

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



**Fakulta lesnická
a dřevařská**

Mortalita přirozeného zmlazení smrku na mrtvém dřevě

Bakalářská práce

Jiří Heřmánek

Ing. Radek Bače, Ph.D.

2023

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Jiří Heřmánek

Lesnictví

Ochrana a pěstování lesních ekosystémů

Název práce

Mortalita přirozeného zmlazení smrku na mrtvém dřevě

Název anglicky

Mortality of natural regeneration of spruce on dead wood

Cíle práce

Mrtvé dřevo je zejména v horských smrčinách klíčovým mikrostanovištěm pro obnovu smrku. Je ale otázkou, zda výhodnost mrtvého dřeva trvá i po intenzivní disturbanci, která přináší výrazné zvýšení teplot do podrostu a zvyšuje riziko vysychání všech vyvýšených stanovišť.

Cílem práce je zhodnotit mortalitu zmlazení smrku na mrtvém dřevě za posledních 10 let. Testovaná hypotéza je, že disturbance přinesla zvýšenou mortalitu zmlazení na mrtvém dřevě z důvodu ohrožení suchem na tomto vyvýšeném mikrostanovišti.

Metodika

1. Terénní sběr dat se uskuteční v druhé polovině vegetační sezóny 2022 na dvou hektarových čtvercových plochách; jedné zasažené disturbancí v roce 2009 (Trojmezná, NP Šumava) a jedné nezasažené (Eustaška, NPR Praděd). Na obou lokalitách se nachází více než 100 objektů ležícího mrtvého dřeva, na kterých se od roku 2010 sleduje sukcese jedinců dřevin.
2. Na plochách budou přeměřeni všichni jedinci na ležících kmenech, kteří byli v předešlých letech označeni identifikačními štítky.
3. Matematické a statistické zpracování dat; vyhodnocení mortality zmlazení v závislosti na jeho výšce, výšce sousedních jedinců a množství světla dopadajícího na objekt. Světelné podmínky byly měřeny hemisférickým snímkováním.
4. Vypracování BP.

Harmonogram BP: červenec, srpen – sběr dat v terénu

srpen, září – vypracování literární rešerše

říjen – zpracování metodiky práce

listopad, prosinec, leden – zpracování výsledků

únor – diskuze

březen – úvod a závěr BP, abstrakt

duben – závěrečné úpravy



Doporučený rozsah práce

30-40

Klíčová slova

Picea abies, smrk ztepilý, mrtvé dřevo, disturbance, obnova, mortalita

Doporučené zdroje informací

- Bače R., Svoboda M., Janda P., et al. 2015. Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *PLoS ONE* 10: e0139214.
- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., & Červenka, J. (2012). Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 266, 254-262.
- Čížková P., Červenka J., Hubený P. 2020. Monitoring of tree regeneration in unmanaged area of the Šumava National Park. *Silva Gabreta* 26: 81–97.
- Diaci, J., Rozman, J., & Rozman, A. (2020). Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings?. *Forest Ecology and Management*, 455, 117688.
- Fukasawa, Y., Ando, Y., Suzuki, S. N., Aizawa, M., & Sakuma, D. (2020). Climate influences the effect of fungal decay type on regeneration of *Picea jezoensis* var. *hondoensis* seedlings on decaying logs. *Canadian Journal of Forest Research*, 50(1), 73-79.
- Holeksa, J., Żywiec, M., Bogdziewicz, M., Kurek, P., Milne-Rostkowska, F., Piechnik, Ł., & Seget, B. (2021). Microsite-specific 25-year mortality of Norway spruce saplings. *Forest Ecology and Management*, 498, 119572.
- Iijima, H., & Shibuya, M. (2010). Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Journal of forest research*, 15(1), 46-54.
- Macek M., Wild J., Kopecký M., et al. 2017. Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. *Ecol. Appl.* 27(1): 156–167.
- Szwagrzyk, J., Gazda, A., Zwijacz-Kozica, T., Zięba, A., Ciesielska, B., Szewczyk, J., ... & Bodziarczyk, J. (2021). Role of environmental filtering and seed source availability in natural regeneration processes following large-scale disturbances in mountain forests. *European Journal of Forest Research*, 140(4), 835-845.
- Zeppenfeld T., Svoboda M., DeRose J., et al. 2015. Response of *Picea* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: Neighborhood effects lead to direct regeneration. *J. Appl. Ecol.* 52(5): 1402–1411.
-

Předběžný termín obhajoby

2022/23 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Radek Bače, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 13. 12. 2022

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 14. 2. 2023

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 22. 03. 2023

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Mortalita přirozeného zmlazení smrku na mrtvém dřevě" jsem vypracoval(a) samostatně pod vedením vedoucího práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor(ka) uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 5.4.2023

Poděkování

Rád(a) bych touto cestou poděkoval(a) svému vedoucímu panu Ing. Radkovi Bačemu, Ph.D. za odborné vedení po celou dobu přípravy mojí bakalářské práce. Dále pak za jeho trpělivost a pomoc při jejím zpracování.

Mortalita přirozeného zmlazení smrku na mrtvém dřevě

Souhrn

Biotické nebo abiotické disturbance jsou příčinou výskytu množství mrtvého dřeva v lesních ekosystémech. Je tomu tak i v horských smrkových lesích, kde pak kmeny mrtvých stromů plní významnou funkci pro obnovu porostu. Jedny z mála člověkem minimálně ovlivněných smrkových porostů v ČR můžeme najít na Šumavě nebo v Jeseníkách, kde již od roku 2010 probíhá na dvou trvalých výzkumných plochách kontinuální měření. Práce byla zaměřena na mortalitu smrkové obnovy na ležících kmenech a její příčiny. Naměřená data, jako jsou počty jedinců zmlazení smrku ztepilého, jejich dimenze a počty mrtvých jedinců, byla vyhodnocena v Microsoft Excel a statistickém programu R. Studie prokázala, že mrtvé dřevo je vhodným substrátem pro obnovu smrku ztepilého. Byla prokázána statisticky významná závislost hustoty jedinců na mortalitě. Závislost počtu úmrtí na výšce okolních jedinců nebyla prokázána. Poznatky o významu výskytu mrtvého dřeva v přirozených lesních ekosystémech mohou pomoci k nastavení vhodného managementu mrtvého dřeva i v hospodářských lesích.

Klíčová slova: smrk ztepilý, mrtvé dřevo, disturbance, obnova, mortalita

Mortality of natural regeneration of spruce on dead wood

Summary

Biotic or abiotic disturbances are the cause of the occurrence of large amount of deadwood in forest ecosystems. This is also the case in mountain spruce forests, where dead tree trunks perform an important function for regeneration of the stand. Some of the few spruce stands in the Czech Republic minimally affected by humans can be found in Šumava or the Jeseníky Mountains, where continuous measurements have been carried out on two TVPs since 2010. The work focused on the mortality of spruce regeneration on lying trunks and its causes. Measured data such as the number of individuals of Norway spruce in regeneration, their dimensions and the number of dead individuals were evaluated in Microsoft Excel and the statistical program R. The study showed that dead wood is a favourable substrate for the regeneration of Norway spruce. Statistically significant dependence of the density of individuals on mortality was demonstrated. The dependence of the number of deaths on the height of surrounding individuals was not demonstrated. Knowledge about the importance of the occurrence of dead wood in natural forest ecosystems can help to set up an appropriate management of dead wood in commercial forests as well.

Keywords: *Picea abies*, dead wood, disturbance, regeneration, mortality

Obsah

1 Úvod.....	7
2 Cíl práce.....	8
3 Hypotézy	8
4 Literární rešerše	9
4.1 Vývojový cyklus přirozeného smrkového lesa	9
4.2 Disturbance	10
4.3 Hospodaření v evropských smrkových lesích	11
4.4 Mrtvé dřevo	12
4.4.1 Význam mrtvého dřeva pro lesní ekosystémy.....	13
4.4.1.1 Obnova porostů	13
4.4.1.2 Důvody mortality přirozeného zmlazení	16
5 Metodika	18
5.1 Zájmová území	18
5.1.1 Šumava.....	18
5.1.2 Jeseníky	21
5.2 Sběr dat.....	24
5.3 Analýza dat.....	25
6 Výsledky	26
7 Diskuze	32
8 Závěr	35
9 Literatura.....	36
9.1 Odborné publikace	36
9.2 Internetové zdroje	39

1 Úvod

Smrk ztepilý je v Evropě hospodářsky významnou dřevinou. V minulosti byl pro své vlastnosti výrazně upřednostňován ve výsadbě. Mnohé porosty se proto vyznačují stejnoměrnou lesní strukturou s dominancí smrku v druhovém složení. To má za následek problémy s přirozenou obnovou a vysokou náchylnost porostů k přírodním disturbancím (narušením) (Diaci et al. 2020), díky nimž se v porostu objevuje množství mrtvého dřeva.

Mrtvé dřevo je jedním z nejdůležitějších a druhově nejrozmanitějších mikrostanovišť, které můžeme nalézt v lesních ekosystémech. Díky jeho vlastnostem zastává v ekosystému lesa mnoho funkcí. Jednou z nejdůležitějších je tvorba vhodného prostředí pro ujímání a odrůstání přirozené obnovy horských smrkových lesů. Toto má veliký význam hlavně pro porosty zasažené disturbancemi.

Pro vytvoření příznivých podmínek pro tuto obnovu musí plnit funkci kumulační, kdy vstřebává a zadržuje vlhkost a teplo. Dále jako vyvýšený substrát poskytuje semenáčkům dřevin ochranu před býložravci i před konkurencí ostatních bylin a dřevin. V horských lesích také do jisté míry poskytuje ochranu před vysokou sněhovou pokrývkou a jejími pohyby. V mrazových kotlinách zase chrání mladé stromy před přízemními mrazy podobně jako vyvýšená sadba v uměle založených porostech v hospodářských lesích.

Aby mrtvé dřevo mohlo plnit tyto funkce, musí se ale v lesních ekosystémech vyskytovat. Po disturbanci se v porostech nachází jeho větší či menší množství, které při jeho určitých vlastnostech tvoří příznivé podmínky pro uchycení přirozeného zmlazení. Díky způsobu hospodaření v minulých desetiletích (staletích) se mrtvé dřevo v porostech ale nenachází, nebo jen málo a často s vlastnostmi nevhodnými (především malé dimenze) (Diaci et al. 2020).

Tato mikrostanoviště vznikají primárně pomocí disturbancí, ať už menších či větších rozměrů. Za narušení mohou buď abiotičtí činitelé, v horských lesích jsou to nejčastěji bořivé větry, nebo biotičtí činitelé. V našich podmínkách, kdy je nejzastoupenější dřevinou v České republice smrk ztepilý (*Picea abies*), může za tyto biotické disturbance hlavně lýkožrout smrkový (*Ips typographus*). Oba druhy narušení na sebe většinou navazují.

Jako modelové ekosystémy pro stanovení vhodného managementu v dosud nejčastěji pasečně obhospodařovaných smrkových porostech mohou sloužit právě smrkové lesy v pohraničních pohořích, jako jsou např. Šumava nebo Jeseníky, jenž se dají považovat za ty nejméně ovlivněné člověkem v ČR.

2 Cíl práce

Tato bakalářská práce pojednává o výzkumu vysokohorských smrkových lesů a jejich obnově. Jejím úkolem je zhodnotit faktory ovlivňující růst, vývoj, a hlavně mortalitu přirozeného zmlazení horských smrčín na tlejícím mrtvém dřevě ve dvou hektarových trvalých zkusných plochách.

Jedna z nich je narušena disturbancemi, a druhá, kontrolní, narušena není. První z nich, která prošla velkoplošnými disturbancemi se nachází u šumavského Trojmezí v Národním parku Šumava, ta druhá nedaleko horské chaty Eustaška v národní přírodní rezervaci Praděd, která disturbancemi prochází postupně a maloplošně. Na těchto plochách byly pomocí fyzického měření zjišťovány dimenze přirozeného zmlazení smrku ztepilého (*Picea abies*) na ležících kmenech.

Naměřená data byla dále zpracovávána v programu Microsoft Excel do podoby tabulek a grafů, v programu R byla zase podrobena statistickým analýzám. Výsledkem práce je zhodnocení naměřených dat a jejich porovnání s již proběhlými výzkumy a jejich závěry podobného charakteru. Testováno bylo také několik hypotéz.

3 Hypotézy

V této studii bylo testováno několik hypotéz:

1. Disturbance přinesla zvýšenou mortalitu zmlazení na mrtvém dřevě z důvodu většího ohrožení suchem na tomto vyvýšeném mikrostanovišti.
2. Mortalita zmlazení je závislá na počtu sousedních jedinců.
3. Mortalita jedinců zmlazení je závislá na výšce okolních jedinců.

4 Literární rešerše

4.1 Vývojový cyklus přirozeného smrkového lesa

Česká republika je součástí hercynsko-karpatské podoblasti přirozeného výskytu smrku ztepilého (*Picea abies*). Přirozeně se u nás vyskytuje v Oreofytiku (klimaxové smrčiny nad 1000 m n.m.), méně v oblastech 700 – 1000 m n. m., kde se s ním nejčastěji setkáváme ve smíšení s jedlí bělokorou (*Abies alba*) a bukem lesním (*Fagus sylvatica*) (Poleno et al. 2007 b). Nicméně je přibližně od počátku 19. století dřevinou v České republice nejzastoupenější, často i v nižších lesních vegetačních stupních, kdy ke vzestupu jeho podílu na dřevinné skladbě výrazně pomohl člověk zakládáním smrkových monokultur mimo polohy jeho přirozeného výskytu (v přirozené druhové skladbě zaujímal jen asi 11 %, výskyt se koncentroval v nejvyšších polohách České republiky, v malé míře pak v nižších nadmořských výškách v inverzních polohách) (Česko v datech ©2023). Přirozené smrkové lesy se vyskytují tedy pouze v pohraničních horských oblastech, jako je právě pohoří Šumava nebo Jeseníky, kde má smrk ve vysokých polohách vhodné ekologické podmínky pro svůj růst a často tvoří horní lesní i stromovou vegetaci (Poleno et al. 2009).

