

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Analýza dlouhodobé růstové dynamiky horských smrkových (*Picea abies*)
porostů na gradientu nadmořské výšky v Nízkých Tatrách**

Bakalářská práce

Tereza Myšková

Vedoucí práce: Mgr. Jiří Doležal Ph.D. (PřF JU)

Specialista: Mgr. Jan Altman (PřF JU)

České Budějovice 2013

Myšková T. (2013): Analýza dlouhodobé růstové dynamiky horských smrkových (*Picea abies*) porostů na gradientu nadmořské výšky v Nízkých Tatrách [Analysis of long-term growth dynamics in mountain spruce (*Picea abies*) forest along altitudinal gradient in Nízké Tatry, Slovakia].

Anotace:

Tato práce představuje grantovou žádost na projekt zabývající se analýzou dlouhodobé růstové dynamiky horských smrkových (*Picea abies*) porostů na gradientu nadmořské výšky v Nízkých Tatrách. Cílem projektu je ověřit a prohloubit stávající znalosti o růstové dynamice horských smrkových (*Picea abies*) porostů a na základě zjištěných podkladů navrhnout vhodný management území.

Annotation:

The thesis presents a grant application for a project dealing with analysis of long-term growth dynamics in mountain spruce (*Picea abies*) forest along altitudinal gradient in Nízké Tatry. The aim is to verify and deepen current knowledge of growth dynamic mountain spruce (*Picea abies*) forest and suggest suitable protection management based on the information obtained.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., v platném znění, souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 26. 4. 2013

.....

Jméno

Shrnutí projektu

Horské smrčiny patří mezi unikátní ekosystémy ve střední Evropě, které citlivě reagují na veškeré změny podmínek v jejich životním prostředí. Přestože se horským smrčinám věnuje v posledních letech velká pozornost, zůstává zde mnoho otázek, na které nemáme odpověď. Jednou takovou otázkou je, jak jsou horské smrčiny ovlivněny změnami klimatu v posledních letech.

Klimatické faktory jsou v mnoha ohledech pro horské smrčiny limitující, proto lze očekávat, že jejich změny budou mít pro horské smrčiny bezpodmínečný dopad. Především jsou očekávány změny v růstové dynamice horských smrčin. Předpokladem je, že kvůli zvýšení teplot ve vegetační sezóně v posledních desetiletích se bude měnit radiální přírůst jednotlivých smrků a zároveň se bude posouvat jejich areál do vyšších poloh.

Cílem projektu je prohloubit a rozšířit znalosti o problematice vlivu klimatu na růstovou dynamiku horských smrčin, na jejichž základě bude navržen vhodný management pro dané území. Zvolení vhodného managementu a vytvoření kvalitního plánu péče napomůže zachování funkcí a stability lesních porostů, což se v minulosti příliš nedařilo.

Předchozí management zahrnoval asanační zásahy, jako je například odvoz mrtvého dřeva po větrných disturbancích, což vedlo k poškození ekosystému a narušení přirozené dynamiky horského smrkového lesa. Aby bylo možné předejít další degradaci ekosystému, bude pravděpodobně v projektu navržen bezzásahový management.

Poděkování:

Ráda bych poděkovala všem, kteří mi jakkoliv pomohli při psaní mé bakalářské práce. Především svým dvěma školitelům Mgr. Jiřímu Doležalovi, Ph.D. a Mgr. Honzovi Altmanovi za odborné vedení a za dodání a statistické zpracování dat.

Dále bych pak chtěla poděkovat Jitce, Vítkovi, Tomovi, Zdendovi a Bety za poskytnutí užitečných rad a za pomoc při zpracování formální stránky práce. V neposlední řadě bych pak chtěla poděkovat své rodině za veškerou podporu. Také bych také ráda poděkovala LAPE za poskytnutí útočiště při měření.

Obsah

1	Současný stav poznání	1
1.1.	Úvod.....	1
1.2.	Podmínky stanoviště.....	1
1.3.	Dynamika.....	5
1.4.	Disturbance.....	8
1.5.	Vývoj lesa.....	11
1.6.	Kompetice.....	14
1.7.	Struktura lesních ekosystémů v závislosti na gradientu nadmořské výšky	15
1.8.	Reakce letokruhů.....	18
2	Cíle projektu	20
3	Hypotézy	20
4	Návrh realizace projektu	20
4.1.	Popis zájmového území.....	20
4.2.	Metodika práce v terénu.....	22
4.3.	Metodika práce v laboratoři.....	23
5	Časový harmonogram	24
6	Finanční rozvaha	24
7	Předběžné výsledky	25
8	Návrh managementu	32
9	Závěr	33
10	Seznam použité literatury	35

1 Současný stav poznání

1.1. Úvod

Lesy jsou fyziognomicky jedny z nejvýraznějších rostlinných společenstev. Lze je popsat jako, biologická společenstva, v nichž dominují stromy a jiná dřevinná vegetace (Spurr & Barness 1973). Lesy pokrývají téměř 31% zemského povrchu, čímž se řadí mezi plošně nejrozšířenější terestrické ekosystémy (Plesník & Pelc 2011). Ve střední Evropě se můžeme setkat s několika typy lesa, v horských polohách ovšem převládají smrčiny (Krauchi 2000, EEA 2006).

Horské smrčiny jsou ovlivňovány abiotickými a biotickými podmínkami prostředí, které určují jejich charakter a částečně také jejich dynamiku (Spurr & Barness 1973, Kimmins 1987). Dynamika lesa ovšem není ovlivněna pouze podmínkami stanoviště, svou významnou roli zde hrají také disturbance a kompetice (Spurr & Barness 1973, Sousa 1984, Pickett & White 1985). Disturbance narušují horské smrkové porosty a vytváří tak prostor pro přirozenou obnovu lesa, která je nezbytná pro jeho trvalou existenci. V průběhu obnovy a dalšího vývoje horských smrčin se výrazně uplatňuje kompetice (Spurr & Barness 1973). Kompetice určuje především strukturu a kompozici horských smrčin. Na vytváření struktury se samozřejmě podílí více faktorů, mezi nimiž jsou nejvýznamější disturbance a podmínky prostředí. Podmínky stanoviště, disturbance, kompetice, struktura lesa a dynamika lesa budou popsány v následujících kapitolách

1.2. Podmínky stanoviště

Jak už bylo výše zmíněno, charakter horských smrčin je odrazem abiotických a biotických podmínek, které jsou navzájem silně provázány (Spurr & Barness 1973, Kimmins 1987). Biotické podmínky zahrnují živočišná a rostlinná společenstva. Abiotické podmínky jsou pak souhrnem: (i) geomorfologických faktorů, (ii) půdních faktorů a (iii) klimatických faktorů – sluneční záření, teplota vzduchu, vertikální a horizontální srážky, povětrnostní podmínky (Spurr & Barness 1973, Demek 1999).

1.2.1. Geomorfologické faktory

Georeliéf tvoří stabilní základ ekosystému. Lze ho charakterizovat nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou a délkou. Právě prostorové rozdělení nadmořských výšek určuje členitost georeliéfu, sklon svahů a jejich orientaci (Demek 1999). Povaha georeliéfu má vliv především na přerozdělování srážek, slunečního záření, čímž ovlivňuje vlhkost půdy, a také ovlivňuje povětrnostní podmínky, kterými částečně ovlivňuje mocnost půdy (Spurr & Barness 1973, Slavíková 1986, Körner 1999). V rámci prostorového rozdělení georeliéfu vznikají ekologické gradienty, z nichž asi nejvýraznější je gradient nadmořské výšky (Spurr & Barness 1973, Harmon et al. 1983, Körner 1999). S vyšší nadmořskou výškou výrazně ubývá pevniny (Lepš & Kindlmann 1987), která je navíc vlivem geologických a geomorfologických činitelů silně fragmentovaná (Lepš & Kindlmann 1987, Körner 1999). Také se mění půdní a klimatické faktory, jak bude popsáno níže.

1.2.2. Půdní faktory

Půdy mají rozhodující vliv na stabilitu lesních porostů (Spurr & Barness 1973, Podrázský 1999). Poskytují prostředí pro mechanickou podporu kořenů lesní vegetace (Spurr & Barness 1973, Frelich 2002) a určují hloubku zakořenění stromů. Mocnost půd je ovlivněna typem georeliéfu (Slavíková 1986, Spurr & Barness 1973). Vysoké konvexní povrchy (například pohoří) jsou více vystavovány silným větrům a tím i vyšší erozi. Naopak konkávní povrchy větru vystaveny nejsou a mají spíše tendenci k hromadění půdy. Roli hraje také orientace svahu. Ve střední Evropě pohlcují svahy s jižní orientací více slunečního záření a v letních obdobích zde dochází často k přehřívání a vysychání povrchu. Naopak severně orientované svahy s nižším příjmem slunečního záření jsou obvykle chladnější (platí pouze pro severní polokouli) (Spurr & Barness 1973, Slavíková 1986), s příznivějším vodním režimem pro dekompoziční pochody a humifikaci. Z tohoto důvodu bývají půdy na severních svazích hlubší (Slavíková 1986).

Půdy zároveň slouží jako zdroj vody pro transpiraci rostlin a také jako zdroj živin (Spurr & Barness 1973, Godron & Forman 1983). Schopnost půdy zadržet vodu a živiny hraje důležitou roli v celkovém živinovém a vodním cyklu (Slavíková 1986, Spurr & Barness 1973). Pokud je vstup živin a vody do ekosystému menší než jejich výstup, klesá obsah vody

a živin v půdě, dochází k degradaci půdy a následně celého ekosystému (Spurr & Barness 1973, Godron & Forman 1983, Podrázský 1999).

1.2.3. Klima

Klima je řídicím faktorem většiny terestrických procesů a organismů (Godron & Forman 1983). Řídí distribuci rostlin ve všech prostorových měřítcích. (Spurr & Barness 1973, Godron & Forman 1983, Yoshino 1975). Jeho význam jako determinanty rozložení vegetace úzce souvisí s časovou linií a konkrétním místem. V daném regionu v čase může mít klima relativně krátkodobě menší význam než například půdní faktory a historie území. V dlouhodobém měřítku je však vliv klimatu vždy převažující (Spurr & Barness 1973). Příkladem dlouhodobého působení klimatu je rozmístění biomů na Zemi (Godron & Forman 1983, Prach et al. 2009).

Klima lze popsat jako soubor klimatických podmínek, z nichž nejvýznamnější je sluneční záření, které způsobuje vertikální a horizontální pohyby atmosféry, a tím částečně ovládá ostatní klimatické faktory zejména teplotu a srážky (Spurr & Barness 1973, Godron & Forman 1983).

1.2.3.1. Sluneční záření

Sluneční záření v interakci s atmosférou hraje klíčovou roli při tvorbě klimatu a tím i rozložení vegetace na zemském povrchu (Spurr & Barness 1973, Godron & Forman 1983). Množství dopadajícího slunečního záření je ovlivněno několika faktory: (i) zeměpisná šířka a expozice svahu - jižně orientované svahy ve středních a vyšších zeměpisných šířkách severní polokoule zachytí více slunečního záření než svahy orientované k jiné světové straně (Körner 2007), (ii) denní a roční doba a (iii) nadmořská výška – dávka slunečního záření se zvýší v důsledku poklesu hustoty vzduchu a tím menšímu rozptylu slunečních paprsků a (iv) oblačnost a mlha – dávka slunečního záření se sníží v důsledku velkého rozptylu světla po narázu na pevné a kapalné částice v atmosféře (Spurr & Barness 1973, Körner 2007). Zachycení slunečního záření povrchem závisí především na charakteru povrchu území a vegetačním krytu (Spurr & Barness 1973, Yoshino 1975, Körner 1999) a na jejich albedu (Spurr & Barness 1973). Sluneční záření představuje energetický zdroj většiny procesů v ekosystému a je nezbytné pro průběh fotosyntézy (Spurr & Barness 1973, Slavíková 1986),

tudíž je světlo zdrojem, o který probíhá největší kompetice nadzemních částí rostlin (Gurevitch et al. 2006).

1.2.3.2. Teplota

Sluneční záření je zdrojem tepla a zároveň řídicím faktorem teplotního režimu v blízkosti země (Spurr & Barness 1973). Teplota je modifikována tvary a charakterem reliéfu (snižuje se se vzrůstající nadmořskou výškou) a zároveň je také částečně ovlivňována vegetačním krytem (Spurr & Barness 1973, Yoshino 1975, Körner 1999).

Pro rostliny má teplota zásadní význam jako řídicí faktor intenzity základních životních reakcí a projevů. Mezi tyto projevy můžeme zařadit transpiraci, asimilaci, respiraci a příjem vody a živin z půdy (Spurr & Barness 1973, Podrázský 1999). Se zvyšující se teplotou se při dostatku vody zvyšuje aktivita a růst rostlin a také naopak. Nicméně je třeba brát v úvahu optimální teplotu, která se liší v rámci jednotlivých fyziologických procesů druh od druhu (Spurr & Barness 1973, Slavíková 1999). Teplotní optimum smrků se v horkých polohách pohybuje kolem 1400 m n. m. a s rostoucí nadmořskou výškou se nízká teplota stává více limitující (Doležal & Šrůtek 2002). Limitace smrku teplotou ve vyšších nadmořských výškách je příčinou snížení výšky jednotlivých stromů, a tím celého porostu (Svoboda 2005). Zároveň je teplota jedním z faktorů ovlivňující horní hranici lesa (Körner & Paulsen 2004). Naopak v nižších polohách je limitující vyšší teplota, a to zejména ve vegetační sezonně, kdy vysoké teploty a nedostatek vody mohou způsobit přisušky (Makinen et al. 2003).

