

**Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta lesnická a dřevařská**

Katedra pěstování lesů



Diplomová práce

**Dynamika přirozené obnovy horského smrkového
lesa po rozpadu horního stromového patra**

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

Autor práce: Tomáš Třeský

Rok odevzdání: 2011

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská – Katedra pěstování lesa

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Tomáš Třeský

Obor studia: LES

Název práce: **Dynamika přirozené obnovy horského smrkového lesa po rozpadu horního stromového patra**

Název v angličtině: **Recovery and development of spruce mountain forests stands following disturbances**

Cíle práce:

Cílem práce je analýza dynamiky přirozené obnovy po rozpadu horního stromového patra.

Metodika:

1. Založení a stabilizace trvalých zkusných ploch.
2. Analýza přirozeného zmlazení na výzkumných plochách.
4. Matematické a statistické zpracování dat.
5. Zpracování výsledky a příprava diplomové práce.

Harmonogram zpracování:

Práce bude vypracována v průběhu roku 2010 a 2011.

Rozsah textové části: 30 – 40 stran

Klíčová slova: dynamika lesa, přirozená obnova, mikrostanoviště, populační dynamika

Doporučené informační zdroje:

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

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

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

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

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

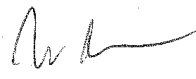
Vedoucí diplomové práce: Doc. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Konzultant diplomové práce: Ing. Jitka Zenáhlíková

Termín odevzdání: konec března 2011



Vedoucí katedry



Děkan

V Praze dne: 1.6.2010

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci na téma **Dynamika přirozené obnovy horského smrkového lesa po rozpadu horního stromového patra** vypracoval samostatně a veškeré citované prameny jsou uvedeny v příložené bibliografii.

V Praze dne 30. 4. 2011

Tomáš Třeský

Poděkování

Rád bych poděkoval Doc. Ing. Miroslavu Svobodovi Ph. D., za odborné vedení mé diplomové práce a volbu daného tématu. Velký dík patří také Ing. Jitce Zenáhlíkové, která mi pomáhala při terénním sběru dat a při úpravách finálního zpracování.

Abstrakt

Tato práce se zabývá popisem dynamiky přirozené obnovy horských smrčín po rozpadu horního stromového patra vlivem lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) v roce 2008, kterému předcházela rozsáhlá větrná disturbance z roku 2007. Zájmové území se nachází ve druhé zóně NP Šumava, které těsně navazuje na Trojmezenský prales. Čtyři výzkumné plochy P3 až P6 o velikosti 50 x 50 m, byly rozděleny do sítě čtverců 5 x 5 m a umístěny v porostech na svahu hřebene mezi vrcholy Třístoličník a Trojmezná. V letech 2008 až 2010 se na těchto plochách zjišťovala pokryvnost vegetace a přirozené zmlazení, u kterého jsme se zaměřovali na mortalitu v jednotlivých letech a význam jednotlivých druhů mikrostanovišť z hlediska uchycování, odrůstání a přežívání.

Výsledky této práce prokázaly úbytek odumírajících jedinců v závislosti s přibývajícím věkem. Mezi lety 2008 a 2009 se celková mortalita zastavila na hranici 44 %. V druhém roce 2010 byl již zaznamenán prudký pokles mortality na pouhých 8 %. Největší rozdíly v početnosti odumřelých jedinců představovala mikrostanoviště typu hrabanka a mech. Na ploše P3 v roce 2008 až 2009 odumřelo na těchto mikrostanovištích 92 a 95 % jedinců. Nejmenší mortalita byla prokázána na mikrostanovišti s tlejícími kmeny, které tvořily s přibývajícím věkem semenáčků nejstabilnější stanoviště. Právě tlející dřevo, vyskytující se v těchto podmínkách, hraje nenahraditelnou úlohu ve vytváření vhodného substrátu pro vývoj přirozené obnovy.

Klíčová slova: dynamika lesa, přirozená obnova, mikrostanoviště, populační dynamika

Summary

This thesis deals with description of natural regeneration dynamics of mountain spruce forests after parent stand die-back caused by bark beetle outbreak in 2008 preceded by extensive wind disturbance in 2007. The area of interest is located in second zone of Šumava National park following core zone Trojmezenský prales. Four study plots P3 – P6 of 50 x 50 m were divided into square nets 5 x 5 m and located in stands on the slope of the ridge between mountain peaks Třístoličník and Trojmezná. Within each of the 5 x 5 m subplot, permanent network of cells with size 0.5 × 0.5 m was established in the field. The vegetation cover and the characteristics of natural regeneration were in this network analyzed in 2008 – 2010. We focused on the regeneration mortality in different years and on the importance of type of microsite in terms of establishment, survival and growth.

The results of this study show decrease of regeneration mortality with increasing age of individuals. Between 2008 and 2009 the total mortality reached 44 %. In 2010 mortality decreased to 8 %. The greatest differences in numbers of dead individuals were on microsities litter and mosses. On plot P3, between 2008/2009, dead on this microsities 92 and 95 % of regeneration. The lowest mortality were on microsite lying logs, which with increasing age of seedlings represented the most stable microsite. In these conditions the decaying wood plays an irreplaceable role in creating a suitable substrate for development of natural regeneration.

Key words: forest dynamic, natural regeneration, microsite, population dynamics

Obsah

1. Úvod.....	7
1.1 Cíl práce	8
2. Literární rešerše	9
2.1 Horské smrčiny	10
2.1.1 Proces obnovy horských smrčín na Šumavě.....	12
2.1.2 Proces vývoje horských smrčín	13
2.2 Disturbance	15
2.3 Přírozená obnova	17
2.4 Faktory ovlivňující obnovu.....	18
3. Metodika	24
3.1 Popis zájmového území	24
3.2 Historický vývoj zájmového území	25
3.3 Sběr dat	26
3.4 Analýza dat	27
3.4.1 Pokryvnost vegetace a ostatních mikrostanovišť.....	27
3.4.2 Mortalita.....	28
3.4.2.1 Mortalita zmlazení do 10 cm	28
3.4.2.2 Mortalita zmlazení nad 10 cm	29
3.4.2.3 Mortalita zmlazení na jednotlivých typech mikrostanovišť	29
4. Výsledky	30
4.1 Výchozí stav přírozené obnovy v roce 2008	30
4.2 Mortalita přírozené obnovy v letech 2008 - 2010.....	32
4.3 Mortalita zmlazení dle výškových tříd	33
4.3.1 Zjišťování odumřelých jedinců.....	34
4.3.1.1 mortalita zmlazení do výšky 10 cm	34
4.3.1.2 Mortalita zmlazení nad 10 cm	35
4.3.1.3 Mortalita zmlazení dle mikrostanovišť do 10 cm.....	36
4.3.1.4 Mortalita zmlazení dle mikrostanovišť nad 10 cm	37
5. Diskuse.....	39
5.1 Výskyt smrkových semenáčků před rozpadem horního stromového patra	39
5.2 Dynamika přírozené obnovy po rozpadu horního stromového patra	39
6. Závěr	43
7. Literatura.....	44
8. Seznam příloh	50

1. Úvod

Tato práce se zabývá dynamikou přirozené obnovy horských smrčín, která je v posledních letech v České republice silně ovlivňována rozsáhlými disturbancemi, nejčastěji způsobenými větrem s následným přemnožením lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*). Zabývá se faktory ovlivňujícími vývoj přirozené obnovy lesních porostů a především mortalitou smrkového zmlazení.

Disturbance jako takové významně ovlivňují dynamiku lesních porostů včetně struktury, která se vlivem těchto jevů neustále přetváří (Fischer et al. 2002). Můžeme říci, že u lesních porostů, kde se díváme především na ekonomické hledisko, mohou disturbance působit jako negativní vliv. Jiný případ ale nastává u typu lesů, jejichž funkce je především ekologická. Do této kategorie lesů horské smrčiny rozhodně patří a jak tvrdí staří lesníci, měly by pro nás zůstat místem, kam se budou moci vracet i další generace, které se budou snažit pochopit smysl a především význam těchto vzácných ekosystémů.

Značný vliv na stabilitu horských smrčín má především samotná struktura lesů. Mladé porosty se vyznačují zejména větší pružností, nižším těžištěm samotných stromů a zejména menší plochou, do které se případný vítr může opřít. Proto také smrkové porosty v mladším věku dokážou odolávat silnějším náporům větru. S postupně přibývajícím věkem, jak se zvětšují dimenze, klesá také stabilita. Tu umocňuje především mělký kořenový systém, jehož kořeny nejsou schopny dřevinu pevně uchytit v půdě a při silnějším větru snadněji dochází k vývratům. Snad proto jsou smrkové porosty takto přizpůsobené, aby docházelo k vytváření víceetážovité struktury, která zvyšuje stabilitu tohoto ekosystému.

V případě, že dojde k větrné disturbanci větších rozměrů, nastává čas pro další faktor ovlivňující smrkové porosty. Tím je lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), druh velice úzce specializován na dřevinu, kterou je právě smrk. Jakmile dojde k vytvoření vhodných podmínek, tzn. dostatek potravy, teplé počasí a porosty starší 70 let, může dojít k silné gradaci, při níž může být napadena rozsáhlá část porostů. Při takto silném napadení dochází i k nalétávání lýkožrouta na stojící zdravé stromy, které se při těchto velkých počtech nedokážou ubránit.

V různých ekosystémech jsou typické určité druhy disturbancí, které působí opakovaně a s určitou frekvencí. Vlivem opakujících se zásahů dochází k postupnému

přizpůsobování ekosystémů k těmto podmínkám, které disturbance připravují a tím se stávají nutné, pro jejich trvalou existenci.

1.1 Cíl práce

Cílem této práce je vyhodnotit stav přirozené obnovy s následným sledováním vývoje smrkového zmlazení vyskytující se před rozpadem horního stromového patra a těsně po jeho rozpadu v důsledku žíru způsobeného lýkožroutem smrkovým. Hlavním cílem této práce je zjistit počet jedinců před rozpadem mateřského porostu a změny v počtech jedinců během dalšího vývoje. Druhým úkolem je charakterizovat jednotlivá mikrostanoviště, která se na plochách vyskytují a jaká je jejich pokrývnost. Velký důraz je zaměřen na mortalitu smrkových semenáčků vyskytujících se na jednotlivých plochách a sledování úbytku jedinců vázaných na jednotlivé typy mikrostanoviště. Cílem práce je objasnit vývoj přirozené obnovy v horských smrčínách a přinést tak výsledky, které by v budoucnu mohly být přínosem nejen pro vědecké, ale i praktické účely managementu horských lesů.

2. Literární rešerše

Horské smrkové lesy bývají citlivější k větrným a následně kůrovcovým disturbancím, ale obvykle snadno regenerují a společně koloběh těchto narušení vytváří přirozenou dynamiku lesních ekosystémů horských smrčín. Z hlediska vývoje horských smrčín lze konstatovat, že rozsáhlé přírodní disturbance v těchto ekosystémech skutečně nejsou žádnou ekologickou katastrofou. Je třeba se na tento fakt dívat jako na důležitý ekologický proces (Jonášová & Prach 2008, Košulič 2008).

Dlouhodobým zkoumáním vývoje oblastí, které byly postižené velkoplošným rozpadem, můžeme říci, že vývoj neprobíhá náhodně, ale na „normálních“ půdách mohou po velkých disturbancích proběhnout různé možnosti vývoje (Košulič 2008).

V případě, že dojde k takovému poškození, jak je vidět na obrázku č. 1., během velmi krátké doby se náhle změní mikroklimatické podmínky. Dochází ke zvýšení radiace a s tím související i rozdíly teplot během dne. Projevuje se zvýšení mineralizace půdy a dočasně vyšší nabídka živin. Vlivem rozvrácení stromového patra klesá spotřeba vody, která na některých místech může vést i k zamokření a později ke vzniku podmáčených lokalit. (Podrázský 1999, Rosenvald 2008).



Obr. 1. Velkoplošná disturbance. Velká Mokrůvka, Šumava (<http://www.env.cz/>).

2.1 Horské smrčiny

Horské smrčiny tvoří supramontánní vegetační stupeň řady středoevropských hor. V horských lesích střední Evropy dominuje smrk ztepilý (*Picea abies*), který je ve většině případů doprovázen jeřábem ptačím (*Sorbus aucuparia*), ojediněle jedlí bělokorou (*Abies alba*), bukem lesním (*Fagus sylvatica*) a javorem klenem (*Acer pseudoplatanus*). Na Šumavě se přirozené horské smrčiny vyskytují ve vrcholových polohách nejvyšších hřbetů v nadmořských výškách od 1 200 m, v nižších polohách pak v drsných klimatických podmínkách Šumavských plání (Křenová 2008). Právě smrk jako stále zelený jehličnatý strom s průběžným přímým kmenem může dorůst výšky až 50 m. Je to dřevina, která velmi dobře snáší nízké teploty a jeho domovem jsou stanoviště se značnou vzdušnou vlhkostí. Jedná se o dřevinu, která má vyvinutý plošný kořenový systém bez hlavního kořene, to znamená, že se kořeny rozrůstají ve svrchních částech půdního horizontu. Nevýhodou tohoto systému je především náchylnost k povětrnostním vlivům. Při větru vyšších rychlostí velmi snadno podléhá vývratům. Díky povrchovému systému se tak hůře dostává k podpovrchové vodě a při déle trvajícím suchu začíná být náchylnější k útokům svých přirozených nepřátel, jako jsou například kůrovci (Kučera et al. 2008).

Rozšíření horských smrčin je koncentrováno do jehličnatých lesů boreální (severské) až temperátní (klimaticky mírné) květenné oblasti. Zasahuje také do hor severní části subtropů. Za zmínku stojí také říci, že v Evropě rostou autochtoně pouze tři druhy smrků. Náš smrk ztepilý (*Picea abies*), dále smrk omorika (*Picea omorica*) a smrk sibiřský (*Picea obovata*). Přičemž z těchto tří druhů se u nás vyskytuje pouze smrk ztepilý (Musil 2003).

V České republice se smrk původně vyskytoval až od vrchovin po subalpínský vegetační stupeň. Na území dřívějších vrchovin se vyskytoval zejména v chladných údolích, nebo na podmáčených půdách a rašelinách. Historické záznamy ukazují, že smrk se ve vyšších polohách vyskytoval ještě společně s bukem lesním (*Fagus sylvatica*) a jedlí bělokorou (*Abies alba*) a dalšími dřevinami. Na jeho domovinu ukazovala skutečnost, že s narůstající nadmořskou výškou a zkracující se vegetační dobou se jeho zastoupení postupně zvyšovalo. V případě, že dosáhl určité nadmořské výšky, vytvářel prakticky čisté smrkové porosty, které dnes označujeme za klimaxové horské smrčiny (Kučera et al. 2008).