Lesní ekosystém prochází v jeho životě různými fázemi vývoje, jež se stále cyklicky opakují, a tak tomu je i v přirozených smrkových lesích. Při tzv. velkém vývojovém cyklu dochází k rozpadu ekosystému na velkých plochách. Plocha ztrácí charakter lesa. Na něm se prosadí konkurenčně slabší druhy dřevin (Ulbrichová 2010). Ty jsou méně náročné i na půdní podmínky a vyznačují se rychlým růstem v mládí, častou a bohatou úrodou semen, nižší konkurenční schopností a odolností vůči extrémům fyzikálního prostředí – v poměrech v našich smrkových lesích jsou to především bříza bělokorá (*Betula pendula*) a jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) (Poleno et al. 2007 b). Tyto pionýrské dřeviny zde vytvoří tzv. přípravný les. Dřeviny přípravného lesa ovlivňují prostředí natolik, že získává opět charakter prostředí lesního a vznikají podmínky pro obnovu na stín náročnějších dřevin, zde smrku ztepilého (*Picea abies*). Tyto dřeviny nesnášejí podmínky holé plochy, jsou poškozovány mikroklimatickými extrémy, naopak snášejí relativně vysoké zastínění a konkurenci jiných jedinců. V mládí rostou pomaleji, přírůst kulminuje později a zachovává si vysokou intenzitu i v pozdějším věku. Postupnou obnovou s podrůstáním těchto dřevin pod lesem přípravným tak vzniká les přechodný, dvojetážový (Poleno et al. 2007 b).

Pionýrské druhy jsou tedy v následujících fázích vývoje postupně utlačovány. Vysoké hustoty pionýrských dřevin jako je bříza a jeřáb vykazují vysokou mortalitu, snižuje se jejich

počet ve všech výškových třídách (Janda et al. 2017), z ekosystému mizí a nahrazují je konkurenčně silnější druhy jako je smrk. To vše vede k vývoji závěrečného – klimaxového společenstva. Opětná obnova přípravných dřevin je až na výjimky vyloučena a probíhá obnova pouze dřevin klimaxových. Klimaxový les je v daných podmínkách nejproduktivnější, nejstabilnější a vyznačuje se maximální akumulací biomasy (bohatě strukturované lesy) (Ulbrichová 2010).

I klimaxový les prodělává nadále cyklický vývoj. Jedná se o tzv. malý vývojový cyklus. Obnova zde probíhá ve třech fázích. Počátkem je stádium optima. Dochází v něm k vytvoření výškově vyrovnaného porostu, s větší tloušťkovou diferenciací a velkými věkovými rozdíly mezi jedinci. V porostu převládají stromy nejvyšších tloušťkových tříd. Je vyrovnaná výstavba porostu, vytváří se tzv. halová výstavba porostu (je vyrovnaný horizontální zápoj). Porost se dostává do fáze stárnutí, kdy začínají odumírat jednotlivé stromy a nastupuje první obnova. Zásoba a počet kmenů starší generace klesá, zvyšuje se počet a růst generace nové, nastává fáze obnovy (MNEDELU ©2023). Rozmístění skupin a jedinců původního porostu a skupin zmlazení porostu je nepravidelné. Při stádiu třetím, dorůstání, dominance původního porostu klesá a zásoba spodní a střední vrstvy rychle roste. V tomto stádiu je největší tloušťková, výšková i plošná diference. Z hlediska staršího porostu (pokud jsou jeho jedinci ještě přítomni) jde o fázi dožívání. Vývojové cykly jednotlivých generací se překrývají (Poleno et al. 2007 a).

4.2 Disturbance

Součástí přirozeného vývoje každého lesa jsou tzv. disturbance (narušení) (Janda et al. 2017). V ekologii společenstev tak označujeme událost, která odstraní organismy, a vytváří tak prostor pro kolonizaci jedince stejného nebo jiného druhu (Příroda ©2023). Biologická rozmanitost horských lesů je na ně vázána a les historicky utváří a tvoří strukturní prvky porostů.

Disturbance mohou být biotického, abiotického původu. Mezi ty biotické můžeme zařadit např. hmyz a patogeny napadající lesní dřeviny a mezi abiotické požáry, sucho, vítr, sníh a led. Tato narušení se objevují v různé síle a periodách (Janda et al. 2017).

Režim narušení (disturbancí) je souborem všech disturbancí, které se v krajině během delšího období vyskytují a ovlivňují ji. Narušení formují strukturu a druhové složení lesa a utváří biologickou rozmanitost lesa, tzv. přírodní (historický) rozsah variability lesa.

V přírodě převažují středně velké disturbance, kdy odumře 25–75 % stromů, na ploše 10–50 ha, stovky let. V horských smrkových lesích se v minulosti často vyskytovaly i velmi závažné disturbance. Rozpad těchto lesů často probíhal na velkých plochách (Janda et al. 2017). V případě horských smrčín jsou nejčastějšími disturbancemi vítr společně s lýkožrout smrkovým. V těchto ekosystémech jsou nejčastějšími velkoplošnými disturbancemi vichřice a ohniska žíru lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) (V ČR např. silné vichřice v letech 1986, 1999, 2007 a 2008 způsobily rozsáhlé škody na lesích a následný výskyt kůrovce). V minulosti byla těmto poruchám věnována jen malá pozornost. Důvodem byl milný předpoklad, že tyto poruchy hrají v dynamice lesů a biologické rozmanitosti ekosystému lesa ne příliš významnou roli. Poškození, které biotičtí i abiotičtí činitelé působili, byla považována za výsledek předchozích nesprávných postupů hospodaření v lesích (Mund et al. 2002).

Silná narušení se v ekosystémech smrkového lesa objevují v intervalu 133–261 let a mortalita dosahuje až kolem 50-100 % jedinců na desítkách ha plochy porostu. Slabá narušení u horských smrčín pozorujeme přibližně každých 40 let. Výskyt narušení ovlivňuje především stav (věk) porostu (Čada et al. 2016). Občasné středně až silné poruchy, jako jsou vichřice a výskyt kůrovce, mohou porosty diverzifikovat (Mund et al. 2002). Strukturální parametry porostů jako je např. DBH a věková struktura porostu jsou jimi silně ovlivněny. Vznikají porosty s jedinci ve velmi širokém rozsahu DBH a věku. Naproti tomu narušení nemá vliv (nebo jen velmi slabý) na parametry, jako je hustota stromů a množství obnovy (Janda et al. 2017).

Disturbance závisí i na charakteru klimatu a vlastnostech prostředí. Teplejší a sušší podmínky usnadňují požáry, usychání stromů a napadení hmyzími škůdci, zatímco teplejší a vlhčí podmínky zvyšují citlivost na narušení větrem a patogeny. Široce rozšířené interakce mezi těmito činiteli zesilují závažnost disturbancecí, zatímco např. změna vegetace (druhového složení) může tlumit citlivost porostů na narušení (Janda et al. 2017).

Díky disturbancecím se v porostech nebo na plochách, kde se porost nacházel, objevuje velké množství mrtvého dřeva (hlavně po těch velkoplošných), které významným způsobem ovlivňuje následnou obnovu porostu, tvoří vhodné podmínky generace jako primární substráty pro úspěšné ujímání smrkových semenáčů a jejich odrůstání. stromů (Mund et al. 2002).

4.3 Hospodaření v evropských smrkových lesích

Lesy byly intenzivně využívány a obhospodařovány po staletí. To vedlo k rozsáhlé přeměně přirozených lesů na monokulturální plantáže smrku ztepilého. Tyto smrkové

monokultury jsou vysoce náchylné k propuknutí kalamit způsobených hmyzími škůdci a poškození vichřicí (Griffiths et al. 2014).

Přírozené a antropogenní změny prostředí zvyšují četnost a závažnost narušení lesa. V Evropě jsou čistě smrkové porosty zvláště citlivé na biotické a abiotické narušení. Je to způsobeno architekturou stromů (např. mělký kořenový systém), vlastnostmi dřeva, pomalým zotavením po poranění ve srovnání s listnatými stromy a častou jednovrstevnou strukturou porostu (Rozman et al. 2015).

Odstraňování mrtvých, odumírajících nebo poškozených stromů při výchovných zásazích nebo asanačních těžbách je pak běžnou praxí i v horských smrkových porostech (Mund et al. 2002). Po asanační těžbě jsou vyklizené plochy znovu uměle osázeny. Přírozená obnova smrkových monokultur je totiž mnohdy náročná z důvodu eutrofizace nebo acidifikace lesních půd, která je ovlivněna porostními, půdními a klimatickými charakteristikami. Často také dochází při odvozu a zpracování dřeva k poškození organické vrstvy půdy, nebo je tato vrstva shrnuta až na minerální horizont. Asanační těžba může zvětšit plochy s odhalenými minerálními horizonty půdy a odstraní mrtvé dřevo, které je důležité pro uchycení přirozeného zmlazení smrku ztepilého. Odstranění tohoto dřeva také často výrazně poškozují regeneraci (Rozman et al. 2015). Praxe je opodstatněná tím, že sníží jejich náchylnost k napadení různými škůdci, ale odstraňování mrtvých a odumírajících stromů je třeba pečlivě zvážit v souvislosti s potenciálními škodlivými dopady na přirozenou obnovu smrkového lesa a biologickou rozmanitost celého ekosystému (Mund et al. 2002)

Mrtvé dřevo vyžaduje několik desítek let, než se rozpadne, aby poskytlo vhodné mikrostanoviště pro obnovu. Bez mrtvého dřeva na podporu obnovy smrku musíme spoléhat na umělou obnovu, která je zvláště v horských oblastech nákladná, pracná a na velkých plochách nemusí být proveditelná. Kmeny především velkých dimenzí v různých stupních rozkladu jsou důležité pro zachování organismů závislých na mrtvém dřevě, tak i k přirozené obnově lesa (Mund et al. 2002)

4.4 Mrtvé dřevo

Dle nejrůznějších výzkumů může zásoba tlejícího dřeva v horských smrčinách dosahovat 150 až 300 m³ na hektar. Za mrtvé dřevo se považují souše, pařezy, různé úlomky, a hlavně vyvrácené či zlomené stromy různých délkových a tloušťkových dimenzí a rozlišného stáří ležících na půdním povrchu. Funkce a význam tlejících mrtvých kmenů jsou velmi závislé na diverzitě struktury (druhové, prostorové a věkové) porostů a jejich vývojových cyklů. Další

velmi významnou roli hrají také klimatické a stanovištní podmínky. Příkladem může být mrtvé dřevo v horských jehličnatých lesích, kde v našich klimatických podmínkách může trvat až 150 let úplný rozklad kmene jednoho jedince smrku ztepilého. Dobu rozkladu biomasy však také ovlivňuje význam a funkce konkrétního kusu mrtvého dřeva v daném ekosystému (Svoboda 2005).

4.4.1 Význam mrtvého dřeva pro lesní ekosystémy

Pro zachování funkcí ekosystému, biodiverzitu a obnovu porostů je zásadní biologické dědictví. Je to souhrnný název pro všechny prvky lesa před narušením, které mají vliv na následující obnovující se generaci lesa. Tyto prvky ovlivňují strukturu, charakter a fungování budoucích porostů. Zahrnuje také rozkládající se mrtvé dřevo, stromy, které přežily disturbanci, semennou banku nebo změněný reliéf terénu. Pokud dojde následkem narušení ke kompletnímu odstranění horního stromového patra, je právě biologické dědictví velmi důležitou složkou při následné obnově ekosystému (Gelnarová et al. 2022).

4.4.1.1 Obnova porostů

Přirozená obnova je předpokladem pro trvalá a dynamicky vyvážená přírodní společenstva. Zmlazování dřevin může probíhat pouze tam, kde dochází k odumírání a rozpadu starší generace lesa (Zenáhlíková et al. 2011). Po rozpadu této generace se v ekosystémech objevují mikrostanoviště mrtvého dřeva, jako jsou rozkládající se klády, pařezy, úlomky, jiné zbytky dřeva a jejich bezprostřední okolí (Bače et al. 2015).

Tato mikrostanoviště jsou důležitá pro urychlení regenerace porostů a přežití obnovy tím, že jakožto výhodné substráty poskytují příznivé podmínky pro klíčení semenáčků (Bače et al. 2015). Toto bylo zaznamenáno v mnoha typech lesů celého světa, jako jsou například střeoevropské smrčiny, boreální lesy či smíšené horské lesy. Význam tohoto způsobu zmlazování je velmi důležitý, a jeho důležitost stoupá se zvětšující se nadmořskou výškou (Bače et al. 2009). Ve vyšších nadmořských výškách může být díky drastičtějšimu klimatu a kratší vegetační době přirozená obnova zpožděná nebo nedostatečná. Biologické dědictví zde proto hraje nenahraditelnou roli, hlavně tedy při obnově horských lesů. Tlející mrtvé dřevo je významným mikrostanovištěm pro růst a vývoj semenáčků, kterým jsou zde poskytovány živiny, jsou chráněny před konkurencí nejrůznějších bylin a výhodné jsou i lepší teplotní podmínky (Gelnarová et al. 2022).

Obecně dřeviny s menšími semeny mají silnější vazbu k obnově na rozkládajícím se dřevě (Bače et al. 2009). Specifický systém reprodukce na dřevinných mikrostanovištích se vyskytuje hlavně u jehličnanů a v menší míře u listnatých druhů dřevin. Obnova na mrtvém dřevě byla zaznamenána v různých ekosystémech a největší vazbu na tato mikrostanoviště projeví dřeviny rodu *Picea*, zejména v subalpínských lesích Japonska, Severní Ameriky a Evropy. V evropských subalpínských lesích mohou populace semenáčků smrku ztepilého (*Picea abies*), které se nacházejí na mrtvém dřevě, tvořit více než 50 % z celkové obnovy, a to i v polopřirozených lesích postižených těžbou dřeva (Bače et al. 2012).

4.4.1.1.1 Význam slunečního záření pro obnovu

Obnova dřevin závisí na lesních strukturách souvisejících s odumíráním jednotlivých stromů nebo jejich skupin, jako jsou zápojové mezery, rozkládající se dřevo a naváté valy a jámy (Holeksa et al. 2021).