1.2.3.3. Vlhkost a srážky

Voda je nezbytnou součástí všech typů ekosystémů. Je základní podmínkou růstu a vývoje vegetace a jsou na ní závislé téměř všechny metabolické procesy. Vlhkost a srážky jsou limitujícím faktorem spíše v nižších polohách než horských oblastech, což je způsobeno jednak vyšším množstvím srážek ve vyšších polohách (Körner 1999), jednak vyššími teplotami v nížinách. Vyšší teploty v nižších polohách, zvláště v vegetačním období, způsobují vyšší evapotranspiraci, čímž může dojít k nedostatku vody (Makinen et al. 2003).

Voda vstupuje do ekosystému obvykle v podobě vodní páry a atmosférických srážek (Schweingruber 1996, Körner 1999). Množství a rozložení vody, která vstupuje do ekosystému, je ovlivněno meteorologickými podmínkami, ročním obdobím, tvarem georeliéfu a nadmořskou výškou (Spurr & Barness 1973). Množství vody, které je ve výsledku dostupné rostlinám, je dále limitováno fyzikálními a chemickými vlastnostmi půdy a strukturou vegetace (Schweingruber 1996, Körner 1999).

1.3 Dynamika

Lesní ekosystémy nejsou v prostoru a čase neměnné (Kimmins 1987, Frelich & Reich 1999). Neustále podléhají cyklu vývoje a narušování (Forman & Godron 1993). Cyklické procesy růstu, rozpadu a obnovy způsobují, že je lesní ekosystém dynamický, i když pouze v lokálním měřítku. Ve většině systémů ovšem přispívá k dynamice spíše než jen individuální růst mnohem více faktorů (White & Pickett 1985). Tyto faktory můžeme rozdělit na (i) vnitřní – vývoj (White & Pickett 1985), kompetice a genetická variabilita a (ii) vnější – klima, stanovištní podmínky a disturbance (Kimmins 1987, Janda et al. 2010). Dynamika lesních ekosystémů je tedy souhrn vnitřních a vnějších procesů, které tvoří ekosystém a působí na něj po celou dobu jeho existence (Frelich & Reich 1999, Fuhrer 2000, Janda et al. 2010).

Řídící silou dynamiky horských smrčín jsou disturbance neboli narušení (White & Pickett 1985), která způsobují vychýlení ekosystému z dynamické rovnováhy (Forman a Godron 1993, Lipský 1999). Dynamická rovnováha představuje stav vyrovnaných kolísání ekologických charakteristik kolem stále se měnících podmínek v ekosystému, která se neustále vyvíjí v čase určitým směrem (Míchal et al. 1992, Forman & Godron 1993). Lesní ekosystémy na vychýlení způsobeným disturbancí mohou reagovat několika různými způsoby. Zde jsou některé charakteristiky popisující reakci ekosystému: (i) rezistence – odolnost, (ii) resilience – elasticnost a (iii) persistence – trvalost (Míchal et al. 1992, Forman & Godron 1993, Demek 1999, Lipský 1999, Fuhrer 2000).

- (i) Rezistence je schopnost ekosystému odolávat narušení vnějšími faktory (Míchal et al. 1992, Forman & Godron 1993, Demek 1999, Lipský 1999, Fuhrer 2000) až po určitou hranici. Při překročení této hranice se ekosystém rychle hroutí a rozpadá (Míchal et al. 1992, Forman & Godron 1993).

- (ii) Resilience je schopnost ekosystému vrátit se do původního stavu (Lipský 1999, Fuhrer 2000), a to včetně procesů, interakcí a funkcí systému (Holling 1973). Holling (1973) definoval resilienci jako množství disturbancí, které může systém absorbovat, aniž by se posunul do jiného stavu.
- (iii) Persistence vyjadřuje dobu, ve které se zachová určitá charakteristika ekosystému (Forman & Godron 1993, Demek 1999), respektive je to časový úsek, který trvá, než se stávající ekosystém změní v jiný (Fuhrer 2000).

Na výchylky způsobené vnitřními faktory reagují lesní ekosystémy: (i) cyklicky – ekologický systém kolísá sám od sebe ve významných pravidelných cyklech a (ii) konstantně – ekologický systém sám od sebe nekolísá nebo jen v zanedbatelném rozsahu (Míchal et al. 1992, Forman & Godron 1993, Lipský 1999)

Reakce ekosystému a jeho další vývoj po narušení se odvíjí od velikosti vychýlení a vývojového stadia ekosystému, jak je naznačeno v tabulkách II a III (Míchal et al. 1992).

Tab. I Reakce ekosystému podle velikosti výchylky (převzato od Míchala et al. 1992)

Velikost výchylky ekologické stability	Faktor způsobující vychýlení	
	vnitřní	vnější
malá	konstantnost	rezistence
velká	cykličnost	resilience

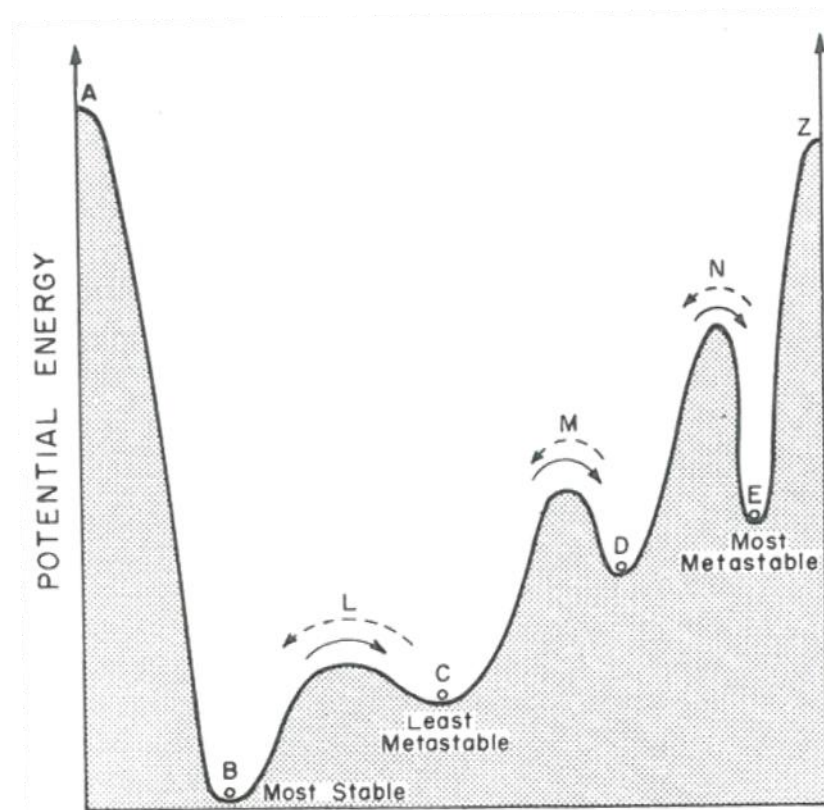
Tab. II Reakce ekosystému podle vývojového stadia (převzato od Míchala et al. 1992)

Vývojové stádium ekosystému	relativní velikost	
	rezistence	resilience
mladé	nízká	nízká
střední	střední	vysoká
vyspělé, zralé	vysoká - maximální	nízká

Schopnosti lesního ekosystému vrátit se do dynamické rovnováhy vlastními spontánními mechanismy se souhrnně nazývají ekologická stabilita lesa (Míchal et al. 1992). Podle práce Fuhrer 2000 je ekologická stabilita kontrolována samoregulačními pochody ekosystémů, které si můžeme představit např. jako sukcese, interakce mezi organismy, nebo toky energií a materiálů v ekosystému (Lipský 1999). Protikladem stability je ekologická

labilita (nestabilita) čili neschopnost vyrovnat se s narušením vlastními spontánními mechanismy (Forman & Godron 1993, Lipský 1999).

Zda je lesní ekosystém stabilní nebo nestabilní, závisí na četnosti a intenzitě rušivých elementů na jedné straně a účinnosti a přesnosti samoregulačních pochodů na straně druhé (Holling 1973, Sprugel 1991). Za stabilní lesní ekosystémy jsou považovány ty, které se dokáží vyrovnat s mírnými fluktuacemi způsobenými disturbancemi, ale nejsou narušovány silnými epizodickými událostmi (Fuhrer 2000). Naopak nestabilní lesy se zhroutí už při malém výkyvu z dynamické rovnováhy (Forman & Godron 1993). V lesních ekologických systémech nelze mluvit o absolutní stabilitě, jedná se spíše o metastabilitu, kdy nestabilita ustupuje stabilitě a stabilita je vždy pomíjivá (Forman & Godron 1993). Stabilitu a metastabilitu vyjádřili fyzikálním modelem „ruských“ kopců (obr. 1) Godron & Forman 1983.



Obr. 1: „Ruské kopce“ – model stability a metastability fyzikálního systému. Nejstabilnější pozice kuličky je v bodu B – kulička nemá kam klesat. Body C, D, E pak představují metastabilní polohy kuličky, kdy bod C je nejméně metastabilní z těchto tří bodů – je zapotřebí nejméně energie k přehoupnutí kuličky do jiného bodu. Pokud by byla kulička v bodech L, M, N byla by v nestabilní rovnováze (převzato od Godron & Forman 1983).

Fyzikální model „ruských kopců“ je schopen přiblížit podstatu metastability a stability systémů. Nicméně je to velmi zjednodušený model, který nezahrnuje veškeré ekologické charakteristiky pro pochopení vývojových a disturbančních změn lesním ekosystémů (Forman & Godron 1993).

1.4. Disturbance

Jak už bylo výše zmíněno, disturbance jsou řídicí silou dynamiky ekosystémů (Spurr & Barnes 1973, White & Pickett 1985). Podle obecné definice disturbance způsobují náhlou změnu v chování a vlastnostech ekosystému

White & Jentsch 2001 charakterizovali disturbance jako všudypřítomné, nevyhnutelné a přirozené události, ovlivňující organismy na všech úrovních. Povaha lesních disturbancí je určena několika charakteristikami, a to především intenzitou, silou a rozsahem disturbance (White & Pickett 1985, Frelich 2002). Rozlišení těchto tří charakteristik disturbancí je klíčové pro pochopení jejich působení na ekosystém, protože ne vždy se tyto veličiny rovnají. Zatímco intenzita disturbance vyjadřuje množství uvolněné energie v průběhu narušení, síla vypovídá o míře mortality organismů v narušené oblasti. Na základě síly lze rozdělit disturbance na:

- (i) lehké – mortalita je nízká a zasahuje pouze malé kousky lesního podrostu a/nebo zápoje (např. vznik gapů při poryvech větru).
- (ii) střední – mortalita postihuje většinu podrostu nebo korunového zápoje.
- (iii) těžké – mortalita zasáhne veškerý podrost i zápoj (Frelich 2002).

Další charakteristikou disturbance je její původ. Disturbance mohou přicházet z vnitřního prostředí ekosystému, jako například kůrovcové kalamity nebo z vnějšího prostředí ekosystému, jako například větrné nebo antropogenní disturbance. Disturbance lze také charakterizovat z pohledu typu ovlivnění ekosystému. Podle typu ovlivnění můžeme rozdělit disturbance na:

- (j) disturbance měnící strukturu lesa – vítr, těžba
- (jj) disturbance měnící kompozici lesa – invazní rostliny
- (jjj) disturbance měnící dlouhodobé klima porostu – klimatické extrémny (Spurr & Barnes 1973)

Disturbance jsou zpravidla příčinou destrukce lesních ekosystémů nebo alespoň jejich částí, proto bývají často vnímány negativně. Nicméně odumírání starší generace nebo její části otevírá prostor pro přirozenou obnovu lesa, která je pro lesní horské ekosystémy nezbytná (Korpel 1991). Proto přírodní disturbance neohrožují existenci lesa (Kulakowski & Bebi 2004); naopak jsou jedním z řídicích faktorů obnovy lesních porostů (Spurr & Barnes 1973, Fischer et al. 2002, Zenáhlíková et al. 2011).

1.4.1. Disturbance v horských lesích střední Evropy

Vliv disturbancí byl na horské lesy ve střední Evropě donedávna opomíjen. Podle Splechtna et al. (2005) k tomu mohly vést tyto důvody: 1. Malá rozloha původních lesů, kde by bylo možné studovat efekt disturbancí na dynamiku lesa; 2. Velký význam přikládáný stanovišti a jeho vlivu na druhovou skladbu a vývoj lesa. Nicméně v posledních letech se disturbancím a jejich vlivu na dynamiku lesních společenstev věnuje stále více pozornosti (Fischer et al. 2002, Kulakowski & Bebi 2004, Bugmann 2005, Svoboda et al. 2010)

V minulosti se předpokládalo, že lesní porosty v horských oblastech se obnovují v rámci malého vývojového cyklu (viz níže). O disturbancích se pak uvažovalo jako o rušivých elementech oddalujících cestu ke klimaxovému stadiu (Jonášová 2008). Nicméně tato představa není podpořena některými z nedávných studií provedených např. Svobodou et al. 2012, jehož studie naznačuje, že současná struktura smrkových porostů je výsledkem rozsáhlých poruch jako jsou vichřice a v případě lesů s převahou smrku kůrovcová kalamita (Kulakowski & Bebi 2004), spolu s mezerami vytvořenými pády jednotlivých stromů. K obdobným závěrům došel také (Fischer et al. 2002, Splechtna et al. 2005, Janda et al. 2010).

