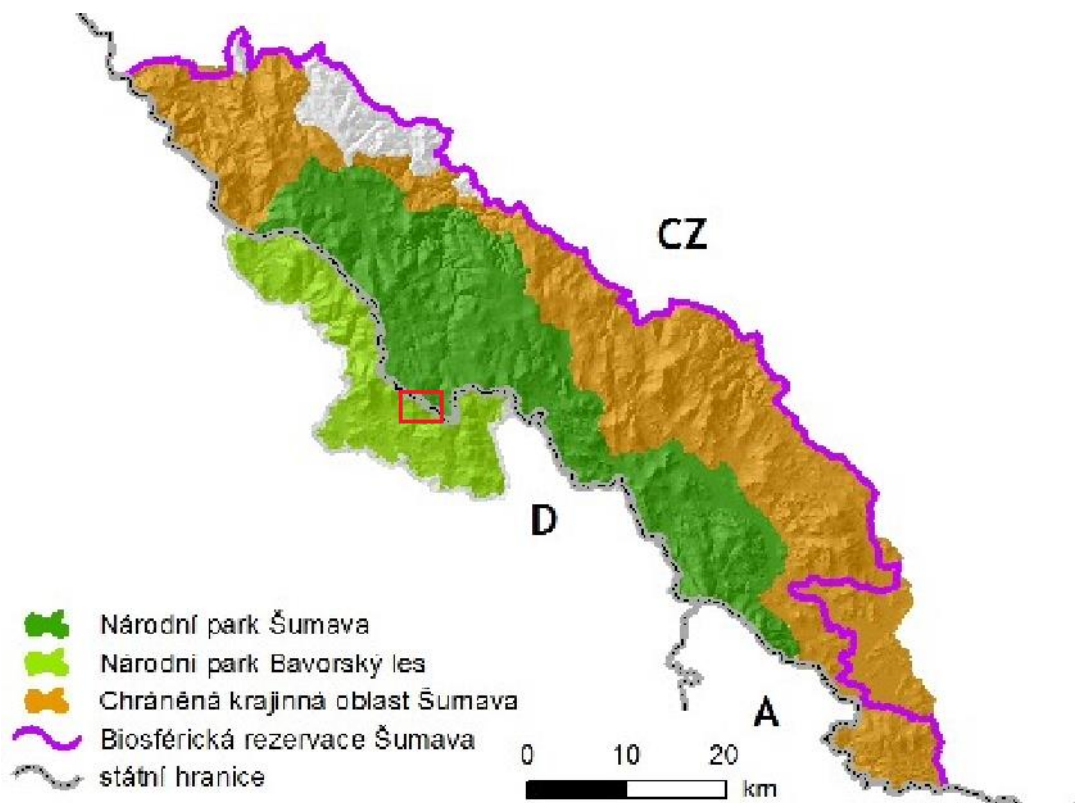
Hlavním cílem ochrany území NP jsou charakteristické ekosystémy ve všech svých složkách a průběh v čase jejich přirozeného vývoje. Existence NP je důležitá pro zachování typické střeoevropské horské krajiny a jinak i celkové ekologické rovnováhy území počítaje v to klimatické a hydrické funkce. Národní park je rovněž významnou bankou genofondu (OPRL UHÚL 2001).



Obr. 4 – lokalizace území jednotky OPRL na území ČR (OPRL UHÚL 2001)

Významným prvkem Národního parku Šumava a Národního parku Bavorský les je ekologická stabilita lesů, jež můžeme rozumět jako schopnost odolávat stresovým vlivům, tlumit jejich činnosti na okolí a stabilizovat a zahlazovat vzniklé poruchy. Tato funkce je styčným prvkem NP a tvoří tak podstatu ochrany, která tak tvoří cílovou druhovou skladbu podobnou skladbě přirozené.

Jeden z původních, nejzachovalejších a také největších komplexů horské smrčiny na našem území se nachází v oblasti Národního parku Šumava (NP Šumava) a Bavorského lesa. Právě zde došlo k téměř úplnému odumření mateřského porostu následkem gradace kalamitního škůdce lýkožrouta smrkového, která započala v letech 1983-1984 v Německu po silné větrné kalamitě (Heurich 2001; Červenka et al. 2020), díky čemuž bylo možné prozkoumat procesy přirozené obnovy horských smrčin po silné, velkoplošné disturbanci (Gelnarová et al. 2022).



Obr. 5 – lokalizace přeshraniční plochy červeným značením na mapě (zdroj: npsumava.cz)

Lesy v NP Šumava zabírají 80 % území. Jejich ekologická stabilita ovlivňuje nejen nelesní plochy ekosystémů uvnitř NP, ale i ekosystémy v rozlehlém sousedícím území.

Lesy Šumavy byly v průběhu historie tzv. kolonizačních vln od 13. století pozměňovány ve třech vlnách – od počátku zemědělství agrární, od 16. století průmyslové a od 18. století dřevařské. Druhová a věková skladba, prostorová výstavba a textura lesních ekosystémů byla v průběhu let narušována klučením lesů, pastvou hospodářských zvířat, nepřiměřenými stavy spárkaté zvěře a jejich způsobovanými škodami, holosečnými způsoby hospodaření a přílišným objemem těžeb.

Tyto důvody jsou, spolu s antropogenními vlivy vycházejícími mimo lesní hospodářství, jednou ze základních příčin ekologické nestability lesních ekosystémů (OPRL UHÚL 2001).

Při srovnání aktuální druhové skladby s přirozenou skladbou na území NPŠ vychází že je nepřirozeně vysoké zastoupení smrku – minimálně o 18 000 ha. Místo současných více jak 80 % by mělo činit kolem 50 %. U borovice je současné zastoupení proti přirozenému stavu navýšeno jen mírně. Pokud vezmeme v potaz borovici nejen jako cílovou dřevinu na vyhraněných stanovištích, ale i jako jednu z pionýrských dřevin po velkoplošných rozpadech porostů, je její současné složení blízké přirozenému. Výrazně v deficitu je zastoupení jedle, která v rámci NPŠ chybí na více než 6 000 ha. Ve stejném případě je i borovice blatka a její kříženci. Příčinou může být odvodnění většiny slatí v minulosti a osazení těchto ploch smrkem.

Na plochu nejvíce chybí v zastoupení buk – téměř 7 800 ha, javoru klenu kolem 1 400 ha. V 8. lvs. výrazně absentují odrostlí jedinci jeřábu, které zvěř dokáže okusem držet v keřovité podobě. Patrný je i zásadní nedostatek pionýrských dřevin v převážné většině smrkových kultur na holinách. Všechny druhy, řadící se do pionýrských dřevin, v přibližném odhadu chybí kolem 3 000 ha (OPRL UHÚL 2001)



Obr. 6 a 7 – ukázka přeshraniční plochy v terénu (vlastní fotodokumentace)

4.2 Metodika

4.2.1 Lokalizace a specifika oblasti

Zájmová lokalita poblíž Březníku se vyskytuje na přeshraniční ploše v NP Šumava v České republice a NP Bavorský les v Německu na území mezi Hraniční horou, horou Lušen a Luzenským údolím. Jedná se o rozhraní mírného severního a jižního svahu v nadmořské výšce 1100–1200 m. Klima je relativně chladné, s průměrnými teplotami kolem 4,5 °C a vlhké, jelikož roční srážky činí 1200-1500 mm (Sofron et al. 2001). Převládají podzoly ve vyšších nadmořských výškách, v nižších polohách podzoly a kambizemě (Petruš & Neuhäselová 2001).

Nynější les představuje specifickou mozaiku stojících a ležících porostů které se zformovali po velkoplošných disturbancích v letech kolem roku 1860. Les zjednodušil vertikální strukturu, a tak utvořil pouze dvě dominantní vrstvy – vrchní porostní zápoj a spodní etáž obnovy – které jsou typické pro Evropské horské smrkové lesy postihnuté velkoplošnými disturbancemi (Holeksa et al. 2006; Zielonka et al. 2010). Přesto že les byl předmětem hospodaření, dokud byl národní park založen, hospodaření bylo značně omezeno po druhé světové válce. Toto hospodaření v nízké míře (omezeno pouze na nahodilou těžbu a kůrovcové stromy) dovolilo přirozené obnově přiblížit se přírodnímu vývoji, se slabým poměrem ležícího mrtvého dříví (Wild et al. 2014).

4.2.2 Sběr dat

Hlavním předmětem zájmu byly růstové vlastnosti jedinců, kteří se zde obnovili po kůrovcové kalamitě v letech, tj. výška a tloušťka, status, zdali jedinec je živý či ne a prostorové uspořádání po ploše. Co se týče prostorových vztahů, závislost prostorové konkurence či solitérnosti jsme zjišťovali s pomocí četnostních tříd, respektive počtu jedinců na každé individuální ploše v rozměrech 20 × 20 m ve čtvercové síti 25 × 20. Hodnoty následně jsou zobrazeny v bodovém grafu s průměrnými hodnotami DBH pro rok 2018 (v ose x) a pro rok 2023 (v ose y). Pomocí exponenciální spojnice trendu můžeme nadále předvídat budoucí růst v plochách.

