

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



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

Bakalářská práce

Autor: Marek Matoušek

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

2014

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra pěstování lesů

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Matouš Marek

Lesnictví

Název práce

Horské smrkové lesy a jejich vývoj po rozsáhlých disturbancích

Anglický název

Mountain spruce forests and their development following large severe disturbances

Cíle práce

Cíl práce je vypracovat literární rešerši na uvedené téma.

Metodika

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

Harmonogram zpracování

Práce bude vypracována v průběhu roku 2013 a 2014.

Rozsah textové části

20 – 30 stran

Klíčová slova

disturbance, dynamika lesa, přirozená obnova, mikrostanoviště, populační dynamika

Doporučené zdroje informací

Hofgaard, A., 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 4: 601-608.

Hunziker, U., Brang, P., 2005. Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management* 210, 67-79.

Kupferschmid, A.D., Bugmann, H., 2005. Predicting decay and ground vegetation development in *Picea abies* snag stands. *Plant Ecology* 179, 247-268.

Kuuluvainen, T., 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland. A review. *Annales Zoologici Fenniae*, 31, 35-61.

Rammig, A., Fahse, L., Bebi, P., Bugmann, H., 2007. Wind disturbance in mountain forests: Simulating the impact of management strategies, seed supply, and ungulate browsing on forest succession. *Forest Ecology and Management* 242, 142-154.

Vedoucí práce

Svoboda Miroslav, doc. Ing., Ph.D.

Termín odevzdání

duben 2014



prof. Ing. Vilém Podrázský, CSc.

Vedoucí katedry

prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.

Děkan fakulty

V Praze dne 27.11.2013

Prohlášení, že jsem bakalářskou práci na téma:

Horské smrkové lesy a jejich obnova po rozsáhlých disturbancích,

vypracoval samostatně pod vedením doc. Ing. Miroslava Svobody, Ph. D., a použil jen
prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

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

V Praze dne 24. 4. 2014

.....

Tímto bych chtěl poděkovat doc. Ing. Miroslavu Svobodovi, Ph. D., za nabídku tohoto tématu a za cenné rady a kritické hodnocení během jeho zpracování.

Abstrakt

Cílem této studie je popsat obnovu horských smrkových lesů po rozsáhlých disturbancích v návaznosti na charakter smrčiny, jejich dynamiku a stabilitu, a také zhodnotit některé sledky kalamitní těžby. Samotná regenerace je popsána v závislosti na původní narušení a vnějších podmínkách. Hlavní otázkou tedy je, co přirozenou obnovu ovlivňuje, a jak se vyvíjí les na územích ponechaných samovolnému vývoji ve srovnání s územím po kalamitní těžbě.

Dynamiku obnovy ovlivňuje řada faktorů, včetně mikrostanoviště, které je pro smrk vzhledem k jeho nárokovatelným podmínkám zvláště důležité. Často se jedná právě o stanoviště, vytvořené disturbancí. Ty smrk vyvolávají jako konkurenční výhodu a to především v nepříznivých stanovištních podmínkách. Na obnovu působí i vnější faktory, jako nadmořská výška a pozice v porostu. V poslední době je také velice aktuální téma kalamitní těžby, především pak v chráněných oblastech. Ze studie vyplývá, že i ponechání smrčiny samovolnému vývoji probíhá regenerace v téžinou velice dobře, i když výsledky studií se do určité míry liší v závislosti od místních podmínek. Zásadní pro obnovu je mrtvé dřevě, které však po těžbě nemá šanci uplatnit svůj mnohostranný pozitivní vliv. Po disturbanci se navíc v bezzásahových zónách vytvoří porost více strukturálně diferencovaný a tedy stabilnější.

KLÍČOVÁ SLOVA: DISTURBANCE, DYNAMIKA LESA, PŘIROZENÁ OBNOVA, MIKROSTANOVIŠTĚ, POPULAČNÍ DYNAMIKA

Abstract

The objective of this study is to describe the recovery of mountain spruce forests after extensive disturbances in relation to the nature of the spruce, its dynamics and stability, and also to evaluate some consequences of salvage logging. The regeneration itself is described in dependence on the cause of disturbance and external conditions. The main question is therefore what affects natural regeneration and how the forest develops on lands left to spontaneous development as compared with lands after salvage logging.

The dynamics of regeneration is influenced by a number of factors, including the microsite which is especially important for the spruce regarding its demands and growth conditions. Often it is just a post disturbance microsite. It is used by the spruce as a competitive advantage, especially in unfavourable site conditions. The regeneration is also affected by external factors as altitude and the position in space. Salvage logging has been lately also a current topic, especially in protected areas. The study shows that while leaving the spruce to spontaneous development regeneration usually runs very well, though results of studies vary to some extent depending on local conditions. What is essential for the regeneration that is dead wood which, however, has no chance to exercise their multilateral positive impact. Moreover, the disturbance in the non-intervention zones will create more structurally differentiated stand and therefore more stable.

KEY WORDS: DISTURBANCES, FOREST DYNAMICS, NATURAL REGENERATION, MICROSITE, POPULATION DYNAMICS

Obsah:

1. Úvod	9
2. Vlastnosti přirozených smrčín a druhu <i>Pice abies</i> z hlediska dynamiky porostu.....	10
2.1 Charakteristika druhu <i>Picea abies</i> s ohledem na obnovu a stabilitu porostu	10
2.2 Struktura přirozené smrčiny	11
2.3 Přirozený vývojový cyklus a jeho vztah ke stabilitě porostu.....	13
3. Přirozená obnova a populační dynamika smrčín v závislosti prostředí.....	16
3.1 Obsazení mikrostanovišť	16
3.2 Hustota a struktura zmlazení.	20
3.3 Poloha v porostu	21
4. Disturbance a její vliv na obnovu porostu	22
4.1 Základní význam disturbancí.....	22
4.2 Větrná kalamita.....	23
4.3 Působení Lýkožrouta smrkového	26
4.4 Požáry	28
4.5 Vliv spárkaté zvěře	29
5. Vliv kalamitní těžby na obnovu smrčín po disturbanci	30
6. Závěr.....	33
7. Literatura	34

1. Úvod

Horské smrčiny jsou v mnoha ohledech jedinečné díky jejich struktuře a vlastnostem, které podmiňují jejich dynamiku. Zásadním faktem, ovlivňujícím četnost disturbancí je stabilita porostu. Ta je právě u horských smrčiny často nízká, díky její struktuře a vlastnostem smrčku, zvláště pak na určitých lokalitách a v konkrétních fázích vývojového cyklu. Tyto vlastnosti určují režim disturbancí, který je v porostu smrčiny relativně pravidelný, a disturbance jsou zde obnovným a prvkem, často podmiňujícím strukturu lesa v závislosti na jejím rozsahu (Čada et al. 2013). Proto je v současné době, kdy pronikáme do základního významu disturbancí, téma regenerace smrčiny tolik aktuální a důležitá. Důležité je nejen pochopit režim narušení v porostních lesích a jejich dopad, ale také schopnost ekosystému navrátit se do původního stavu. Cílem této práce je především zachytit dynamiku regenerace a vlivy, které na ni působí a popsat porostovou obnovu po narušeních.

V současné době se také často dělá otázka, zdali následky po katastrofě odstranit, či dát prostor porostové sukcesi, tedy nechat místo bez zásahu. Tato práce nešetří souhrnné výhody a nevýhody kalamitní těžby z různých pohledů v chráněných nebo hospodářských lesích, ale poukazuje na její vliv na porostový vývoj smrčiny a jeho strukturu. Do této problematiky samozřejmě vstupuje i stránka ekonomická, tedy produkční funkce lesa a mnoho dalších aspektů. Pochopení ekologických problémů například v porostových ekosystémech je ovšem základní kámen, bez kterého se nedají odvodit budoucí důsledky managementu. Právě porostové ekosystémy jsou totiž jedinou základnou, kde je vůbec možno porostní procesy zkoumat a pochopit (Míchal a Petrášek 1999) a už jen proto bychom se měli snažit je zachovat alespoň tam, kde je to možné.

Někdy však může být otázka výběru různých ochranných a lesnických opatření otázkou filozofickou, citovou nebo otázkou vztahu jednotlivce k různým porostním i ekonomickým hodnotám. Pro něho může být například druhová diverzita v bezzásahových zónách pouze zprofanovaným pojmem a nemá pro něj praktický ani finanční význam. Cílem ekologie lesa je mimo jiné zhodnotit vztahy v ekosystému lesa a potvrdit (či vyvrátit), že dané porostní hodnoty skutečně cenu mají.

2. Vlastnosti p irozených smr in a druhu *Pice abies* z hlediska dynamiky porostu

2.1 Charakteristika druhu *Picea abies* s ohledem na obnovu a stabilitu porostu

Smrk ztepilý *Picea abies* (dále jen Smrk) je v podmínkách střední Evropy typickou horskou a podhorskou dřevinou s optimem mezi 600 a 1000 m n. m. (Musil, 2003).

Isté smrky jsou ovšem ve značné výšce nadmořských výškách. Například na Třemšíně, kde je vegetační pásmovitost posunuta z náhorních hor nejvýše, se vyskytují zhruba až od 1250 m n. m. (Prach a Jonášová 2005). Na většině území tvoří smrk horní hranici lesa a dokonce horní hranici stromovou (Musil, 2003), kde tvoří p irozené monokultury.

Vzhledem k nárokům na světlo není tato dřevina posuzována jednoznačně a přitom je tento aspekt velice důležitý pro pochopení některých procesů dynamiky a obnovy smrkových porostů. Tyto nároky se totiž mění především s výškou, kvalitou stanoviště a nadmořskou výškou. Musil (2003) například charakterizuje smrk jako polostinnou dřevinu, která je v mládí více tolerantní k zástíně a neztrácí potenciální rostovou energii, je-li se projeví po uvolnění. Schopnost v mládí více snášet zástín (někdy i prakticky bez přítomnosti), dává smrku schopnost obnovovat se i v porostech jiných dřevin (Tymek 1993). Smrk je schopen vydržet útlak výšších jedinců v porostu po dobu 100 až 160 let a dává se tak z náhorních dřevin na druhé místo, hned po Jedli (Korpe 1989). I přes tuto schopnost však Smrk i v mládí přímě vyhledává v porostu místa s nadprůměrnou intenzitou osvětlení (Simard 1998). Někdy i tedy edí Smrk jako dřevinu světlomilnou, která má však schopnost odolat zástíně (Kndlmann et al. 2012). Je ale zřejmé, že smrk je také náročnější na světlo se stoupající nadmořskou výškou (Holeksa et al., 2006). To naznačuje i fakt, že semenáky v montánním pásmu nepotřebují pro zdárný růst přímé záření (stačí jim pouze difuzní), zatímco v subalpínském pásmu je pro smrkové semenáky toto záření nezbytné (Hunziker a Brand 2005). Schopnost snášet zástín se zvyšuje obecně i se zvyšující se kvalitou stanoviště (Musil 2003). I rostové schopnosti charakteristiky smrku se mění s výškou. U semenáky klesá roční výškový přírůstek i roční nárůst sušiny se zvyšující se výškou (Hunziker a Brand 2005).