1.4.1.1. Typy disturbancí ve střední Evropě

V horských smrčinách střední Evropy patří mezi nejčastější disturbance narušení větrem a kůrovcem (Fischer et al. 2002, Kulakowski & Bebi 2004, Splechtna et al. 2005, Svoboda et al. 2010, Zenáhlíková et al. 2011). Dokladem může být nedávný řetězec vichřic z let 1986, 1999, 2007 a 2008, které poškodily rozlehlé plochy horských smrčin, což vedlo k masivním kůrovcovým kalamitám (Svoboda et al. 2010).

Větrné disturbance hrají klíčovou roli ve vytváření struktury horských smrčin ve střední Evropě (Fischer et al. 2002, Splechtna et al. 2005). Jejich působení může být velmi variabilní. Vítr může působit jak na vertikální, tak na horizontální strukturu porostu (Spurr & Barnes 1973), což závisí na jeho intenzitě (intenzita a síla větrných disturbancí je silně

korelovaná) a rozsahu (Frelich 2002). Vertikálně ohrožují disturbance především korunové patro – mohou poškodit až 100% zápoje (White & Jentsch 2001), přičemž podrost narušen být nemusí (Spurr & Barness 1973). V horizontálním směru pak může vítr působit velkoplošně, maloplošně a v některých případech i selektivně (Spurr & Barness 1973, White & Pickett 1985). Při maloplošném a selektivním působení podléhají disturbancím především vzrostlé, přestárlé nebo již dříve poškozené stromy (Spurr & Barness 1973).

Celkový dopad větrných narušení na ekosystém je také ovlivněn nadmořskou výškou a topografií terénu (Körner 1999, Frelich 2002). Rychlost větru je obvykle vyšší: 1) v horních částech hřebenu pokud vítr přichází v pravém úhlu ke svahu, 2) ve střední části hřebenu pokud jde vítr v ostrém úhlu ke svahu a 3) v dolní části hřebenu pokud vítr vane rovnoměrně se svahem (Frelich 2002). Nicméně úplný „pattern“ poškození nemusí zcela odpovídat topografickým rysům oblasti, a to v případě, že vítr přichází ze všech stran (Frelich & Loimer 1991, Frelich 2002).

1.4.1.2. Kůrovec

Disturbance způsobené kůrovcem patří mezi nejvýznamnější typy narušení v lesích s převahou smrku (Seidling et al. 2012). Za normálních okolností je kůrovec přirozenou součástí smrkových porostů (Jonášová 2004) a působí jako selekční faktor přestárlých a oslabených jedinců. V případě přemnožení však může napadat i naprosto zdravé stromy (Seidling et al. 2012)

Působení kůrovce je ovlivňováno zejména abiotickými faktory, jako jsou teplota, srážky a vítr. Nejvýznamnějším faktorem ovlivňující životní cyklus kůrovce je teplota. Při neobvykle vhodných teplotních podmínkách může kůrovec ve vegetačním období vytvořit až tři generace a kvůli vyšším potravním nárokům poté napadá i porosty v dobrém zdravotním stavu. Vliv má i nedostatek srážek - způsobuje snížení turgoru stromu a tím i jeho vitality. Oslabený strom je pak náchylnější k napadení (Skuhravý 2002).

Mezi biotické faktory ovlivňující působení kůrovce patří hustota a věkové uspořádání porostu, zdravotní stav porostu a v neposlední řadě stav kůrovcové populace (Skuhravý 2002).

1.4.1.3. Interakce mezi disturbancemi

Ekosystémy jsou v průběhu času ovlivňovány řadou disturbancí a každá předcházející disturbance ovlivňuje disturbance následující (White & Jentsch 2001), jak můžeme vidět na následujícím příkladu.

Větrné disturbance na území střední Evropy jsou často doprovázené přemnožením kůrovce (Svoboda et al. 2010, Zenáhlíková et al. 2011), což je zapříčiněno několika faktory: 1) působením větru vzniká velké množství materiálu vhodného pro množení kůrovce (Janda et al. 2010, Seidling et al. 2012) oslabené a rozvolněné porosty jsou pro kůrovce snáze přístupné (Skuhřavý 2002). Ve výsledku mohou být porosty mnohem více náchylné k další disturbance (White & Jentsch 2001).

1.5. Vývoj lesa

Vývoj lesa je cyklický proces, provázený nesčíslnými, navzájem na sebe působícími změnami ve všech složkách ekosystému (Spurr & Barnes 1973). Po narušení lesního společenstva disturbance vždy následuje jeho obnova (Spurr & Barnes 1973, Míchal et al. 1992). Přirozená obnova lesních společenstev je nezbytným předpokladem trvalosti a dynamické vyváženosti lesních ekosystémů a zároveň je také základní charakteristikou ekologické stability (Holling 1973, Zenáhlíková et al. 2011). Její charakter je závislý na mnoha faktorech, z nichž nejpodstatnější jsou světelné a klimatické poměry – světlo a teplota jsou hlavními limitujícími faktory v horských smrčínách (Holeksa et al. 2007). Dalšími faktory jsou půdní poměry, rozsah semenné banky (Korplel 1991, Kozłowski 2002), povaha předcházející disturbance, kompetice a historie území.

1.5.1. Význam mrtvého dřeva pro přirozenou obnovu smrku

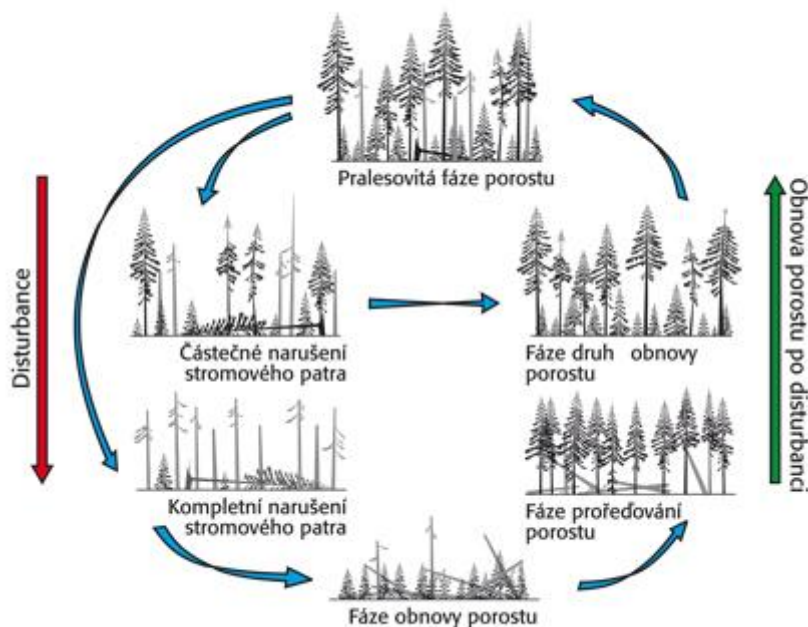
Pro přirozenou obnovu lesa hraje klíčovou roli přítomnost mrtvého a rozkládajícího se dřeva. Odumřelá dřevní hmota je zdrojem živin a vody, což vytváří vhodné podmínky pro uchycení a vyklíčení smrkových semenáčků (Kuuluvainen 2002). Význam přítomnosti mrtvého dřeva stoupá se vzrůstající nadmořskou výškou. Vorčák et al. 2006 uvádí, že podíl zmlazení smrku na mrtvém dřevě v nadmořské výšce do 1260 m n. m. tvoří 52 % z celkového zmlazení. Další 46 % se nachází na minerální půdě. Přestože plošný podíl mrtvého dřeva tvoří pouze 3,36 % povrchu. V nadmořské výšce nad 1460 m už tvoří zmlazení na mrtvém dřevě 86 % z celkového zmlazení.

Dalším významným faktorem pro přirozenou obnovu lesních společenstev je stupeň rozkladu mrtvého dřeva. Ze studie provedené (Svoboda & Pouska 2008) vyplývá, že semenáčky se mnohem častěji uchycují na dřevě v pozdním stádiu rozkladu. Proces rozpadu mrtvého dřeva v horských podmínkách střední Evropy trvá v závislosti na stanovištních podmínkách 60 - 100 let (Holeksa 2001, Zielonka 2006).

1.5.2. Vývojový cyklus lesa

Následnou sukcesi a vývoj lesních porostů lze zobrazit pomocí schémat (Svoboda 2007). Nejčastěji se využívá schéma velkého a malého vývojového cyklu. Velký vývojový cyklus nastává po velkoplošné disturbanci, kdy dochází k téměř naprostému rozpadu stromového patra a degradaci lesního biotopu (Podrázský 1999, Jonášová 2008). Na zasažené ploše se mění mikroklimatické a fyzikální podmínky. Zvyšuje se teplotní a radiační amplituda, dochází ke zvýšené mineralizaci a dočasně se zvedne dostupnost živin.

Této situace využijí kompetičně slabší, avšak vůči extrémním podmínkám odolnější světlomilné (tzv. pionýrské) dřeviny (Spurr & Barness 1973, Podrázský 1999, Kozłowski 2002, Jonášová 2008). Obsadí uvolněné niky a vytvoří tak vhodné podmínky pro kompetičně silnější stínomilné (tzv. klimaxové) dřeviny např. smrk. V závěrečném stádiu velkého vývojového cyklu dochází k dorůstání stínomilných dřevin a potlačení dřevin pionýrských. Výsledkem je fáze vrcholového lesa (klimax). Pokud nedojde k další velké disturbanci, les podléhá malému vývojovému cyklu (Spurr & Barness 1973, Podrázský 1999, Svoboda 2007, Jonášová 2008). Jedná se o obnovu a střídání generací jednotlivých stromů nebo jejich skupin v rámci vrcholového lesa (Podrázský 1999, Jonášová 2008). V průběhu malého vývojového cyklu se vytváří mozaika ploch s různě starými a odumřelými stromy, které se navzájem prolínají. Vzniká vývojově starý (z hlediska sekundární sukcese) pralesovitý porost (Svoboda 2007a). Druhová skladba lesa se obvykle už nemění (Podrázský 1999, Svoboda 2007). Vývojové cykly lesních ekosystémů s ohledem na variabilitu režimu disturbancí zobrazil Svoboda 2007a v Obr. 2.



Obr. 2: Schéma vývoje horského smrkového lesa v porostu, kde intenzita disturbancí z velké části dovolí vznik pralesovitého porostu. Díky nižší intenzitě disturbancí mohou v některých částech cyklu převažovat pralesovité porosty (převzato od Svobody 2007)

Podle Korpel' et al. 1991 se horské lesy vyvíjejí v rámci malého vývojového cyklu. Nicméně nedávné studie ze střední Evropy ukazují, že jsou spíš formovány relativně častými a rozsáhlými disturbancemi (Fischer et al. 2002, Kulakowski & Bebi 2004, Svoboda et al. 2012). Například Fischer et al. 2002 zjistili, že v některých částech horských smrčín (na ploše $>1 \text{ km}^2$) se objevuje uniformita rozdělení výčetních tloušťek a chybí odrostlá obnova, z čehož vyplývá, že horské smrčiny ve střední Evropě jsou ovlivňovány nejen maloplošnými, ale také velkoplošnými disturbancemi (Janda et al. 2010).

Obnovou se zabýval také Kozłowski (2002), který popisuje vývoj horských ekosystémů lesa pomocí dvou modelů: (i) přípravný model (facilitation model) a (ii) inhibiční model (inhibition model). Přípravný model je v rámci přípravy stanoviště pionýrskými dřevinami podobného charakteru jako velký vývojový cyklus, ale je v něm zahrnut tzv. „ostrovní efekt“, kdy se kolem malých skupin, již uchycených rostlin usídlují další rostliny. Inhibiční model je založen na postupném obsazování zdrojů, takže je postupně znemožňována invaze dalších rostlin a v závěrečné fázi vývoje jsou pionýrské dřeviny potlačeny (Kozłowski 2002).

1.6. Kompetice

Lesní společenstva jsou provázána četnými vztahy a procesy, mezi nimiž hraje kompetice významnou roli (Spurr & Barness 1973, Laštůvka 1986, Lambers et al. 1998, Gurevitch et al. 2006). Kompetice je určujícím faktorem pro strukturu a kompozici lesa (Lepš & Kindlmann 1987). Projevuje se ve všech růstových fázích porostu a je velmi častou příčinou odumírání jednotlivých stromů (Spurr & Barness 1973). Kompetice probíhá, pokud organismy se stejnými či podobnými nároky obývají jeden prostor, který neobsahuje dostatečný počet zdrojů pro všechny (Spurr & Barness 1973). Nedostatek zdrojů v důsledku kompetičního tlaku ovlivňuje početnost a kolísání společenstva, snížení biomasy a růstu jedinců a jejich schopnost přežít a rozmnožit se (Gurevitch et al. 2006).