Smrk ztepilý (*Picea abies*) je druh, který se hojně zmlazuje na mrtvém dřevě, navršených valech a v jámách. Jeho preference pro tyto mikrostanoviště byly zaznamenány v boreálních lesích, smíšených horských lesích i subalpínských lesích (Holeksa et al. 2021).

V boreálních lesích je smrk ztepilý strom tolerantní vůči stínu, a i malé mezery vzniklé odumíráním jednotlivých stromů se rychle zaplní mladými semenáčky, které byly po desetiletí potlačeny v semenné bance pod zápojem dospělého porostu. V subalpínských lesích, ve vysokých nadmořských výškách, je tolerance smrku ztepilého k zastínění podstatně nižší, a přestože předběžná obnova zde může hrát významnou roli, přímé sluneční záření představuje důležitý faktor při růstu semenáčků (Holeksa et al. 2021).

4.4.1.1.2 Význam rozkladu mrtvého dřeva pro obnovu

Tlející mrtvé dřevo zvyšuje biodiverzitu a hraje významnou roli při koloběhu živin a přirozeném zmlazování dřevin v lesních ekosystémech. Lesní porosty, jejich rozpad, vznik porostních mezer a nárůst výskytu mrtvé dřevní hmoty má výrazný vliv na množství výskytu velké škály saproxylických organismů. Jedná se hlavně o houby, lišejníky, mechorosty a brouky, kteří mají výrazný podíl na rozkladu a rozpadu tohoto dřevního substrátu (Červenka et al. 2016).

Sukcese smrku na kmenech mrtvého dřeva ve vztahu k jejich fázi rozpadu byla zkoumána v subalpínských jehličnatých lesích Japonska a Polska. Struktura lesů byla podobná v obou regionech. Růst semenáčků na kmenech začíná během druhé dekády po odumření stromů

v subalpínských smrkových lesích střední Evropy. V této době hrabanka a humus zlepšují živnost a vlhkost substrátu, což je velmi důležité pro přežití a růst semenáčků na kmenech. Optimální období pro růst a následné přežití jedinců sukcese nastává předtím, než mechy zcela pokryjí povrch kmenů (Bače et al. 2012).

Kolonizace klád mechorosty zvyšuje retenci semen. Příliš silná vrstva mechu však negativně ovlivňuje vzcházení a přežívání mladých semenáčků. Počet stromků rostoucích na kmenech se během procesu rozkladu zvyšuje. Po dosažení vrcholu hustoty sazenic míra vzniku nových semenáčků mírně klesá v důsledku vnitrodruhové a mezidruhové konkurence s bylinami a zakrslými keři. Konec období růstu nových semenáčků je variabilnější než začátek, do značné míry závisí na variabilitě v časovém období před úplným rozkladem, protože semenáčky na kládách vznikají v nejpokročilejších fázích rozpadu a jejich rychlost růstu je stále větší než na holé zemi (Bače et al. 2012).

Výsledky již proběhlých studií ukazují, že hustota obnovy smrku je velmi proměnlivá ve všech fázích rozpadu dřeva a musí být zásadně ovlivněna dalšími vlastnostmi kmenů. Vliv těchto vlastností není dosud dostatečně prozkoumán. Řada organismů, z nichž hlavní roli hrají dřevorozkládající houby, mění chemické složení a strukturu dřeva. Dřevo je rozkládáno houbami, což vede k různým typům hniloby. Druhové složení hub se může mezi smrkovými kmeny značně lišit, což má za následek různý podíl bílé nebo hnědé hniloby v porostech. Je pravděpodobné, že typ houbové hniloby určuje úspěšnost uchycování semenáčků, jejich růst a přežívání. V literatuře se však o tomto vztahu nachází jen málo odkazů. Některé výzkumy ukazují na to, že dřevo napadené houbami s hnědou hnilobou je pro růst semenáčků smrku ztepilého (*Picea abies*) vhodnější než dřevo napadené houbami s bílou hnilobou. Je to zde vysvětleno absorpčními, houbovými vlastnostmi hnědého ztrouchnivělého dřeva, které mu umožňují udržovat vyšší obsah vlhkosti během suchých období. Jiné výzkumy zase zjistily, že spíše dřevo napadené houbami bílé hniloby mělo větší hustotu semenáčků smrku ztepilého (Bače et al. 2012).

4.4.1.1.3 Význam velikosti mrtvého dřeva pro obnovu

Průměr klády je další zřídka studovaná proměnná při výzkumech zmlazování dřevin na mrtvém dřevě. Pouze pár výzkumných prací zkoumajících hustotu sazenic uvádí, že padlé kmeny malého průměru (<20 cm) neposkytují vhodný substrát pro semenáčky (Bače et al. 2012).

4.4.1.2 Důvody mortality přirozeného zmlazení

Odumírání zmlazených jedinců je ovlivněno mnoha abiotickými a biotickými faktory. Nejškodlivějšími činiteli jsou v tomto ohledu malá dostupnost slunečního záření, velmi nízké teploty pod bodem mrazu, sněhová pokrývka a její pohyb, škody zvěří a vnitrodruhová i mezidruhová konkurence hlavně z řad bylin. V horských polohách mají také významný vliv drsnější klima a velký časový rozestup mezi semennými roky. Význam může mít také rozpad dřeva a tím způsobené zmenšování životního prostoru zmlazení. Tyto faktory vedou k velkému odumírání nejmladších jedinců do čtvrtého až pátého roku jejich života. Se vzrůstající výškou a věkem mortalita obnovy v čase klesá (Zenáhlíková et al. 2011).

Ke zmlazování smrku ztepilého typicky dochází ve velkém množství na minimálním životním prostoru, a to i částečně kvůli „bezpečnosti“ mikrostanovišť (Zeppenfeld et al. 2015).

4.4.1.2.1 Konkurence

Stromy rostoucí na vyvýšených substrátech budou pravděpodobně těžit ze snížené konkurence o světlo z okolní vegetace rostoucí na zemi (Bače et al. 2009). Na druhou stranu zde bude velmi významný vliv vnitrodruhové konkurence. V prostorových měřítkách do několika metrů výšky jedinců je sklon ke shlukování nižší u stromků rostoucích na půdních substrátech než u stromků na ležících kmenech. To znamená, že odumírání jedinců smrku ztepilého v důsledku konkurenčního boje o životní prostor může být vyšší právě na rozkládajícím se mrtvém dřevě (Holeksa et al. 2021).

4.4.1.2.2 Vliv zvěře

Obnovu na tlejícím mrtvém dřevě využívají ve velké míře smrkové lesy ve vyšších nadmořských výškách. V těchto lesích převládá výskyt větších populací jelení zvěře, které ohrožují především mladší stromky okusem letorostů, loupáním kůry ve vegetační době, ohryzem kůry v době vegetačního klidu či vytloukáním (Bače et al. 2009). Na druhou stranu mrtvé dřevo se řadí do skupiny vyvýšených substrátů, díky čemuž může chránit mladé jedince právě před býložravci (Holeksa et al. 2021).

4.4.1.2.3 Rozpad substrátu

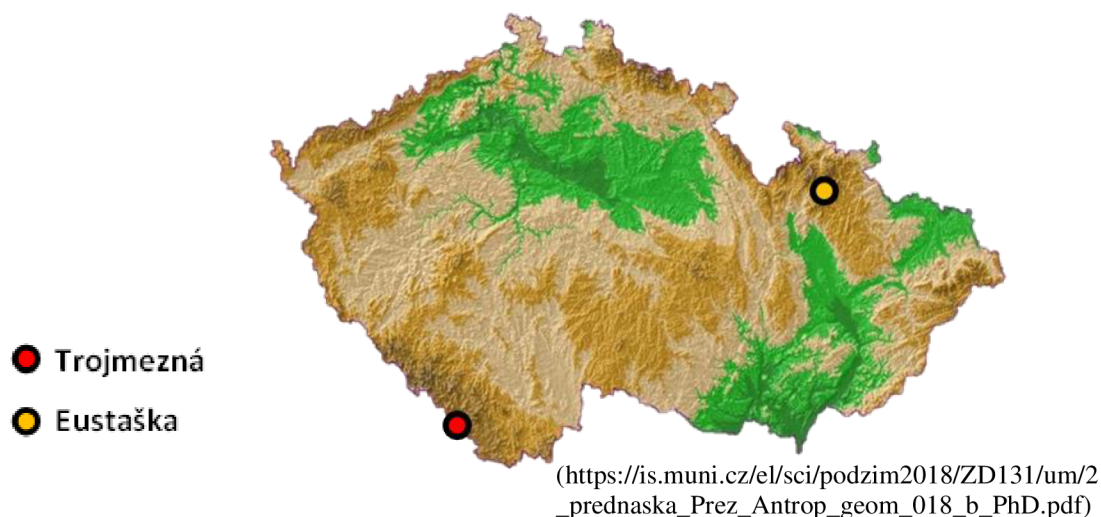
Existuje několik náznaků, že úmrtnost spojená s kořenovým substrátem je u stromků a semenáčků významná. Nestabilní půda ve vyvýšených haldách je pravděpodobně méně příznivá pro větší stromy než pro malé sazenice. To může platit i pro mrtvé dřevo, protože rozpadem strukturálně slábne, snižuje se jeho hustota a tvrdost, a tím se zmenšuje i životní prostor pro stromky. Navíc jsou postupně chátrající kmeny obsazeny pouze staršími a vyššími stromy, které vyžadují silnější ukotvení v kořenovém médiu. Toto může mít za následek odumírání jedinců a jejich vypadávání z tohoto dřevního substrátu (Holeksa et al. 2021).

5 Metodika

5.1 Zájmová území

Pro výzkum mortality přirozeného zmlazení smrku ztepilého na ležícím mrtvém dřevě byly využity dvě zkusné plochy (viz Obr. 1) o velikosti jeden hektar. První z nich - „Trojmezná“, která v roce 2009 prošla velkoplošnou disturbancí, se nachází u Trojmezne hory v jižní části Národního parku Šumava, nedaleko obce Jelení Vrchy. Druhá z ploch - „Eustaška“, se nachází v oblasti, kde porost nebyl disturbancí zasažen. Leží v pohoří Hrubý Jeseník v Národní přírodní rezervaci Praděd, západně od obce Karlova Studánka.

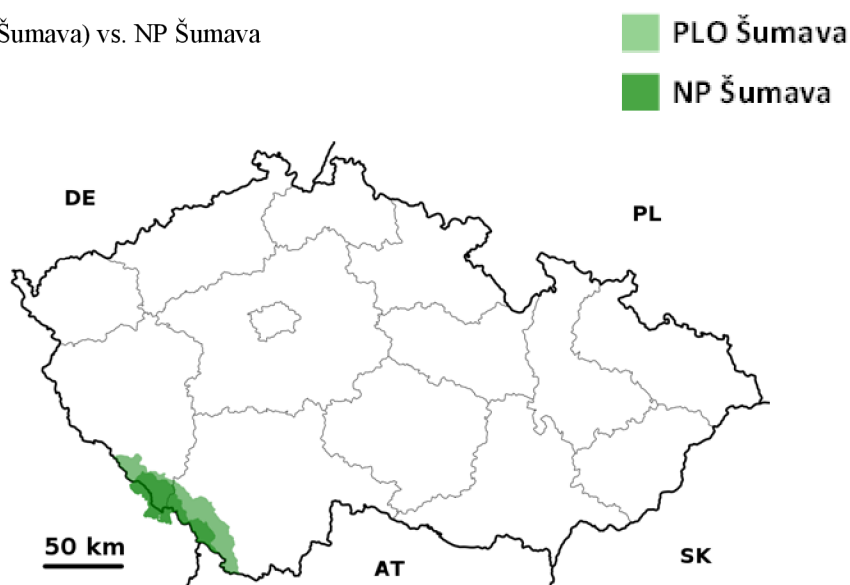
Obr. 1 – Poloha výzkumných ploch



5.1.1 Šumava

Pohoří Šumava a stejnojmenný Národní park a Chráněná krajinná oblast se rozpínají na jihu až jihozápadě České republiky. Většina pohoří je součástí přírodní lesní oblasti 13 (Šumava), menší část potom patří do přírodní lesní oblasti 12 - Předhoří Šumavy. Přírodní lesní oblast Šumava je ze dvou třetin tvořena lesy, z toho 96 % horskými lesy. Rozloha Šumavského Národního parku zaujímá jednu čtvrtinu PLO (viz Obr. 2).

Obr. 2 – PLO 13 (Šumava) vs. NP Šumava

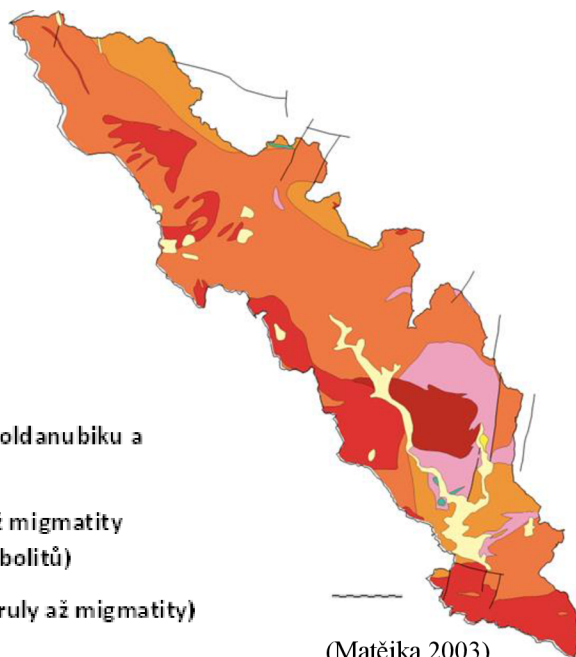


(Vacek et al. 2009)

Toto pohoří je jedním z nejstarších ve střední části Evropy. Patří do geomorfologické oblasti Moldanubický pluton. Tvoří ho především přeměněné a vyvřelé horniny, zejména tedy ruly a granity (viz Obr. 3). Vyskytují se zde svahové uloženiny, hojné jsou také rašeliny a ojediněle jsou i sedimenty ledovcového původu. Skalní stěny ledovcových karů – morénové valy svědčí o působení horských ledovců. Tímto způsobem byly vytvořeny i nejvyšší vrcholy Šumavy.