Jeden z hlavních aspektů ovlivňující mechanickou stabilitu je kořenový systém a právě z tohoto pohledu je Smrk považován za jednu z nejlabilnějších dřevin. Jeho kořeny jsou totiž rozprostřeny převážně v malé hloubce pod povrchem tak, aby mohl intenzivně vyúflívát svrchní humusové horizonty, které tím vyerpává. Tato dřevina je nejlabilnější na půdách podmáčených (Musil 2003). Nejvíce jsou tedy smrkové porosty postaveny na glejových, semiglejových a rašeliných půdách, přičemž ke snížení stability může přispívat i zvýšená koncentrace hliníku v půdní vodě, který způsobuje hnilobu kořenů (Mrázek a Pačez 1986). Kořenový systém je ale variabilní a utváří se především podle půdních poměrů. Důležitou roli hraje obsah kyslíku v půdě, na který je smrk poměrně náročný a proto nevytváří kořeny tam, kde je ho nedostatek. Proto bývá smrk omezen hladinou spodní vody a v místech, kde je vysoká, vytváří extrémně povrchový kořenový systém. Ovšem v příznivých podmínkách na lehčích půdách může smrk zakořenit až 6m hluboko (Musil 2003).

Hlavní podíl rozvoje a hustoty vertikálních kořenů se vytváří v mladé růstové fázi a vyskytují se především u kmene a na obvodu koruny, kam stéká voda. Hloubka prokorenění závisí také na úvlivnosti stanoviště. Pokud jsou povrchové horizonty dostatečně bohaté, nemá důvod vytvářet hlubší kořeny a kořeny jsou spíše hustší a kratší, zatímco na chudých jsou řidší a delší tak aby se dostali do flivnější půdy. Účinným vztahem je korunový pláň, čím rozsáhlejší je také kořenový systém Smrku. Poměrně často se vyskytují také chodivé kořeny, jako důsledkem klíčení na pařezu či padlém kmeni (Musil 2003).

2.2 Struktura přirozené smrčiny

Tato část popisuje hlavní aspekty struktury, které ovlivňují vztah smrkového porostu k režimu disturbance a k jeho celkové dynamice a tedy i k obnově porostu. Protože jedinou objektivně srovnatelnou základnou pro hodnocení změn v ekosystémě je jejich přirodní stav neovlivněný člověkem (Míchal a Petříček 1999), budeme se zatím v novat strukturu pouze pralesů a přirozených lesů. Prales je člověkem nenarušený ekosystém, který představuje v rámci daného druhu a stanoviště poslední vývojový úroveň lesa, tedy les klimaxový (Korpe 1991). Ovšem někdy se používá jako synonymum pro prales les přirodní, a to může být i nenarušený nepřirozený či přechodný les, jakofito stupeň ontogenetického vývoje (Korpe 1989).

Mezi obecné charakteristiky pirozených lesů z hlediska struktury patří rozdílný podíl na rozdílném dožívání jednotlivých stromů a delším trváním obnovy porostu (Korpe 1989, 1991). Tato charakteristika je velice dynamická a je závislá na stupni ontogenetického vývoje, popsaného v další kapitole. Z této známe rozdíly v rozložení stromů jednotlivých druhů v rámci stanovištních podmínek dosahují velice vysokých hodnot (Lamedica et al., 2011), ovšem jsou zde hojně zastoupeny i stromy všech dalších výškových tříd, čímž je v klimaxovém stádiu dosaženo vysokého vertikálního zápoje. Po vstupu do vývojového cyklu pirodního lesa je tento les tedy vícevrstevný. Přitom stromy také získávají poměrně vysoký dřevní koeficient. Proto má prales vysokou statickou, ale i ekologickou stabilitu (Kouřil, 2003).

V některých hospodářských lesích, jako je například les výběrný, a v lesích, kde se aplikuje pirod blízké hospodaření, je zastoupení tloušťkových tříd v rámci obnovy reprezentováno negativní exponenciální křivkou (Helivell, 2004), tedy obrácenou J-křivkou. To znamená, že nejvíce jedinců je v nejnižších tloušťkových (a tedy v mladších a výškových) třídách. To lze jednoduše vysvětlit autoregulačními procesy, kdy nejvyšší úmrtnost postihuje především nejnižší tloušťkové třídy, což je dáno konkurenčním zteněním, respektive bojem o světlo, které je ve smrkových porostech ústředním limitujícím faktorem fotosyntézy (Lamedica et al. 2011). Tloušťkové rozložení tohoto tvaru značí, že v porostu probíhá obnova plynule (Kuuluvainen et al. 1998). To ovšem neplatí v případech, kdy les je formován vnitřním narušením a obnova tak probíhá v určitých periodách (Szwagrzyk a Szewczyk 2008), což je typické právě pro smrkové pralesy, kde je známa výšková diferenciace, související s nepravidelnou, přerušovanou obnovou. Pro lesy pirozené nebo obecně pro lesy bez dlouhodobého vlivu člověka bývá typická tzv. křivka senescentní, což znamená, že k reverzní J-křivce se přidává senescentní fáze, kdy v nejvyšších tloušťkových třídách je opět prudký pokles (Podrázský 1999). U smrkových porostů se tloušťkové členění neliší mezi jednotlivými vývojovými fázemi tolik, jako ve smíšených i bukových pralesích. Tloušťkové rozložení v nižších pásmech tvoří spíše dvouvrstevnou křivku, zatímco ve vyšších pásmech přechází do klesající (Obrácené J) křivky, díky plynulejší obnově (Korpe 1989).

S rozložení tloušťkové souvisí i rozložení výškové a věkové. Ovšem i přes výrazné věkové rozdíly, dané přerušovanou obnovou smrku, výškové rozdíly nejsou příliš velké a vysoká variabilita věkové, srovnatelná například s výběrným lesem je pouze v nejvyšších nadmořských výškách (Korpe 1989), přičemž věková stromů s rostoucí

nadmořskou výškou klesá (Holeksa, 2007), což je dáno především snižující se teplotou v tomto gradientu (Svoboda 2005). Relativně vysoké variability navíc smrčiny dosahují pouze v krátkém časovém období ve stádiu dorůstání, je to před úplným rozpadem horního stromového patra a to v případě pozvolného maloplošného rozpadu. V případě velkoplošného rozpadu vzniká porost téměř stejnový, horizontálně zapojený (Korpe 1989).

Pro přirozené horské smrčiny je u distribuce jedinců na ploše typická nepravidelná, případně hloukovitá struktura (Kuuluvainen 1998; Holeksa 2007). Tendence jedinců ke shlukování jsou prokazatelně vyšší ve vyšších nadmořských výškách a u horní hranice lesa (Holeksa, 2007), kde je ve srovnání s nižšími polohami i vyšší stabilita plošného zápoje, která se ve fázi rozpadu pohybuje mezi hodnotami 0,4 a 0,9. V subalpínském pásmu je celkově vyrovnanější struktura s vyšším horizontálním zápojem ve fázi optima na větších plochách. Je zde pozvolnější maloplošná obnova a vyšší odolnost (Korpe 1991)

Obecně má přirodní les často zrnitou strukturu ve všech směrech, ovšem není tomu tak vždy. Příkladem mohou být lesy na extrémních stanovištích, nebo mimořádná konkurenceschopnost jedné dřeviny, což je případ právě smrkových porostů (Korpe 1991). Můžeme tedy říci, že smrkový prales je ve srovnání s jinými přirodními lesy relativně strukturálně homogenní (Korpe 1989; Šada a Svoboda 2011).

2.3 Přirozený vývojový cyklus a jeho vztah ke stabilitě porostu

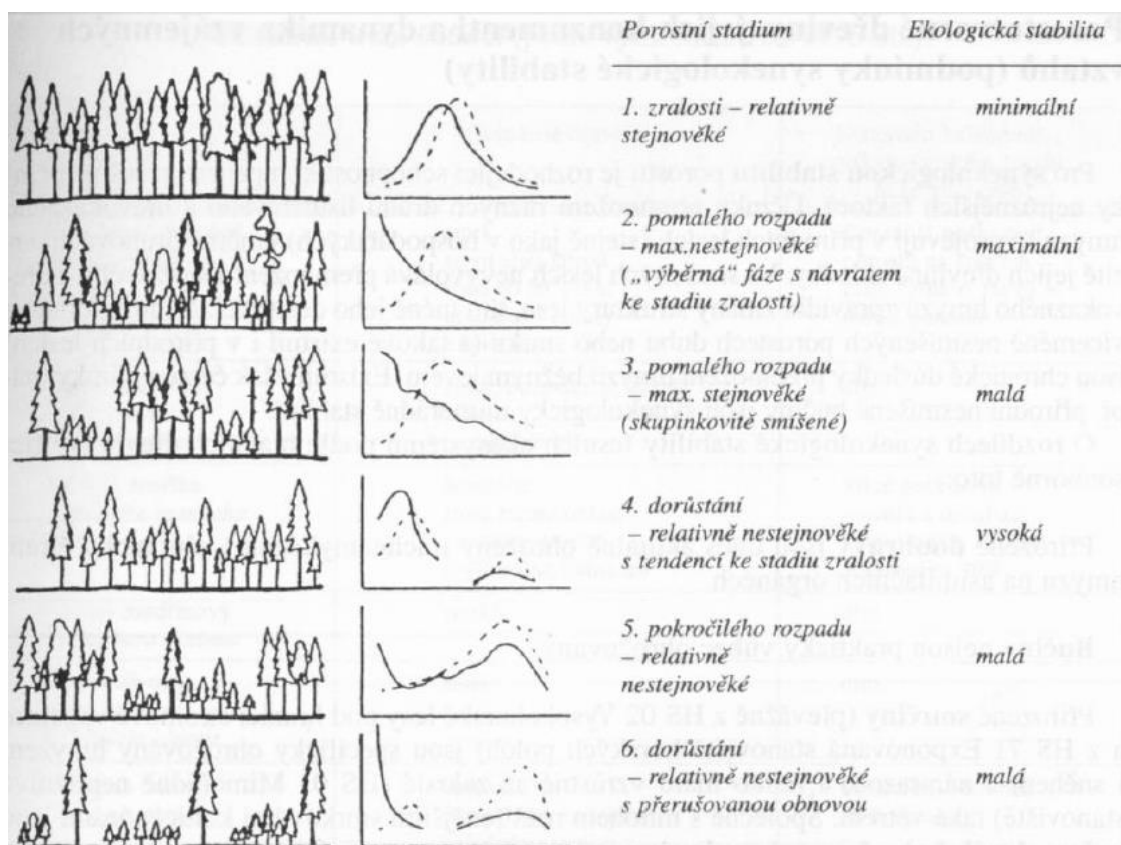
Zde budeme opět především velký vývojový cyklus, protože ten se děje na základě velkoplošných disturbancí. Malý vývojový cyklus se týká pouze klimaxového stádia, a proto jej budeme podrobněji rozebírat jako součást velkého vývojového cyklu. Jak již bylo zmíněno, velký cyklus je podmíněn velkoplošným rozpadem lesa. Ten musí být v rozsahu alespoň hektar a trvat po desetiletí (Míchal a Petříček 1999). Nový porost tedy vzniká sekundární sukcesí na téměř holých plochách. Zde se mění mikroklimatické i fyzikální podmínky, zvyšuje se radiace a tepelné rozdíly, zvyšuje se doasaň mineralizace a zásoba živin, ale i zásoba vody (Podrázský 1999).

Na těchto plochách se jako první vyvíjí rostliny s rychlou schopností šíření, nebo se vyvíjejí z propagulí, které se na této ploše již vyskytovali. Typický sled vegetace, která je dominantní na plochách v průběhu sukcese, je v číně tento: jednoleté plevely a bylinné trvalky a keře a raná sukcesní dřevina a pozdní sukcesní dřevina.