Rostliny kompetují o vodu, živiny, světlo a prostor (Spurr & Barness 1973, Gurevitch et al. 2006). Kompetice o každý z těchto zdrojů probíhá na jiné prostorové úrovni (Spurr & Barness 1973) a pomocí odlišných mechanismů (Gurevitch et al. 2006). Kompetice o vodu a živiny probíhá pod zemí a podílejí se na ní především kořeny. Kompetice o světlo probíhá obvykle v listových částech rostlin a kompetice o prostor probíhá jak nad povrchem tak pod ním a podílejí se na ní téměř všechny části rostliny.

1.6.1. Faktory ovlivňující kompetici

Kompetice je ovlivňována mnoha faktory, mezi něž patří hustota porostu, velikost stromů a také abiotické faktory. Jedním z nejvýznamnějších faktorů ovlivňující kompetici je hustota porostu. V hustých porostech vzniká silnější kompetiční tlak na jednotlivé stromy, což vede k vyšší úmrtnosti v porostu. Intenzita kompetice je závislá na vzdálenosti stromů od sebe – se snižující se vzdáleností intenzita stoupá. Nejsilnější kompetiční tlak ne sebe tedy vyvíjejí rostliny v těsném sousedství. Stromy, které kompetičnímu tlaku podlehnou, jsou obvykle slabé nebo poškozené. Tento jev se nazývá proces samozředování a je to jedna ze schopností ekosystému udržet se v dynamické rovnováze. Výsledkem samozředování je existence několika velkých stromů, kteří dominují prostoru a potlačují ostatní jedince (Gurevitch et al. 2006).

Významnou roli při kompetici hraje také velikost stromů (Doležal et al. 2006, Gurevitch et al. 2006). Stromy s rozsáhlejším kořenovým systémem mohou přitáhnout více

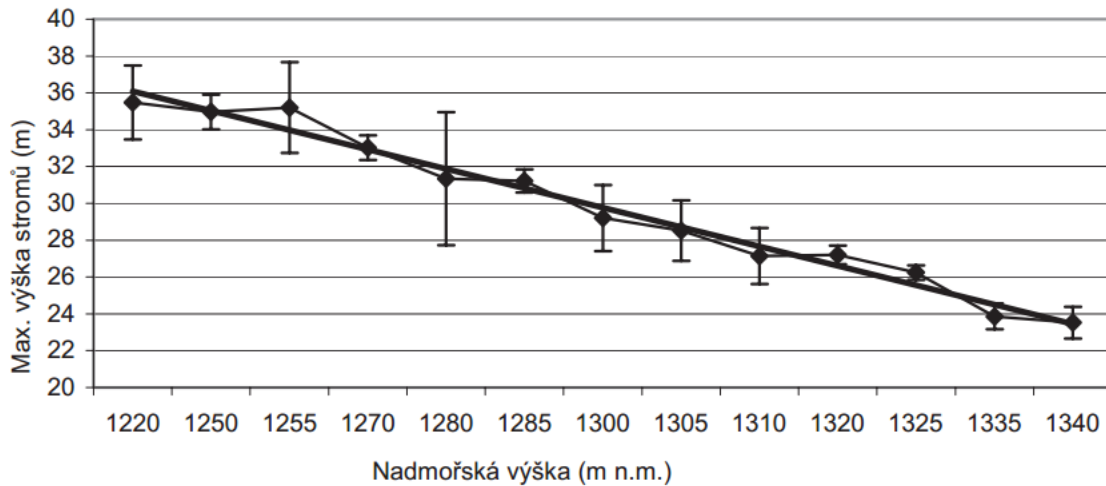
vody a živin z půdy a vyšší stromy mají snazší přístup ke světlu a zastíní nižší stromy v podrostu a (Gurevitch et al. 2006). Proto stromy neustále vyvíjejí úsilí na růst do výšky alespoň do úrovně hlavního korunového zápoje (Spurr & Barness 1973). Ovšem ne všechny stromy v přirozených porostech dosáhnou až do této výšky. Některé zůstanou v podrostu a pak záleží na jejich životní strategii, jestli přežijí nebo podlehnou kompetičnímu tlaku. Podle (Spurr & Barness 1973) lze rozdělit stromy podle strategie na stromy tolerantní a netolerantní. Tolerantní druhy např. smrk mají schopnost žít pod hustým lesním zápojem mnoho let a po uvolnění (například kvůli zásahu disturbance) prudce zvýšit svůj růst a využít tak vzniklý prostor. Naopak netolerantní druhy např. jeřáb si můžeme představit jako pionýrské druhy, které využívají své schopnosti rychlého obsazení a růstu v narušených nebo extrémně klimaticky nevhodných oblastech. Nicméně pod hustým zápojem dlouho nepřežijí a v porostu ve výsledku převládnu tolerantní druhy (Spurr & Barness 1973).

Na kompetici mají vliv také abiotické podmínky. Callaway 1999 zjistil, že čím extrémnější jsou podmínky v pásmu horní hranice souvislého lesa, tím má kompetice pro horské smrky menší význam.

1.7. Struktura lesních ekosystémů v závislosti na gradientu nadmořské výšky

Jak vyplývá z předchozích kapitol, struktura lesních ekosystémů je tvořena a upravována především klimatem, kompeticí, disturbancemi a následným vývojem porostu (Sousa 1984, Frelich 2002). V lesních porostech lze pozorovat strukturu vertikální a horizontální (Korpeľ et al. 1991).

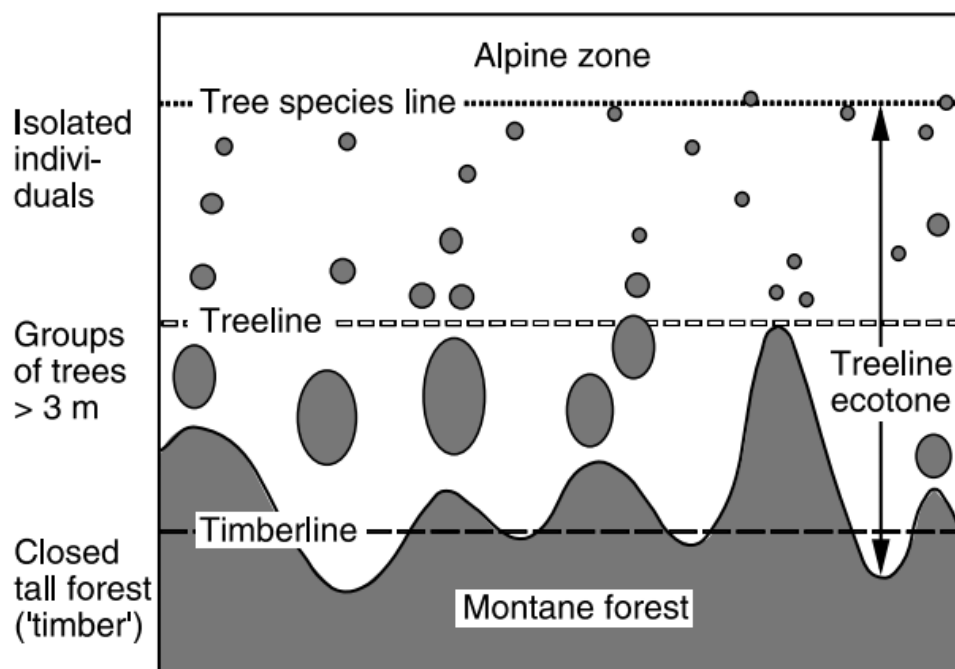
Změny vertikální struktury horských smrkových lesů se projevují především ve výškové variabilitě jednotlivých stromů (Holeksa et al. 2007). Výška stromu výrazně reaguje na ekologické podmínky prostředí, jako je například gradient nadmořské výšky. Vztahy mezi nadmořskou výškou a výškou stromu v horských smrčinách se zabývali např. Svoboda 2005, Holeksa et al. 2007, Svoboda & Pouska 2008, Merganic et al. 2011). Merganic et al. 2011 zjistili těsný vztah mezi nadmořskou výškou a maximální výškou stromu, kdy se potenciální výška smrků v daných podmínkách snížila z 35 m na 10 m ve výškovém rozmezí 330 metrů (ve výškách 1150 m n. m. – 1500 m n. m.). K obdobným zjištěním došel také (Svoboda 2005), jehož výsledky jsou zobrazeny v Obr. 3.



Obr. 3: Závislost průměrných hodnot maximální výšky stromů na nadmořské výšce ($R^2 = 0,8323; N=63; P<0,001$). Chybové úsečky značí směrodatnou odchylku (převzato od Svobody 2005)

Zároveň zaznamenal snížení výškové diferencovanosti stejně jako (Merganic et al. 2011). Podobné nálezy prezentoval také Holeksa et al. 2007, který zjistil průměrný pokles maximální výšky smrku o 6 metrů na každých 100 metrů nadmořské výšky. Všichni uvedení autoři se shodují, že pravděpodobnou příčinou tohoto trendu poklesu výšky stromů je snižování teploty podél gradientu nadmořské výšky.

Podél gradientu nadmořské výšky dochází také ke změnám v horizontální struktuře horských smrčín. Především dochází ke změnám v rozložení porostu (Frelich & Reich 1999, Doležal & Šrůtek 2002, Spurr & Barness 1973, Vorčák et al. 2006, Svoboda & Pouska 2008, Bače et al. 2009). Relativně pravidelné rozložení stromů v nižších polohách přechází s rostoucí nadmořskou výškou ke shlukovité struktuře, a to zejména v blízkosti horní hranice lesa (Doležal & Šrůtek 2002, Vorčák et al. 2006, Holeksa et al. 2007), což zobrazili (společně s horní hranicí zapojeného lesa a horní hranicí lesa) např. Korner & Paulsen 2004 v Obr. 4. Tento jev může být způsoben lepšími světelnými podmínkami ve vyšších nadmořských výškách (Holeksa et al. 2007), popřípadě heterogenitou topografických a mikroklimatických faktorů (Doležal & Šrůtek 2002).



Obr. 4: Změna horizontální struktury lesních porostů v pásmuhorní hranice lesa s naznačenou linií horní hranicí zapojeného lesa, horní hranicí lesa a hranicí výskytu druhů vůbec (převzato od Korner & Paulsen 2004).

1.7.1. Horní hranice lesa

Horní hranici lesa si lze představit jako kontinuální přechod zapojeného lesa, ke keřovitým formacím a horským loukám. Korner & Paulsen 2004 definují pásmo horní hranice lesa jako spojnicí shluků stromů o minimální výšce 3 m viz Obr 4. Horní hranice lesa je formována mnoha faktory, z nichž největší význam má pravděpodobně klima, zejména teplota. Nicméně procesy formování horní hranice nejsou zcela známy (Körner 1999, Korner & Paulsen 2004, Walther et al. 2005, Gehrig-Fasel et al. 2007). Körner 1999 navrhuje několik hypotéz, které by mohly alespoň částečně vysvětlit formování horní hranice lesa: 1) stresová hypotéza – stromy jsou omezeny opakovanou ztrátou biomasy, v důsledku extrémních podmínek stanoviště, 2) disturbanční hypotéza – vyšší míra mechanického poškození disturbancemi (vítr, led), 3) reprodukční hypotéza – snížení reprodukčních schopností jako jsou šíření a klíčení semen v důsledku nízké teploty, 4) uhlíková hypotéza – snížená asimilace stromů ve vyšších nadmořských výškách a 5) limitační hypotéza – syntetické procesy přeměny aminokyselin a cukrů na látky potřebné pro růst jsou limitované nízkou teplotou. Žádná z těchto hypotéz nabyla zatím potvrzena (Walther et al. 2005).

V kontextu postupného zvyšování teploty v průběhu 20. století, mnoho autorů předpokládá zvýšení horní hranice lesa (např. Grace et al. 2002, Beckage et al. 2008). K potvrzení této hypotézy je ovšem potřeba dlouhodobých pozorování. Současná horní hranice lesa není často výsledkem dnešního stavu klimatu, ale klimatu v několika předchozích stoletích (Körner 1999)

1.8. Reakce letokruhů

Činností dělivého pletiva kambia ve vegetačním období vzniká každý rok nový plášť dřeva a kůry. Na příčném průřezu kmene tento přírůst vnímáme jako letokruh (Korf et al. 1972). V klimatických podmínkách střední Evropy lze v rámci letokruhu rozpoznat jarní (u smrku světlejší) dřevo a letní (u smrku tmavší) dřevo. Právě tyto vizuální rozdíly mezi jarním a letním dřevem umožňují rozpoznání hranice jednotlivých letokruhů, zvláště u smrků je tento rozdíl dobře patrný (Drápela & Zach 1995).

Šířka letokruhů jednotlivých stromů odráží působení abiotických a biotických faktorů a procesů v lesním ekosystému (Drápela & Zach 1995, Schweingruber 1996). Abiotické faktory zahrnují klimatické a stanovištní podmínky a mechanické poškození. Mezi biotické faktory řadíme vlastnosti dřevin, sociální postavení stromu v porostu a poškození biotickými činiteli (Drápela & Zach 1995, Schweingruber 1996).

O tom, do jaké míry letokruhy reagují na změny abiotických a biotických faktorů, rozhoduje míra extrémnosti podmínek prostředí. Stromy rostoucí v extrémnějších podmínkách prostředí (např. vysoká nadmořská výška) vykazují mnohem výraznější reakci na změny jednotlivých faktorů, než stromy, které rostou v mírných podmínkách (Makinen et al. 2003).