Obr. 3 – Geologická mapa PLO 13 (Šumava)

- kvartér (hlíny, spraše, písky, štěrky)
- terciérní horniny (písky, jíly)
- tmavé granodiority, syenity (durbachitová řada)
- granodiority až diority (tonalitová řada)
- žuly (granitová řada)
- ortoruly, granulity a velmi pokročilé migmatity v moldanubiku a proterozoiku
- pestrá série moldanubika (svorové ruly, pararuly až migmatity s vložkami vápenců, erlanů, kvarcitů, grafitů a amfibolitů)
- jednotvárná série moldanubika (svorové ruly, pararuly až migmatity)

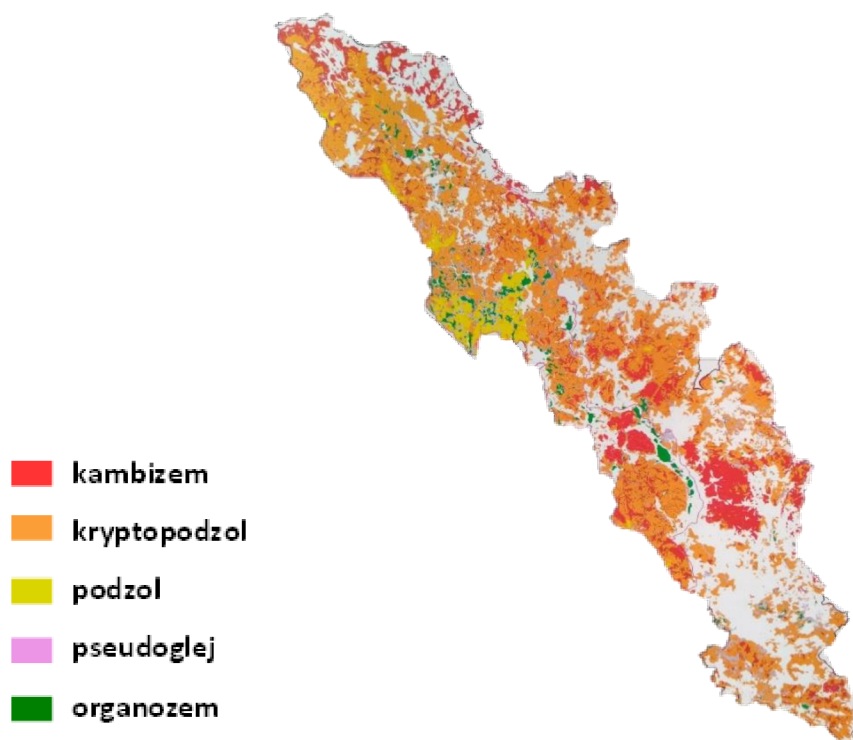


(Matějka 2003)

Výškové rozpětí začíná kolem 450 m n. m. a končí nejvyšším bodem na české straně masivu, jímž je vrchol Plechý dosahující až do výšky 1378 m n. m.. Na Bavorské straně se potom nachází i vrcholy vyšší než 1400 m n. m., např. Velký Javor.

Půdy jsou kyselého charakteru. Nejčastěji se můžeme setkat s kambizemí, kryptopodzolem či podzolem. Na exponovaných vrcholech převažují rankery a litozemě, v oblastech s periodickým vlivem podzemních vod zase fluvizemě, gleje a pseudogleje. Typickým půdním typem pro Šumavu jsou organozemě (viz Obr. 4).

Obr. 4 – Pedologická mapa PLO 13 (Šumava)



(Vacek et al. 2009)

Největší šumavský vodní tok Vltava vzniká soutokem Teplé Vltavy a Studené Vltavy. Soutokem Vydry a Křemelné vniká druhý největší vodní tok Otava. Oba tyto vodní toky patří do povodí řeky Labe. Jen velmi malá část vodních toků ústí do Dunaje. Specifickým hydrologickým fenoménem je výskyt 8 přirozených ledovcových jezer v nadmořské výšce kolem 1000 m n. m. – z toho 5 na české straně (Prášilské, Černé, Plešné, Laka, Čertovo). Nesmíme také zapomenout na rozsáhlá i menší rašeliniště, jako jsou Jezerní, Chalupská nebo Rokytská slat'.

Z hlediska klimatických podmínek náleží do oblastí přechodného středoevropského klimatu. Většina pohoří s průměrnou roční teplotou okolo 4,5 °C a průměrným úhrnem srážek mezi 800 mm a 1600 mm patří dle klimatické klasifikace do chladné klimatické oblasti. Délka vegetační doby kolísá mezi 60 a 140 dny v roce. Významný vliv na místní ekosystémy má také zvýšené proudění vzduchu hlavně v podobě vichřic a orkánů (podle Beauforta), které se zde vyskytují přibližně 1 měsíc v roce (viz Tab. 1).

Mezi nejvýznamnější biotopy patří acidofilní bučiny, květnaté bučiny a horské smrčiny. Biotop horských smrčin se nachází v nejvyšších polohách Šumavy. V těchto společenstvech převládá smrk ztepilý, který je doprovázený jeřábem ptačím. Nachází se v hůře přístupných oblastech, a proto nikdy nebyly zcela pozměněny lidským zásahem. Dnes jsou tyto části Šumavy součástí zvláště chráněného velkoplošného území Národní Park Šumava, kde jsou ponechány samovolnému vývoji.

Tab. 1 – Klimatické poměry Šumavy

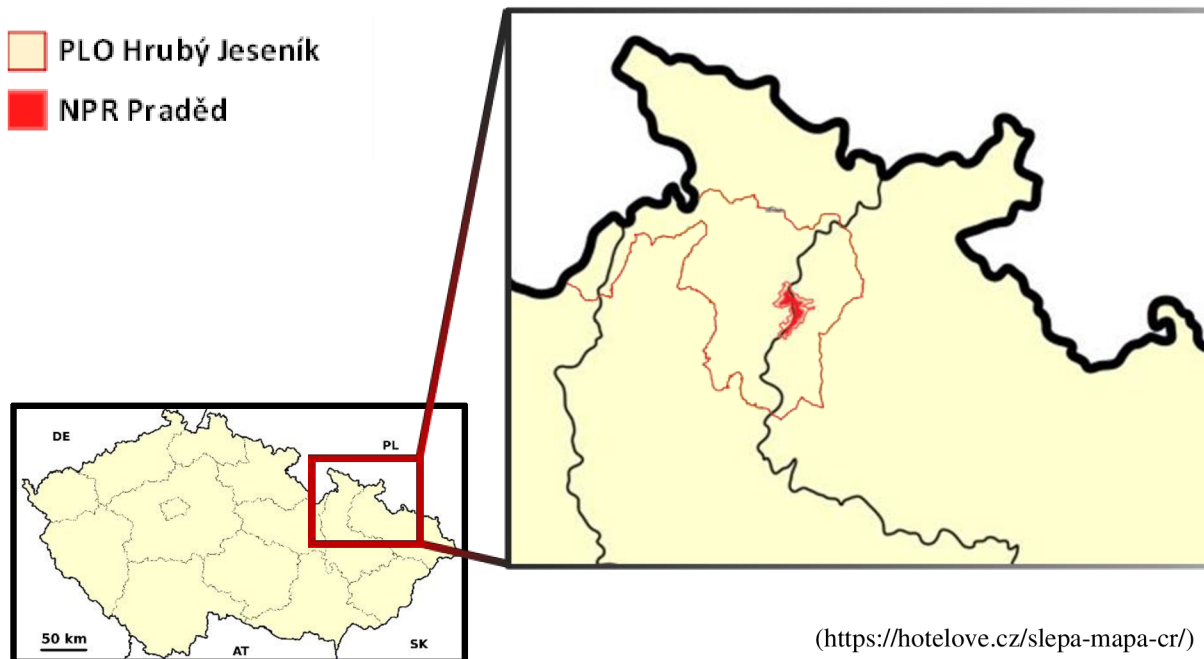
Průměrná teplota	+6,0 °C (750 m n. m.); +3,0 °C (1300 m n. m.)	
Průměrné srážky	min. 800 – 900 mm	;max. 1600 mm
Sníh	40 – 150 cm	;max. 120 – 150 dny
Vítr	západní – jihozápadní 5 - 8 m/s	;max. 130-153 m/s
Větrné bouře	30-35 dní za rok	

(<https://www.npsumava.cz/priroda/prirodni-pomery/>)

5.1.2 Jeseníky

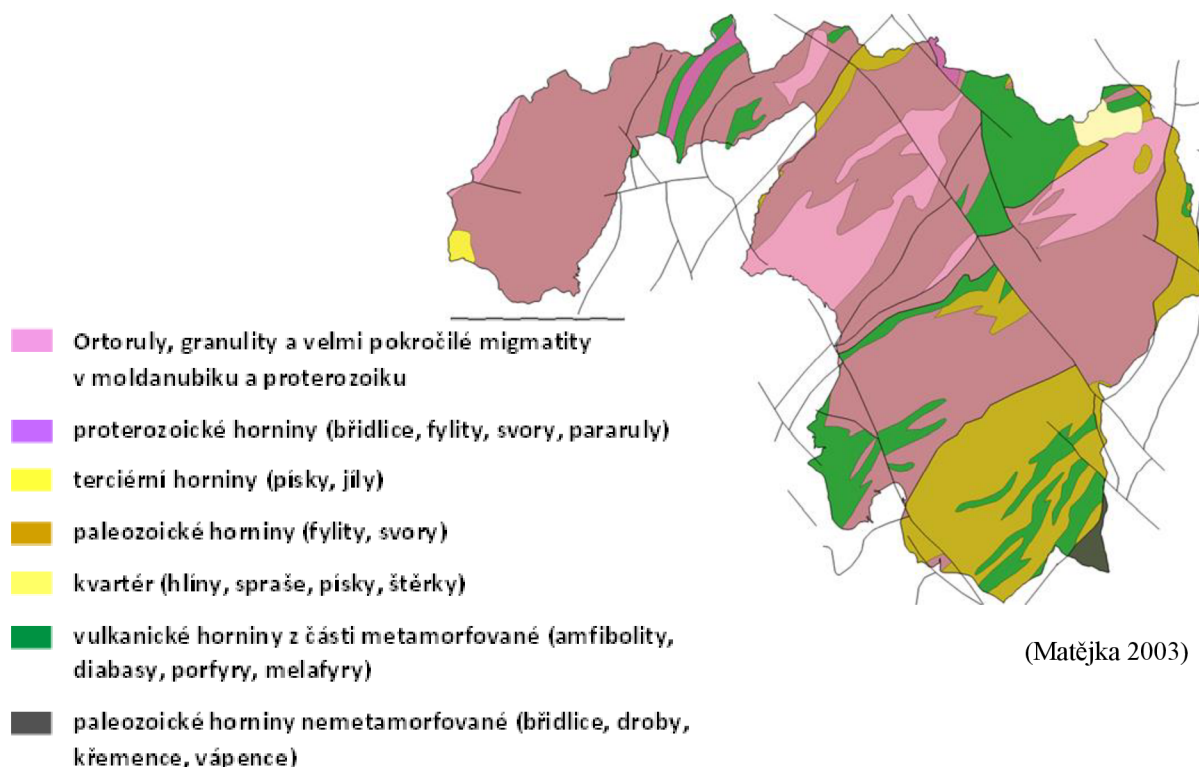
Národní přírodní rezervace Praděd se rozpíná na severu Moravy a západě Slezska. Nachází se na území druhého nejvyššího pohoří České republiky – Jeseníky, a sice v samotném centru části pohoří Hrubý Jeseník (viz Obr. 5). Stejný název nese také přírodní lesní oblast, ke které náleží toto zvláště chráněné území (Přírodní lesní oblast 27 - Hrubý Jeseník). Téměř 83 % Hrubého Jeseníku pokrývají lesy.

Obr. 5 – PLO 27 Hrubý Jeseník vs. NPR Praděd



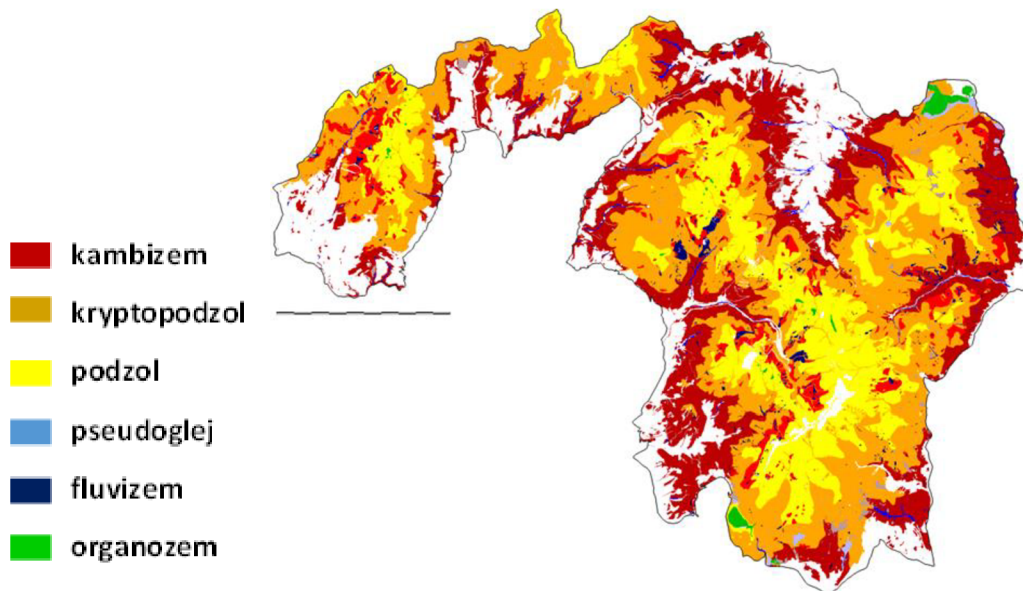
Z hlediska geomorfologie patří do oblasti Moravosilesika, která odděluje Český masiv od karpatské soustavy. Tato oblast se vyznačuje výskytem silně přeměněných hornin jako jsou ortoruly a pararuly. Dále můžeme v geologickém podloží nalézt migmatity, svory či břidlice (viz Obr. 6).

