

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa

**Disturbance a přirozená obnova horských smrkových pralesů v
temperátní zóně (Evropa)**

Bakalářská práce

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

autor: Dominika Hetešová

2015

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie lesa

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Dominika Hetešová

Lesnictví

Název práce

Disturbance a přirozená obnova horských smrkových pralesů v temperátní zóně (Evropa)

Název anglicky

Disturbances and natural regeneration of the primary mountain spruce forests in temperate zone (Europe)

Cíle práce

Cílem práce je vypracovat literární rešerši na téma obnovy horských smrkových pralesů. Práce bude zaměřena na lesní společenstva temperátní zóny.

Metodika

Literární rešerše bude vypracovaná za pomoci vědeckých poznatků z dané problematiky. Bude využito širokého spektra 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

30 40 stran

Klíčová slova

dynamika lesa, narušení, sukcese, zmlazení, smrk ztepilý

Doporučené zdroje informací

- 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: 67-84.
- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., Cervenka, J., 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests?: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management* 266: 254-262.
- Cížková, P., Svoboda, M., & Křenová, Z. (2011). Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Sumava National Park the first results of the Biomonitoring project. *Silva Gabreta*, 17(1), 19-35.
- Diaci, J., Adamic, T., Rozman, A., 2012. Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing. *Forest Ecology and Management* 285: 20-28.
- Firm, D., Nagel, T., A., Diaci, J., 2009. Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps, *Forest Ecology and Management* 257: 1893-1901.
- Paluch, J.G., Jastrzabski, R., 2013. Natural regeneration of shade-tolerant *Abies alba* Mill. in gradients of stand species compositions: Limitation by seed availability or safe microsites? *Forest Ecology and Management* 307: 322-332.
- Rammig, A., Fahse, L., Bugmann, H., Bebi, P., 2006. Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management* 222: 123-136.
- Rozenbergar D., Mikac S., Anic I., Diaci J., 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech-fir forest reserves in South East Europe. *Forestry* 80: 431-443.
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R., Zenáhlíková, J., 2010. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management* 260: 707-714.
- Zielonka, T., 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science* 17: 739-746.
-

Předběžný termín obhajoby

2015/06 (červen)

Vedoucí práce

doc. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 10. 9. 2014

doc. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 3. 10. 2014

prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 20. 04. 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma “Disturbance a přirozená obnova horských smrkových pralesů v temperátní zóně (Evropa)” 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 výsledek její obhajoby.

V Praze, dne 13. 4. 2015

.....
Dominika Hetešová

Poděkování

Chtěla bych tímto poděkovat doc. Ing. Miroslavu Svobodovi, Ph.D. za vedení mé bakalářské práce, cenné rady, odborný dohled a trpělivost. Děkuji také Ing. Radku Bačemu, Ph.D. za pomoc, rady a zajímavé informace při sběru dat.

Abstrakt

Smrkové horské pralesy byly v našich podmínkách v minulosti ve velké míře ovlivněny těžbou či přeměněny na lesy převážně hospodářského určení. Přesto je dnes jejich význam pro celkovou biodiverzitu stále více evidován odborníky i laickou společností. Proto dochází ke snaze o navrácení k jejich přirozené podobě. Přirozené lesy jsou charakteristické současným výskytem všech fází vývoje - bývá zde zároveň přítomné stadium dorůstání, klimaxu i rozpadu. V těchto lesích se vyskytují pahýly stromů, stejně jako tlející dřevo, v podrostu je znatelné množství přirozené obnovy, která je pro další vývoj porostu stěžejní, porost je věkově i výškově diferenciováný. Cílem práce bylo vyhodnocení vlivu jednotlivých stanovišť na uchycení a následný vývoj přirozené obnovy nejprve pomocí rešerše a následnou krátkou analýzou dat sebraných na zkusných plochách na Šumavě s ohledem na nedávnou disturbanci.

V první části práce pomocí literární rešerše vyhodnocuji vliv jednotlivých stanovišť. V druhé části se věnuji analýze, jež má za cíl podpořit či zpochybnit zjištění vyvozená na základě rešerše.

Přirozená obnova je ve velké míře vázána na mrtvé dřevo a to i přesto, že toto mikrostanoviště je zpravidla zastoupeno oproti jiným pouze minoritně. Vhodnými stanovišti jsou též pahýly, pata stromu, hrabanka a mechorosty. Při obnově oproti tomu zcela selhávají stanoviště pokrytá bylinnou vegetací, která skýtají velký konkurenční tlak na mladé semenáčky. Analýza pomocí Paretova diagramu rozdělení četností tato zjištění potvrzuje.

Klíčová slova:

Zmlazení, smrk ztepilý, jeřáb ptačí, narušení, sukcese

Abstract

In our geopolitical conditions, natural spruce mountain forests used to be deeply affected by wood extraction (logging) or changed into commercial forests in past years. Yet nowadays their importance for overall biodiversity is increasingly recorded by experts as well as by lay society. That's why there is an effort to return these sites towards their natural image. Natural forests are defined by simultaneous presence of all the phases of evolution - usually the stage of recruitment, climax and decay are present together. Stumps, snags, and rotting logs are present in this kind of forests as well as a large number of natural regeneration, crucial for further development. There also is noticeable age and height differentiation. The purpose of this thesis was to evaluate the influence of particular microsites on attachment and subsequent development of natural regeneration first using literary sources, then by a short analysis using data collected on several plots in the Šumava National Park, considering recent disturbance.

In the first part of this thesis, the influence of particular microsites is evaluated using literary research. The second part is focused on an analysis, whose aim is to promote or contest findings based on research.

Natural regeneration is largely bound on dead wood, even though this microsite is infrequently represented compared to others. Stumps, litter and bryophytes are also suitable microsites. Compared to that, microsites covered by herbaceous vegetation fail completely, which is mostly caused by competitive pressure.

Analysis using Pareto diagram of frequency distribution confirms these findings.

Key words:

Regeneration, spruce, rowan, disturbance, succession

Obsah

1	Úvod.....	8
2	Cíl práce.....	10
3	Teoretická část.....	11
3.1	Horský smrkový les	11
3.2	Převládající disturbance.....	12
3.3.1	Světlo	14
3.3.2	Substrát	15
4	Mikrostanoviště	16
4.1	Mrtvé dřevo	16
4.2	Pahýl.....	21
4.3	Hrabanka	22
4.4	Pata.....	23
4.5	Rostlinný pokryv.....	24
4.6	Mechorosty	24
4.7	Kapradorosty	25
4.8	Borůvka.....	26
4.9	Trávy	26
5	Jeřáb a jeho zmlazení.....	27
6	Metodika	29
7	Zkoumaná oblast	30
8	Zpracování dat.....	32
9	Výsledky.....	33
10	Diskuse	37
11	Závěr	39
12	Seznam literatury	40

Seznam tabulek, obrázků a grafů

Obr. 1:	Odrostlé semenáčky smrku na mikrostanovišti „mrtvé dřevo“. Obnova na tomto stanovišti je charakteristická výskytem v řadě, často zřetelným i ve vyšším věku.	20
Obr. 2:	Přirozená obnova smrku na mikrostanovišti pahýl.	22
Obr. 3:	Úspěšně odrůstající obnova na mechrostech na kamenech.....	25
Obr. 4:	Obnova jeřábu ovlivněná okusem zvěří	28
Obr. 5:	Vyšší partie Šumavy. Ve vysokých trsích trávy se obnově nedaří. Stojící mrtvé stromy se během následujících let několikrát zlomí a tlející dřevo se stane vhodným stanovištěm pro smrkovou obnovu. Pařezy - pozůstatky po sanitární těžbě, se stávají vhodným stanovištěm výrazně později, než pahýly.	31
Graf 1:	Počty jednotlivých dřevin na ploše.....	33
Graf 2:	Počty obnovy na jednotlivých mikrostanovištích	34
Graf 3:	Počty zmlazení v závislosti na stupni rozkladu	35
Graf 4:	Počty semenáčků v jednotlivých věkových kohortách	36

1 Úvod

Problematika disturbancí a přirozené obnovy je v posledních letech často diskutovaným tématem nejen v odborných, ale i v laických kruzích. V několika posledních desetiletích došlo i na našem území ke středně velkým až velkým narušením, a jejich dopad na dynamiku porostů ještě stále neumíme zcela přesně docenit. Mimo to je také významným faktem, že došlo ke změně určitých celospolečenských trendů. Projevuje se snaha o návrat k přírodě šetrnějším principům a to se promítá i do přístupu k lesním celkům, zejména těm chráněným.

Disturbance jsou nevyhnutelnou a velmi špatně odhadnutelnou proměnnou, která může postupně či náhle způsobit rozpad až celých lesních celků. Ovšem disturbance mohou mít a mají i pozitivní dopady na lesní ekosystém. V některých oblastech jsou dokonce nezbytnou podmínkou k dalšímu vývoji. Například, rozpadem stromového patra dochází k uvolnění prostoru pro růst nových jedinců. Tímto způsobem přirozeně vzniká různověký porost, který je stabilnější a zároveň také odolnější vůči některým disturbancím než jak je tomu u porostu stejnověkého.

V posledních letech byla u nás jedním z nejpálčivějších lesnických témat kůrovcová kalamita na Šumavě a jí předcházející orkán Kiril. Když se však dnes podíváme do postižených oblastí, neuvidíme „suchý les“, ale něco, čemu se říká les „mrtvý“. Toto označení bývá často používání hanlivě a zaměňováno s oním „suchým“ lesem, faktem však je, že mrtvé, tlející dřevo poskytuje výživu mladým jedincům a les se zde proto velmi rychle obnovuje. Na území Střední Evropy bývá nejčastější disturbancí právě narušení větrem a následné napadení stromového patra lýkožroutem, dále jsou to například napadení houbovými patogeny (*Armillaria sp.* v Jeseníkách) s neméně významnými následky. Narozdíl od Severní Ameriky tu nejsou tak časté požáry, které v tamních podmínkách taktéž způsobují narušení až rozpad stromového patra.

Přirozená obnova je pak disturbancemi výrazně zintenzivněna - často jí předchází mohutný rozpad horního stromového patra, čímž dochází ke změně biotických i abiotických podmínek. Na přežití nově vzniklých jedinců má však vliv mnoho faktorů - stavy zvěře, mráz, konkurence okolní vegetace, substrát, dostatek světla aj.

Tato práce se bude zabývat přirozenou obnovou jako takovou, ve výzkumné části pak se zvláštním zaměřením na vliv disturbance na jednotlivé kohorty. Kohortou uvažujeme skupinu stejně starých jedinců.

2 Cíl práce

Cílem práce je zhodnocení vlivu vybraných, v horských smrkových lesích nejčastěji se vyskytujících, mikrostanovišť, na uchycování a další vývoj přirozené obnovy. Dále se zde chci zamyslet a pomocí rešerše a krátké analýzy dat zhodnotit vliv disturbancí na středoevropské horské smrčiny. Pro účely rešerše byly použity zdroje pojednávající i o jiných oblastech a to zejména v Severní Evropě a Japonsku. Pro účely ověření dat jsou použita data ze Šumavy.