Při terénním zjišťování růstových dat byla využita data z předešlého měření roku 2018 a na základě těchto dat se postupovalo ve čtvercové síti 25 × 20, kde každá plocha měla dané rozměry 20 × 20 m. Zmapování jedinci, kteří byli pomocí technologie Field-Map (IFER-

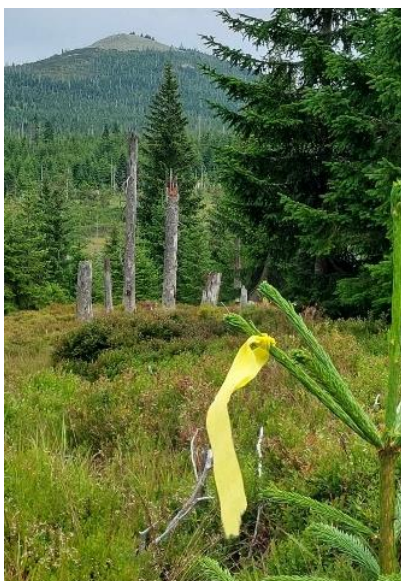
Monitoring and Mapping Solutions 2018 (www.fieldmap.cz) zaměření, byli vyhledáváni pomocí souřadnic S-JTSK a lokalizováni v síti. Každá oblast měla své identifikační číslo (např. 18x6) a v ní zaměřené jedince s identifikačním štítkem (např. 3359). Jestliže u nalezeného stromu nebyl identifikační štítek, byl mu přiřazen nový, byl označen žlutou krepovou páskou pro snadnou identifikaci v terénu a ten byl poté zaznamenán do archu. U jedinců byla změřena výčetní tloušťka DBH (diameter at breast height) pomocí obvodového pásma. Pokud živý jedinec pod 7 cm DBH nedosahoval přiměřené výšky pro zjištění DBH ($\geq 1,3\text{m}$), měřila se pouze výška pomocí výškoměrné latě.



Jestliže jedinec dosahoval přiměřené tloušťky a byl i měřitelný ve výšce do 2 m, měřila se i výška stromu výškoměrnou latí.

Obr. 8 – výškoměrná lať (zdroj: nivelocz.cz)

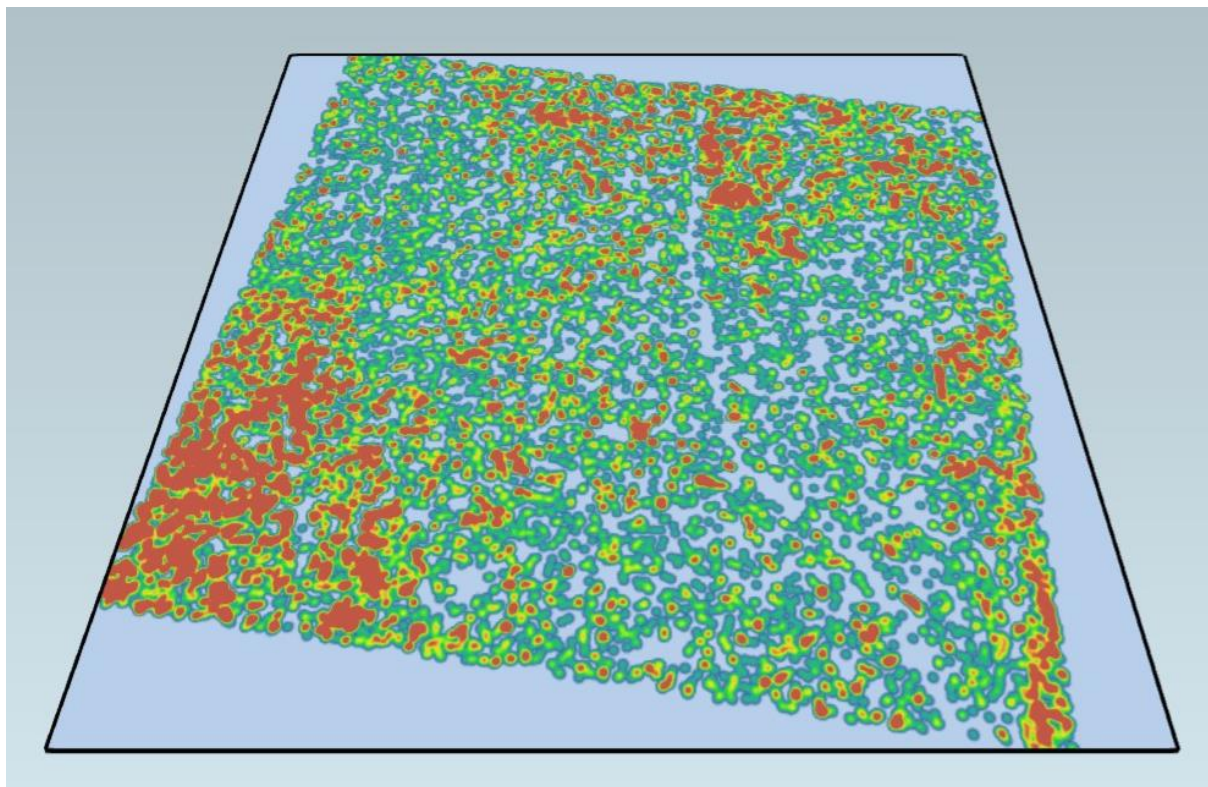
Obr. 9 – obvodové pásmo (zdroj forestry-instruments.cz)



Obr. 10 – ukázka označení nových jedinců krepovou páskou (vlastní fotodokumentace)

5. Výsledky

5.1 Trvalá výzkumná plocha

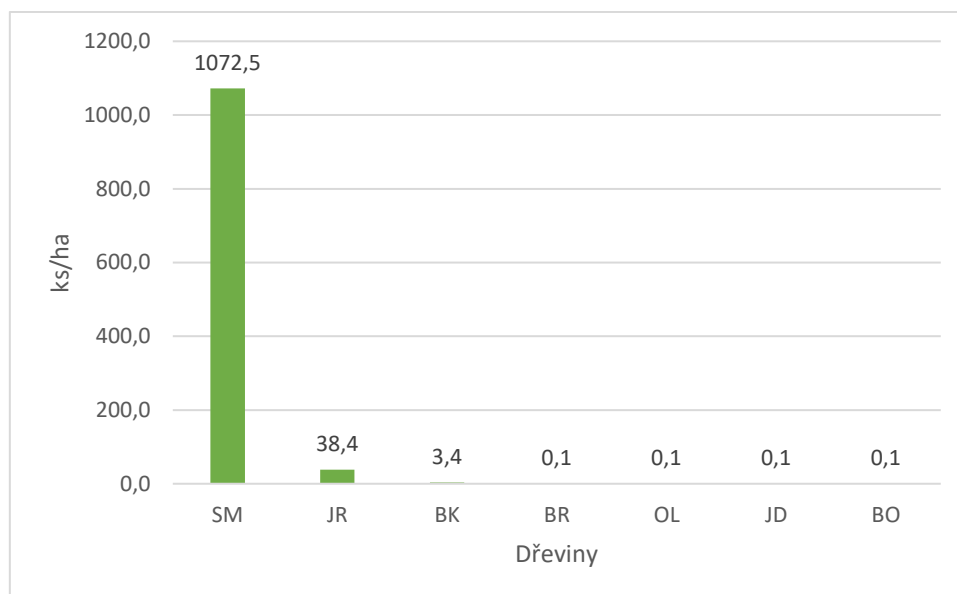


Obr. 11 – heat mapa lokality (terénní data – Microsoft Excel)

Projekce lokality přeshraniční trvalé výzkumné plochy NP Šumava a NP Bavorský les byla zobrazena pomocí souřadnic x a y funkcí 3D mapy v Microsoft Excel. Zde byl vybrán typ ploché projekce jako tzv. „heat mapa“, která dokáže zvýraznit hustotu početnosti jedinců na lokalitě a tím zobrazit přibližné prostorové vztahy v terénu.

Rozměry této plochy činily 400×500 m.

5.2 Početnost a druhové složení



Obr. 12 – počet stromů na hektar

Na přeshraniční trvalé výzkumné ploše (TVP) byla zaznamenána dominance smrku ztepilého, kde měl největší početnost 21450 živých jedinců, v přepočtu 1073 ks/ha. Na kvalitě kmenů či jedinců bylo zaznamenáno nepravidelnosti na kmeni ve tvaru boulí, prohnutí kmenů, chůdovité kořeny, rozdvojení terminálu, vícero kmenů. Druhou nejzastoupenější dřevinou byl jeřáb ptačí, kde bylo 768 jedinců, v přepočtu 38 ks/ha. Ten z hlediska kvality tvořil keřovité tvary z důsledku poškození zvěří či hustým vegetačním krytem. Tvoří časté tzv. *polykormony*, kde z jednoho jedince vzniká více kmenů. V nízkém zastoupení byl také buk lesní s 67 jedinci, s přepočtem 3 ks/ha. Zbytek dřevin tvořil nepatrné množství na ploše s nízkou pravděpodobností navýšení počtu jedinců z důvodu silné konkurence a nevhodných podmínek.