Dále pak je míra reakce letokruhů stanovena citlivostí stromu (Schweingruber 1996, Zang et al. 2012) Citlivost stromu je určena druhem stromu, jeho výškou (Schweingruber 1996, Zang et al. 2012) a sociálním postavením v porostu (Zang et al. 2012). Pro smrky je typická výrazná citlivost ke změnám teplot, srážek (Makinen et al. 2002, Pichler & Oberhuber 2007, Zang et al. 2012) a světelných poměrů (Schweingruber 1996).

1.8.1. Světelné poměry a klima

Světelné poměry hrají významnou roli zvláště pro smrky, které ještě nedosáhly hlavního zápoje (Schweingruber 1996). Růst jedinců pod zápojem je potlačen nedostatkem světla, dokud nedojde k odstranění části porostu nebo zápoje, bránícího přísunu slunečního záření (Spurr & Barnes 1973, Zielonka et al. 2010). Uvolnění životního prostoru a vyšší přísun slunečního záření je příčinou prudkého zvýšení kambiální činnosti a nadměrného nárůstu letokruhu. Na příčném průřezu poté můžeme vidět řadu úzkých letokruhů následovaných širokými letokruhy (Schweingruber 1996).

Z klimatických faktorů má na růst letokruhů smrku ve střední Evropě největší vliv teplota a srážky. Jak vyplývá z jednotlivých studií, korelace růstu letokruhů smrku s teplotou a srážkami v jednotlivých měsících je silně variabilní podél gradientu nadmořské výšky (Makinen et al. 2003, Pichler & Oberhuber 2007, Rybníček et al. 2010, Zang et al. 2012)

Makinen et al. 2003 uvádí, že zatímco ve vyšších nadmořských výškách je korelace růstu s vysokými březnovými a dubnovými teplotami spíše negativní, v nižších polohách se při vyšších teplotách v těchto měsících objevují pozitivní korelace, což se shoduje se zjištěními studií Rybníček et al. 2010 a Zang et al. 2012. Negativní korelaci ve vyšších nadmořských výškách v jarních měsících lze vysvětlit tak, že vyšší teploty předchází pozdní zimy a následujícího jara zvýší míru transpirace v době, kdy v důsledku nedostatku vody nemůže být ztráta nahrazena (Makinen et al. 2003).

Naopak v měsících červnu a červenci se pozitivní korelace objevuje ve vyšších nadmořských výškách, zatímco v nížinách jsou vysoké teploty korelovány negativně. Pozitivní korelaci v letních měsících ve vyšších polohách potvrzuje také (Dittmar & Elling 1999). Negativní korelaci v nižších polohách pak lze vysvětlit tak, že vysoké teploty jsou příčinou nedostatku vody, vzniku přísušků a snížení kambiální aktivity (Makinen et al. 2003). Limitaci nedostatkem vody sucha v nižších nadmořských výškách zjistili také Makinen et al. 2002, Pichler & Oberhuber 2007 a Rybníček et al. 2010.

U smrků rostoucích v podrostu se při nedostatku vody projevuje negativní korelace mnohem výrazněji než u jedinců dosahujících zápoje (Pichler & Oberhuber 2007). Naopak při dostatečném množství srážek, ale i teploty, se pozitivní korelace projevuje spíše u vyšších jedinců dosahujících zápoje (Zang et al. 2012). Podle prací Pichler & Oberhuber 2007 a Zang et al. 2012 jsou tyto rozdílné reakce způsobeny velkým kompetičním tlakem ze strany vyšších stromů.

2 Cíle projektu

- 1) Ověření a prohloubení stávajících znalostí o růstové dynamice horských smrkových lesů ve střední Evropě.
- 2) Zjištění vlivu zvýšených teplot v posledních desetiletích na růstovou dynamiku lesa.
- 3) Využití získaných znalostí jako podkladu pro vytvoření managementu daného území.

3 Hypotézy

- 1) Zvýšení radiálního růstu smrku v důsledku zvýšených teplot během vegetačního období.
- 2) Posun horní hranice lesa v důsledku zvýšení teploty

4 Návrh realizace projektu

V navrhovaném projektu bude využita retrospektivní analýza letokruhových dat, zachycujících rozmezí let 1950 – 2010. Jako zájmové území bude využita plocha založená v roce 1994 Jiřím Doležalem, za účelem sledování dynamiky lesa a jeho změn v prostorové a druhové struktuře, v závislosti na klimatu a disturbančním režimu podél gradientu nadmořské výšky. Tato plocha bude rozšířena o další výškový transekt zahrnující také horní hranici lesa. Studie provedené na již existující ploše nám poskytují jasnou představu o vegetačním a strukturním složení rostlinných biocenóz cílové oblasti. Na ploše bylo také provedeno dendrochronologické šetření, jehož výsledky budou se souhlasem autorů využity také v této studii. Metodika odběru a zpracování vývrtů využitá při dendrochronologické analýze se ukázala jako vhodná také pro účely této práce. Proto bude s malými úpravami využita. Meteorologická data budou získána z blízké meteorologické stanice Chopok (2023 m n. m.)

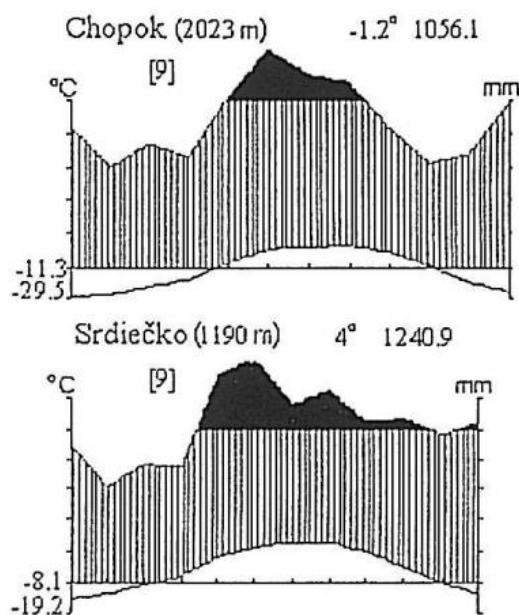
4.1. Popis zájmového území

Vybrané území leží v nejvyšší části NP Nízké Tatry na jihovýchodním svahu Velkého Gápeľa (1776 m n. m., 48° 55' s.z.š., 19°30' v.z.d., 2 km JJZ od Ďumbiera). Velký Gapeľ je

hlavním vrcholem bočního hřebene vybihajícího na jih od Ďumbiera (2043 m n. m.). Jihovýchodní úbočí Velkého Gápeľa spadá do Mlynské doliny (1150 m n. m.). Délka svahu je přibližně 1300 m vzdušnou čarou s převýšením zhruba 700 m a průměrným sklonem 30°. Spodní část svahu tvoří převážně zpevněná suť, horní partie mají charakter výchozů a skalních stupňů.

Geologické podloží je tvořeno krystalinikem, především rulami. Substrát představují svahoviny s četnými skalními výchozy. Půdním typem na svahovinách jsou převážně hnědé lesní půdy (kambisoly) a méně časté oglejené půdy. Na skalních výchozech se tvoří lithosoly. Pod smrkovým porostem se vyskytují hnědé lesní půdy s náznakem podzolové vrstvy (názvosloví dle Kutílka et al. 1990).

Klimatické poměry jsou charakterizovány údaji ze dvou nejbližších meteorologických stanic Chopok (2023 m n. m.) a Srdiečko (1183 m n. m.). Na klimadiagramech (Obr. 5) sestavených dle Waltra (1983) jsou znázorněny průměrné teploty a srážky z let 1973 – 1982 (Holý 1973). Srážky nad 100 mm nejsou v grafech redukovány v měřítku 1/10.



Obr. 5: Klimadiagramy sestavené dle Waltra (1983) se znázorněnými průměrnými teplotami a srážkami z let 1973 – 1982 (Holý 1973). Vedle jména lokality je uvedena nadmořská výška, průměrná roční teplota a roční úhrn srážek. Horní křivka sleduje měsíční průměry srážek. Průměrné měsíční srážky nejsou v černé vrstvě kráceny 10x. Spodní křivka sleduje průměrné měsíční teploty. V levém dolním rohu jsou uvedeny absolutní minimum a maximum v nejchladnějším měsíci.

Nízké Tatry se nachází v oblasti západokarpatské flóry – *Carpaticum occidentale* (Anonymus 1972). Rámcový popis vegetace poskytují lesní hospodářské knihy pro lesní hospodářský celek Ďumbiér (Anonymus 1988)

- 1) Nižší horský stupeň (1 100 - 1 300 m n.m.). Porosty patří do lesních typů *Fageta abietino-piceosa* (50 %), *Abieti-fageta* (40 %) a *Fagi-acereta* (10 %). Ve stromovém patře převládá *Fagus sylvatica* (85 %). Dále jsou zde zastoupeny *Abies alba* (5 %), *Acer pseudoplatanus* (5 %), *Picea abies* (5 %) a *Sorbus aucuparia*. V keřovém patře opět převládá *Fagus sylvatica* (95 %) a *Acer pseudoplatanus* (5 %).
- 2) Vyšší horský stupeň (1 300 - 1 500 m n.m.). Porosty tvoří především lesní typy *Sorbi-piceeta* (50 %), *Aceri-piceeta* (30 %) a *Fageta abietino-piceosa* (20 %). Ve stromovém patře převládá smrk (95 %) nad bukem (5 %), zatímco v keřovém patře je poměr přesně opačný; místy je zastoupen jeřáb (*Sorbus aucuparia*). (Doležal 1998).
- 3) Subalpinský stupeň (1 500 - 1 776 m n.m.). Převažují klečové porosty asociace *Mughetum acidifilum* s *Pinus mugo* var. *mughus* (Hejný & Slavík 1988). Zastoupeny jsou též *Sorbus aucuparia* (4 %), *Picea abies* (1 %) a *Fagus sylvatica*.

4.2. Metodika práce v terénu

Již založená plocha má rozlohu 50x400 metrů a je rozdělena na plošky 10x10 metrů. Kratší stranou plocha přiléhá k vrstevnici při horní hranici souvislého lesa (1430 m n. m.). V terénu je plocha označena plastovými kolíky. Pro určení nadmořské výšky byl použit výškoměr (Thommen, Švýcarsko).

Stávající trvalá plocha bude rozšířena o další výškový transekt zahrnující horní hranici lesa. Nová plocha o rozloze 50x120 m bude navazovat svou kratší stranou na horní hranici původní trvalé plochy. Bude zaměřena pomocí přístroje Garmin GPSMAP 60 CSX. Stejně jako původní plocha bude rozdělena na plošky 10x10 metrů. V terénu bude plocha vytyčena plastovými kolíky.

Náhodně bude vybráno 40 % ploch (10x10m), na kterých bude zaměřena poloha a výška jednotlivých stromů pomocí přístroje Vertex IV. Zároveň bude změřen jejich průměr (DBH) ve 130 cm pomocí Fluryho průměrky s přesností 1 mm. Průměr kmene (DBH) bude

změřen dvěma na sebe kolnými měřeními, ze získaných hodnot bude spočítán aritmetický průměr.

Vzorky (vývrty) pro dendrochronologickou analýzu budou odebrány v pásmu lesa v rozmezí 1 450 – 1550 m n. m. Z každého stromu s průměrem vyšším jak 10 cm pak bude odebrán 1 vývrt. Odběr bude proveden ve výšce 130 cm. Pro odběr bude používán Presslerův nebozez (Mora, Švédsko; Suunto, Finsko; o různých délkách – 20, 30, 40 cm).

K odebraným vývrtům budou připojeny vývrty odebrané v roce 2002 Tomášem Kolářem, který odebíral vývrty ve výškách 1230 – 1430 m n. m..

4.3. Metodika práce v laboratoři

Odebrané vzorky se budou zpracovávat částečně na Botanickém ústavu AV ČR v Třeboni, částečně v laboratoři archeobotaniky a paleoekologie (LAPE) Přírodovědecké fakulty Jihočeské university v Českých Budějovicích (PřF JU). Na pracovištích je veškeré vybavení potřebné pro zpracování vzorků.

Odebrané vzorky ve formě vývrtů se nechají vyschnout avodou rozpustným lepidlem se nalepí do dřevěných lišt s drážkami o hloubce 2 mm. Všechny vzorky pak budou seříznuty žiletkou a nakřídovány, tak aby se daly rozpoznat hranice jednotlivých letokruhů. Vývrty pak budou analyzovány pod stereomikroskopem Olympus SZ51 pomocí měřicí lavice TimeTable a odečítacím modulem Parser s přesností 0,01 mm. Data budou zaznamenána do programu Past 4, a zároveň bude pomocí Past 4 provedeno „křížové datování“ a vytvořena standardní chronologie. Detrendace (odstranění trendu poklesu šířky letokruhu s přibývajícím věkem) bude provedena v programu Arstan (Cook & Holmes 1986). Vztah mezi chronologií šířek letokruhů a teplotou bude zpracován pomocí programu Dendroclim (Biondi & Waikul 2004).

5 Časový harmonogram

Časový harmonogram je zobrazen v tabulce III. V projektu jsou naplánovány tři čtrnáctidenní výjezdy pro dva pracovníky, během kterých se vytyčí nová plocha, a odeberou vývrty.

