

Česká zemědělská univerzita v Praze

fakulta lesnická a dřevařská

katedra ekologie lesa

Sukcese smrku ztepilého na mrtvém dřevě: Jak se liší klíčení, růst a mortalita v různých úsecích ležících kmenů?

Diplomová práce

Autor: Bc. Dominika Hetešová

Vedoucí práce: Ing. Radek Bače, PhD.

2017

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Dominika Hetešová

Lesní inženýrství

Název práce

Sukcese smrku ztepilého na mrtvém dřevě: Jak se liší klíčení, růst a mortalita v různých úsecích ležících kmenů?

Název anglicky

Norway spruce succession on deadwood: How do germination, growth and mortality vary among different sections of lying logs?

Cíle práce

Cílem práce bude odpověď na následující otázky;

- (1) Jaký je vliv polohy semenáčků smrku na mrtvém dřevě na jejich uchycování, mortalitu a přírůst?
- (2) Co je nejčastější příčinou mortality semenáčků na stanovišti mrtvé dřevě?
- (3) Jaký je trend závislosti tloušťky segmentu ležícího kmene na velikosti přírůstků jednotlivých semenáčků?
- (4) Jaký vliv má výrazné rozvolnění korunového zápoje na sukcesi smrku na ležících kmenech?

Metodika

1. Sběr dat o vlastnostech ležících kmenů, klíčení a mortalitě semenáčků smrku na trvalých výzkumných plochách v NP Šumava a CHKO Jeseníky.
2. Hodnocení hemisférických fotografií nad ležícími kmeny.
3. Matematické a statistické zpracování dat.
4. Příprava diplomové práce.

Doporučený rozsah práce: 50 stran

Klíčová slova

Smrk ztepilý, *Picea abies*, mrtvé dřevo, semenáčky, mortalita, mikrostanoviště, ležící kmeny

Doporučené zdroje informací

- Bače, R., Svoboda, M., Janda, P., Morrissey, R. C., Wild, J., Clear, J. L., ... & Donato, D. C. (2015). Legacy of Pre-Disturbance Spatial Pattern Determines Early Structural Diversity following Severe Disturbance in Montane Spruce Forests. *PLoS one*, 10(9), e0139214.
- Bače, R., Svoboda, M., Pouska, V., Janda, P., & Červenka, J. (2012). Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 266, 254-262.
- Harmon, M. E., & Franklin, J. F. (1989). Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 48-59.
- Harmon, M. E. (1989). Effects of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the *Picea-Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington. *American Midland Naturalist*, 112-124.
- Ilisson, T., Köster, K., Vodde, F., & Jõgiste, K. (2007). Regeneration development 4–5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. *Forest ecology and management*, 250(1), 17-24.
- Kupferschmid, A. D., & Bugmann, H. (2005). Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205(1), 251-265..
- Narukawa, Y., & Yamamoto, S. (2003). Development of conifer seedlings roots on soil and fallen logs in boreal and subalpine coniferous forests of Japan. *Forest ecology and management*, 175(1), 131-139.
- Robert, E., Brais, S., Harvey, B. D., & Greene, D. (2012). Seedling establishment and survival on decaying logs in boreal mixedwood stands following a mast year. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1446-1455.
- Sugita, H., & Nagaike, T. (2005). Microsites for seedling establishment of subalpine conifers in a forest with moss-type undergrowth on Mt. Fuji, central Honshu, Japan. *Ecological Research*, 20(6), 678-685.
- Zielonka, T. (2006). When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science*, 17(6), 739-746.
-

Předběžný termín obhajoby

2016/17 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Radek Bače, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 3. 3. 2017

prof. Ing. Miroslav Svoboda,
Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 5. 3. 2017

prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 19. 04. 2017

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „Sukcese smrku ztepilého na mrtvém dřevě: Jak se liší klíčení, růst a mortalita v různých úsecích ležících kmenů?“ vypracovala samostatně pod vedením Ing. Radka Bače, PhD., a použila jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědoma, že zveřejněním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne 14. 4. 2017

Podpis autora:

Poděkování: Děkuji svému školiteli Ing. Radkovi Bače PhD. za pomoc při vedení diplomové práce, Petru Chajmovi za cenné rady v oblasti statistiky, Magdě Pospíšilové, která měla vždycky trpělivost a Milanu Sedláčkovi za cenné připomínky k formální úpravě. V neposlední řadě patří dík mé rodině za podporu při studiu a tvorbu potřebného zázemí.

Abstrakt:

Práce hodnotí vývoj přirozeného zmlazení na odumřelých ležících kmenech v oblasti přirozených horských smrkových lesů České republiky v kontextu rozsahu disturbancí. Zároveň také zkoumá jeho vývoj v závislosti na vybraných proměnných, jimiž jsou vliv polohy v rámci ležícího kmene, tloušťka, stupeň rozkladu a otevřenost zápoje. Dále jsou zde vyhodnoceny nejčastější příčiny mortality zmlazení na ležících kmenech.

Na dvou zkoumaných plochách o velikost 1 ha byla shromážděna data o veškerém zmlazení na ležících kmenech a vlastnostech těchto kmenů (DBH, stupeň rozkladu, druh hniloby aj.). Pomocí metody AIC byly vytvořeny konkurenční modely a následně byl jejich vzájemným porovnáním vybrán model vysvětlující nejvyšší míru variability, obsahující proměnné se signifikantním vlivem na přírůst zmlazení.

Takto vysvětlená míra variability přírůstu dosahovala více než 30%. Bylo zjištěno, že vedle stávající výšky nejvíce pozitivně ovlivňuje přírůst zmlazení otevřenost zápoje. Na lokalitě po velkoplošné disturbanci dosahovaly hodnoty přírůstu dvojnásobku oproti lokalitě, kde nedošlo k rozsáhlému rozpadu horního stromového patra. Zároveň však na této lokalitě vlivem absence mateřského porostu prakticky nedocházelo k uchycování nových jedinců. Tloušťka kmene vykazovala lehce negativní vliv na velikost přírůstu, zatímco s vyšším stupněm rozkladu kmene přírůst lehce stoupal. Vliv polohy semenáčku v rámci ležícího kmene na jeho přírůst nebyl prokázán. Mortalita zmlazení byla v rámci zkoumaného období srovnatelná na obou lokalitách. Jejimi nejčastějšími příčinami bylo schnutí zmlazení (Trojmezna) a pád stromu (Eustaška).

Klíčová slova: Smrk ztepilý, *Picea abies*, mrtvé dřevo, semenáčky, mortalita, mikrostanoviště, ležící kmeny

Abstract:

The development of natural regeneration lying on DW in natural mountain spruce forests of the Czech Republic was evaluated in context of the range of disturbances. It's dependence on selected variables (the effect of the position within the lying trunk, thickness, degree of decomposition and canopy openness) was examined. The most frequent causes of regeneration mortality on DW were analyzed.

On the two 1 ha test plots data about all the seedlings lying on DW and of the properties of these trunks (DBH, degree of decomposition, the kind of rot etc.) was gathered. Using AIC method, competing models were created and subsequently compared with each other. The chosen model explains the highest degree of variability, containing only the variables with significant influence on regeneration increment.

Variability rate of increment thus explained amounted to almost 30%. It was found that in addition to the existing height, canopy openness was most positively influencing increment. The increment value in the area after a large disturbance amounted double compared to the area where there wasn't a large-scale collapse of the upper canopy layer recently. Yet due to the absence of parent stands, the attachment of new individuals on this location was almost zero. The thickness of the trunk showed a slightly negative effect on the size of increment, while with a higher degree of decomposition the size of increment was slightly increased. Effect of seedling position within the trunk on it's increment has not been demonstrated. Mortality of regeneration within the examined period was comparable at both locations. It's most frequent causes were the drying of regeneration (Trojmezna) and the fall of the tree (Eustaška).

