

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra pěstování lesa



JAKOU ROLI HRAJÍ DISTURBANCE V DYNAMICE HORSKÝCH SMRKOVÝCH LESŮ

Bakalářská práce

Ondřej Sýkora

Obor: BLES

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

Praha 2012

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra pěstování lesů
Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Sýkora Ondřej

Lesnictví

Název práce

Jakou roli hrají disturbance v dynamice horských smrkových lesů

Anglický název

Role of the disturbance for the dynamics of the spruce mountain forests

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 2011 a 2012.

Rozsah textové části

30 – 40 stran

Klíčová slova

dynamika lesa, disturbance, dendrochronologie

Doporučené zdroje informací

- Frelich, L.E. 2002. forest dynamics and disturbance regimes. studies from temperate Evergreen-Deciduous Forests. Cambridge University Press 2002. 266 p.
- Korpel, Š., 1989. Pralesy Slovenska. Veda – Slovenská akadémia vied, Bratislava 1989, 328 pp.
- Kulakowski, D. & Bebi, P. 2004. Range of variability of unmanaged subalpine forests. Forum fur Wissen, 2004: 47-54.
- Kuuluvainen, T., Syrjanen, K., Kalliola, R., 1998: Structure of a pristine Picea abies forest in north eastern Europe. Journal of Vegetation Science, 9: 563-574.
- Lilja, S., Wallenius, T., Kuuluvainen, T. 2006. Structure and development of old Picea abies forests in northern boreal Fennoscandia. Ecoscience, 13: 1-12.
- Míchal, I., 1983: Dynamika přírodního lesa I až VI. Živa, 1983, XXXI(LXIX), 1-6, 8-13, 48-53, 85-88, 128-133, 163-168, 233-238.
- Splechna, B.E., Gratzner, G., Black, B.A. 2005. Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest - A spatial dendro-ecological analysis. Journal of Vegetation Science, 16: 511-522.
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T. A., Fraver, S., Rejzek, J., Bače, R. In press. Disturbance history of an old-growth sub-alpine Picea abies stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. Journal of Vegetation Science, doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R. & Zenahlikova, J. 2010. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. Forest Ecology and Management 260: 707-714.

Vedoucí práce

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

Termín odevzdání

duben 2012

prof. Ing. Vilém Podrázský, CSc.

Vedoucí katedry



prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.

Děkan fakulty

V Praze dne 15.2.2012

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Jakou roli hrají disturbance v dynamice horských smrkových lesů“ vypracoval samostatně, s použitím uvedené literatury a pokynů vedoucího.

Praze dne 25. 4. 2012

.....

Chtěl bych velice poděkovat především vedoucímu své bakalářské práce, doc. Ing. Miroslavu Svobodovi, Ph.D., za jeho odborné vedení. Dále pak své rodině, která mě podporovala po celou dobu studia.

Abstrakt

Má bakalářská práce se zabývá popisem fungování horských smrčín, s ohledem na vlivy, které smrčiny narušují. Zejména se zaměřuje na popis větrných a kůrovcových disturbancí v porostech a snaží se přiblížit následný vývoj porostů na takto narušených plochách a obnovu semenáčků v souvislosti s odumřelou dřevní hmotou, která zůstává po kalamitách na narušené ploše.

Klíčová slova:

Horské smrčiny, disturbance, obnova, lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), tlející mrtvé dřevo.

Краткое содержание

В данной бакалаврской работе дана характеристика и описано функционирование горных пихтовых лесов с учетом вредного воздействия. А именно, работа принимает во внимание влияние сильных ветров и жуков-короедов, прежде всего, короеда типографа (*Ips typographus*). Эта работа делает попытку изучить способы последующего обновления и быстрого развития лесных насаждений после их повреждения и регенерации сеянцев на отмершей древесине, которая остается после разрушительного воздействия.

Ключевые слова:

Горные пихтовые леса, повреждения, обновление, короед типограф (*Ips typographus*), отмершая древесина.

Abstract

This bachelor thesis contains the description and functions of mountain fir forests taking in account different disturbances. In particular, this work takes into consideration influence of strong winds and bark beetles, especially the European spruce bark beetle (*Ips typographus*). The work makes an attempt to study the ways of the new plantations renovation and fast developing after the disturbance. Also it tries to study seeds regeneration on the dead wood which stays after the destructive influence.

Key words:

Mountain fir forests, disturbances, renovation, the European spruce bark beetle (*Ips typographus*), dead wood.

Obsah

Úvod	9
1. Smrkové lesy	11
1.1. Dynamika horských smrčín	11
1. 2. Sukcese	13
1.3 Přírodní cyklické změny.....	14
1.4 Velký a malý vývojový cyklus	14
1.5 Měnící se ekologické podmínky	16
2. Disturbance – narušení	16
3. Vítr.....	18
3.1 Síla větru a pomocné faktory, které vedou k polomům	18
3.2 Vliv biotických faktorů.....	21
3.3 Vzájemné působení jednotlivých větrných smrštů	22
3.4 Vývoj po narušení.....	23
4. Lýkožrout smrkový (<i>Ips typographus</i>)	24
5. Tlející mrtvé dřevo	27
5.1 Tlející mrtvé dřevo vs. biologická různorodost	29
5.2 Přirozená obnova a tlející dřevo.....	30
5.3 Dynamika rozkladu tlejícího mrtvého dřeva	32
5.4 Dřevokazné houby a rozkládající se mrtvé dřevo	33
5.5 Doba potřebná k rozkladu dřevní hmoty	34
Závěr.....	36
Literatura:.....	37

Úvod

V současné době se stává aktuálním tématem nejen problematika horských smrkových lesů, ale smrčin jako takových. Vzhledem k tomu, že smrk ztepilý (*Picea abies*), je jednou z hlavních produkčních dřevin našich hospodářských lesů a dominantní dřevinou horských smrkových porostů, vyvolává současný stav smrčin mnoho otázek.

Tato bakalářská práce by měla čtenáře blíže seznámit s touto problematikou a shrnout z dostupných zdrojů hlavní teze, které s touto problematikou souvisí. Smrkové lesy jsou ovlivňovány řadou biotických, abiotických a antropogenních faktorů, které přispívají k jejich rozpadu a vývoji. Je prokazatelné, že lidská činnost má vesměs negativní vliv na vývoj a zdravotní stav smrčin. Na celoplošné narušování smrčin větrem, či kalamitami způsobených hmyzem, však není jednotný názor jak u odborné, tak laické veřejnosti.

Právě horské smrkové lesy jsou, mimo jiné, výrazně ovlivňovány působením větrných smrštů a kalamitními stavy kůrovců, především lýkožroutem smrkovým (*Ips typhographus*). Tyto jevy způsobují pozorovatelné výkyvy v různých stádiích vývoje smrkových porostů. V produkčních lesích je považujeme z lesnického i ekonomického hlediska za nežádoucí, ale v přírodě se jedná o zcela běžný průběh, opakující se ve většině případů s určitou časovou periodicitou. Disturbance mají různý charakter a odlišují se od sebe svým rozsahem, silou zasažení, tvarem postiženého území a periodicitou, se kterou se navracejí na dané území (PICKET & WHITE 1985). Rozlišujeme maloplošné a velkoplošné narušení, které je spjato s následným vývojem regenerace na takto narušených plochách.

Tato skutečnost formuje, modeluje a koriguje charakter smrkových porostů. Oba nejvýznamnější typy narušení, které hrají roli při utváření horských smrčin, postihují pouze dospělé jedince. Tím, že z porostu je odstraněno horní stromové patro, nebo odumřelo vlivem kůrovcové kalamity, je nastartován vývoj jedinců, kteří se do této doby nacházeli v podrostu. Dochází k osidlování postižené plochy semenáčky a tím se zakládá zcela nový porost, který bude opět v budoucnu narušen některou se shora uvedených disturbancí.

V této práci je uvedeno, jaké události předcházejí těmto druhům narušení, jakých porostů se týkají, jaké jsou dopady na následný vývoj horských smrkových lesů, jak probíhá regenerace postižených ploch a jakou roli na těchto plochách hraje objem ponechané dřevní hmoty. To souvisí i s druhovou diversitou, nejen flory, ale i fauny.

1. Smrkové lesy

Rozšíření přirozených jehličnatých lesů na Zemi je ovlivněno mezoklimaticky a makroklimaticky, tedy vegetační stupňovitostí a zonalitou. (MORAVEC et. al. 1994). Největší území rozšíření smrkových porostů jsou takzvané boreální lesy, které tvoří široký pás táhnoucí se zhruba v šířce 1000 km na území severní polokoule (GLONČÁK 2009). Jedná se o takzvanou tajgu. Toto území zaujímá víc jak 14,7 miliónů km², což je 11% povrchu pevniny (BONAN, SHUGARD 1989). Tyto oblasti jsou klimaticky charakteristické svým chladným, dostatečně vlhkým létem a přes půl roku trvajícím mrazy se sněhovou pokrývkou. Na charakteristickém rázu tajgy se podílejí zejména jehličnaté dřeviny rodu *Picea*, *Pinus*, *Abies* a *Larix*, doplněné složkou nenáročných listnáčů.

Velkou část tohoto areálu pokrývají rašeliniště a oblasti nedotčené, nebo jen velmi zřídka dotčené lidskou činností. Proto se stávají častým cílem výzkumu přirozeného vývoje lesů. Paralelní k těmto oblastem jsou do jisté míry horské oblasti severní polokoule, kde je též přirozený výskyt jehličnatých lesů. Jejich výskyt není podmíněn makroklimaticky, jako je tomu u boreálních lesů, ale vertikálním klimatickým gradientem. Jedná se většinou o pohoří, která se svým výskytem nenacházejí v boreální zóně. Zdejší výskyt jehličnatých lesů je extrazonální podmíněn vegetační stupňovitostí (MORAVEC et. al. 1994), který souvisí s obdobím postglaciálu, kdy tyto relikty preboreálu a boreálu byly vytlačeny do těchto poloh (KRIPPEL 1986).

1.1. Dynamika horských smrčín

Jedná se o navzájem se prolínající procesy, které je možno chápat z více hledisek. Stěžejní formou je tzv. velký a malý vývojový cyklus (KORPEL 1989), v nichž dochází k následným typům dynamik:

fluktuace, neboli stále se měnící prostředí, „gap“ a „patch“ dynamika, cyklická sukcese, regenerační, sekulární a primární sukcese.