Tab. III: Časový harmonogram projektu

	2014	2015	2016
Přípravná fáze nákup potřebného materiálu			
Terénní práce			
Zpracování dat příprava publikací			
Závěrečná fáze uvolnění publikací, doporučení managementu			

6 Finanční rozvaha

Finanční rozvaha je plánovaná pro 2 pracovníky po dobu 3 let a je shrnuta v tabulce IV. Žádost o financování projektu je podávána Grantové agentuře České republiky (GAČR).

Tab. IV: Finanční rozvaha projektu pro 2 pracovníky po dobu 3 let.

Položka	Cena (v tis. Kč)
Cestovní náklady	20
Provozní náklady	20
Vybavení	53
Platy zaměstnanců	958
Celkem	1051

Cestovní náklady zahrnují cenu pohonných hmot spotřebovaných při výjezdech, cestovní pojištění a další výdaje spojené s cestováním. Do provozních nákladů jsou započítány náklady na pronájem zařízení, drobné spotřební zboží a materiál, telefony, internet. Platy zaměstnanců sumarizují platy dvou zaměstnanců, a to navrhovatele se 70% úvazkem a odborného pracovníka se 40% úvazkem, v částce jsou zahrnuty také povinné odvody na zdravotní a sociální pojištění. Položka vybavení je shrnuta v Tabulce V.

Tab. V: Jednotlivé položky vybavení.

Položka	Cena
Presslerův nebozez (4x)	32
GPS navigace	6
Drobné spotřební zboží	15
Celkem	53

7 Předběžné výsledky

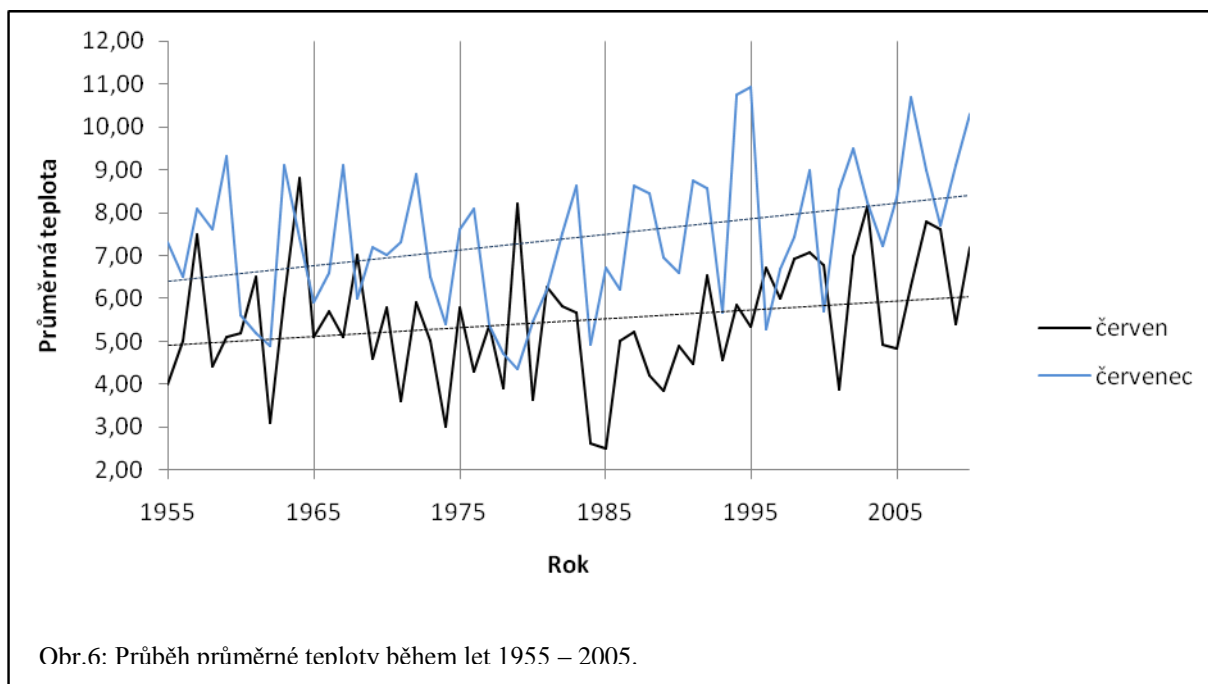
Předběžné výsledky byly zpracovány částečně z již námi odebraných vzorků, částečně ze vzorků Tomáše Koláře. Zpracovány byly vzorky na průřezu celého výškového transektu 1250 – 1550 m n. m. Výškový transekt mezi 1250– 1550 m n. m. byl rozdělen na tři segmenty:

- 1) segment zapojeného lese v rozmezí 1250 – 1350 m n. m.
- 2) segment horní hranice zapojeného les v rozmezí 1350 – 1450 m n. m.
- 3) segment horní hranice lese v rozmezí 1450 – 1550 m n. m.

Předběžné výsledky byly analyzovány pro každý segment zvlášť. Na plochách byla sledována meziroční variabilita přírůstu v závislosti na klimatických podmínkách, a z té byla sestavena standardní chronologie. Dále byla vypočtena korelace ročního přírůstu s průměrnou teplotou a srážkami v jednotlivých měsících a pohyblivá korelace přírůstu a teploty v jednotlivých měsících.

7.1. Klima

Dlouhodobé záznamy teplot z meteorologické stanice Chopok ukazují pozitivní trend zvyšování teplot v měsících červnu a červenci jak je vidět na grafu v Obr. 6.

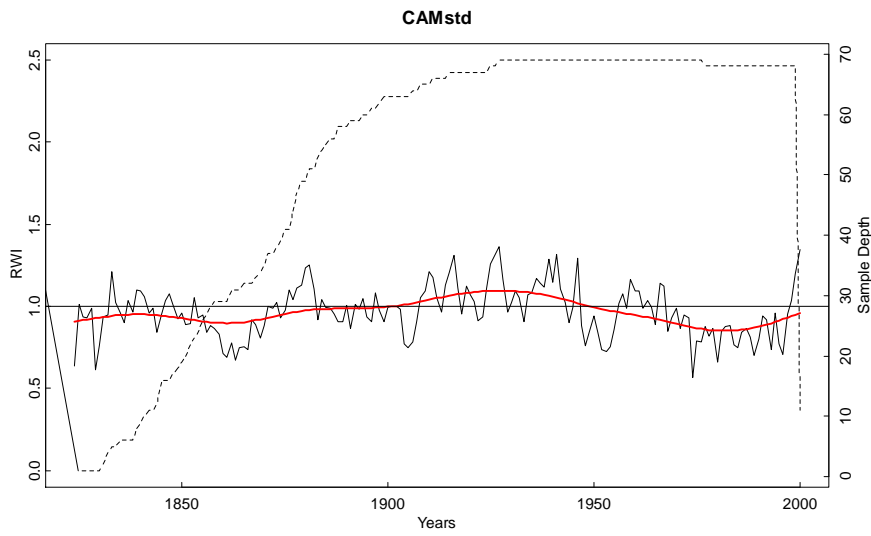


7.2. Letokruhové analýzy

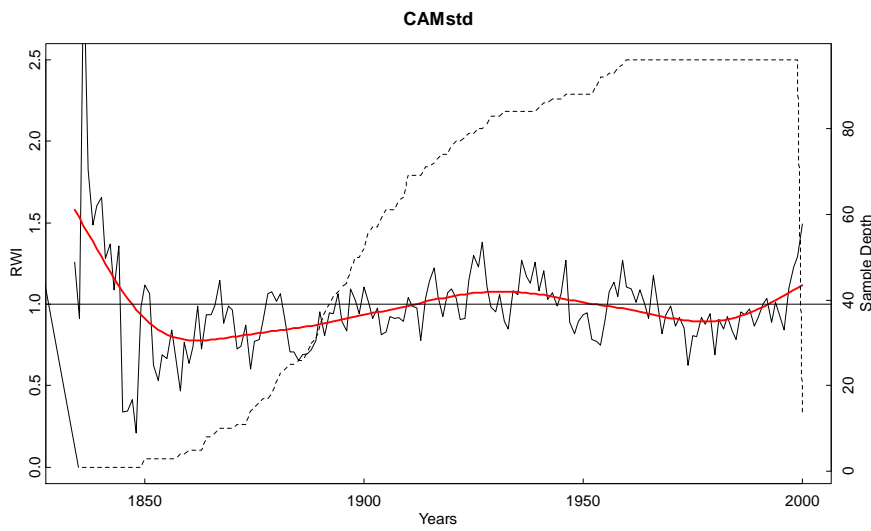
Na grafu v Obr 7 je zachycena standardní chronologie přírůstků v jednotlivých letech. Je patrné, že zhruba od roku 1980 se se zvyšující teplotou, zvyšuje šířka letokruhů ve všech výškových segmentech. Při porovnání jednotlivých segmentů si můžeme všimnout, že ve vyšších nadmořských výškách je růstová odpověď stromů výraznější v nejvyšším segmentu (1450 – 1550 m n. m.). V nejvyšším segmentu (1450 – 1550 m n. m.) také chybí stromy starší 115 let. To je pravděpodobně způsobeno častějším výskytem disturbancí menšího rozsahu, které postupně obměňují horní rozvolněné části porostu. V dolních dvou segmentech se jedná o zapojený porost, který je ovlivňován velkoplošnými disturbancemi, jež nejsou tak časté. Zapojený porost má proto čas dorůst do vyššího věku. (Obr. 7).

To je způsobeno častějším výskytem disturbancí menšího rozsahu, které postupně obměňují horní rozvolněné části porostu. V dolních dvou segmentech se jedná o zapojený porost, který je ovlivňován velkoplošnými disturbancemi, jež nejsou tak časté. Zapojený porost má proto čas dorůst do vyššího věku (Obr. 7).

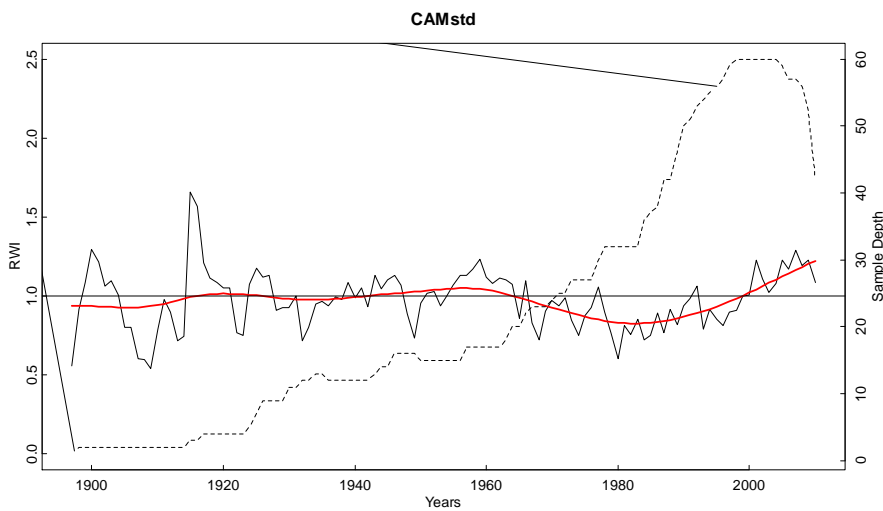
Segment zapojeného lesa (1250 – 1350 m n. m.)



Segment horní hranice zapojeného lesa (1350 – 1450 m n. m.)



Segment horní hranice lesa (1450 – 1550 m n. m.)

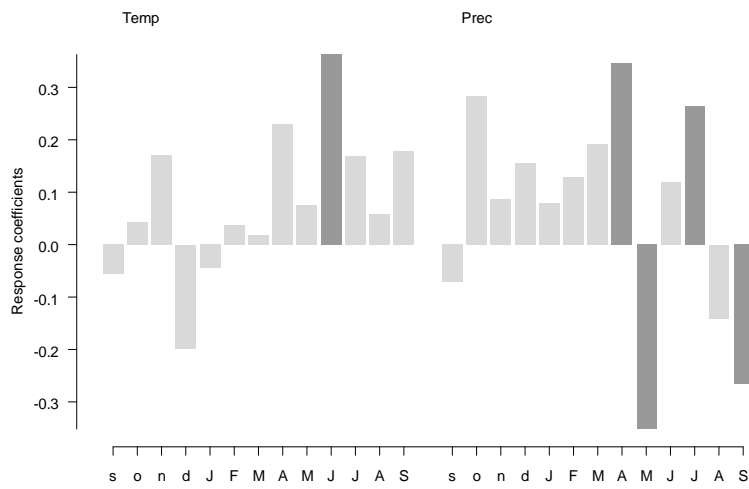


Obr. 7: standardní chronologie mezi roky 1850 - 2010 . Černá křivka zobrazuje indexované šířky letokruhů. Červená křivka zobrazuje růstový trend šířek letokruhů. Přerušovaná křivka znázorňuje počet dostupných vzorků pro daný rok.