(Begon, Harper, Townsend 1997), p í emfl v lesních porostech je rychlý nástup stádia ran sukcesních (pionýrských) d evin, které tvo í p ípravný les. Po n m nastupuje les p echodný a kone ným stádiem je klimaxový vrcholový les (Korpe 1991). Pionýrské druhy, které tvo í první fázi lesa, nejsou v bec schopny klí it pod zápojem na rozdíl od t ch klimaxových. Mají také velké množství lehkých a dobre –itelných semen, což zvyšuje jejich pravd podobnost prvního osídlení holé plochy. Po rychlém obsazení plochy následuje také rychlá a intenzivní vyuffívání flivin na ploše. S postupným –í ením klimaxových druh , které rostou pomaleji, tedy klesá i rychlost fotosyntézy na jednotku listové plochy v daném ekosystému (Begon, Harper, Townsend 1997). Jak jsme již uvedly, na holých plochách jsou celkov nestabilní (prom nlivé) klimatické podmínky. T mto podmínkám jsou pionýrské d eviny také áste n p ízp sobeny svou odolností v í mrazu a suchu. Mají také ásnou kařdoro ní úrodu semen zaji–ující ásový náskok p ed konkurencí. V d sledku tyto d eviny pozitivn zlep–ují tepelné podmínky a vodní režim, a zároveň svým opadem, který je v prosv tleném porostu rychle rozložitelný, zlep–ují humusový stav p dy (Korpe 1991).

I p es to, fle Smrk vytvá í v 8 vegeta ním stupni p írozené klimaxové monokultury (Korpe 1989), není typickou pozdn sukcesní (klimaxovou) d evinou. Smrk se totiž v ur itých situacích chová jako d evina pionýrská, což je dáno kombinací jeho relativní sv tlmilnosti se schopností dobre sná–et zástin (Kindlmann et al. 2012). Proto se m fme setkat i se za azením do skupiny šdlouze flujících pionýr ō, jakořto mezistupe mezi pionýrskými a sukcesními d evinami (Huss 2004).

Ani klimaxový les není statický z hlediska struktury a probíhá v n m malý vývojový cyklus, který má t í základní stádia. Ty se mohou d lit na r zné fáze, z nichřl n které jsou obecn platné a n které se vyskytují jen v ur itých p ípadech (Podrázský 1999). My se budeme zabývat cyklem probíhájícím v horských smr inách, které mají strukturu popsanou v kapitole 2.2. Doba vývojového cyklu smr in trvá 300-400let, p í emfl tato doba závisí na v ku, kterého se smrk v daném míst dořívá, takže i na nadmo ské vý–ce (Korpe 1989, 1991). Prvním stádiem je stádium dor stání, p í kterém je nejintenzivn j–í p ír st mladých stromk . Spodní a st ední vrstva má tedy vysoký stupe zápoje a vysokou vitalitu. Po et flivých strom í d evní zásoba je v této fázi pr m rná a horní vrstva má slab–í úmrtnost (Korpe 1989). Ve stádiu dor stání je nejvy–í možná mechanická stabilita porostu. To je dáno vysokým rozp tím nejníř–ho (mladé dor stající stromky) a nejvy–řho (hlavní stromové patro) t flí–t v porostu.



Obrázek 1.: Schematické porostní profily jednotlivých vývojových fází boreální smrky (Dyrenkov 1984 In Míchal a Petříček 1999) a jejich ekologická stabilita. Plná čára v grafu vyznačuje relativní počet kmenů, přerušovaná čára odpovídající podíl dřevní hmoty m^3/ha (Míchal a Petříček 1999).

U výše popsaného rozpadu je, tím je zpravidla vyšší mechanická stabilita (Míchal a Petříček 1999). Mladé stromy vyrostou rychleji a v pozdějším věku tento přírůstek kulminuje, což při dlouhověkosti dřeviny způsobí, že spodní etáží doroste do hlavní úrovně. I přes značnou obnovu se tedy porost vyrovná a dospěje tak do stadia optima (Korpe 1989). Porost má značný horizontální zápoj, který podmiňuje nízký rozptyl vysoko položeného tláku. Stromy mají také vysoko nasazené úzké koruny a vysoký tlákovostní koeficient. To vše podmiňuje nízkou mechanickou stabilitu a lesy svou výstavbou připomínají pasečný les hospodářský. U výše popsaných stromů v této fázi jsou a výše mají posazené koruny, čímž je jejich odolnost vůči vtrhu sněhu i námraze (Míchal a Petříček 1999).

Fáze optima je poměrně krátká v subalpínských smrkových lesích, zatímco fáze rozpadu, obnovy a dorůstání jsou oproti níže položeným a nedochází tedy tak často k výkyvům ve stabilitě porostu (Korpe 1991). V subalpínských lesích je navíc výrazně nižší tlákovostní koeficient (výška/výškový tloušťka) podmiňující lepší stabilitu (Míchal a Petříček 1999), což podmiňuje i fakt, že s rostoucí nadmožskou výškou klesá průměrná výška stromů (Holeksa, 2007).

Porost postupně dospěje do stádia, kdy starší skupina stromů začne v této fázi odumírat a začne fáze rozpadu. Při výrazném vnějším narušení však může porost přejít ze stádia optima opět do fáze pípravného lesa (Míchal a Petříček 1999).

3. Pírozená obnova a popula ní dynamika smr in v závislosti prost edí

3.1 Obsazení mikrostanovi–

Obnova smrku, respektive vzcházivost a zdárný vývoj smrkových semená k je závislý na mnoha vnějš i vnit ních faktorech. Jedním z d ležitých předpokladů pro efektivní obnovu je i vhodné mikrostanovi–t . U smrku záleží především na formě a pokryvu substrátu a na sv telných podmínkách. Význam mikrostanovi–t se ovšem mění s podmínkami prost edí. Závisí tedy na charakteru okolního prostředí, respektive na jeho vhodnosti s ohledem na uchycení a r st semená ku, takže čím vhodn ěí bude okolní substrát, tím mén ě zmlazení se bude akumulovat například na mrtvém dřevě (Kuuluvainen 1994).

Jedním z nejvýhodn ěích stanovi–t pro smrkové semená ky je tlející dřev o. Pozitivní efekt mrtvého dřeva na zmlazování smrku je prokazatelné z více studií (např.: Hunziker a Brang 2005; Ba e et al. 2009; Svoboda et al. 2010; Grenfell et al. 2011; Vodde et al. 2011; Fischer a Fischer 2012). Ba e (2009) například uvádí, že i přes relativně malé množství ležícího mrtvého dřeva a pahýlů na zkoumané ploše (zhruba 5%) se na tomto substrátu nacházelo více než polovina všech smrkových semená k (viz. Obr. 2). Podobné výsledky uvádí i Svoboda (2010) v Národním Parku Tšmava, kdy podíl zmlazení smrku na mrtvém dřevě byl vzhledem k celkovému zmlazení na těchto zkoumaných plochách v průměru od 35% do 80%, přičemž mrtvé dřev o zabíralo od 4% do 9% z celkové plochy. Stejně tak i auto i Grenfell et al. (2011) zaznamenali poměrně velké rozdíly v obsazení tohoto stanovi–t na jednotlivých plochách, kdy například na lokalitě Dvina-Pinega (Rusko – střední boreální zóna) se vykytovalo 80% malých semená k na mrtvém dřevě a na lokalitách Pallas-Ylläs (Finsko-severní boreální zóna) a Kazkim (Rusko-severní boreální zóna) ušlo pouze 40%. Na lokalitě Dvina-Pinega je vyší procento dáno především vyším množstvím mrtvého dřeva na lokalitě .

Mnohoství tohoto substrátu tedy významn podporuje obnovu smrku. Objem mrtvého dřeva v porostu může být ovlivněn rychlostí jeho rozkladu v tamních podmínkách. Čím p íznív j-í a rychlejší rozklad, tím zpravidla mén mrtvého dřeva se na lokalit vyskytuje. Vliv může mít i lidský zásah v porostu (odvoz dřeva), i když problém v relativně dávné minulosti (Svoboda a Pouska 2008). Mnohoství mrtvého dřeva souvisí i s režimem disturbance. Při modelu malých narušení, kdy se les pozvolna rozpadá na relativně malých plochách (do několika ha) kolísá množství mrtvého dřeva v rámci porostu relativně málo okolo určité hranice. Naopak při rozsáhlých narušeních a tedy velkoplošných rozpadech (stovky ha), je množství dřeva nevyrovnané a je závislé na fázi vývojového cyklu a na příchodu disturbance (Svoboda 2007a).

Výhody tohoto stanoviště pro růst mladých smrků jsou prokázány v mnoha ohledech. Semena ky smrku zde rostou prokazatelně rychleji. Smrk může například mít z důvodu nižší teploty dřeviny, s čímž je spojeno i důležitější snížení hu v porovnání s jinými substráty (Mayer a Ott 1991) a tedy prodloužení vegetační doby. Má se za to, že jeden z nejvýznamnějších faktorů, je také omezení konkurence s těmi, kterými bylinami a mechy a zároveň vysoká vlhkost substrátu a poměrně dobrá výživnost, díky spojení jemných kůstek semenáky s půdou (Harmon and Franklin 1989). Dobře zajištěnou výživu podkládá i fakt, že semena ky rostoucí na dřevině mohou mít obsah živin ve své biomase vyšší, než je tomu u semenáky rostoucích na jiných stanovištích (Baier et al., 2006). V průběhu rozkladu je totiž koncentrace hlavních prvků (N, K, P) ve dřevině konstantní a nemá na to vliv ani poloha kmene (Köster et al. 2007). Mrtvé dřevo také zadržuje vodu a je tak v obdobích sucha vhodné pro různé typy organismů (Svoboda 2007b). Proti tomu ovšem stojí fakt, že v nichž případech mohou semena ky na mrtvém dřevě odrostat pomaleji například díky zvýšené konkurenci semenáky na kmenech, čímž se může zvyšovat jejich mortalita (Kuuluvainen a Kalmari 2003). Kupferschmit a Bugmann (2005) také zaznamenaly ve vyšším subalpínském pásmu snížený přírůstek na mrtvém dřevě, zatímco v montánním pásmu byl přírůstek srovnatelný s jinými stanovišti.

Semena ky se na mrtvém dřevě vyskytují afluod určitého stupně rozkladu a čím vyšší tento stupeň je, tím je substrát pro semena ky vhodnější. Zmlazení se například na spadlém kmeni může objevit již po 10 letech (Zielonka 2006). Hofgaard a Aanika (1993) ale uvádí, že v místních podmínkách švédských boreálních lesů, se obnova na padlých kmenech objevovala afluod 50 let starých kmenů. Rychlost rozkladu se totiž liší od podmínek prostředí i od pozice kmene. Kmen se rozkládá rychleji, když leží na zemi,