V rámci Šumavy se horské smrčiny dělí do několika fytoocenologických jednotek lišící se podílem dominantních bylin: třtinové smrčiny (*Calamagrostio villosae – Piceetum*), které se vyskytují jak v nejvyšších polohách, tak v inverzních polohách kolem rašelinišť; papratkové smrčiny (*Althyrrio alpestris – Piceetum*) jsou typické především pro Trojmezenskou vrchovinu; vzácné jsou kaprad'ové smrčiny (*Dryopterido dilatatae – Piceetum*), a poněkud častější rohozcové smrčiny (*Bazzanio – Piceetum*) s velmi hustým mechovým patrem, které jsou typické pro oblast Šumavských plání (Křenová 2008).

Na těžko přístupných hřebenech a prudkých svazích zůstaly zachovány přírodě blízké smrkové horské lesy starší 150 let a více. Z dálky se mohou jevit jako rozsáhlé stejnověké hospodářské smrkové lesy, přesto nebyly nikdy člověkem zcela pozmeněny. Při bližším pohledu však zjistíme, že přírodě blízké smrčiny jsou více rozvolněné, někdy pomístně, ve větších i menších skupinách. Jsou rovněž věkově rozrůzněné s ojedinělým hloučkovým podrostem smrku na tlejícím dřevě. Typické je i vyšší zastoupení stojících souší a odumřelého rozpadajícího se dřeva ležící na zemi, které v „uklizených“ hospodářských lesích prakticky chybí (Kučera et al. 2008). Je třeba říci, že původní pralesní porosty horských smrčin zanikly na Šumavě zhruba do roku 1900 s výjimkou Trojmezenského pralesa a několika drobnějších porostů na extrémně nepřístupných stanovištích. Ačkoliv původní pralesy byly zničeny, v části území NP Šumava a NP Bavorský les, které byly ponechány samovolnému vývoji, procesy přirozené selekce a adaptace utvářejí novou generaci středoevropské horské smrčiny vznikající bez přímého vlivu člověka (Křenová 2008).

Je smutné, že my Češi jsme si již odvykli během 100 až 120 let v rámci naší České republiky, dívat se na rozsáhlé plochy přirozených lesů. S technickým pokrokem, který v sobě zahrnuje rychlý vývoj, se podstatně urychlilo odstraňování souší, zlomů či vývrátů, které u jistého počtu lidí z řad veřejnosti zanechával pocit zanedbaného lesa. Čím dál více se utvrzovala představa stále „uklizeného“ lesa různého stáří. Dokonce zjednodušení procesu obnovy v hospodářských lesích a zároveň větší touha po penězích nás navykla na velkoplošné holiny s domněním, že je to jen do doby, než nově vysázené sazenice vyrostou do mýtního věku (Krejčí et al. 2008). V nynější době vlivem globální změny klimatu se procesy v obnově lesů urychlují. Současná generace lesníků se tak snaží vnášet do naší krajiny listnaté druhy dřevin, které mají za úkol zvýšit nejen stabilitu porostů, ale také z melioračního hlediska zaujímají značný význam. Na naší generaci tak leží úkol více se

snažit pochopit a respektovat přírodu včetně procesů v ní se vyskytujících (Krejčí et al. 2008).

2.1.1 Proces obnovy horských smrčín na Šumavě

Přes biologickou rozmanitost Šumavy jsou a vždy budou právě lesy určujícím ekosystémem, jehož stav a fungování se bude promítat nejen do okolních nelesních formací a biotopů, ale také do krajinného rázu celého území (Albrecht 2003).

Jak uvádějí historické prameny, smrkové porosty neodmyslitelně k šumavské přírodě patří. Ještě na mapě z roku 1920 byla Šumava zařazena v Dobových spiscích Československé matice lesnické do oblasti dominující smrkem (Hubený 2008), kde důležitou část tvořily právě horské smrčiny od nadmořských výšek cca 1200 m n. m., jak uvádí (Kučera et al. 2008). Vyskytují se také v nadmořských výškách pod 1200 m n. m. Zde sice nemůžeme mluvit o typických horských smrčínách, přesto jde ale o lesy horským smrčínám velmi blízké. Typickým příkladem můžeme uvést Modravsko, kde mnoho smrčín najdeme ve výškách kolem 1000 m nad mořem.

V Národním parku Šumava se nyní nachází cca 55 tisíc ha lesní půdy, která je po většinu svého území pokrytá lesními porosty. Je proto snahou a jedním z cílů Správy národního parku co do plošného významu zachovat lesy i pro budoucí generace.

Aktuální stav horských smrčín na Šumavě vyžaduje specifickou péči, která je často odlišná od jiných lesů vyskytujících se mimo národní park. Jedná se především o hospodářské lesy, z nichž některé spadají i k šumavským obcím. Například nelze v horských smrčínách úmyslnými zásahy vytvářet holiny, poškozovat půdní povrch, popřípadě upravovat vodní režim (Krejčí et al. 2008). Díky sporům, které se týkají hospodaření v horských smrčínách na Šumavě, kde se řeší, zdali zasahovat, či nezasahovat v boji proti kůrovci, je neustále předmětem diskuzí již od vzniku národního parku. Jedním z důvodů proč vlastně tyto otázky vznikají, je zřejmě i nedostatek informací a podkladů o tom, jak vlastně horské smrčiny bez zásahu člověka vypadají, jak funguje jejich dynamika a jak se tyto porosty zachovávají, necháme-li je jejich osudu (Jonášová 2008).

Z hlediska přirozené obnovy a jejího druhového složení má značný vliv velikost, popřípadě souvislost poškozených ploch. Zde je si třeba uvědomit, že na rozsáhlých a většinou souvislých plochách, rozpadajících se horských smrkových lesů, jak nám výsledky ukázaly, probíhá obnova horských smrčín podstatně déle, nežli je tomu

v oblastech s příznivějšími klimatickými podmínkami. Příkladem mohou být smíšené lesy nižších poloh Šumavy. Postupně jak došlo ke zvětšování ploch, které byly postiženy velkoplošnou disturbancí v těchto nadmořských výškách, drsné klimatické podmínky velice silně ovlivnily tato stanoviště. Proto se zde uchycovaly zpravidla pionýrské dřeviny, takzvané přípravné, které připravují příhodnější podmínky pro klimaxové druhy (Kučera et al. 2008, Jonášová et al. 2007).

Za tuto zkázu mohla silně narušovaná struktura šumavských lesů od začátku 19. století. Se začátkem těžby dřeva na tomto území probíhalo současně intenzivní vyklizování, po kterém vznikaly rozsáhlé plochy, zalesněné jednorázově. Tento zásah do krajiny se postupně přenáší i do horských podmínek, kde největším problémem byla právě nízká stabilita způsobená stejnověkostí a stejnorodou strukturou. V těchto porostech postupem času dochází k úbytku tlejících kmenů, které napomáhaly úspěšnému uchycení a vývoji přirozeného zmlazení. Vlivem tohoto problému tak dochází k rozsáhlým rozpadům vysokohorských lesů, ať už různými orkány nebo následným přemnožením kůrovce (Kučera et al. 2008, Třeský 2009).

2.1.2 Proces vývoje horských smrčín

Podle Korpeľa (1995) je proces vývoje horských smrčín odjakživa spojován s disturbancemi. Ta bývá definována jako narušení ekosystému náhlou událostí, která vede ke změně kompozice, struktury nebo funkce. Často u těchto jevů dochází k destrukci některých ekosystémů a z toho důvodu je disturbance často chápána jako něco negativního či destruktivního. Jedná se přitom o vývoj horských smrčín přes takzvaný velký a malý vývojový cyklus (Jonášová 2008).

Velký vývojový cyklus je vázán na plochy vzniklé ničivými disturbancemi především velkých rozměrů. Místo přirozené obnovy, která se uskutečňuje pod mateřským porostem, nastupuje fáze přípravného lesa. Tato fáze v sobě zahrnuje druhy dřevin, jako jsou například jeřáb, bříza, osika. Druhy, které byly zjištěny monitorováním zkusných ploch např. v horských smrčínách na Šumavě, po rozsáhlé větrné a následné kůrovcové kalamitě. Tyto světlomilné dřeviny během desetiletí využívají změny mikroklimatických podmínek a osidlují plochy, které pro ně byly dříve zastíněné stojícím porostem. Díky své schopnosti rychlého růstu a častějším opakováním semenných let oproti klimaxovým dřevinám poměrně brzy dokážou připravit vhodné podmínky pro vývoj stín tolerantních

dřevinám (Jonášová 2008). Ve druhé fázi velkého vývojového cyklu dochází k doprovázení cílových druhů dřevin stále ještě pionýrskými druhy, které vytváří zastínění a částečně i ochranu proti okusu zvěří. V poslední třetí fázi již dochází k výraznému předrůstání klimaxových dřevin a pionýrské druhy jsou následně potlačovány. Dokončuje se tímto poslední část ekologické sukcese lesa. Toto závěrečné klimaxové stádium lesa si již zachovává svůj dlouhodobý charakter, ovšem do té doby, dokud nepřijde další podobné narušení s takovými ničivými účinky (Podrázský 1999, Gromtsev 2000).

Malý vývojový cyklus lze taktéž rozdělit do tří částí. V první fázi můžeme sledovat vývoj horských smrčín ve stádiu optima, po něm následuje stádium rozpadu a poslední je označován termínem dorůstání.

Ve stádiu optima se jednotlivé dřeviny v klimaxovém stádiu vyznačují především výrazně dlouhou dobou života, než je doba jejich intenzivního růstu. Nakonec dojde k vytvoření vyrovnané výškové struktury porostu, zvýšení tloušťkové diferenciace a především k velkým věkovým rozdílům. Charakteristické pro tento vývojový stupeň lesa je, že se zde nachází poměrně málo stromových jedinců, zato velkých dimenzí. Typická je také malá propustnost světla. Stádium rozpadu je charakterizováno postupným rozvolňováním porostu vlivem odumírání přestárlých jedinců, v přízemní vrstvě se začíná objevovat čím dál větší množství trouchnivějšího dřeva a postupně se tak připravuje stádium obnovy lesa. Začíná se vyskytovat nová generace, jejíž výskyt na ploše je nerovnoměrný. Stádium dorůstání je poslední fází, kde již převaha starého porostu výrazně klesá a podíl mladého porostu značně převyšuje. Z hlediska zápoje jde o stupňovitou až vertikální strukturu, kde velkou roli hraje vysoká tloušťková, výšková i plošná diferenciace. Už na pohled tyto porosty vypadají velmi stabilně (Jonášová 2008, Míchal et al. 1992).

K jinému procesu sekundární sukcese může dojít, když přípravnou formu lesa tvoří přímo klimaxové druhy dřevin. Jedná se zpravidla o smrk. Je to uzpůsobeno jeho vysokou genekologickou plasticitou se zastoupením jak mezi pionýrskými, tak především klimaxovými genotypy v populaci. Tyto porosty se vyznačují rychlým růstem v mládí, sníženou hranicí věku a doba kulminace z hlediska plodnosti a růstu je také podstatně snížena. Poslední výzkumy ukazují na to, že smrk se někdy vyskytuje naopak jako pionýr lesa po holoseči a požáru v oblastech, kde se tyto vlivy často opakují (Košulič 2008).

Ve střední Evropě představují horské smrčiny zvláštní typ lesa. Zvláštnost je v tom, že svou charakteristikou se podobají spíše boreálním lesům. Pro tyto lesy je především typický velký vývojový cyklus, kde klimatické podmínky nejsou tak drsné jako v horských smrkových lesích. Přesto poslední výzkumy potvrzují, že malý vývojový cyklus se uplatňuje i v horských lesích střední Evropy a nejen tam. Příkladem mohou být subboreální lesy východní Kanady, kde disturbance malého měřítka z hlediska rozvolnění zápoje a s ním související dynamika přirozené obnovy, není ovlivňována do takové míry, že by se měnilo složení zejména smrkových semenáčků nacházejících se pod mateřským porostem. Ve většině případů přineslo rozvolnění porostu zvýšení rychlosti růstu smrkových semenáčků, díky pronikání většího množství světla (Třeský 2009).

Je třeba si uvědomit, že v přírodě nelze nic od sebe striktně oddělit. Z hlediska vývojových cyklů je tomu také tak. Oba cykly se vzájemně prolínají jak v horských tak v boreálních smrčinách (Jonášová 2008, Romer et al. 2007). Současné výzkumy a s nimi spojené výsledky studií poukazují na to, že se severské lesy často obnovují spíše na menších plochách a naopak středoevropské horské smrčiny mají sklon k velkoplošnému rozpadu, což dokazují i historické záznamy o výskytu vichřic, které silně narušily i původní porosty (Jonášová 2008). Přírodní disturbance mají silný vliv na prostorovou úpravu a dynamiku lesních ekosystémů. Tato narušení kolísají svou velikostí, četností, sílou a následky s nimi spojenými. Vyskytují se již několik desetiletí, a přesto jsou stále těžko předvídatelné. Zvláště v lesních ekosystémech je obnova porostů po rozsáhlé disturbanci dlouhodobým procesem, který je předmětem zkoumání. A právě všechny tyto studie založené ke zkoumání a udržení ochranné funkce lesa se zajištěním ochrany ekosystémů nám napomáhají pochopit tyto složité souvislosti (Rammig et al. 2007).

2.2 Disturbance

Z hlediska ekologie můžeme o disturbance říci, že se jedná o přechodnou událost, která ve své podstatě ničí, potlačuje nebo narušuje jednoho i více jedinců. Více či méně nově vzniklý prostor umožňuje kolonizaci jedinců stejného popřípadě jiného druhu, díky nově vzniklým podmínkám vlivem disturbance. Jinými slovy, otevírá prostor pro sukcesí (Sousa 1984, Rogers 1996). Disturbance obvykle nezasáhne celý ekosystém najednou, ani v jeden časový úsek, ale opakuje se v určitých časových intervalech. Vytváří se tak volné plochy, na nichž začíná probíhat sukcese, která nakonec v závěrečné fázi dává vznik

sukcesně starého lesa (Began et al. 1997, Attiwill 1994). Tato narušení jsou proto důležitá pro prostorovou i časovou heterogenitu přírodních společenstev. Tvoří jak přední selekční mechanismus v evoluci životních strategií (Sousa 1984), tak i hybnou sílu koloběhu živin (Shea 2004).