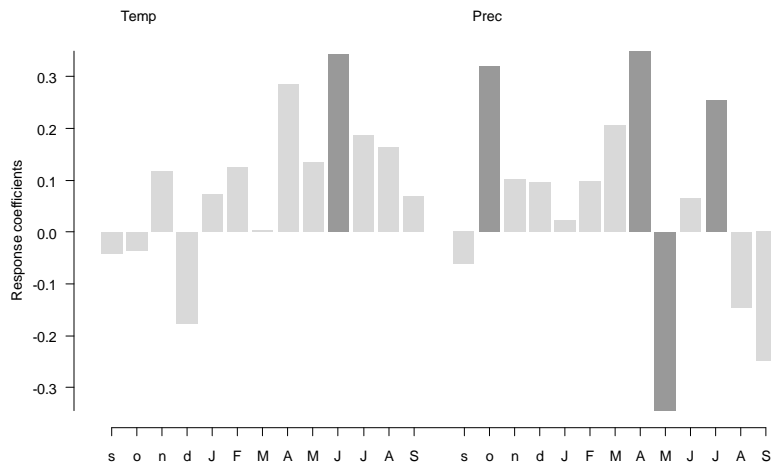
Graf v obr. 8 zobrazuje korelaci ročních přírůstů s teplotou a srážkami. Vyplývá z něj průkazná pozitivní korelace ročních přírůstů a teploty v měsíci červnu pro všechny výškové segmenty. V segmentu horní hranice lesa (1450 – 1550 m n. m.) je vidět také průkazná pozitivní korelace ročních přírůstů s teplotou v měsících dubnu a červenci.

Průkazná pozitivní korelace ročních přírůstů se srážkami se projevuje v červenci na všech výškových segmentech. Naopak negativně se korelace ročních přírůstů se srážkami projevuje v květnu v obou nižších segmentech (1250 – 1450 m n. m.). Další průkazné korelace se v jednotlivých měsících liší. (Obr. 8)

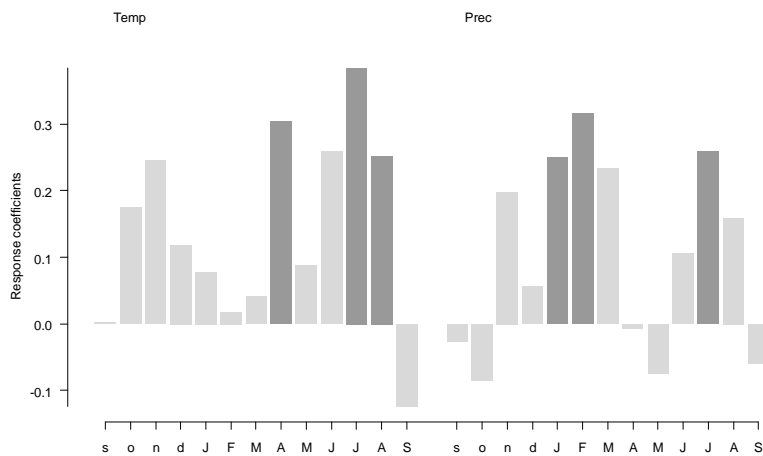
Segment zapojeného lesa (1250 – 1350 m n. m.)



Segment horní hranice zapojeného lesa (1350 – 1450 m n. m.)



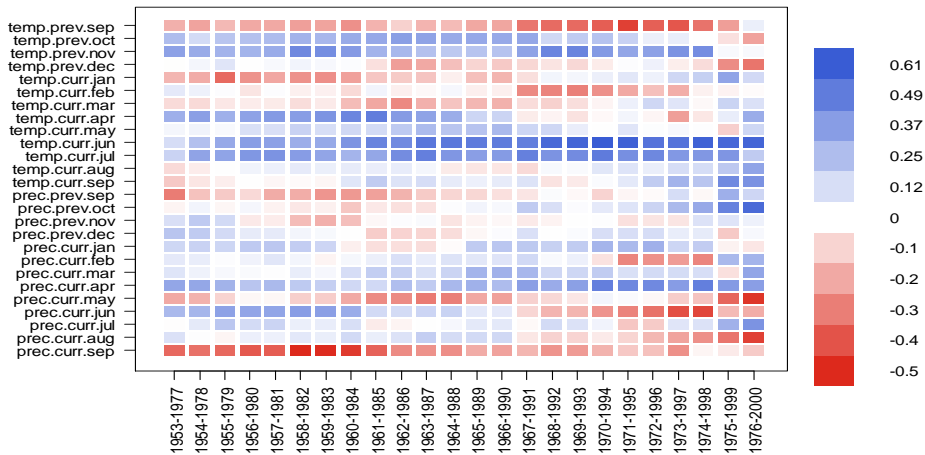
Segment horní hranice lesa (1450 – 1550 m n. m.)



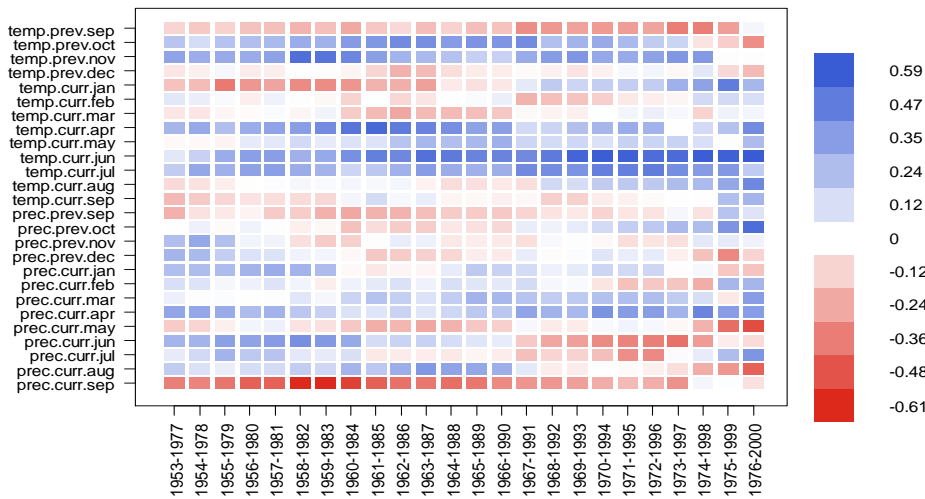
Obr 8: Korelace přírůstu letokruhů s teplotou a srážkami v jednotlivých měsících pro všechny výškové segmenty. Tmavé sloupce zobrazují signifikantní korelaci přírůstu s teplotou nebo srážkami v jednotlivých měsících za období 1955 – 2010.

Na grafu v obr. 9 jsou zobrazeny pohyblivé korelace přírůstu s teplotou a srážkami je vidět, že růst letokruhu pozitivně koreluje s teplotami v měsících červen, červenec, říjen a listopad. Korelace v měsících červen a červenec (vrchol vegetační sezony) se pak v posledních letech výrazně zvyšuje.

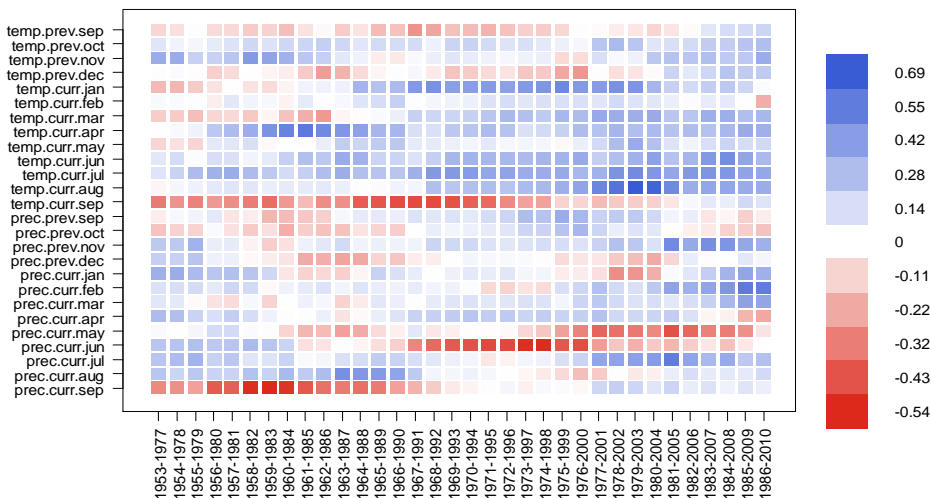
Segment zapojeného lesa (1250 – 1350 m n. m.)



Segment horní hranice zapojeného lesa (1350 – 1450 m n. m.)



Segment horní hranice lesa (1450 – 1550 m n. m.)



Obr. 9. Pohyblivá korelace přírůstů s teplotou a srážkami v jednotlivých měsících v letech 1953 – 2010 pro všechny výškové segmenty. Každý barevný čtverec zobrazuje korelaci přírůstu s teplotou nebo srážkami.

Data získaná z meteorologické stanice ukazují zvýšení průměrných teplot v červnu a v červenci mezi lety 1955 – 2005. Z předběžných výsledků pak vyplývá, že smrky zvyšují radiální přírůst se vzrůstající teplotou, přičemž ve vyšších nadmořských reaguji smrky na změnu teplot mnohem citlivěji. Radiální přírůsty smrku na lokalitě velký Gápel vykazují nižší přírůst v 60. a 70. letech 19. století, což odpovídá závěrečné fázi Malé doby ledové. V následujících desetiletích se šířky letokruhů zvětšují a reagují tak na zvýšení teploty během vegetační sezony. Nápadné snížení přírůstu v 80. letech je způsobeno opět nižšími teplotami v tomto období, svou roli zde ale mohou hrát také zvýšené množství emisí. Od konce 80. let se radiální přírůst začíná opět zvyšovat, stejně jako teplota. Radiální přírůsty jsou pozitivně korelované s teplotami zejména v červnu a červenci. Tato korelace se v posledních desetiletích zvyšuje, což znamená, že se zvyšuje také radiální přírůst letokruhů.

8 Návrh managementu

V roce 2004 byla lokalita Velký Gápel zasažena vichřicí po které následovalo odtěžení mrtvého dřeva z velké části území. Vzhledem k tomu, že v minulosti nebyla lokalita zasažena lidskou činností, její návrat do přirozeného stavu by při vhodném managementu mohl být relativně rychlý a bez lidských zásahů. Management jakéhokoliv ekosystému je lze vytvořit pouze na základě dobré znalosti charakteru a procesů v ekosystému, proto je nutné prohlubovat a rozšiřovat znalosti o jednotlivých ekosystémech.

Jak už bylo výše zmíněno, horské smrčiny střední Evropy jsou tvarovány především disturbancemi a právě zásahy prováděné po disturbanci jsou klíčové v managementu horských smrčin (Jonášová 2001, Svoboda 2007). Po zásahu disturbance lze zvolit dva typy managementu, a to bezzásahový nebo asanační.

Asanační management zahrnuje zásahy, jako jsou asanační těžba nebo umělá obnova. Asanační těžba představuje odstranění mrtvých a poškozených stromů po zásahu disturbance. Provádí se často v souvislosti s další ochranou stanoviště např. jako protikůrovcové opatření, a to i přestože většina studií zabývající se vlivem jednotlivých managementů na horské smrčiny asanační management nedoporučuje. Z většiny studií vyplývá, že je obvykle vhodnější bezzásahový management (Jonášová 2001, Svoboda 2007).

Výhody ponechání horských smrčin samovolnému vývoji spočívají především v dostatečném množství mrtvého dřeva na ploše, které je vhodné jako mikrostanoviště pro přirozenou

obnovu (Kuuluvainen 2002). Jonášová 2001 uvádí, že zmlazení smrku na neodtěžených plochách v horských polohách je oproti vytěženým holinám vyšší až o několik set až tisíc jedinců na ha. Horské smrčiny ponechané samovolnému vývoji také vytvářejí mnohem více heterogenní věkovou i druhovou strukturu, než asanované plochy (Jonášová 2001). Tím jsou odolnější například vůči kůrovcovým kalamitám. Na asanovaných plochách, často dochází k otevření porostních stěn, které jsou příčinou kaskádovitého efektu, kdy jednotlivé asanační zásahy otevírají nové porostní stěny, které jsou náchylnější k poškození při větrných nebo kůrovcových narušeních (Svoboda 2007).

Dopady jednotlivých managementů na horské smrčiny zhodnotil Svoboda 2007 v následující tabulce VI.

Efekt managementu na stav ekosystému	Typ managementu	
	Ponechání lokality samovolnému vývoji	Aktivní asanace narušené lokality
Zmlazení dřevin	pozitivní	negativní
Přízemní vegetace	pozitivní	negativní
Stav půdy a humusu	pozitivní	negativní
Tlející dřevo	pozitivní	negativní
Diverzita organismů	pozitivní	negativní
Hydrologické poměry	pozitivní	negativní
Dynamika populace kůrovce	pravděpodobně negativní	pravděpodobně pozitivní
Stav okolních porostů	dlouhodobě pozitivní, z pohledu zastoupení živého zeleného lesa krátkodobě negativní	krátkodobě pozitivní, dlouhodobě negativní
Ekonomický zisk	negativní	pozitivní

Tab. VI: Souhrn dopadů dvou různých managementů: 1) ponechání samovolnému vývoje, 2) aktivní asanace na dané lokality a širšího okolí (Svoboda 2007).