Obr. 6 – Geologická mapa PLO 27 (Hrubý Jeseník)



Stejně jako na Šumavě i zde převažují chudší kyselé půdy. Nejzastoupenějšími půdními typy jsou podzoly, kambizemě a kryptopodzoly. Nechybí zde také organozemě, i když jen v malé míře (viz Obr. 7).

Obr. 7 – Pedologická mapa PLO 27 (Hrubý Jeseník)



(Matějka 2003)

Oblast Hrubého Jeseníku disponuje velkou výškovou amplitudou počínaje nadmořskou výškou kolem 820 m n. m. a konče vrcholem Praděd, jenž je se svými 1491 m n. m. nejvyšším vrcholem celého komplexu Jeseníků a zároveň i středem Národní přírodní rezervace Praděd.

Centrální částí Hrubého Jeseníku protékají tři hlavní vodní toky. Dva z nich, řeka Moravice a řeka Opava vznikající soutokem Střední Opavy a Černé Opavy, jsou součástí povodí Odry. Poslední – Desná, vzniká soutokem Divoké Desné a Hučivé Desné. Ta se vlévá do řeky Moravy.

Místní ekosystémy jsou ovlivňovány zvýšeným prouděním vzduchu, které v průměru činí 22 m/s. Průměrný roční úhrn srážek je 1100 mm a průměrná roční teplota dosahuje 4,6 ° (viz Tab. 2). Významný vliv má také anemo-orografický systém. Tento jev spočívá v ukládání větších mas sněhu v závětrí a následném vzniku lavin.

Tab. 2 – Klimatické poměry Jeseníků

Průměrná teplota	3,0 °C (1200 m. n. m.)
Průměrné srážky	1100 mm
Sníh	max. 160 cm
Vítr	22 m/s

Mezi nejvýznamnější biotopy se zde řadí alpínská a boreální vřesoviště a acidofilní smrčiny, které jsou zároveň i nejpočetnějšími společenstvy v této oblasti. Tyto smrčiny na kyselých chudých půdách tvoří směs s jeřábem ptačím, někde i bukem lesním či javorem klenem. Místy mají pralesovitý charakter. Právě oblast Eustachovy chaty je jedno z míst, kde můžeme najít zbytky ekotypu horského smrku s úzkou, hluboce zavětvenou korunou.

5.2 Sběr dat

Data na obou trvalých čtvercových hektarových zkusných plochách jsou měřena v pravidelných intervalech již od roku 2010, kdy byl všem ležícím mrtvým kmenům dlouhých minimálně 1,5 m s minimální čelovou tloušťkou 10 centimetrů přidělen identifikační štítek. Ležící mrtvé kmeny byly rozděleny na metrové sekce. U každého úseku byla změřena střední tloušťka, výška, ve které se nachází nad zemí, a výška postranní vegetace.

Dále byli na metrových sekcích kmenů všichni jedinci přirozeného zmlazení označeni kovovým štítkem a každý stromek dostal jedinečný kód. V průběhu dalších let byli označováni nově přirostlí jedinci přirozeného zmlazení.

Poslední měření proběhlo v létě roku 2022. Dle mapy, vytvořené na základě GPS souřadnic, byly znovu nalezeny objekty ležícího mrtvého dřeva. Podle seznamu jedinců přirozeného zmlazení v metrových sekcích a jejich unikátních kódů byli jedinci dohledáni, byl posouzen jejich zdravotní stav a znovu přeměřeny výšky a tloušťky.

Výška jedinců byla měřena výsuvnou měřicí latí, skládacím či výsuvným metrem, nebo výtyčkou. Pokud jedinci dosahovali výčetní výšky (1,3 m), byla změřena i jejich výčetní tloušťka (DBH) a to průměrkou nebo posuvným měřítkem. Zaznamenával se zdravotní stav stromku, popř. jeho uhynutí a předpokládaná příčina úhynu. Štítek uhynulých jedinců byl vyňat ze zkusné plochy. Pokud byl nalezen štítek volně ležící bez stromku, taktéž byl jedinec označen za mrtvého. Stejně tak i v případě, kdy nebyl nalezen ani stromek, ani štítek. Příčina úhynu byla v těchto případech zřejmá (např. pád souše přes danou část segmentu, kde se jedinec měl nacházet). U živých jedinců byly zaznamenávány i zvláštnosti průběhu růstu, jako například

růstové deformace, nepravidelnosti tvaru kmene a další jako např. výskyt biotických škůdců asimilačních orgánů lesních dřevin.

Součástí měření bylo i přemísťování identifikačních štítků z nižších pater korun stromků do vyšších pater, přibližně do výčetní výšky. Toto opatření bylo provedeno z důvodu zabránění pádu štítků ze suchých větví nižších pater korun náletu vlivem tání sněhu či odlomení větve a pro lepší nalezení štítků při měření v následujících letech výzkumu.

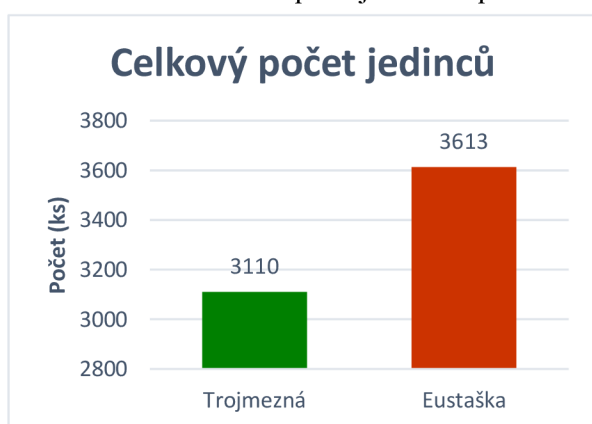
5.3 Analýza dat

Matematické a statistické zpracování dat probíhalo hlavně v prostředí programu Microsoft Excel, kde byla data převedena do podoby tabulek a grafů. Dále byl využit statistický program R pro korelační analýzy měřených veličin.

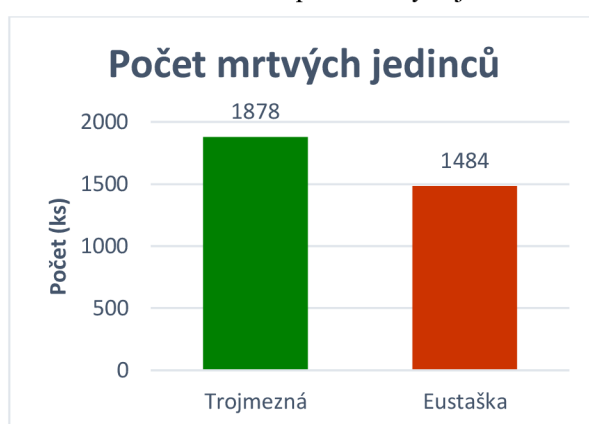
6 Výsledky

Na grafu celkového počtu jedinců oštitkovaných na plochách od roku 2010 (viz Obr. 8) můžeme pozorovat, že na disturbované výzkumné ploše u šumavského Trojmezí se celkem nacházelo méně jedinců smrku ztepilého než na výzkumné ploše v Národní přírodní rezervaci Praděh, která disturbancí neprošla, a to v řádech stovek stromů. Z tohoto celkového počtu je dle grafu počtu mrtvých jedinců na Trojmezí větší počet mrtvých jedinců, než na ploše Eustaška (viz Obr. 9).

Obr. 8 – Graf celkového počtu jedinců na plochách

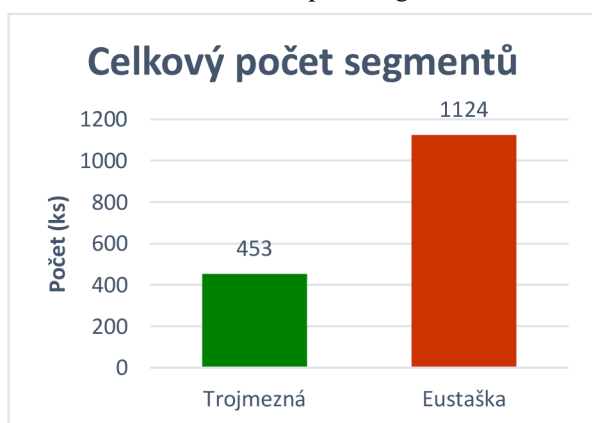


Obr. 9 – Graf celkového počtu mrtvých jedinců

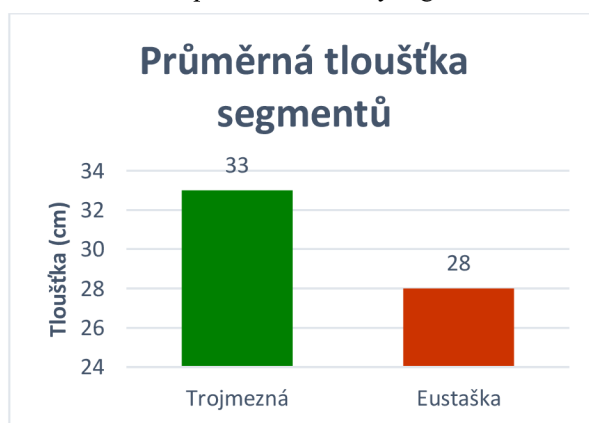


Velký rozdíl je také zaznamenán v počtu segmentů, kdy je na Trojmezí významně menší počet segmentů než na ploše Eustaška, který dosahuje až vyšších stovek kusů (viz Obr. 10). Na dalším grafu (viz Obr. 11) však vidíme, že průměrná tloušťka segmentů mrtvých kmenů na ploše Eustaška je o 5 centimetrů nižší než na ploše Trojmezí. Plošný podíl mrtvého dřeva z celkové rozlohy zkoumané oblasti činí na Eustašce (3,15 %) více než dvojnásobek oproti Trojmezí (1,49 %).

Obr. 10 – Graf celkového počtu segmentů

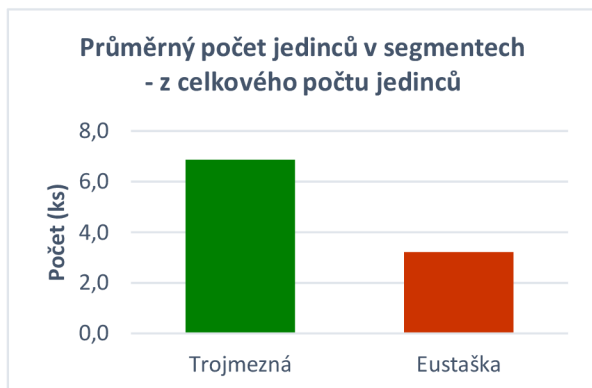


Obr. 11 – Graf průměrné tloušťky segmentů

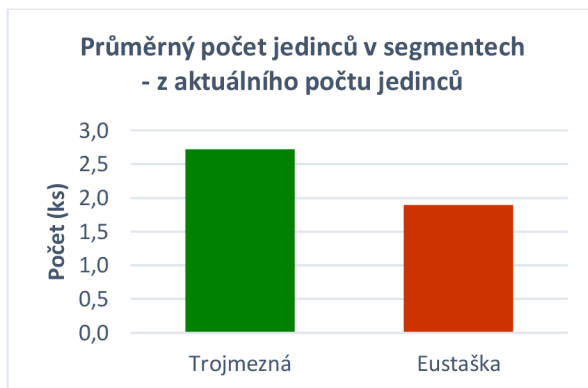


Na následujících grafech vidíme (viz Obr. 12, Obr. 13), že větší hustota jedinců, jak u všech jedinců změřených od roku 2010, tak i po posledním měření byla zaznamenána na ploše Trojmezná. Ve srovnání všech měřených jedinců téměř o čtyři jedince na segment, v pozdějším srovnání podle dat z posledního měření už se rozdíl začíná zmenšovat. Tento rozdíl činí přibližně jeden stromek na segment.