Měli bychom se naučit chápat roli disturbancí, jako klíčový prvek pro vývoj nových porostů. Neustále se diskutuje o použití principů disturbancí v životním prostředí a v přirozeném vývoji porostů k tomu, aby se vytvořily lesnické přístupy, které jsou více spjaté s přírodními procesy. Takové přístupy zabezpečí větší hojnost odumřelého dřeva, kde velké a staré stromy možná krátkodobě sníží komerční produktivitu, ale nakonec zvýší biologickou rozmanitost a funkci ekosystémů, včetně ochrany půd a udržování koloběhu živin (Franklin et al. 2002).

Pro lesního hospodáře jsou komplexní vědecká porozumění přirozeného vývoje porostů důležitá při navrhování hospodářských opatření, která začleňují ekologické i ekonomické cíle, včetně lepšího uznání jevů, kterými jsou právě režimy disturbancí, zanechávající po sobě pozůstatky porostů, jako jsou živé stromy, pařezy a padlé kmeny (Franklin et al. 2002). Právě nepřetržitá přítomnost rozkládajícího se dřeva je podmínka pro podporu struktury porostů v těchto klimatických podmínkách (Hoffgaard 2009).

Disturbance a jejich vznik může být ovlivněn také činností člověka. V tomto případě hovoříme o takzvaných antropogenních příčinách, které souvisejí především s aktivitami člověka. Jedná se např. o těžbu, kácení tropických deštných lesů a především znečištění ovzduší. V druhém případě dochází k nástupu disturbancí přirozeným způsobem. V tomto případě rozdělujeme příčiny na fyzikální, kam řadíme např. požáry, laviny, povodně, vichřice nebo extrémní sucha a biologické pro které jsou charakteristické například gradace hmyzích druhů, pastvení živočichů nebo sešlapávání vegetace (Sousa 1984, Vitousek 1990).

Někdy se může zdát, že přirozené disturbance z hlediska času, ovlivňují ekosystémy podobně jako antropogenní. Ve většině případech ale dochází k rozdílu v časovém měřítku. Podle časové periodicity lze prohlásit, že přirozené disturbance probíhají v určitých časových intervalech. Oproti tomu antropogenní disturbance probíhají především nárazově (Vitousek 1990).

Doposud byl vliv disturbancí na dynamiku lesa ve střední Evropě opomíjen. Mezi pravděpodobné důvody můžeme zařadit malou rozlohu původních lesů, kde by bylo možné

studovat efekt disturbancí na dynamiku lesa. Druhým důvodem je velký význam přikládáný stanovišti a jeho vlivu na druhovou skladbu a vývoj lesa (Splechtna et al. 2005). V posledních letech se ale objevuje stále více prací, které poukazují na význam disturbancí při formování dynamiky lesa ve střední, případně západní Evropě (Fischer et al. 2002). Právě pro oblast střední a západní Evropy představují vítr a hmyz pravděpodobně nejdůležitější činitele, které mohou ovlivňovat dynamiku horských lesů. Protože zde chybí rozsáhlé celky původních horských lesů, kde by bylo možné studovat režim disturbancí na úrovni krajiny a ne pouze jednoho lesního porostu, je nutno využít jiné zdroje informací (Svoboda 2008). Historické prameny mohou být použity jako jeden z cenných zdrojů informací o frekvenci a intenzitě vichřic v minulosti na našem území.

2.3 Přírozená obnova

Obnova lesa představuje proces, při kterém dochází k nahrazování stávajícího, zpravidla dospělého lesa novým pokolením lesních dřevin. Nejen horské smrčiny, ale i jiné ekosystémy se obnovují přes stádium rozpadu. To znamená, že dochází k fyziologickému stárnutí a následnému rozpadu jednotlivých stromů (Míchal et al. 1992). K tomuto jevu dochází ale velmi zřídka. Vlivem působení abiotických a biotických narušení – disturbancí, v našich podmínkách především větru a podkorního hmyzu (Obr. 2), dochází k předčasnému rozpadu dospělých smrkových porostů (Fischer et al. 2002, Křístek et al. 2004). Zde velmi důležitou roli přírozené obnovy lesních ekosystémů hraje především její druhová skladba, výšková a věková struktura. V horských smrčinách, kde panují nepříznivé klimatické podmínky, jako jsou např. poměrně krátká vegetační doba, vysoká sněhová pokrývka s nižšími teplotami oproti nižším LVS, při kterých se proces rozpadu výrazně zpomaluje, hrají regenerační procesy a jejich dynamika důležitou roli z hlediska stability a funkční účinnosti lesních porostů (Ulbrichová et al. 2008).



Obr. 2. Porosty poškozené větrným orkáнем Kyrill v oblasti Trojmezí (NP Šumava) v roce 2007 (foto M. Svoboda).

Určité výhody přirozené obnovy jsou především ve smyslu zachování autochtonních neboli původních porostů, případně udržení osvědčených populací lesních dřevin, které se přizpůsobily daným klimatickým podmínkám. To znamená, že dochází k obsazování ploch s různými stanovištními rozdíly. Nespornou výhodou přirozené obnovy je nenarušený růst a vývoj semenáčků a nárostů (s ohledem na kořenový systém) a především větší kořenová variabilita (větší podíl heterozygotů, než u umělé obnovy) následného porostu. Postupně tak dochází ke zvýšení adaptability a odolnosti nově vznikajících porostů (Ulbrichová et al. 2008).

2.4 Faktory ovlivňující obnovu

Podle mnohých autorů (Franklin et al. 2002, Jonášová 2008, Harmon et al. 1986, Hanssen 2003) hrají v procesu vzcházení a následného přežívání semenáčků smrku ztepilého velmi důležitou roli mikrostanovištní podmínky. S postupně se zvyšující nadmořskou výškou obecně vzrůstají obtížnější podmínky pro život. Nepříznivé místní klima vznikající v terénních sníženinách při vodních tocích nebo naopak osluněné

vysýchavé lokality jižní expozice, vedou k narušování procesu obnovy. Opačným problémem mohou být i svahy orientované na sever, jako je tomu v Šumavském národním parku, který má většinu svahů orientovaných právě tímto směrem. Exponované hřebenové polohy jsou tímto vystavené intenzivnímu působení škodlivých abiotických činitelů, jako je vítr, sníh, námraza. Poměrně velký význam má i periodicita semenných let smrku (Kučera et al. 2008). Mezi některé další faktory můžeme zařadit i škody zvěří. V horských polohách se jedná především o zvěř jelení, která se v posledních letech vlivem nedostatku klidu stahuje do vyšších poloh, tím dochází ke zvýšení koncentrace a následným škodám, zejména okusem. K hlavním složkám, kde mikrostanoviště hraje důležitou roli, bývá považován mikrorelief, vrstva humusu nebo hloubka půdy, velký vliv představuje také výskyt popřípadě absence tlejích kmenů a přízemní vegetace (Heurich et al. 2005).

Mezi významné faktory ovlivňující vývoj přirozené obnovy patří sluneční záření. Konvexní a konkávní tvary mikroreliefu se ve vysokohorských lesích obecně vyznačují velkými rozdíly v množství dopadajícího slunečního záření. Přísun světla a tepla na úroveň bylinného patra je vázán především na korunový zápoj smrkového porostu (Vávrová 2009). V případě hustého korunového zápoje je velmi nízká propustnost světla a tím prakticky znemožněn vývoj semenáčků díky mateřskému porostu. Tento problém se týká především světlomilných druhů. U dřevin stín tolerantních dochází k inhibici a při pozdějším nerozvolnění zápoje může dojít i k zániku (Míchal et al. 1992). Podle Vávrové (2009) množství slunečního záření včetně dalších faktorů, které ovlivňují růst semenáčků, jako např. podzemní kompetice o vodu a živiny s přízemní vegetací a okolními dospělými stromy nebo tlak ze strany herbivorů, se může lišit i v závislosti na poloze v rámci světlin v korunovém zápoji. Kompetice ze strany okolních dospělých stromů např. omezuje růst a vývoj přízemní vegetace v okrajových částech světlin (Kuuluvainen et al. 1993). Opačný případ může nastat při nadbytku světla. V tomto případě stín tolerantní dřeviny prakticky nemají šanci. K tomuto problému dochází právě při velkoplošných disturbancích a celý proces obnovy probíhá přes fázi přípravného lesa (Podrázský 1999). V případě kůrovce v horských smrčinách může fázi přípravného lesa tvořit opět smrk. Jedná se o jiný typ sekundární sukcese, kde přípravný les vzniká přímo klimaxovou dřevinou – zpravidla smrkem, což je dáno genekologickou plasticitou se zastoupením jak pionýrských, tak klimaxových genotypů v populaci jak popisuje Košulič (2008), Jonášová (2008), Podrázský (1999).

V případě, že dojde k náhlému rozvolnění porostu, zvýší se zároveň intenzita slunečního záření dopadajícího na zemský povrch. Během krátké doby tak může dojít k poměrně silné konkurenci trav a bylin využívající optimální světelné podmínky. Mezi pasečné druhy trav můžeme zařadit například třtinu křovištní (*Calamagrostis epigeos*), nebo druh, který je především vázaný na vyšší polohy, ostružiník obecný (*Rubus idaeus*), či ostružiník maliník (*Rubus fruticosus*). Tyto rostliny brání propadu a uchycení semen v půdě. V druhém případě odebírají živiny a semenáčky doslova udusí. Převážně se tento problém týká živných stanovišť (Rammig et al. 2006).

Kvalita půdy je dalším klíčovým faktorem ovlivňující růst a vývoj semenáčků. Mezi negativní patří surové typy půd, které můžeme zařadit do půdních typů jako ranker, podzol, kryptopodzol, půdní subtyp – ranker typický, ranker podzolový, ranker litický, podzol humusový a kryptopodzol oligotrofní (ÚHÚL 2009, Baier et al. 2007). Názory na příznivost smrkového opadu pro přirozenou obnovu smrku ztepilého se spíše různí. Některými autory je smrkový opad spolu s trouchnivějícím dřevem považován za jeden z nejpříznivějších typů mikrostanovišť (Jonášová & Prach 2004). Hanssen (2003) dokonce uvádí, že se vzrůstající tloušťkou humusové vrstvy roste i pravděpodobnost výskytu smrkových semenáčků. Jiní autoři naopak přisuzují silnému nahromadění smrkového opadu na povrch půdy negativní vliv na přežívání semenáčků jehličnatých dřevin (Brang 1998).

Tlející dřevo je důležitou, ale často opomíjenou součástí terestrických a vodních ekosystémů. Stojící suché stromy a ležící tlející dřevo na povrchu lesní půdy jsou přirozenou a důležitou součástí původních lesů. Mnohé studie ukázaly, že tlející dřevo hraje důležitou roli při vytváření biotopů pro různé druhy organismů v terestrických ekosystémech a tak významně ovlivňuje a udržuje jejich biodiverzitu (Harmon et al. 1986, Ohlson et al. 1997).

Stabilní porostní struktura se zpravidla vytváří pod mateřským porostem. To znamená, že v dlouhotrvajícím procesu obnovy, kde se střídají jednotlivé obnovní vlny s jistými prodlevami, dochází ke vzniku různověké struktury. Nikoliv však za podmínek krátkodobého slabého zastínění obnovované plochy, s poměrně brzy se rozpadajícím suchým lesem. Přesto je třeba zdůraznit, že odumřelé tlející dřevo představuje nenahraditelnou úlohu v horském lese (Košulič 2008).

V tomto prostředí najdeme například mnoho druhů bakterií, hub, lišejníků, kapradin a mechů. Z řad živočichů zde nalezneme různé kroužkovce, hmyz, různé plže, pavouky, ale také ptáky a savce. Co je ale podstatné, je fakt, že konkrétně pro horské smrčiny, právě tlející dřevo je velmi důležité pro růst a přežívání mladých stromků, zejména smrku (Kučera et al. 2008, Kupferschmid et al. 2005). Tento fakt dokazuje i struktura porostů např. ve střední Evropě, kde bylo velké množství stromů uspořádáno lineárně. To mají za následek pokácené, či vyvrácené stromy, které postupně trouchnivěly a na nich v liniích vyrůstaly nové semenáčky, důležité pro přirozenou obnovu. Tato skutečnost vypovídá o tom, že původ a vývoj těchto porostů se vyznačoval přírodními procesy během posledních 200 let (Svoboda et al. 2008). Dalším příkladem není jen oblast střední Evropy, ale závislost přirozené obnovy zejména smrkových semenáčků na tlejícím dřevě, přinesly výsledky ze severní oblasti Finska (Kuuluvainen et al. 2003), kde po větrné disturbanci zaujímaly tyto smrkové semenáčky 87 %, s průměrnou výškou 3-30 cm. Výskyt smrkových semenáčků nebyl náhodný, nacházely se především na dřevě v pokročilém stádiu hniloby (Kuuluvainen et al. 2003). Hlavními determinanty, které mají významný vliv na vývoj a přežívání semenáčků je kvalita substrátu, ve kterém semenáčky klíčí. Především obsah vody je jeden z nejdůležitějších faktorů ovlivňující růst (Ulbrichová et al. 2008).

V horských oblastech, kde je přirozená obnova v průběhu roku ztěžována drsnými klimatickými podmínkami, představují právě rozkládající se kmeny vhodný substrát pro přirozenou obnovu (Obr. 3). Obsahují právě potřebné množství vody, ale také důležité živiny (Kučera et al. 2008). Tato skutečnost v těchto podmínkách, kde došlo k rozvolnění zápoje, umožňuje semenáčkům reagovat zvýšeným výškovým přírůstem, který je mohutnější, než u semenáčků klíčících přímo na půdách vedle tlejících kmenů (Ulbrichová et al. 2008). Další výhodou tlejících kmenů pro vývoj náletu, je ochrana před konkurencí trav a kapradin. V zimním období pak poskytují ochranu proti tlaku sněhu, který v těchto nadmořských výškách bývá značný (Kučera et al. 2008).



Obr. 3. Přirozené zmlazení smrku na tlejícím dřevě (foto T. Třeský 2010).

Pokud mluvíme o tlejícím dřevě, je třeba se také zmínit o vlivu, který samotnému rozkladu dřeva napomáhá. Jedná se o dřevokazné houby, které mají v lese velmi důležitou úlohu (obr. 4). Jejich úkolem je rozkládat organickou hmotu, kterou v našem případě představuje právě dřevo. V prvním sledu již během odumírání houby rozkládají především buněčné stěny, což se děje činností specifických do dřeva vylučovaných enzymů hydrolytické nebo oxydázové povahy. Tyto houby, nejčastěji stopkovýtrusné, se podle způsobu výživy rozdělují na ligninovorní, způsobující rozkladem dřeva bílou hnilobu a celulózovorní, způsobující hnědou hnilobu. Z toho vyplývá, že význam těchto dřevokazných hub je pro les a jeho funkci ohromný a nezastupitelný. Právě rozkladem dřeva umožňují houby využití tohoto substrátu jinými organismy, které se významně podílejí na dalším koloběhu živin (Kučera et al. 2008, Rypáček 1957).