Mezi otázky, na které si chci odpovědět, patří:

- Která mikrostanoviště jsou pro obnovu výhodná, která ne, a proč?
- Jaké věkové kohorty nejlépe reagují na disturbance?
- Jak disturbance ovlivní kohorty vzniklé před ní?

Přínos práce vidím ve zhodnocení problematiky s využitím zejména v dalším výzkumu a v procesu rozhodování o managementu těchto oblastí v chráněných územích. Některé poznatky lze přenést i do hospodaření v přírodě blízkých lesích.

3 Teoretická část

3.1 Horský smrkový les

V našich zeměpisných podmínkách je nejčastější dřevinou lesů vyšších poloh smrk. Na našem území se nejčastěji přirozeně vyskytuje druh *Picea abies*- smrk ztepilý, v horských oblastech ve svazu *Piceion excelsae* s jedlí bělokorou (*Abies alba*) a břízou (*Betula sp.*), a *Athyrio alpestris*- *Piceion*, kde se vyskytuje spolu s příměsí buku lesního (*Fagus sylvatica*), javoru klenu (*Acer pseudoplatanus*) a jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*), který bývá nejčastěji zastoupenou minoritní dřevinou v horských smrčinách vyšších poloh. [Svoboda, Pouska, 2007]. V Japonsku jsou to smrk ajanský (*Picea jezoensis*) a smrk Glehnův (*Picea glehnii*) ve svazu *Piceion jezoensis*, nejčastěji samostatně či spolu s jedlí (*Abies nephrolepsis*, *Abies sachalinensis*) [Krestov, Nakamura, 2002], s podobnými charakteristikami, co se týče chování při a po disturbanci [Bače et al; 2009].

Smrk je dřevina charakteristická vysokou variabilitou, plytkým kořenovým systémem, často trpící vývraty, zejména na mělkých a podmáčených půdách. V přirozených podmínkách tvoří nestejnověké porosty, nejlépe zmlazuje na mrtvém dřevě. [Ježek, 2004; Bače et al, 2011; Zielonka, 2006; Jonášová & Prach, 2004; Ulbrichová et al, 2006]. Současný výskyt jiných dřevin (jedle bělokorá, buk lesní...) v porostu je výhodný z několika hledisek. Jednak jde o snížení acidity opadu (javor, buk), zvýšení biodiverzity a v neposlední řadě tyto dřeviny také zajišťují lepší stabilitu porostu. Ve smrčinách vyšších horských poloh však není výskyt těchto dřevin tak častý.

Z hospodářského hlediska jde v případě smrku o dřevinu v našich podmínkách pro své vlastnosti velmi často využívanou, což je důvodem, proč jsou na našem území přirozené horské smrkové lesy zastoupeny pouze minoritně. V minulosti často docházelo k velkoplošné těžbě starých porostů pro účely průmyslu (teplárenský, sklářský). V lesích nepřístupných horských poloh pak docházelo k tzv. toulavé seči [Janda et al, 2010], která může působit genetickou degradaci. Proto dnes na našem území mluvíme častěji než o původních lesích, o lesích přírodních a přírodě blízkých [Vrška, 2003].

3.2 Převládající disturbance

Cooper (1926) a Watt (1947) definují disturbance jako důležitý faktor, který ovlivňuje strukturu a dynamiku ekosystému. Mnohem později Pickett a White (1985) dodávají, že disturbance je přirozený proces, který nastává v různém časovém a prostorovém měřítku. [Pickett, 1989]. Barnes [1998] vnímá disturbance jako jakoukoliv událost v čase, která ničí ekosystémy - jejich funkci, strukturu a složení.

Obecně lze tvrdit, že disturbance je jev, kdy dochází k narušení podmínek, platných do té doby na určitém stanovišti. Disturbancí často dochází k přirozenému či umělému odstranění některých organismů, čímž vzniká prostor pro výskyt organismů nových. Nelze ji tedy chápat jen čistě negativně - mnohdy je disturbance přímou podmínkou pro další vývoj (oheň - borovice). Disturbance tedy zajišťují potřebnou dynamiku [Svoboda, 2010], odstraňují nekvalitní jedince a napomáhají tvorbě stabilnější struktury porostu.

Disturbance se dělí podle velikosti na malé, střední a velké, přičemž každý druh má jiný dopad na ekosystém. Dopadem velkých disturbance často bývá vznik kalamitních holin, střední a malé jsou spíše lokální záležitostí, vytvářející různě velké porostní mezery. Porost se pak v každém z těchto případů vyvíjí jinak s ohledem na okolní prostředí, nadmořskou výšku, ale také předchozí způsob hospodaření.

Z hlediska příčiny je pak možné disturbance dělit na biotické a abiotické. Mezi nejvýraznější biotické disturbance temperátní zóny patří vedle, dnes výrazného, antropogenního vlivu zejména přemnožení lýkožrouta, cévnaté rostliny a dřevokazné houby. Porosty ovlivněné negativním dopadem činností člověka jsou častěji oslabené a snáze podléhají dalším disturbačním činitelům.

Hlavními abiotickými příčinami jsou silné ničivé větrné disturbance, oheň, mrazy, sněhové kalamity a povodně.

Zatímco v Severní Americe je nejčastějším činitelem oheň [Veblen et al, 1994], ve středoevropských podmínkách se podobně jako v Japonsku častěji setkáváme se silným větrem a následným napadením oslabeného porostu hmyzem. Toto je i případ Šumavy, kde následkem nevhodného hospodaření došlo ke snížení stability porostů. Ve chvíli, kdy došlo k větrné disturbance, tyto

porosty částečně padly. Následně díky teplým letům došlo k přemnožení lýkožrouta smrkového, který napadl zbylé, předchozí disturbancí oslabené a často exponované stromy.

Přesto, že šlo o rozpad porostů na velké ploše, v dnešním světle se již nejví tak katastrofický - na plochách, kde došlo k ponechání pahýlů a padlých stromů již čile odrůstají mladé stromky přirozené obnovy.

Přirozená obnova vzniká v první řadě přirozeným vysemeněním dřeviny, nejčastěji během semenných let a jejím následným zaklíčením v příznivých podmínkách. Druhým typem přirozené obnovy je vegetativní obnova výmladností, té se však tato práce bude věnovat pouze minoritně, v souvislosti s pařezovou obnovou jeřábu. Primárně je však tento způsob obnovy typický spíše pro lesy nižších poloh.

Smrk je dřevinou, která nevytváří kořenové, pařezové, ani kmenové výmladky, může se však obnovovat hřížením. Jde o proces častý nad alpínskou hranicí lesa, který je umožněn nízkým zavětvením a dlouhotrvajícím tlakem ležícího sněhu. Ten leží na spodních větvích, které pak mají schopnost zakořenit. V těchto oblastech dochází k hromadění surového, vlhkého humusu na povrchu - ten stimuluje tvorbu adventivních kořenů. [Vacek, 2010]. Ty také ze všech stanovišť vznikají nejlépe právě na zemi a to i u přirozené semenné obnovy. Pro mladé jedince jde o životní strategii zejména v případě zavřeného zápoje, kdy důsledkem neduživosti těchto jedinců dochází k polehávání a zapadávání kmínku. Díky tomu dochází k prodloužení doby, po kterou je jedinec schopen vyčkat na uvolnění horního stromového patra a s tím spojeným zlepšením světelných podmínek. Na mrtvém dřevě nedochází tolik k polehávání, tudíž ani ke tvorbě adventivních kořenů v takové míře. Zároveň však tito jedinci vykazují menší terminální přírůsty [Bače et al., 2014].

Semenné roky bývají s vyšší nadmořskou výškou méně intenzivní a frekventované, s poklesem produkce přibližně o sto semen na každých 100 výškových metrů/semenný rok [Mencuccini et al., 1995]. Také samotná obnova, v těchto podmínkách uvažovaná zejména obnova smrku a jeřábu, směrem do vyšších poloh řídne a její výskyt je díky klimatickým vlivům méně pravidelný, než je tomu v polohách nižších. Zároveň se stává méně pravidelnou a jeví tendenci odrůstat shlukovitě [Vorčák et al, 2006, Svoboda, 2005]. Míchal [1983] dále uvádí, že dalším důsledkem stoupající nadmořské výšky a s ní

spojenými klimatickými podmínkami, je snižující se klíčivost či pokles energie klíčení u semen smrku. Důsledkem těchto faktorů pak je klesající hustota zmlazení smrku přibližně o jeden řád ve všech stádiích dynamiky lesa s nárůstem nadmořské výšky o 200 m [Vorčák et al. 2006]. [Rammig et al, 2006] se k problematice vyjadřují ve své studii ze švýcarských Alp. Na základě desetiletého pozorování interakce bylinného patra a odrůstání smrku ztepilého zjistili, že po narušení je stěžejním faktorem množství zmlazení, vyskytujícího se ještě před disturbancí, intenzita a frekvence průběžného dopadu nových semen a jejich uchycování se. V dané oblasti jde o zjištění velmi důležité vzhledem k častěji se vyskytujícím lavinám a sesuvům půdy- porost má v těchto podmínkách tedy důležitou zpevňující funkci. Na návětrných stranách svahů pak probíhá obnova pomaleji.

Dále lze tvrdit, že směrem do vyšších nadmořských výšek se snižuje tempo růstu zmlazení. [Svoboda, 2005] udává, že tento jev je tak výrazný, že u horní hranice lesa mohou smrky ve věku 40 let dosahovati výšky pouhých 1,3 m.

Jedním ze zásadních faktorů pro úspěšnost obnovy je světlo. V případě smrku jde o dřevinu polostinnou až stinnou, nicméně semenáčky jsou na světlo poněkud náročnější. V souvislosti s tím můžeme prohlásit, že čím je větší zápoj, tím větší je výskyt zmlazení v nižších výškových třídách. Vedle světla je zde důležité i teplo. Čím více jsou tyto faktory v útlumu tím pomalejší je růst zmlazení [Zielonka, 2006]. Z tohoto důvodu se za velmi důležitou považuje dynamika maloplošných porostních mezer [Leemans, 2001; Janda et al, 2014]. Podobně byl popsán pozitivní vliv odumření horního stromového patra, při kterém vznikají dobré světelné podmínky zejména pro mladé jedince [Svoboda et al, 2010; Zenáhlíková et al, 2011]. S tím související nevýhodou však může na druhé straně být v některých oblastech rychlejší výpar, který zapříčiňuje rychlejší úmrtnost semenáčků na některých substrátech (hrabanka) [Hanssen, 2003].