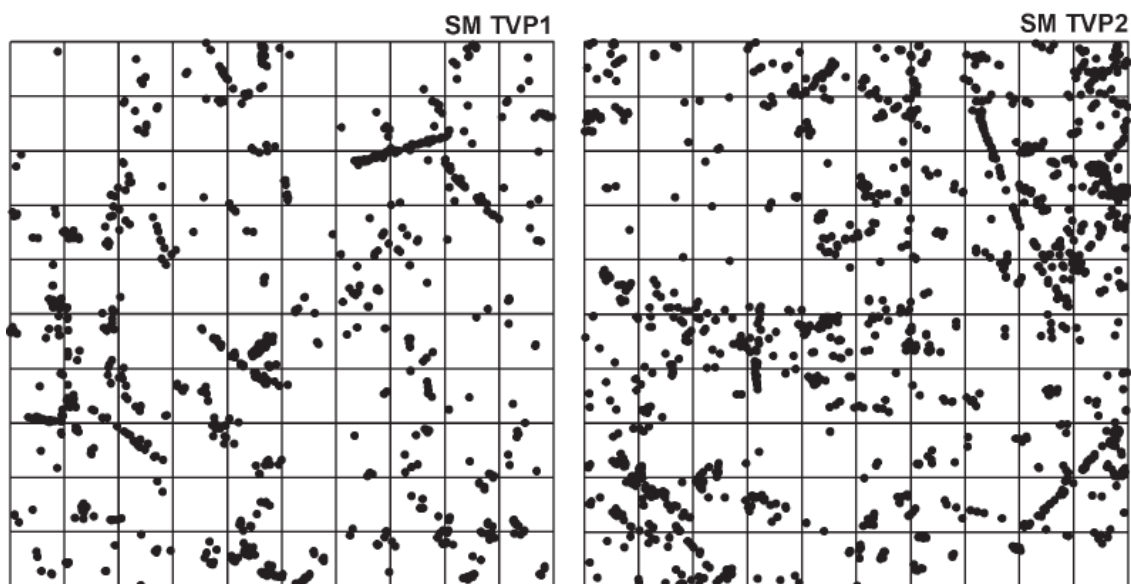
neří když je ve vzduchu, například zapršený o jiný strom. Záleží také na druhu dřeviny (resp. na hustotě dřeva) nebo na případné míře narušení porostu (Köster 2009b). Dřeva se rozkládá také podle toho, jaká je biologická aktivita mikroorganismů a rozkladných hub na daném místě a z jakých příčin dřeva odumřelo. Také záleží na stanovištních a klimatických podmínkách (Svoboda a Pouska 2008), kdy dřeva se rozkládá rychleji na místech více prosluněných, především v místech po disturbancech, což může být způsobeno snížením transpirace na lokalitě a tedy lokálním zvýšením vlhkosti, takže dřeva méně vysychá. Tyto vlhké a zároveň teplé podmínky jsou ideální pro rozkladné organismy včetně hub (Köster 2009b). Rychlost rozkladu může záviset i na rozměrech padlého stromu. Stojí také za zmínku, že množství mikroorganismů rozkládajících organickou hmotu (tedy i dřeva) je ovlivněno také množstvím mrtvého dřeva, protože velká část je na něj vázána (Svoboda 2007b). Je tu tedy určitě pozitivní zpětná vazba. Rozmístění mladých smrků podle názoru uje obrázek 2 (Bačák et al. 2009). Zde můžeme vidět nepravidelné rozmístění dané vázaností na mikrostanoviště, především na mrtvé dřeva. To je vidět na lineárním rozmístění některých stromků, rostoucích na kmeni.

Smrkové zmlazení reaguje také na mikrorelief, protože semenačky mají tendenci vyhledávat spíše vyvýšená stanoviště. To ovšem nejsou pouze terénní vyvýšeniny včetně vytvořených vývraty, ale také mrtvé dřeva i kameny porostlé mechem (Kuuluvainen a Kalmari 2003; Kupferschmid a Bugmann 2005). Semenačky také často rostou u paty řívkových stromů i souřím (Bačák et al. 2009).

Jak jsme již zmínily, na výskyt semenáček má vliv i okolní vegetace. Až na výjimky je to vztah negativní. Mladé smrků (pod 50cm) se tedy vyskytují zpravidla v oblastech (i když nepočítáme jedince na mrtvých kmenech) s podprůměrným hustým pokryvem vegetace (Simard et al. 1998; Svoboda a Pouska 2008). Zvláštním typem vegetace ohledně obnovy jsou mechy. Ty mohou mít vliv pozitivní i negativní. Pozitivní vliv je například prokázán u mechů dostatečně vlhkých, které se vyskytují v relativně slabé vrstvě (Hunziker a Brang 2005). V boreálních lesích severozápadního Québecu v Kanadě dokonce vyrostou mech rostoucí na zemi jako druhý nejobsazovaný substrát pro smrk i pro jedli (nad 4cm výšky). Jako první byly mechem porostlé kmeny (Simard et al. 1998). Z konkrétních druhů můžeme uvést pozitivní vliv na obnovu například ploník zteněný (*Polytrichum formosum*) i rokytník světlý (*Hyloconium splendens*) (Kupferschmid a Bugmann 2005). Jako relativně vhodné se ukázalo i stanoviště s borůvkou - *Vaccinium myrtillus* v nenarušených Třemšvanských lesích (Svoboda a

Pouska 2008). Ovšem ve výzkumu autor Jonášová a Prach (2004) na Třemšvských lokalitách zasažených krovem bylo toto stanoviště jednou z nejnižších hustot smrkových semenáček. Negativní vliv mají jednoznačně některé trávy jako *Calamagrostis villosa* a *Deschampsia flexuosa* (Jonášová a Prach 2004; Kupferschmid a Bugmann 2005), také ostružiníky (*Rubus idaeus*), a kapradiny jako *Dryopteris dilatata* nebo *D. filix-mas* (Kupferschmid a Bugmann 2005). Nicméně v travním porostu nepředávají především mladé semenáčky. Starší semenáčky jsou schopné konkurenci překonat (Jonášová a Prach 2004).

Vázanost na mikrostanoviště však není vždy stejná. Například v suchých lokalitách s dominantní borovicí, kde je tenká vrstva nadlovního humusu a menší hustota podrostu, byl prokázán malý význam mikrostanoviště v porovnání s vlhkými smrkovými stromy v tlusté vrstvě nadlovního humusu a hustší pozemní vegetací (Kuuluvainen 1994). Obsazení mikrostanoviště může být také závislé na nasazení a množství produkce semen, na blízkosti zdroj semen a také na zachování klíčivých semen a případné predaci (Harmon a Franklin 1989; Vodde et al 2011).



Obrázek 2: Šrozmístění obnovy smrku (výška 506200 cm) v práci Baše et al. (2009).

3.3 Vliv nadmořské výšky.

Přirozený jako každý organismus, i smrk reaguje na vnější podmínky prostředí, což se projevuje i v množství a charakteru zmlazení. Jednou z nejvýznamnějších charakteristik v tomto ohledu je nadmořská výška. Tu můžeme snadno simulovat i klimatické změny

v rámci zemepisné šířky (změna teploty, délka vegetační doby). Jak bylo popsáno v kapitole 2.2, gradient nadmořské výšky s sebou nese i změnu struktury porostu, jako je rostoucí tendence ke shlukování ve vyšších polohách (Holeksa et al. 2006). To má za následek velké rozdíly ve světelných podmínkách v rámci porostu, kdy v mezerách je mnohem více světla, nežli v nahluštěných částech (Kuuluvainen a Pukkala 1987). A proto se semenná křídla se obnovují v subalpínském pásmu především v těchto mezerách, může to souviset i s faktem, že semenná křídla smrku potřebují více světla (především pro šíření) ve vyšších nadmořských výškách (Hunziker a Brang 2005).

S rostoucí nadmořskou výškou byl také zaznamenán pokles délky terminálních výhonků (Kupferschmit a Bugmann 2005), takže i celková výška stromů je ve subalpínských polohách nižší, nežli v horských (Holeksa 2007). S nadmořskou výškou se mění i obsazenost některých mikrostanovišť. Výzkum například ukázal, že v subalpínském pásmu byla obsazenost stanovišť s dominantními mechy jednoznačně nižší, nežli v pásmu montánním. Naopak u mrtvého dřeva se dá říci, že v subalpínském pásmu jsou semenná křídla na tento substrát více vázány, nežli v pásmu horském, kde pro ně není tak zásadní (Kupferschmid a Bugmann 2005).

3.2 Hustota a struktura zmlazení.

Po čtyřech letech na 1 ha se významně liší od vývojové fáze porostu a to hlavně v nižších nadmořských výškách. Se stoupající výškou ufl hustota stromů dosahujících hroubí i celková hustota kolísá v rámci vývojových fází i plochy porostu méně, takže smrkové pralesy jsou zde po etn stářejší (Korpe 1989). Hustota a struktura vzrůstajících semenných křídla je silně závislá na průměrném počtu křídla na jednom stromě v předcházejícím roce, tedy na potenciálním množství osiva (Saksa a Valkonen 2011). Produkce osiva zase závisí na klimatických podmínkách. Bylo zjištěno, že produkce semen smrku ztepilého pozitivně souvisí se srážkami v únoru a únoru daného roku a naopak je tím nižší, čím nižší jsou minimální únorové teploty v předcházejícím roce. Produkce se také snižuje na úkor šířky letokruhu, který strom v daném roce vytvoří. Na základě těchto vztahů se s pomocí lineární regrese dá poměrně přesně odhadnout produkce semen (Selas et al. 2001). Ovšem někdy v únoru nemusí dojít ke kvetení i za příznivých klimatických podmínek, což je dáno také konkrétní fyziologií stromu, tedy například stavem zásobních látek i množstvím hormonů v různých částech rostliny (Woodward et al.). Konkrétně u smrku jsou semenné roky zhruba jednou za 4 až 5 let (Musil 2003),

ov-ém vyskytují se sporadicky a jejich intenzita se snižuje s rostoucí nadmořskou výškou (Motta 2003). Hustota obnovy (stromky nad 5m) navíc téměř lineárně klesá se zvyšujícími se intervaly mezi semennými roky, takže obnova ve výše položených oblastech může být kvůli klimatickým podmínkám snižující produkci semen zpomalena (Raming 2007). To znamená, že s výškovým gradientem klesá i hustota obnovy smrku (Kupferschmid a Bugmann 2005; Holeksa et al. 2006). U horní hranice lesa potom plodnost zcela ustává a nastupuje vegetativní rozmnožování (Musil 2003). Podle autorů Mayer a Ott (1991) je pro zachování struktury smrkového porostu nutné minimálně 200 semenáček na hektar.

Struktura zmlazení bývá velice nahluštěná a může se tedy stát, že v určité obnovní plochy, a to i v semenných letech smrku, je bez semenáček (Saksa a Valkonen 2011). Tento jev může být mimo jiné způsoben vysokou vázaností semenáček na ranná mikrostanoviště, především na mrtvé dřevě (viz. Obr 2).

3.3 Poloha v porostu

Důležitou roli při rozmístění zmlazení mají porostní mezery. Jejich charakteristikou je především velikost, protože to určuje množství přímého záření dopadajícího na povrch. Relativní velikost mezery s ohledem právě na dopadající světlo může být vyjádřena jako podíl průměru této mezery a výšky hlavní stromové úrovně. Mezní hodnota takto vyjádřené velikosti se uvádí 0,75, přímé mezery nad tuto relativní velikost již dostávají uprostřed léta přímé sluneční záření (Qinghong a Hytteborn 1991). V jehličnatých lesích mají stromy úzké a vertikálně protažené koruny, takže vrhají dlouhé stíny, což je výrazné hlavně v boreálních lesích, kde navíc sluneční paprsky v určitém dopadají pod malými úhly. Proto se podmínky v malých mezerách nemusí příliš lišit od podmínek uvnitř porostu (Pukkala et al. 1993). Přesto se smrk v mezerách obnovuje, což je patrné již v subalpínském pásmu (Kuuluvainen a Pukkala 1987).

Počet semenáček smrku s rostoucí relativní velikostí (do určité míry) porostní mezery roste, ovšem jejich hustota v tomto rozmezí mírně klesá. Naproti tomu hustota například břízy, má s rostoucí porostní mezerou do určité míry tendenci stoupat. To se dá vysvětlit mnohem vyššími světelnými nároky břízy, které uplatňuje právě ve velkých mezerách, kde je přímého záření nejvíce, zatímco smrk se dává spíše v menších mezerách. Velikost porostní mezery má tedy vliv i na druhové složení obnovy (Qinghong a Hytteborn 1991). Přesto smrk vyhledává místa s nadprůměrným

osv tlením (Simard et al. 1998), což dokazuje i fakt, že v rámci porostu má tendenci se vyskytovat mimo korunovou projekci. I přes tyto preference je Smrk schopen se obnovovat v rámci celého porostu (Kuuluvainen et al. 1998), což nejspíše souvisí především s kombinací jeho relativní světlotlomitelnosti a zároveň schopnosti tolerovat stín (Kindlmann et al. 2012). Na některých lokalitách byl také zaznamenán pozitivní vztah délky výhon smrku a vzdálenosti od dospělého stromu, takže nejdelších výhonů dosahují v osamocené pozici. I přes tento vztah, který ovšem nebyl vždy významný, velmi semenná ky tendenci se vyskytovat u paty živých stromů i souří (Bačkor et al. 2009).