Key words: spruce, *Picea abies*, deadwood, seedlings, mortality, microsites, lying logs

Obsah

Obsah	8
Seznam obrázků	10
Seznam grafů.....	11
1.Úvod	11
2.Cíl práce.....	13
3.Rešerše	14
3.1 Přirozená obnova smrku.....	14
3.2 Disturbance	16
3.3 Mrtvé dřevo.....	17
4.Methodika	25
4.1 Lokalita a přírodní podmínky.....	25
4.1.1 Eustaška.....	25
4.1.2 Trojmezná.....	26
4.2 Sběr dat	28
4.3 Zpracování dat.....	29
4.4 Statistické zpracování dat.....	32
5.Výsledky	35
5.1 Statistické vyhodnocení významnosti proměnných.....	35
5.1.1 Nezávislé proměnné vysvětlující variabilitu přírůstu	35
5.2 Vliv polohy na odrůstání zmlazení po maloplošné a po velkoplošné disturbanci	36
5.3 Vliv polohy na uchycování, mortalitu a přírůst zmlazení	38
5.3.1 Uchycování- natalita.....	38

5.3.2	Přírůst	40
5.3.3	Mortalita.....	41
5.4	Nejčastější příčiny mortality na stanovišti MD.....	42
5.5	Závislost velikosti přírůstu na tloušťce ležícího kmene	44
5.6	Vliv výrazného rozvolnění korunového zápoje na sukcesi smrku na ležících kmenech	45
5.6.1	Uchycování - natalita.....	45
5.6.2	Přírůst	47
5.7	Vliv stupně rozkladu ležícího kmene na přírůst u zmlazení	49
6.	Diskuse	51
6.1	Jakým způsobem se liší odrůstání zmlazení po maloplošné a po velkoplošné disturbanci?	51
6.2	Ovlivňuje poloha semenáčků smrku na mrtvém dřevě jejich uchycování, mortalitu a přírůst?	52
6.3	Co je nejčastější příčinou mortality jedinců zmlazení?	53
6.4	Jaký je trend závislosti velikosti přírůstu jednotlivých semenáčků na tloušťce segmentu ležícího kmene?.....	57
6.5	Jaký je vliv zápoje na sukcesi smrku na ležících kmenech?.....	58
6.5.1	Natalita	58
6.5.2	Přírůst	59
6.6	Jaký je vliv stupně rozkladu kmene na přírůst u zmlazení?	59
7.	Závěr.....	61
8.	Zdroje	62

Seznam obrázků

Obr. č. 1. Přirozené zmlazení na mrtvém dřevě (Eustaška)	18
Obr. č. 2. Hnědá kostkovitá hniloba (Eustaška)	23
Obr. č. 3. Mrtvý semenáček smrku (Eustaška).....	43
Obr. č. 4. Zmlazení na mrtvém dřevě 2. stupně rozkladu v dutině po činnosti datlíka tříprstého. (Eustaška)	53
Obr. č. 5. Husté porosty vegetace (<i>Vaccinium myrtillus</i>) (Eustaška)	55
Obr. č. 6. Kláda pod uschlými listy papratky alpské (Trojmezná)	56

Seznam grafů

Graf č. 1. Přírůst na lokalitách Eustaška a Trojmezná.	37
Graf č. 2. Vliv relativní polohy na uchycování nových jedinců.....	38
Graf č. 3. Ilustrační graf vztahu zmlazení a polohy udané segmentem. ...	38
Graf č. 4. Histogram četnosti jednotlivých segmentů.....	39
Graf č. 5. Závislost přírůstu zmlazení na poloze.....	40
Graf č. 6. Závislost mortality na relativní poloze v rámci ležícího kmene.	41
Graf č. 7. Závislost mortality zmlazení na výskytu v rámci segmentu.	41
Graf č. 8. Příčiny mortality v letech 2014-2016.	42
Graf č. 9. Závislost hodnot přírůstu na průměru ležícího kmene.....	44
Graf č. 10. Vliv otevřenosti zápoje na natalitu pro lokalitu Eustaška.	45
Graf č. 11. Vliv otevřenosti zápoje na natalitu na lokalitě Trojmezná.	46
Graf č. 12. Závislost přírůstu na otevřenosti zápoje souhrnně na lokalitách Eustaška a Trojmezná.	47
Graf č. 13. Závislost přírůstu na otevřenosti zápoje (Eustaška).....	48
Graf č. 14. Závislost přírůstu na otevřenosti zápoje (Trojmezná).....	48
Graf č. 15. Závislost přírůstu zmlazení na stupni rozkladu kmene na lokalitách Eustaška a Trojmezná.....	49

1 Úvod

Přirozená obnova je nezbytnou a nedílnou součástí vývoje přirozených smrkových lesů. Na způsobu uchycení a odrůstání obnovy závisí další uspořádání porostu, jeho stabilita či náchylnost k poškození abiotickými a biotickými činiteli. Plošné rozmístění výskytu obnovy je pak dáno nejen mateřským porostem a podnebím, ale i dostatečným výskytem stanovišť vhodných pro její uchycení. V přirozených horských smrkových lesích pak tuto roli plní s nejvyšší frekvencí mrtvé dřevo v různých stádiích rozpadu. Rychlost rozkladu dřeva výrazně závisí na vláhových poměrech stanoviště, stejně jako na výskytu dřevokazných hub. Pravděpodobnost výskytu zmlazení pak roste se průměrem (Bujoczek et al, 2015), stupněm rozkladu (Zielonka, 2006), a výškou okolních stromů, klesá s rostoucí hustotou mateřského porostu stejně jako s hustotou již přítomného zmlazení (Bujoczek et al, 2015). Další významnou proměnnou ovlivňující úspěšné uchycení a odrůstání obnovy jsou pak světelné a tepelné podmínky stanoviště (Diaci, 2005).

Centrem zájmu této práce jsou dvě oblasti s velmi podobným charakterem. Jejich podoba spočívá v nadmořské výšce, přírodních podmínkách, stupni zásahovosti- v obou případech jde o oblasti s velmi malým ovlivněním přímou lidskou činností. Co je však zásadně odlišuje je míra disturbancí, jež zde v nedávné době proběhly. Na lokalitě Eustaška se dnes nachází pralesovitý porost, v němž probíhají pouze maloplošné disturbance (na úrovni odumření jednotlivého úrovněvého stromu nebo malých skupin stromů). Jsou zde zastoupeny všechny stupně vývoje lesa a stromy všech věkových i tloušťkových stupňů. Porost na lokalitě Trojmezna prošel v nedávné době velkoplošnou disturbancí v podobě orkánu Kyril a následné kůrovcové kalamity- tyto faktory způsobily velmi rychlý rozpad mateřského porostu. Ten se zde dnes vyskytuje už prakticky pouze ve formě souší.

Na disturbance je dodnes nahlíženo jako na katastrofické události, které stojí za nevratným zničením ekosystémů. Je tomu tak i přesto, že jejich pozitivní vliv na vývoj přirozených horských smrčín byl již mnohokrát potvrzen, a to z různých oblastí (Diaci, 2005; Janda et al, 2014). Jedná se o důležitou, ne-li nezbytnou součást vývoje horských smrčín. Právě díky nim vznikají podmínky vhodné pro uchycení obnovy, ať už v podobě charakteristických mikrostanovišť (pahýly či ležící kmeny), nebo rozvolnění zápoje, umožňující odrůstání obnovy.

Cílem práce je ukázat jak (a zdali) vybrané faktory ovlivňují úspěšné uchycování a odrůstání semenáčků na ležících kmenech; rozebrání hlavních příčin mortality semenáčků a v neposlední řadě zjištění potenciálních rozdílů v uchycování a odrůstání obnovy v odlišně se vyvíjejících světelných podmínkách daných mírou disturbance. Smyslem této analýzy je přispět k osvětlení problematiky týkající se vývoje přirozených horských smrkových porostů. Dále pak může být práce přínosná pro potenciální budoucí aplikaci v lesním hospodářství vyšších poloh, kdy by bylo možné v lese v podobě mrtvého dřeva ponechávat jen ty části a právě na takových místech, aby byly minimalizovány ztráty vzniklé ponecháním dřeva rozkladu a zároveň maximalizována pravděpodobnost úspěšnosti výskytu a odrůstání přirozené obnovy bez nutnosti umělé výsadby.

2 Cíl práce

Cílem práce je zjistit, jakým způsobem se liší odrůstání zmlazení po maloplošné a po velkoplošné disturbanci na mrtvém dřevě;

zda vůbec a jaký je případný vliv umístění semenáčků smrku podél ležícího kmene na jejich uchycování, mortalitu a přírůst;

co je nejčastější příčinou mortality semenáčků;

jaký je trend závislosti tloušťky segmentu ležícího kmene na velikosti přírůstů jednotlivých semenáčků;

jaký vliv má výrazné rozvolnění korunového zápoje na sukcesi smrku na ležících kmenech;

jaký je vliv stupně rozkladu ležícího kmene na přírůst jedinců zmlazení?