Obr. 12 – Graf PPJ na segmentech – historicky

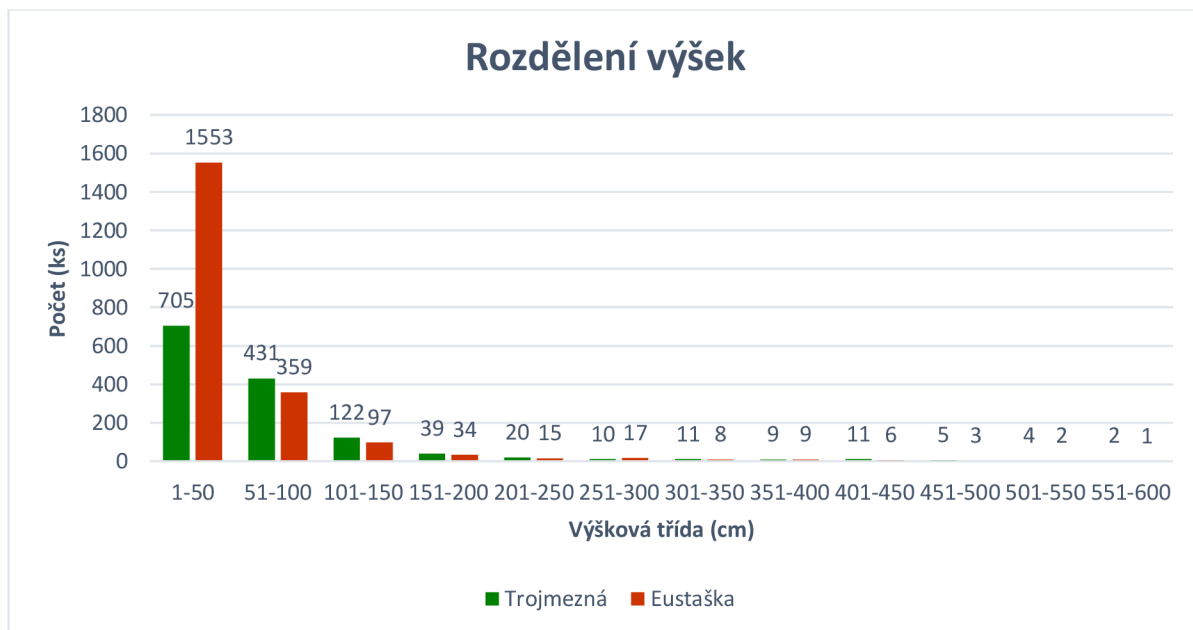


Obr. 13 – Graf PPJ na segmentech – aktuálně



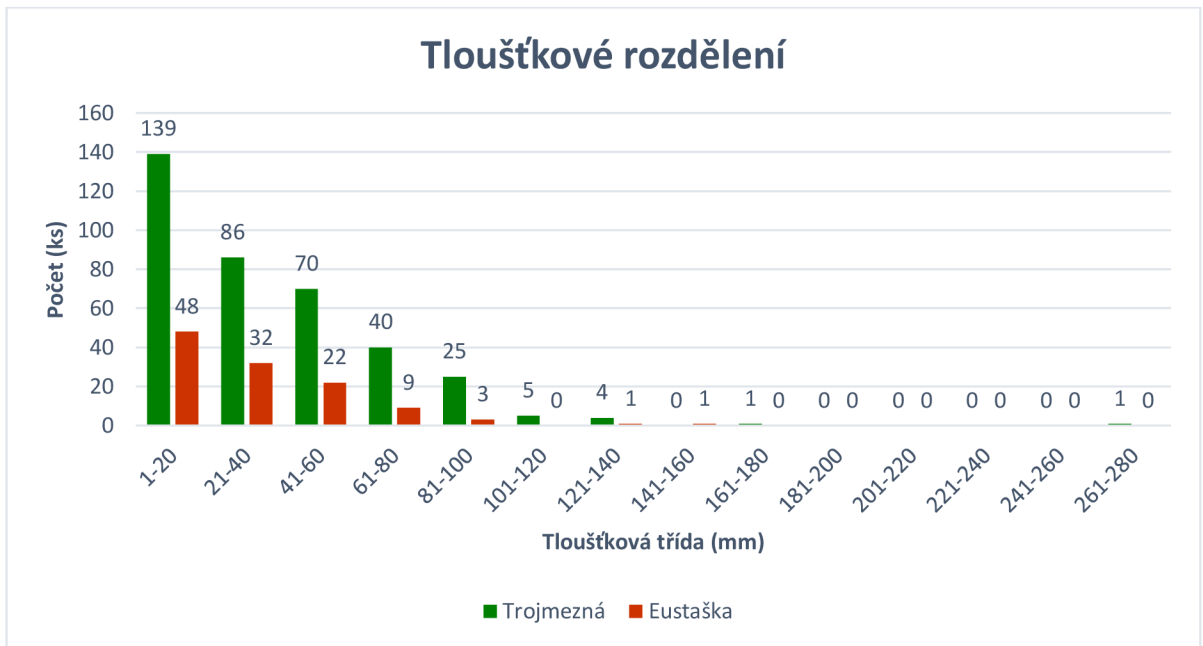
Výšková členitost zmlazení je podobná na obou plochách, alespoň co se týče rozložení počtu jedinců (viz Obr. 14). První tři výškové třídy zde zauímají výsadní postavení, přičemž ale na ploše Eustaška je v první třídě mnohem více jedinců. V dalších výškových třídách se tento propastný rozdíl zmenšuje a již začíná převládat zmlazení na Trojmezně. To je i důvod, proč je průměrná výška na této ploše větší. Ostatní výškové třídy čítají menší, téměř nepatrné počty jedinců.

Obr. 14 – Histogram výšek zmlazení



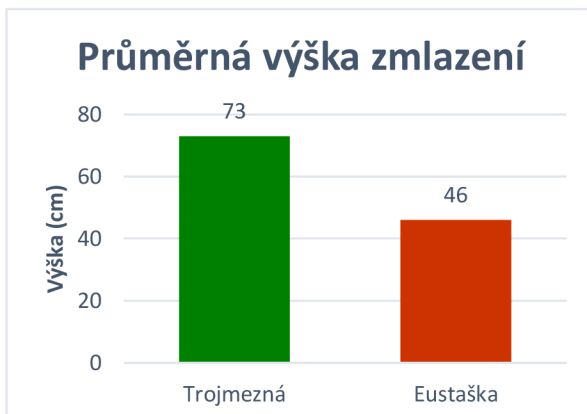
Už podle předešlého histogramu je patrné, že na Trojmezne je více jedinců, kteří dosáhli výčetní výšky. Proto i v následujícím grafu (viz Obr. 15) radikálně převažují jedinci z této plochy. Z tloušťkových tříd je patrné, že v každé z nich výrazně převládají stromy zmlazení z první plochy. Proto je i průměrná tloušťka na Trojmezne větší.

Obr. 15 – Histogram tlouštěk zmlazení

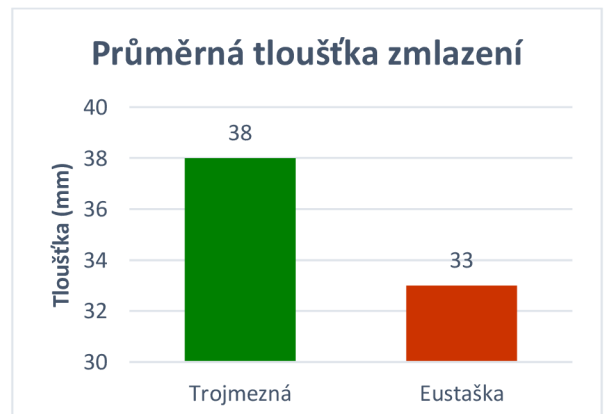


Na Trojmezne zůstalo sice méně zmlazených smrků, ale dimenzionálně jsou na tom lépe než smrky na ploše Eustaška. Histogramy průměrných výšek (viz Obr. 16) a průměrných tlouštěk (viz Obr. 17) nám ukazují, že na Trojmezne jsou jedinci v průměru vyšší téměř o 30 centimetrů a jejich průměrná tloušťka je o 0,5 centimetru větší než na ploše Eustaška s větším počtem jedinců.

Obr. 16 – Graf průměrné výšky živých jedinců

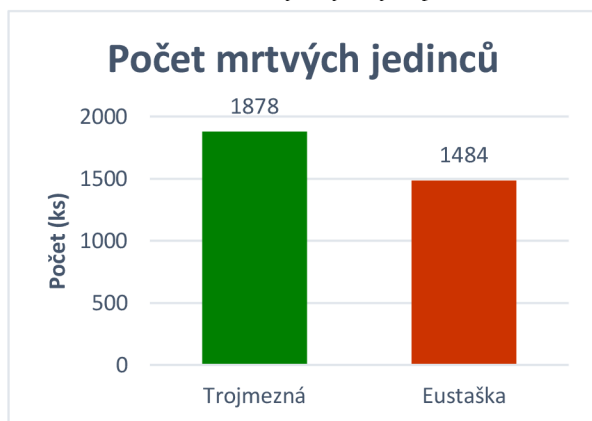


Obr. 17 – Graf průměrné tloušťky živých jedinců

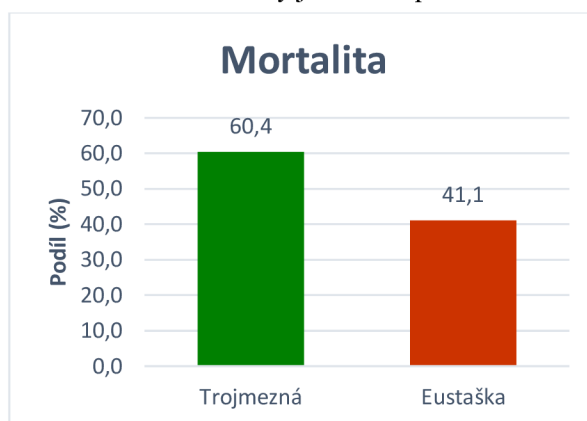


Celkový počet mrtvých jedinců (viz Obr. 18) od doby prvního měření je vyšší na Trojmezně přibližně o 400 kusů. Mortalita přirozeného zmlazení je zde také větší, a to téměř o 20 %.

Obr. 18 – Graf historicky uhynulých jedinců

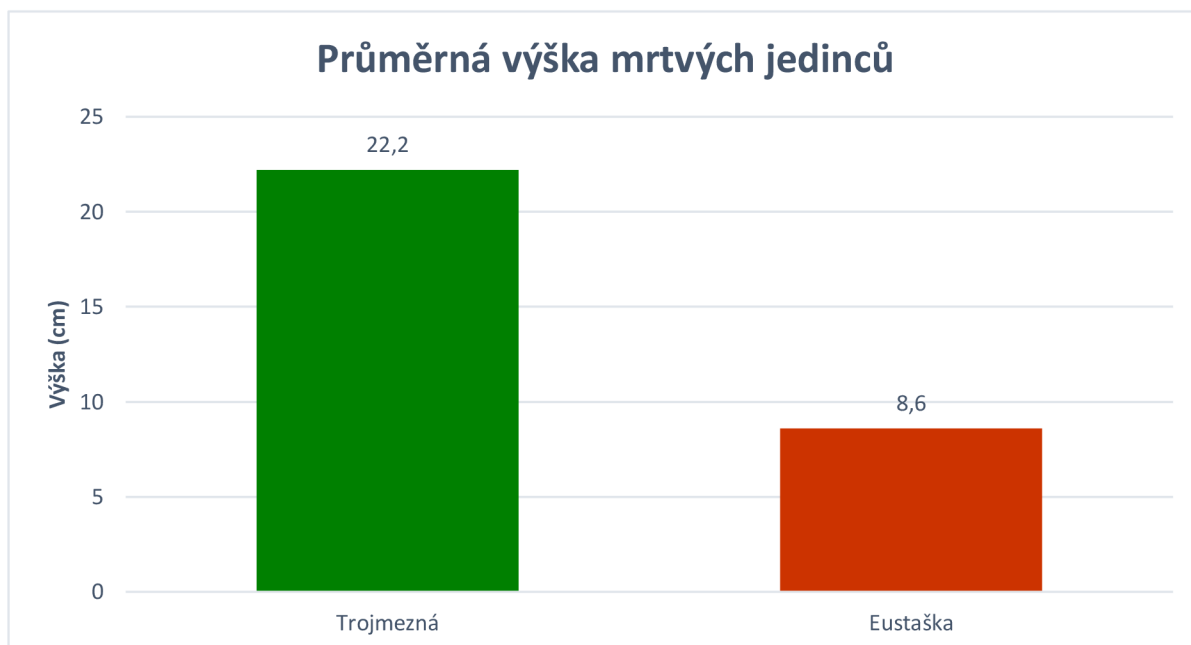


Obr. 19 – Graf mortality jedinců na plochách



Další porovnání ploch (viz Obr. 20) nám ukazuje, že na ploše Eustaška umírají průměrně nižší jedinci než na ploše Trojmezná, a to o více než 10 centimetrů.

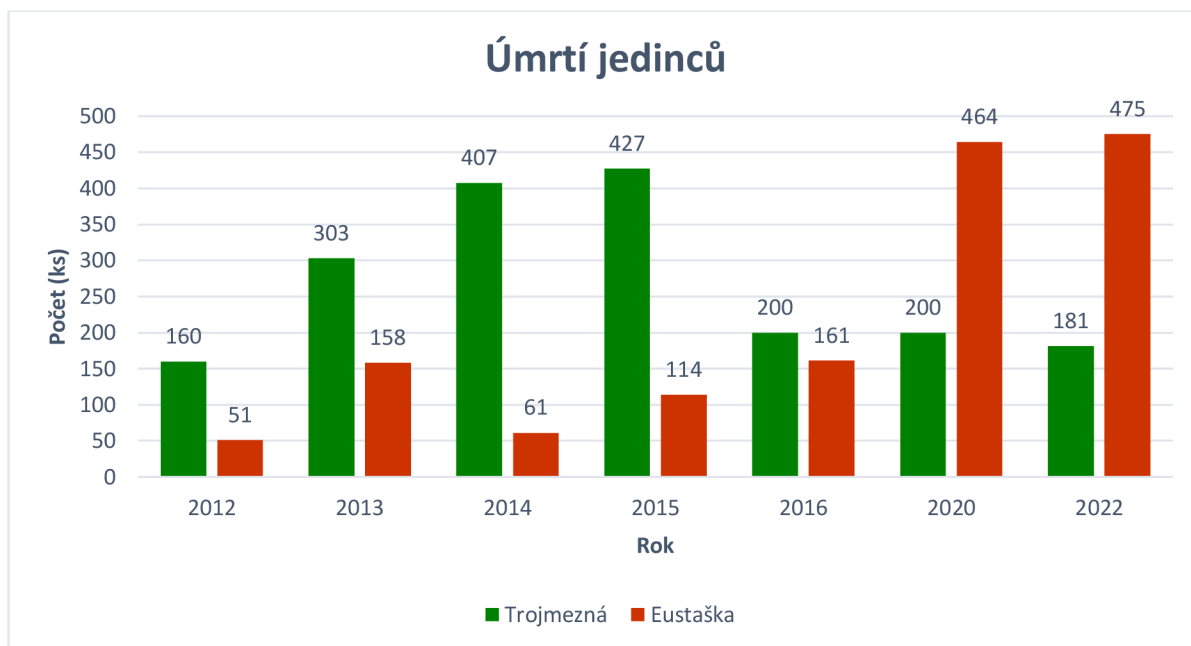
Obr. 20 – Graf výšky mrtvých jedinců na plochách



Úmrtí jedinců přirozeného zmlazení na Trojmezně kulminovalo v letech 2014 a 2015 a pohybovalo se kolem 400 kusů za rok. Gradace křivky je patrná již od počátku měření. Po odumření velkého množství stromků umírání zpomalilo, a zatím se drží konstantně okolo

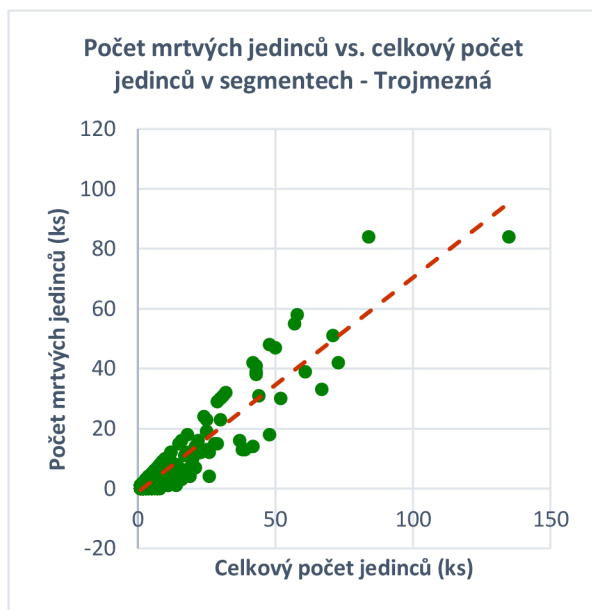
200 kusů. Na druhou stranu na ploše Eustaška se od začátku měření, tedy od roku 2012, pohyboval počet uhynulých jedinců do 160 kusů. V letech 2020 až 2022 přichází kulminace odumírání stromů, bez nějakého většího náznaku gradace, jako tomu bylo u plochy Trojmezna (viz Obr. 21). Můžeme předpokládat, že v příštích měřeních už nebudou zaznamenávány tak vysoké počty uhynulých jedinců.