4. Disturbance a její vliv na obnovu porostu.

4.1 Základní význam disturbancí

Reflim disturbancí, společně s převládající dřevinou a stanovištními podmínkami, jsou hlavní faktory formující lesní ekosystém a udávající jeho přirozenou variabilitu struktury (Shorohova et al. 2008). Rozpad a odumírání jednotlivých slofků v porostu je také základní podmínka pro přirozenou regeneraci a přechodu porostu do fáze obnovy a zároveň do nového vývojového cyklu (Korpeš 1991). Disturbance formují rovněž druhové složení porostu, kdy v ekosystémech s častým výskytem závažných disturbancí převládají světlotlomitelné dřeviny. Naopak ve starých lesích se stín-tolerantními klimaxovými dřevinami se velkoplošné disturbance vyskytují spíše vzácně. Mezi těmito krajními případy existuje celá řada situací, které jsou dány kombinací různých variant disturbancí (Frelich a Lee 2002).

Disturbance může mít různou závažnost a intenzitu, přičemž tyto dvě charakteristiky podnětují typ reakce ekosystému. Intenzita je množstvím energie daného procesu, zatímco závažnost udává množství odumřelé biomasy na základě dané disturbance, tedy rozsah poškození. Narušení malého rozsahu (méně závažná) jsou taková, kdy odumře pouze malá skupina stromů a ufl v podrostu i v úroveň vrstev. Příkladem může být i výběrné kácení jednoho i několika stromů. Stejně narušení ufl je takové, kdy odumře velká část, nebo i celý podrost nebo korunová úroveň. Ovšem na rozdíl od disturbance vyložené velkoplošné s nejvyšším stupněm poškození, je zachována určitá vrstva porostu, který tedy není zcela kompletně. Příkladem může být vtrná kalamita, která zanechá podrost nebo naopak zvrh, která mladé stromky

zlikviduje, ale hlavní úroveň je neporušená. Jak ufl bylo naznačeno, disturbance nejvyšší závažnosti (velkoplošné) potom zničí v tčíně (nebo celý) porostu ve všech jeho úrovních, což může být například rozsáhlý korunový poflár (Frelich a Lee 2002).

Základní význam disturbance pro obnovu je vyčíslen sv tla a s tím spojená i lepší dostupnost živin (Frelich a Lee 2002). Porosty obnovené po takto rozsáhlých disturbancech bývají především ve své fázi dor stání stejnov ká, s horizontálním zápojem a před fází obnovy jsou v rámci svého vývoje nejnáchylnější k dalšímu narušení (Korpe 1991). Jedna z nejastějších teorií, vysv tlujících zachování druhové rozmanitosti v ekologických spole enstvích je hypotéza st edního narušení (Wilson 1990). Vzniklé porostní mezery přispívají k druhovému souflití dřevin a podmíní ují smíšenou skladbu lesa (Grubb 1977). Obecně je ve st edních velkých mezerách vyčíslená druhová diverzita neffli v okolním prost edí, přičemfl tato teorie se vztahuje jak na stabilní stav, tak i na přechodné a do asné zvýšení diverzity (Roxburgh et al. 2004).

V boreálních jehličnatých lesích, jsou initeli disturbancech vítr, sněh a led, hmyz, různé patogeny, velká zvířata a pofláry. Porostní mezery bývají výsledkem několika spolupůsobících faktorů, přičemfl potenciální závažnost daného faktoru se odvíjí od vku porostu, geografické a topografické polohy, druhu dřeviny, porostní struktury i ro ního období (Kuuluvainen 1993). Ve st ední Evropě jsou nejzásadnějšími faktory především vítr, často spojený s velkým množstvím sněhu a v menší míře také hmyz (Korpe 1991). Po disturbancech se vytvoří sada mikrostanovišť, jejichfl charakteristika a vztah k obnově smrku byl popsán v předchozí kapitole. Charakter těchto mikrostanovišť je samozřejmě dán druhem, respektive přičinou disturbance. Smrk dává přičině obnově často předsnost právě stanovištím vzniklých po disturbancech (Grenfell et al. 2011; Kuuluvainen a Kalmari 2003), takže se dá říci, fl disturbance sice zničí starý porost, ale zároveň vytvoří podmínky pro nový.

4.2 V trná kalamita

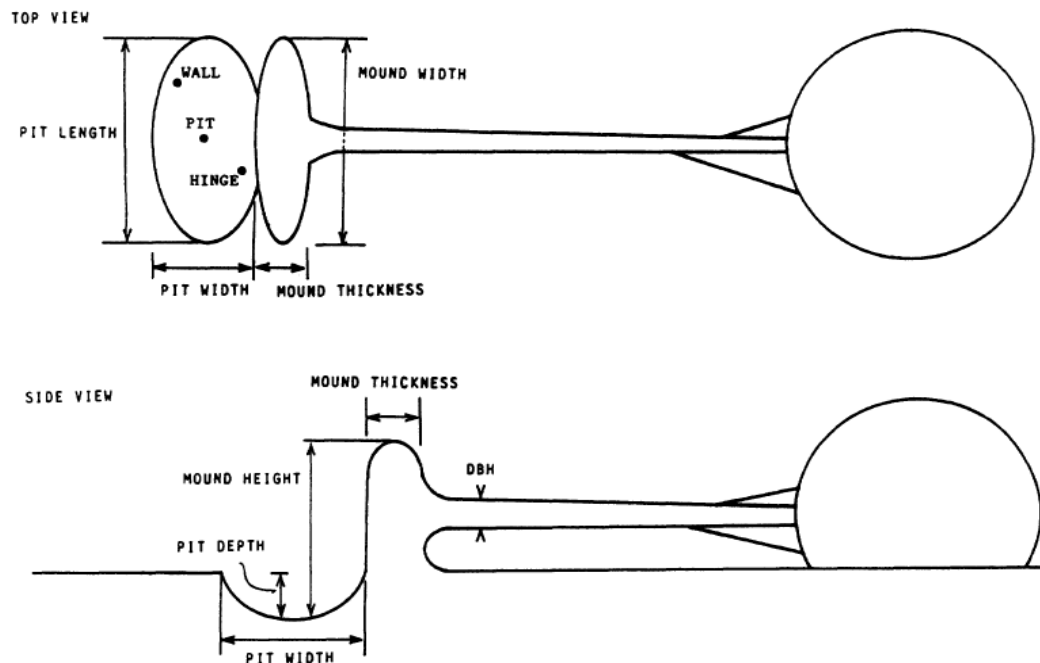
V trné kalamity jsou v podmínkách st ední Evropy asi nejrozšířenější formou přirodní disturbance a často je spojena s větším množstvím trflkého sněhu (Korpe 1991). Pro smrk jsou tyto kalamity obzvláště významné, vezmeme-li v potaz mechanickou stabilitu smrčiny popsanou v předcházejících kapitolách. To, fl smrk často trpí vývraty a to i v přirozených podmínkách v pralesovitých porostech, kde je relativně stabilní struktura, dokazuje i výzkum z fiofínského pralesa. Zde bylo například výzkumu zjištěno, fl

vývraty se na celkové mortalitě smrku podílejí z 30,7% a úmrtnost smrku v dalších 12 letech byla přibližně vývraty dokonce z 62,4%, což je dáno především tím, kolika v trných a sněhových kalamitami v tomto období. U ostatních významných dřevin (Buk, Jedle) na této lokalitě se vývraty podílely na úmrtnosti pouze zanedbatelně, tedy v jednotkách procent (Průša 1987). Když se vyskytne zlom, je to otázka spíše v trných stromech (Kuuluvainen et al. 1998). Pro vznik vývratu je zásadní především nárazovost a turbulence v trnu, takže samotná rychlost není nejdůležitější (Mrázek a Pařízek 1986).

Smrkové porosty jsou sice zatřívány v trných kalamitami více, nežli v trných ostatních porostech, avšak stanoviště vytvořená po těchto disturbancech jsou obecně vhodná pro růst další generace. Autoři Kuuluvainen a Kalmari (2003) například uvádějí, že v místních boreálních Finských lesích, se na mikrostanovištích vytvořených v trném poloměru vyskytovalo 68% smrkového zmlazení, přestože tato stanoviště zabírala pouze 28% z celkové plochy. Přesnějším v trnu se na lokalitě značně zvyšuje množství mrtvého dřeva, což samozřejmě závisí na intenzitě a rozsahu dané kalamity (Köster 2009a). Jak jsme již popsali v předcházející kapitole, mrtvé dřevě má pro obnovu smrku zásadní význam. Může dokonce přispívat k vyšší stabilitě svahů a zamezení přímé eroze, což má tedy i ochranný význam (Svoboda 2007b). Vyvrácením stromů se vytvoří také prohlubně (pit) a vyvýšeniny (mound) tvořené odumřelými kmeny obalenými pínou (viz Obr. 3.). Jejich rozměry souvisejí s rozměry (DBH, výška) vyvráceného stromu, což platí především u macek koenečních druhů (Peterson et al. 1990), kterým smrk bezpochyby je (Musil 2003). Rozměry prohlubní nehrají příliš velkou roli z hlediska obnovy. Výjimkou je pouze pozitivní vztah délky a šířky prohlubně s množstvím dopadajícího světla (Peterson et al. 1990). Vzhledem k tomu, že smrk je typicky macek koeneční dřevina s velkou koennou plochou, která ať už několikrát přivíje plochu koruny (Musil 2003), dá se předpokládat, že v prohlubních porostech Smrkových vývratech budou ve srovnání s jinými dřevinami lepší světelné a tedy i teplotní podmínky.

Haldy (mounds) mají obecně malou pokryvnost bylin i pokryvnost celkovou. Na rozdíl od nenarušených stanovišť mají i malou pokryvnost v trných dřevinách (Peterson et al. 1990). Výjimkou je ovšem právě Smrk, který se na tomto mikrostanovišti vyskytuje hojně (Kuuluvainen a Kalmari 2003; Ilison et al. 2007) a zřejmě tak vyvolává absence konkurenčních bylin. Podobně jsou na tom i prohlubně (pit) s odkrytou minerální pínou. Ty mají rovněž méně pokryvnost nežli stanoviště nenarušená (Peterson et al. 1990), ale Smrk se na nich vyskytuje již méně (Ilison et al. 2007). Köster (2009a) ale

uvádí prohlubně jako druhově nejbohatší a nejstabilnější stanoviště ze všech zkoumaných (neuvádí konkrétní smrk). To může být dáno jiným druhovým složením na dané lokalitě. Nejpomalejší kolonizace rostlin je ve střední prohlubni a na vrcholu haldy (Peterson et al. 1990).



Obrázek 3: Schéma a rozměry vývratu (Peterson et al. 1990).