Dřevina	Počet	Podíl
SM	21450	96,2272%
JR	768	3,4453%
BK	67	0,3006%
BR	2	0,0090%
OL	2	0,0090%
JD	1	0,0045%
BO	1	0,0045 %
SUMA	22291	100,0000 %

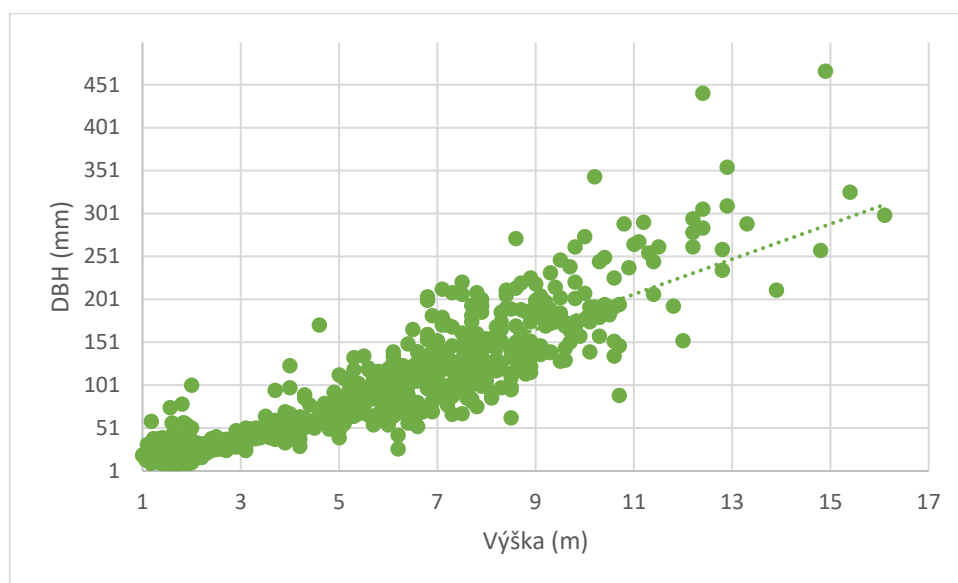
Tab. 1 – absolutní početnost jedinců na ploše a procentické zastoupení

Průměrná početnost jedinců ze všech ploch činila 1075 ks/ha, minimální 25 ks/ha a maximální 7225/ha. Nejmenší počet jedinců na ploškách 20 × 20 m byl 1, největší zaznamenaný byl 289 jedinců.

Při měření 2023 bylo nově zaznamenáno na ploše 1288 jedinců do výšky $\leq 1,3$ m.

Z hlediska pozůstatků pahýlů, vývrátů, zlomů a souší bylo na ploše zaznamenáno na 9244 jedinců. Ti ale nebyly předmětem zájmu měření.

5.3 Tloušťková a výšková struktura



Obr. 13 – závislost výšky na přírůstu DBH pro všechny dřeviny

V grafu je zřetelné, že počet a rozmístění bodů u smrku zaujímá poměrně pravidelné, dispersované rozložení kolem lineární spojnice. Ta vyjadřuje závislost DBH na výšce. Kde se vyskytuje nejpodstatnější část, tak mezi hodnotami výšky 5-9 m a mezi hodnotami DBH 50-200 mm.

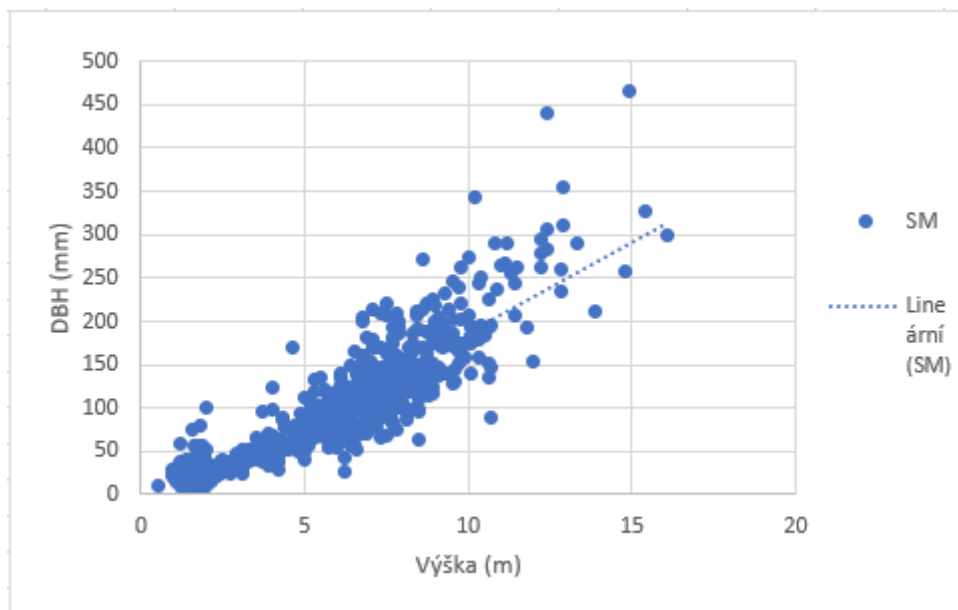
Nejpočetnější a nejpodobnější skupina jedinců se nachází v oblasti výšky od 0-2 m a DBH 0-50 mm, jelikož jsou nejpodstatnější částí měření, kde se nachází počet jedinců, kteří se nachází v hustých skupinách a soupeří o růst v prostoru.

Dřevina	Ø výška 2018 (m)	Ø výška 2023 (m)
SM	1,45	1,78
JR	0,83	0,86
BK	0,91	0,77

Tab. 2 – průměrná výška dle dřeviny

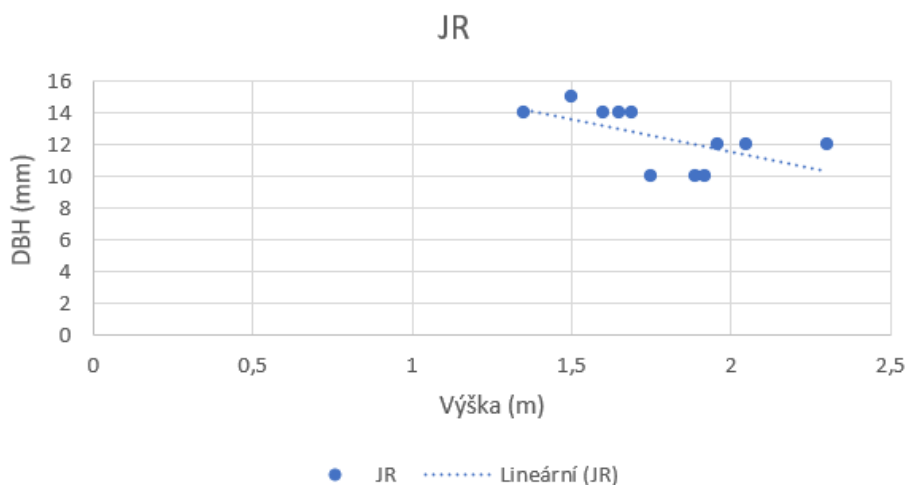
Dřevina	Ø DBH 2018 (mm)	Ø DBH 2023 (mm)
SM	68	96
JR	35	46
BK	62	70

Tab. 3 – průměrné DBH dle dřeviny



Obr. 14 – závislost výšky na přírůstu DBH pro smrk ztepilý

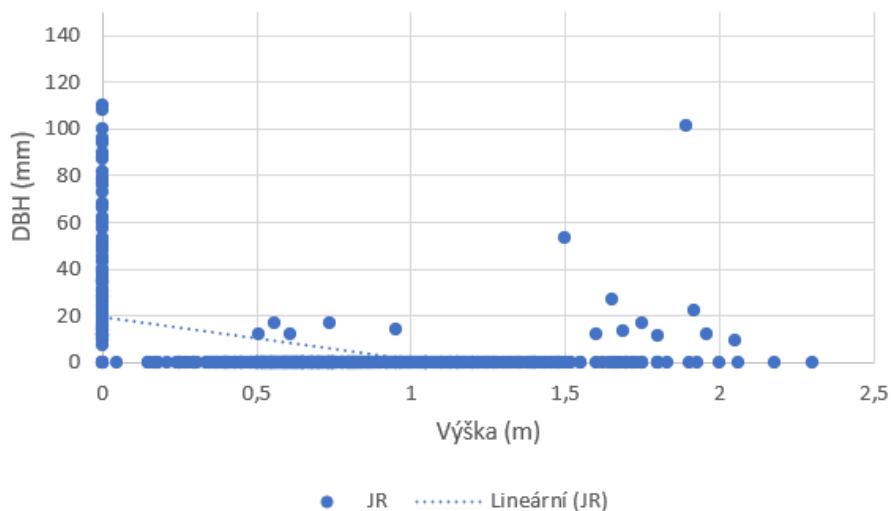
Průměrná DBH smrku činila 96 mm. Oproti roku 2018 se hodnota navýšila o 28 mm. U výšky jedinci vykazovali hodnotu 1,78 m. Přírůst výšky 5 let od posledního měření činí 0,33 m.