3 Rešerše

3.1 *Přirozená obnova smrku*

Na začátku procesu přirozené generativní obnovy všech dřevin je jejich přirozené vysemenění. K tomu dochází v nejvyšší míře během semenných let, jejichž perioda se u každé dřeviny liší. Překvapivé je nedávné zjištění Hubeného z NP Šumava, které naznačuje, že v posledních letech dochází ke zkracování intervalu mezi semennými roky smrku ztepilého ve vyšších partiích Šumavy na 2 - 3 roky z původních 7-12 let, a to jen během posledních dvou desetiletí (nepub.). Nevýhodou zvýšení četnosti výskytu semenných let je oslabení mateřského porostu vlivem výdeje energie potřebné pro vznik genetického materiálu. Reprodukující se jedinci jsou více náchylní k napadení, což může v drsných horských podmínkách v případě narušení vyústit až ve velkoplošný rozpad mateřského porostu.

Obnova, kterou se v podmínkách horských smrčín rozumí zejména obnova smrku a pomístně vtroušeného jeřábu, řídne se zvyšující se nadmořskou výškou. Mencuccini et al., (1995) uvádí, že se intenzita a frekvence semenných roků se zvyšující se nadmořskou výškou snižuje a to s poklesem produkce až o 100 semen na 100 výškových metrů za semenný rok. Výskyt zmlazení není vzhledem ke klimatickým vlivům tak pravidelný, jak je tomu v nižších nadmořských výškách. Obnova má tendenci stávat se méně pravidelnou a častěji než v nížinách odrůstá shlukovitě pouze na místech, která k tomu poskytují vhodné podmínky (Vorčák et al, 2006). Stanoviště jejího výskytu tedy nelze označit za náhodné (Kuuluvainen, 2002). Podle Míchala (1983) je dalším důsledkem stoupající nadmořské výšky, a s ní spojenými klimatickými podmínkami, snižující se klíčivost a pokles energie klíčení u semen smrku. Teploty potřebné ke klíčení, která se u smrkových semen pohybuje mezi 15-20°C (Ohlson et Zackrisson 1992), je v horských smrkových lesích dosaženo v průměru pouze 60-100 dní v roce (Vacek et Podrázský, 2003). Tempo růstu zmlazení se dále

snižuje s narůstající nadmořskou výškou. Pravdivost tohoto tvrzení lze podpořit faktem, že u horní hranice lesa často nedosahují smrky ve věku 40- ti let ani výšky 1,5 m (Vacek, 1981, cit. podle Svoboda, 2005). Důsledkem souhrnu těchto faktorů je pak klesající hustota zmlazení smrku přibližně o jeden řád ve všech stádiích dynamiky lesa s nárůstem nadmořské výšky o každých 200 m (Vorčák et al. 2006).

Pro uchycení přirozené obnovy jsou stěžejní příznivé podmínky. Semenáčky jsou schopné v případě nedostatku některého z limitních faktorů (např. světla) přežívat i v podstatně zhoršených podmínkách. V takovém případě u nich může docházet k polehávání a zapadávání kmínku a vytváření adventivních kořenů. Díky tomu je prodloužena doba, po kterou je jedinec schopen vyčkat na uvolnění horního stromového patra a s tím spojeným zlepšením světelných podmínek. Jde o životní strategii účinnou zejména v případě uzavřeného zápoje. Na mrtvém dřevě k polehávání v takové míře nedochází, tedy ani k následné tvorbě adventivních kořenů [Bače et al., 2014]. Nedostatek půdní vláhy je pak stejně limitující jako nedostatek světla, a to ať již při klíčení, či při dalším růstu zmlazení. To je důvodem, proč častěji lépe přežívají semenáčky na takových stanovištích, jako je pahýl či ležící kmen ve vyšších stádiích rozkladu, kde se voda drží déle a k vysychání dochází pomaleji než na jiných stanovištích (Harmon et Sexton, 1996)

Důležitými faktory jsou vedle vláhy a živin pro úspěšnou obnovu smrku též světlo a teplo. Smrk je dřevina polostinná až stinná. Úspěšně se uchycuje v zástínu mateřského porostu [Ilisson et al. 2007] a je zde schopna po dlouhou dobu přežívat, ne však s takovým úspěchem, jako stínomilné dřeviny. Naopak, nedojde-li k prosvětlení porostu, tak při dlouhodobém nedostatku světla v nižším věku odumírá. V případě, že rostlina nemá dostatek světla pro fotosyntézu, nedochází v dostatečné míře ani ke vstřebávání živin a vláhy [Mellander et al. 2004]. Světlo, je-li jej dostatek, umožňuje výškový a tloušťkový přírůst, je-li výrazně limitováno, zmlazení téměř nepřirůstá. Světlo má také

významný vliv na celkový habitat stromu [Metslaid et al, 2007]. I teplo je při růstu limitujícím faktorem- odrůstání semenáčků je tím výrazněji zpomaleno, čím více dochází k omezení těchto dvou faktorů [Zielonka, 2006].

3.2 Disturbance

Dynamika maloplošných mezer, kdy dochází k odumření jednoho, či malé skupinky stromů, se v tomto směru ukazuje být naprosto stěžejní (Leemans, 1991; Janda et al, 2014). Ve většině případů disturbancí odumírá jen určitá část stromů, což vede k vytvoření různorodého a následkem zároveň různověkého porostu (Kuuluvainen, 2002).

Neméně významný je z hlediska vývoje porostu v těchto podmínkách také plošný rozpad horního stromového patra, při němž dochází ke vzniku příznivých světelných podmínek, a to hlavně pro mladé jedince [Svoboda et al, 2010; Zenáhlíková et al, 2011]. Tímto způsobem mohou nastartovat svůj růst ti jedinci, kteří do té doby pouze přežívali v zástínu mateřského porostu. Tito jedinci jsou pak poměrně rychle schopni vytvořit zapojený porost (Janda, 2014). Nevýhodou, kterou s sebou však velkoplošný rozpad nese, je výpar výrazně rychlejší, než jak je tomu u maloplošných mezer. Tam jsou stojící stromy nadále schopné retence, čímž nedochází k tak rychlému vysychání mikrostanovišť.

Výpar v podmínkách velkoplošných disturbancí zapříčiňuje rychlejší vysychání, a to zejména některých substrátů (hrabanka). S tím je následně spojena vyšší mortalita semenáčků, jež se na těchto místech vyskytují (Hanssen, 2003). Vedle vysychání tu dochází zároveň k vyšší fluktuaci teplot, které mohou nabývat extrémních hodnot oběma směry- více tedy hrozí jak usychání, tak i promrzání, a to opět zejména na stanovištích spojených se zemí (Hojdová et al, 2005). Vzhledem k výraznému zlepšení světelných podmínek vlivem rozpadu mateřského porostu dochází velmi rychle k rozvoji bylinného patra [Wohlgemuth et al. 2002]. To pak může působit výrazně konkurečně vůči mladým semenáčkům.

Velkoplošné disturbance jsou velmi dobře popsány ve studii Rammiga et al, (2006), prováděné ve Švýcarských Alpách. Desetileté pozorování vzájemného vztahu bylinného patra a odrůstání zmlazení smrku ztepilého ukázalo, že stěžejním faktorem pro uspokojivý vývoj porostu po narušení je dostatečné množství zmlazení, vyskytující se zde ještě před disturbancí. Dále však také frekvence a intenzita, se kterou průběžně dopadají a uchycují se nová semena. Průběh uchycování a odrůstání zmlazení se liší též v závislosti na orientaci svahu- obnova probíhá signifikantně rychleji na závětrných stranách než na těch návětrných (Hattenschwiler, 1999, Rammig et al, 2006).

Smrk se též může ve vysokohorských podmínkách s dlouhodobým trváním sněhové pokrývky obnovovat hřížením. Tento proces probíhá nejčastěji nad alpskou hranicí lesa, je umožněn nízkým zavětvením a dlouhotrvajícím tlakem ležícího sněhu. (Vacek, 2010).