3.3.1 Světlo

Smrk je dřevinou v mládí dobře tolerující zástin, což umožňuje uchycení smrkové obnovy i pod poměrně hustým korunovým zápojem. Nedostatek světla však může být pro starší semenáčky výrazně limitující. Nemá-li rostlina dostatek

světla, fotosyntéza nemůže probíhat v dostatečné míře, a zároveň rostlina hůře vstřebává vláhu a živiny [Mellander et al. 2004]. Světlo tedy stimuluje výškový i tloušťkový přírůst. Z tohoto důvodu je pro obnovu velmi důležitá dynamika porostních mezer. Po uvolnění dochází k výraznému nastartování růstu jedinců, kteří do té doby přežívali v zástínu. Tito jedinci pak poměrně rychle dorostou do zápoje vrchlíku [Janda, 2014]. Světlo tak může mít významný vliv na celkový habitat stromu [Metslaid et al, 2007].

3.3.2 Substrát

Substrát je jedním z nejdůležitějších faktorů při obnově lesa. Spolu se světlem, vláhou a konkurencí výrazně ovlivňuje schopnost obnovy uchytit se, klíčit a odrůstat. Zároveň je pro semenáčky nezbytnou bankou živin, jejichž nedostatek zcela vyruší pozitivní vliv ostatních faktorů. Pro účely této práce budu uvažovat mikrostanoviště mrtvé dřevo, pahýl, hrabanka, pata, v rámci rostlinného pokryvu pak vyčleňuji vzhledem k různému vlivu na přirozenou obnovu mechorosty, kapradorosty, borůvku a traviny. Zvláštní podkapitolou je obnova jeřábu, která má nejen vzhledem k rozdílnému šíření semen také některé odlišné charakteristiky.

4 Mikrostanoviště

4.1 Mrtvé dřevo

Za nejpříznivější substrát pro zmlazení smrku se obecně považuje tlející dřevo. Jonášová & Prach [2004] na základě svého výzkumu na Šumavě ukazují, že rozpadající se mrtvé dřevo a smrkový opad jsou nejvíce zastoupeným mikrostanovištěm ve výskytu přirozené obnovy smrku. Tyto závěry podporují i další výzkumy prováděné na Šumavě [Bače et al 2010; Čížková et al, 2011; Jonášová & Matějková, 2007], stejně jako i v jiných evropských horských smrčinách [Holeksa, 1998; Zielonka et al, 2006; Rammig et al, 2006; Hörnberg et al, 2006], či v Japonsku [Takahashi et al, 2000]. [Bače, 2011; Hofgaard, 1993] pak ještě dodávají nezpochybnitelně velkou roli pahýlů při uchycování a odrůstání obnovy.

Ideálním způsobem vzniku těchto stanovišť jsou pak maloplošné disturbance [Hörnberg et al, 2006]. Při těch dochází k pádu jednotlivých stromů, které se rozkládají a tvoří tak stanoviště, kde je dostatek živin. Zároveň vzniká porostní mezera, která umožňuje propouštění světla do podrostu. Tímto způsobem dochází ke vzniku ideálního stanoviště pro uchycení nových jedinců. [Janda et al, 2014]

Odumřelé rozkládající se kmeny lépe drží vodu a zároveň disponují množstvím živin, které jsou v závislosti na stupni rozkladu lépe či hůře dostupné. [Laiho & Presscott] ve své studii z roku 2004 uvádějí, že přestože rozkládající se mrtvé dřevo vytváří velmi vysoké procento půdního substrátu, podíl minerálních složek (N, P, Ca, K) zde je poměrně nízký. Reálně tvoří méně než 20 % těchto prvků vyskytujících se v půdě. Je tomu tak proto, že rostlina využívá výše zmíněné prvky primárně při tvorbě asimilačního aparátu, a pro život stěžejních chemicko-fyzikálních procesech v asimilačním aparátu probíhajících. Ve dřevní hmotě je pak procento těchto prvků přirozeně relativně nízké, jednak z důvodu odlišné stavby [oproti asimilačním orgánům], kde se ve velké míře uplatňují zejména O, C, minoritně pak N a P. Ty se pak ve vyšší míře uvolňují až v pozdějších fázích rozkladu, v závislosti na jejich vzájemném poměru. V případě dusíku je to pak méně, než 5 % ročně. V tomto směru tedy není rozkládající se dřevní hmota nijak zvlášť výhodná pro kolonizaci novými

jedinci, přesto však, velkou výhodou je, že jsou živiny na tomto mikrostanovišti uvolňovány kontinuálně. [Zhou, 2007]. Za stěžejní výhody mrtvého dřeva lze pak tedy považovat spíše světelný a vodní režim a vyvýšenost oproti okolnímu terénu stejně jako větší tepelná stálost.

V souvislosti s rozkladem dřevní hmoty a jeho vlivem na uchycování obnovy došlo k rozčlenění na stupně rozkladu ležících klád. Čížková et al [2011] uvádí pět stádií rozkladu mrtvého dřeva v závislosti na tom, do jaké hloubky lze zabodnout čepel nože:

- 1 - mrtvé dřevo je tvrdé, čepel proniká maximálně 0,5 cm pod povrch
- 2 - dřevo je víceméně tvrdé, čepel může proniknout do hloubky až 2 cm
- 3 - částečně rozložené dřevo, může být penetrováno do hloubky až 5 cm
- 4 - dřevo je většinou měkké, čepel proniká celou svou délkou
- 5 - mrtvé dřevo je velmi měkké - manipulací se rozpadá.

[Zielonka, Niklasson, 2001] pracují s pětistupňovou škálou, v práci z roku 2006 však již Zielonka počet tříd navyšuje. Při vymezení a členění do 8 tříd rozpadu, používá metody cross- datingu pro dendrochronologické určení stáří rozkládajících se klád. Při posuzování stupně rozkladu pak využívá více kritérií: tvar klády - od kulaté po zploštělou; povrch - v prvních třídách hladký, přes narušený, po zarostlý vegetací v 8. třídě; hloubka, do jaké zajede čepel nože,

a výskyt a stav větví a kůry. Co se stáří týče, členění zhruba odpovídá desetiletým intervalům v prvních třídách, od třetí třídy dochází k jejich zkracování- např. 7. třídě zhruba odpovídá 55 až 65 let rozkladu na stanovišti.

[Glončák, 2009] pak uvádí Maserovu čtyřstupňovou klasifikaci od 0 do 3:

- 0 – dřevo je čerstvé a tvrdé;
- 1 – dřevo je ještě tvrdé;
- 2 – dřevo je již částečně měkké;
- 3 – dřevo je velmi měkké.

Je tedy evidentní, že při posuzování stupně rozkladu mrtvého dřeva existují různé způsoby členění- metodika není jednotná.

Jak již bylo zmíněno výše, přítomnost a životaschopnost mladých jedinců závisí ve vysoké míře na stupni rozpadu. Většina autorů se shoduje, že ve vyšších třídách rozkladu dochází k lepšímu uchytávání se jedinců, než jak je tomu ve třídách nižších. Zielonka [2006] uvádí, že přestože je kolonizace novými jedinci možná již od 2. třídy, nejvyšší výskyt přirozené obnovy se vyskytuje až na kládách ve 4-7. třídě rozkladu, což zhruba odpovídá 30-60 letům po odumření stromu. Množství obnovy má v závislosti na stupni rozkladu přibližný průběh Gaussovy křivky- je tomu tak proto, že v nižších třídách ještě nejsou ideální podmínky pro zachycení a výskyt obnovy - ty se zlepšují až s postupujícím rozkladem mrtvého dřeva; ve vyšších třídách má množství obnovy sestupnou tendenci proto, že se zde vyskytují již vyšší věkové třídy, tedy i větší jedinci, a dochází k vnitrodruhové kompetici, v jejímž důsledku se množství jedinců snižuje. I přes výskyt těchto starších stromků však zpravidla stále dochází k uchycování nových semenáčků. [Zielonka, 2006]

Ten dále uvádí, že závislost stupně rozpadu na průměru těchto jedinců není prokazatelná, z čehož vyvozuje, že rychlost rozkladu není závislá na této proměnné. Výjimkou jsou pouze první dvě třídy, kde byla určitá nízká negativní závislost prokázána.

Oproti tomu závislost hustoty obnovy na průměru klád byla prokázána. [Bače et al, 2012] na základě dat sebraných na Šumavě ukazuje, že se zvyšujícím se průměrem čela klády úměrně roste hustota semenáčků i starších jedinců, přičemž u mladších jedinců je tato závislost výraznější.

Důležitým faktorem pro výskyt obnovy na kládách je přítomnost kůry, pokud je kláda odkorněna, dochází k výraznému zpomalení procesu rozkladu, semeno se dlouho nemá jak, ani kde uchytit a navíc nedochází v takové míře k pozitivnímu působení dřeva rozkládajících hub. Odkorněné klády také mají větší tendence vysychat, čímž se rozpad ještě více zpomaluje [Jonášová, Matějková; 2007] a poměrně dlouho pak trvá, než dojde k osidlování klády obnovou. Toto může být významným problémem po kůrovcových kalamitách, dochází-li k následnému odkorňování a ponechání takto ošetřeného mrtvého dřeva na lokalitách.

Velmi zajímavým faktorem při rozkladu klád jsou houby. [Bače et al; 2012] vyzoroval, že přítomnost a „wellbeing“ semenáčků i starších jedinců se mění v závislosti na výskytu některých dřevokazných hub. Ukázalo se, že druhy

Armillaria spp. a *Phellinus nigrolimitatus*, způsobující bílou hnilobu, mají výrazně pozitivní dopad na hustotu obnovy. Toto zjištění je podporováno Ličkovou [2002] teorií, že dřevo napadené právě houbami působícími tento druh hniloby, je příznivějším substrátem pro semenáčky *Picea abies*. S tím koresponduje zjištění, že na kládách zasažených houbou *Fomitopsis pinicola*, která působí hnědou hnilobu, byla hustota semenáčků až sedmkrát nižší než u výše zmíněných druhů. U starších jedinců byla tato disproporce dokonce ještě vyšší (dokonce až 100x) [Bače et al, 2012].

Toto zjištění je v přímém kontrastu s tvrzením, že klády ovlivněné houbami působícími hnědou hnilobu, jsou pro vývoj smrku výhodnější vzhledem k způsobu, jakým dřevo zasažené touto hnilobou absorbuje vodu, která se zde pak drží i během delších suchých period [Vacek, 1982].

Mezi další faktory ovlivňující, nakolik jde o stanoviště vhodné pro výskyt obnovy, je kontakt klády se zemí. Ukázalo se, že klády, které v kontaktu se zemí nejsou, nevykazují vhodné podmínky pro uchycení semenáčků. V případě, že k němu i přesto dojde, úmrtnost těchto jedinců je téměř stoprocentní. Je tomu tak v první řadě z toho důvodu, že namísto toho, aby docházelo k zadržování vody, tato rychleji odtéká. Stanoviště je tedy po většinu času suché či velmi vysychavé. Také nedochází v takové míře k uvolňování živin do vodného roztoku. Kontakt mrtvého dřeva se zemí je tedy jednou z hlavních podmínek pro úspěšné uchycení a odrůstání semenáčků.