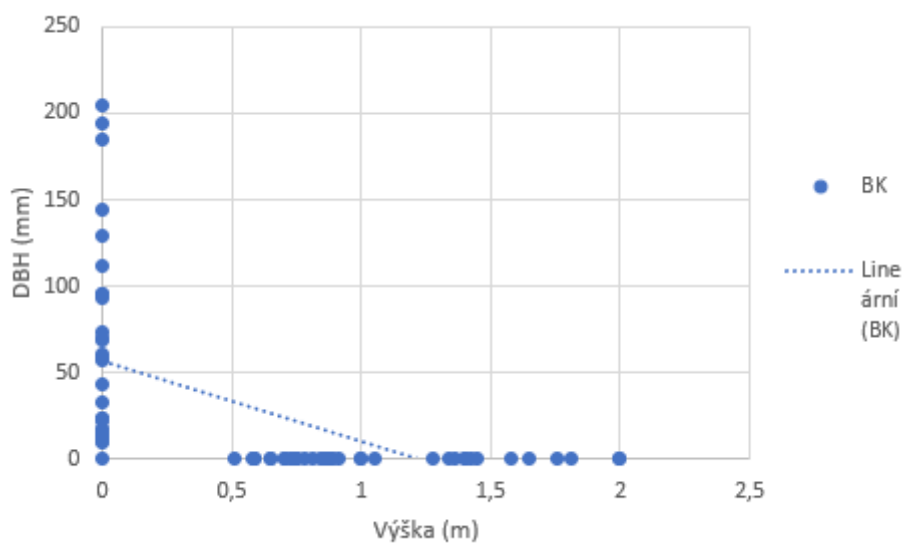
Obr. 15 – závislost výšky na přírůstu DBH pro jeřáb ptačí bez nulových hodnot v osách x a y

Při vyfiltrování terénních dat o nulové hodnoty činí zlomek 11 jedinců úplnou sadu dat pro zobrazení růstu na TVP.

U dřeviny jeřábu DBH vzrostla na 46 mm, z 5 let původních 32 mm. Výška se patrně změnila na 0,86 m, pouhých 0,03 m od posledního měření.



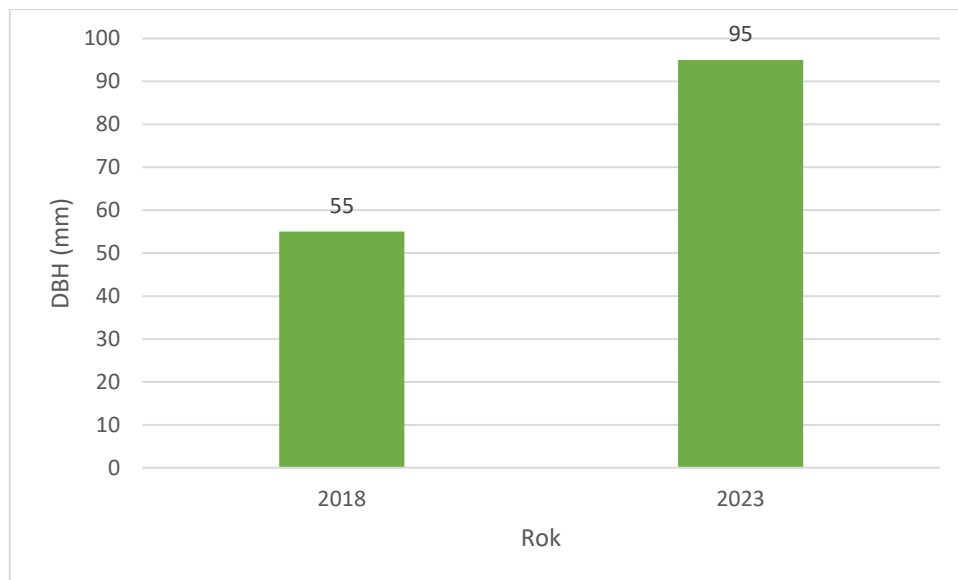
Obr. 16 – závislost výšky na přírůstu DBH pro jeřáb ptačí s nulovými hodnotami v osách x a y
 Nepřesnosti v grafu X. činí jednostrannost dat, protože při výškách větších než 2 m se měřila pouze hodnota DBH a při měření výšky se neudávala, jelikož měření DBH nebylo možné.



Obr. 17 – závislost výšky na přírůstu DBH pro buk lesní

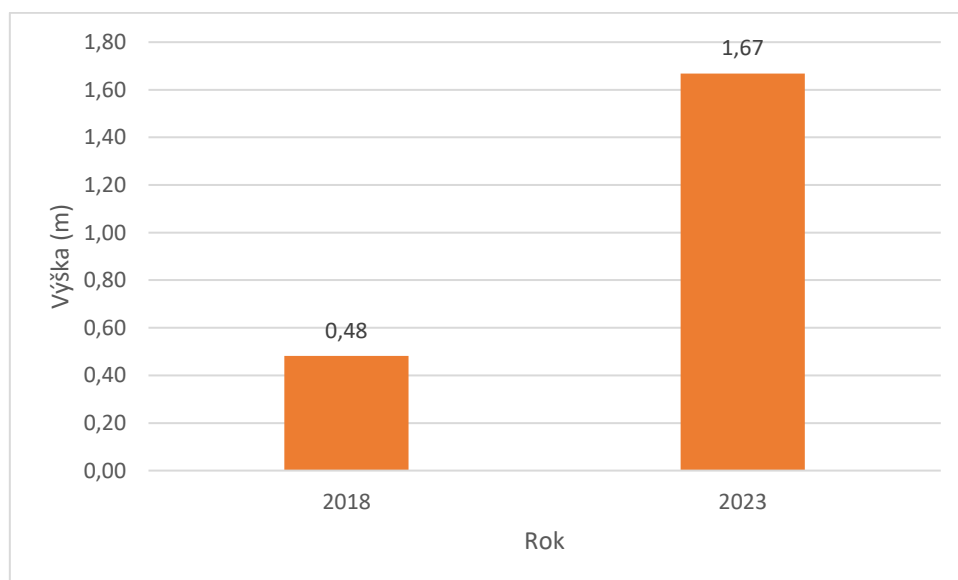
U 67 jedinců buku lesního docházelo k úplné jednostrannosti dat, a proto graf závislosti výšky na přírůstu zobrazuje nulové hodnoty na obou osách. Proto i je spojnice trendu vedená jako spádová do přibližné výšky 1,25 m.

U dřeviny buku lesního průměrné DBH vzrostlo na 70 mm, za 5 let z původních 62 mm. Výška se vlivem okusu snížila na 0,77 m z původních 0,91 m. Tímto tvoří stromy keřovitého vzrůstu než plnohodnotné stromy.



Obr. 18 – průměrné DBH za rok 2018 a 2023 pro všechny dřeviny

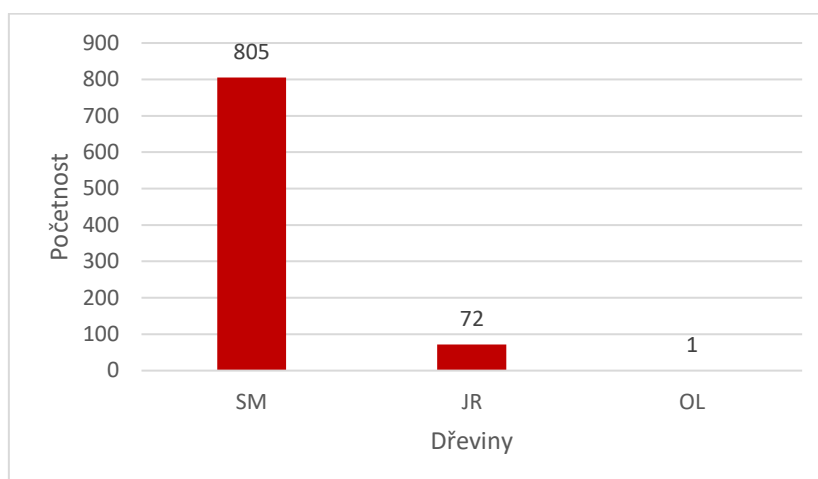
Průměrné DBH pro živé stromy na přeshraniční trvalé výzkumné ploše pro rok 2023 činilo 95 mm, minimální DBH bylo 7 mm, maximální 712 mm. Navýšení hodnoty proběhlo v celkem přijatelné míře.



Obr. 19 – průměrná výška za rok 2018 a 2023 pro všechny dřeviny

Průměrná výška pro všechny dřeviny na přeshraniční TVP pro živé stromy byla v roce 2023 byla 1,7 m, minimální výška byla 0,54 m, maximální 16,1 m. Výškový nárůst se stal více patrným, zcela typickým pro vývoj obnovy v raných letech.

5.4 Mortalita



Obr. 20 – graf početnosti mortality dle dřevin

Důvod mortality	Počet
konkurence	293
zlomený	51
uschnul	33
zavalený, pád souše	12
pád souše	9
vytlučení	9
vývrat	6
zlomený, pád souše	4
kůrovec	3
vytržený	2
vývrat, pád souše	2
zavalený	2
SUMA	426

Tab. 5 – namátkový záznam příčin úmrtí

Důvody mortality byly značně rozdílné, ale stále zde převládala úmrtnost z konkurenčního boje. Dále nejzastoupenější bylo uschnutí, poškození zvěří okusem, loupáním a pád stromů na jedince.

Mortalita	
Dřevina	Počet ks
SM	805
JR	72
OL	1
SUMA	878

Tab. 4 – počet mortality dle dřevin

Avšak bychom eventuálně mohli zařadit do mortality škody zvěří, byla část těchto postižených jedinců stále schopna růstu a tímto se stále řadila mezi živé jedince.

Pokud vyčleníme už starší exempláře souší, vývratů, zlomů a jiných, ve sběru dat z roku 2023 bylo zaznamenáno namátkově 426 příčin úmrtí jedinců z celkového počtu 878 jedinců.

Z důvodu vysoké početnosti nebyly zaznamenány zcela všechny příčiny úmrtí. Jak je již patrné na namátkovém záznamu, je zde potvrzena největší úmrtnost v konkurenčním boji v rané fázi vývoje nejmladších skupin stromů.