Dynamika horských smrčín je ovlivněna délkou životnosti hlavní dřeviny, tedy smrku ztepilého (*picea abies*), Dostupné prameny uvádějí dožívání se smrku ztepilého (*picea abies*) 300 až 350 let, Mezi nimi se ale najdou i starší jedinci (OHLSON & TRITERUD

1999). To s sebou přináší delší obnovní cyklus v případě nepostihnutí porostu některou z disturbancí. Vporostech, v průběhu jejich vývoje, dochází k maloplošnému a k velkoplošnému rozpadu. Při maloplošném rozpadu vznikne takzvaně „gap“, neboli porostní mezera, díky odumření, či poničení malé části porostu, ve které dochází k různému teplotnímu a světelnému režimu oproti okolnímu porostu. To souvisí i s cirkulací vzduchu a následnými změnami ve vlhkosti v porostní mezeře (SMITH 1973). Obnova a vývoj semenáčků v dospělých porostech, které jsou ve fázi optima svého vývojového cyklu, je závislá na narušení zápoje a jeho následného vývoje (GRASSI et. al. 2004). Zmlazení, nacházející se pod hlavním porostním patrem, které bylo odstraněno v souvislosti s přirozeným odumřením, či následkem maloplošného narušení, dostává impuls k růstu zejména kvůli změně světlostních poměrů na stanovišti, pokud se dokáže vyrovnat se světelným šokem. Tyto změny můžeme zpětně pozorovat na letokruzích. Po období, kdy daný jedinec byl potlačován v růstu, dochází k následnému uvolnění a zvětšování přírůstu na letokruzích. Díky maloplošnému rozpadu lesa můžeme pozorovat v porostu tzv. mozaikovitou strukturu, kdy porost není homogenní, je tedy věkově rozrůzněný a vede k celkové druhové rozmanitosti.

V případě, že je porost narušen plošně, tzv. „patch“ dynamika, dochází na plochách k zásadním změnám. Kelker (1964) i Patton (1975) uvádějí, že holina se liší od porostní mezery tím, jaká rozloha je ovlivňována zbývající vegetací, která na ploše nebo v okolí zůstala. Návrat plochy do původního stavu záleží i na tvaru a velikosti vzniklých holin. Obnova takto vzniklých stanovišť je často ve spolupráci s pionýrskými dřevinami, které tuto plochu osídlí. Semenáčky dřevin, které se nacházely na disturbované ploše již před ničivou událostí, bývají často zadušeny buřením, které se na takto odkrytých plochách rychle šíří, pakliže nebylo buření dostatečně odrostlé, nebo se nejednalo o narušení porostu požárem, kdy tyto semenáčky ztrácejí životnost již v průběhu požáru. V případě, že je na ploše ponechána odumřelá dřevní hmota, dochází k rychlejšímu návratu porostu do původního stavu, vzhledem k nalezení vhodného prostředí na odumřelém dřevu semenáčky. Porost, který je disturbován celoplošně, je obnoven do homogenního, uceleného porostu, pouze v malých rozdílech ve stáří jednotlivých stromů. V horských smrččinách dochází k oběma těmto cyklům, které jsou navzájem provázané.

1. 2. Sukcese

Jedná se o jeden z druhů dynamiky, který je definován jako postupný průběh druhového složení biocenóz, pozvolna nahrazovaný jiným ekosystémem. Celý tento děj probíhá dlouhodobě v určitém směru. Jde o výsledek změn abiotického prostředí, vyvolaný biocenózou, který je zakončený ustáleností ekosystému a označován jako klimax (GLONČÁK 2009). Rozlišuje se takzvaně klimatický a edafický klimax. Klimatický, též „pravý“, charakterizuje klimaticky podmíněné závěrečné fáze, na středně minerálně bohatých horninách, zatímco edafický probíhá na horninách minerálně bohatých, např. na dolomitech, vápencích (MORAVEC 1994). Sukcese má mnoho forem, které rozlišujeme na sekulární, primární, sekundární a cyklickou.

Sekulární sukcese je vývoj vegetace v závislosti na dlouhodobých změnách prostředí, především klimatu. Smrkové pralesy se vyskytly na území střední Evropy asi před 10 000 lety. Tedy v období Preboreálu. To dokládají pylové analýzy. Od boreálu se začal formovat smrkový pás a nejuvzdálenějších oblastí dosáhl v období atlantiku (5000 let př. n. l), (HENDRYCH 1984).

V primární sukcesi jde o dlouhodobý vývoj vegetace na mateřském substrátu. Na ploše, která doposud nebyla osídlená žádnou vegetací, bez výskytu diaspor. Souvislost s tvorbou půdy, např. na zvětrávajících skalách. K primární sukcesi dochází např. při výbuchu sopky, kdy vývoj vegetace na vychladlé lávě začíná zcela od počátku. Dalším příkladem může být prostor, který vznikne po odtátí ledovce. Na odhalených suťových svazích a morénách dochází k primárnímu osidlování. Vhodným prostředím pro primární sukcesy jsou i nově naváté písečné duny, říční náplavy, lavinové dráhy, plochy vzniklé po lesních požárech a opuštěná, již neobdělávaná pole (VAN DER MAAREL 2005).

Sekulární sukcese probíhá na vyvinutějších půdách než u primární sukcese. Původní společenstva byla na těchto plochách porušena, nahrazena, či zničena a dále se jedná o spontánní vývoj vegetace a znovu osidlování těchto ploch. (MORAVEC 1994). Oproti primární sukcesi se jedná o krátkodobější průběh.

Cyklická sukcese je pravidelně se opakující vývoj druhového složení, v závislosti na periodicky se opakujících narušeních. Dotýká se velkých území. Typickým znakem pro cyklickou sukcesi je krátkodobé trvání fáze klimaxu.

1.3 Přírodní cyklické změny

Struktura lesa závisí na kvalitativních a kvantitativních změnách v čase a schopnosti udržovat se v dynamické rovnováze. Jedná se o zákonité kolísání okolo průměrného stavu, vyvolané vnitřní a vnější interakcí procesů, tedy pohotovostí lesa reagovat na změny, které umožňují další jeho existenci (KORPEL 1989). Jde o sezónní změny v rámci vegetačního období a o flukтуаční změny, které se opakují v několika ročních, nepravidelných cyklech. Tyto cykly jsou podmíněny biologickými, víceletými rytmy samotných rostlin a klimatickými oscilacemi. (MORAVEC 1994) Může se jednat například o semenné roky.

1.4 Velký a malý vývojový cyklus

Koncepce dynamiky přírodních lesů se prolíná s tzv. velkým a malým vývojovým cyklem, který je definovaný cyklickým střídáním vývojových fází a stádií v rámci klimaxu. Klimax je charakteristický regenerací klimaxových dřevin ve vrcholných stádiích přírodního lesa, kdy samotný průběh jednotlivých stádií, tak i druh jeho rozpadu závisí od charakteru společenstva a zejména půdních a klimatických možností stanoviště (KORPEL 1989). Velký vývojový cyklus je spojen s rozsáhlým plošným rozpadem, tzv. „patch“ dynamika, kdy velká část zápoje byla rozvrácena některým s typů disturbance, či odumřela. Jedná se o plochy větší jak 1 hektar. Příkladem celoplošného narušení může být disturbance z roku 2007, způsobena orkánem Kyrill na Šumavě. Hlavními typy narušení ve střední Evropě jsou zejména vichřice, kalamity lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), nebo lesní požáry. (PODRAZSKÝ 1999). Na základě těchto skutečností se mění na postižené ploše mikroklimatické a fyzikální podmínky, které zvyšují teplotní poměry na stanovišti (PODRAZSKÝ 1999). Velký vývojový cyklus se skládá ze tří hlavních stádií (WECK 1956).

- Přípravný les – začíná se vytvářet po narušení porostu a je tvořen pionýrskými světlomilnými dřevinami. Jedná se o tzv. přípravné dřeviny, méně náročné na vlastnosti stanoviště. Počáteční fáze jejich vývoje je spjata s rychlým růstem. Mezi

tyto dřeviny řadíme břízu bělokorou (*betula pendula*), jeřáb ptačí (*sorbus acuparia*), topol osíku (*populus tremula*) a olši lepkavou (*alnus glutinosa*). Pro tyto dřeviny je typická častá a hojná úroda semen, růstová vytrvalost a nižší doba životnosti. Z tohoto důvodu jsou v zásadě vyloučeny ze závěrečných stádií lesa.

- Přechodný les – pod patrem pionýrských dřevin dochází k obnově dřevin klimaxových. Tyto druhy v mladším věku snášejí stín až polostín. Jsou to zejména buk lesní (*fagus sylvatica*), jedle bělokorá (*abies alba*) a smrk ztepilý (*picea abies*). V horských smrčínách se obnovuje pod etážem přípravných dřevin zpravidla smrk ztepilý (*picea abies*). Tyto dřeviny relativně snášejí konkurenci jiných druhů. Jejich pomalý růst pod zápojem v mladém věku můžeme sledovat jako zhuštěné letokruhy kolem středové dřeně (REJZEK 2008).
- Závěrečný les – dřeviny klimaxového typu plně potlačí přípravné dřeviny a následná obnova je již tvořena zcela klimaxovými druhy. Stabilita ekosystému se stále více upevňuje a probíhá maximální akumulace biomasy v porostu.

V případě, že porost dosáhne klimaxového stavu, jeho další vývoj se odvíjí od tzv. malého vývojového cyklu za předpokladu, že nedojde k rozsáhlé disturbanci. V malém vývojovém cyklu dochází k fázi růstu, optima a rozpadu. Mluvíme o tzv. mozaikovitě strukturu porostu, kdy postupně odumírají jedinci, nebo skupinky stromů na malých plochách - „gap“ dynamika. Vzniká přirozeným odumřením jednoho, nebo několika dominantních jedinců hlavního porostního patra. Vzniklé mezery na ploše jsou postupně obnoveny a navracejí se do původního stavu. Tak dochází k věkové a tloušťkové různorodosti porostů. (DEAL et al. 1991, REJZEK 2008).

Saniga (1994) rozděluje smrkové porosty pralesovitého typu podle vegetačního stupně a struktury do dvou výškových pásem. První z nich je pásmo nad 1400 m. n. m., vyznačující se maloplošnou texturou a diferencovanou strukturou. Na těchto plochách je stádium rozpadu na menších plochách a pozvolnější. Druhé z nich, pásmo pod 1400 m. n. m., je charakteristické velkoplošnou texturou a malou diferenciací struktury porostu. Smrkové porosty v těchto výškových pásmech jsou náchylné k abiotickým činitelům a to zejména

k působení větru. Dochází k neočekávanému rozpadu s katastrofickým průběhem. Tvzení potvrzují i jiní autoři (KORPEL 1989), (VACEK 1990). Takto popsany jev platí zejména pro stredoevropské lesy. Oproti tomu JONÁŠOVÁ (2008) uvádí, že severské lesy jsou obnovovány zejména rozpadem na malých plochách.