Důležitým faktorem pro regeneraci porostu po větrné disturbance je také frekvence a načasování semenných roků smrku, především v prvních deseti letech po narušení. Když má v dané oblasti smrk semenný rok v nejbližší době po disturbance, mají semena šanci rychle se uchytit na nově odkryté minerální půdě. V případě pozdního nástupu semenného roku však mohou tato strategická místa být obsazena pionýrskými druhy jako například maliník a jiné vysoké byliny a zamezit tak téměř jakémukoli uchycení nového zmlazení dřevin (Raming 2007). Na územích postižených větrnou kalamitou se zpočátku objevuje v této množství náletových dřevin. Po zhruba pěti letech od disturbance byla na ploše sledována nejvyšší hustota semenáček pionýrských dřevin (*Betula spp.*) nad 1 m. Hustota smrku v tomto období je poměrně malá, takže bříza je tu více než dvakrát tolik. Poté následuje prudký pokles hustoty břízy a pozvolný nárůst smrku. Pokles břízy je mnohem rapidnější a smrk tak za několik pionýrskou dřevinu postupně vytlačovat. První populace semenáček smrku vzniklých zhruba do 10 let od rozpadu porostu, mají nejvyšší pravděpodobnost na přežití. Pro další generace mladých smrků se tato pravděpodobnost již značně snižuje (Fischer a Fischer 2012).

4.3 P sobení Lýkofrouta smrkového

Lýkofrout smrkový (*Ips typographus*, Linnaeus, 1758) patří mezi nejvýznamnější hospodářské škodce kulturních porostů s převahou smrku v Eurasii, zejména pro svou schopnost exponenciálně se namnožit v příhodných potravních a klimatických podmínkách (Kindlmann et al. 2012). Na působení disturbancí způsobených lýkofroutem má vliv celá řada faktorů, mezi nimi patří teplota, srážky, škodci způsobené abiotickými faktory, stanovištní podmínky, dále charakter porostu jako je stáří, hustota a intenzita smísení a zdravotní stav. Vliv mohou mít i mezidruhová a vnitrodruhová konkurence k rovců a přítomnost dalších patogenů v porostu. Asi nejdůležitějším z těchto faktorů pro výskyt a zdárný vývoj k rovice smrkového je teplota (Skuhravý 2002). To platí i pro většinu ostatních devokazných brouků, protože teplota souvisí také s postupem postupu slunečního záření, takže i s expozicí dřeva vůči slunci v rámci porostu nebo stromu (Vodka et al. 2008).

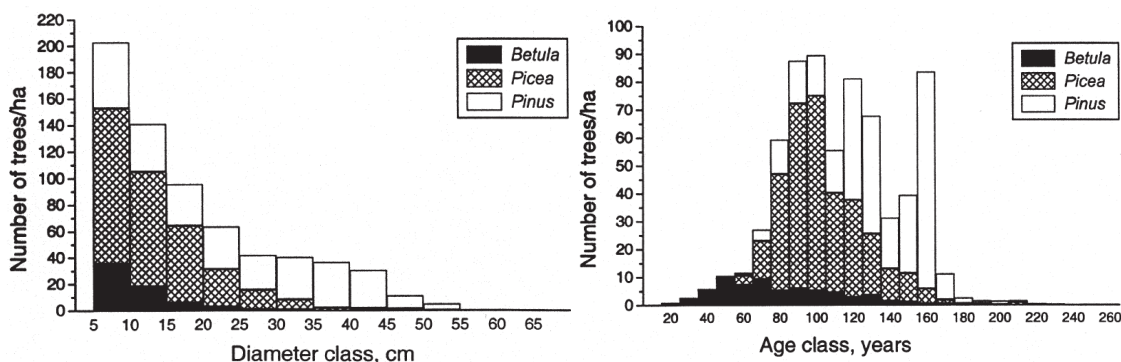
Největší vliv mají teploty v květnu, srpnu a září, tedy ve vegetační sezóně, kdy probíhá vývojový cyklus tohoto brouka. Pozitivně působí i nástup jara. Lýkofrout smrkový v létě tvoří jednu až dvě generace ročně, ovšem za příhodných výše popsaných teplotních podmínek může vytvořit i tři. Podmínky pro vznik kalamity mohou mít i srážky, ty však působí spíše nepřímo tak, že jejich nedostatek výrazně oslabuje stromy a snižuje jejich obranyschopnost, čímž zvyšuje jejich dostupnost pro lýkofrouta (Skuhravý 2002). Nepřímo působí i vítr, sníh a námraza, jakofito působí i vývraty a zlomy. To vede k enormnímu zvýšení potenciální potravy pro lýkofrouta a možnosti jeho rozmnožení. Vítr (nebo jiný initel) ale může strom pouze šáhnout, čímž ho zraní nepatrně, ale ve skutečnosti mu postrhá část jemných kořenů. Právě poškození kořenového systému a s tím související omezená schopnost vstřebávání vody a minerálních látek může být zásadní pro potenciální napadení různými škodci včetně lýkofrouta smrkového (Schwenke 1996). Obecně se dá říci, že čím horší podmínky má smrk, tím vhodnější jsou podmínky pro lýkofrouta (Skuhravý 2002). Jeden z poznatků hovořících v neprospěch smrku je také to, že kalamity se často vyskytují v porostech druhů homogenních. Čím méně devin v porostu, tím běžnější jsou zde kalamity (Schwenke 1996), což je případ právě listových smrků. Na působení má ale vliv i řada faktorů, které se navzájem kombinují a proto další vývoj škodce předvídatelný (Skuhravý 2002). Může se stát i to, že k rovcové ohnisko se dále nerozšíří a dokonce samovolně zanikne (Schwenke 1996).

I když stromové patro po napadení kůrovcem odumírá, má pozitivní vliv na obnovu smrčiny. Na holých plochách se totiž značně mění hydrologické podmínky a dochází k extrémním výkyvům teplotních a vlhkostních poměrů na povrchu půdy. Tyto výkyvy odumělé stromové patro částečně vyrovnává a podmínky se tak mění jen pozvolna s postupným rozpadem stromů. To vše se odráží i na vegetaci, její druhové složení se oproti holým plochám mění jen slabě (Kindlmann et al.). Příkladem je i výzkum v horských smrčkových lesích národního parku Třávkava. Zde byla hustota smrku v bezzásahové ploše v průměru vyšší než na plochách vytržených. Ovšem hustota semenáček pod 50 cm na obou typech ploch (s výjimkou podmáčených smrčiny) v průměru ještě let po disturbance mírně klesá z důvodu přirozené úmrtnosti mladých semenáček pocházejících z dřívějších semenných let smrku. Naopak pokračovala obnova nad 50 cm na obou plochách mírně stoupá. U doprovodné dřeviny je ábu (*Sorbus Aucuparia*), byla pozitivní korelace s odumělou korunou jeřábem a jeho hustota s ním výrazně stoupla. Podobný trend zaznamenal i buk. Na obou typech ploch stoupl i celkový podíl ostatních listnatých dřevin, přičemž na ploše vytržené bylo celkové výsledné zastoupení dvojnásobné oproti bezzásahové ploše (Jonášová a Prach 2004). Na holých plochách se postupně prosadí více pionýrských druhů bylin (*Juncus effusus*, *Rumex acetosella*, *Rubus idaeus*) a trav (*Avenula flexuosa*, *Calamagrostis villosa*) naopak mizí typické druhy smrčiny jako *Oxalis acetosella* a *Homogyne alpina*. Je zde také menší pokrývnost i druhové složení mechu, které často vysychají (Jonášová a Prach 2008). P vodní mikrostanoviště jako hrabanka i mechy, byly postupně nahrazeny bylinnou vegetací (Jonášová a Prach 2004, 2008) ovšem na rozdíl od asanovaných ploch, v bezzásahových zónách zařada pokrývnost bylin nepřiznivých pro smrky od úpravené fáze od disturbance klesat. To bylo dáno hlavně postupným padáním odumělých stromů, čímž se podmínky pro regeneraci začaly zlepšovat (Jonášová a Prach 2004). V celkovém dřevěném sledku se pod odumělými stromy dařilo dřevinám a bylinným druhům stanovištěm přechodným (Jonášová a Prach 2004, 2008). Pozitivní vliv má i mrtvé dřevě z postupně odumírajících a padajících stromů, kterého se v odumělém porostu dostatek (Kindlmann et al. 2012) a jeho funkce již byly popsány.

Porosty vznikající samovolným způsobem vytvářejí shluky, a nový porost má tak výrazněji diferencovanou vertikální a prostorovou strukturu. Tato později podmíněně vyšší následnou odolnost proti kůrovci (Kindlmann et al. 2012)

4.4 Pofláry

Intenzivní velkoplošné pofláry porost borovice a smrku uvádí ve své studii například Wallenius et al. (2002) který zjistil, že následně v kové složení závisí také na druhu dřeviny, kdy právě borovice nebo například břízy díky své světlotlomitosti lépe kolonizují zasažené šlechtě plochy. Starší jedinci Borovic jsou navíc dosti odolní proti pofláru, takže ho mohou přežít, zatímco ostatní druhy včetně smrku, nebo mladší jedinci, v porostu zahynou. To potvrzuje struktura porostu formovaného pofláru, kdy Borovice jsou zastoupeny především ve vyšších v kových a tlouškových třídách, takže starší jedinci pofláru přežijí, na rozdíl od smrku, což ukazuje Graf 1. Ten znázorňuje oblast Saunajärvi ve středovýchodním Finsku, kde se poslední velkoplošný pofláru vyskytl v roce 1858, což bylo v době výzkumu přibližně zhruba 140 lety. Z grafu tedy vidíme, že tento pofláru přežil velké množství borovic, zastoupených především ve vyšších třídách 160, zatímco smrk přežil jen minimum (Wallenius et al. 2002).



Graf 1: Rozložení v kových a tlouškových třídách na lokalitě Saunajärvi (středovýchodní Finsko) v porostech s dominancí Borovice. V kové a tlouškové třídě leží na ose X (Wallenius et al. 2002).

Z výzkumu v boreálních smrkových lesích vyplývá, že regenerace je pomalá, a i po 20 až 30 letech od pofláru je obnova řídká, pouze roztroušená a to i navzdory vysoké produkci dřeviny sledované po pofláru. Limitujícím faktorem v těchto podmínkách bývá vlhkost, a tak je smrk často vázán na terénní deprese a okraje vodních toků. Naopak se nevyskytuje na vyvýšeninách a na spáleném humusu, který je pro obnovu značně nevhodný (Foster 1985). Zde je vidět, že obsazenost mikrostanoviště závisí na charakteru okolního pokryvu který je v tomto případě extrémně nepříznivý. Smrk zde preferuje deprese i přesto, že za normálních okolností vyhledává naopak stanoviště vyvýšená (Kuuluvainen a Kalmari 2003). Co se týče bylinného pokryvu, výskyt v této druhové po pofláru klesl. Výrazný rozdíl byl v místních podmínkách zaznamenán jen u druhu *Epilobium angustifolium* (Foster 1985).