6.5 Prostorové vztahy

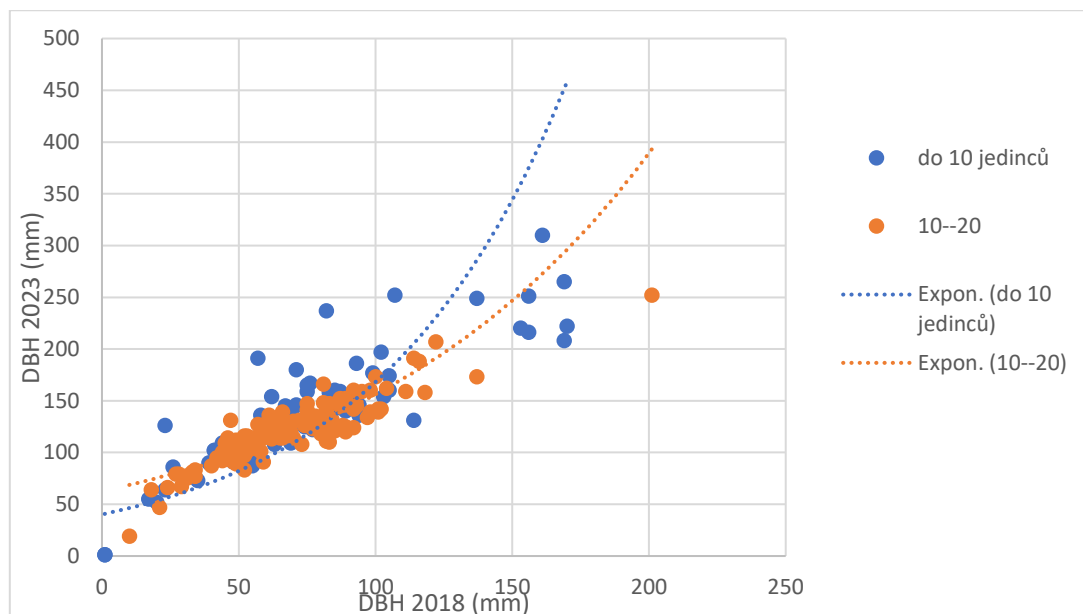
četn. třída	počet ploch	podíl	Ø DBH 2018 (mm)	Ø DBH 2023 (mm)
do 10 jedinců	72	14 %	76	142
10--20	124	25 %	69	122
20-50	168	34 %	58	106
50-100	87	17 %	53	93
100-200	41	8 %	53	87
200-300	8	2 %	40	68
SUMA	500	100 %		

četn. třída	rozdíl DBH (mm)
do 10 jedinců	66
10--20	53
20-50	48
50-100	40
100-200	34
200-300	28

Tab. 7 – rozdíl DBH 2018–2023

Tab. 6 – rozdělení četnostních tříd s proc. zastoupením a průměrnými DBH za roky 2018 a 2023

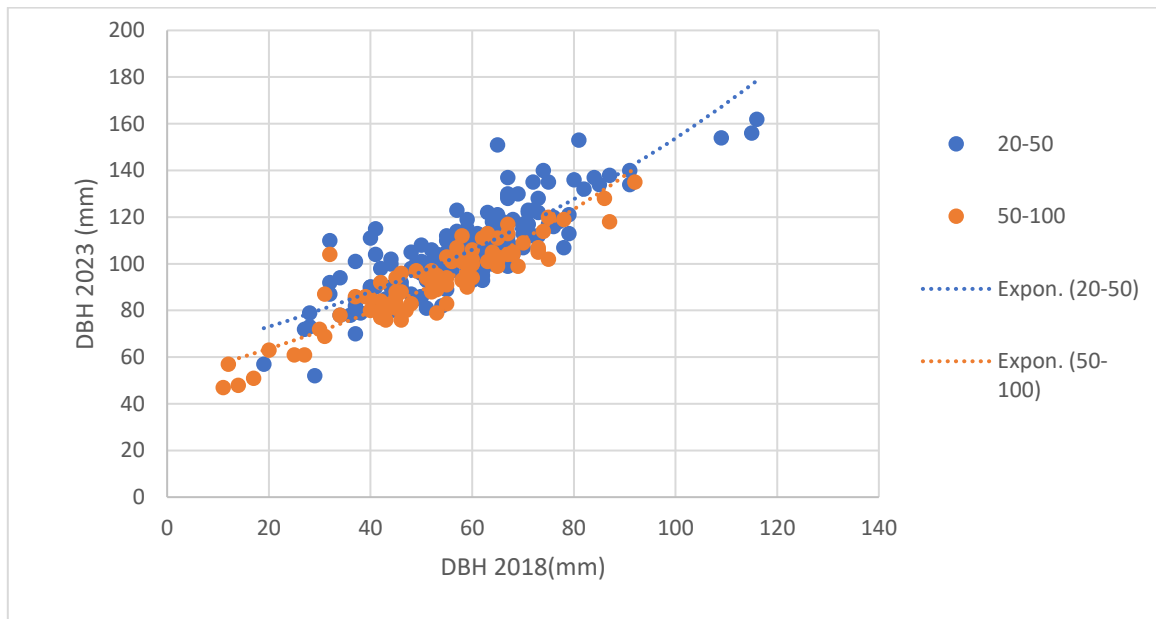
Největší typ četnostní třídy s počtem 20-50 jedinců tvořilo 168 ploch, tj. 34 %. To odpovídá průměrné DBH 106 mm pro období 30 let po disturbanci jako následnické generaci.



Obr. 21 – přírůst DBH u jedinců v četnostních třídách do 10 jedinců a 10-20 jedinců na plochách v síti 25x20

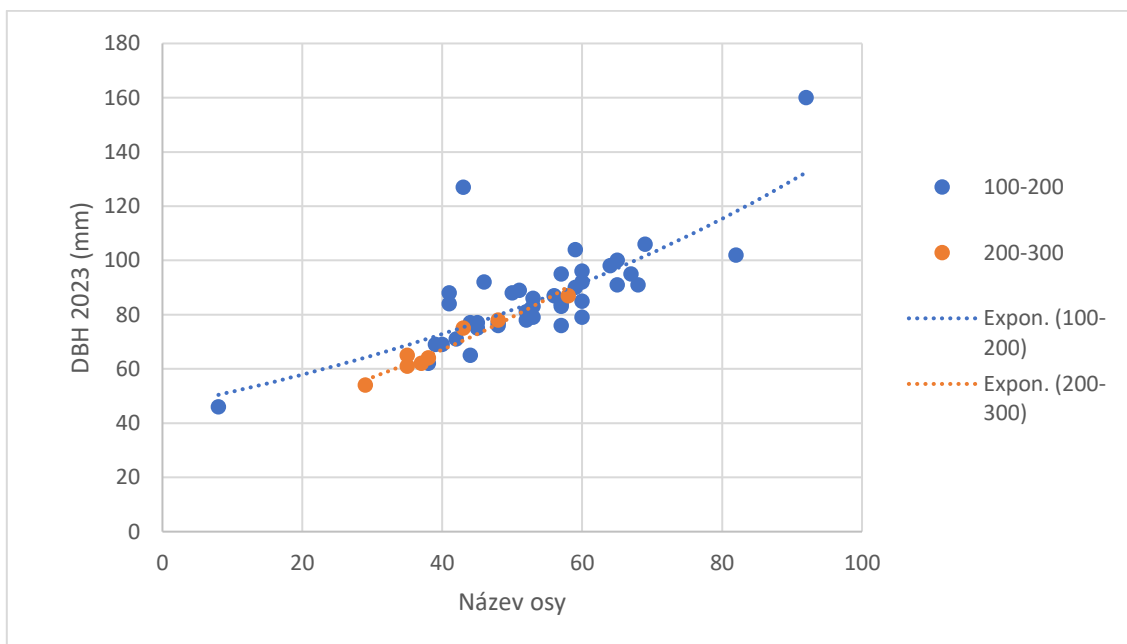
Z hlediska prostorových vztahů je přímá korelace s největším přírůstem DBH u ploch do 10 jedinců s prostorem, jelikož vytváří největší přírůst o 66 mm DBH za 5 let a tím vyjadřují že prostornější a světlejší plochy bez konkurence jsou optimální podmínky pro růst. Z grafu X. je

zřejmé, že rozdíl v růstu proti třídě 10-20 je patrný a dále se rozšiřuje oproti ostatním četnostním třídám.



Obr. 22 – přírůst DBH u jedinců v četnostních třídách 20-50 a 50-100 jedinců na plochách v síti 25x20

Dále se snižuje rozdíl v přírůstu, ale navyšuje se signifikantní podíl v početnosti, jelikož četnostní třídy 10-20 a 20-50 jedinců činí 59 % ploch z TVP. Tvoří tak základnu pro růst nástupnické generace, kde je možná obnova nových jedinců.



Obr. 23 – přírůst DBH u jedinců v četnostních třídách 100-200 a 200-300 jedinců na plochách v síti 25x20

V četnostních třídách 100-200 a 200-300 je zřejmý konkurenční boj, neboť růst DBH zásadně stagnuje z důvodu konkurence mezi ostatními jedinci v shlucích a nevytváří větší přírůst, v tomto případě pouhých 34 a 28 mm za 5 let. Při zastoupení v TVP celkově 10 % reprezentují nejmenší složku v měření.