1.5 Mění se ekologické podmínky

V dnešní době, kdy roste tlak nepřímých antropických vlivů v důsledku prudkého rozvoje civilizace, působí na přírodní ekosystémy řada nepříznivých faktorů. Ve velké míře se jedná o celoplošné ovlivňování komplexu stanovištních faktorů. Dochází tak ke změnám ve struktuře a mnohá společenstva zanikají, v řadě ekosystémů se mění druhová rozmanitost. Hlavními stresujícími faktory jsou imise, které působí synergicky s přírodními faktory, dále výkyvy v počasí, kyselé srážky, zvýšená koncentrace ozonu, oxidu uhličitého, síry, těžkých kovů a dalších (MÍCHAL 1992).

2. Disturbance – narušení

Faktor, který hraje jednu z významných rolí v přirozené obnově lesa. Byl definován, jako samostatná událost v určitém období, která narušuje dané společenstvo a jeho strukturu. Při vzniku disturbance dochází ke změně v ekosystému, kdy jsou pozmeněny jednotlivé zdroje, živná půda a prostředí. Disturbance ovlivňuje svým působením veškeré organismy od jedinců, až po celý ekosystém (ROSS et. al. 2001). Na lesní ekosystémy působí disturbance dvojího typu, takzvané antropogenní, které souvisí s lidskou činností, Zejména se jedná o těžbu a znečištění. Druhým typem jsou přirozené disturbance, které bychom mohli dále dělit podle vzniku na fyzikální příčiny a biologické příčiny. Fyzikální příčiny jsou dané většinou změnami v klimatu, tj. větrnými smrštěmi, vichřicemi, hurikány, tornády, sesuvy půdy, zemětřesením, záplavami, obdobími sucha, požáry a lavinami. Biologické příčiny jsou dány kalamitním přemnožením hmyzu, zvěře a chorobami (SOUSA 1984). Přitom obě tyto příčiny spolu úzce souvisí.

V současné době je vznik disturbance součtem jak antropogenní činnosti, tak přirozených vlivů fyzikální a biologické složky. Jednotlivá narušení se odlišují od sebe svým rozsahem, dobou vzniku, intenzitou a četností (ROSS et. al. 2001). Narušováním se mění uspořádání

a složení lesa, které má vliv na jednotlivé funkce porostu, což v důsledku může mít až katastrofální charakter. Režimy disturbancí se neopakují nikdy stejně. Vždy jsou v pozmeněném charakteru. Jsou typické svými různorodými účinky, které vedou k tzv. mozaikovitě struktuře (KORPEL 1989, ROSS et. al. 2001, REJZEK 2008). Režim disturbancí můžeme chápat jako součet frekvencí, intenzity a velikosti narušení, který určuje její typ a vzájemné ovlivnění mezi těmito událostmi. Jestliže porost prodělá v průběhu času několik disturbancí významného charakteru, pak určení typu, velikosti, intenzity a četnosti, nemusí být zcela jednoznačné. Mluvíme tzv. o nestabilním režimu disturbancí (FRELICH 2002, REJZEK 2008).

Jednotlivá narušení do jisté míry formují složení a strukturu porostů. Oblasti s výskytem častého narušení, které mají silný průběh, jsou typické výskytem stejnověkých mladých porostů tvořených druhy, které netolerují zástin. Oproti tomu území, na kterém jsou disturbance méně časté, jsou charakteristické staré porosty tvořené druhy, které tolerují zástin. Tyto dva režimy nemusí být však podmínkou a může docházet ke kombinaci těchto jednotlivých jevů (FRELICH 2002). Dále rozlišujeme tzv. narušení, které vzniká v porostu, tedy vnitřní, neboli endogenní. To je součástí dynamiky porostu. Vnější (exogenní) narušení vzniká mimo porost. Příklady exogenního narušení - lesní požár, vichřice, nebo přemnožení hmyzu. (WULDER and FRANKLIN 2007).

Každý typ disturbancí se projevuje odlišně jak v ekosystému, tak v krajinném rázu. Pro samotný vznik disturbancí jsou určující ty druhy, které se stanou nestabilními. V závislosti od způsobu narušení utvářejí strukturu porostu, kdy díky nim se mění podmínky na stanovišti a to zejména půdní, světelné a vlhkostní poměry. Typ narušení a jeho intenzita mají vliv na strategii následné obnovy. Lesní požáry například destruuji nejen vegetaci, ale často i listový, jehličnatý opad a svrchní vrstvu půdy. Tím tvoří nevyhovující podmínky pro obnovu některých druhů, Jedná se o druhy, které jsou závislé na pokročilé obnově, např. jedle balzámová (*abies balsamea*). U drobných, nebo slabých požárů, jsou spáleniště osidlována původní vegetací, která byla narušena. Naopak tomu je u silnějších požárů a spálenišť většího rozsahu, kdy se v následném vývoji během sukcese vystřídá i několik různých společenstev (SÁDLO 1994). Dokonce u některých druhů oheň podporuje klíčení, jedná se zejména o druhy z rodu (*pinus*), např. borovice banksova (*pinus banksiana*), která

má tzv. serotinní šišky, které zůstávají na stromě neotevřené po mnoho let. Teprve po požáru se otevírají a klíčivá semena tak osidlují spáleniště. Jiným případem narušení jsou kalamity, kdy dojde k přemnožení hmyzu. Dochází k odstranění určitých druhů z horního stromového patra. Zastoupení dřevin v podrostu se, ale jinak nemění. Tento stav je ideální pro dřeviny, které se obnovují v pozdějších vývojových fázích, Jedná se o dřeviny, které snášejí zastínění (WULDER and FRANKLIN 2007).

3. Vítr

Jeden z nejvýznamnějších faktorů, který ovlivňuje dynamiku horských smrkových lesů ve střední Evropě (KULAKOWSKI & BERI 2004). K působení větru, který narušuje porosty celoplošně, dochází nepravidelně. Často tak jsou odstraněny porosty, které jsou zcela zdravé. Můžeme říci, že zhruba jednou za 100 – 300 let dochází k takovému jevu. (GROMSTEV 2002, SVOBODA 2007). Mnozí autoři se v tomto časovém rozmezí liší a to s ohledem na oblast ke které zjišťovali dostupné údaje o opakujících se větrných smrštích. Určitým zdrojem informací o frekvenci a intenzitě větrných bouří jsou historické prameny. Díky těmto údajům je možné odvodit, jakým způsobem se vyvíjely horské smrkové lesy. Řada autorů se v posledních letech zajímala o příčiny vzniku polomů (PELTOLA & KELLOMÄKI 1993, KERZENMACHER & GARDINER 1998, BZRNE & MITCHELL 2007). Ve většině případů studie zjistily, že vliv na vznik polomů, kromě intenzity a síly větrných smrští, mají konfigurace reliéfu se stabilitou porostů, která je daná jak druhovou, tak věkovou a porostní skladbou. Také se odvíjí od intenzity zásahů v hospodářských lesích, které byly provedeny v minulosti. Zásadní faktor, který má vliv na směr a rychlost větru, je reliéf krajiny. Zejména nadmořská výška, expozice vůči světovým stranám, sklonitost terénu a jeho zakřivení. V tomto případě míněno jak ve vertikálním, tak v horizontálním směru, (SVOBODA et al. 2008). Významnou roli hraje i působení větru s menší intenzitou, kdy dochází k odstraňování stromů, které v minulosti byly nějakým způsobem již narušeny, např. hmyzem, houbovými patogeny, vyschnutím atd.

3.1 Síla větru a pomocné faktory, které vedou k polomům

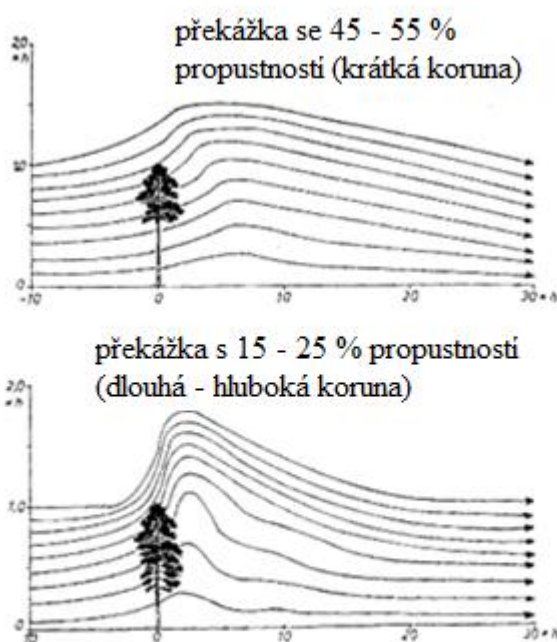
Společně se silou a intenzitou, ovlivňují vichřice abiotické a biotické faktory a určují, jaký bude dopad na lesní ekosystémy (PRAUS 2006). Abiotické faktory jako reliéf, půda a

rychlost větru, mají za příčinu míru poškození porostu. Půdní typ hraje značnou roli v umístění a hloubce kořenového systému. To souvisí s tvorbou vývrátů. Největší stability porosty dosahují na písčitéch půdách díky možnosti dobrého prorůstání kořenů do hloubky (MEYER 1982). Menší stability dosahují porosty na hlinitých a jílovitých půdách. Nejmenší na rašelinných stanovištích (FRELICH 2002). Velký vliv hraje i zamokření stanoviště, zda je půda rozměklá, nebo zda hladina podzemní vody vystupuje do vyšších půdních horizontů. V takovémto případě kořenový systém nemůže z hlediska nedostupnosti půdního kyslíku zakořeňovat do větších hloubek, a tedy porost nacházející se na takovémto stanovišti je méně ukotven. Naopak suchá, či zmrzlá půda, má opačný efekt k stabilitě porostů. Jsou-li na stanovišti takovéto podmínky, porost dokáže odolávat více proti vyvrácení.