Z výzkumu je také zřejmé, že stromy vzele bezprostředně po požáru (do 10 let) přirostají výrazně lépe a rychleji. Mají rovné, pravidelné kmeny, zatímco ty, které začaly růst později, přirostají pomalu a jsou často deformované. Touto pozvolnou obnovou prodlouženou o hořelý substrát (humus) a nedostupností semen v minerální půdě, vznikají v kůvě velice diferencované lesy, značně odlišné od těch okolních (Foster 1985). V Kanadských boreálních lesích s dominantní Borovicí (*Pinus banksiana*) bylo také zjištěno, že menší, ale zato hustší počty byly v místech suchých, zatímco ve vlhčích lokalitách byly počty vzácnější, ale o to intenzivnější. V prvním případě vznikla poměrně pestrá rozmanitá struktura, zatímco v druhém případě je struktura nového porostu v kůvě značně homogenní (Gauthier et al. 1993). Vývoj porostu po požáru také ovšem značně závisí na místních stanovištních podmínkách i množství mrtvého dřeva. Na postupu jeho akumulace a rozkladu může záviset i postup druhové rozmanitosti. Obecně však platí, že s postupem v kůvě stoupá i druhová a strukturální diverzita porostů vzniklých po požáru (Harper et al. 2004)

4.5 Vliv spárkaté zvěře

Okus přemnožené spárkaté zvěře je jedna z nejvýznamnějších disturbancí zbylých přirodních lesů. Jedná se především o druhy introdukované, které ohrožují místní rovnováhu v ekosystému. Dnes ovšem lesy v kulturní krajině často ohrožuje i zvěř pivovní a to i v místních lesích přirozených. Je to především kvůli lovcem narušené rovnováze a vyhubení přirozených nepřátel. Okus se projevuje jak na obnově dřevin, tak i celého bylinného patra (Míchal a Petříček 1999). Okus zvěře redukuje výšku semenáček a prodlužuje tak dobu, po kterou jsou vystaveny v nejím extrémním podmínkám. Tím se zvyšuje jejich mortalita, což je patrné zvláště ve vyšších nadmořských výškách (Motta 2003), a samozřejmě se zpomaluje celý regenerační proces (Raming et al. 2007). Ve vyšších polohách jsou sice klimatické podmínky extrémnější, ovšem okus zvěře s rostoucí výškou klesá. Například v montánním pásmu ve Finských boreálních lesích bylo pozorováno, že polovina smrkových stromků byla alespoň jednou okusována, zatímco v nižším subalpínském pásmu ušlo to byla 1/4 a ve vyšším subalpínském pásmu pouze 1/5 (Kupferschmid a Bugmann 2005). Mnohem více nežli samotný smrk, je však v přirozených smrčínách okusován je šáplík - *Sorbus aucuparia* (Bačák et al. 2009). Přemnožená zvěř také svým selektivním okusem (Mizítky druhy, které zvěř chutnají) snižuje diverzitu dřevin i bylin a zapírá dokonce ústup

chráněných jedinců. Loupáním kůry také snižuje stabilitu porostu. Postižené porosty se vlivem vtroušené houšnice rozpadají (Míchal a Petříček 1999).

5. Vliv kalamitní těžby na obnovu smrčiny po disturbanci

Asana těžby, ať se zdá jakkoli výhodná, má na smrčkové semenáky i celé bylinné patro prokazatelný vliv negativní (Raming et al. 2007; Jonášová a Prach 2008; Fischer a Fischer 2012; Waldron et al. 2013, 2014). V první řadě dochází k mechanickému porušení semenáka a k narušení pody, čímž může dojít i k její pozdější erozi. Dochází také ke změně druhového složení a snižování diverzity (Kildmann et al. 2012). My se zde budeme novat hlavně dynamice smrku a doprovodných dřevin a faktorů, které mají na vývoj a dynamiku vliv.

V oblasti po vtroušené kalamitě byla zjištěná hustota zmlazení do 5m výšky paradoxně o něco vyšší na plochách, kde bylo padlé dříví odklizené. Stromky nad 5m bylo však zaznamenáno více v lokalitách nevytěžených. Nižší hustota těchto stromků byla zjištěna především na plochách s velkým množstvím padlých stromů, které mohly zpočátku bránit v uchycení semenáka (Raming et al. 2007), což je v souvislosti také s tím, jak již bylo uvedeno, že Smrk se na tlejícím dřevě obnovuje až od určitého stupně rozkladu (Zielonka 2006). Naproti tomu Smrčkové semenáky mají lepší schopnost překonat tlak zvěře vyvolaný okusem v oblastech s ponechaným tlejícím dřívím. Díky tomu a také díky postupujícímu rozkladu dřeva, které se tak stává naopak výhodou, se za ne poměrně hustoty semenáka zvyšovat na lokalitách ponechaných samovolnému vývoji po vtroušené kalamitě (Raming et al. 2007).

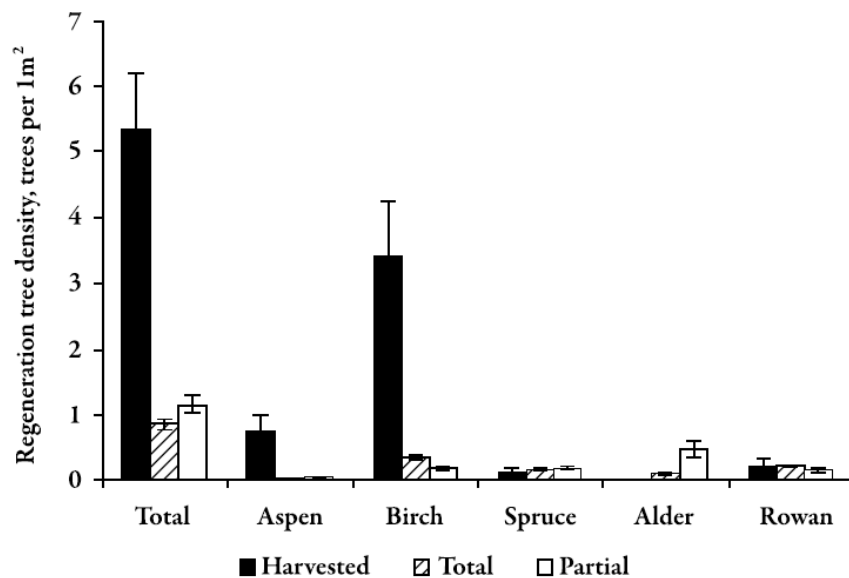
Na asanovaných plochách má následná regenerace po vtroušení celkově jinou dynamiku, nežli na plochách ponechaných samovolnému vývoji. V počátečních fázích obnovy (cca 10 let po disturbanci), byl zaznamenán u pionýrských dřevin na asanovaných plochách mnohem vyšší populační nárůst, ale také vyšší následný pokles v důsledku vyšší vnitrodruhové konkurence. Pro dřeviny náletové i pro smrk pak platí, že tento výkyv (nárůst a následný pokles), je na nedotčených plochách opožděný (cca o 5 let), ale zato si smrk v počátečních fázích vývoje udržuje poměrně vysokou pravděpodobnost napěnění, zatímco na asanovaných plochách tato pravděpodobnost prudce klesá (Fischer a Fischer 2012), což může souviset i s vyšším výskytem bujen (Raming et al. 2007). Z bylinných druhů na těžebních plochách často převládají trávy

(Joná-ová a Prach 2008), nebo ostružiníky (Raming et al. 2007). Naopak mechy, které ovlivují mikroklimatické podmínky, jsou na těchto místech citlivé a jejich pokryvnost v těchto místech je nízká (Joná-ová a Prach 2008; Waldron et al. 2014), což může být pro smrk nevýhoda vzhledem k jeho prospěšnému vlivu mechy na jeho obnovu (Hunziker a Brang 2005; Simard et al. 1998) a naopak negativnímu působení trav i ostružin (Kupferschmit a Bugmann 2005). Na lokalitách nevytěžených po vtržení (Waldron et al. 2013) a především po kůrovcové (Joná-ová a Prach 2008) disturbance, je vyšší hustota stojících stromů, chránících podrost v těchto dříve porostlých slunečném záření. V lokalitách vytěžených jsou proto mechy často vyschlé právě vlivem vyššího podílu záření. Navíc jsou mechy často závislé na tlejícím dřevě, které je tímto narušeno a to především dříve v pátém (nejvyšším) stupni rozkladu (Waldron et al. 2013), což je samozřejmě zásadní i pro smrkové semenačky (Hofgaard a Aanika 1993; Zielonka 2006; Baer et al. 2009). Další mikrostanovitost, které je tímto narušeno, jsou vývraty a minerální půda pod nimi, a s nimi často i zásoba semen. Na základě narušení mikrostanovitosti porost ve výsledku vytváří rovnoměrnější strukturu (Waldron et al. 2013), což může do budoucna ovlivnit jeho stabilitu například v případě napadení kůrovcem (Kindlmann et al. 2012).

V celkovém důsledku v pozdějších fázích vývoje je na osazených plochách jednoznačně více pionýrských dřevin a to jak na plochách po vtržení kalamit (Köster 2009a; Fischer a Fischer 2012) tak na místech po kalamitě kůrovcové, i přes to, že stojící stromy ponechávají více stínu (Joná-ová a Prach 2004, 2008). To by znamenalo dlouhodobější průběh sukcese a tedy celkový pozdější vývoj smrčiny na vytěžených plochách (Graf 3). Smrčiny ponechané samovolnému vývoji jsou schopné prakticky vynechat fázi převládajících pionýrských dřevin (Joná-ová a Prach 2008), tedy fázi typického přípravného a přechodného lesa. Na plochách nedotčených totiž Smrk díky vyšší pravděpodobnosti přeflítní rychle vyrovná populační hustotu pionýrských dřevin (Fischer a Fischer 2012). Na hustotu jednotlivých druhů nemá vliv pouze samotná existence narušení, ale do jisté míry i jeho závažnost (Ilison et al. 2007; Köster 2009a), což ukazuje Graf 3.

Odvoz dřevní hmoty také znamená odvoz živin ze stanovitosti. To se projeví na obsahu dusíku a uhlíku v organické i minerální půdě (Kaaraka et al. 2014). Zde stojí za zmínku, že právě dusík je v lesích často limitujícím prvkem (Podrázský 1999). Pokles živin je vyšší při použití stromové metody, kdy se na rozdíl od jiných metod odváží celá nadzemní biomasa stromu (Kaaraka et al. 2014), při emfí v asimilacích orgánech je

nejvyšší koncentrace velké části živin (Podrázský 1999). Opakovanou metodou při stromové metodě se může rovněž snížit stav významných kationtů Ca a Mg.



Graf 3: Průměrná hustota dřevin a celková hustota na plochách zcela zničených v trnou kalamitou (Total), částečně poničených (Partial) a na vytřelých (Harvested) plochách (Köster 2009a).

Třídou se mohou také do jisté míry mísit povrchové organické horizonty s minerální půdou. Zmíněnými vlastnostmi půdy se projeví především v půdě minerální. Ovšem poměr C/N jakožto indikátor kvality (přístupnosti) humusu se s metodou třídby výrazně neliší. Nicméně úinky třídby jsou odlišné od její intenzity a použité metody, i od druhu stanoviště, takže je třeba dlat jednoznačné závěry (Kaaraka et al. 2014).

6. Závěr

Disturbance hrají ve vývoji lesních ekosystémů a zvláště smrků velmi důležitou roli. Ze studií vyplývá, že smrkiny jsou tomuto režimu dobře přizpůsobené tak, že smrk se po kalamitách dobře obnovuje. První zásadní výhodou je mrtvé dřevě, jehož množství roste právě s intenzitou narušení a má pro smrk mnohostranné výhody jako zadržování vlhkosti, eliminace konkurenčního tlaku, výživná apod. Zvláště po kalamitě v trné se vytvoří vhodná mikrostanoviště, na která je smrk v závislosti na podmínkách více či méně vázaný. I po kalamitě k rovcové je obnova při ponechání odumřelého stromového patra úspěšná a dává vznik druhově pestrým lesům.

Vývoj však není vždy stejný. Vliv má například nadmořská výška. S jejím růstem se snižuje celková produkce semen, čímž se struktura obnovy i vázanost na určité mikrostanoviště. Místnímu klimatu se přizpůsobuje jak smrk, tak i okolní vegetace. Vegetace má vliv jako konkurent smrkových semenáček a její dynamika po narušení je tedy velmi důležitá a čím se nejen stanoví, ale i s charakterem narušení. Například po k rovcové kalamitě vytvoří odumřelé stromy hustý stín, takže pionýrské druhy nemají takovou možnost se prosadit. Po v trné kalamitě je zas tlak bylin překonáván především díky vhodným mikrostanovištím a padlým stromům. Pofáry zase vytvářejí prostředí nepříznivé jak pro konkurenční vegetaci, tak pro smrk.