6. Diskuze

Práce se zabývala přírůstem tloušťky, výšky, prostorových vztahů a mortality obnovy 30 let po kůrovcové disturbanci. Měření probíhalo na přeshraniční ploše u Luzenského údolí, hory Lušen a Hraniční hory o velikosti 20 ha v síti 25 × 20. Dřeviny zkoumané na této ploše byly smrk ztepilý, jeřáb ptačí, a buk lesní. Ostatní dřeviny, tj. bříza bělokorá, borovice lesní, olše lepková a jedle bělokorá, tvořily nepatrné množství na rozsáhlé ploše. Růstové hodnoty pro referenci byly srovnávány s posledním měřením z roku 2018.

6.1 Početnost a druhové složení

Při srovnání s plochou Trojmezna z práce *Gelnárová et al. (2022)* se početnost liší, kde na TVP bylo změřeno 1075 ks/ha a na lokalitě Trojmezna 2205 ks/ha, minimální počet 25 ks/ha, na Trojmezna 460 ks/ha a maximální 7225 ks/ha v rozdílu k druhé ploše 5280 ks/ha. Dle práce *Macek et al. 2016* na vícero přeshraničních plochách mezi Šumavou a Bavorským lesem byla průměrná početnost 1601 ks/ha, s minimem 39 ks/ha a maximem 17275 ks/ha.

Druhovému složení nejvíce dominoval smrk ztepilý z 96 %, jeřáb ptačí s 3,4 %. Je tak potvrzena teorie, že zůstává stejné druhové složení jako u předešlého mateřského porostu (*Červenka et al. 2020*). Druhové zastoupení jeřábu odpovídá běžnému průměrnému výskytu v horských smrčínách, kdy je podíl jeřábu kolem 5 % (*Holeksa et al. 2017*).

6.2 Tloušťková a výšková struktura

Dřeviny 30 let po kůrovcové disturbanci na přeshraniční trvalé výzkumné ploše vykazovali relativní pravidelný přírůst s výskytem nové obnovy.

Průměrné DBH pro všechny dřeviny se navýšila z 58 mm v roce 2018 na 103 mm v roce 2023.

Zatímco u smrku je takřka výšková a tloušťková struktura stabilně rozprostřená po celé ploše 20 ha, u jeřábu je převážná část pouze ve výškách do 1,3 m. Důvodem může být, že jeřáb ptačí v horských podmínkách dosahuje výšky maximálně 3 m (*Boublík 2013*). Ve 25 % případů jsou jedinci poškozeni okusem. Stejný případ se děje i u buku lesního, kdy při měření 2018 bylo vykázána průměrná výška 0,91 m, při měření v roce 2023 klesla na 0,77 m.

U solitérních jedinců vidíme silný tloušťkový přírůst, ale měli bychom mít na paměti, že při rychlém tloušťkovém přírůstu hrozí ke zlomení stromů z důvodu rychlého růstu dřeva. Respektive šířka letokruhů nezaručuje pevnost před působením větru či tíhou sněhu.

6.3 Mortalita

Z celkového počtu odumřelých jedinců byla nejvyšší mortalita u smrku ztepilého s 805 jedinci. Dle *Synek et al. (2019)* se za nejčastější příčinu mortality ukázala meziprostorová konkurence. Toto tvrzení měření potvrdilo, jelikož podle namátkového zjišťování, nejpočetnější příčinou byla konkurence, tj. v 69 % případů. Jedinci smrku ztepilého jsou ve velké míře citlivý na konkurenci s půdní vegetací, obzvláště s vysokými travinami např. *Calamagrostis villosa*, kde tvoří překryv nad semenáčky a mohou bránit v uchycení obnovy (Diaci 2002; Holeksa 2003; Baier et al. 2005; Zielonka 2006). Vegetace všeobecně negativně ovlivňuje obnovu vzájemnou konkurencí (Kupferschmid et al. 2002).

Pro úspěšnou obnovu a přežití jedinců po disturbanci není zapotřebí pouze početnost, ale i výška jedinců. Největší mortalita je prokázána na nejmenších jedincích (Jonášová & Prach 2004; Zenáhlíková et al. 2011; Červenka et al. 2014), se zvyšováním výšky se míra přežití zvyšuje (Červenka et al. 2020)

6.4. Prostorové vztahy

Závislost na hustotě porostu je jednou ze zásadních prvků rané fáze porostní dynamiky (Coomes & Allen 2007; Larson et al. 2015), ale efekty porostní hustoty časem upadají při růstu do dospělého věku (He & Duncan 2000). V práci je signifikantní rozdíl v hustotě porostu a v růstových hodnotách takřka solitérních jedinců a hustých skupin. To je zapříčiněno půdní vegetací a v opačném případě rozkládajícími dřevními zbytky ve formě, vývrátů, zlomů apod. Díky tomu vhodné podmínky vznikají pod základnami stromů, kde se tvoří volné plochy pro růst s místy s menší mírou zastoupením vegetace (Holeksa 2003; Kirshner et al. 2011) a představují tak méně konkurující prostředí pro smrkové semenáčky.

7. Závěr

Porosty vzniklé po rozsáhlé velkoplošné disturbanci v oblasti Národního parku Šumava a Národního parku Bavorský les tvoří širokou škálu tvarově a věkově různých dřevin zcela přirozenou cestou pralesovitého charakteru. Na těchto plochách můžeme aktivně sledovat dynamiku horských smrkových lesů v průběhu let.

S ohledem na výsledky byla prokázána závislost přírůstu u dřívě měřených jedinců, avšak u dřevin jeřábu a buku je značně přírůst omezen z důvodu aktivního poškozování zvěří okusem a loupáním. U smrku je přírůst stabilní v nejzastoupenějších (25 a 34 % plochy) četnostních skupinách 10-20 a 50-100 jedinců na plochách o velikosti 20 x 20 metrů. V hustějších skupinách tj. 50-100 a 200-300 jedinců (8 a 2 % plochy) vzniká precedens silné konkurence a přírůst zde zásadně zpomaluje. U skupin to 10 jedinců (14 % plochy) je růst příliš rychlý (rozdíl DBH za 5 let o 66 mm) a může ohrozit stabilitu jedinců.

Mortalita jedinců byla nejčastěji vázána na konkurenční boj, kde byla potvrzena hypotéza o konkurenci v rané fázi vývoje obnovy. Dále byl zaznamenán důvod úmrtí jedinců jako enviromentální, neboť většina ostatních příčin se vztahovala na zlomení stromů, pády souší, uschnutí a vývraty.

Při přiměřeně vysoké početnosti je zajištěna trvalá obnova a ochrana před škodlivými vlivy. Při přirozeném úbytku počtu jedinců se porosty budou samovolně formovat a vytvářet tak stabilní strukturu, která může zformovat dospělý les.

Při dalším sběru dat je možné, že se variabilita růstu a prostorových vztahů může změnit a vytvářet jiné formace podle kterých se dynamika může lišit od posledního měření. Při stále měnícím se klimatu a častějších a silnějších disturbancích je potřeba v měření pokračovat a pozorovat vývoj horských smrčín.

8. Literatura

Adame, P., del Rio, M., Canellas, I., 2010. Modeling individual-tree mortality in Pyrenean oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) stands. *Ann. For. Sci.* 67.

Adams H.D., Macalady A.K., Breshears D.D., Allen C.D., Stephenson N.L., Saleska S.R., Huxman T.E., McDowell N.G. 2010. Climate-induced tree mortality: earth system consequences. *EOS* 91:153–154.

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzeberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259, 660–684.

Bace, R., Hofmeister, J., Vitkova, L., Brabec, M., Begovic, K., Cada, V., ... & Svoboda, M. (2023). Response of habitat quality to mixed severity disturbance regime in Norway spruce forests. *Journal of Applied Ecology*

Bače R, Svoboda M, Janda P, Morrissey RC, Wild J, Clear JL, et al. (2015) Legacy of Pre Disturbance Spatial Pattern Determines Early Structural Diversity following Severe Disturbance in Montane Spruce Forests. *PLoS ONE* 10(9): e0139214.

Bače, R., M. Svoboda, and P. Janda. 2011. Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of central Europe: logs vs. stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica* 45:1065–1078.

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.

Baier, R., Meyer, J. & Gottlein, A. 2007. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forest of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research* 126(1): 11–22.

Bellingham, P.J., Richardson, S.J., 2006. Tree seedling growth and survival over 6 years across different microsites in a temperate rain forest. *Can. J. For. Res.* 36, 910–918

Beudert, B., C. Bäessler, S. Thorn, R. Noss, B. Schröder, H. Dieffenbach-Fries, N. Foullois, and J. Müller. 2015. Bark beetles increase biodiversity while maintaining drinking water quality. *Conservation Letters* 8:272–281

Bircher, N., Cailleret, M., Bugmann, H., 2015. The agony of choice: different empirical mortality models lead to sharply different future forest dynamics. *Ecol. Appl.* 25, 1303–1318.

Boggs K, Sturdy M, Rinella DJ, Rinella MJ. White spruce regeneration following a major spruce beetle outbreak in forests on the Kenai peninsula, Alaska. *For Ecol Manage.* 2008; 255: 3571–3579.

Bonan, G.B., 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320, 1444–1449.

BOUBLÍK Z.: Stromem roku 2013 je jeřáb (2013)

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, 625–644.