Z rostlinné říše pak příznivě ovlivňuje výskyt a růst semenáčků výskyt mechů a mechorostů (*Bryophyta*) na mrtvém dřevě. Tyto skupiny organismů mají schopnost v sobě držet vodu, tedy zlepšují celkovou vodní retenci stanoviště, které je pak méně náchylné k vysychání. Pokud je však pokryv příliš hustý a vysoký, dochází k mezidruhové kompetici, kdy nové semenáčky vzhledem k jejich habitatu prakticky nejsou konkurenceschopné [Takahashi et al, 2000]. Na příznivý vliv lišejníku (*Sphangum*) a na kládách rostoucího travníku Schreberova (*Pleurozium schreberi*) pak poukazuje výzkum z bažinných boreálních lesů ve Švédsku [Hörnberg et al, 1995]. Ten ukazuje, že výskyt mechorostů je na těchto stanovištích velmi častý a nelze jej opomíjet.



Obr. 1: Odrostlé semenáčky smrku na mikrostanovišti „mrtvé dřevo“. Obnova na tomto stanovišti je charakteristická výskytem v řadě, často zřetelným i ve vyšším věku.

Oproti jiným stanovištím je zde kompetiční tlak bylinného patra výrazně nižší (Obr. 1), naskytne-li se však, způsobuje snižování počtu nových jedinců podobně jako na jiných substrátech.

Směrodatným faktorem pro uchycení obnovy na mrtvém dřevě je mimo jiné jeho původ. Prokazatelně vyšší množství semenáčků se vyskytuje na stromech, které odumřely po větrných disturbancích, mají větší průměr a jsou nadále rozkládány druhem *F. pinicola*; či postižené hnilobou- ty též vykazují větší výčetní tloušťky a jsou často ovlivněny druhem *Armillaria spp.* Oproti tomu stromy mrtvé následkem působení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) vykazují zřetelně menší množství obnovy. Takto napadené stromy jsou mnohem řidčeji kolonizovány houbami *Armillaria spp.* a častěji se zde vyskytuje *Fomitopsis pinicola*. Odumření stromu v důsledku kompetice ukazuje též spíše negativní působení na následné uchycování nových jedinců a to z podobného důvodu, jako u jedinců napadených kůrovcem- zde jde o jedince s menším průměrem, které jsou také zřídka napadány jak druhem *Armillaria*, tak i *F. pinicola* [Bače et al, 2012].

4.2 Pahýl

Pahýl vzniká po odumření stromu a to buď stářím nebo působením biotických či abiotických činitelů.

Mezi ty abiotické patří nejčastěji vítr, oheň, či zasažení stromu bleskem; mezi biotické pak v našich podmínkách nejčastěji hmyz, houby a u slabších jedinců pak vysoká zvěř, která má tendenci vytloukat o stromy paroží a loupat kůru- zde pak může docházet k následnému snadnějšímu osídlení houbami.

Velkou výhodou takto vzniklého stanoviště pro semenáčky je pak jeho vyvýšenost oproti okolnímu terénu- a to i ve srovnání s padlými kládami. Nezřídka zde dochází k omezení či úplnému odstranění negativního vlivu okolní vegetace, a to i v případě kaprad'orostů, které mohou jinak negativně ovlivňovat světelné podmínky i semenáčků, vyskytujících se a obvykle prosperujících na mrtvém dřevě [Bače et al, 2009]. Co se týče stupně rozkladu, i zde se ukazuje, že ve vyšších stupních se nachází více jedinců (3. a 4. třída ze 4. stupňové škály vykazovaly nejvyšší zastoupení novými jedinci). Další významnou výhodou tohoto stanoviště je relativně vysoká vláha díky jeho neustálému kontaktu se zemí, podobně jako lepší zásobením živinami, k jejichž uvolňování zde přirozeně dochází ve značné míře díky mikrobiálním organismům, které na sebe vážou dusík.

Z těchto důvodů je i na tomto stanovišti několikanásobně více nových jedinců než na okolní půdě (Obr. 2). Často se jedná o jedince, kteří se později v rámci stanoviště stávají dominantními [Motta et al, 2006].

[Bače et al, 2009] udávají způsob vzniku tohoto stanoviště jako jednu z jeho hlavních předností. Ke vzniku pahýlů často dochází působením sucha, vlhka a dřeva rozkládajících hub. V depresích takto vzniklých pahýlů pak mají semena oproti kládám velkou šanci ulpět, jde tedy o stanoviště již od počátku vhodné k osidlování obnovou. Tvzení o způsobu vzniku těchto mikrostanovišť potvrzuje již výše zmíněná studie Motta [2006], ve které poukazuje na fakt, že v prvním stádiu rozpadu se vyskytuje jen velmi málo takto vzniklých pahýlů. Mikrostanoviště pahýl se pro smrkovou obnovu stává vhodným stanovištěm často již o několik let dříve než klády [Bače et al, 2011]



Obr. 2: Přirozená obnova smrku na mikrostanovišti pahýl.

4.3 Hrabanka

Podle některých výzkumů je jedním ze stěžejních mikrostanovišť pro malé semenáčky stanoviště hrabanka [Jonášová a Prach, 2004].

Semenáčky smrku do věku přibližně 4 let upřednostňují toto stanoviště z několika důvodů. Nejvíce opadu se nachází zákonitě v blízkosti stromů, kde tak vzniká hlubší vrstva humusu, která poskytuje dostatečné množství živin novým jedincům. Zároveň jde často o místa s vyšším zástínem, ale vzhledem k mírné alelopatii opadu i nižší konkurencí trav a bylin, které by znemožnily uchycení a následný výskyt přirozené obnovy. Smrk má v tomto směru velkou výhodu ve svých nízkých nárocích na světlo, dokáže tedy vyklíčit a po celkem dlouhou dobu přežívat v relativně velkém zástínu.

Ještě lépe se však obnově daří v porostních mezerách, kde mají takřka ideální podmínky pro život- okolní porost poskytuje dostatek vláhy, zároveň netrpí nedostatkem světla a živin. I v případě tohoto stanoviště je přínosný dominantní výskyt mechorostů, které pozitivně ovlivňují vodní režim, a nízká konkurence bylin [Glončák, 2009]. [Hanssen, 2003] ve své studii z Norska zjistili, že vedle mrtvého dříví je hrabanka pro smrkovou obnovu nejvhodnějším mikrostanovištěm, a to zejména na uvolněných plochách. Opad je obecně

považován za pro obnovu nevhodné stanoviště, zejména v tlustých vrstvách. Je tomu tak proto, že zde dochází k mnohem rychlejší evaporaci a mimo to má opad tendenci dosahovat při oslunění vysokých teplot, které jsou pro semenáčky smrtelné. Zároveň však záleží na hloubce zakořenění opadu - nedochází-li k přehřívání díky dostatku vody a zastínění, jde o velmi vhodné stanoviště. Zároveň tu pravděpodobně díky velmi nízkému pH není příliš vysoká konkurence bylin a trav, a v neposlední řadě je toto stanoviště dobrou zásobárnou živin.

Mimo to byla prokázána spojitost uchycování a následného odrůstání v závislosti na mikroreliefu - nejvíce obnovy se uchycuje v depresích, nicméně následně je zde často vyšší úmrtnost než na nakloněných stanovištích. Severní expozice se poté ukázala omezující v rámci světelných podmínek, na jižně exponovaných svazích naopak docházelo k rychlejšímu vysychání substrátu. Z hlediska obnovy se tak ukázal vhodnějším severně exponovaný svah [Hanssen, 2003; Diaci et al, 2005].

4.4 Pata

Vzdálenost od paty se ukázala též být významným ukazatelem pro uchycování a přežívání obnovy [Hanssen, 2003]. Blízkost k patě stromu je pro nové semenáčky velmi výhodná [Glouček, 2009]. Podobně jako v případě mrtvého dřeva a pahýlu je i zde jednou z hlavních výhod stanoviště jeho vyvýšenost nad okolním terénem. Sníh zde odtává rychleji, čímž dochází k prodloužení vegetačního období. Ovšem, nedojde-li po určité době k odumření a pádu stromu, zde uchycená obnova odumře - nebude mít dostatek substrátu a bude limitována světelnými podmínkami. V opačném případě však mají tyto jedinci významný náskok před nárůstem bylinné vegetace a zároveň dojde k výraznému zlepšení světelných podmínek a tím i k velmi rychlému odrůstání [Bače et al, 2002]. [Janda et al, 2007] v jednom z novějších výzkumů dokládá, že stanoviště pata stromu má význam, potažmo častěji na něm nalezneme spíše odrostlejší obnovu vzhledem k vysoké vnitrodruhové konkurenci smrkových jedinců v nižším věku.

4.5 Rostlinný pokryv

Rostlinný pokryv má velký vliv na schopnost obnovy uchycovat se a odrůstat, a to zejména v mladším věku těchto jedinců. Je tomu tak zejména z důvodu soupeření o zdroje - ať už jde o světlo, živiny, vláhu či prostor. Omezujícím faktorem pak vedle konkurence může být i alelopatie coby jedna z negativních biologických interakcí, způsobená schopností některých rostlin vylučovat do okolí chemické látky.

Konzervativní dělení rostlin na ty, které jsou pro semenáčky prospěšné a ty, které jsou škodlivé lze v tomto případě užít jen do jisté míry - mnohdy se totiž vliv rostlin na semenáčky s jejich věkem mění.

4.6 Mechorosty

Mechorosty jsou v rámci půdního bylinného pokryvu horských smrkových lesů poměrně zastoupenou skupinou. Velice často bývají vázány nejen na půdu, ale i na mrtvé dřevo či kameny (Obr. 3). [Hornberg et al, 1997], pak dokládají, že vliv mechorostů na přirozenou obnovu smrku se druh od druhu liší. Ve své studii ze švédských podmáčených smrkových pralesovitých struktur ukazují, že velmi negativní vliv na roční semenáčky mají poměrně vysoké a husté trsy tvořící druhy *Hylocomium splendens*, a *Pleurozium schreberi*. Ty se také často vyskytují v horských smrkových lesích, kde jsou vázány primárně na sušší stanoviště- skály, kameny a tlející dřevo. V případě *P. schreberi* rostoucího na mrtvém dřevě je jeho vliv spíše pozitivní, a to zejména u starších jedinců, kterým již nehrozí zavalení a udušení.

Opačný vliv má pak výskyt rašeliníku a ploníku - semena na nich lépe klíčí a mají zde i dostatek vláhy. Na plochách, kde se *Sphangum spp.* a *Polytrichum commune* vyskytovaly, ve studii z Norských vlhkých smrčín [Hanssen, 2003], se pak semenáčky nacházely v jen o něco nižším množství než na plochách, kde tyto dva mechorosty chyběly, a obnova byla přímo na hrabance. Zároveň však Hanssenová poukazuje na fakt, že na velmi mladé semenáčky působí rašeliník negativně, přirůstá- li rychleji než obnova. Pak má stejný vliv jako výše zmiňované druhy mechorostů.