Obr. 21 – Graf počtu mrtvých jedinců v čase

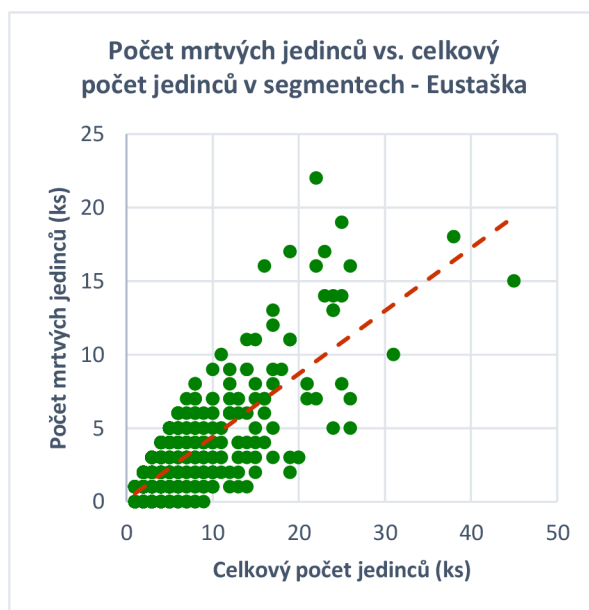


Na grafech závislosti úmrtnosti jedinců na celkovém počtu jedinců v segmentu (viz Obr. 22, Obr. 23) můžeme pozorovat, že čím více jedinců bylo v segmentech obsaženo, tím více mrtvých jedinců bylo zaznamenáno. Toto nám potvrdil i statistický korelační test na hladině významnosti 0,05. Tyto veličiny jsou tedy na sobě prokazatelně závislé. Tento trend můžeme pozorovat jak na výzkumné ploše Trojmezna, tak na výzkumné ploše Eustaška.

Obr. 22 – Graf závislosti úmrtí na počtu jedinců – T

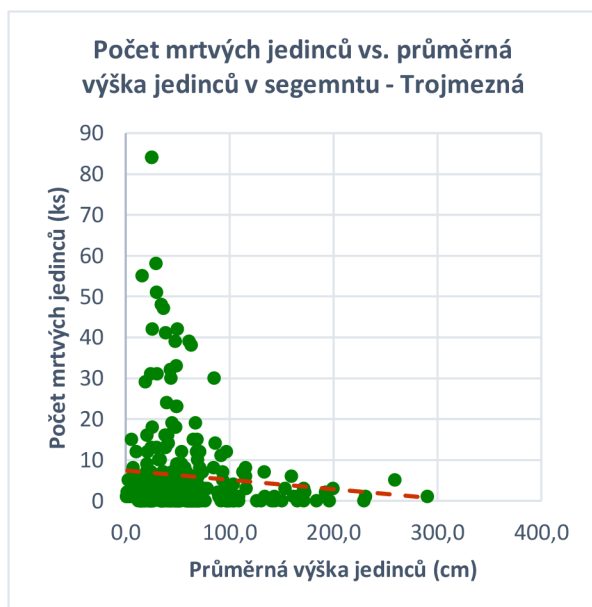


Obr. 23 – Graf závislosti úmrtí na počtu jedinců – E

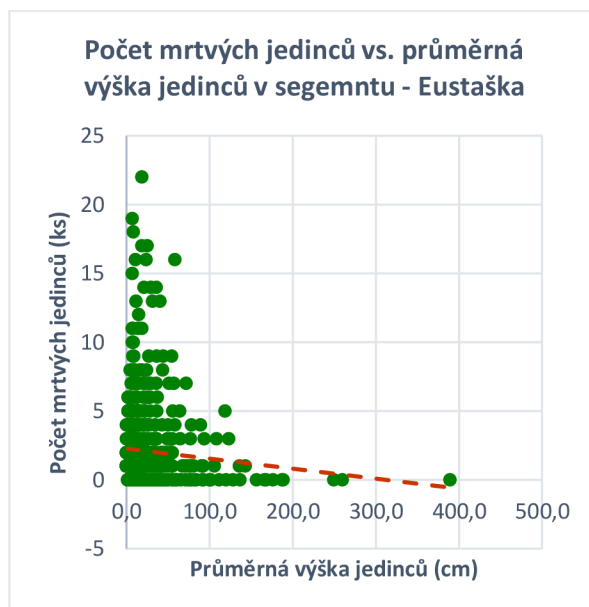


Dále byla také provedena korelační analýza pro úmrtnost jedinců a průměrné výšky jedinců v daném segmentu. Tento test byl také proveden na hladině významnosti 0,05. S 95% jistotou můžeme říct, že tyto dvě veličiny nejsou na sobě přímo závislé. Toto můžeme pozorovat i na následujících grafech (viz Obr. 24, Obr. 25), kdy na obou plochách s rostoucí průměrnou výškou počty mrtvých jedinců klesají.

Obr. 24 – Graf závislosti úmrtí na výšce jedinců – T



Obr. 25 – Graf závislosti úmrtí na výšce jedinců – E



7 Diskuze

Na trvalé výzkumné ploše Trojmezna se sice nachází méně segmentů rozkládajícího se mrtvého dřeva (453 kusů) (viz Obr. 10), mají však v průměru přibližně o 5 centimetrů větší tloušťku na příčném průřezu kmene než ležící mrtvé kmeny na ploše Eustaška (1124 kusů) (viz Obr. 11). Obdobně jako jejich počet, je i jejich plocha, kterou zabírají na výzkumných plochách na Eustašce, více než 2x větší. Na těchto segmentech se v průběhu let měření nacházelo na Šumavě průměrně téměř 7 semenáčků na segment a na jesenické ploše něco přes 3 semenáčky na segment (viz Obr. 12).

Tato data nám dokazují, že na plochách po disturbancích hrají vyvýšená stanoviště typu mrtvého dřeva pro obnovu smrku velmi významnou roli. Dochází na něm k velmi velkému shlukování jedinců obnovy. To je samozřejmě doprovázeno zvýšenou mortalitou oproti ploše, která disturbancemi prochází pozvolně. Toto můžeme vidět na výsledcích, kdy na Trojmezne za celé období měření od roku 2010 bylo nalezeno a označeno 3110 kusů jedinců zmlazení (viz Obr. 8) a z toho již 1878 uhynulo (viz Obr. 9). Na ploše Eustaška jich z 3613 kusů (viz Obr. 8) uhynulo „pouze“ 1484 kusů (viz Obr. 9). Tento propastný rozdíl může být způsobený právě velkým rozdílem v počtu segmentů na obou plochách, který se liší o přes půl tisíce kusů. V důsledku toho je na Trojmezne větší, hlavně vnitrodruhový boj o životní prostor a s tím spojený boj o dopadající sluneční záření a dostupné živiny.

Po tomto konkurenčním boji už podle aktuálních dat naměřených v roce 2022 není tak velký rozdíl v průměrném počtu stromků na segment, který činí méně než 1 jedinec na segment (viz Obr. 13), aktuální počty živých jedinců se však stále liší v řádech vyšších stovek kusů, které jsou následující: Trojmezna 1 232 kusů a Eustaška 2 129 kusů.

Takto velký rozdíl může být způsobený i jinými faktory než jen konkurencí. Na Trojmezne byla odstraněna nejdříve velká část stromového patra po větrné disturbanci, a po biotické disturbanci lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*), kdy odumřel i zbytek stromového patra, nemají semenáčky a jejich mikrostanoviště v podobě klád mrtvého dřeva dostatečný kryt, a při jejich delším vystavení slunečnímu záření na otevřené ploše, kde chybí regulace teplot mateřským porostem, může docházet k vysychání substrátu jako takového, a tím může být zvýšena i mortalita zmlazení právě na disturbované ploše Trojmezna. Na výzkumné ploše Eustaška nejsou jedinci obnovy ani mrtvé dřevo vystavováni takovému extrémnímu teplotnímu a vlhkostnímu výkyvu, protože na této ploše je zatím ještě zachováno horní stromové patro a jeho mikroklima, které snižuje teplotní amplitudu a zvyšuje vlhkost v podrostu.

Rozdělení výšek zmlazení je na obou plochách rozdílné (viz Obr. 14). Na ploše Eustaška je nejvyšší počet v první výškové třídě (1-50 cm), a to přes 800 jedinců oproti Trojmezné. V dalších výškových třídách už početně převládá Trojmezná. Podobný trend můžeme pozorovat i v grafu rozdělení tloušťek, kdy Trojmezná výrazně převládá ve všech tloušťkových třídách (viz Obr. 15). Je to nejspíše způsobeno rychlostí odumírání díky vnitrodruhové konkurenci a exponovanosti vyvýšeného stanoviště, kdy na Trojmezné došlo již k výrazné mortalitě (60 %) (viz Obr. 19) a zbylé stromy tak už mají více prostoru pro svůj růst a vývoj. S tím spojené je i větší množství slunečního záření dopadajícího na jejich čím dál rozlehlější plochu asimilačních orgánů, které velmi napomáhá růstu těchto nejodolnějších jedinců. Dle grafu (viz Obr. 21) můžeme předpokládat, že na ploše Eustaška, kde je mortalita stromů nižší než na trojmezné (41 %) (viz Obr. 19), v blízké době bude ještě pokračovat větší vymírání stromků z první výškové třídy a tento velký rozdíl v počtu nejnižších jedinců se bude výrazně snižovat. Zároveň poté budou i přeživší jedinci tloustnout díky většímu životnímu prostoru a menší konkurenci o světlo a živiny, takže v budoucnu lze předpokládat i lehké přiblížení se tloušťkovému a výškovému rozdělení jako na Trojmezné.

Průměrná výška mrtvol, která je na Trojmezné (22,2 cm) téměř o 14 centimetrů větší než na ploše Eustaška (8,6 cm) (viz Obr. 20) nám znovu dokazuje, že na disturbované ploše není moc životního prostoru pro mnoho jedinců obnovy na omezeném prostoru, alespoň ne tedy po dlouhou dobu. Poté co se začne obnova výškově rozrůžňovat, tak ani v podstatě celkem vysokí jedinci nemají na Trojmezné šanci přežít. Na druhou stranu na výzkumné ploše Eustaška zatím odumírali jedinci nižšího vzrůstu, takže se dá očekávat, že o něco vyšší jedinci budou následovat.

První hypotézu, že disturbance přinesla zvýšenou mortalitu zmlazení na mrtvém dřevě z důvodu většího ohrožení suchem na tomto vyvýšeném mikrostanovišti můžeme potvrdit. Takto můžeme usuzovat z toho, že celková mortalita zmlazení se na disturbované ploše oproti ploše, která disturbancemi prochází pozvolněji, v menším měřítku liší téměř o 20 %. Další dvě hypotézy byly prověřovány korelačními analýzami. Tyto testy prokázaly, že počet odumřelých jedinců je závislý na počtu jedinců v segmentu. Poslední hypotéza, že mortalita zmlazení je závislá na výšce okolních jedinců, se neprokázala. Obě korelační analýzy byly provedeny na hladině významnosti 0,05. Můžeme tedy s 95 % pravděpodobností říci, že mortalita zmlazení smrku ztepilého není závislá na výšce nejbližších jedinců v okolí, ale je velmi závislá na počtu jedinců shlucích tohoto zmlazení.

Podle výzkumu Bačeho et al. (2007) má mezernatost zápoje stromového patra velký podíl na počtu jedinců obnovy smrku ztepilého. Na jeho výzkumných plochách byl zápoj horního

stromového patra kolem 30 %, obdobně jako je tomu na výzkumné ploše Eustaška, která prochází pozvolnými disturbancemi menšího rozsahu. Na těchto plochách bylo nalezeno celkem přes 4000 jedinců na hektar, což je podobné s plochou Eustaška.

Holeksa et al. (2007) uvádí, že v náročných klimatických podmínkách ve větších nadmořských výškách evropských pohoří je potřeba pro zmlazování smrku ztepilého na mrtvém dřevě disturbancí větších rozměrů, díky kterým mají jedinci větší přísun slunečního záření, který potřebují k růstu a vývoji. Toto jsou přesně podmínky, které můžeme pozorovat na šumavském Trojmezi. Výsledky výzkumu smrčín ze slovenských Karpat naznačují, že dynamika těchto lesů je přirozeně řízena cestou velkých disturbancí. Z řad abiotických narušení hlavně větrem a z biotických lýkožroutem smrkovým. Těmito disturbancemi je významně narušen zápoj mateřských porostů, nebo jako v našem případě na Trojmezí úplné odstranění horního stromového patra. Na této ploše můžeme pozorovat, že zde opravdu dochází ke zmlazování velkého množství jedinců na minimálním životním prostoru. Je to však vykoupeno vysokou mortalitou.