Pomyslnou hranicí kdy dochází k vývrátům, je tzv. Bořivý vítr (ŠRÁMEK & NOVOTNÝ), který je definován rychlostí již 17,2 m/s, tedy zhruba 62 km/h. Při nepříznivých vlastnostech půdy může docházet k vývrátům i při nižších rychlostech větru, nebo naopak. Působící síla větru na stromy roste lineárně, tedy se stoupající rychlostí větru, která vzrůstá postupně od svého normálního stavu, 10 – 20 km/h po 100 km/h a více (FRELICH 2002). S postupně rostoucí silou větru je strom formován tak, aby překonával odpor vzduchu a nabývá tak proudnicového tvaru, který tento odpor snižuje. Z počátku jsou větrem otáčeny listy po směru proudícího větru a tak je zmenšena plocha povrchu stromu, na který vítr působí. Při zvyšující se intenzitě proudění vzduchu jsou jednotlivé malé větve postupně seřazeny do zákrytu. Při ještě větší intenzitě větru jsou nuceny i větve větších dimenzí se podvolit síle, která na ně působí a stočí se ve směru jejího proudění (NIKLAS 1992). Tím je plocha stromu snížena na své minimum. V určitém momentu už nemůže být síla větru působící na strom usměrněna a tím je na kmen stromu vynakládána taková síla, která narůstá s druhou mocninou rychlosti větru (FRELICH 2002). Dochází tak ke zlomům a v závislosti na kořenovém systému a půdních vlastnostech k vývrátům.

Na základě zkušeností z větrných kalamit se v literatuře uvádí, že okraje lesních porostů, ve většině případů, odolávají náporu větru, ale dochází ke zhroucení lesních porostů za jejich okraji (MITSCHERLICH 1968). Tato skutečnost je vysvětlována tím, že stromy, které jsou na lesních okrajích, tedy na rozhraní mezi lesem a pozemky jiného charakteru,

jsou hluboce zavětveny. To představuje pro vítr těžce proniknutelnou překážku, zejména pokud jsou větve stromů do sebe stlačovány. Tento jev, který byl sledován zejména na okraji smrkových porostů, je označován jako žaluziový efekt (GEIGER 1961). Je charakterizován tím, že jen velmi malý podíl vzdušných mas, které jsou v pohybu, pronikne do porostu. To má za následek zpomalení rychlosti pohybu větru před porostním okrajem, zvednutí vzdušné masy a následné jejich přepadávání přes porostní okraj vysokou rychlostí, která vyvíjí nápor na stromy za porostním okrajem. Často má tento jev pulzující a nepravidelný charakter, který s sebou přináší katastrofální škody ve formě vývrátů a polomů. Proto Mitscherlich (1968) navrhuje, aby porostní okraje na exponovaných lokalitách byly specificky utvářeny a zejména, aby do jisté míry porostní okraj představoval „propustnou“ překážku. Okraj by měl sice zabránit náporu větru, má však umožnit částečné pronikání vzdušné masy do porostu. Tím se má snížit rychlost a přepadávání vzdušných mas přes porostní okraje.



Obr. 1

Linie proudění v duchu při překážce (lesní okraj) se střední a malou propustností (podle MITSCHERLICH 1968, upraveno)

Banks (1973) či Frelich (2002) uvádějí, že některé jehličnany jsou schopné už při rychlosti větru 11,1 m/s tedy zhruba 40km/h snížit plochu svého povrchu o 45%. Kulakowski a Bebi (2004) uvádějí, že narušení větrem nezáleží pouze na síle větrné smrště a reliéfu krajiny,

ale že svou roli hraje typ lesa a stupeň jeho vývoje. Mladší porosty jsou svojí strukturou více homogenní, tedy v této fázi méně náchylné k vývrátům. Hlavním důvodem je nízký vzrůst mladších porostů a jejich pružnost oproti vzrostlejším porostům. Čím je průměr stromu vyšší, tím jeho kmen ztrácí pružnost, tedy je méně schopný odolávat ohybu, který je na něj vyvíjen větrem. Poté dochází buď ke zlomení kmene, nebo k vývratu a to z důvodu působení náporu větru na bázi kmene (FRELICH 2002). Další faktor, který může ovlivnit fakt, že starší porosty jsou náchylnější k poškození větrem, je větší pravděpodobnost nakažení patogenem hub, které jednotlivé stromy oslabují buď v kořenovém systému, krčku, nebo na bázi.

Skutečnost, že vítr dosahuje větší rychlosti ve vyšších etážích porostu, než v jeho nižších patrech, nasvědčuje též tomu, že je vyvíjen na starší jedince značný tlak při zvýšené větrné činnosti (FRELICH 2002).

3.2 Vliv biotických faktorů

Biotické faktory též ovlivňují dopad větrných narušení. Např. druhové složení, výška a rozmístění stromů na ploše a působení dalších faktorů, které narušují porost, jako jsou například patogeny (EVANS et al. 2007). Základní příčinou napadení smrku parazitickou dřevokaznou houbou je zejména narušení funkce kořenového systému v důsledku přísušků. Koncové jemné kořeny bývají také mechanicky poškozované v důsledku tahových sil při vysychání půdy. Narušený kořenový systém tímto způsobem zhoršuje zásobení stromu vodou a usnadňuje tak infikování jedince parazitickými dřevokaznými houbami (JANČAŘÍK & JANKOVSKÝ 2007).

Mezi patogeny, které fyziologicky oslabují smrk, se zejména řadí václavka obecná (*Armillaria mellea*) a kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*). Václavkou obecnou (*armillaria mellea*), je v současné době napadeno více jak 30% smrkových porostů. Je charakterizována jako houba tzv. bílého tlení, která je schopná zcela mineralizovat dřevní hmotu. Na bázi infikovaných stromů působí svou rozkladnou činností, při které tvoří dutinu. Dlouhodobou infekci smrku je možné pozorovat jako rozšíření báze kmene. Jedná se o tzv. lahvicovité báze. Kořenovník vrstevnatý

(*Heterobasidion annosum*), patří též mezi jednu z nejškodlivějších hub parazitujících na jehličnanech u nás. Zasažené dřevo stromu je nejprve zbarvováno do šedomodré barvy, poté se začíná přebarvovat do typické červeno hnědé barvy a postupně měkne. Při pokračujícím rozkladu světlá a rozpadá se. Kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*), dokáže rozkládat i ligninové složky dřeva. Napadené smrky touto dřevokaznou houbou sice přežívají, ale jsou ve spodní části duté a téměř je pozastaven jejich přírůst (KULA & ZABECKI). Tyto faktory, působené parazitickými dřevokaznými houbami, zvyšují pád takto napadených stromů při větrné smršti.

3.3 Vzájemné působení jednotlivých větrných smrští

Při déle trvajících větrných smrštích může docházet k rozkmitání jednotlivých stromů v porostu, jedná se o tzv. rezonanční efekt, kdy dochází k maximálnímu vychýlení stromu od běžné osy kmene, které je zapříčiněno pravidelností poryvů větru a synchronizací výkyvu stromů. Tento pohyb je tlumen na bázi kmene ukotveným kořenovým systémem a půdními podmínkami na stanovišti. Na vrcholu kmene může být tlumen jak tvarem koruny, tak vzájemně se dotýkajícími korunami jednotlivých stromů (FRELICH 2002).

Při takovémto rozkmitání stromu často dochází k přetrhání malých kořenů a následnému vývratu, nebo k narušení již oslabeného místa na kmeni, které vede ke zlomu. Stromy při větrné bouři většinou padají ve směru větrného proudění. Může však docházet i k pádu v opačném směru. A to z důvodu náhlého pauzy mezi jednotlivými poryvy větru. Rozkymáčený strom, který je vychýlen ve směru větrného proudění, je vržen zpět, tedy dojde ke zpětnému rázu, kde není zadržen očekávaným následným poryvem. Dojde k naakumulování síly v opačném směru dosavadního proudění a následnému vyvrácení či zlomu (FRELICH 2002).

Při větrných smrštích, které se opakují v krátké době po sobě, můžeme pozorovat jisté vzájemné působení. Vichřice, která prošla porostem jako první, odstraní z plochy jedince, kteří byli nějakým způsobem oslabeni. Při následné smršti se již tito jedinci na ploše vyskytují v menší míře, nebo vůbec. Proto při následné větrné disturbanci nemusí docházet ke zlomům a vývratům. Může však docházet k poškozování zdravých jedinců, které vede

do budoucna k infekci patogeny dřevokazných hub a to zejména narušením kořenového systému při nárazech větru. To bude mít za následek snížení stability některých jedinců a tedy do budoucna opět zvýšení počtu stromů, které budou náchylnější k vyvrácení, nebo zlomům (FRELICH 2002). V případě celoplošného snesení porostu větrem, bude plocha zcela nenáchylná na větrné disturbance po dobu několika desetiletí, až do doby kdy se na ploše obnoví stromové patro a jednotlivé stromy dorostou patřičných dimenzí (FRELICH 2002).

3.4 Vývoj po narušení

Jak z předešlého vyplývá, vliv narušení porostů větrem hraje významnou roli ve skladbě porostu. Dochází k výměně stávající generace dospělého porostu za nový les. Neděje se tak pouze u smrčín, ale i u jiných přírodních ekosystémů, které se obnovují přes stádium rozpadu, kdy jedinci následkem stáří odumírají a uvolňují tak prostor novému pokolení. V současné době může být urychlen tento cyklus vlivem abiotických a biotických činitelů, které oproti dobám minulým, stále častěji předčasně postihují dospělé porosty (KŘÍSTEK et al. 2004).

Jestliže větrná smršť postihne porost, který má dostatek semen v lesní hrabance, nebo semenáčků v podrostu, nedochází k druhové změně v porostu a na ploše se tedy udrží dřeviny původní. V případě odstranění hlavního dřevinného patra dochází k uvolnění jedinců, kteří se nacházeli pod hlavním etážem. To má za následek jejich rychlejší přírůst, než když byli zacloněni hlavním dřevinným patrem. Při takovéto změně v porostu dochází k rozvoji stinných druhů, rostoucích do této doby pod zápojem (KORPEL 1989). V případě absence semen v semenné bance, či nedostatku semenáčků v podrostu, dochází k osídlení plochy pionýrskými druhy, kterým vyhovuje prostředí s dostatkem světla. Tyto podmínky vznikají především po větrné disturbanci porostů, které byly silně zapojeny a neumožňovaly dostatečné odrůstání semenáčků, nebo v mladších porostech, které byly narušeny, ale z důvodu svého stáří nebyly schopné plodit semena.

V případě narušení porostu větrem se značným podílem vývrátů, záleží i na stáří lesa, které určuje do jisté míry i stupeň rozvinutí obnovy po disturbanci. Obnova na takto narušených plochách je ovlivněna jednak druhovou skladbou, která se na lokalitě, nebo v okolí nachází

a na rozloze postižené plochy. Doba, za kterou porost přirozeně dokáže zregenerovat, se liší v závislosti, zda je na ploše ponechána, či odstraněna odumřelá dřevní hmota (JONÁŠOVÁ 2001). V případě, že se již na ploše nacházejí jedinci, kteří jsou odrostlí nad výšku 20 cm, můžeme předpokládat, že se postupný návrat k původnímu stavu ubírá správným směrem (GUBKA, 2006). K regeneraci smrkových porostů dochází ve větší, nebo menší míře i za podpory pionýrských dřevin jako je jeřáb ptačí (*Sorbus acuparia*), nebo některého druhu břízy. Například podle studie Jandy et al. (2007), která byla provedena na Trojmezí, vyplývá, že jeřábu ptačímu (*Sorbus acuparia*) vyhovuje zmlazovat v horských smrčínách na vývratech, méně koláčích po vývratu. Obnova v horských oblastech je zpomalena klimatickými podmínkami, které jsou v těchto polohách nepříznivé a to zejména v důsledku kratší vegetační doby a vysoké pokrývky sněhu, oproti nižším, teplejším polohám (ULBRICOVÁ et al. 2008).

4. Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*)

V současné době je smrk ztepilý (*Picea abies*) nejen jako přirozený druh horských smrčín, ale i jako druh, který je zejména ve střední Evropě pěstován pro své hospodářské i ekonomické využití. To s sebou přináší i větší denzitu druhů, které jsou vývojem vázané na smrk. Jedním z těchto druhů je i lýkožrout smrkový (*Ips typographus*). Jedná se o eurosibiřský druh z čeledi kůrovcovitých (*Scolytidae*), pro který je hostitelskou dřevinou zejména smrk ztepilý (*Picea abies*), ale jsou zaznamenány i případy kdy se tento druh vyvíjel jak na borovici lesní (*Pinus silvestris*), tak na modřínu opadavém (*Larix decidua*) (KŘÍSTEK et al. 2004). Důvodem současného přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) není pouze zvýšení výskytu smrku ztepilého (*Picea abies*) v procentuálním zastoupení porostů, ale též imisními a klimatickými změnami. Řada klimatických změn v daném porostu je dána lidskou činností. Může se například jednat o pozměnění vodního režimu na stanovišti v důsledku výstavby cest.

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), je malý, nepatrný brouk, dosahující velikosti 4– 5,5 mm. Tělo je leskle černohnědé, se světle žlutými chloupky. Tykadla lýkožrouta jsou paličkovitá, s lomeným švem. Jako determinační znak u tohoto druhu slouží prohlubeň,

kteřá se svažuje k zadečku. Tato prohlubeň je na každé straně krovek vroubená čtyřmi zuby, z nichž je třetí osten od shora největší.

V období od konce dubna až počátku května, se brouci začínají probouzet na svém zimovišti ve stromě a začínají se rojit. V horských oblastech probíhá rojení kůrovce přibližně o měsíc později vlivem chladnějšího počasí (NOVÁK et al. 1984). Samci začínají vyhledávat vhodné stromy, zejména ty, které jsou nějakým způsobem oslabené. Může se jednat o stromy, které byly nějakým způsobem poškozené v období od podzimu do jara, při větrné bouři, nebo byly rozlámány nápořem sněhu. Při jeho přemnožení však napadá i zcela zdravé jedince, které je schopn udolat.

Podle Haška (1973) a Jankovského (1994), (IN KULA & ZABECKI 1999) bylo zjištěno, že lýkožřout smrkový (*Ips typhographus*), reaguje intenzitou napadení na fyziologické oslabení stromů dřevokaznými houbami. Dochází tak ke změně kvality kůry a lýka, což usnadňuje lýkožřoutu snazší napadení takto oslabeného jedince. Ovšem výzkum Kuli a Zabeckého (1999), z oblasti Beskyd v LS Ostřovice, toto tvrzení nepotvrzují. Ba naopak tvrdí, že přítomnost václavky (*Armillaria mellea*) snižuje predispozici smrku k napadení lýkožřoutem smrkovým (*Ips typhographus*). Strom parazitovaný václavkou (*Armillaria mellea*) má sniženou tvorbu lýka, tedy tloušťka je pravděpodobně nedostačující k nalétnutí a rozvoji velkých druhů lýkožřoutů, ke kterým se řadí i lýkožřout smrkový (*Ips typhographus*). Dalším vysvětlením by mohla být změna chemizmu a kompozice látek znesnadňujících orientaci lýkožřouta smrkového (*Ips typhographus*) (STRZELECKA 1977 IN KULA & ZABECKI 1999).

Po vybrání vhodného stromu lýkožřoutem smrkovým (*Ips typhographus*), se samci začínají zavrtávat do stromu. Musejí však překonat obranné mechanismy stromu, který vylučuje nejrůznější chemické látky, jako jsou fenolické sloučeniny, terpenoidy a pryskyřice. Naproti tomu lýkožřouti využívají dřevokazné houby zejména z řádů *Ophiostomatales* a *Microascales* k naočkování stromu, které jim usnadňuje překonat tyto překážky. U lýkožřouta smrkového (*Ips typhographus*), bylo prokázáno, že žije v symbióze s druhem dřevokazné houby (*Ceratocystis polonica*), která je schopna poškozovat cévní svazky smrku a působit jeho odumírání (MARIN et al. 2005). Po proniknutí lýkožřouta smrkového

(*Ips typhographus*) do stromu, začíná samec budovat snubní komůrku. Po jejím dokončení začne vylučovat sexuální feromon, který je produktem trávicího ústrojí a tím tak začíná lákat samičky. Přilákané samičky po spáření začnou vyhledávat pod kůrou tzv. matečné chodbičky, ve kterých vyhlubují jamky, do nichž kladou jedno vajíčko, které obloží drtí. Dochází tak ke gradaci napadení stromu (AMANN 1971). Jedna samička je schopna naklást až 60 vajíček. Po ukončení kladení vajíček, samička prodlužuje mateční chodbu. Za 2 až 3 týdny zakládají samičky opět nové, ale již sesterské pokolení, tentokrát již s menším počtem vajíček. Vylíhlé larvy vyhledávají kolmo na mateční chodbičku tzv. larvovou chodbu. Na konci této chodby se larvy vykousají kukelnou komůrku, kde se zakuklí. Vylíhlí jedinci poté vylétávají z kukelné komůrky a musí provést ještě tzv. maturační žír. Vývoj lýkožrouta, při normálních podmínkách, trvá zhruba 10 týdnů. Dospělý jedinec je schopen uletět za den více jak 750 m (BOTTERWEG 1982), v případě využití vzdušných proudů, se tato vzdálenost několikrát znásobuje. V tomto případě můžeme polemizovat o účinnosti zabraňování přeletu lýkožroutem do zdravých porostů pomocí vykácených širokých pruhů mezi plochami. Jak Botterweg (1982) uvádí, lýkožrout smrkový (*Ips typhographus*), je schopen rozptýlit se od místa svého vylétnutí po ploše, která může být větší jak 8 km. To znamená, že je schopný přelétnout i do lesních celků, které jsou odděleny pozemky jiného, než lesního charakteru.

Lýkožrout smrkový (*ips typhographus*), má v přírodě i své přirozené nepřátele. Jedná se zejména o druhy hmyzu, brouky, mezi které patří např. pestrokrovečník mravenčí (*Thanasimus formicarius*), nebo někteří z drabčičků (*Staphylinidae*). Larvy obou těchto druhů požírají vajíčka, larvy i kukly kůrovců. Nehledě na tyto regulační mechanismy přírody, docházelo, dochází a asi i bude docházet k přemnožení tohoto druhu. Z historie je například známá gradace lýkožrouta smrkového (*Ips typhographus*) z Jesenicka, kdy v letech 1821- 1833 bylo z lesa vytěženo 0,5 mil. m³ takto napadeného dřeva (MRKVA 1994). Z poslední doby můžeme uvést situaci na Šumavě, kdy po orkánu Kyrill v roce 2007, prudce stoupl podíl napadených stromů lýkožroutem.

V posledních patnácti letech jsme mohli zaznamenat nárůst poškození lesů vyvolané kůrovci a to zejména díky vichřicím, které se prohnaly přes naše území a teplejšímu a suššímu průběhu počasí v letech následujících po disturbancích větrem.



Obr. 2 Les po kůrovcové disturbanci, Sýkora 2011

5. Tlející mrtvé dřevo

Po disturbancích vzniklých větrnými a kůrovcovými kalamitami zůstane na postižených plochách značný počet odumřelé dřevní hmoty. Tento materiál, spolu s organickým opadem stromů, tvoří hlavní součást lesních ekosystémů pro tvorbu substrátu. Tlející mrtvé dřevo můžeme chápat jako složku, která obohacuje lesní ekosystém o živiny a napomáhá obnově a stabilitě lesního společenstva. Je to důležitý komponent, který hraje jednu z úloh při zachování diversity v lesním ekosystému (FRIDMAN & WALHEIM 2000). Při rozkladu odumřelé dřevní hmoty hraje velkou roli xylofágní hmyz, spolu s dřevokaznými houbami a bakteriemi. Pomocí působení všech těchto složek se postupem času dřevní hmota rozloží a stává se součástí půdy (GRAHAM 1925). Na stojící odumřelé kmeny v porostu je vázána řada živočichů, kterým poskytují úkryt a zdroj potravy. Jedná se především o ptáky, plazy, některé obojživelníky, netopýry a jiné savce. Řada hub a lišejníků též vyhledává tato stanoviště pro svůj vývin.

V porostech, které nebyly dotčeny člověkem, nebo jen velice málo, je proces postupného odumírání jedinců a na to navazující jejich rozklad, zcela přirozenou věcí. Tímto způsobem se do půdy vracejí látky a živiny, které byly v průběhu let naakumulovány odumřelými stromy. Svoboda (2005) uvádí, že tyto lesy jsou typické vykazováním značné zásoby tlejícího mrtvého dřeva v různých stádiích rozkladu, oproti hospodářským lesům, kde je dřevo vytěženo a odvezeno z porostu.

Fakt, že lesu prospívá, jestliže se v porostu nechá odumřelé dřevo postupně tlít, je znám již delší dobu. Mnoho vědeckých studií se zabývalo tímto problémem, např. (KRANKINA & HARMON 1995, SIITONEN 2001, HICKS & HARMON 2002, JONSSON et al. 2005). Jednou z nezodpovězených otázek však stále zůstává, do jaké míry se dají tyto poznatky aplikovat v hospodářských lesích, u kterých je trendem tyto porosty maximálně ekonomicky využívat.