Z výše uvedených poznatků vyplývá, že jedinou výhodou asanačního managementu je ekonomický zisk. Vzhledem k tomuto faktu a také k tomu, že lokalita, pro kterou je management navrhován, patří do ochranného pásma Národního parku Nízké Tatry, bude pravděpodobně navržen bezzásahový management. Jeho cílem bude obnovení přirozené dynamiky smrkového lesa na lokalitě, díky čemuž bude lépe plnit funkci ochranné zóny Národního parku.

9 Závěr

Růstová dynamika horských smrčín ve střední Evropě je ovlivňována disturbancemi, kompeticí a klimatem. Předkládaný projekt se zabývá prohloubením a rozšířením znalostí vlivu klimatických změn (zvyšující se průměrná teplota) na růstovou dynamiku horských smrčín v posledních desetiletích. Dynamika růstu horských smrčín reaguje na změny klimatu

mnoha způsoby. Jako nejpravděpodobnější se jeví zvýšení radiálních přírůstků smrku a posun areálu smrčin do vyšších nadmořských výšek. V horských oblastech se posouvají teplotní limity pro růst smrku do vyšších nadmořských výšek, čímž je umožněn vyšší radiální přírůstek smrků a jeho rozšíření do vyšších poloh. Naopak v nížinách se se vzrůstající teplotou zvyšuje riziko přisušků smrku a jejich následné odumírání. Vzrůstání teplot bylo zjištěno také v našich pozorováních.

Získané poznatky budou využity při tvorbě managementu pro území Velký Gápel, kde byl v minulosti proveden odvoz mrtvého dřeva po větrné disturbanci v roce 2004. Tento asanační zásah byl vyhodnocen jako nevhodný, a proto nyní bude navržen management bezzásahový.

10 Seznam použité literatury

Anonymus (1972). Slovensko – Příroda. Obzor, Bratislava, 920 pp.

Anonymus (1988). Prehľad mapových listů: Lesný hospodársky celok Ďumbier. Ms. [Depon. In: LZ Čierny Balog].

Bače, R., Janda, P. & Svoboda, M. (2009). Vliv mikrostanoviště a horního stromového patra na stav přirozené obnovy v horském smrkovém lese na Trojmezí. *Silva Gabreta*, 15(1), 67-84.

Beckage, B., Osborne, B., Gavin, D. G., Pucko, C., Siccama, T. & Perkins, T. (2008). A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(11), 4197-4202.

Biondi, F. & Waikul, K. (2004). DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers and Geosciences*, 30, 303-311.

Bugmann, H. (2005). Long-term dynamics of mountain forest ecosystems under environmental change. Zurich: Forest Ecology, Institute of Terrestrial Ecosystems Department of Environmental Sciences Swiss Federal Institute of Technology Zurich (ETH).

Callaway, R. M. (1998). Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. *Oikos*, 82, 561-573.

Cook, E. R. & Holmes, R. L. (1986). User manual for program Arstan. In: Holmes, R.L., Adams, R.K. & Fritts, H.C.: Tree-Ring Chronologies of western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin. Chronology Series VI. – Laboratory of Tree-Ring Research, The university of Arizona, Tuscon, 50 – 60.

Demek, J. (1999): Úvod do krajinné ekologie. Skripta. Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, Olomouc, 102 pp.

Dittmar, C., & Elling, W. (1999). Jahrringbreite von Fichte und Buche in Abhängigkeit von Witterung und Höhenlage. *Forstwissenschaftliches Centralblatt vereinigt mit Tharandter forstliches Jahrbuch*, 118(1-6), 251-270.

- Doležal, J. & Šrůtek, M. (2002). Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecology*, 158(2), 201-221.
- Doležal, J., Šrůtek, M., Hara, T., Sumida, A. & Penttilä, T. (2006). Neighborhood interactions influencing tree population dynamics in nonpyrogenous boreal forest in northern Finland. *Plant Ecology*, 185(1), 135-150.
- Drápela, K. & Zach, J. (1995). Dendrometrie:(dendrochronologie). Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, Brno, 149 pp.
- European Environment Agency (EEA). (2006). European forest types. Categories and types for sustainable forest management reporting and policy. *Technical report No. 9. EEA*, Copenhagen, Denmark.
- Fischer, A., Lindner, M., Abs, C. & Lasch, P. (2002). Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37(1), 17-32.
- Forman, R. T. T. & Godron, M. (1993): Krajinná ekologie. Přel. J. Těšitel, P. Hanousek, I. Hanousková, V. Kremsa, H. Rambousková, Z. Štěrbáček. Praha, Academia, 583 pp. Orig.: Landscape ecology. Wiley & Sons, New York. 1986.
- Frelich, L. E. (2002). Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press, 280 pp.
- Frelich, L. E. & Lorimer C. G. (1991). Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the Upper Great Lakes Region. *Ecological Monographs* 61, 145-164.
- Frelich, L. E. & Reich, P. B. (1999). Minireviews: neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems*, 2(2), 151-166.
- Fuhrer, E. (2000). Forest functions, ecosystem stability and management. *Forest Ecology and management*, 132(1), 29-38.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2007). Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*, 18, 571-582.
- Godron, M. & Forman, R. T. T. (1983). Landscape modification and changing ecological characteristics. In: *Disturbance and ecosystems* (pp. 12-28). Springer Berlin Heidelberg.

- Grace, J., Berninger, F. & Nagy, L. (2002). Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany* 90, 537–544.
- Gurevitch, J., Schneiner, S. & Fox, G. (2006). The ecology of plants. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA. 574 pp.
- Harmon, M. E. Bratton, S. P. & White, P. S. (1983). Disturbance and vegetation response in relation to environmental gradients in the Great Smoky Mountains. *Vegetatio*, 55(3), 129-139.
- Hejný, S. & Slavík, B. (eds) (1988). Květena ČSR 1. Academia, Praha.
- Holeksa, J., (2001). Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 120, 256-270.
- Holeksa, J., Saniga, M., Szwagrzyk, J., Dziedzic, T., Ferenc, S. & Wodka, M. (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*, 126(2), 303-313.
- Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 4, 1-23.
- Holý, D. (1973). Hodnotenie klimatických pomerov Nízkých Tater. Jasná, 128 pp.
- Janda, P., Bače, R., Svoboda, M. & Starý, M. (2010). Věková a prostorová struktura horského smrkového lesa v I. zóně “Trojmezna” v NP Šumava. *Silva Gabreta*, 16(1), 43-59.
- Jonášová, M. (2001). Regenerace horských smrčín na Šumavě po velkoplošném napadení lýkožroutem smrkovým. Sborník Aktuality šumavského výzkumu, Srní.
- Jonášová, M. (2004): Zmlazení dřevin v horských smrčinách odumřelých po napadení lýkožroutem smrkovým. In: Dvořák, L., Šustr, P. [Eds]. Aktuality šumavského výzkumu II. - Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk, pp. 265-269.
- Jonášová, M. (2008). Vítr a kůrovec obnovují horské smrčiny. *Šumava. Léto*, 2008, 4-7.
- Kimmins, J. P. (1987). Forest ecology. Macmillan Publishing Company, New York, 571 pp.
- Korf, V., Hubač, K., Šmelko, Š. & Wolf, J. (1972). Dendrometrie. SZN, Praha, 371 pp.
- Körner, C. (1999). Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer Verlag, 338 pp.

- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 569-574.
- Körner, C. & Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31(5), 713-732.
- Korpeľ, Š., Peňáz, J., Saniga, M. & Tesař, V. (1991). Pestovanie lesa. *Príroda*, Bratislava, 465 pp.
- Kozłowski, T. T. (2002). Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 158(1), 195-221.
- Krauchi, N., Brang, P. & Schonenberger, W. (2000). Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 132, 73-82.
- Kulakowski, D. & Bebi, P. (2004). Range of variability of unmanaged subalpine forests. In: *Forum für Wissen* 2004, 47-54.
- Kutílek, M., Němeček, J. & Smolíková L. (1990). Pedologie a paleopedologie. Akademie. Praha, 546 pp.
- Kuuluvainen, T. (2002): Disturbance dynamics in boreal forests: Defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity. *Silva Fennica*, 36: 5-11.
- Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. (1998). Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag, New York, 540 pp.
- Laštůvka, Z. (1986). Koakce a kompetice vyšších rostlin. Praha, Academia, 206 pp.
- Lepš, J. & Kindlmann, P. (1987). Models of the development of spatial pattern of an even-aged plant population over time. *Ecological Modelling*, 39(1), 45-57.
- Lipský, Z. (1999). Krajinná ekologie: pro studenty geografických oborů. Praha, Karolinum, 129 pp.
- Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H. P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H. & Spiecker, H. (2003). Large-scale climatic variability and radial increment variation of *Picea abies* (L.) Karst. in central and northern Europe. *Trees*, 17(2), 173-184.
- Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H. P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H. & Spiecker, H. (2002). Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* L.) Karst.

- across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 171(3), 243-259.
- Merganič, J., Merganičová, K. & Vorčák, J. (2011). Height structure of spruce mountain forests of Babia hora--Oravské Beskydy. *Časopis Beskydy*, 4.
- Míchal, I., Buček, A., Lacina, J., Hudec, K., Macků, J., Šindelář, J. (1992): Obnova ekologické stability lesů. Academia, Praha, 170 pp.
- Pickett, S. T. A. & White, P. S. (1985). The Ecology of Natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, 472 pp.
- Pichler, P. & Oberhuber, W. (2007). Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *Forest Ecology and Management*, 242(2), 688-699.
- Plesník J. & Pelc, F. (2011). Současný stav a výhled lesů ve světě a v Evropě. *Ochrana přírody*, 4, 28-32.
- Podrázský V. (1999). Ekologie lesa I. Dynamika a management lesních ekosystémů. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha, 80 pp.
- Prach, K., Štech, M., Říha, P. (2009). Ekologie a rozšíření biomů na Zemi. Scientia, Praha, 151 pp.
- Rybníček, M., Čermák, P., Žid, T. & Kolář, T. (2010). Radial Growth and Health Condition of Norway Spruce (*Picea Abies* (L.) Karst.) Stands in Relation to Climate (Silesian Beskids, Czech Republic). *Geochronometria*, 36(1), 9-16.
- Seidling, W., Ziche, D. & Beck, W. (2012). Climate responses and interrelations of stem increment and crown transparency in Norway spruce, Scots pine, and common beech. *Forest Ecology and Management*, 284, 196-204.
- Schweingruber, F.H.(1996). Tree Rings and Environment: Dendroecology. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Paul Haupt Verlag, Vienna, 609 pp.
- Skuhřavý, V. (2002). Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. Der Buchdrucker und seine Kalamitäten. Agrospoj, Praha, 196 pp.
- Slavíková, J. (1986). Ekologie rostlin. SPN, Praha, 366 pp.
- Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, 15, 353-391.

- Splechtna, B. E., Dobrys, J. & Klinka, K. (2000). Tree-ring characteristics of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) in relation to elevation and climatic fluctuations. *Annals of Forest Science*, 57(2), 89-100.
- Splechtna, 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(5), 511-522.
- Sprugel, D. G. (1991). Disturbance, equilibrium, and environmental variability: what is 'natural' vegetation in a changing environment? *Biological conservation*, 58(1), 1-18.
- Spurr, S. H. & Barnes, B. V. (1973). *Forest ecology*. Ronald, New York, 571 pp.
- Svoboda, M. (2005). Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. *Silva Gabreta*, 11(1), 43-62.
- Svoboda, M. (2007). Efekt disturbance a hospodářských zásahů na stav lesního ekosystému - případová studie z oblasti tzv. Kalamitní svážnice na Trojmezí. In: Dvořák, L., Šustr, P., Braun, V. [eds.], *Aktuality šumavského výzkumu III*. (pp. 109-114). Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk.
- Svoboda, M. (2007). Efekt disturbance na dynamiku horského lesa s převahou smrku. In: Dvořák L., Šustr P., Braun V. [eds.], *Aktuality šumavského výzkumu III*. (pp. 105-108). Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk.
- Svoboda, M. & Pouska, V. (2008). Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2177-2188.
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R. & Zenáhlíková, J. (2010). Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260(5), 707-714.
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T. A., Fraver, S., Rejzek, J. & Bače, R. (2012). Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 23(1), 86-97.
- Vorčák, J., Merganič, J. & Saniga, M. (2006). Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. *Journal of Forest Science*, 52(9), 399-409.

- Walter, H. (1983). *Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg, 318 pp.
- Walther, G. R., Beißner, S. & Pott, R. (2005). Climate change and high mountain vegetation shifts. In Broll, G. & Keplin, B. (eds.) *Mountain ecosystems* (pp. 77-96). Springer, Heidelberg.
- White, P. S. & Jentsch, A. (2001). The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in botany*, 62, 399-450.
- White, P. S. & Pickett, S. T. (1985). Natural disturbance and patch dynamics. In: Pickett, S. T. (ed.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (pp. 3–13). Academic press, San Diego, USA.
- Yoshino, M. (1975). *Climate in a small area - An Introduction to local meteorology*. University of Tokyo Press, 549 pp.
- Zang, C., Pretzsch, H. & Rothe, A. (2012). Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees*, 26(2), 557-569.
- Zenáhlíková, J., Svoboda, M. & Wild, J. (2011). Stav a vývoj přirozené obnovy před a jeden rok po odumření stromového patra v horském smrkovém lese na Trojmezí v Národním parku Šumava. *Silva Gabreta*, 17(1), 37-54.
- Zielonka, T., Holeksa, J., Fleischer, P. & Kapusta, P. (2010). A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 21(1), 31-42.