3.3 *Mrtvé dřevo*



Obr. č. 1 Přírozené zmlazení na mrtvém dřevě. Semenáčky se často uchycují v mezerách pod kůrou, kde vládnu příznivé vláhové podmínky (Eustaška).

Tlející dřevo je obecně vnímáno jako stanoviště pro výskyt smrkového zmlazení nejpříznivější (Harmon et al., 1986; Zielonka, 2006; Iijima et al, 2010; Bače et al, 2012). Ve vyšších polohách našich horských smrčín jsou rozpadající se mrtvé dřevo a smrkový opad z hlediska výskytu smrkových semenáčků celkově nejvíce a nejčastěji zastoupeným stanovištěm (Jonášová & Prach, 2004; Bače et al 2010; Čížková et al, 2011; Jonášová & Matějková, 2007). Tento trend byl sledován i v jiných evroských horských smrčinách (Holeksa, 1998; Zielonka et al, 2006; Rammig et al, 2006), či v Japonsku (Takahashi et al, 2000; Iijima et al, 2010).

Podobným stanovištěm s výrazným pozitivním vlivem na výskyt a odrůstání smrkového zmlazení jsou pahýly, ty však mají zpravidla příliš malou plochu pro dlouhodobý výskyt většího množství zmlazení a jeho příznivého odrůstání. Rychleji než na stanovišti mrtvé dřevo zde tlakem vnitrodruhové konkurence dochází ke snižování počtu semenáčků (Bače, 2011; Hofgaard, 1993).

Nejčastější přirozenou příčinou vzniku výše zmiňovaných stanovišť jsou pak maloplošné disturbance (Hörnberg et al, 2006), kdy pádem jednotlivých stromů dochází ke vzniku porostních mezer a s tím souvisejícím pomístním prosvětlením porostu. Následně dochází k rozkladu padlých kmenů, během něhož jsou průběžně uvolňovány chemické vazby vázající živiny potřebné pro výskyt obnovy. Takto vzniklá stanoviště jsou díky příznivým světelným podmínkám i výskytu živin ideální pro zachycení zmlazení (Janda et al, 2014).

Odumřelé kmeny ve vyšších stádiích rozpadu mají signifikantně lepší schopnost udržet vodu, zároveň také disponují poměrně velkým množstvím živin. Jejich dostupnost závisí na stupni rozkladu ležícího kmene- ta roste s časem, po který probíhá rozklad. Přesto, že množství půdního substrátu vzniklé rozkládajícím se mrtvým dřevem je poměrně vysoké, podíl minerálních složek (N, P, Ca, K) tímto způsobem uvolněných je vůči němu nepoměrně nízký- tvoří dokonce méně než je 20% výskytu těchto prvků v půdě (Laiho & Prescott, 2004). Důvodem je fakt, že tyto prvky rostlina využívá primárně pro tvorbu asimilačního aparátu a při realizaci chemicko- fyzikálních procesů nezbytných pro život, jež probíhají v asimilačním aparátu. Množství těchto prvků ve dřevní hmotě je poměrně nízké- důvodem je odlišná stavba dřeva oproti asimilačnímu aparátu. Při té jsou esenciálními prvky uhlík a kyslík, v menší míře pak dusík a fosfor. K uvolnění těchto prvků dochází teprve v pozdějších fázích rozkladu, a to v závislosti na jejich vzájemném poměru. Například v případě dusíku se jej ročně uvolní z chemických vazeb méně než 5%. Z tohoto úhlu pohledu není rozkládající se dřevní hmota pro odrůstání zmlazení kupříkladu oproti hrabance příliš výhodná; na rozdíl od hrabanky však k uvolňování živin z mrtvého dřeva dochází dlouhodobě a kontinuálně (Zhou, 2007).

Obecně je možné říci, že hlavními přednostmi mrtvého dřeva jsou zejména zvýhodněný světelný a vodní režim způsobený uvolněním, plynulost uvolňování bytí malého množství živin a v neposlední řadě také větší tepelná stálost související s vyvýšeností tohoto mikrostanoviště oproti okolnímu terénu.

Potřeba diverzifikace rozkládající se dřevní hmoty na základě postupu rozkladu pro možnosti kvantifikace zmlazení v závislosti na stupni rozkladu vyústila v potřebu ustanovení stupnice rozkladu ležících kmenů. Z důvodu současného průběhu několika výzkumů, a s tím souvisejícím vznikem několika metodik, stejně jako z důvodu vývoje na tomto poli, existuje několik různých stupnic, které byly stanoveny na základě různých kritérií. Čížková et al (2011) například pracuje s pěti-stupňovou stupnicí stádií rozkladu mrtvého dřeva, a to v závislosti na hloubce, do níž je penetrovatelná čepelí nože tak, že: 1] dřevo je tvrdé tak, že čepel proniká nanejvýš 0,5 cm pod povrch; 2] mrtvé dřevo je stále tvrdé, čepel proniká až do hloubky 2 cm; 3] dřevo je částečně rozložené, penetrace je však možná nejvýše do hloubky 5 cm; 4] mrtvé dřevo je měkké natolik, že čepel pronikne celou svou délkou; 5] mrtvé dřevo je natolik měkké, že se rozpadá pouhou manipulací.

[Zielonka et Niklasson, 2001] pracují původně taktéž s pěti-stupňovou škálou, Zielonka však pro svou práci v roce 2006 navyšuje počet tříd na 8, čímž umožňují detailnější rozčlenění. Pro vymezení, popis tříd a členění využívá metod křížového datování, tedy dendrochronologicky určuje stáří a předpokládanou dobu rozkladu zkoumaných kmenů. Při konkrétním posuzování stupně rozkladu pak pracuje s více kritérii, čímž dosahuje zpřesnění zařazení ležícího kmene do kategorie rozkladu. Kritérii jsou pak vedle tvaru kmene, povrchu (hladký v 1., až zarostlý vegetací v 8. třídě) a hloubky penetrace čepelí nože také výskyt a stav větví a kůry. V prvních stupních pak členění odpovídá přibližně desetiletým intervalům, ve vyšších třídách, kdy však dochází k mírnému urychlení rozkladu-rozklad dřeva, nemá lineární průběh.

Glončák [2009] dále například pracuje s Maserovu (Maser et al; 1979) čtyřstupňovou klasifikací, založenou na pouhém hodnocení čerstvosti a tvrdosti dřeva.

Z tohoto výčtu je zřejmé, že metodika určování stupně rozkladu mrtvého dřeva není globálně jednotná a může se lišit i v závislosti na potřebách výzkumu.

Přítomnost a životaschopnost zmlazení smrku na mrtvém dřevě je ve velké míře závislá právě na stupni rozkladu dřeva. Na tom se shodují prakticky všechny studie, ve kterých byla tato závislost sledována. Stejně tak se shodují na zjištění, že s vyšším stupněm rozkladu narůstá množství zmlazení vyskytujícího se na mrtvém dřevě. Jmenovitě Zielonka pak například ve své studii zabývající se konkrétně vlivem doby rozpadu mrtvého dřeva na semenáčky uvádí, že i když je výskyt životaschopného zmlazení na ležícím kmenech možný již od 2. třídy jejího rozkladu, její počty kulminují až později, konkrétně mezi 4-7. třídou rozkladu, tedy 30-60 let po odumření stromu. Výskyt mrtvého dřeva v tomto stádiu rozkladu se tedy jeví jako stěžejní zejména v případě velkoplošných disturbancí, kdy je jeho přítomností potenciálně umožněna obnova porostu již v průběhu řádově několika málo desítek let.

Množství obnovy v závislosti na stupni rozkladu přibližně kopíruje průběh Gaussovy křivky. Důvodem nízkého výskytu zmlazení v nižších stupních rozkladu jsou špatné podmínky pro uchycování- semenáčky, které se přesto uchytí, často odpadávají s kůrou, či usychají- dřevina je ještě tvrdá a rychle vysychá. S průběhem rozkladu dřeva se podmínky zlepšují až do té míry, kdy umožňují uchycení a úspěšné odrůstání velkého množství zmlazení. S vyššími počty a zvyšujícím se věkem semenáčků vznikají podmínky umožňující vnitrodruhovou kompetici, v jejichž důsledku dochází opět ke snížení množství jedinců. I přes výskyt starších semenáčků se však nepřestává uchycovat nové zmlazení [Zielonka, 2006].