Vzhledem k vázanosti smrku na určité mikrostanoviště a porostní mezery je přirozená obnova hloukovitá. Tím je podmíněna i jejich struktura porostu vedoucí k vyšší stabilitě. To ovšem není fakt, že porosty po rozsáhlých disturbancích jsou často stejnověké a mají na rozdíl od maloplošných narušení zjednodušenou strukturu.

Kalamitní tlaha má pro přirozenou obnovu především vztah negativní, a to díky odvozu mrtvého dřeva a zhoršením mikroklimatu následkem pokácení odumřelého porostu. Díky tlaha po v trné i k rovcové kalamitě dostanou v trnitosti pionýrské druhy a trávy, zatímco vhodná stanoviště jsou silně omezena. Díky tomu se zvyšuje úmrtnost, prodlužuje se sukcese a následný porost má jednodušší strukturu a tedy menší následnou odolnost.

Otázkou tedy je, jak nahlížet na disturbance a jak po kalamitě postupovat, tedy kdy porost vytříbit a kdy ne. Na základě uvedených faktů je možno pohlízet na disturbance jako na přirozený jev, na který jsou horské smrkiny přizpůsobeny a po něm se samostatně a především kvalitně obnoví.

7. Literatura

- BA E, Radek; JANDA, Pavel; SVOBODA, Miroslav. Vliv mikrostanovič a horního stromového patra na stav pirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezí. *Silva Gabreta*, 2009, 15.1: 67-84.
- BAIER, Roland, et al. Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps bioassay. *Annals of forest science*, 2006, 63.4: 339-348.
- BEGON, Michael; HARPER, L. John; TOWNSEND, R. Collin. *Ekologie: jedinci, populace a spoleenství*. 1. Vydání. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého, 1997. 949 s. ISBN: 80-7067-695-7.
- ADA, Vojtěch, et al. Dynamika horských smrčků na Šumavě. *fitiva*, 2013. 5/2013: 213-216.
- ADA, Vojtěch; SVOBODA, Miroslav. Structure and origin of mountain Norway spruce in the Bohemian Forest. *Journal of Forest Science*, 2011, 57.12: 523-535.
- DYRENKOV, S. A., *Structure and Dynamics of Taiga Spruce Forests* (Struktura i dynamika taěžhnykh elčnikov), Leningrad: Nauka, 1984.
- FISCHER, Anton; FISCHER, Hagen S. Individual-based analysis of tree establishment and forest stand development within 25 years after wind throw. *European Journal of Forest Research*, 2012, 131.2: 493-501.
- FOSTER, David R. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce)-Pleurozium forests of south-eastern Labrador, Canada. *The Journal of Ecology*, 1985, 73: 517-534.
- FRELICH, Lee E. *Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests*. New York: Cambridge University Press, 2002. 266 s.
- GAUTHIER, Sylvie; GAGNON, Julie; BERGERON, Yves. Population age structure of *Pinus banksiana* at the southern edge of the Canadian boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4.6: 783-790.
- GRENFELL, Russell; AAKALA, Tuomas; KUULUVAINEN, Timo. Microsite occupancy and the spatial structure of understorey regeneration in three late-successional Norway spruce forests in northern Europe. *Silva Fennica*, 2011, 45.5: 1093-1110.
- GRUBB, Peter J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 1977, 52.1: 107-145.
- HARMON, Mark E., et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research*, 1986, 15.133: 302
- HARPER, Karen A., et al. Structural development following fire in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 2005, 206.1: 293-306.

- HELIWELL, R. Unevenaged Silviculture. *Elsevier*, 2004. 1073-1077.
- HOLEKSA, Jan, et al. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Polana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*, 2007, 126.2: 303-313.
- HUNZIKER, Urs; BRANG, Peter. Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 2005, 210.1: 67-79.
- HUSS, J. Natural stand regeneration. *Elsevier*, 2004. 1017-1033.
- ILISSON, Triin, et al. Regeneration development 465 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. *Forest ecology and management*, 2007, 250.1: 17-24.
- JONÁČKOVÁ, 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.
- JONÁČKOVÁ, Magda; PRACH, Karel. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological conservation*, 2008, 141.6: 1525-1535.
- KAARAKKA, Lilli, et al. Effects of repeated whole-tree harvesting on soil properties and tree growth in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand. *Forest Ecology and Management*, 2014, 313: 180-187.
- KINDLMANN, Pavel; MATJKA, Karel; DOLEŽAL, Petr. *Lesy vřavy, lýkofrout a ochrana p řrody*. Praha: Karolinum, 2012. 322 s. ISBN: 978-80-246-2155-5.
- KORPE Ľefan. *Pralesy Slovenska*. Bratislava: Veda ó Slovenská akadémia vied, 1989. 322 s. ISBN 80-224-0031-9.
- KORPE Ľefan. *Pestovanie lesa*. 1. vydání. Příroda: Bratislava, 1991. 472 s. ISBN 80-07-00428-9.
- KÖSTER, Kajar; ILISSON, Triin.; JÖGISTE, K. Nutrients in coarse woody debris and forest regeneration in windthrow areas. *Estonian University of Life Sciences*, 2007, 61(1): 13-18.
- KÖSTER, Kajar. *Dynamics of Living and Dead Woody Biomass in Forest Ecosystem After Windthrow*. Tartu: Estonian University of Life Sciences, 2009a. 120s. ISBN 978-9949-426-66-9
- KÖSTER, Kajar, et al. Early effects after forest disturbance in decomposition of trees in two windthrown areas in East Estonia. *Balt For*, 2009b, 15: 143-150.
- KOŤULI Ľ Milan. Vertikální struktura lesa. *P řrod blízke lesnictví*, 2003. Dostupné z WWW: <http://pbl.fri13.net/index.php?mod=clanky&id=31>

- KUULUVAINEN, Timo. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. In: *Annales Zoologici Fennici*. Akateeminen kirjakauppa, 1994. p. 35-51.
- KUULUVAINEN, Timo; SYRJÄNEN, Kimmo; KALLIOLA, Risto. Structure of a pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9.4: 563-574.
- 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*. Helsinki: Societas Biologica Fennica Vanamo, 2003. 40: 401-413.
- KUPFERSCHMID, Andrea D.; BUGMANN, Harald. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 2005, 205.1: 251-265.
- LAMEDICA, Silvia, et al. Spatial structure in four Norway spruce stands with different management history in the Alps and Carpathians. *Silva Fennica*, 2011, 45.5: 865-873.
- MAYER, Hannes.; OTT, Ernst. Gebirgswaldbau und Schutzwaldpflege (Montane silviculture: care of protective forests). Gustav Fischer, Stuttgart, New York, 1991.
- MÍCHAL, Igor; PETŘEK Václav. (eds). *Pé e o chrán ná území II: Lesní společnost*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 1999. 714 s. ISBN: 80-86064-14-X.
- 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.
- MRÁČEK, Zdeněk; PAŘÍZ, Jan. *Pěstování smrku*. 1. Vydání. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1986. 203 s.
- MUSIL, Ivan. *Lesnická dendrologie I: jehličnaté dřeviny*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 2003. 177 s. ISBN: 80-213-0992-X-2-ed.
- PETERSON, Chris J., et al. Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall pits and mounds. *Oikos*, 1990, 39-46.
- PODRÁZSKÝ, Vilém. *Dynamika a management lesních ekosystémů I. Ekologie lesa*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, 1999. 86 s.
- PRACH, Karel; JONÁČKOVÁ, Magda. Jak by měl vypadat přirozený les a jeho dynamika. *Živočišná fauna*, 2005, 10: 6-8.
- PRACH, Eduard. *Vývoj stromového patra fičínského pralesa za období 1975-1987*. Lesprojekt: Brandýs nad Labem, [1988]. 32 s.
- PUKKALA, Timo; KUULUVAINEN, Timo; STENBERG, Pauline. Below-Canopy distribution of photosynthetically active radiation and its relation to seedling growth in a boreal *Pinus sylvestris* stand: A simulation approach. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1993, 8.1-4: 313-325.

- QINGHONG, Liu; HYTTEBORN, Hakan. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 1991, 2.3: 391-402.
- RAMMIG, Anja, et al. Wind disturbance in mountain forests: Simulating the impact of management strategies, seed supply, and ungulate browsing on forest succession. *Forest ecology and management*, 2007, 242.2: 142-154.
- ROXBURGH, Stephen H.; SHEA, Katriona; WILSON, J. Bastow. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 2004, 85.2: 359-371.
- SAKSA, Timo; VALKONEN, Sauli. Dynamics of seedling establishment and survival in uneven-aged boreal forests. *Forest ecology and management*, 2011, 261.8: 1409-1414.
- SELÅS, Vidar, et al. Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, 32.2: 217-225.
- SHOROHOVA, Ekaterina, et al. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. *Annals of Forest Science*, 2009, 66.2: 1-20.
- SCHWENKE, W. Grundzüge des Massenwechsels und der Bekämpfung des Großen Fichtenborkenkäfers, *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Anzeiger für Schädlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz*, 1996, 69: 11-15
- SIMARD, Marie-Josée; BERGERON, Yves; SIROIS, Luc. Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation science*, 1998, 9.4: 575-582.
- TYMEK, Jaroslav. *P irozená obnova smrku*. 2. vydání. Tábor: Ministerstvo zemědělství České republiky, 1993. 55 s. ISBN 80-7084-056-0.
- SKUHRAVÝ, Václav. *Lýkořtout smrkový (Ips typographus L.) a jeho kalamity*. Praha: Agrospoj, 2002. 196 s. ISBN 80-7084-238-5.
- SVOBODA, Miroslav, et al. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest ecology and management*, 2010, 260.5: 707-714.
- SVOBODA, Miroslav. Tlející dřevohojný význam a funkce v horském smrkovém lese. *Aktuality československého výzkumu*, 2007a, 3: 115-118.
- SVOBODA, Miroslav. Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. *Silva Gabreta*, 2005, 11.1: 43-62.
- SVOBODA, Miroslav; POUŠKA, Václav. Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255.7: 2177-2188.
- SVOBODA, Miroslav. Mrtvé dřevohojný pohled dosavadních poznatků, 2007b. Dostupné na WWW: <http://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/reserseDeadWood.pdf>

- SZWAGRZYK, Jerzy; SZEWCZYK, Janusz. Is natural regeneration of forest stands a continuous process? A case study of an old-growth forest of the Western Carpathians. *Pol. J. Ecol*, 2008, 56.4: 623-633.
- VODDE, Floortje, et al. The influence of storm-induced microsites to tree regeneration patterns in boreal and hemiboreal forest. *Journal of forest research*, 2011, 16.3: 155-167.
- VODKA, Stepan; KONVICKA, Martin; CIZEK, Lukas. Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation*, 2009, 13.5: 553-562.
- WALDRON, Kaysandra, et al. Forest structural attributes after windthrow and consequences of salvage logging. *Forest Ecology and Management*, 2013, 289: 28-37.
- WALDRON, Kaysandra, et al. Effects of post-windthrow salvage logging on microsites, plant composition and regeneration. *Applied Vegetation Science*, 2014, 17: 3236337.
- WALLENIUS, Tuomo, et al. Spatial tree age structure and fire history in two old-growth forests in eastern Fennoscandia. *Silva Fennica*, 2002, 36.1: 185-199.
- WILSON, J. Bastow, et al. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's' paradox of the plankton': evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand Journal of Ecology*, 1990, 13.1: 17-42.
- WOODWARD, Andrea, et al. Influence of climate on radial growth and cone production in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) and mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*). *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, 24.6: 1133-1143.
- ZIELONKA, Tomasz. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement?. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17.6: 739-746.