Tlející mrtvé dřevo neplní jen funkci obohacení plochy postupným uvolňováním živin, které v průběhu jeho růstu byly v jeho dřevní hmotě nashromážděny, ale je vhodným podkladem pro přirozenou obnovu. Do jisté míry napomáhá i k ochraně semenáčků před okusem vysokou zvěří. Semena stromů, v určité fázi rozkladu odumřelých klád, nacházejí vhodné podmínky pro vyklíčení na jejich povrchu pro dostupnost potřebných živin, dostatek odpovídající vlhkosti a do jisté míry i uchráněním před konkurencí okolní vegetace (HOFGAARD 1993, DUANGPORN 2007). V Angličtině se setkáváme s pojmem „nurse log“. Tento výraz by se dal přeložit jako „pečovatelská kláda“. Zmíněný jev můžeme sledovat hlavně v pralesích, nebo v lesích, které byly minimálně ovlivněny člověkem. Ne zřídka můžeme v těchto porostech pozorovat stromy, které rostou v řadě za sebou. To je způsobeno právě vývojem těchto jedinců na kmeni odumřelého stromu. Ty jsou využívány i jinými druhy, zejména mechy, které nacházejí vhodné podmínky na odumřelých kládách (DUANGPORN 2007).

Celkově tak má ležící mrtvé dřevo význam pro biodiverzitu na daném stanovišti, ovlivňuje rozličnou strukturu biotopů v lesních společenstvech, ale např. i tvar struktury vodních toků a jejich funkci v lesních ekosystémech (NAIMAN et al. 2002). Dále tlející mrtvé dřevo ovlivňuje tvar a utváření svahů a dlouhodobý koloběh uhlíku v lesních

společenstvech. Funkce mrtvého dřeva v porostech se liší podle jednotlivých typů lesa a momentálního stavu v ekosystému, za přispění klimatických a stanovištních podmínek.

5.1 Tlející mrtvé dřevo vs. biologická různorodost

Stárnutím porostu dochází k postupnému odumírání stromů, jak jejich částí, tak i celých jedinců. Významnou roli hrají při tomto procesu i různé faktory narušování. Tímto procesem dochází ke vhodným podmínkám vývoje řady rostlinných a živočišných druhů, které mohou být přímo vázané na odumřelé dřevo a prosvětlené porostní mezery. Některými autory bývá mrtvé dřevo označováno jako hlavní zdroj pro druhovou rozrůzněnost v porostech, jak uvádí například (JONSSON et al. 2005). Mrtvé dřevo nabízí potravní možnosti, atraktivní pro řadu druhů. Rozšiřuje tak prostorovou niku organismům, které jsou specializované na tlející dřevo.

Jedná se o řadu bakterií, roztočů a hmyzu, zejména xylobiontů, tedy druhů vázaných přímo na odumírající staré stromy, dále plžů, plazů, obojživelníků ptáků i savců. Z hub se jedná zejména o houby saprofytické i parazitické. Dále jsou zastoupeny řasy, lišejníky, mechy, kaprad'orosty, keře a zejména lesní dřeviny. Po půdním substrátu je tlející mrtvé dřevo nejbohatším zdrojem rozšíření druhů lesních společenstev.

Pro druhovou rozmanitost hub je postupně tlející mrtvé dřevo hodnotnou složkou jejich vývoje. Tento jev, se značně rozvinutým myceliem hub, můžeme sledovat na lokalitách, které nebyly po určitou dobu těženy. Jejich strategií je právě obsazování pokročilých stádií rozkladu tlejícího mrtvého dřeva. Právě mycelia se stávají následnou potravou pro mnoho druhů hmyzu, které jsou na tyto lokality lákány potravní nabídkou. Výskyt a vývin hub s následným vázáním řady dalších druhů, se tedy přímo odvíjí od množství a kvality tlejícího dřeva v porostu (JONSSON et al. 2005). Houby zde ale musejí řešit řadu problémů. Jedním z nich je, jakým způsobem se uchytí v obsazené nise. Řada hub je ale přizpůsobena k vytlačování jiných druhů. Paradoxem je, že v dnešní době je pro tyto dřevokazné houby limitujícím faktorem nedostatek mrtvého dřeva, především v hospodářských lesích. Ty pak nejsou schopny se šířit, nebo je jejich schopnost šířit se

ještě omezena roztroušeností lesních porostů, kde je dostatek ponechané dřevní hmoty (JOHANNESON & STENLID 1999).

V životě mnoha druhů bezobratlých tlející mrtvé dřevo hraje významnou roli. Mnoho vědců se především zaměřilo na skupinu brouků z třídy hmyzu. Na saproxylický hmyz byla vydána již řada odborných prací, ale doposud není známo jaký minimální objem tlejícího mrtvého dříví je zapotřebí pro zachování uspokojivého vývoje těchto druhů (GROVE 2002, JONSSON et al. 2005). Je však jisté, že sebemenší úbytek mrtvého dřeva má za následek snížení druhové rozmanitosti organismů v porostu, které jsou na ně svým vývojem vázány.

5.2 Přírozená obnova a tlející dřevo

Podle řady studií bylo zjištěno, že ležící kmeny odumřelých stromů poskytují ideální podmínky pro přírozenou obnovu dřevin. V horských smrčínách našich zeměpisných šířek se jedná zejména o smrk ztepilý (*Picea abies*), vrbu jívu (*Salix caprea*) a jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). V níže položených plochách se na tlejícím mrtvém dřevě vyskytuje občas i buk lesní (*Fagus sylvatica*). Jak už napovídá dominantní dřevina horských smrčín, tedy smrk ztepilý (*Picea abies*), jeho obnova je na odumřelé dřevní hmotě nejpočetnější. Pomineme-li stanoviště, která smrku ztepilému (*Picea abies*) taktéž vyhovují, jako je například lesní hrabanka, nebo mechorosty, je právě tlející dřevo nejvýznamnější pro jeho obnovu v přírozených porostech. Některé prameny uvádějí, že smrk ztepilý (*Picea abies*), dokáže zmlazovat na plochách s ponechanou odumřelou dřevní hmotou v počtu od 1000 až po 40 000 jedinců, samozřejmě v závislosti na objemu ležících klád (HARMON & FRANKLIN 1989, MALCOLM & HUNTER 1999).

Tento jev může být vysvětlen skutečností, že horské smrčiny jsou více prosvětlené na rozdíl od porostů nižších poloh. To s sebou nese na těchto plochách rozvoj travních, nebo kapradinových společenstev, která zabraňují přírozené obnově smrku ztepilého (*Picea abies*), (JONÁŠOVÁ 2001).

Janda et al. (2007) ve své práci, která se vztahuje na specifickou oblast horských smrčín na Trojmezí, uvádí, že smrk ztepilý (*Picea abies*), preferuje určitá mikrostanoviště. Zejména

pahýly odumřelých stromů a jejich blízké okolí s patou stromů, či souší včetně kořenových náběhů a jejich blízkého okolí. Při využití pětičlenné stupnice rozkladu podle (SPETICH 2002) určil, jaké stupně rozkladu tlejícího mrtvého dříví nejvíce vyhovují přirozené obnově smrku ztepilého (*Picea abies*). Z celkových naměřených dat vyplývá, že smrk ztepilý (*Picea abies*) je schopen vyklíčit na odumřelé dřevní hmotě již při stádiu rozkladu 2, avšak nejlepší podmínky nalézá na kládách se stupněm rozkladu 4. Jak sám autor uvádí, tyto výsledky jsou shodné s poznatky, které získal při podobném pokusu (ZIELONKA 2006 IN JANDA et al. 2007).

Důležitým faktorem při obnově na tlejícím odumřelém dřevu je i jeho rozměr, neboli dimenze. Oproti kládám malých rozměrů tlejí kmeny větších průměrů a délek pomaleji. Poskytují semenáčkům jak vyrovnanější vlhkostní, tak i teplotní podmínky. Do jisté míry chrání lépe před tlakem okolní vegetace, než tenké kmeny (JONÁŠOVÁ 2001). Jejich význam nabývá, se zvyšující se nadmořskou výškou. Jak již bylo zmíněno výše, porosty ve vyšších polohách jsou prosvětlenější. To umožňuje růst řady druhů v podrostu, zejména travin, které konkurenčně působí na semenáčky. V případě celoplošného rozpadu lesa, traviny a různé druhy buřeneš, jsou schopné zadusit semenáčky, které do této doby rostly ve smrkovém opadu, či na mechorostech. Logicky tak semenáčky nacházejí vhodné stanoviště na odumřelých kmenech, vývratech, zlomech, či dokonce pařezech. Tím dochází k nerovnoměrnému rozmístění semenáčků po porostu.

Další dřevinou, která zmlazuje v horských podmínkách na našem území po takto disturbovaných porostech, je vrba jíva (*Salix caprea*). Vyplývá tak z výsledků měření Jonášové (2001), které byly provedeny na Šumavě. Již po třech letech se dokáže vrba jíva (*Salix caprea*) zmladit na ploše zhruba v počtu 300 ks/ha, přitom nejeví žádné známky preferencí mikrostanoviště. Svým výskytem na daných plochách zvyšuje potravní niku některým druhům hmyzu, ptáků i savců.

Současně zmlazuje v porostech i jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*), který na rozdíl od smrku ztepilého (*Picea abies*), nejeví tak vysokou preferenci mikrostanovišť a vazbu na výskyt tlejícího mrtvého dřeva, ale projevila se jistá kladná vazba jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*), na stanoviště u paty stromu, nebo souše, jejichž součástí jsou i vzniklá

vyvýšená místa po vývratech (JANDA et al. 2007). Možným vysvětlením výskytu jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*), na těchto mikrostanovištích, může být zásobování těchto míst ptactvem, kdy se semena dostávají, spolu s trusem, na tyto lokality. Obnova jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*), je též více schopná se vyrovnat konkurenci okolní vegetace, na rozdíl od smrku ztepilého (*Picea abies*). Dále mohou na horských lokalitách zmlazovat v menší míře druhy jako je buk lesní (*Fagus sylvatica*), či bříza bělokorá (*Betula pendula*).



Obr. 3 Obnova na mrtvém kmenu, Sýkora 2009

5.3 Dynamika rozkladu tlejícího mrtvého dřeva

Rozkládající se dřevo se v průběhu svého rozkladu neustále mění a přetváří. Působí na něj řada biotických a abiotických faktorů. Tlející dřevo tak mění své fyzikální a chemické vlastnosti. Nejdůležitějším faktorem, který hraje roli při dekompozici mrtvého dřeva, jsou

dřevokazné houby, spolu s různými mikroorganismy (JANKOVSKÝ et al. 2002), v závislosti na vlhkosti. To je dále ovlivněno narušováním dřevní hmoty mechy, lišejníky, bylinami a semenáčky různých dřevin. V horských smrčinách zejména smrkem ztepilým (*Picea abies*). Při rozkladu dřeva dochází jak k úbytku na váze, tak i ke změně objemu a obsahu sušiny. Tarasov & Birdsey (2001) uvádí ve své studii z Leningradské oblasti, že odumřelé kmeny smrku ztepilého (*Picea abies*), ztrácejí v průměru 85% masy ze svého počátečního objemu, v závislosti na čase a dimenzi kmenů. Sledované odumřelé kmeny rozdělili do tří kategorií. První kategorie klády o průměru od 5 – 20 cm, druhá kategorie od 20 – 40 cm a třetí kategorie od 40 – 60 cm. První kategorie ztratila v průměru 85% své hmotnosti již po 32 letech, druhá po 60 a třetí po 74 letech. Dále zjistili, že u kůry dochází k 85% změně v mase od počátečního objemu až po 112 letech a u kořenového systému po 71 letech.