Stupeň rozkladu není podle Zielonky závislý na průměru ležícího kmene. Z toho vyvozuje, že ani rychlost rozkladu ležících kmenů není závislá na této proměnné a to s výjimkou prvních dvou tříd, u kterých prokázal negativní závislost.

Výskyt zmlazení má vedle stupně rozkladu závislost také na průměru klády (Bujoczek et al, 2015). Podle tohoto zjištění jsou nejvhodnějším stanovištěm odumřelé ležící kmeny ve vyšších stupních rozkladu, ale zároveň s průměrem vyšším než 30 cm. [Bače et al, 2012] na datech ze Šumavy potvrzuje, že s rostoucím průměrem čela kmene roste úměrně hustota zmlazení ve všech věkových stupních a tím, že tato závislost je výraznější zejména u mladších jedinců.

Zajímavým faktorem majícím vliv na rozklad ležících kmenů jsou houby. Přítomnost a životaschopnost zmlazení se mění v závislosti na výskytu některých dřevokazných hub (Bače et al; 2012). Ukázalo se, že druhy *Armillaria spp.* a *Phellinus nigrolimitatus*, způsobující bílou hnilobu, mají výrazně pozitivní dopad (Lička, 2002) na hustotu obnovy, zatímco *Fomitopsis pinicola*, působící hnědou hnilobu, působí na zmlazení negativně.



Obr. č. 2. Hnědá kostkovitá hniloba- zmlazení se zde uchycuje, každoročně však většina nových semenáčků umírá

Toto zjištění je přitom v přímém rozporu s dřívější Vackovou (1982) teorií, že díky zvýšené absorpci a udržení vody i během sucha jsou odumřelé kmeny ovlivněné hnědou hnilobou vhodnějším substrátem než jiné.

Důležitost kontaktu kmene se zemí je zejména z vláhového hlediska zcela nezpochybnitelným faktorem. Ty kmeny, které v kontaktu se zemí nejsou, zdaleka nevykazují vhodné podmínky pro uchycení semenáčků. K osidlování takových kmenů zmlazením sice dochází, nicméně úmrtnost těchto jedinců je prakticky stoprocentní. Důvodem je odtok vody namísto jejího zadržování. Stanoviště je následkem toho velmi vysýchavé (Bače et al, 2012)

Vliv vegetace je podobně jako u zmlazení na jiných stanovištích zřetelný i u zmlazení na mrtvém dřevě. Harmon (1989) eviduje výskyt pouze malého množství semenáčků na mechům či mechorosty porostlých stanovištích, z čehož vyvozuje jeho negativní vliv na zmlazení vzhledem k hustotě jeho porostů. Takahashi (2000) oproti tomu ve své studii shledává, že přítomnost mechů

a mechorostů (*Bryophyta*) na mrtvém dřevě má na semenáčky příznivý vliv. Schopnost těchto organismů držet v sobě vodu napomáhá zlepšení celkové vodní retence stanoviště, to je následně méně náchylné k vysychání. Je-li však pokryv těchto rostlin příliš hustý a vysoký, může docházet k mezidruhové kompetici. Nové semenáčky pak prakticky nejsou vzhledem k jejich habitatu konkurenceschopné [Takahashi et al, 2000]. Příznivý vliv pak mají do jisté míry také lišejníky (*Sphangum*) a na ležících kmenech rostoucí travník Schreberův (*Pleurozium schreberi*) (Hörnberg et al, 1995).

Původ mrtvého dřeva se podepisuje na úspěšnosti uchycení obnovy na mrtvém dřevě. Vyšší množství zmlazení se častěji vyskytuje na ležících kmenech, které vznikly při větrných disturbancích. Stromy, jež odumřely následkem působením lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) vykazují zřetelně nižší počty semenáčků. Souvisí to zejména s preferencí hub, které dřevo následně kolonizují. Stromy odumřelé v důsledku kompetice mají podobně jako ty napadené lýkožroutem nižší následné množství zmlazení a to z podobného důvodu- jde o jedince s menším průměrem, které jsou též méně napadány jak druhem *Armillaria*, tak i *F. pinicola* [Bače et al, 2012].

4 Metodika

4.1 Lokalita a přírodní podmínky

4.1.1 Eustaška

První ze dvou zkoumaných lokalit- Eustaška- je situována v centrální části pohoří Hrubého Jeseníku. Jedná se o část národní přírodní rezervace „Praděd (Eustaška- Bílá Opava)“ jejíž celková rozloha čítá přibližně 340 ha. Z hlediska přirozenosti patří tyto horké třtinové smrčiny do kategorie lesa přírodě blízkého (Natural forests of the Czech republic).

Výzkumná plocha se nachází v nadmořské výšce 1240- 1270 m n. m. v mírném svahu (do 10°) s jihovýchodní expozicí. Oblast se řadí do klimatické oblasti CH 6, jde tedy o chladnou oblast (Quitt, 1971) s průměrem ročním srážek mezi 1000- 1200 mm. Sněhová pokrývka v zimě dosahuje až 2 metrů. Průměrná teplota se pohybuje okolo 3°C (OPRL, ÚHÚL, 2001). Geologické podloží přísluší k jednotce Silesika, s nejvyšším zastoupením rul, svorů, amfibolitů, metakvarcitů a grafitové horniny. V půdním pokryvu pak převládají podzol modální, měkce umbrický, rankerový a kryptopodzol modální.

Dřevinné složení odpovídá nadmořské výšce a klimatickým poměrům. Dominantní dřevinou je původní vysokohorský (zde konkrétně jesenický) ekotyp smrku ztepilého (*Picea abies*), vyznačující se úzkou kuželovitou korunou a skloněnými větvemi. Pouze minoritně se zde vyskytují jedinci druhu jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). V bylinném patře převažují druhy brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) či bika lesní (*Luzula sylvatica*). Rostlinné společenstvo se řadí do asociace *Athyrio alpestris-Piceetum*, svazu *Athyrio alpestris-Piceion*, třídy *Vaccinio-Piceetea*. Poměrně bohaté jsou porosty mechů, ve vlhčích partiích rašeliníků, a díky ponechanému mrtvému dřevu se zde vyskytuje poměrně hojné společenstvo lišeníků.

Z historického hlediska lze hovořit o území, které bylo po dlouhou dobu ponecháno bez vlivu člověka. K výraznějším zásahům v oblasti docházelo až v průběhu minulého století, kdy zde pravděpodobně byla prováděna občasná pomístná seč, což dokazuje přítomnost starých asanovaných klád. Zároveň je zde historicky zdokumentována pastva (Banaš et al. 2001 v Bače et al, 2011). Od roku 1969 jde však o chráněnou oblast. V blízkosti lokality se nachází lovecká Eustachova chata, historicky zde již po více než padesát let probíhá výkon práva myslivosti.

V oblasti došlo v důsledku nedávné gradace lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) k pokácení a odkornění malého množství postižených jedinců. Tyto kmeny byly následně ponechány na ploše, do výzkumu však nebyly zahrnuty. Porost místy jeví lehce rozvolněný charakter, je zde však zřejmá přítomnost všech vývojových stupňů lesa. Porost má pralesovitý charakter s vysokým podílem ležícího mrtvého dřeva.

4.1.2 Trojmezná

Druhá trvalá zkusná plocha se nachází ve vrcholových partiích Trojmezné v pohoří Šumavy v 1. zóně národního parku. Z hlediska přirozenosti lze mluvit o lese přírodním (Natural forests of the Czech republic), tedy o lese v minulosti velmi málo ovlivněném člověkem. Území je předmětem ochrany přírody od roku 1933.

Trojmezná se z hlediska klimatologie dle Quitta řadí do stejného regionu jako Eustaška, tedy CH6; nadmořská výška se i u této plochy pohybuje kolem 1250 m n. m. Průměrné roční srážky se pohybují mezi 1200-1300 mm, sněhová pokrývka zřídka přesahuje 2 metry. Sklon svahu zkusné plochy je velmi mírný (8°), se severní expozicí. Geologicky se oblast řadí do období moldanubika s dominancí granitů a rul, z pedologického hlediska pak převažují kryptopozoly a v polohách nad 1200 m. n. m. pak podzoly.