Obr. 4. Dřevokazné houby rozkládající padlé kmeny (foto M. Svoboda 2008).

Další velmi důležitou roli v obnově porostů hraje také druhové složení rozkládajících se kmenů. Během klíčení bylo zjištěno, že nejlépe se vyvíjely semenáčky rostoucí na padlých kmenech mateřského porostu. To znamená, že smrkové semenáčky se zdárně vyvíjely na smrkovém tlejícím dříví, ale v případě přítomnosti jiných druhů dřevin, na kterých se uchycoval nálet smrku, nedocházelo k zdárnému vývinu, jako tomu bylo u tlejícího dřeva mateřského porostu (Marx et al. 2008).

Všeobecně lze říci, že tam, kde je přirozená obnova v horských smrkových lesích ztížená drsnými podmínkami, představují padlé tlející stromy významný vliv pro vývoj přirozené obnovy. Na plochách ponechaných bez zásahu, měly semenáčky větší potenciál k tomu, aby se zotavily nejen díky nepříliš vhodným půdním podmínkám, ale také z vysokého tlaku okusem zvěří. Kvůli vysokému množství příznivé povrchové vrstvy, kterou tvořily rozkládající se kmeny, nedocházelo k takovým škodám zvěří jako na plochách, ve kterých se prováděla asanace a následné vyklizení vývrátů, jak uvádí Rammig et al. (2007).

3. Metodika

3.1 Popis zájmového území

Zájmové území se nachází ve druhé zóně NP Šumava, které těsně navazuje na současnou první zónu č. 124 Trojmezská, zkoumané porosty přímo navazují na známý Trojmezský prales (Svoboda 2007). Při vyhlášení parku v roce 1991 byl les v současné druhé zóně spolu s Trojmezským pralesem součástí jedné rozsáhlé první zóny. Studované porosty v tomto území, jak uvádí Svoboda et al. (2009), byly vývojově mladší oproti jádrové zóně pralesa, ale vzhledem k jejich věkové a prostorové rozrůzněnosti byly později zahrnuty taktéž do první zóny. Ovšem po změně zonace v roce 1995 byly porosty z této první zóny vyčleněny a zahrnuty do zóny druhé. Lesy zde vytvářejí hlavní šumavský hřeben ve skupině Třístoličnicku a zahrnují porosty, které vznikly na konci 19. století po narušení větrem a následně kůrovcem (Svoboda 2007).

Data a jejich sběr byl proveden v jihovýchodní části NP Šumava nacházející se převážně v 7. a 8. lvs. Již od roku 2007 byla tato oblast ponechána v bezzásahovém režimu. Výzkumné plochy byly umístěny v lesních porostech na svahu hřebene mezi vrcholy Třístoličnick a Trojmezská (48° 47' N, 13° 49' E). Nadmořská výška se pohybuje v rozmezí 1167 – 1275 m a celkový roční úhrn srážek v těchto nadmořských výškách se pohybuje mezi 1200 – 1400 mm. Průměrná roční teplota zde byla zjištěna okolo 4° C (Kopáček et al. 1997). Trojmezská hora je z části prahorní hercynskou oblastí s geologickým podkladem, který tvoří biotické až hrubozrnné žuly. Půdy jsou převážně hlinitopísčité, písčitolhinité, skeletovité, typu ranku, podzolu a kryptopodzolu (Kopáček et al. 2002). Z lesnického hlediska se jedná o soubor přirozených porostů 8. lesního vegetačního stupně (smrkového) a na několika plochách o azonální porosty podmáčených smrčin. Ve výškovém rozpětí se vyskytuje přirozená smrčina na strmém svahu s velmi dobře vyvinutým přechodem k jeřabinovým smrčinám vysokých poloh (Jakuš 2002). V druhovém složení převládá zastoupení smrku ztepilého (*Picea abies*) s 98 % a zbytek tvoří jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) s 2 % (Zenáhlíková et al. 2010). Lesní fytoocenóza je podle Svobody (2003) tvořena kyselou smrčinou – SLT 8K, kyselou kamenitou smrčinou – SLT 8N, kamenitou smrčinou – SLT 8Y, svěží smrčinou SLT – 8S a podmáčenou smrčinou 8V. Podle mapy potenciální přirozené vegetace Šumavy v oblasti převládají horské acidofilní bučiny

(*Calamagrostio villosae-Fagetum*) a třtinové smrčiny (*Calamagrostio villosae-Piceetum*). Na vodou ovlivněných stanovištích (edafický klimax) jsou to podmáčené rohovcové smrčiny (*Mastigobryo-Piceetum*) a v nejvyšších polohách papratkové smrčiny (*Athyrioalpestris-Piceetum*) (Neuhasová & Eltsová 2003, Svoboda 2007).

3.2 Historický vývoj zájmového území

Název rezervace Trojmezná je velmi často spojován s pojmem „prales“, samotné označení Trojmezenský prales je pro tuto oblast známo již z 19. století, přičemž nejstarší historické záznamy pocházejí z roku 1874. V té době patřilo toto zájmové území revíru Nové údolí (Jelínek 1997). Jako prales jsou však v pravém slova smyslu považovány pouze lesní ekosystémy, které v plném svém rozsahu nejsou dotčeny lidskými zásahy ani přírodními katastrofami. Na základě tohoto faktu a zjištěného stavu lesních porostů na Trojmezné, jak uvádí Svoboda (2005), je nutno vyvodit závěr, že se o prales ve smyslu významu tohoto slova nejedná. Můžeme proto rezervaci Trojmeznou označit jako les přírodní, popřípadě některé z jejích částí lesem původním.

Z historických pramenů, jak uvádí Jelínek (1997), je pravděpodobné, že nejvýše položená hřebenová část rezervace byla na přelomu 18. a 19. století ovlivňována těžbou. Příčinou byla ničivá vichřice, po níž následovalo přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) v roce 1870 a následná asanační těžba v letech 1874 až 1882. Před tímto narušením byly porosty klasifikovány jako pralesovité, starší 140 let, s téměř 100% zastoupením smrku (Svoboda 2007). Předcházející v tomto směru je polomová událost z třicátých let 19. století. V lednu 1834 položily větrné bouře na vimperském panství celkem 21 978 plm větrných polomů. A na konci vývojové etapy v roce 1839 napadl kůrovec už i zdravé smrky na porostních stěnách osluněných strání, což přineslo v průměru desetinásobek prvotní polomové hmoty (Jelínek 2005). Podle Jelínka (2005) bylo v roce 1840 prokázáno 12 500 plm polomové hmoty a o devatenáct let později přinesl rok 1859 další větrnou smršť, která v lesích téhož velkostatku napáchala škody o objemu dalších 5 000 plm dřeva. Netrvalo dlouho a dne 7. prosince 1868 se rozburácel uragán takové síly, kde vzdušné proudění přesahovalo místy až 100 m/s.

Na základě rozborů historických pramenů v práci Jelínka (1997) můžeme usoudit, že v některých částech rezervace nebyly nikdy porosty úmyslně těženy. Tím došlo v rezervaci k tvorbě porostů pralesovitého charakteru ve třech stádiích vývoje (dorůstání,

optimum, rozpad). Díky této skutečnosti pak při vyhlášení národního parku v roce 1991 byla tato území spolu s Trojmezenským pralesem součástí jedné rozsáhlé první zóny (Zenáhlíková et al. 2011). Na většině zájmového území došlo po roce 1874 k asanačním těžbám, kterým předcházela silná vichřice s následným přemnožením lýkožrouta smrkového (Jelínek 1997). Téměř na celé ploše studované oblasti bylo horní stromové patro původního lesa nahrazeno novým porostem. Zmlazení smrku a jeřábu pocházelo většinou z velké banky přirozeného zmlazení přítomného v porostech ještě před narušením hlavního stromového patra (Jelínek 1997).

3.3 Sběr dat

Data pro tuto práci byla zjišťována v letech 2008 až 2010 na již existujících trvalých výzkumných plochách. Práce plynule navazuje na sběr dat v letech 2006 – 2007, kdy byly tyto plochy založeny a analyzován stav porostů. Plochy se nacházejí v lesních porostech na svahu pod hřebenem mezi vrcholy Třístoličník a Trojmezná hora. Na čtyřech trvalých výzkumných plochách (P3 – P6) o rozloze 0,25 ha (50 x 50 m) bylo detailně zmapováno stromové patro, zmlazení, tlející dřevo a vegetace pomocí technologie FieldMap (www.fieldmap.cz). Obecné charakteristiky ploch 50 x 50 m jsou podrobněji popsány v článku Svoboda & Zenáhlíková 2009. Každá jednotlivá plocha byla rozdělena do sítě čtverců 5 x 5 m, pro kterou byla odhadnuta pokryvnost vegetace a zároveň odečteno přirozené zmlazení (Svoboda & Zenáhlíková 2009).

Na základě těchto údajů došlo v roce 2008 k dalším měřením. Pro následující výzkum bylo na každé ploše vybráno 5 čtverců tak, aby pokrývaly variabilitu co do počtu jedinců zmlazení, tak i dominantního zastoupení jednotlivých druhů vegetace. Vyznačování jednotlivých čtverců probíhalo záměrně podle výskytu dostatečného množství zmlazení různých výškových tříd. Na každém z pěti čtverců byla vyznačena trvalá síť plošek 0,5 x 0,5 m stabilizovaná pomocí kovových jehel, v horní části označených zvýrazňovací páskou, pro přesnou orientaci. Každá ploška představuje základní jednotku, v rámci které probíhá sběr dat popisující populační dynamiku obnovy a změny jednotlivých mikrostanišť.

Výsledná pokryvnost vegetace pro jednotlivé plochy byla zjištěna z pokryvnosti vegetace vyskytující se na jednotlivých čtvercích pouze v roce 2008. Ve čtvercových ploškách 0,5 x 0,5 m byla vizuálně odhadnuta celková pokryvnost vegetace, pokryvnost

jednotlivých druhů vegetace, tlejícího dřeva podle stupně rozkladu (stupeň 1 – 5) a podle typu (ležící kmen, pahýl, pařez, vývrát = kořenový talíř vývratu) a hrabanky. Pokryvnost hrabanky byla odečtena přímo na plochách pro každou plošku, přičemž překryv stanovišť nebyl brán v úvahu. Jednotlivé pokryvnosti byly udávány po pěti procentech. U druhů s výrazně nižší pokryvností než 5 % byla přiřazena hodnota 1 % či 0,1 %.

Na každé plošce bylo v roce 2008 zaznamenáno veškeré zmlazení, u kterého bylo zjištěno druh, výška a mikrostanoviště výskytu (hrabanka, ležící kmen, pahýl, pařez, mechorosty a jednotlivé druhy vegetace). Zjišťování výšky zmlazení se provádělo pomocí skládacího metru s přesností na 1 cm. Mikrostanoviště výskytu popisovalo typ substrátu vyskytujícího se v těsné blízkosti jednotlivých jedinců obnovy. Věk byl odhadován pomocí počtu přeslenů nebo jizev po jednotlivých přeslenech u jedinců do výšky 20 cm. Do této výšky jsou jizvy po přeslenech stále dobře znatelné a nedochází tak k chybám při odhadu věku. Tento způsob určování věku byl ověřován pomocí odebraných vzorků kmínků, které byly použity i v jiných studiích (Zielonka 2006, Bače et al. 2009). Všichni jedinci, kteří přesáhli výškovou hranici deseti centimetrů, byli trvale označeni kovovými štítky pro lepší identifikaci při měření v následujících letech. Dále byl zaznamenáván výskyt již odumřelého zmlazení, pro který byl určován druh, výška, věk a mikrostanoviště. Následně byli tito jedinci odstraněni z plochy vzhledem k opakovanému zjišťování mortality.

V roce 2009 a 2010 proběhlo zjišťování dynamiky přirozené obnovy stejně jako v předchozím roce 2008. Ke sledovaným charakteristikám přirozené obnovy přibýlo zjišťování poškození zmlazení (okus, ohryz, vytloukání a jiná poškození). Jedinci, kteří přerostli hranici deseti centimetrů, byli nově oštítkováni.

3.4 Analýza dat

3.4.1 Pokryvnost vegetace a ostatních mikrostanovišť

Zastoupení jednotlivých druhů vegetace bylo spočítáno z naměřených hodnot, které byly přepočítány pomocí procenta celkové pokryvnosti vegetace. Jednotlivé pokryvnosti byly zjišťovány pro kategorie: mechorosty, kaprad'orosty, trávy a rostliny trávovitého vzhledu, borůvka, ostatní byliny, obnažený kámen, hrabanka, strom a jejich náběh, ležící kmen a pahýl. V kategorii kaprad'orostů se vyskytovaly druhy *Athyrium distentifolium* a *Dryopteris dilatata*, ve skupině trav a rostlin trávovitého vzhledu se vyskytovaly *Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*, *Carex canescens*, skupinu borůvka zastupoval

pouze druh *Vaccinium myrtillus*. Mezi mechorosty se vyskytovaly všechny druhy mechů, rašeliníků a lišejníků, do skupiny bylin byly zařazeny zbývající druhy vyskytující se na plochách (*Oxalis acetosella*, *Galium hircynicum*, *Luzula sylvatica*, *Homogyne alpina*, *Trientalis europaea*, *Soldanella montana*).

Hustota smrkového zmlazení byla vyhodnocena pro následující typy mikrostanovišť: hrabanka, mech, tlející kmen, pahýl, vývrat, pata kmene a ostatní vegetace. Patou kmene byl myšlen prostor mezi kořenovými náběhy stromů či náběhů. Do kategorie ostatní vegetace byly zahrnuty veškeré druhy bylin vyskytující se na plochách.

3.4.2 Mortalita

Mortalita smrkového zmlazení v letech 2008 až 2010 byla vyhodnocována ve dvou výškových kategoriích. Jednalo se o smrkové zmlazení do 10 cm výšky a zmlazení nad 10 cm výšky. Ztížené odečítání odumřelých jedinců představovaly především malé semenáčky, jedno až dvouleté, které se velmi těžko hledají, vlivem rychlého rozkladu. Charakteristiky mortality zmlazení mezi roky 2008 – 2010 pomocí počtu nalezených odumřelých jedinců byly proto vyhodnoceny pro zmlazení vyšší než 10 cm.