Bače [2002] pak udává, že nejlépe se na mikrostanovišti mechorosty daří semenáčkům asi do velikosti 0,5 metru. Zdůvodňuje to tím, že mechorosty

dobře drží vláhu, a to i na kamenech, ale čím je jedinec starší, tím méně jsou pro něj tyto podmínky dostačující a zejména na kamenech, skalách či na mělké půdě pak často usychá kvůli deficitu vláhy a živin.



Obr. 3: Úspěšně odrůstající obnova na mechorostech na kamenech

4.7 Kaprad'orosty

Již Torkildsen [1950] ukazuje na svém pokusu s extraktem z kapradí jeho negativní vliv na smrkovou obnovu. Negativní vliv prostředí, ve kterém dominuje kapradí, je i přesto u smrku stále ještě výrazně nižší než u borovice. [Dolling, 1996], tuto skutečnost původně připisuje fyto toxicitě *Pteridophyt*, následně však experimentálně dokazuje, že *Pteridophyta* nemají na smrkovou obnovu alelopatický vliv.

Stavy smrkové obnovy jsou na stanovištích, kde jsou kaprad'orosty dominantním pokryvem, zpravidla jedny z nejnižších. I přes neprokázanou alelopatii je přítomnost tohoto pokryvu pro semenáčky nevhodná, a to primárně z hlediska světelných podmínek a často i relativně hustého pokryvu. Kapradiny často dorůstají velkých výšek, čímž vytvářejí silné zastínění. Případná uchycená obnova tak nemá příznivé podmínky pro život.

4.8 Borůvka

Vaccinium myrtillus je v bylinném patře horských smrkových lesů hojně zastoupeným druhem. Často pak tvoří poměrně souvislé a husté trsy, které samy o sobě brání klíčení a odrůstání smrkových semenáčků. Velmi řídký výskyt obnovy je na tomto mikrostanovišti vysvětlován nejen kompetičním tlakem v souvislosti se světlem nad, a živinami pod zemí [Hanssen, 2003], ale také alelopatii [Mallik a Pellisier, 2000]. [Bernier et al, 1993] v Ponge et al, 1998 dále ukazuje, že morová vrstva humusu, tvořící se v trsech borůvčí, je velmi nepříznivým stanovištěm pro klíčení a rozvoj smrkových semenáčků. Baier et al [2004], oproti tomu považuje *Vaccinium myrtillus* za prediktor tlustých kyselých vrstev humusu, které jsou pro obnovu velmi příznivým substrátem.

4.9 Trávy

V horských podmínkách Střední Evropy jsou též trávy jednou z výrazněji zastoupených skupin rostlin a to zejména na osluněnějších stanovištích s řídkým zápojem a pasekách vzniklých po velkoplošných disturbancích. Tato stanoviště jsou pro smrkovou obnovu velmi nevhodná, a to hned z několika důvodů. Trávy (u nás často např. *Deschampsia flexuosa*, *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*), často tvoří husté trsy, ale zároveň vytváří i hustý kořenový systém, jež je pro smrkovou obnovu velmi těžké penetrovat. Vedle silné kompetice o vláhu a živiny pak je silnou hrozbou tlustá vrstva odumřelých stébel, které mohou semenáčky udusit [Hanssen, 2003]. Na tomto stanovišti se nedaří mladým semenáčkům, přežívají pouze starší jedinci, schopní čelit kompetici, zejména pokud se jejich výskyt datuje delší dobu před disturbancí. [Jonášová & Prach 2004].

5 Jeřáb a jeho zmlazení

Ve středoevropských, druhově poměrně chudých horských smrčinách je jeřáb vedle smrku druhou nejčastější dřevinou až do výšky 2000 m. n. m. Byť je zastoupen zpravidla minoritně, jeho význam je velký. Zmlazení jeřábu je nedílnou součástí vrstvy vegetace pod hlavním korunovým zápojem, kde také často zůstává díky okusu zvěří. Zároveň jde o rostlinu tolerující zástin, proto jí nevadí zhoršené světelné podmínky pod korunovým zápojem smrků. Výskyt obnovy jeřábu souvisí se způsobem šíření jeho semen. Ta jsou konzumována ptáky z čeledi drozdovitých a následně prochází jejich trávicím ústrojím, což zvyšuje jejich klíčivost. Často jsou pak vyloučena pod stromy, na jejichž větvích tyto ptáci posedávají, a to s preferencí mohutnějších kmenů [Bače, 2002] a poblíž kmenu, kde jsou větve nejsilnější. Výskyt obnovy se tedy nezřídka váže na mikrostanoviště pata stromu.

Disturbancemi vzniklé porostní mezery jeřáb zpravidla neobsazuje - je tomu tak pravděpodobně proto, že ptáci zde sice často najdou potravu, následně však letí na stromy poblíž gapů, kam ve svém trusu přenesou semena jeřábu. Pro dlouhodobější pobyt ptáci nechráněná stanoviště, jakými porostní mezery bezesporu jsou, nevyhledávají. Nicméně ve vzniklých porostních mezerách, v nichž se vyskytoval již před disturbancí, dokáže jeřáb velmi rychle odrůstat, a tím i uniknout negativnímu vlivu zvěře [Zywiec a Ledwon, 2007].

Přítomnost jeřábu se zdá být méně výrazně vázána na konkrétní mikrostanoviště, než jak je tomu u smrku [Bače, 200-]. Přestože i jeřáb se často vyskytuje na mrtvém dřevě, rozhodně to není s takovou pravidelností, jako smrk.

Zároveň mají oproti smrkovému zmlazení mladí jedinci jeřábu lepší schopnost vyrovnat se s konkurencí trav. Kapradiny jsou však i pro semenáčky tohoto druhu výrazně limitující. Proto také tyto jedince najdeme častěji na místech s nižší pokryvností bylinné synuzie [Glončák].

Okus zvěří je obnovu jeřábu výrazně ovlivňujícím faktorem (Obr. 4). Spárkatá zvěř při okusu preferuje měkčí a chutnější mladé letorosty a pupeny jeřábu, a to zejména ve výšce 0,5-1 m [Zenáhlíková, Svoboda a Wild, 2011]. Při zvýšených stavech jelení zvěře může být vliv okusu tak velký, že stromky

nevyrostou nad výšku, při které už by nebyly okusem ohrožovány [Heroldová et al, 2003].



Obr. 4: Obnova jeřábu ovlivněná okusem zvěří

6 Metodika

Sběr dat byl prováděn v NP Šumava od roku 2007 na několika TVP nacházejících se poblíž Třístoličnicku, Trojmezné a kolem Modravy. Rozloha jednotlivých ploch čítá 0,25 ha [50×50 m]. V rámci každé plochy byly pomocí technologie *Fieldmap* zaměřeny všechny stojící stromy a vyhodnocen korunový zápoj. Dále byly plochy rozčleněny na síť čtverců 5x5 m, a ze vzniklých 100 čtverců jich bylo náhodně vybráno 5, na kterých byl vyhodnocen rostlinný pokryv včetně přirozené obnovy. U každého semenáčku byl rokem 2008 počínaje zjištěn druh, změřena výška a u jedinců do výšky 20 cm na základě přeslenů či jizev spočítán, potažmo odhadnut věk. U takto vysokých jedinců jsou jizvy po přeslenech ještě dobře znatelné a nedochází k velkým chybám odhadu věku [Zenáhlíková et al, 2011]. Dále bylo zaznamenáno stanoviště, na němž se jedinec nacházel. Mrtví jedinci byli také spočítáni a následně z plochy odstraněni pro efektivní vyhodnocení mortality v následujících letech. Každý jedinec byl označen štítkem s unikátní kombinací znaků tak, aby byla minimalizována záměna jednotlivých jedinců v následujících letech.

Stupeň rozkladu klád a pahýlů byl prováděn vizuálně pomocí Maserovy klasifikace.

7 Zkoumaná oblast

TVP se nachází v nadmořské výšce 1160 - 1280 m. n. m. Srážkový úhrn se pohybuje mezi 1200 a 1400 mm za rok a průměrná roční teplota jsou 3-4°C. Souvislá sněhová pokrývka se ve vyšších polohách Šumavy vyskytuje až 200 dní v roce. Geologicky spadá Trojmezna do hercynské oblasti s dominující hrubozrnnou žulou; hlavními půdními typy jsou zde i vzhledem k biotickým a abiotickým podmínkám rankery a podzoly. Převažujícími soubory lesních typů jsou 7N, 8N, indikující výskyt třtiny rákosovité, chlupaté, borůvky a šřavelu; 7V, 8V, v nichž se ve větší míře v podrostu nachází papratka, devětsil a stejně jako u předchozích kategorií šřavel. Plíva (1987), zde v souvislosti se SLT 7V na Šumavě uvádí častější výskyt jedlí v horním stromovém patře, ty se však na námi studovaných lokalitách nevyskytovaly. Může tak tomu být z důvodu celkově dlouhodobě se snižujícího procentického zastoupení jedle u nás. V rámci rostlinných společenstev je oblast klasifikována jako třtinové smrčiny (*Calamagrostio villosae-Piceetum*) a papratkové smrčiny (*Athyrio alpestris-Piceetum*) [Zenáhlíková, Svoboda & Wild, 2011].

Jde o území kryté převážně smrkovými lesy, do 19. století se zde pravděpodobně vyskytoval smrkový prales, do kterého bylo člověkem zasahováno nejspíš jen minoritně- toulavou sečí a pastvou dobytka [Svoboda, 2005]. Koncem 19. století však pravděpodobně vlivem vichřice a následného přemnožení lýkožrouta smrkového došlo k velkoplošnému rozpadu horských porostů a jejich následný vývoj probíhal pravděpodobně bez větších zásahů člověka. V období po 2. světové válce byly vzhledem ke komplikované politické situaci území těžební zásahy minimální, po pádu železné opony, kdy by pravděpodobně došlo k navýšení těžby v nově přístupné oblasti, však začalo opět docházet k rozpadům vlivem ničivých větrů a kůrovcových kalamit.

Začátkem roku 2007 zde působením orkánu Kyrill došlo k velkému narušení porostů, které byly následně zasaženy lýkožroutem. Tím došlo k výraznému prosvětlení porostu.

Oblast se dnes nachází převážně v II. zóně NP, která od roku 2007 spadá do bezzásahového režimu. Původně bylo toto území při vyhlášení NP Šumava spolu s Trojmezenským pralesem součástí rozsáhlé první zóny, po změně zonace v roce 1995 však bylo území, ve kterém se TVP nachází, z první

zóny vyčleněno a zahrnuto do druhé zóny [Zenáhlíková, Svoboda & Wild, 2011].



Obr. 5: Vyšší partie Šumavy. Ve vysokých trsích trávy se obnově nedaří. Stojící mrtvé stromy se během následujících let několikrát zlomí a tlející dřevo se stane vhodným stanovištěm pro smrkovou obnovu. Pařezy- pozůstatky po sanitární těžbě, se stávají vhodným stanovištěm výrazně později, než pahýly.