V počátečním stádiu rozkladu se objem dřevní hmoty pomalu zvětší, ale poté rychle začíná klesat. Ztráta na váze dřeva nebývá úměrná k objemu. Při dekompozici dřeva však dochází s poklesem objemové váhy ke zvětšení objemu pórů. Značnou roli hraje v těchto procesech vlhkost, která není v kládách rovnoměrně rozložena. Proto dochází ke značným rozdílům ve vlhkosti mnohdy i 150% v různých částech rozkládajícího se kmene (VACEK 1982).

5.4 Dřevokazné houby a rozkládající se mrtvé dřevo

Dřevokazné houby tvoří zvláštní skupinu živící se organickou hmotou. Jako jedny z mála jsou schopny rozkládat lignocelulózu. Dřevokazné houby vyhledávají prostředí uvnitř různých druhů dřeva, ale jsou schopné přežít i na jiných organických hmotách. Vyvolávají rozkladnou činnost odumřelé dřevní hmoty, která následně vede k humifikaci, dokonce i k mineralizaci. Dřevokazné houby jsou nezbytnou součástí lesních společenstev, kde mají veskrze pozitivní úlohu. Výraznou měrou přispívají k rozkládání odumřelé dřevní hmoty jak u ležících kmenů, tak u stojících pahýlů odumřelých stromů. Vlivem své činnosti mění fyzikální a chemické vlastnosti dřeva a postupně tak rozkladem zapravují dřevní hmotu do substrátu. Tato skupina hub v přírodních podmínkách vstupuje do oběhu organických látek mineralizací lignocelulózy. Určitá skupina dřevokazných hub dokáže rozložit lignin, tedy jednu z nejrezistentnějších sloučenin nacházejících se

v přírodě. Lygnolytické houby rozkládající dřevo jsou charakterizovány nespecifickými enzymy, které umožňují proces rozkladu. Při postupném rozměňování ligninu ve dřevě je zapojeno mnoho enzymů, které jsou v současnosti jen velmi málo prozkoumané. Doposud se nepodařilo enzymaticky rozložit lignin bez přítomnosti houbového mycelia. Je ale pravdou, že řada dřevokazných hub rozkládá lignin na základě specificky podmíněných cest degradace. Postupné aktivování jednotlivých enzymů je dáno geneticko-druhovými vlastnostmi, v závislosti na podmínkách, ve kterých se houba rozkládající dřevo nachází. Jedná se o faktory jako je teplota, obsah kyslíku a oxidu uhličitého a přítomnost živin (ZADRAŽIL 1997).

Dřevorozkladné houby se dělí na tzv. houby hnědého tlení, tedy celulozovorní, které rozkládají pouze polysacharidickou část dřeva. Jedná se tedy o celulózu, která tvoří jednu z hlavních složek buněčných stěn. Vlivem těchto hub dřevní hmota výrazně ubývá jak na objemu, tak na hmotnosti a dochází k rozpadání, které je charakteristické svojí kostkovitou strukturou. Těmito vlivy se dřevo stává křehké a snadno lámavé. V dřevní hmotě tak probíhá jeho destrukční rozklad (HAKALA et al. 2004).

Druhou skupinou jsou tzv. houby bílého tlení, tedy lignivorní. Tyto houby mají schopnost rozkládat jak celulózu a hemicelulózu, tak i lignin. Lignin tvoří vodoodpudivou složku dřeva a svým vzhledem je tmavší než celulóza. Složení ligninu se liší jak u listnáčů, tak u jehličnanů. Pod působením dřevokazných hub se dřevní hmota rozpadá korozivně, čímž se napadené dřevo stává měkkým a drobivým, Na rozdíl od hnědé hniloby nedochází k úbytku dřeva na objemu (NICOLOTTI & VARESE 1996).

5.5 Doba potřebná k rozkladu dřevní hmoty

Doba, která je potřebná pro rozložení dřevní hmoty na daném stanovišti, udává množství tlejícího mrtvého dřeva v daném porostu, přičemž značnou roli hraje řada faktorů, jako je druh dřeviny, její rozměry, příčina odumření, lokální stanovištní a klimatické podmínky, biologická aktivita v tlejícím dřevě, či režim narušení. Řada autorů udává různá časová rozmezí, ve kterých dochází k rozložení dřevní hmoty a její transformaci do půdy, v závislosti na průměru rozkládaných smrkových kmenů.

Mnohdy tak dostáváme velmi odlišné údaje. Vacek (1982) uvádí dobu dekompozice odumřelé dřevní hmoty v oblasti Krkonoš v rozmezí od 25 do 155 let. Tarasov & Birdsey (2001) píší ve své práci, která se vztahovala na Leningradskou oblast v Rusku, dobu rozkladu ležících klád z 85 % v intervalu od 32 do 74 let. Ranius et al. (2004) uvádí pro oblast Švédska dobu rozkladu odumřelé klády smrku ztepilého (*Picea abies*) od 50 do 120 let, postupně stoupající v závislosti na gradaci ploch od jihu na sever Švédska. Zielonka (2006 b) pro oblast polských západních Karpat uvádí minimální dobu rozkladu, potřebnou pro dekompozici smrkových klád, na 70 až 75 let. Někteří autoři uvádějí dobu úplného rozkladu až na 200 let.

Ve všech případech se zvyšuje doba dekompozice, jestliže se odumřelý kmen nedotýká země. To může nastat v případě vyvrácení kmenů na značně členitém terénu a následovným zavěšením klády, např. o skálu. V případě celoplošné disturbance, kdy jednotlivé klády napadají přes sebe, nebo v případě kalamity způsobené hmyzem. Tím vznikají stojící souše. Také jednotlivé části odumřelého kmene se rozkládají v různém časovém intervalu. K rychlejšímu tlení, tedy napadení dřevokaznými houbami, dochází v lýkové části kmene (TARASOV & BIRDSEY 2001). Mnohdy se stává, že zatímco vnitřní část klády je už z větší části rozložena, kůra na povrchu kmene je netknuta houbami a nejeví větší známky rozložení. Jak je známo, kůra stromů obsahuje velké množství látek, které jsou příbuzné vosku. Jedná se o takzvaný suberin, který je přítomný v buněčné stěně endodermálních buněk. Jeho funkcí je zabraňovat pronikání vody do pletiv. Je tedy hydrofobní. Dále obsahuje řadu tříslovin a mnoho dalších látek. Kůra má i řadu dalších vlastností a tou je rezistence k teplotám, zabraňuje mechanickému i chemickému poškození stromu a je velmi odolná k působení enzymů dřevokazných hub a bakterií (NAGY et al. 2000). Je znám i alelopatický vliv řady lišejníků na mycelia dřevokazných hub (RYPÁČEK IN ČERVENKA 2008). Proto může docházet ke zpomalení rozkladu kůry, na které se vyskytují určité druhy těchto lišejníků.

Závěr

V dynamice horských smrkových lesů hrají nepostradatelnou roli disturbance. Hlavními typy narušení jsou zejména narušení způsobená větrem a hmyzem, která postihují pouze starší jedince. Můžeme se setkat i s kalamitami způsobenými ohněm, erozí, lavinami, vulkanickou činností atd. Ty však nevybírají selektivně starší jedince, ale postihují všechny věkové kategorie. Disturbance mají za následek buď maloplošný, či velkoplošný rozpad porostů, který v prvních fázích působí apokalyptickým dojmem. Větrné a kůrovcové disturbance odstraňují hlavní porostní patro a tak dochází k uvolnění jedinců, kteří byli do této doby potlačováni horním etážem. Celkově se tak na stanovišti změní světelné, teplotní a vlhkostní podmínky. Díky prosvětlení porostu se na postižených plochách mohou rozvíjet druhy, které do této doby nemohly osidlovat porost z důvodu nedostatku světla. S tím je spjat i rozvoj semenáčků na ploše. Ty jsou, ale po kratší době vytlačeny okolní vegetací. Uchylují se proto na stanoviště, která jsou pro ně příznivější.

K obnově horských smrčín po narušení, výraznou měrou přispívá odumřelá dřevní hmota, která postupně dodává řadu živin zpět do porostu. K pozvolnému rozkládání odumřelé dřevní hmoty napomáhá řada druhů bakterií, dřevokazných hub a bezobratlých. Další druhy flory a fauny vyhledávají tato stanoviště pro svůj rozvoj. Proto jsou tyto lokality značně druhově rozmanité.

Jak řada vědeckých studií dokázala, obnova semenáčků smrku ztepilého (*Picea abies*), je vázána na mikrostanoviště odumřelé dřevní hmoty, kde je nejpočetnější. Semenáčky zde nacházejí vhodný substrát pro růst a dobré vlhkostní podmínky. Zejména odumřelé kmeny větších dimenzí jsou ideálním prostředím. Do jisté míry je obnova uchráněna před okolním konkurenčním tlakem vegetace. Tyto semenáčky tvoří základ pro nový porost, který se bude postupně vyvíjet dále na této lokalitě.

Literatura:

AMANN, G., 1971: Kerfe des Waldes. - Die Großbuchbinderei und Kunstprägeanstalt Grimm&Bleicher, 284 s.

BOTTERWEG, P. F. (1982), Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 94: 466–489.

ČERVENKA, J., 2008: Význam tlejícího dřeva pro obnovu smrku a biodiverzitu leních ekosystémů dominovaných smrkem ztepilým - Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská.

DEAL, R. L., OLIVER, C. D., BORMANN, B. T., 1991: Reconstruction of mixed hemlock-spruce stands in coastal southeast Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 21: pages 643 – 654.

DUANGPORN, J., 2007: Nurse logs as substrates for vegetative growth in old-growth forests of the Pacific Northwest: comparing the relative abundance of bryophyte on nurse logs to soils. Seattle University.

EVANS, A.M., Camp, A.E., Tyrrell, M.L., Riely, CH.C.: Biotic and abiotic influences on wind disturbance in forests of NW Pennsylvania, USA. *Forest Ecology and Management*, 2007, č. 245, s. 44-53.

FRELICH, L.E.: *Forest dynamics and disturbance Regimes – Studies from temperate evergreen-deciduous forest*. 1. vydání. New York: Cambridge University Press, 2002. 266 s.