Přesnější zjišťování mortality podle stáří obnovy bylo vyhodnoceno pro jedince do osmi let věku. Tato hranice osmi let byla stanovena z důvodu výskytu chyb, které vznikaly při odečítání jednotlivých přeslenů a malého podílu vyskytujících se jedinců kolem 20 cm výšky, která byla hranicí pro odečítání věku.

3.4.2.1 Mortalita zmlazení do 10 cm

Pro zjištění úmrtnosti smrkového zmlazení do 10 cm byla v letech 2008 až 2009 použita následující rovnice:

Počet odumřelých jedinců do výšky 10 cm = počet všech živých 2008 – počet všech živých jedinců 2009 + počet živých 1letých jedinců 2009 – počet nalezených odumřelých jedinců smrku nad 10 cm. Obdobným způsobem byla zjištěna mortalita pro rok 2010.

Z celkového počtu odumřelých smrkových semenáčků do výšky 10 cm byla nakonec odvozena mortalita smrkového zmlazení v letech 2008 až 2010.

3.4.2.2 Mortalita zmlazení nad 10 cm

Mortalita smrkového zmlazení v letech 2008 až 2010 byla stanovena z počtu nalezených odumřelých jedinců větších než 10 cm v roce 2009 a 2010 a počtu smrkových semenáčků větších než 10 cm v roce 2008.

3.4.2.3 Mortalita zmlazení na jednotlivých typech mikrostanovišť

Mortalita smrkového zmlazení na jednotlivých mikrostanovištích byla stanovena ve dvou výškových intervalech do 10 cm a nad 10 cm. Vypočtena byla z rozdílů hustot zmlazení v jednotlivých letech. Hustota smrkového zmlazení byla stanovena na 1 m² plochy.

4. Výsledky

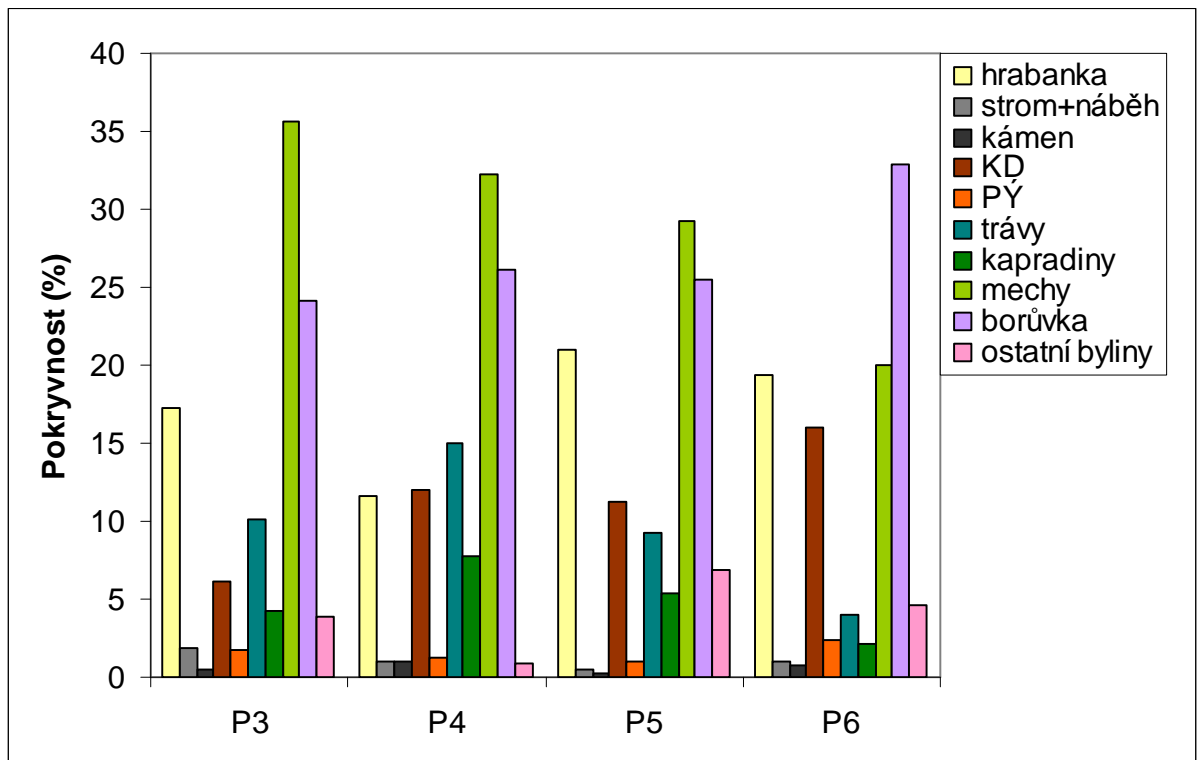
4.1 Výchozí stav přirozené obnovy v roce 2008

Z hlediska zastoupení jednotlivých dřevin velice významně převažoval smrk ztepilý (*Picea abies*) a to z 99 %. Druhou dřevinou, která se na ploše vyskytovala, byl jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) s 1 %. Na některých plochách se pomístně vyskytovala i jedle bělokorá (*Abies alba*), která kvůli nízkému zastoupení nebyla započítávána Tab. 1.

Tabulka 1. Charakteristiky přirozené obnovy zjištěné pro rok 2008. V levé části tabulky jsou zachyceny počty kusů zmlazení jednotlivých druhů dřevin. V pravé části je znázorněna četnost smrkového zmlazení v uvedených výškových intervalech. Veškeré počty jsou součtem z pěti čtverců 5 x 5 m na jednotlivých plochách.

Plocha	JD	JR	SM	Součet	Výšková struktura SM (cm)			
					0 - 20	20 - 50	50 - 100	100+
P3	0	32	2985	3017	2850	111	2	0
P4	0	6	1750	1756	1541	185	11	0
P5	3	9	917	929	481	252	79	53
P6	0	47	1559	1606	962	519	42	1
Celkem:	3	94	7211	7308	5834	1067	134	54

V roce 2008 byla největší pokryvnost zaznamenána u mechorostů. Jak je vidět na Obr. 5, druhým nejčastějším druhem vyskytující se na plochách, byla brusnice borůvka *Vaccinium myrtillus*. Třetí největší pokryvnost byla zaznamenána u hrabanky.

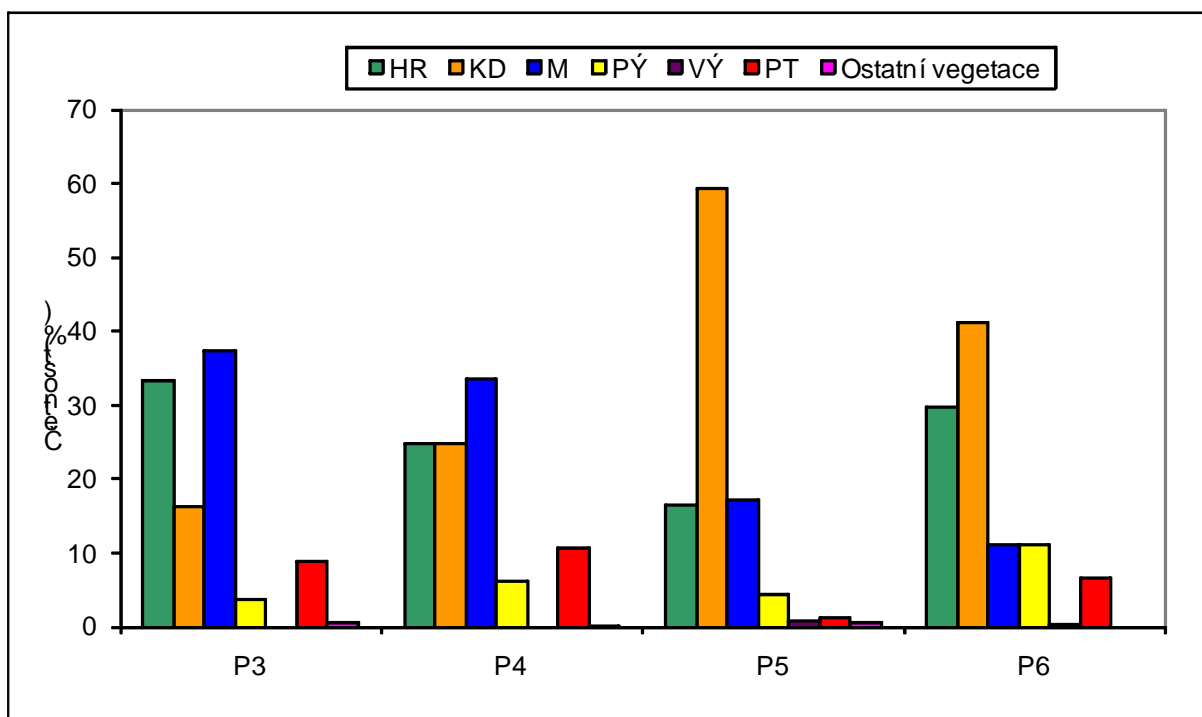


Obr. 5. Charakteristika celkové pokryvnosti v % stanovená pro výchozí rok 2008. Pokryvnost jednotlivých typů mikrostanovišť na plochách P3 – P6 byla vypočtena jako průměr hodnot pokryvností z pěti čtverců o rozměrech 5 x 5 m na každé ploše.

Nejvyšší počty jedinců byly zaznamenány u jednoletých až tříletých smrkových semenáčků. Jejich podíl na celkovém počtu jedinců se lišil i mezi jednotlivými plochami. Největší podíl celkového počtu zmlazení tvořili na plochách P3 a P4 (60 a 29 %), nejmenší na plochách P5 a P6 (5 a 6 %). Výšková struktura zmlazení se mezi jednotlivými plochami také lišila. Největšího zastoupení dosahovali nejmenší jedinci, jejich četnost obnovy klesala po dosažení výšky 30 – 40 cm. Na ploše P3, P4 a P5 byly zaznamenány nejvyšší počty smrkových semenáčků do výšky 5 cm. Rozdíl byl pouze na ploše P6, kde nebylo největší zastoupení smrku ve výšce do 5 cm, ale mezi 20 – 25 cm.

Výskyt přirozené obnovy smrku na jednotlivých typech mikrostanovišť nebyl jednoznačný. Na ploše P3 a P4 bylo nejvíce preferováno mikrostanoviště mechorostů, které tvořilo 37 a 34 % z celkového počtu zmlazení (Obr. 6). Druhé nejvíce obsazované mikrostanoviště byla na ploše P3 hrabanka (33 %), na ploše P4 tlející kmeny (25 %) a hrabanka (25 %). Oproti tomu bylo na plochách P5 a P6 nejvíce preferováno mikrostanoviště tlejících kmenů s poměrem zastoupení 59 a 41 %. Druhé nejvíce využívané mikrostanoviště na ploše P5 byla hrabanka společně s mechorosty. Na ploše P6

byla jednoznačně preferována hrabanka. Výskyt smrkového zmlazení na jednotlivých typech mikrostanovišť zobrazuje Obr. 6.



Obr. 6. Podíl smrkového zmlazení preferující různé typy mikrostanovišť v roce 2008. Četnost zmlazení byla vyhodnocena z pěti čtverců o rozměrech 5 x 5 m, které byly vyznačeny pro každou plochu.

4.2 Mortalita přirozené obnovy v letech 2008 - 2010

Během dalších dvou let pozorování vývoje porostů lze stanovit mortalitu z několika sledovaných ukazatelů. Prvním ukazatelem jsou nalezení odumřelí jedinci mezi jednotlivými roky, z jejichž počtů byla odvozena mortalita pro zmlazení do výšky 10 cm. Druhým ukazatelem byly meziroční změny početnosti výškových a věkových tříd. Celková mortalita mezi roky 2008 – 2010 byla odvozena ze změn celkových počtů obnovy v jednotlivých letech. Mortalita smrkového zmlazení se měnila nejen mezi jednotlivými plochami, ale jak je vidět v Tab. 2, k velkým rozdílům docházelo i mezi jednotlivými roky. Největší úmrtnost smrkových semenáčků byla zjištěna mezi roky 2008/2009, kdy celková mortalita vystoupala až na 35 %. Mezi roky 2009 a 2010 poklesl počet odumřelých jedinců na 9 %. Celková úmrtnost smrkového zmlazení mezi roky 2008 a 2010 činila 41 %. K největšímu úbytku smrkového zmlazení došlo na ploše P3 mezi roky 2008 a 2009, kde se úmrtnost vyšplhala až na 1 619 kusů, což byla více jak polovina původního počtu

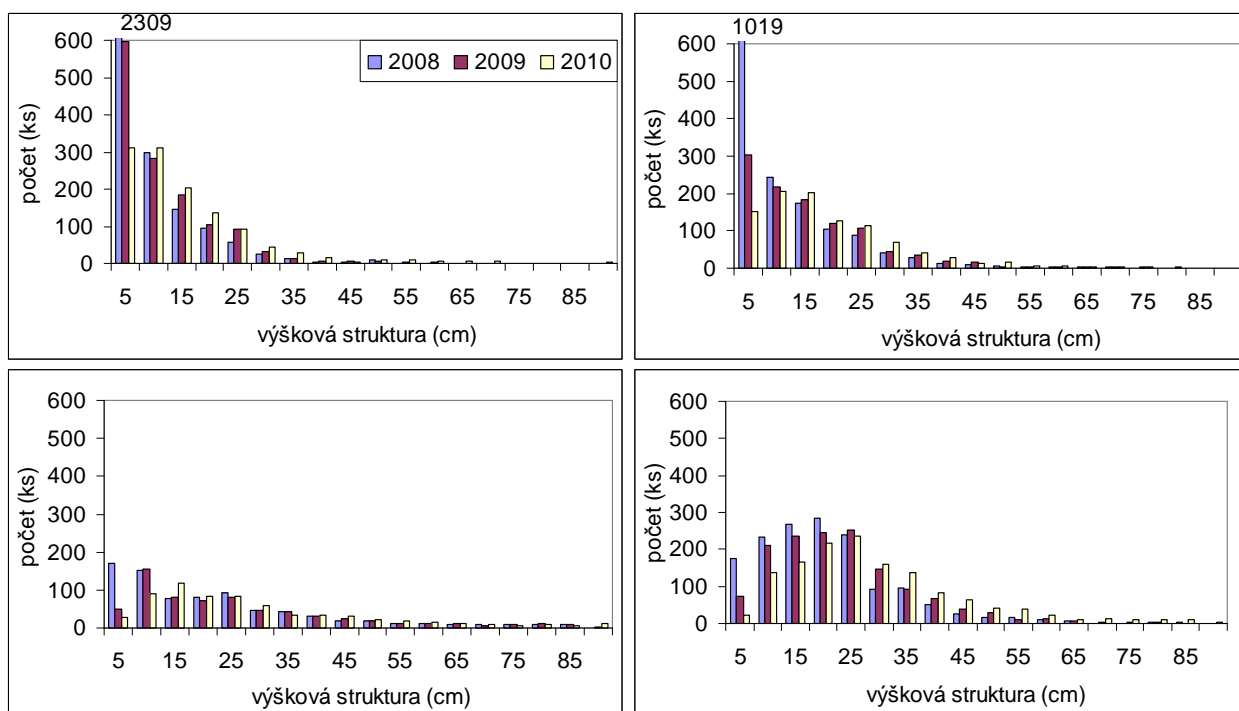
smrkových semenáčků. Oproti tomu k nejnižšímu úbytku zmlazení došlo na ploše P5 (0,3 %). Největší mortalita byla zjištěna u nejmladších semenáčků, které tvořily převažující část přirozené obnovy (Tab. 2).