Brůna, J., J. Wild, M. Svoboda, M. Heurich, and J. Müllerová. 2013. Impacts and underlying factors of landscape-scale, historical disturbance of mountain forest identified using archival documents. *Forest Ecology and Management* 305: 294–306.

Bugmann, H., 2001. A review of forest gap models. *Clim. Change.* 51, 259–305.

Coomes, D. A., and R. B. Allen. 2007. Mortality and tree-size distributions in natural mixed-age forests. *Journal of Ecology* 95:27–40.

ČADA V., SVOBODA M. & JANDA P., 2013: Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the

mountain Norway spruce in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 295: 59–68.

Čada, V., R. C. Morrissey, Z. Michalová, R. Bače, P. Janda, and M. Svoboda. 2016. Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *Forest Ecology and Management* 363:169–178.

ČERVENKA J., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J. & SVOBODA M., 2020: The structure of natural regeneration in a mountain spruce forest 5 years after parent stand dieback. *Silva Gabreta*, 26: 65–79.

ČERVENKA J., BAČE R., ZENÁHLÍKOVÁ J. & SVOBODA M., 2020: The structure of natural regeneration in a mountain spruce forest 5 years after parent stand dieback. *Silva Gabreta*, 26: 65–79.

Červenka J., Bače R., Zenáhlíková J., Svoboda M., 2016: Changes of in stand structure, dead wood quantity and quality in mountain spruce forest after severe disturbance. *Zprávy lesnického výzkumu*, 61: 254–261

Dale, V. H., et al. 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience* 51:723.

Das, A.J., Stephenson, N.L., Davis, K.P., 2016. Why do trees die? Characterizing the drivers of background tree mortality. *Ecology* 97, 2616–2627.

DeLong, H.B., Liefers, V.J. & Blenis, P.V. 1997. Microsite effects on first-year establishment and overwinter survival of white spruce in aspen-dominated boreal mixedwoods. *Canadian Journal of Forest Research* 27(9): 1452–1457.

DeRose, R. J., and J. N. Long. 2010. Regeneration response and seedling bank dynamics on a *Dendroctonus rufipennis*-killed *Picea engelmannii* landscape. *Journal of Vegetation Science* 21:377–387.

DeRoseRJ ,LongJN. Regeneration response and seedling bank dynamics on a *Dendroctonus rufipennis*-killed *Picea engelmannii* landscape. *Journal of Vegetation Science*. 2010; 21: 377–387.

Dietze, M.C., Matthes, J.H., 2014. A general ecophysiological framework for modelling the

impact of pests and pathogens on forest ecosystems. *Ecol. Lett.* 17, 1418–1426.

Diskin, M., M. E. Rocca, K. N. Nelson, C. F. Aoki, and W. H. Romme. 2011. Forest developmental trajectories in mountain pine beetle disturbed forests of Rocky Mountain National Park, Colorado. *Canadian Journal of Forest Research* 41:782–792.

DOBOR L., HLÁSNY T., RAMMER W., ZIMOVÁ S., BARKA I. & SEIDL R., 2020: Spatial configuration matters when removing windfelled trees to manage bark beetle disturbances in Central European forest landscapes. *Journal of Environmental Management*, 254: 109792.

Donato, D. C., J. B. Fontaine, J. L. Campbell, W. D. Robinson, J. B. Kauffman, and B. E. Law. 2006. Post-wildfire logging hinders regeneration and increases fire risk. *Science* 311:352.

Donato, D. C., J. L. Campbell, and J. F. Franklin. 2012. Multiple successional pathways and precocity in forest development: Can some forests be born complex? *Journal of Vegetation Science* 23:576–584.

Fettig, C. J., K. D. Klepzig, R. F. Billings, A. S. Munson, T. E. Nebeker, J. F. Negron, and J. T. Nowak. 2007. The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States. *Forest Ecology and Management* 238:24–53.

Franklin JF, Spies TA, Pelt RV, Carey AB, ThornburghDA, BergDR, et al. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *For Ecol Manage.*2002;155: 399–423.

Franklin, J.F., Shugart, H.H., Harmon, M.E., 1987. Tree death as an ecological process. *Bioscience* 37, 550–556.

FRELICH L.E., JÖGISTE K., STANTURF J.A., PARRO K. & BADERS E., 2018: Natural disturbances and forest management: interacting patterns on the landscape. In: *Ecosystem services from forest landscapes*.

Frelich, L.E. & Reich, P.B. 1995. Neighborhood effects, disturbance, and succession in forests of the western Great Lakes region. *Ecoscience* 2: 148–158.

- Frelich, L.E. & Reich, P.B. 1999. Neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems* 2: 151–166.
- Gelnarová, T., Bače, R., Červenka, J., Pouska, V., & Svoboda, M. (2022). Vývoj Trojmezenského pralesa 13 let po kůrovcové gradaci–zůstává pralesem. *Silva Gabreta*, 28, 83-103.
- Greene, D.F., Zasada, J.C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I. & Simard, M.-J. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 824–839.
- Grodzki, W., R. Jakuš, E. Lajzová, Z. Sitková, T. Maczka, and J. Škvarenina. 2006. Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. *Annals of Forest Science* 63:55–61.
- Harmon, M.E. & Franklin, J.F. 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology* 70(1): 48–59.
- HOLEKSA J., 2003: Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology*, 168: 57–67
- HOLEKSA J., JALOVIAR P., KUCBEL S., SANIGA M., SVOBODA M., SZEWCZY J., SZWAGRZYK J., ZIELONKA T., ZYWIEC M., 2017: Models of disturbance driven dynamics in the West Carpathian spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 388: 79–89.
- HOLEKSA J.: Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest. *MONOGRAPHIAE BOTANICAE* 1–210. (1998)
- Iijima H., Shibuya, M., Saito, H. & Takahashi, K. 2006. The water relation of seedlings of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Canadian Journal of Forest Research* 36(3): 664–670.
- Iijima, H., Shibuya, M., 2010. Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. *J. For. Res.* 15, 46–54.
- Jonášová M., Prach K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15-27
- Jonášová, M., and K. Prach. 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., and K. Prach. 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in central European mountain spruce forests. *Biological Conservation* 141:1525–1535.
- Jonsson, A.M., Schroeder, L.M., Lagergren, F., Anderbrant, O., Smith, B., 2012. Guess the impact of *Ips typographus*– an ecosystem modelling approach for simulating spruce bark beetle outbreaks. *Agric. For. Meteorol.* 166–167, 188–200.
- Kashian DM, Turner MG, Romme WH, Lorimer CG. Variability and convergence in stand structural development on a fire-dominated subalpine landscape. *Ecology*. 2005; 86: 643–654.
- Kayes LJ, Tinker DB. Forest structure and regeneration following a mountain pine beetle epidemic in southeastern Wyoming. *For Ecol Manage.* 2012; 263:57–66.
- Kirchner, K., Kathke, S. & Bruelheide, H. 2011. The interaction of gap age and microsite for herb layer species in a near-natural spruce forest. *Journal of Vegetation Science* 22: 85–95
- KOPÁČEK J., BAČE R., HEJZLAR J., KAŇA J., KUČERA T., MATĚJKA K., PORCAL P. & TUREK J., 2020: Changes in microclimate and hydrology in an unmanaged mountain forest catchment after insect-induced tree dieback. *Science of The Total Environment*, 720: 137518.
- Kouki, J., S. Lofman, P. Martikainen, S. Rouvinen, and A. Uotila. 2001. Forest fragmentation in fennoscandia: linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitat changes. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16(S3):27–37.

- KUPFERSCHMID A.D., SCHÖNENBERGER W., WASEM U.: Tree regeneration in a Norway spruce snag stand after tree die-back caused by *Ips typographus*. *FOREST SNOW AND LANDSCAPE RESEARCH* 149–161. (2002)
- Kwit C, Platt WJ. Disturbance history influences regeneration of non-pioneer trees. *Ecology*. 2003; 84: 2575-2581.
- Larson, A. J., J. A. Lutz, D. C. Donato, J. A. Freund, M. E. Swanson, J. HilleRisLambers, D. G. Sprugel, and J. F. Franklin. 2015. Spatial aspects of tree mortality strongly differ between young and old growth forests. *Ecology* 96:2855–2861.
- Lausch, A., Fahse, L., Heurich, M. 2011 Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National park: a long term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and Management* 261:233-245
- Lausch, A., L. Fahse, and M. Heurich. 2011. Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: a long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and Management* 261:233–245.
- Lehnert, L. W., C. Bässler, R. Brandl, P. J. Burton, and J. Müller. 2013. Conservation value of forests attacked by bark beetles: highest number of indicator species is found in early successional stages. *Journal for Nature Conservation* 21:97–104.
- Lindenmayer, D. B., and R. F. Noss. 2006. Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 20:949–958.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbat, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M.J., Marchetti, M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 259, 698–709.
- Lonsdale, D., Pautasso, M., Holdenrieder, O., 2008. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *Eur. J. For. Res.* 127, 1–22.
- Lorente M, Parsons WF, McIntire EJ, Munson AD. Wildfire and forest harvest disturbances in the boreal forest leave different long-lasting spatial signatures. *Plant Soil*. 2013; 364: 39–54.
- Lutz JA, Larson AJ, Furniss TJ, Donato DC, Freund JA, Swanson ME, et al. Spatially nonrandom tree mortality and ingrowth maintain equilibrium pattern in an old-growth pseudotsuga-tsuga forest. *Ecology*. 2014; 95: 2047–2054.
- Macek, M., Wild, J., Kopecký, M., Červenka, J., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., ... & Fischer, A. (2017). Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. *Ecological Applications*, 27(1), 156-167.
- McDowell, N.G., Beerling, D.J., Breshears, D.D., Fisher, R.A., Raffa, K.F., Stitt, M., 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol. Evol.* 26, 523–532.
- McDowell, N.G., Beerling, D.J., Breshears, D.D., Fisher, R.A., Raffa, K.F., Stitt, M., 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol. Evol.* 26, 523–532.
- Meddens, A. J. H., J. A. Hicke, and C. A. Ferguson. 2012. Spatiotemporal patterns of observed bark beetle-caused tree mortality in British Columbia and the western United States. *Ecological Applications* 22:1876–1891
- Messier C, Doucet R, Ruel J, Claveau Y, Kelly C, Lechowicz MJ. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*. 1999; 29: 812–823.
- Metslaid, M., K. Jõgiste, E. Nikinmaa, W. K. Moser, and A. Porcar-Castell. 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
- Mezei P, Grodzki W, Blaženek M, Škvarenina J, Brandýsová V, Jakuš R. Host and site factors affecting tree mortality caused by the spruce bark beetle *Ips typographus* in mountainous

conditions. *For Ecol Manage.* 2014;331:196–207.