V dřevinném složení je převažujícím druhem smrk ztepilý, do 2% se zde vyskytuje jeřáb ptačí. V rámci bylinného pokryvu patří mezi druhy s největším zastoupením papratka alpská (*Athyrium alpestris*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a třtina (*Luzula sp.*). Zařazení rostlinného společenstva je totožné s první zkusnou plochou. Vzhledem ke komplexnímu rozpadu horního stromového patra po roce 2007 zde papratka alpská tvoří souvislé husté vysoké zapojené světlem málo prostupné porosty. Zbytky mateřského porostu zde v současné době lze tušit pouze z přítomnosti pahýlů, před velkoplošným rozpadem se zde však vyskytovaly stromy nezřídka starší 200 let (Svoboda et al, 2011).

Historicky bylo území, na němž se výzkumná plocha nachází, vzhledem k velmi špatné přístupnosti s nejvyšší pravděpodobností minimálně do roku 1874 bez ovlivnění úmyslnou těžbou či pastvou dobytka. Podobně lze vzhledem k nepřítomnosti vhodné dřevní suroviny (téměř stoprocentní zastoupení smrku) vyloučit těžbu pro účely výroby dřevěného uhlí. Mezi lety 1874 až 1882, kdy došlo k výrazné vichřici a následné gradaci lýkožrouta smrkového zde pravděpodobně proběhly asanační těžby (Svoboda et Zenáhlíková, 2009). Obnova však proběhla zřejmě svépomocí přirozeného zmlazení. Roku 1933 byla oblast prohlášena za přírodní rezervaci. V roce 1996 došlo na území národního parku ke gradaci lýkožrouta ústící k uschnutí téměř 40% plochy NP. Následně byla zahájena asanace (Svoboda, 2005), která se dotkla i zkoumané plochy. Dalším výrazným zásahem do struktury porostu na ploše se stal orkán Kyril, který Šumavu zasáhl roku 2007. Krátce po něm následoval rozpad horního stromového patra, opět v souvislosti s gradací lýkožrouta.

Z historického hlediska jsou cyklické disturbance s plošným rozpadem horního stromového patra typické pro horský smrkový les v těchto polohách a na tomto území se periodicky opakují (Svoboda, 2005).

Podobně jako na Eustašce v Jeseníkách, i zde se na ploše nachází asanované kmeny, které byly taktéž z výzkumu vyloučeny.

4.2 *Sběr dat*

V rámci dvou zájmových oblastí byly vybrány plochy tak, aby jejich ovlivnění těžbou a asanací bylo pokud možno minimální. Důležitým kritériem byla co možná největší přirozenost porostů a výskyt mrtvého dřeva na plochách. Zároveň byly plochy vybrány tak, aby zde byla pokud možno co největší podobnost v rámci klimatických a půdních podmínek, stejně jako podobné původní dřevinné i bylinné skladby tak, aby jejich budoucí porovnávání poskytovalo co možná nejméně proměnných.

Na každé z vybraných lokalit byla pomocí technologie FieldMap zaměřena zkusná plocha o rozloze 1 ha (100x100 metrů). Na té pak byly opět prostřednictvím FieldMapu zaměřeny všechny ležící kmeny s průměrem u paty nad 0,1 m a o minimální délce 2 metrů. Ty byly označeny štítkem s identifikačním číslem přichyceným dva metry od paty kmene. Zbytek kmene byl následně rozdělen do segmentů po 1,5 m. Tloušťky paty i čela každého kmene byly zaznamenány. U každé klády byl dále zjišťován stupeň rozkladu pomocí pětistupňové stupnice Sippoly a Renvalla (1999) na základě hloubky zapuštění čepele nože do dřeva, kdy 1] mrtvé dřevo je tvrdé, kůra a floém svěží a průnik čepele je možný nanejvýš několik milimetrů pod povrch dřeva; 2] mrtvé dřevo je poměrně tvrdé, většina kůry stále přítomna, ale svěží floém již nikoliv, čepel může proniknout až do hloubky 2 cm; 3] mrtvé dřevo je částečně rozložené, chybí velké části kůry a penetrace je možná do hloubky až 5 cm; 4] mrtvé dřevo je z větší části měkké, kůra zpravidla chybí a nůž proniká celou délkou čepele; 5] mrtvé dřevo je tak měkké, že se při manipulaci rozpadá, kmen je pokryt porostem mechů a lišejníků.

Na každém kmeni byly dohledány všechny semenáčky, každý byl označen štítkem a byla zaznamenána jeho poloha v rámci kmene (segment), výška a u mladších jedinců byl dopočítán předpokládaný věk podle počtu přeslenů od krčku (Bače et al). V následujících letech pak byly vždy dohledány a doznačeny nové semenáčky. U mrtvých semenáčků byl zaznamenán předpokládaný důvod

úmrtí- došlo k vytvoření několika kategorií. V případě nenalezení semenáčku či jeho štítku ve dvou po sobě jdoucích šetření byl semenáček prohlášen za nezvěstný a uvažován za mrtvý bez známé příčiny. V případě jeho nalezení v dalších letech byly zpětně doměřeny výšky a byl opět zahrnut do statistiky.

V roce 2015 byla nad každým segmentem ve výšce 0,6 m vyfocena korunová projekce pomocí teleobjektivu. Otevřenost zápoje byla následně procentuálně ohodnocena pro každý segment zvlášť.

4.3 Zpracování dat

Pro účely zpracování dat byla použita veškerá známá data o lokalitě, komplexním modelem byl hodnocen vliv všech zaznamenaných proměnných, a to včetně těch, které bezprostředně nesouvisí s cíli práce. Z důvodu věrohodného posouzení vlivu zkoumaných faktorů bylo třeba zohlednit i vliv ostatních známých proměnných. Vysvětlující proměnné lze pak rozdělit takto:

Proměnné související s časovým a prostorovým umístěním jednotlivých dat:

Rok – Sběr dat byl realizován mezi lety 2013 až 2016. Přestože datový i metodický podklad pro tuto práci zahrnuje měření již od roku 2013, pro analýzy byla použita data až od roku 2014 dále, z dat z roku 2013 vychází pouze údaje o natalitě a mortalitě v roce 2014. Mikrostanovištní podmínky byly hodnoceny pouze jednou, a to v roce 2012, kdy byly výzkumné plochy zakládány.

Kláda a segment – Sloučením těchto informací vznikl unikátní kód pro každého jedince zmlazení, který nahradil číslo štítku. Bylo tak učiněno z důvodu opakování výskytu v letech a duplikaci štítků mezi lokalitami.

Lokalita – Data byla shromažďována ze dvou výše popsaných lokalit, lokality Eustaška, které bylo přiděleno č. 1, a lokality Trojmezna, označené č. 2.

Mikrostanovištní podmínky s předpokládaným vlivem na zmlazení vyskytující se na mrtvém dřevě:

Tloušťka segmentu byla měřena lesnickou průměrkou se stupnicí v cm ve středové části každého segmentu jako průměr dvou kolmých měření, zaokrouhlených na celé centimetry (s přesností na cm).

Kategorie relativní poloha v rámci ležícího kmene vznikla za účelem objektivnějšího zjištění polohy uchycení semenáčku, a to z důvodu různých délek kmenů a z toho plynoucích různých počtů segmentů (graf č.4). Číslo segmentu každého kmene bylo vyděleno celkovým počtem segmentů na kládě, čímž byla zjištěna relativní poloha segmentu v rámci celého kmene- nedochází tedy k tomu, že krátké klády mají pouze začátek a nikoliv konec, v rámci celkového množství kmenů. Při použití polohy pouze v rámci segmentu docházelo k hromadění dat v prvních segmentech, což souvisí s převahou kratších kmenů (graf č. 3, a graf č. 7)

Otevřenost zápoje byla numericky popsána pomocí programu WinSCANOPY 2012a na základě analýzy hemisférických fotografií zápoje nad každým segmentem. Z výsledných hodnot byla použita pouze informace „Openness“ neboli otevřenost zápoje v %, která zahrnovala přímé i difuzní světlo. Pro účely tvorby krabicových grafů byla rozdělena do 4 skupin v intervalu po 19% (vzhledem k rozsahu 3-79%). Pro účely analýzy vlivu otevřenosti zápoje na přírůst byly z důvodu výšky focení (60 cm nad segmentem) použity pouze semenáčky o výšce 60 cm a méně.