Tab. 2. Změny četností smrkového zmlazení v letech 2008 – 2010. Počet jedinců je stanoven jako součet z pěti čtverců 5 x 5 m na jednotlivých plochách. Dále je uveden podíl jednoletých smrkových semenáčků v % a mortalita smrkového zmlazení v letech 2008/2009 a 2009/2010.

Rok	Plocha	Počet	1-leté (%)	Mortalita (%)
2008	P3	2985	62,6	
	P4	1750	42,1	
	P5	917	3,1	
	P6	1559	0,9	
	Celkem:	7211	37,1	
2009	P3	1366	28,6	67,9
	P4	1090	16,5	49,2
	P5	758	1,6	16,1
	P6	1460	0,9	6,7
	Celkem:	4674	12,7	43,8
2010	P3	1146	1,4	15,5
	P4	984	0,4	7,4
	P5	745	0,1	0,3
	P6	1355	0,1	6,2
	Celkem:	4230	0,5	8,2

4.3 Mortalita zmlazení dle výškových tříd

Největší mortalita smrkového zmlazení byla zjištěna u nejmenších jedinců, s jejich rostoucí výškou klesala (Obr. 7). Nárůst početnosti smrkového zmlazení vyšších jedinců v následujících letech byl způsoben postupným přirůstáním nižších jedinců do vyšších výškových tříd. Na ploše P3 až P5 došlo ke zvýšení početnosti zmlazení během sledovaného období u jedinců vyšších 15 cm, na ploše P6 byla tato hranice posunuta na 25 cm.



Obr. 7. Výšková struktura smrkového zmlazení v letech 2008 až 2010 na plochách P3, P4 (nahore) a P5, P6 (dole).

4.3.1 Zjišťování odumřelých jedinců

4.3.1.1 mortalita zmlazení do výšky 10 cm

Mortalita smrkového zmlazení do 10 cm v letech 2008 – 2009 dosáhla na všech plochách celkových 66 %. V následujícím roce 2010 byl zaznamenán pokles odumřelých jedinců a celková mortalita se mezi jednotlivými lety 2008 – 2010 zastavila na hranici 47 %. Nejvyšší mortalita byla zjištěna u nejmladších semenáčků na ploše P3, kde mortalita v letech 2008 a 2009 činila 76 %. Oproti tomu, nejmenší mortalita byla zaznamenána na ploše P6, kde podíl odumřelých semenáčků činil 20 %.

V následujícím roce došlo k prudkému poklesu mortality. Například na ploše P3 byla zjištěna mortalita pouhých 14 %. Na ploše P5 byl dokonce zjištěn větší počet živých jedinců než v roce předešlém a mortalita se tím silně potlačila, tento rozdíl byl pravděpodobně způsoben nízkou početností obnovy, zejména nejmenších jedinců.

Přesnější zjištění mortality bylo možné pro smrkové semenáčky do výšky 20 cm, u kterých byl zjišťován věk. K největším ztrátám docházelo v letech 2008 – 2010 u jednoletých semenáčků na ploše P3, kde mortalita dosahovala až 74 %. Zobrazena jsou jen data pro zmlazení do osmi let věku, u starších jedinců již docházelo k chybám při počítání jednotlivých přeslenů. Celková mortalita zmlazení do výšky 10 cm a nad 10 cm v letech 2008 až 2010 je uvedena v Tab. 3.

Tab. 3. Podíl celkové mortality v letech 2008/2009 a 2009/2010 pro smrkové zmlazení do výšky 10 cm a nad 10 cm v %.

Rok	Plocha	Mortalita < 10 cm (%)	Mortalita > 10 cm (%)
2008/2009	P3	47	6
	P4	38	4
	P5	29	4
	P6	14	2
	Celkem:	40	3
2009/2010	P3	12	4
	P4	5	3
	P5	0	2
	P6	4	2
	Celkem:	6	3

4.3.1.2 Mortalita zmlazení nad 10 cm

V roce 2008 bylo celkově nalezeno 83 odumřelých jedinců, přičemž tento údaj zahrnuje jedince odumřelé i několik let zpět. V roce 2009 bylo nalezeno 80 odumřelých jedinců, kteří byli rovnoměrně rozmístění po plochách. Tito jedinci představují odumřelé zmlazení během jednoho roku. V následujícím roce 2010 bylo zjištěno pouhých 21 odumřelých jedinců.

Průměrná výška všech nalezených odumřelých jedinců v letech 2008 – 2010 dosáhla výšky 27 cm, kde nejvyšší jedinci se nacházeli na ploše P5. Mortalita mezi roky 2008 – 2010 pro smrkové zmlazení vyšší než 10 cm byla zjištěna na celkových 6 %. Největší mortalita byla zjištěna opět pro plochu P3, kde bylo nalezeno 10 % odumřelých jedinců.

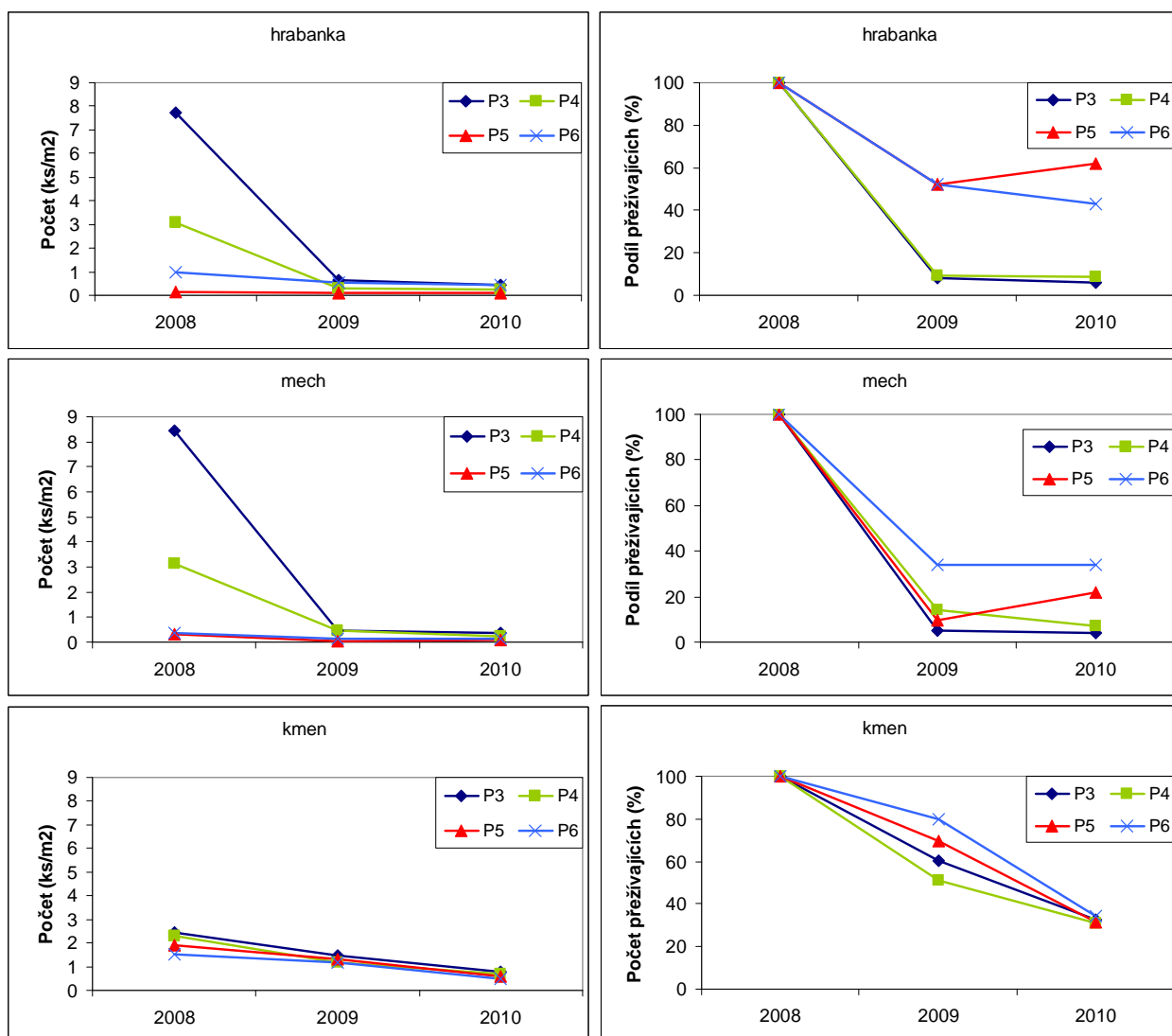
4.3.1.3 Mortalita zmlazení dle mikrostanovišť do 10 cm

Pro posuzování mortality na jednotlivých typech mikrostanoviště byla sledována změna hustoty zmlazení udávaná v kusech na m² (Tab 4). K největšímu poklesu počtu zmlazení došlo na mikrostanovišti mechy a hrabanka, na kterých bylo v roce 2008 nalezeno v průměru 8 jedinců na m², o rok později jen 1 jedinec na m². Mezi roky 2009 a 2010 byla zjištěna největší mortalita u mikrostanoviště typu tlející kmeny, dále pak u paty kmene a pahýlů, jak je vidět na Obr. 6. Během těchto let již nedocházelo k takovým výrazným poklesům hustoty zmlazení. Nejmenší pokles početnosti mezi roky 2008 a 2010 byl zaznamenán na stanovišti typu tlející kmen.

Tab. 4. Průměrná změna hustoty smrkového zmlazení do 10 cm v ks/m² a mortalita v % na jednotlivých plochách. Hodnoty mortality byly vypočítány z podílu odumřelých jedinců v jednotlivých letech 2009 a 2010 vztažených k počtu jedinců v roce 2008.

Smrk ≤ 10 cm		Hrabanka		Mech		Kmen		Pahýl		Pata stromu	
Plocha	Rok	Ks/m ²	%	Ks/m ²	%	Ks/m ²	%	Ks/m ²	%	Ks/m ²	%
P3	2008	7,7		8,4		2,4		0,6		1,5	
	2009	0,6	92	0,4	95	1,5	40	0,4	39	1,1	30
	2010	0,4	94	0,4	96	0,8	68	0,3	53	0,5	68
P4	2008	3,1		3,1		2,3		0,6		1,0	
	2009	0,3	91	0,4	86	1,2	49	0,6	7	0,3	69
	2010	0,3	91	0,2	93	0,7	69	0,3	53	0,2	79
P5	2008	0,2		0,3		1,9		0,0		0,1	
	2009	0,1	48	0,0	90	1,3	31	0,1	63	0,0	0
	2010	0,1	38	0,1	78	0,6	69	0,0	100	0,0	0
P6	2008	1,0		0,4		1,5		0,2		0,2	
	2009	0,5	48	0,1	66	1,2	20	0,1	58	0,2	27
	2010	0,4	57	0,1	66	0,5	66	0,0	88	0,0	93

Podíl přežívajících jedinců pro vybraná mikrostanoviště typu hrabanka, mech a tlející kmen v jednotlivých letech je uveden na Obr. 8. Největší pokles početnosti přežívajících semenáčků byl vždy zaznamenán mezi roky 2008 – 2009. Výjimku tvořila pouze plocha P5 na stanovišti hrabanka a mech, kde byl naopak zjištěn přírůst. To je zřejmě dáno menším počtem živých jedinců, u kterých každá drobná změna velice silně ovlivňuje průběh jednotlivých křivek. V letech 2009 – 2010 byl pokles hustoty zmlazení pozvolnější. Jediným typem mikrostanoviště, kde je rovnoměrný pokles odumřelých jedinců během roku 2008 – 2010, je tlející kmen (Obr. 8).



Obr. 8. Změny hustoty (levý graf) a podíl přežívajících jedinců v letech 2009 a 2010 stanovený z celkového počtu živých jedinců v roce 2008 (pravý graf) pro smrkové zmlazení do 10 cm. Z výpočtů jsou vyloučeni nově vzešní jedinci z roku 2009 – 2010.

4.3.1.4 Mortalita zmlazení dle mikrostanovišť nad 10 cm

Z hlediska změny početnosti u smrkového zmlazení nad 10 cm, jak je vidět v Tab. 5 nedocházelo k výrazným změnám. Na všech plochách v každém roce, pro jednotlivé typy stanoviště byl nalezen v průměru většinou 1 jedinec na m². Výjimku tvoří pouze mikrostanoviště tlející kmen, kde se průměrně nacházeli 2 odumřelí jedinci na m². V roce 2009 na ploše P6 bylo dokonce nalezeno 5 odumřelých jedinců na m².

Podíl odumřelých jedinců v procentech v tomto případě nebyl brán v úvahu. Vzhledem k tomu, že k smrkovému zmlazení nad 10 cm přirostli další jedinci z předchozích let, spadající do této třídy, nebyly by tyto výsledky objektivní.

Tab. 5. Změna hustoty smrkového zmlazení nad 10 cm v ks/m².

Smrk ≥ 10 cm		Hrabanka	Mech	Kmen	Pahýl	Pata stromu
Plocha	Rok	Ks/m ²	Ks/m ²	Ks/m ²	Ks/m ²	Ks/m ²
P3	2008	0,2	0,5	1,4	0,3	0,6
	2009	0,2	0,2	1,8	0,3	0,9
	2010	0,7	0,2	2,2	0,2	0,8
P4	2008	0,4	1,6	1,1	0,3	0,5
	2009	0,8	1,2	1,2	0,4	0,6
	2010	1,3	1,0	1,5	0,5	0,7
P5	2008	1,0	0,9	2,1	0,3	0,0
	2009	1,0	0,2	2,6	0,3	0,0
	2010	1,7	0,7	2,2	0,3	0,0
P6	2008	2,6	1,0	3,6	1,1	0,6
	2009	2,2	0,3	4,4	0,9	0,8
	2010	3,5	0,8	3,8	0,5	0,4

Nejpříznivějším mikrostanovištěm pro vzcházení semenáčků na ploše P3 a P4 byly mechorosty..Na ploše P5 a P6 se nejvhodnějším mikrostanovištěm jeví tlející kmeny. Pro odrůstání smrkových semenáčků vycházejí tlející kmeny jako nejlepší mikrostanoviště, u kterého byla zjištěna nejmenší mortalita. Naopak největší mortalita byla zaznamenána u nejmladších jedinců na mikrostanovišti mech, u starších jedinců na mikrostanovišti tlejících kmenů.