8 Zpracování dat

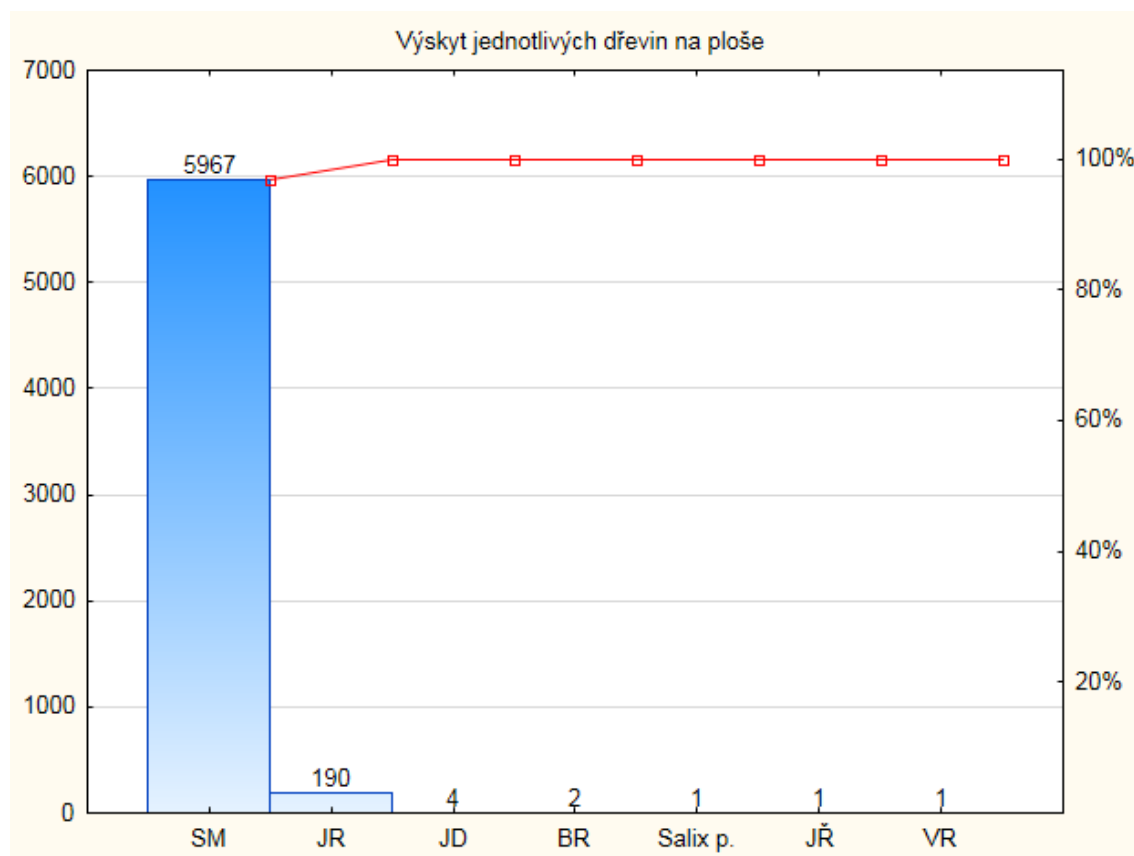
Pro účely práce byla prováděna pouze zcela základní analýza pomocí Paretova diagramu v programu Statistica. Šlo o prosté znázornění rozdělení četností jednotlivých posuzovaných kategorií. Tato práce si neklade za cíl pomocí testovacích hypotéz celkově a kvalifikovaně hodnotit data, účelem grafů je poukázat na určitý trend a následně tak podpořit nebo oponovat výše zjištěným informacím.

Základní soubor čítal 6176 jedinců přirozené obnovy, ne u všech se však podařilo zaznamenat věk a mikrostanoviště. Do kategorie kapradorosty (KAPR) byly zahrnuty druhy *Athyrium distentifolium* a *Dryopteris dilatata*. V rámci skupiny traviny byly hodnoceny druhy *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis villosa* a *Carex canescens* souborně pod zkratku AF a zvlášť byla vyčleněna *Luzula sylvatica* (LS). Pod zkratkou (VM) je řazen druh *Vaccinium myrtillus* - borůvka. Mezi mechorosty (M) patřily všechny druhy mechů a lišejníky, rod *Sphangum*-rašeliník (RAŠ), byl řazen zvlášť. Z dalších bylin je vylišen druh *Oxalis acetosella* (OA).

Dále byly v rámci mikrostanovišť vylišeny klády (KD), pahýly (PÝ) a vývraty (VÝ) - v souvislosti s nimi byla následně hodnocena i obnova převažující v závislosti na třídě rozkladu mikrostanoviště. Zvláštní třídu pak tvoří hrabanka (HR), ve spojení s mechem pod zkratkou (HRM), u paty stromu (HRPT). Třída rozkladu byla hodnocena pro všechna tři stanoviště - pahýl, vývrát a kláda dohromady na pětistupňové škále. Stejně tak u ostatních grafů není odlišeno, zdali jde o obnovu smrku či jeřábu. Tím mohlo dojít ke zkreslení dat, s přihlédnutím k odlišné preferenci obnovovaného stanoviště u jednotlivých dřevin. Vzhledem k tomu, že jde však pouze o ilustraci a vzhledem k velmi nízkému procentuálnímu zastoupení jiných dřevin, než je smrk, si dovoluji tento fakt zanedbat.

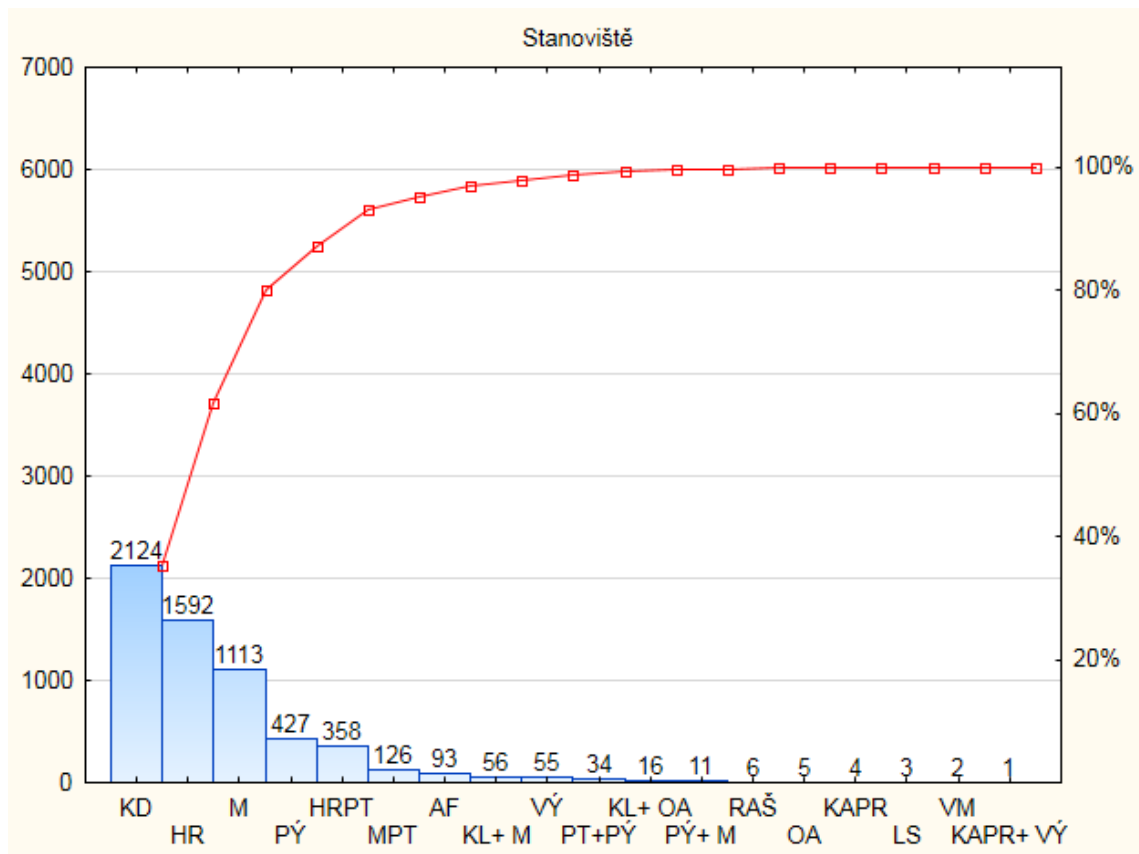
9 Výsledky

Na ploše je dominantní obnovovanou dřevinou smrk (*Picea abies*) se zastoupením 97 %. Minoritně je pak hlavní příměsí jeřáb (*Sorbus aucuparia*), zastoupený 3%. Na ploše se nachází jen zanedbatelné procento jiných dřevin. Předchozí výzkum z této lokality [Zenáhlíková, Svoboda & Wild, 2011] ukazuje stejné statistiky.



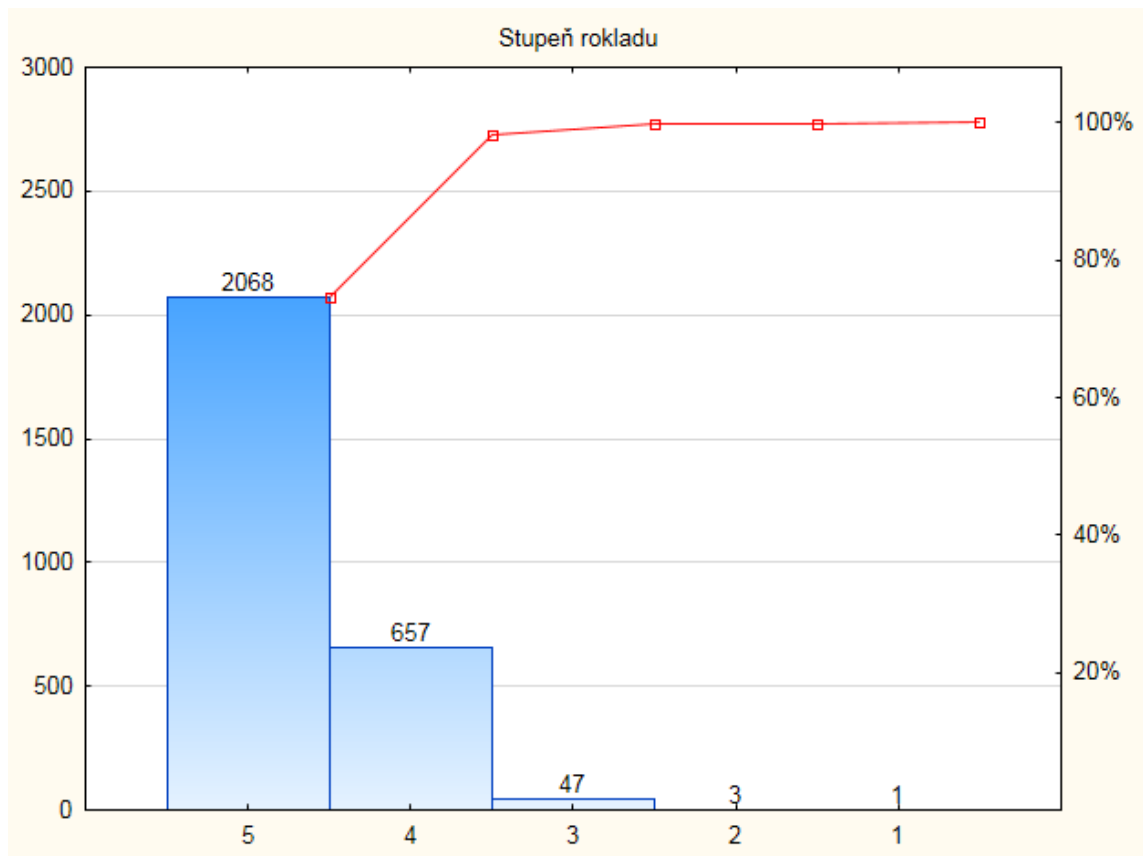
Graf 1: Počty jednotlivých dřevin na ploše