Mori, A. & Mizumachi, E. 2005. Season and substrate effects on the first-year establishment of current year seedlings of major conifer species in an old growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management* 210(1–3): 461–467. —, Mizumachi, E., Osono, T. & Doy, I. 2004. Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management* 196(2–3): 287–297.

Mori, A., Mizumachi, E., 2005. Season and substrate effects on the first-year establishment of current-year seedlings of major conifer species in an old growth subalpine forest in central Japan. *For. Ecol. Manag.* 210, 461–467.

Mori, A., Mizumachi, E., Osono, T., Doy, I., 2004. Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For. Ecol. Manag.* 196, 287–297.

Müller, J., H. Bußler, M. Goßner, T. Rettelbach, and P. Duelli. 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation* 17:2979–3001.

Nakagawa, M., Kurahashi, A., Hogetsu, T., 2003. The regeneration characteristics of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* on cut stumps in the subboreal forests of Hokkaido Tokyo University Forest. *For. Ecol. Manag.* 180, 353–359.

Narukawa, Y., Yamamoto, S., 2002. Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. *For. Ecol. Manag.* 163, 61–70.

Nováková MH, Edwards-Jonášová M. Restoration of central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance. *For Ecol Manage.* 2015; 344: 120–130.

Oblastní plán rozvoje lesů – 13 Šumava, pobočka Plzeň, UHÚL Brandýs nad Labem 2001

Oliver, C.D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3: 153–168.

Raffa K.F., Aukema B.H., Bentz B.J., Carroll A.L., Hicke J.A., Turner M.G., Romme W.H., 2008: Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience*, 58(6): 501–517.

Raffa, K., and B. Aukema. 2008. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *BioScience* 58:501–518.

Royo AA, Carson WP. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: Consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research.* 2006; 36: 1345–1362.

Sala, A., Piper, F., Hoch, G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol.* 186, 274–281.

SEIDL R., SCHELHAAS M.J., RAMMER W. & VERKERK P.J., 2014: Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change*, 4(9): 806–810.

Seidl, R., Baier, P., Rammer, W., Schopf, A., Lexer, M.J., 2007. Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forests. *Ecol. Modell.* 206, 383–399.

Seidl, R., Rammer, W., 2017. Climate change amplifies the interactions between wind and bark beetle disturbances in forest landscapes. *Landsc. Ecol.* 32, 1485–1498.

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M.J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T.A., Reyer, C.P.O., 2017. Forest disturbances under climate change. *Nat. Clim. Change.* 7, 395–402.

Seidl, R., W. Rammer, D. Jäger, and M. J. Lexer. 2008. Impact of bark beetle (*Ips typographus* L.) disturbance on timber production and carbon sequestration in different management strategies under climate change. *Forest Ecology and Management* 256:209–220.

- Shugart, H.H., 1984. *A Theory of Forest Dynamics: the Ecological Implications of Forest Succession Models*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Schelhaas, M., G. Nabuurs, and A. Schuck. 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology* 9:1620–1633.
- Simard, M.J., Bergeron, Y. & Sirois, L. 2003. Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 33(4): 672–681.
- Sofron, J., Neuhäuslova, Z. & Wild, J. 2001. Climate. In: Neuhäuslova, Z. (ed.) *Map of potential natural vegetation of the Sumava National Park*. explanatory text, Silva Gabreta, Suppl. 1/ 2001, pp. 85–88. Sprava Narodního parku Sumava, Vimperk, CZ.
- Sofron, J., Neuhäuslova, Z. & Wild, J. 2001. Climate. In: Neuhäuslova, Z. (ed.) *Map of potential natural vegetation of the Sumava National Park*. explanatory text, Silva Gabreta, Suppl. 1/ 2001, pp. 85–88. Sprava Narodního parku Sumava, Vimperk, CZ.
- Sproull, G.J., Adamus, M., Bukowski, M., Krzyzanowski, T., Szewczyk, J., Statwick, J., Szwagrzyk, J., 2015. Tree and stand-level patterns and predictors of Norway spruce mortality caused by bark beetle infestation in the Tatra mountains. *For. Ecol. Manage* 354, 261–271
- Sproull, G.J., Adamus, M., Bukowski, M., Krzyzanowski, T., Szewczyk, J., Statwick, J., Szwagrzyk, J., 2015. Tree and stand-level patterns and predictors of Norway spruce mortality caused by bark beetle infestation in the Tatra Mountains. *For. Ecol. Manage*
- Stadelmann, G., H. Bugmann, F. Meier, B. Wermelinger, and C. Bigler. 2013. Effects of salvage logging and sanitation felling on bark beetle (*Ips typographus* L.) infestations. *Forest Ecology and Management* 305:273–281.
- Stephenson, N.L., van Mantgem, P.J., 2005. Forest turnover rates follow global and regional patterns of productivity. *Ecol. Lett.* 8, 524–531.
- Storaunet, K. O., and J. Rolstad. 2004. How long do Norway spruce snags stand? Evaluating four estimation methods. *Canadian Journal of Forest Research* 34:376–383.
- Sugita, H. & Nagaike, T. 2005. Microsites for seedling establishment of subalpine conifers in a forest with moss-type undergrowth on Mt. Fuji, central Honshu, Japan. *Ecological Research* 20(6): 678–685.
- Suzuki SN, Kachi N, Suzuki J. Spatial variation of local stand structure in an abies forest, 45 years after a large disturbance by the Isewan typhoon. *Journal of Forest Research*. 2013; 18: 139–148.
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bace, R. & Zenahlikova, J. 2010. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management* 260:707–714
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T.A., Fraver, S., Rejzek, J. & Bace, R. 2012. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science* 23: 86–97.
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B. & Swanson, F.J. 2011. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 117–125.
- Synek, M., Janda, P., Mikoláš, M., Nagel, T. A., Schurman, J. S., Pettit, J. L., ... & Svoboda, M. (2020). Contrasting patterns of natural mortality in primary *Picea* forests of the Carpathian Mountains. *Forest Ecology and Management*, 457, 117734.
- Takahashi, M., Sakai, Y., Ootomo, R., Shiozaki, M., 2000. Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Can. J. For. Res.* 30, 1148–1155.
- Temperli, C., H. Bugmann, and C. Elkin. 2013. Cross-scale interactions among bark beetles, climate change, and wind disturbances: a

landscape modeling approach. *Ecological Monographs* 83:383–402.

Thorn, S., C. Bässler, T. Gottschalk, T. Hothorn, H. Bussler, K. Raffa, and J. Müller. 2014. New insights into the consequences of post-windthrow salvage logging revealed by functional structure of saproxylic beetles assemblages. *PLoS One* 9:e101757.

Turner G., 2010: Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91:2833–2849

Turner MG, Baker WL, Peterson CJ, Peet RK. Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*. 1998; 1: 511–523.

Vanoni, M., Bugmann, H., Notzli, M., Bigler, C., 2016. Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. *For. Ecol. Manage.* 382, 51–63.

Veblen, T.T. 1986. Treefalls and the coexistence of conifers in sub-alpine forests of the central Rockies. *Ecology* 67: 644–649.

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

White PS, Collins B, Wein GR. Natural disturbances and early successional habitats. In: Anonymous *Sustaining Young Forest Communities*.: Springer; 2011. pp. 27–40.

Wild J, Kopecký M, Svoboda M, Zenáhlíková J, Edwards-Jonášová M, Herben T. Spatial patterns with memory: Tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation Science*. 2014; 25: 1327–1340.

Wild, J., M. Kopecký, M. Svoboda, J. Zenáhlíková, M. Edwards-Jonášová, and T. Herben. 2014. Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation Science* 25:1327–1340.

Zeppenfeld, T., M. Svoboda, R. J. DeRose, M. Heurich, J. Müller, P. Čížková, M. Starý, R. Bače, and D. C. Donato. 2015. Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement. *Journal of Applied Ecology* 52:1402–1411.

Zhou, L., Dai, L., Gu, H. & Zhong, L. 2007. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research* 18(1): 48–54.

Zielonka, T., 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *J. Veg. Sci.* 17, 739–746

Zielonka, T., Piatek, G., 2004. The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecol.* 172, 63–72.