Stupeň rozkladu byly hodnoceny na pětistupňové škále podle Sippoly a Renvalla následovně; 1. stupeň: mrtvé dřevo je tvrdé, kůra a floém svěží, průnik čepel je možný maximálně několik mm pod povrch dřeva, 2. stupeň: mrtvé dřevo je stále poměrně tvrdé, většina kůry přítomna, ale svěží floém již nikoliv, čepel proniká do hloubky 2 cm, 3. stupeň: mrtvé dřevo je již částečně rozložené, chybí velké části kůry a penetrace je možná až do hloubky 5 cm, 4. stupeň mrtvé dřevo je z větší části měkké, kůra zpravidla chybí a nůž proniká celou délkou čepel, 5. stupeň: mrtvé dřevo je tak měkké, že se při manipulaci rozpadá, kmen je pokryt porostem mechů a lišejníků.

Dále byly v analýze zohledněny vysvětlující proměnné:

Výška segmentu nad zemí (cm)

Přítomnost kůry (%)

Druh dřevorozkladné houby: 1. bílá hniloba 2. bílá voštinová hniloba 3. hnědá hniloba 4. hnědá kostkovitá hniloba 5. druh hniloby nebylo možné identifikovat.

Výška okolní vegetace (cm)

Z analýzy byla vyřazena ta data, ke kterým nebyly dostupné komplexní informace o všech mikrostanovištních podmínkách.

Hodnocen byl též vliv stávající výšky zmlazení na přírůst a mortalitu. Celková výška byla periodicky měřena u každého živého jedince, a to každý rok. Pouhé opakované měření přírůstů nebylo možné z důvodu možného poškození terminálu a následného výrazného zkreslení hodnot. Meziroční přírůst byl definován rozdílem výšek jedince ve dvou po sobě následujících letech. Výšky zmlazení byly měřeny s přesností na centimetry. Jedinci vyšší 4 m byli z analýz přírůstu vyloučeni z důvodu nevěrohodnosti přesnosti měření takto vysokých jedinců dostupnými prostředky. Počet takto vyřazených jedinců byl statisticky nevýznamný (9 z 17683 hodnot).

Pro účely hodnocení **natality** byli vybráni pouze jedinci dosahující v prvním roce zaznamenaného výskytu výšky nejvýše 5 cm, u nichž bylo možné předpokládat, že se opravdu jedná o jedince ze semen vzešlých v předchozím roce. Vyřazeni byli jedinci vyšší, kteří byli v předchozích letech přehlédnuti či nenalezeni.

Mortalita byla vyhodnocována v terénu- za mrtvý byl označen takový jedinec, který nedisponoval žádnými vegetativními orgány. Pro účely hodnocení mortality byl datový soubor na základě výšky rozčleněn do kvartilů. Původně uvažované rozdělení souboru na základě mediánu bylo vzhledem k jeho nízké

hodnotě zamítnuto (19 ve škále 1-550). Vznikly kategorie: 1. (1-9), 2. (10-19), 3. (20-38), 4. (39-550).

Příčiny úmrtí semenáčků byly definovány takto:

- kat. PS – padlý strom; přes segment padl jiný strom nebo kus pahýlu, stromky prokazatelně uhynuly nebo nebylo možné je dohledat,
- 2. kat. Uschl – do této kategorie spadají semenáčky s dlouhodobým deficitem vláhy (např. vyvýšené kmene) či s jejím krátkodobým fatálním nedostatkem,
- 3. kat. Vnitrodruhová konkurence (kompetice)- zmlazení uhynulo v hustém zápoji smrkových semenáčků v důsledku nedostatku v rámci některého z limitních faktorů (světlo, teplo, živiny, vláha...),
- 4. kat. Mezidruhová konkurence- zmlazení uhynulo působením okolní vegetace opět důsledkem omezení v rámci limitních faktorů (světlo, teplo, živiny, vláha...),
- 5. kat. VZMD – vyvrácen z mrtvého dřeva – jedinec byl vyvrácen v důsledku rozpadu kmene, opadu kůry nebo jeho nevhodného umístění na okraji kmene,
- 6. kat – Zvěř - příčinou smrti jedince byl jednoznačně okus, ohryz, vytlučení či vyhrabání.

4.4 Statistické zpracování dat

Pro statistické zpracování dat byly za závislé proměnné určeny přírůst, natalita a mortalita. Byla hodnocena míra vlivu vybraných nezávislých proměnných (tloušťka, relativní poloha, otevřenost zápoje, stupeň rozkladu) na tyto závislé proměnné.

Při statistickém zpracování dat bylo vycházeno z předpokladu, že:

- Přírůst v daném roce je zcela nezávislý na přírůstu v roce minulém.

- Jednotlivé ležící kmeny ani jednotlivé segmenty se svou pozicí vzájemně nijak neovlivňují.
- Mikrostanovištní podmínky se od roku 2012 nezměnily, zápoj se mezi zkoumanými lety výrazně nelišil a před rokem 2015 nedošlo na žádné z lokalit k výraznějšímu rozpadu.
- Difuzní a přímé záření bylo sloučeno pod jednu kategorii

Přírůst- Vzhledem k prokázané exponenciální závislosti přírůstu na zkoumaných vysvětlujících proměnných bylo za účelem linearizace vztahu přistoupeno k logaritmické transformaci závislé proměnné. Vzhledem k výskytu nulových hodnot přírůstů bylo třeba všechny hodnoty zvětšit o 1. Do modelu byly následně postupným výběrem zaneseny nezávislé proměnné v tomto pořadí: výška zmlazení, otevřenost zápoje, stupeň rozkladu, výška kmene nad zemí, výška vegetace, druh hniloby, průměr kmene a relativní vzdálenost jedince v rámci segmentu.

Pro testování bylo pro potřeby zjištění závislosti přírůstu na proměnných využito obecného lineárního modelu. Vzhledem k velkému množství proměnných a dostatku dat bylo přistoupeno k volbě výběru vhodného modelu pomocí AIC (Akaikeho informační kritérium), tedy ke srovnávání kandidátních modelů z hlediska parsimonie. Modely vzniklé kombinací všech dostupných vysvětlujících proměnných byly hodnoceny na základě množství vysvětlené variability a jednoduchosti. Při zadávání proměnných do konečného modelu bylo zohledněno pořadí. Vliv mikrostanoviště na výši přírůstu byl testován pomocí metody nejmenších čtverců, kdy bylo zjišťováno, zda se některá z hodnot liší, a následně byla mikrostanoviště mnohonásobně porovnávána. Mezi některými vysvětlujícími proměnnými byla zjištěna korelace.

Vliv nezávislých proměnných na uchycování a mortalitu byl v R- studiu testován pomocí Mann-Whitney (Wilcoxonova) testu. Byla nalezena hladina významnosti testu a ta byla následně porovnána s námi pevně stanovenou

hladinou významnosti $\alpha = 0,001$. Nulová hypotéza nezávislosti proměnných byla potvrzena v případě, že testem dosažená hladina významnosti dosahovala vyšších hodnot než 0,001. Důvodem pro stanovení takto vysoké hladiny bylo enormní množství dat, které mohlo způsobit zkreslení významnosti jednotlivých proměnných.

5 Výsledky

5.1 Statistické vyhodnocení významnosti proměnných

5.1.1 Nezávislé proměnné vysvětlující variabilitu přírůstu

proměnné vysvětlující přírůst				
	Estimate	Pr(> t)	R ²	hl. pr.
výška zmlazení	0,011385	<2e-16	0,1989	***
otevřenost zápoje	0,0075677	<2e-16	0,04105	***
stupeň rozkladu	0,436216	5,47e-16	0,02035	***
výška sg nad zemí	-0,015429	<2e-16	0,01302	***
výška okolní vegetace	0,002631	<2e-16	0,01171	***
hniloba	-0,52941	<2e-16	0,02451	***
průměr ležícího kmene (relativní poloha)-z jednotlivého testu	-0,001276	0,0036	0,0008	**
	0,43622	3,458e-14	0,0052	**
celková vysvětlená míra variability			0,31554	
0.0001 '***' 0.001 '***' 0.01 '**'				

Tab. č. 1. Nezávislé proměnné s vlivem na přírůst zmlazení. Sloupec „Estimate“ značí předběžný odhad. Sloupec Pr(>|t|) udává hladinu pravděpodobnosti, na níž nelze nulovou hypotézu nezávislosti vyloučit. R² značí koeficient determinace jednotlivých proměnných, tedy udává, nakolik daná proměnná vysvětluje variabilitu přírůstu. Celkový R² = 0,31554. Model tedy vysvětluje více než 30% variability přírůstu. Počet hvězdiček ilustruje dosaženou hladinu pravděpodobnosti, na níž ještě platí nulová hypotéza nezávislosti přírůstu na dané proměnné. Relativní poloha byla do tabulky zařazena přesto, že z konečného modelu byla srovnáním vyřazena jako nevýznamná.