5. Diskuse

5.1 Výskyt smrkových semenáčků před rozpadem horního stromového patra

Proměnlivý vývoj přirozeného zmlazení před odumřením a následným rozpadem horního stromového patra mateřského porostu nám umožní sledovat změny a vývoj přirozeného zmlazení smrku v následujících letech. Před zjišťováním jednotlivých charakteristik vývoje smrkového zmlazení, se na všech zkusných plochách vyskytovala přirozená obnova smrku řádově v desítkách tisíc jedinců na hektar (Svoboda & Zenáhlíková 2009). Z hlediska zastoupení jednotlivých dřevin velmi výrazně převažoval smrk ztepilý (*Picea Abies*). Je to především dáno tím, že smrk je v těchto podmínkách ve svém domácím prostředí. Během klíčení bylo zjištěno, že nejlépe se vyvíjeli smrkové semenáčky rostoucí na padlých kmenech mateřského porostu. Tuto spojitost druhového složení s převahou smrku a nově klíčících smrkových semenáčků vysvětluje Marx et al. (2008) druhovým složením rozkládajících se kmenů. Největší výskyt jedinců zmlazení smrku v roce 2008 byl zaznamenán na ploše P3 a P4. Právě v tomto roce, kdy byla zjišťována dynamika přirozené obnovy, vyklíčilo na těchto dvou plochách největší množství smrkových semenáčků. Jedním z důvodů, který vysvětluje tyto vysoké počty smrkového zmlazení, byl právě nastupující semenný rok, který v tomto období zajistil bohatou semennou zásobu, jak potvrzuje Mayer et al. (2004). Druhým možným důvodem, který objasňuje zvýšený výskyt smrkových semenáčků je ten, že v roce 2008 postupně docházelo k odumírání mateřského porostu, který pravděpodobně na tuto situaci reagoval maximalizací semenné úrody.

5.2 Dynamika přirozené obnovy po rozpadu horního stromového patra

Nejvyšší počty smrkových semenáčků byly v roce 2008 zaznamenány na ploše P3 a P4. S postupem času, kdy došlo k odumírání semenáčků, byla zároveň na ploše P3 zjištěna největší mortalita, která se na konci roku zastavila na 68 %. Nejnižší mortalita byla zaznamenána na ploše P5, kde se vyskytovalo nejmenší množství nejmladších semenáčků (Svoboda & Zenáhlíková 2009), u kterých dochází k největším ztrátám, a zároveň větší

podíl již odrostlejšího zmlazení, které dokáže lépe odolávat vnějším vlivům. Vysoké počty smrkového zmlazení na jednotlivých plochách (Svoboda & Zenáhlíková 2009) poukazují na to, že smrkové porosty s vysokou hustotou zápoje jsou schopné zabezpečit životaschopnou banku přirozené obnovy. Díky nedostatku slunečního záření tato smrková semena uložená v přízemní vrstvě v době před odumřením mateřského porostu zpomalují vlastní vývoj a představují tak klíčový základ pro nově vznikající generace po rozpadu horního stromového patra, jak popisují některé studie (Rammig et al. 2006, Schönenberger 2002).

Výskyt smrkového zmlazení na jednotlivých plochách ukazuje preferenci jednotlivých typů mikrostanovišť. Určitý vliv substrátu na přirozenou obnovu horských smrčín je popisován mnohými autory (Jonášová & Matějková 2007, Hofgaard 1993, Baier et al. 2007, Diaci et al. 2005). K největšímu úbytku smrkového zmlazení docházelo na stanovištích typu hrabanka a mech. Pravděpodobně je to dáno největším počtem semenáčků vyskytujících se na těchto mikrostanovištích, které mezi sebou soupeří za účelem zajištění výhodnějšího postavení, kde svou roli hraje i kompetice (Hanssen 2003, Grassi & Giannini 2005). Názory na příznivost hrabanky pro přirozenou obnovu smrku se různí. Vliv tohoto mikrostanoviště může být zřejmě modifikován dalšími stanovištními faktory. Některými autory je hrabanka společně s tlejícím dřevem považována za jedno z nejpříznivějších typů mikrostanovišť (Hanssen 2002, Jonášová & Prach 2004). Baier et al. (2007) a Hanssen (2003) dokonce uvádějí, že se vzrůstající tloušťkou humusové vrstvy roste i pravděpodobnost výskytu semenáčků smrku ztepilého. Jiní autoři naopak přisuzují nahromaděnému smrkovému opadu na povrchu půdy negativní vliv na přežívání semenáčků jehličnatých dřevin. Silné vrstvy opadu mohou být totiž náchylné k vysychání a mohou znesnadňovat semenáčkům, aby jejich kořeny rychleji dosáhly minerální půdy (Brang 1998, Greene et al. 1999). Taktéž názory na vliv mechového patra z hlediska vzcházení a přežívání semenáčků smrku ztepilého nejsou dosud jednotné. Valkonen & Maguire (2005) uvádějí, že na místech s vysokou pokryvností mechů obecně zaznamenali nízké počty vzešlých semenáčků smrku ztepilého. Jonášová & Prach (2004) naopak vyhodnotili mechy jako v celku příznivé mikrostanoviště pro vzcházení semenáčků této dřeviny, ale zároveň také potvrdili vysokou mortalitu semenáčků rostoucích na tomto typu mikrostanoviště. Hörnberg et al. (1997) spatřují příčinu mortality semenáčků v jejich utlačení hustými porosty mechu. Tuto skutečnost potvrzují námi zjištěné výsledky, kde

např. na ploše P3 byla zjištěna mortalita na stanovišti mechů mezi lety 2008 a 2009 na 95 %.

Naopak k nejmenším ztrátám docházelo na stanovišti typu tlející dřevo, ať už ve formě tlejících kmenů či pahýlů a pařezů, jak potvrzují i jiné práce (Hofgaard 1993, Svoboda 2005, Zielonka 2006, Baier et al. 2007). V dalších letech 2009 a 2010 již došlo k ustálení změn a díky nízké mortalitě smrkových semenáčků na stanovišti tlejícího dřeva, můžeme říci, že se toto stanoviště jeví jako nejpříznivější. Nejvíce semenáčků bylo nalezeno na dřevě nejvyššího stupně rozkladu. Tyto rozkládající se kmeny mohou poskytovat příznivé stanoviště k uchycení náletu již v deseti letech po odumření (Zielonka 2006) a nadále zůstávají důležitým substrátem pro obnovu po celou dobu rozkladu (Hofgaard 1993). Nejméně vhodné mikrostanoviště pro uchycení smrkového zmlazení bylo zjištěno u ostatní vegetace, v které se nacházelo nejmenší množství smrkového zmlazení (Jonášová & Prach 2004). Bylinné patro nacházející se v bezprostřední blízkosti semenáčků, představuje soupeření o vodu, světlo a živiny (Cornett et al. 1998). Všechny druhy trav rostoucí v hustých kobercích představují velkou konkurenci, především *Calamagrostis villosa* (Hanssen 2003, Diaci et al. 2005), která je hojně přítomná i na našich plochách. Starší jedinci, kteří odolali velkému tlaku vegetace, jsou již schopni odrůstání bez výraznějších ztrát. Tuto skutečnost přežívání odrostlejšího zmlazení smrku potvrzují Jonášová & Prach (2004) v porostech travin druhu *Avenella flexuosa*.

Mortalita smrkového zmlazení do 10 cm v letech 2008 až 2010 se zastavila na konečné hranici 47 %, opačný rozdíl mortality byl zaznamenán u smrkového zmlazení nad 10 cm, kde celková mortalita činila pouhých 6 %. Podobné hodnoty byly zjištěny i u některých studií ze Skandinávie (Lundqvist & Nilson 2007). Při sledování mortality smrkového zmlazení v severní části Švýcarska zaznamenal Streit et al. (2009) u jedinců do výšky 10 cm úmrtnost 53 %. Z celkového zmlazení 33 % úspěšně odrostlo a 14 % jedinců nepřesáhlo výšku 10 cm. U jedinců vyšších než 10 cm nepřesáhla úmrtnost více jak 20 % (Streit et al. 2009).

U nalezených odumřelých jedinců smrkového zmlazení nad 10 cm v letech 2008 až 2010 byla dynamika mortality podobná jako u zmlazení do 10 cm. Nedosáhla však tak vysokých hodnot. Nejvyšší počty odumřelých jedinců byly zaznamenány u nejnižších výškových tříd. Odlišnosti výškové struktury odumřelých jedinců nad 10 cm mezi

plochami odráží rozdílnou výškovou strukturu obnovy na jednotlivých plochách (Svoboda & Zenáhlíková 2009).

6. Závěr

Tato práce se zabývala dynamikou přirozené obnovy horských smrčín v porostech, které začaly odumírat v roce 2008 po napadení lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*), kterému předcházela rozsáhlá větrná disturbance. Sledování změn přirozené obnovy smrku po odumření mateřského porostu probíhalo se zaměřením na mortalitu mezi jednotlivými lety 2008 až 2010.

Na analyzovaných plochách byla zajištěna vysoce četná banka smrkových semen, která dokázala na plochách vyklíčit před rozpadem horního stromového patra. V roce 2008 tak představovaly jedno až dvouleté semenáčky nejpočetnější zastoupení, ale zároveň v následujícím roce 2009 byla u těchto semenáčků zaznamenána nejvyšší mortalita. Ta činila u jednoletých semenáčků téměř 96 %. Celková mortalita smrkového zmlazení v letech 2008 až 2010 ve výšce do 10 cm se zastavila na hranici 47 %. Z hlediska jednotlivých typů mikrostanovišť byla největší mortalita zjištěna u hrabanky a mechorostů. Nejmenší mortalita byla prokázána na mikrostanovišti s tlejícími kmeny, které tvořily s přibývajícím věkem semenáčků nejstabilnější stanoviště. S přibývajícím výškou a věkem mortalita smrkového zmlazení klesala. Tuto skutečnost potvrzují jedinci větší než 10 cm, u kterých byla celková mortalita v letech 2008 až 2010 zjištěna na 6 %. Mezi jednotlivými mikrostanovišti z hlediska mortality nedocházelo k výraznějším změnám, vyšší nárůst mortality byl zaznamenán pouze u mikrostanoviště tlejících kmenů.

Vzhledem k postupnému rozpadu horního stromového patra, můžeme předpokládat zlepšení světelných podmínek, které budou velmi výrazně ovlivňovat průběh dalšího vývoje smrkového zmlazení. Zejména rychlost odrůstání byla do nedávné doby limitována právě nedostatkem světla. Nejen na Šumavě, ale i v horských smrčinách jiných zemí výsledky prokázaly, že výskyt porostních mezer, které vznikají rozpadem horního stromového patra, patří mezi důležité procesy ovlivňující přirozenou obnovu smrku a napomáhají tak k vytvoření vhodné struktury, která zvyšuje stabilitu porostů.

7. Literatura

- Albrecht J., 2003: Českobudějovicko Chráněná území ČR svazek VIII. – Agentura ochrany přírody a krajiny a Ekocentrum Brno, Praha, 808 s.
- Anonymus, 2009: Ústav Pro Hospodářskou Úpravu Lesů. – Brandýs nad Labem, 105-109 s.
- Attwill P. M., 1994: The disturbance of forest ecosystems - the ecological basis for conservative management. *Forest ecology and management* 2: 247-300 s.
- Baier R., Meyer J., Gottlein A., 2007: Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* L.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forest of the Bavarian Limestone Alps. – *European Journal of Forest Research* 126: 11–22 s.
- Began M., Harper J. L., Townsend C. R.: 1997: Ekologie. Jedinci, populace a společenstva. – Vydavatelství Univerzity Palackého, 613-627 s.
- Brang P., 1998: Early seedlings establishment of *Picea Abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. – *Canadian Journal of Forest Research* 28 (4): 626-639 s.
- Cornett M. W., Puettmann K. J., Reich P. B., 1998: Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. – *Canadian Journal of Forest Research* 28: 196–205 s.
- Diaci J., Pisek R., Boncina A., 2005: Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea Abies* forest in the Slovenian Alps. – *European Journal of Forest Research* 124: 29-36 s.
- Fischer A., Lindner M., Abs C., Lasch P., 2002: Vegetation dynamics in central European forests ecosystems (near – natural as well as managed) after storm events. – *Folia Geobotanica* 37: 17-32 s.
- Franclin F. J., Spies T. A., Van Pelt R., 2002: Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. – *Forest Ecology and Management* 1: 399-423 s.