FRIDMAN, J., WALHEIM, M., 2000: Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. – *Forest ecology and management*: s. 23-36

GLONČÁK, P. (2009). *Dynamika vegetací přírodních horských smrčín*. Technická univerzita ve Zvoleně.

GRAHAM S. A., 1925: The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology* 4, 397-411

- GRASSI, G. et al., 2004: Dynamics of Norway spruce and Silver fir natural regeneration in mixed stands under uneven-aged management. - Canadian journal of forest research, 34: pages 141-149.
- GROMSTEV, A.: Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. Silva Fennica, 2002, roč. 36, č. 1, s 41-55.
- GROVE, S. J., 2002: Saproxyllic insect ecology and the sustainable management of forests – Division of Forest Research and Development 33: 1 – 23.
- GUBKA, K. (2006): Effects of the altitude change on the structure of the soil protective and anti-erosive function. In: JURÁSEK, A., NOVÁK, J., SLODIČÁK, M. [eds.], Stabilization of forest functions in biotopes disturbed by anthropogenic activity. - VÚLHM VS Opočno, pp. 537-544.
- HAKALA, T. K., MAIJALA, P., KONN, J., HATAKKA, A., 2004: Evaluation of novel wood-rotting polypores and corticioid fungi for the decay and biopulping of Norwayspruce (*Picea abies*) wood – Enzyme and Microbial Technology Volume 34, Issues 3–4, 1 March 2004, Pages 255–263
- HARMON, M. E. & FRANKLIN, J. F., 1989: Tree seedlings on logs in *Picea* – *Tsuga* forests of Oregon and Washington. Ecology 70: 48–59.
- HENDRYCH, R. (1984). Fytogeografie. Státní pedagogické nakladatelství, Praha.
- HICKS, W. T., HARMON, M. E. 2002: Diffusion and seasonal dynamics of O₂ in woody debris from the Pacific Northwest, USA: Plant and Soil 243(1): 67 – 79.
- HOFGAARD, A. (1993), Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. Journal of Vegetation Science, 4: 601–608.
- JANČAŘÍK, V., JANKOVSKÝ, L.: Václavka stále aktuální, Lesnická práce, 9/1999.
- JANDA, P. et al., 2007: Význam stanovišť pro obnovu v horském smrkovém lese na Trojmezné.
- JANDA, P., BAČE, R., SVOBODA, M., 2007: Význam mikrostanovišť pro obnovu v horském smrkovém lese na Trojmezné. Česká zemědělská univerzita v Praze.

- JANKOVSKÝ, L., VÁGNER, A., APLTAUER, J., 2002: The decomposition of wood mass under conditions of klimax spruce stands and related mycoflora in the Krkonoše Mountains – Journal of forest science 48, 2002 (2): s. 70 – 79.
- JOHANNESSON, H., STENLID, J. 1999: Molecular identification of wood-inhabiting fungi in an unmanaged *Picea abies* forest in Sweden - Forest Ecology and Management, Elsevier, Pages 203–211.
- JONÁŠOVÁ, M., 2001: Regenerace horských smrčín na Šumavě po velkoplošném napadení lýkožroutem smrkovým – Aktuality Šumavského výzkumu: s. 161-164.
- JONSSON, B. G., KRUYSS, N. & RANIUS, T. 2005: Ecology of species living on dead wood – Lessons for dead wood management. Silva Fennica 39(2): 289–309.
- KELKER, G. H., 1964: Appraisal of ideas advanced by Aldo Leopold thirty years ago – Journal of Wildlife Management 28: pages 180 – 185.
- KOLEJKA J. et al., 2010: Geomorphologia Slovaca et Bohemica. 16 -28 s.
- KORPEL, Š.: Pralesy Slovenska. 1. vydání. Bratislava: Veda, vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, 1989.
- KRANKINA, O. N., HARMON, M. E., 1995: Dynamic of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests – Water, Air and Soil Pollution, Kluwer Academic Publishers. Netherlands 82: 227-238
- KŘÍSTEK, J. et al., 2004: Lesnická Entomologie. – Academia, 445 s.
- KULAKOWSKI, D., BEBI, P.: Range of variability of unmanaged subalpine forests. Forum für Wissen, 2004, s. 47-54.
- KULA, E., ZABECKI, W.: Houboví patogeny ovlivňují výskyt kamioxylofágů smrku, Lesnická práce, 5/1999.
- KULAKOWSKI D. & BEBI P., 2004: Range of variability of unmanaged subalpine forests. Forum Für Wissen, 47–54.

- MALCOLM L. & HUNTER J. R., 1999: Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press.
- MARIN, M., PREISIG, O., WINGFIELD, B. D., KIRISITS T., YAMAOKA, Y., WINGFIELD, M. J. 2005. Phenotypic and DNA sequence data comparisons reveal three discrete species in the *Ceratocystis polonica* species complex. *Mycol. Res.* 109: 1137-1148
- MITSCHERLICH, G.: Zur Frage der Sturmsicherung der Bestände. *Allg. Forst Zeitschrift*, 46/47, 1968, sep. 3 s.
- MEYER, F.H. (Hrsg.) *Bäume in der Stadt*. Stuttgart : Verlag Ulmer, 1982. 380 s.
- MRKVA R., 1994: Příčiny vzniku kůrovcových kalamit ve světle nových poznatků o chřadnutí dřevin a jejich rezistenci. In *Kůrovcová kalamita: Příčiny, rozsah, ochrana*. Edt
- NAGY, N. E., FRANCESCHI, V. R., SOLHEIM, H., KREKLING, T., CHRISTIANSEN, E., 2000: Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (*Pinaceae*): anatomy and cytochemical trans - *American Journal of Botany*. 2000;87: s. 302-313.
- NAIMAN, R. J. et al. 2002: *Dead Wood Dynamics in Stream Ecosystems*. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.
- NICOLOTTI, G., VARESE, G. C., 1996: Screening of antagonistic fungi against air-borne infection by *Heterobasidion annosum* on Norway spruce - *Forest Ecology and Management* Volume 88, Issue 3, 15 November 1996, Pages 249–257
- NIKLAS J. K. 1992. *Plant Biomechanics – An Engineering Approach to Plant Form and Function*. The University of Chicago Press, Chicago.
- NOVÁK, V. et al., 1984: *Atlas hmyzích škůdců lesních dřevin*. – Státní zemědělské nakladatelství v Praze, 128 s. Ministerstvo zemědělství ČR, Komise ochrany lesa Národního lesnického komitétu. Brno. Ústav ochrany lesů, lesnické a dřevařské fakulty VŠZ v Brně. 4-13 s.

OHLSON, M., TRYTERUD, E., 1999: Long-term spruce forest continuity – a challenge for a sustainable Scandinavian forestry - *Forest Ecology and Management*, Volume 124, Issue 1, 22 November 1999, Pages 27–34

PATTON, D. R., 1975: A diversity index for quantifying habitat edge – *Wildlife Society Bulletin* 394: pages 171 – 173.

PELTOLA, H., KELLOMÄKI, S. (1993). A mechanistic model for calculating windthrow and stem breakage of Scots pines at stand age. *Silva Fennica*, 27, 2, 99 – 111.

PICKETT, S. T. A., WHITE, P. S., 1985: The ecology of natural disturbance and patch dynamics. San Diego, California 92101-4495, USA

PRAUS, L. Mechanická stabilita stromů a metody jejího zjišťování. In *Plošné poškození lesů způsobené povětrnostními vlivy*. Kostelec nad Černými lesy: Česká lesnická společnost, 2006, s. 33-41

RANIUS, T., KRUYSS, N. & JONSSON, B. G. 2004. Modelling dead wood in Fennoscandian old-growth forests dominated by Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1025–1034.

SÁDLO, J., 1994: Život na spáleništi: antrakofyty a pyrofyty – *Vesmír* 1994/10: 73

SIITONEN, J. 2001: Forest management, coarse woody debris and saproxylic organism: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol. Bull.* 49: 11 – 41.

SMITH, D. M., 1973: Silvicultural practice and stand development in eastern deciduous forests, paper presented at Symposium on Ecological Impact of Management Practices in Eastern Deciduous Forests, Ecological Society of America, Amherst, Massachusetts, July 18, 1973

SOUSA, W. P. (1984): The role of disturbance in natural communities. *Annual Reviews Ecol. Syst.* 15: 353-91

SPETICH A.M., 2002: Coarse woody debris of a prerestoration shortleaf pine-bluestem forest. In.: *Proceedings of the eleventh biennial southern silvicultural research conference*,

OUTCALT K.W. (ed.) General Technical Report SRS- 48, Asheville, Florida, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, 622 pp.

SVOBODA M., 2007: Efekt disturbancí na dynamiku horského lesa s převahou smrku 2007. 105 – 108 s.

SVOBODA, M., 2005a: Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezna. Zprávy lesnického výzkumu. 50: 33-45.

SVOBODA, J., MIKITA, T., KOLEJKA, J. Numerické modelování větru na Šumavě během orkánu Kyrill. In KLIMÁNEK, M. Geoinformační podpora rozhodování v lesích postižených přírodními pohromami. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, 2008, s. 41-52.

ŠRÁMEK V., NOVOTNÝ R., Povětrnostní podmínky a abiotická poškození, Zpravodaj ochrany lesa,15/2011. 10 s.

TARASOV, M. E., BIRDSEY, R. A., 2001: Decay rate and potential storage of coarse woody debris in the Leningrad Region – Ecological Bulletins 49: s. 137 – 147.

ULBRICHOVÁ, I. et al., 2008: Vyhodnocení přirozené obnovy smrku NP Šumava. – Management biodiverzity v Krkonoších a na Šumavě 1-8 s.

VACEK, S., 1982: Ekologické aspekty dekompozice biomasy v autochtonních ochranných smrčínách. Zprávy lesnického výzkumu 27 (2), 5-11

VAN DER MAAREL, E., 2005: Vegetation ecology – an overview. In: Van der Maarel E.[ed.]: Vegetation Ecology. – Blackwell Publishing: 1–51.

WULDER, M. A., FRANKLIN, S. E.: Understanding forest disturbance and spatial Pattern – Remote sensing and GIS approaches. Boca Raton : CRC Press, Taylor & Francis Group, 2007. 246 s.

ZADRAŽIL, F., 1997: Rozklad polyaromatických uhlovodíků (PAH) dřevokaznými houbami v půdě - Institut für Bodenbiologie, Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft, BIOM 1997

ZIELONKA, T., 2006 b: Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine spruce forests of the western Carpathians, Poland. Canadian Journal of Forest Research; Oct 2006; 36