Ve výzkumu Zenáhlíkové et al. (2011) se mortalita zmlazení lišila dle výšky jedinců a vlastností mikrostanoviště. Čím byla výška obnovy větší, tím mortalita klesala. Stejně je tomu tak i v naší studii, kdy nám korelační analýza potvrdila, že výška okolních jedinců a mortalita na sobě nejsou přímo závislé. Její výsledky dále potvrzují význam mrtvého dřeva při obnově horských smrčín po velkoplošných disturbancích, kdy zjistila, že ze všech zkoumaných mikrostanovišť se nejlépe smrk zmlazuje právě na mrtvém dřevě.

8 Závěr

Tento výzkum prokázal, jako již mnoho dalších, že mrtvé dřevo je opravdu velmi významným a nenahraditelným mikrostanovištěm. Díky jeho vyvýšenosti a postupnému rozkladu poskytuje smrku ztepilému dobrou základnu pro obnovu a následný růst a vývoj nejmladších jedinců. Ochrana, ať už před konkurencí ostatních bylin, keřů a dřevin, nebo v horských polohách také před vysokou sněhovou pokrývkou či poškozováním zvěří. To jsou jeho velké výhody. Bohužel má i řadu nevýhod. Díky omezenosti životního prostoru v podobě klád mrtvého dřeva a jeho dalších menších či větších fragmentů, postupnému rozpadu a jisté, ať už menší či větší exponovanosti mikrostanoviště způsobené hustotou zápoje mateřského porostu a měrou jeho vyvýšení dochází k mortalitě zmlazení. Při zmlazování smrku pod mateřským porostem umírají hlavně jedinci menšího věku, a celková mortalita obnovy je také menší. Stromky se ale zase na druhou stranu nezmlazují v tak velkém počtu, a tak velké hustotě na minimálním životním prostoru tak, jako je tomu na územích, která prošla velkoplošnými disturbancemi, kde bylo odstraněno celé horní stromové patro.

V dnešní době lesnictví v České republice celkem zaostává ve využívání mrtvého dřeva pro obohacování lesních ekosystémů mikrostanovišti, jako je právě mrtvé dřevo. Nejde tady pouze o využívání tohoto mikrostanoviště jako obnovního prvku pro zmlazování smrku ztepilého, ale i k celkovému zvyšování biodiverzity.

V praxi se ponechávání potěžebních zbytků na místech soustředěné péče zatím příliš nevyužívá, pouze na minimální ploše trvale obhospodařovaných lesů. Je to hlavně způsobeno celkem vysokými cenami dříví na trhu a nenahraditelností tohoto materiálu jako takového, kdy se stále vyplácí mrtvé dřevo z porostů vyvážet a prodávat. Využívání ponechané dřevní hmoty v lesních porostech je spíše v zárodku v podobě výzkumů a experimentování hlavně ve zvláště chráněných územích jako je například Národní park Šumava.

Tento výzkum a měření jeho dat by mělo v příštích letech pokračovat. Pokud to přírodní podmínky dovolí, tak pro přesnější výsledky uchycování, odrůstání a mortality obnovy smrku ztepilého doporučuji založit další trvalé výzkumné plochy, a sice ve větší amplitudě nadmořských výšek a na různých svahových expozicích. Také tyto plochy zakládat ve stejném území, minimálně tedy ve stejné přírodní lesní oblasti, kde by byly přírodní podmínky více podobné.

9 Literatura

9.1 Odborné publikace

BAČE, Radek, JANDA, Pavel a SVOBODA, Miroslav, 2007. *Vliv horizontálního korunového zápoje na zmlazení dřevin ve smrkovém horském lese v 1. zóně Trojmezna, NP Šumava Influence of canopy closure on regeneration of tree species in the mountain spruce forest, Trojmezna region, Šumava NP.*

BAČE, Radek, JANDA, Pavel a SVOBODA, Miroslav, 2009. *Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezne Effect of microsite and upper tree layer on natural regeneration in the mountain spruce forest stand Trojmezna (Šumava National Park).*

BAČE, Radek, SVOBODA, Miroslav, JANDA, Pavel, MORRISSEY, Robert C., WILD, Jan, CLEAR, Jennifer L., ČADA, Vojtěch, DONATO, Daniel C. a CHEN, Han Y.H., 2015. Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *PLoS ONE*. 30 září 2015. Vol. 10, no. 9. DOI 10.1371/journal.pone.0139214.

BAČE, Radek, SVOBODA, Miroslav, POUŠKA, Václav, JANDA, Pavel a ČERVENKA, Jaroslav, 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management*. 15 únor 2012. Vol. 266, pp. 254–262. DOI 10.1016/j.foreco.2011.11.025.

ČADA, Vojtěch, MORRISSEY, Robert C., MICHALOVÁ, Zuzana, BAČE, Radek, JANDA, Pavel a SVOBODA, Miroslav, 2016. Frequent severe natural disturbances and non-equilibrium landscape dynamics shaped the mountain spruce forest in central Europe. *Forest Ecology and Management*. 1 březen 2016. Vol. 363, pp. 169–178. DOI 10.1016/j.foreco.2015.12.023.

DIACI, Jurij, ROZMAN, Jurij a ROZMAN, Andrej, 2020. Regeneration gap and microsite niche partitioning in a high alpine forest: Are Norway spruce seedlings more drought-tolerant than beech seedlings? *Forest Ecology and Management*. 1 leden 2020. Vol. 455. DOI 10.1016/j.foreco.2019.117688.

GELNAROVÁ, Tereza, BAČE, Radek, ČERVENKA, Jaroslav, POUŠKA, Václav a SVOBODA, Miroslav, 2022. *Vývoj Trojmezenského pralesa 13 let po kůrovcové gradaci-zůstává prales pralesem? Primary spruce forest development 13 years after bark beetle outbreak-can old-growth forest complexity be preserved?*

- GRIFFITHS, Patrick, KUEMMERLE, Tobias, BAUMANN, Matthias, RADELOFF, Volker C., ABRUDAN, Ioan V., LIESKOVSKY, Juraj, MUNTEANU, Catalina, OSTAPOWICZ, Katarzyna a HOSTERT, Patrick, 2014. Forest disturbances, forest recovery, and changes in forest types across the carpathian ecoregion from 1985 to 2010 based on landsat image composites. *Remote Sensing of Environment*. 2014. Vol. 151, pp. 72–88. DOI 10.1016/j.rse.2013.04.022.
- HOLEKSA, Jan, SANIGA, Milan, SZWAGRZYK, Jerzy, DZIEDZIC, Tomasz, FERENC, Stanisław a WODKA, Maciej, 2007. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research*. duben 2007. Vol. 126, no. 2, pp. 303–313. DOI 10.1007/s10342-006-0149-z.
- HOLEKSA, Jan, ŻYWIEC, Magdalena, BOGDZIEWICZ, Michał, KUREK, Przemysław, MILNE-ROSTKOWSKA, Fiona, PIECHNIK, Łukasz a SEGET, Barbara, 2021. Microsite-specific 25-year mortality of Norway spruce saplings. *Forest Ecology and Management*. 15 říjen 2021. Vol. 498. DOI 10.1016/j.foreco.2021.119572.
- JANDA, Pavel, TROTSIUK, Volodymyr, MIKOLÁŠ, Martin, BAČE, Radek, NAGEL, Thomas A., SEIDL, Rupert, SEEDRE, Meelis, MORRISSEY, Robert C., KUCBEL, Stanislav, JALOVIAK, Peter, JASÍK, Marián, VYSOKÝ, Juraj, ŠAMONIL, Pavel, ČADA, Vojtěch, MRHALOVÁ, Hana, LÁBUSOVÁ, Jana, NOVÁKOVÁ, Markéta H., RYDVAL, Miloš, MATĚJŮ, Lenka a SVOBODA, Miroslav, 2017. The historical disturbance regime of mountain Norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*. 15 březen 2017. Vol. 388, pp. 67–78. DOI 10.1016/j.foreco.2016.08.014.
- MUND, M, KUMMETZ, E, HEIN, M, BAUER, G A a SCHULZE, E.-D, 2002. *Growth and carbon stocks of a spruce forest chronosequence in central Europe*.
- POLENO, Zdeněk, VACEK, Stanislav, PODRÁZSKÝ, Vilém, REMEŠ, Jiří, MIKESKA, Miroslav, KOBLIHA, Jaroslav, a BÍLEK, Lukáš a. *Pěstování lesů I.: Ekologické základy pěstování lesů*. Vyd. 1. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 2007. ISBN 978-80-87154-07-6.
- POLENO, Zdeněk, VACEK, Stanislav, PODRÁZSKÝ, Vilém, REMEŠ, Jiří, MIKESKA, Miroslav, KOBLIHA, Jaroslav, a BÍLEK, Lukáš b. *Pěstování lesů II.: Teoretická východiska pěstování lesů*. Vyd. 1. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 2007. ISBN 978-80-87154-09-0.

POLENO, Zdeněk, VACEK, Stanislav, PODRÁZSKÝ, Vilém, REMEŠ, Jiří, ŠTEFANČÍK, Igor, MIKESKA, Miroslav, KOBLIHA, Jaroslav, KUPKA, Ivo, MALÍK, Václav, TURČÁNY, Marek, DVOŘÁK, Jiří, ZATLOUKAL, Vladimír, BÍLEK, Lukáš, BALÁŠ, Martin, a SIMON, Jaroslav. *Pěstování lesů III.: Praktické postupy pěstování lesů*. Vyd. 1. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 2009. ISBN 978-80-87154-34-2.

ROZMAN, Andrej, DIACI, Jurij, KRESE, Anze, FIDEJ, Gal a ROZENBERGAR, Dusan, 2015. Forest regeneration dynamics following bark beetle outbreak in Norway spruce stands: Influence of meso-relief, forest edge distance and deer browsing. *Forest Ecology and Management*. 1 říjen 2015. Vol. 353, pp. 196–207. DOI 10.1016/j.foreco.2015.04.028.

VACEK, Stanislav, FRANTIŠEK, Krejčí, MATĚJKA, Karel, PODRÁZSKÝ, Vilém, REMEŠ, Jiří, ULBRICHOVÁ, Iva, ZATLOUKAL, Vladimír, SIMON, Jaroslav, MINX, Tomáš, JANKOVSKÝ, Libor, TURČÁNY, Marek, LEPŠOVÁ, Anna, STARÝ, Josef, VIEWEGH, Jiří, BEDNAŘÍK, Jan, MALÍK, Karel, BÍLEK, Lukáš, ŠTÍCHA, Václav, SEMELOVÁ, Věra, VOKOUN, Jiří, MIKESKA, Miroslav, PRAUSOVÁ, Romana, EŠNEROVÁ, Jana, MÁNEK, Jiří, KUČERA, Aleš, VOJTĚCH, Oldřich, JAKUŠ, Rastislav, KOZEL, Jan, MALÍK, Václav, VOJTÍŠEK, Radek a BALÁŠ, Martin. *Lesní ekosystémy v Národním parku Šumava*. Vyd. 2. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce, 2009. ISBN 978-80-87154-68-7.

ZENÁHLÍKOVÁ, Jitka, SVOBODA, Miroslav a WILD, Jan, 2011. *Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava* *The state and development of natural regeneration before and one year after a dieback in the tree layer of a mountain spruce forest in the Trojmezí area of the Šumava National Park*.

ZENÁHLÍKOVÁ, Jitka. *Přirozený vývoj horských lesů po rozsáhlých disturbancích*. Praha, 2012. Disertační práce. Česká zemědělská univerzita v Praze. Fakulta lesnická a dřevařská. Katedra pěstování lesů. Školitel Miroslav Svoboda.

ZEPPENFELD, Thorsten, SVOBODA, Miroslav, DEROSE, Robert J., HEURICH, Marco, MÜLLER, Jörg, ČÍŽKOVÁ, Pavla, STARÝ, Martin, BAČE, Radek a DONATO, Daniel C., 2015. Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: Neighbourhood effects lead to self-replacement. *Journal of Applied Ecology*. 1 říjen 2015. Vol. 52, no. 5, pp. 1402–1411. DOI 10.1111/1365-2664.12504.

9.2 Internetové zdroje

ANTstudio. Přírodní poměry. npsumava.cz [online]. ©2008-2023 [cit. 2023-04-05]. Dostupné z: <https://www.npsumava.cz/priroda/prirodni-pomery>

DFMG. Příroda. ceskovdatech.cz [online]. ©2023 [cit. 2023-04-05]. Dostupné z: <https://www.ceskovdatech.cz/tag/138-priroda>

Hotelove. hotelove.cz [online]. ©2018-2020 [cit. 2023-04-05]. Dostupné z: <https://hotelove.cz/slepa-mapa-cr/>

Ing. Iva Ulbrichová, Ph.D.. Ekologie lesa. r.fld.czu.cz [online]. ©2010 [cit. 2023-04-05]. Dostupné z: http://r.fld.czu.cz/vyzkum/nauka_o_lp/ekologie/ekosystemy.html#uvod

Ing. Karel Matějka, CSc.. infodatasys.cz [online]. ©2003 [cit. 2023-04-05]. Dostupné z: <https://www.infodatasys.cz>

Masarykova univerzita. is.muni.cz [online]. ©2018 [cit. 2023-04-05]. Dostupné z: https://is.muni.cz/el/sci/podzim2018/ZD131/um/2_prednaska_Prez_Antrop_geom_018_b_Ph_D.pdf

Příroda [online časopis]. ©2004-2023 [cit. 2023-04-05]. Dostupné z: <https://www.priroda.cz/>. ISSN 1801-2787

SVOBODA, Miroslav. Význam tlejícího dřeva v lese na příkladu horské smrčiny. Lesnická práce [online]. 2005, roč. 84, č. 5/05 [cit. 2023-04-05]. Dostupné z: <https://www.lesprace.cz/casopis-lesnicka-prace-archiv/rocnik-84-2005/lesnicka-prace-c-5-05/vyznam-tlejiciho-dreva-v-lese-na-prikladu-horske-smrciny>

WordPress. Les jako ekosystém. rumex.mendelu.cz [online]. ©2023 [cit. 2023-04-05]. Dostupné z: https://rumex.mendelu.cz/oryx/les_jako_ekosystem/index.php/les-jako-ekosystem/vyvoj-prirodniholesea/