- Grassi G. & Giannini R., 2005: Influence of light and competition on crown and shoot morphological parameters of Norway spruce and silver fir saplings. – *Annals of Forest Science* 62: 269-274 s.
- Greene D. F., Zásada J. C., Sirois L., Kneeshaw D., Morin H., Charron I., Simard M.J., 1999: A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. – *Canadian Journal of Forest Research* 29: 824-839 s.
- Gromtsev A., 2000: Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European russia: A review. – *Silva Fennica* 3: 41-55 s.
- Hanssen K. H., 2002: Effects of seedbed substrates on regeneration of *Picea Abies* from seeds. – *Scandinavian Journal of Forest Research* 17: 511-521 s.
- Hanssen K. H., 2003: Natural regeneration of *Picea Abies* on Small clear-cuts in SE Norway. – *Forest ecology and management* 180: 199-213 s.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline, S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K., Cummins K. W., 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. – *Advances in Ecological Research* 15: 133-302 s.
- Heurich M. & Neufanger M., 2005: Die Wälder des Nationalparks Bayerischer Wald. – *Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald*, 176 s.
- Hofgaard A., 1993: Structure and Regeneration Patterns in a Virgin *Picea-Abies* Forest in Northern Sweden. – *Journal of Vegetation Science* 4: 601–608 s.
- Hofgaard A., 2009: Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. – *Journal of Vegetation Science* 2: 601-608 s.
- Hörnberg G., Ohlason M., Zackrisson O., 1997: Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. – *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1015-1023 s.
- Hubený P., 2008: Věk horských smrčín. – *Šumava* 13: 12-13 s.
- Jelínek J., 1997: Historický průzkum – Ověřování genofondu smrku ztepilého *P. abies* (L.) na vytypovaných lokalitách NP Šumava. – *Správa Národního Parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, Vimperk, nestránkováno.*

- Jonášová M. & Matějková I., 2007: Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. – Canadian Journal of Forest Research 1: 1907-1914 s.
- Jonášová M. & Prach K., 2004: Central-European mountain spruce (*Picea Abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. – Ecological Engineering 23: 15-27 s.
- Jonášová M. & Prach K., 2008: The influence of bark beetles outbreak vs. Salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. – Biological conservation 141: 1522-1535 s.
- Jonášová M., 2008: Vítr a kůrovec obnovují horské smrčiny. – Šumava 13: 4-7 s.
- Kopáček J., Stuchlík E., Veselý J., Schaumburg J., Anderson I., Fott J., Hejzlar J., Vrba J., 2002: Hysteresis in reversal of Central European mountain lakes from atmospheric acidification. – Water, Air and Soil Pollution, Focus 2: 91-114 s.
- Kopáček J., Procházková L., Hejzlar J., Blažka P., 1997: Trends and seasonal patterns of bulk deposition of nutrients in the Czech Republic. – Atmospheric Environment 31: 797–808 s.
- Korpel S., 1995: Die Urwälder der Westkarpaten. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 310 s.
- Košulič M., 2008: Dynamika horských lesů po disturbancech. – Lesnická práce 2: 24 s.
- Krejčí F., Dvořák L., 2008: Zelená Šumava. – Šumava 13: 04-07 s.
- Kreyling J., Schmiedinger, A; Macdonald, SE; Beierkuhnlein, C., 2008: Slow understory redevelopment after clearcutting in high mountain forests. – Biodiversity and Conservation 9: 2339- 2355 s.
- Křenová Z., 2008: Horské smrčiny. – Ochrana přírody, online: <http://www.casopis.ochranaprirody.cz/fotografie-z-obalky/horske-smrciny.html>, cit. 16.4. 2009
- Křístek J. & Urban, J., 2004: Lesnická Entomologie. – Academia, 445 s.
- Kučera A., Černý M., 2008: Seznamte se s šumavskými horskými smrčinami. – Šumava 13: 8-11 s.

- Kupferschmid A. D. & Bugmann H., 2005: Predicting decay and ground vegetation development in *Picea abies* snag stands. – *Plant Ecology* 8: 247-268 s.
- Kuuluvainen T. & Kalmari, R., 2003: Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. - *Annales Botanici Fennici* 12: 401-413 s.
- Kuuluvainen T., Hokkanen T. J., Jarvinen E., Pukkala T., 1993: Faktors related to seedlings growth in a boreal Scots pine Stand – A spatial analysis of a vegetation-soil system. – *Canadian Journal of Forest Research* 23 (10): 2101-2109 s.
- Lundqvist L. & Nilson K., 2007: Regeneration dynamics in an uneven-aged virgin Norway Spruce forest in northern Sweden. – *Scandinavian Journal of Forest Research* 22: 304–309 s.
- Mayer P., Abs C., Fischer A., 2004: Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian Forest - key factors and relevance for forest dynamics. – *Forest Ecology and Management* 188: 279–289 s.
- Marx L. & Walters M. B., 2008: Survival of tree seedlings on different species of decaying wood maintains tree distribution in Michigan hemlock–hardwood forests. – *Journal of Ecology* 2: 505-513 s.
- Míchal I., 1992: Obnova ekologické stability lesů. – *Academia*, 169 s.
- Musil I., 2003: Lesnická dendrologie I. – Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Katedra dendrologie a šlechtění lesních dřevin, 177 s.
- Ohlson M., Soderstrom L., Hornberg G., Zackrisson O., Hermansson J. 1997: Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. – *Biological Conservation*, 81: 221-231.
- Ohlson M. & Zackrisson O., 1992: Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. – *Canadian Journal of Forest Research* 22: 1869-1877 s.
- Podrázský V., 1999: Dynamika a management lesních ekosystémů I, *Ekologie lesa*. – Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Katedra pěstování lesů, 98 s.

- Rammig A., Fahse, L., Bugmann, H., Bebi, P. 2006: Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. – *Forest Ecology and Management* 2: 123-136 s.
- Rammig A., Fahse, L., Bugmann, H., Bebi, P. 2007: Wind disturbance in mountain forests: Simulating the impact of management strategies, seed supply, and ungulate browsing on forest succession. – *Forest ecology and management* 1: 1-13 s.
- Rogers P., 1996: Disturbance ecology and forest management: a review of the literature. – *United States Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station* 5: 14-16 s.
- Rosenvald R., 2008: For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. – *Forest Ecology and Management* 2: 1-15 s.
- Rypáček V., 1957: *Biologie dřevokazných hub*. – Nakladatelství ČSAV, Praha 209 s.
- Shea K., 2004: Moving from Pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. – *Ecology Letters* 6: 491- 508 s.
- Schönenberger W., 2002: Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first 10 years after the 1990 storm Vivian. – *Forest Snow Landscape Research* 77: 61–80 s.
- Sousa P. W., 1984: The Role of Disturbance in Natural Communities. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391 s.
- Splechtna B.E., Gratser G., Black B.A., 2005: Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis. – *Journal of Vegetation Science* 16: 511- 522 s.
- Streit K., Wunder J., Brang P., 2009: Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. – *Forest Ecology and Management* 257: 1902–1909 s.
- Svoboda M., 2005: Množství a struktura mrtvého dřeva a jeho význam pro obnovu lesa ve smrkovém horském lese v oblasti rezervace Trojmezna (Amount and structure of

- the dead wood and its importance for spruce regeneration in Trojmezna old-growth spruce mountain forest). – *Zprávy z lesnického výzkumu* 50: 33–45 (in Czech).
- Svoboda M., 2008: Efekt disturbancí na dynamiku horského lesa s převahou smrku ve střední Evropě. – *Ochrana přírody* 1: 31-33 s.
- Svoboda M. & Pouska V., 2008: Structure of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. – *Forest Ecology and Management* 4: 2177-2188 s.
- Svoboda M., & Zenáhlíková J., 2009: Historický vývoj a současný stav lesa v NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmezne. – *Příroda, Praha* 28: 71-122 s.
- Třeský T., 2009: Faktory ovlivňující vývoj a obnovu lesů po rozsáhlých narušeních na příkladu horských smrkových lesů. – *Bakalářská práce, dep. Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Praha* 37 s.
- Ulbrichová I., Remeš J., Štícha V., 2008: Vyhodnocení přirozené obnovy smrku NP Šumava. – *Management biodiverzity v Krkonoších a na Šumavě* 1-8 s.
- Valkonen S. & Maguire D. A., 2005: Relationship between seedbed properties and the emergence of spruce germinants in recently cut Norway spruce selection stands in Southern Finland. – *Forest Ecology and Management* 210: 255-266 s.
- Vávrová E., 2009: Dynamika přízemní vegetace a přirozená generativní obnova smrku ztepilého v horských smrčinách Krkonoš v období po výrazném snížení imisí SO₂ (Dynamic of ground vegetation and natural generative regeneration of Norway spruce in mountain spruce forests in Krkonoše mountains after a substantial reduction in air pollution SO₂). – *Doktorská disertační práce, dep. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, Praha* 151 s. (in Czech).
- Vitousek M. P., 1990: Biological Invasions and Ecosystem Processes: Towards an Integration of Population Biology and Ecosystem Studies. – *Oikos* 2: 7-13 s.
- Zielonka T., 2006: Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine spruce forests of the western Carpathians, Poland. - *Canadian Journal of Forest Research-Revue canadienne de Recherche Forestiere* 10: 2 614-2 622 s.

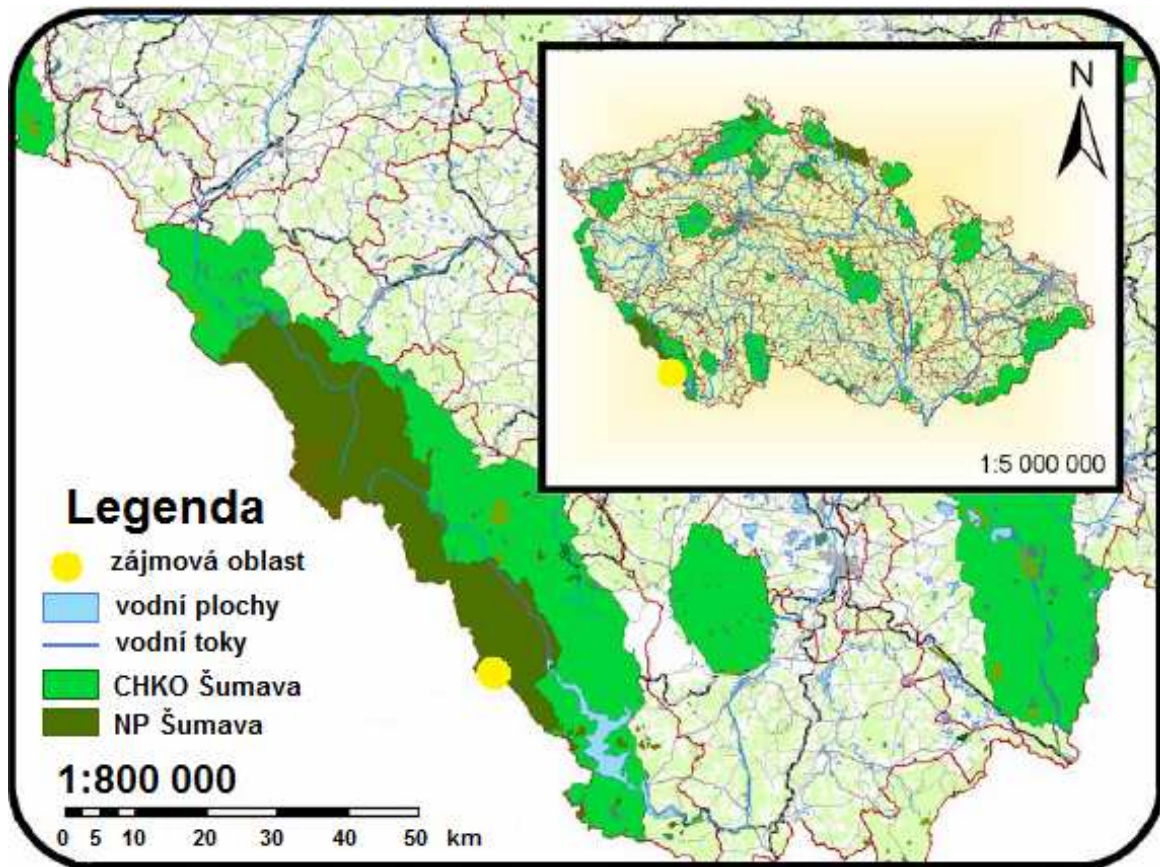
8. Seznam příloh

Příloha 1: Poloha analyzované oblasti v rámci ČR a NP Šumava

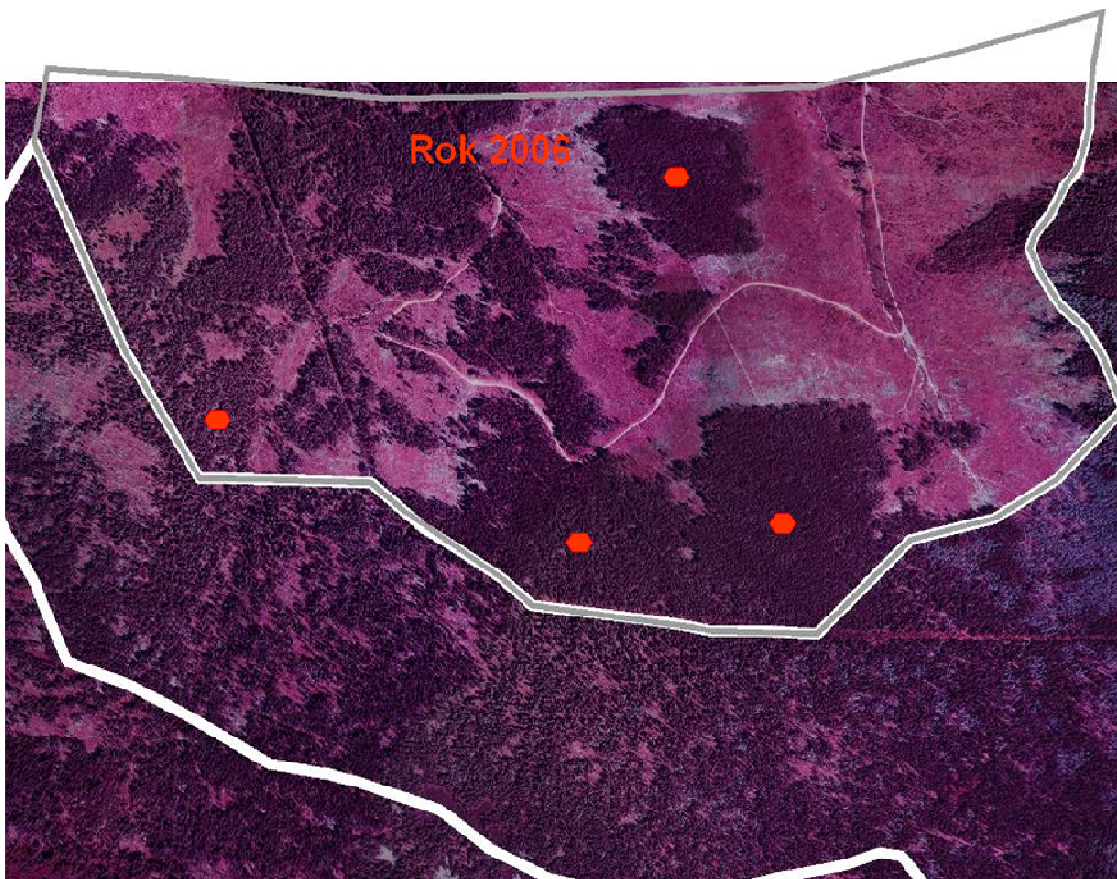
Příloha 2: Typologická mapa zájmové oblasti (Zdroj Správa NPŠ)

Příloha 3: Letecký snímek zájmového území z roku 2006 s vyznačenými plochami

Příloha 4 : Charakteristické smrkové zmlazení na tlejících kmenech



Příloha 1. Poloha analyzované oblasti v rámci ČR a NP Šumava



Příloha 3. Letecký snímek zájmového území z roku 2006 s vyznačenými plochami.



Příloha 4. Charakteristické smrkové zmlazení na tlejících kmenech