Počty obnovy na jednotlivých stanovištích jsou souhrnné pro všechny věkové a výškové třídy. Obecně z výsledků vyplývá, že mikrostanovištím s nejvyššími počty obnovy jsou mrtvé dřevo, na němž se vyskytuje více než třetina všech semenáčků (2124 jedinců); následuje hrabanka, kde se nalézá přibližně $\frac{1}{4}$ (1592) všech jedinců. Třetím nejčastějším stanovištěm jsou mechrosty s 1113 jedinci (cca 19 %). Velmi nízké počty zmlazení pak vykazují zejména stanoviště pokrytá bylinnou vegetací.



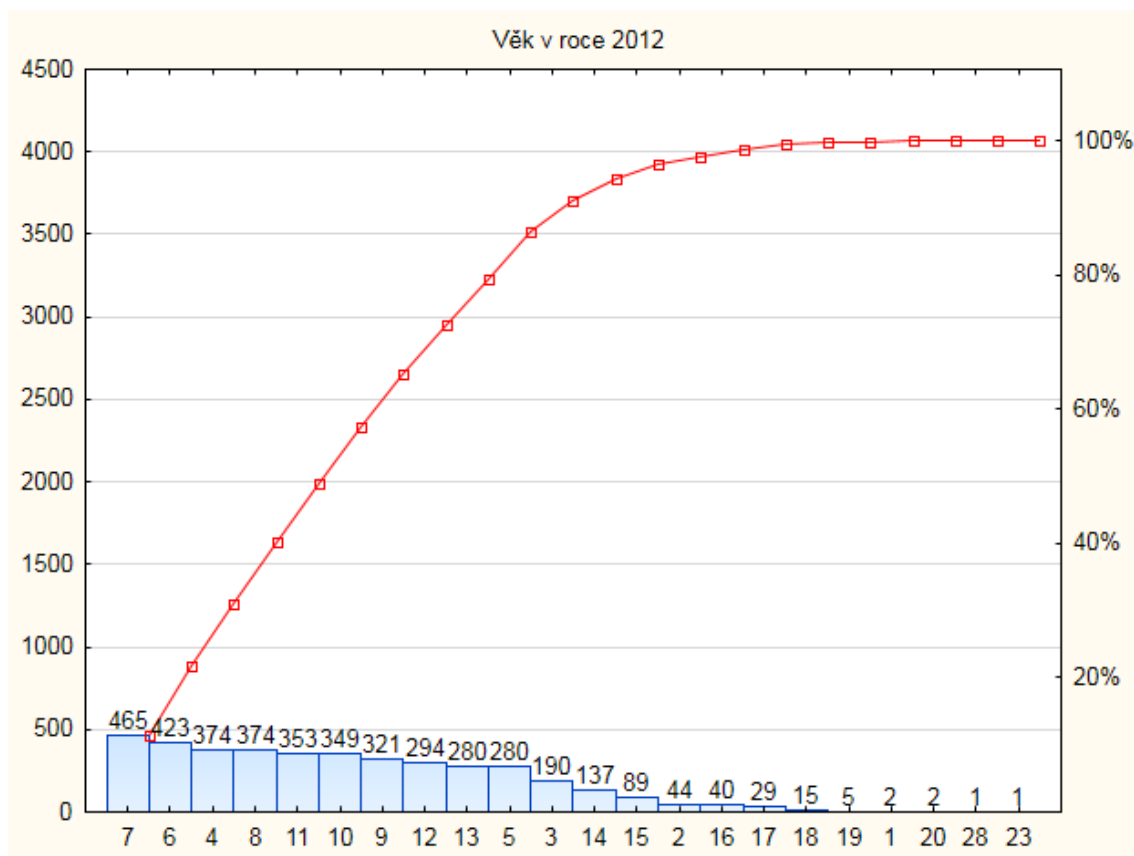
Graf 2: Počty obnovy na jednotlivých mikrostanovištích

Vliv stupně rozkladu mikrostanovišť mrtvé dřevo, pahýl a vývrát na přirozenou obnovu ilustruje následující graf. Obnova se prakticky nevyskytuje v prvních dvou třídách, kdy je dřevo ještě příliš tvrdé a neskýtá vhodné podmínky pro uchycení ani rozvoj obnovy. S rostoucím stádiem rozpadu také stoupá množství obnovy - nejvyšší počet mladých jedinců se vyskytuje na stanovištích v poslední fázi rozpadu (až 75 %), kdy už tlející dřevo poskytuje dostatek vláhy a živin a stále ještě je lehce vyvýšeno nad okolním terénem, přestože už téměř splývá s okolím. (Zenáhlíková et al, 2011) ve studii ze stejného území uvádí, že nejvyšších množství zde dosahují jedinci vyšší 10 cm - věkově pak přibližně starší šesti let.



Graf 3: Počty zmlazení v závislosti na stupni rozkladu

Z následujícího grafu je zřejmé, že nejvyšších četností nabývají v roce 2012 4-11leté kohorty semenáčků, tedy jedinci vyklíčenější mezi lety 2001 až 2007. Tento fakt je plně v souladu s tvrzením, že úmrtnost přirozené obnovy je nejvyšší do 4-5 let věku a s výškou a věkem klesá (Zenáhlíková et al, 2011).



Graf 4: Počty semenáčků v jednotlivých věkových kohortách

10 Diskuse

Cílem krátké analýzy bylo podpořit či vyvrátit za pomoci konkrétního datového souboru informace zjištěné o přirozené obnově a jejích charakteristikách pomocí rešeršního šetření.

Zkoumané plochy byly v nedávné minulosti výrazně zasaženy disturbancemi, čímž došlo k významné změně světelných a teplotních podmínek. Proto nelze výsledky generalizovat na celý soubor obnovy horských smrčín - lze však říci, že tato data poskytují určitou hrubou představu o poddisturbančním vývoji přirozené obnovy v těchto lesích.

Prvním zkoumaným faktorem bylo procentuální zastoupení jednotlivých dřevin. Dominantní pozice smrku v přirozené obnově odpovídá zastoupení této dřeviny v původním porostu. Zároveň se zde vyskytuje dostatečné množství zmlazení jeřábu. Na ploše se téměř nevyskytují pionýrské dřeviny, jejichž nástup je typický po vzniku velkoplošných holin zejména těch, ovlivněných těžbou. To také odpovídá reálnému realizovanému minimu poddisturbančních zásahů na těchto plochách.

Výsledky dále podporují tvrzení, že nejvhodnějším stanovištěm pro obnovu je mrtvé dřevo. To poskytuje dostatek vláhy a živin, zároveň díky vyvýšenosti stanoviště chrání semenáčky před nepříznivým vlivem vegetace. [Zenáhlíková et al, 2011] ve své studii ze stejné plochy o dva roky dříve uvádí, že na stanovišti mrtvé dřevo se s nejvyšší frekvencí vyskytují semenáčky s výškou nad 10 cm, pro menší jedince je toto stanoviště až na třetím místě v množství semenáčků, jež se zde vyskytují. Může tak tomu býti proto, že na takto výhodném mikrostanovišti dochází k velké vnitrodruhové konkurenci, kdy výška výrazně zvýhodňuje starší jedince. Ti zastíní menší mladé semenáčky, které tak nemají dostatek světla k základním fyziologickým procesům. Poměrně velká obsazenost mikrostanoviště hrabankou opět potvrzuje názor, že i v tomto případě jde o stanoviště pro obnovu, zejména mladší, velmi vhodné. Předchozí výzkum vedený na těchto plochách ukazuje, že v případě hrabanky jde o stanoviště, jemuž dominuje obnova do výšky 10 cm, tedy semenáčky přibližně mladší 5 let. Starší semenáčky se zde vyskytují až s druhou nejvyšší četností v rámci preference stanovišť. Mechorosty se v grafu četností umístily na třetím místě s přibližně polovičními počty semenáčků oproti stanovišti mrtvé dřevo.

I toto zjištění je poměrně se shodou s informacemi zjištěnými rešerší, zejména s výzkumy vedenými dříve na Šumavě [Bače, 2002]. Extrémně nízké jsou pak stavy obnovy na mikrostanovištích VM, LS, OA, a KAPR. Rostlinný pokryv se tedy i na těchto plochách ukazuje jako velmi nevhodný pro uchycení a vývoj semenáčků, což je opět plně v souladu s literaturou. Překvapivým zjištěním bylo, že na stanovisti RAŠ (*Sphangum spp*) je výskyt zmlazení též velmi nízký. Důvodem může být celkově nízký výskyt tohoto mikrostanoviště na ploše či uchycování mladých semenáčků v rašeliníku. Ty pak vlivem konkurenčního působení této rostliny nemají vhodné podmínky k růstu.

Nejvyšší počty jedinců obnovy se vyskytují v poslední, tedy 5. třídě rozkladu vývrátů, mrtvého dřeva a pahýlů. To je poněkud v nesouladu s tvrzením [Zielonka, 2006] že nejvyšší počty zmlazení se vyskytují ve středních třídách rozkladu. Místo předpokládaného průběhu Gaussovy křivky má zmlazení na těchto stanovištích směrem od nižších tříd průběh křivky J. Důvodem je pravděpodobně použití pěti, namísto Zielonkou užitých osmi stupňové stupnice. V terénu je vzhledem k vysokému množství kritérií poměrně náročné kvalifikovaně rozčlenit tlející dřevo do osmi tříd rozkladu, v praxi je tedy využití menší škály nejen dostatečné, ale pravděpodobně též vhodnější. Průběh křivky tohoto rozdělení je pak zcela přirozený.

Počty semenáčků v jednotlivých kohortách nám udávají informaci o dataci jejich vzniku. Nejvyšších četností na ploše dosahují semenáčky, které vzešly v letech bezprostředně před disturbancí. Mladí jedinci jsou poměrně velmi tolerantní vůči zástínu, tedy schopní přežít pod plným zápojem, zejména vyskytují-li se na živiny bohatších stanovištích. Disturbancí způsobené rozvolnění či úplné uvolnění zápoje pak umožní těmto jedincům odrůstat, aniž by výrazně trpěli nedostatkem vláhy. Oproti tomu uchycování jedinců bezprostředně po disturbanci je znesnadněno poměrně vysokým výparem světelně exponovaných stanovišť. Toto tvrzení je podpořeno zjištěním, že 1-2 letých semenáčků je na ploše velmi málo. Nízké evidované počty víceletých semenáčků mohou být důsledkem obtížného určení věku jedinců vyšších než 20 cm.

Přesto data potvrzují tvrzení, že výskyt obnovy uchycené ještě před disturbancí je pro další vývoj porostu klíčový.

11 Závěr

Tato bakalářská práce měla za cíl zodpovězení několika základních otázek pomocí rešerše a následné analýzy dat. Jedním z cílů bylo zhodnocení vlivu jednotlivých stanovišť, na nichž se obnova v horských smrččinách může vyskytovat. Na základě poměrně velkého množství literárních zdrojů i následné analýzy dat bylo vyhodnoceno, že nejvhodnějšími mikrostanovišti jsou pro přirozenou obnovu tlející dřevo ve vyšších stupních rozkladu a hrabanka. Třetím nejvhodnějším mikrostanovištěm v našich podmínkách jsou mechorosty. Zcela nevhodnými stanovišti jsou pak plochy pokryté vegetací, která obecně ztěžuje uchycení semen a na mladé jedince působí konkurenčně ať už z hlediska příjmu živin a vláhy tak i světelných podmínek či případné alelopatie.

Disturbance mají v horských smrčkových lesích mírného pásu významný vliv na utváření porostu. Maloplošné disturbance, jejichž dopadem je vznik porostních mezer, umožňují dorůstání obnovy do zápoje vrchlíku, čímž vzniká nestejnověký porost typický pro tento druh stanovišť. Zároveň dochází díky výskytu stromů různých výšek k snížení průměrné polohy porostu nad půdním povrchem a k tloušťkové diferenciaci, čímž vzrůstá porostní stabilita. Při velkoplošných disturbancích je důležité množství obnovy vyskytující se již před obnovou. Dojde-li k ponechání stanoviště bez zásahů a při dostatečném množství obnovy je porost schopen se sám zregenerovat.

Na základě analýzy a s podklady z literární rešerše usuzují, že na disturbance nejlépe reagují kohorty vzniklé již před ní- uvolnění zápoje zlepšuje světelné podmínky a v případě vhodného substrátu pak semenáčky mohou odrůstat s výraznými přírůsty. Naopak bezprostředně po disturbanci se semenáčky hůře uchycují a mají poměrně vysokou úmrtnost vlivem oslunění stanoviště a s ním související rychlejší evaporací.

12 Seznam literatury

ANDERSSON, Lars I.; HYTTEBORN, Håkan. Bryophytes and decaying wood – a comparison between managed and natural forest. *Ecography*, 1991, 14.2: 121-130.

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

BAČE, Radek; SVOBODA, Miroslav; JANDA, Pavel. Přirozené vytváření adventivních kořenů zmlazení smrku v horských lesích: Odborné sdělení. *Zprávy lesnického výzkumu*, 2014, 59.2: 140-144.

BACE, Radek; SVOBODA, Miroslav; JANDA, Pavel. Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of Central Europe: logs vs. stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica*, 2011, 45.5: 1065-1078.

BAČE, Radek; JANDA, Pavel; SVOBODA, Miroslav. Vliv horizontálního korunového zápoje na zmlazení dřevin ve smrkovém horském lese v 1. zóně Trojmezí, NP Šumava.

BAČE, Radek, et al. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 2012, 266: 254-262.

BAIER, Roland; MEYER, Jörg; GÖTTLEIN, Axel. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research*, 2007, 126.1: 11-22.

BRANG, Peter. Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Canadian journal of forest research*, 1998, 28.4: 626-639.

CORNETT, Meredith W.; PUETTMANN, Klaus J.; REICH, Peter B. Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, 28.2: 196-205.

ČÍŽKOVÁ, Pavla; SVOBODA, Miroslav; KŘENOVÁ, Zdenka. Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park – the first results of the Biomonitoring project. *Silva Gabreta*, 2011, 17.1: 19-35.

DE CHANTAL, Michelle, et al. Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest. *Forest Ecology and management*, 2003, 176.1: 321-336.

DIACI, Jurij; BONCINA, Andrej. Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European journal of forest research*, 2005, 124.1: 29-36.

DOLLING, Ann HU. Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) seedling establishment. *Forest Ecology and Management*, 1996, 88.3: 227-235.

GLONČÁK, Peter. Dynamika vegetácie prírodných horských smrečín. *Dizertačná práca [depon in katedra fytológie, Technická univerzita vo Zvolene]*, 2009, 93.

HANSSEN, Kjersti Holt. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 2003, 180.1: 199-213.

HARMON, Mark E., et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research*, 1986, 15.133: 302.

HEROLDOVA, Marta; HOMOLKA, Miloslav; KAMLER, Jiri. Breakage of rowan caused by red deer—an important factor for Sorbetto-Piceetum stand regeneration. *Forest ecology and management*, 2003.

HEURICH, Marco. 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*, 2009, 15.1: 1-13.

HOFGAARD, Annika. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4.5: 601-608.

HOLEKSA, Jan. Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest. *Monographiae Botanicae*, 1998, 82: 1-209.

HÖRNBERG, Greger; OHLSON, Mikael; ZACKRISSON, Olle. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests. *Journal of Vegetation Science*, 1995, 6.2: 291-298.

HÖRNBERG, Greger; OHLSON, Mikael; ZACKRISSON, Olle. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, 27.7: 1015-1023.

JANDA, Pavel; BAČE, Radek; SVOBODA, Miroslav. Význam mikrostanovišť pro obnovu v horském smrkovém lese na Trojmezí.

JANDA, Pavel, et al. Věková a prostorová struktura horského smrkového lesa v I. zóně „Trojmezí“ v NP Šumava. *Silva Gabreta*, 2010, 16.1: 43-59.

JANDA, Pavel, et al. Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2014, 330: 304-311.

JEŽEK, K. Contribution of regeneration on dead wood to the spontaneous regeneration of a mountain forest. *Journal of Forest Science*, 2004, 50.9: 405-414.

JONÁŠOVÁ, Magda; MATEJKOVA, Ivona. Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian journal of forest research*, 2007, 37.10: 1907-1914.

JONÁŠOVÁ, Magda; PRACH, Karel. Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 2004, 23.1: 15-27.

KRANKINA, Olga N.; HARMON, M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. *Boreal Forests and Global Change*, 1995, 227-238.

KRESTOV, Pavel V.; NAKAMURA, Yukito. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the far east. *Folia Geobotanica*, 2002, 37.4: 441-473.

KUULUVAINEN, Timo; KALMARI, Riku. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. In: *Annales Botanici Fennici*. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 2003. p. 401-413.

KUULUVAINEN, Timo. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. In: *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Zoological Publishing Board, 1994. p. 35-51.

LAIHO, Raija; PRESCOTT, Cindy E. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, 34.4: 763-777.

MALLIK, A. U.; PELLISSIER, F. Effects of *Vaccinium myrtillus* on spruce regeneration: testing the notion of coevolutionary significance of allelopathy. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26.9: 2197-2209.

MELLANDER, Per-Erik; BISHOP, Kevin; LUNDMARK, Tomas. The influence of soil temperature on transpiration: a plot scale manipulation in a young Scots pine stand. *Forest Ecology and Management*, 2004, 195.1: 15-28.

MENCUCCINI, M.; PIUSSI, P.; SULLI, A. Zanzi. Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest: patterns of temporal and spatial variation. *Forest Ecology and Management*, 1995, 76.1: 109-125.

MERGANIČOVÁ, Katarína, et al. Deadwood in forest ecosystems. *Forest Ecosystems – More than Just Trees, InTech Book*, 2012, 81-108.

METSLAID, Marek, et al. Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release. *Forest ecology and management*, 2007, 250.1: 56-63.

MOTTA, Renzo, et al. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 2006, 235.1: 155-163.

MOTTA, Renzo. Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 2003, 181.1: 139-150.

NOVÁKOVÁ, Markéta H.; EDWARDS-JONÁŠOVÁ, Magda. Restoration of Central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 2015, 344: 120-130.

PELLISSIER, François. Effect of phenolic compounds in humus on the natural regeneration of spruce. *Phytochemistry*, 1994, 36.4: 865-867.

PLÍVA, Karel, Ing. Typologický klasifikační systém ÚHÚL, *ÚHÚL Brandýs n. L.*, 1987: str. 26, 39.

PONGE, Jean-François, et al. The forest regeneration puzzle. *BioScience*, 1998, 523-530.

RAMMIG, A., et al. Forest regeneration after disturbance: a modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222.1: 123-136.

SVOBODA, Miroslav. Trojmezenský prales- realita nebo mýtus? *Živa* 2005/4 str. 190-192

SVOBODA, Miroslav, et al. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 2010, 260.5: 707-714.

TORKILDSEN, G. B. The cause of poor reproduction of Spruce in stands with and undergrowth of bracken. *Blyttia*, 1950, 8.4: 160-4.

ULBRICHOVÁ, I.; REMEŠ, J.; ZAHRADNÍK, D. Development of the spruce natural regeneration on mountain sites in the Šumava Mts. *Journal of Forest Science*, 2006, 52.10: 446-456.

VACEK, S. Přirozená obnova buku lesního hřížením. *Časopis Krkonoše - Jizerské hory*, 2010

VEBLEN, Thomas T., et al. Disturbance regime and disturbance interactions in a Rocky Mountain subalpine forest. *Journal of Ecology*, 1994, 125-135.

VORČÁK, J.; MERGANIČ, J.; SANIGA, M. Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. *Journal of Forest Science*, 2006, 52.9: 399-409.

VRŠKA, T.; HORT, L. Terminologie pro lesy v chráněných územích. *Lesnická práce*, 2003, 11: 585-587.

ZENÁHLÍKOVÁ, Jitka; SVOBODA, Miroslav; WILD, Jan. Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava, *Silva Gabreta vol. 17 (1)* p. 37–54 Vimperk, 2011

ZHOU, Li, et al. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research*, 2007, 18.1: 48-54.

ŻYWIEC, Magdalena; HOLEKSA, Jan; LEDWOŃ, Mateusz. Population and individual level of masting in a fleshy-fruited tree. *Plant Ecology*, 2012, 213.6: 993-1002.

ŻYWIEC, Magdalena; LEDWOŃ, Mateusz. Spatial and temporal patterns of rowan (*Sorbus aucuparia* L.) regeneration in West Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology*, 2008, 194.2: 283-291.

ZIELONKA, Tomasz. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement?. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17.6: 739-746.

ZIELONKA, Tomasz; NIKLASSON, Mats. Dynamics of dead wood and regeneration pattern in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. *Ecological Bulletins*, 2001, 159-163.