V tabulce jsou shrnuty proměnné s nevyvratitelným vlivem na variabilitu přírůstu semenáčků. Jedná se o proměnné z modelu AIC s nejvyšší mírou parsimonie. Zohledněním všech těchto proměnných je vysvětlena téměř třetina variability přírůstu. Poslední zahrnutá proměnná- „relativní poloha“ byla z cílového modelu vyloučena a to z důvodu vysoké míry korelace s jinými

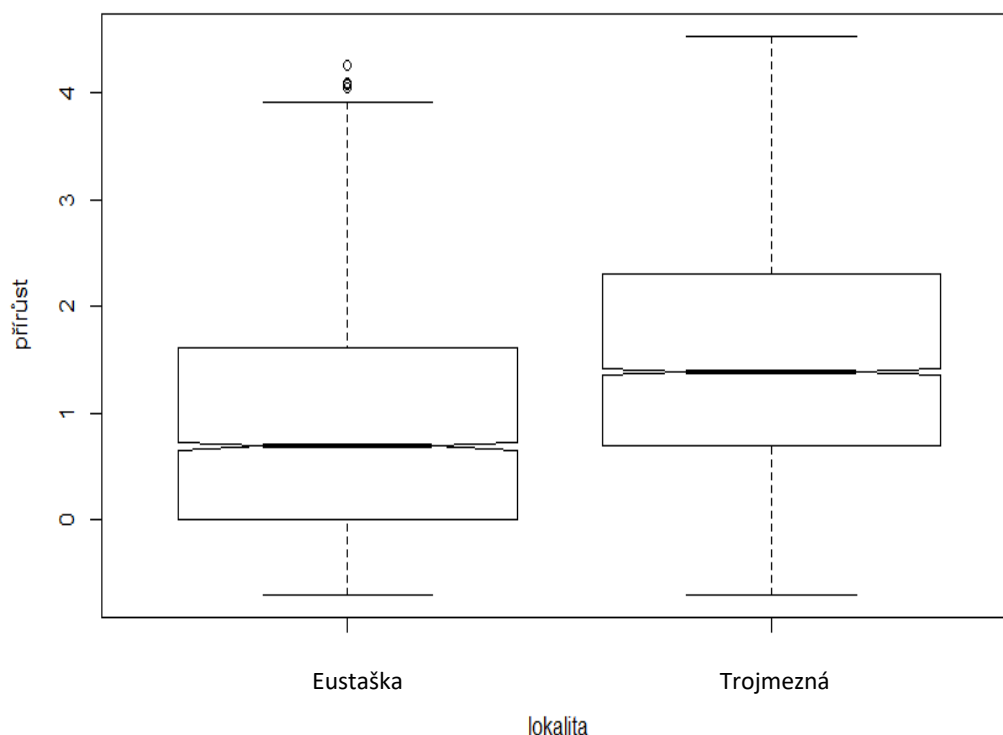
proměnnými. Je statisticky významná pouze, je-li hodnocena samostatně. Pro potřeby této práce byla i přesto do tabulky zahrnuta.

5.2 Vliv polohy na odrůstání zmlazení po maloplošné a po velkoplošné disturbanci

Tab. č. 2. Průměrné hodnoty proměnných na zkoumaných lokalitách. Na lokalitě Trojmezná dorůstá okolní vegetace výrazně větších výšek, zároveň je zde však větší otevřenost zápoje a průměr kmenů, na nichž bylo hodnoceno zmlazení. Ostatní proměnné jsou srovnatelné na obou lokalitách.

lokality	Eustaška	Trojmezná
průměr kmene (cm)	34	56
stupeň rozkladu	3	4
kůra (%)	12	13
druh hniloby	1	1
otevřenost zápoje	24	63
výška vegetace	16	76
výška kmene nad zemí	6	5

Přírůst dle lokality

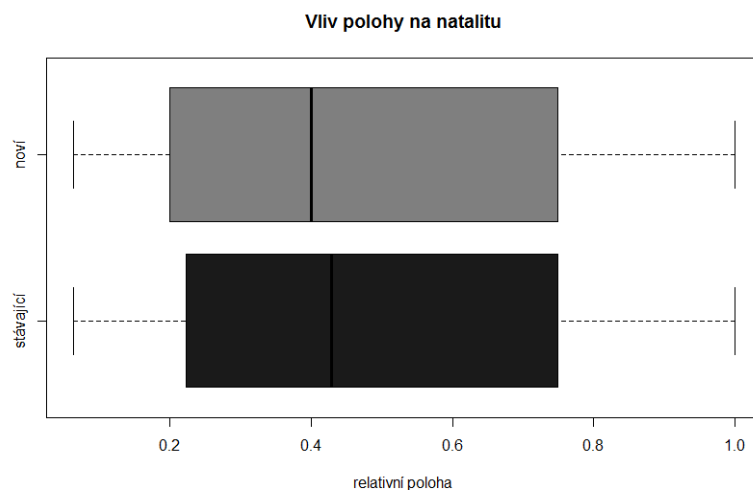


Graf č. 1. Přírůst na lokalitách Eustaška a Trojmezná. Graf porovnává logaritmované hodnoty přírůstu na obou lokalitách. K logaritmské transformaci bylo přistoupeno z důvodu vysoce rozdílných velikostí přírůstu v závislosti na výchozí výšce měřených jedinců.

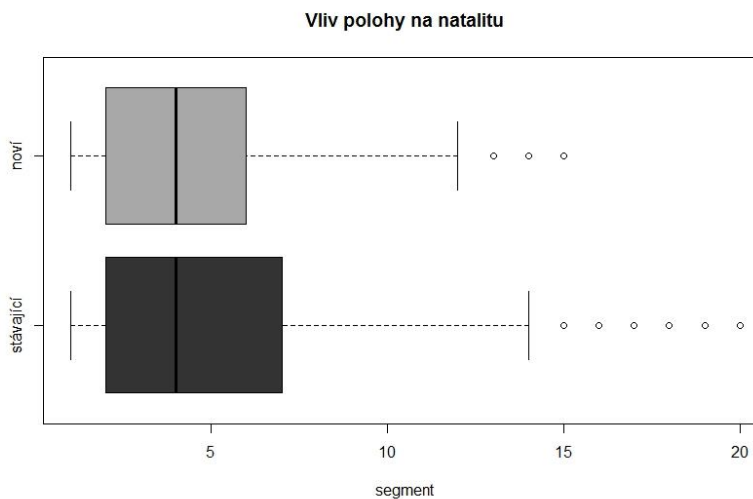
Na lokalitě Trojmezná dosahovalo oproti Eustašce zmlazení průměrně dvojnásobného přírůstu. Graf ilustruje markantní rozdíl mezi velikostí přírůstu na lokalitě po maloplošné disturbanci (Eustaška) a po velkoplošné disturbanci (Trojmezná), který není vztážen k žádné proměnné, kromě lokality. Na lokalitě Trojmezná byly v porovnání s lokalitou Eustaška zjištěny signifikantně vyšší hodnoty přírůstu, a to i po logaritmské transformaci, pomocí níž došlo ke zmenšení vlivu výchozí výšky zmlazení. Z tabulky jsou patrné některé rozdíly mezi lokalitami. Na Trojmezně se častěji vyskytovaly v průměru o 40% mohutnější ležící kmeny ve vyšším stupni rozkladu. Výška okolní vegetace však byla příznivější na lokalitě Eustaška.

5.3 Vliv polohy na uchycování, mortalitu a přírůst zmlazení

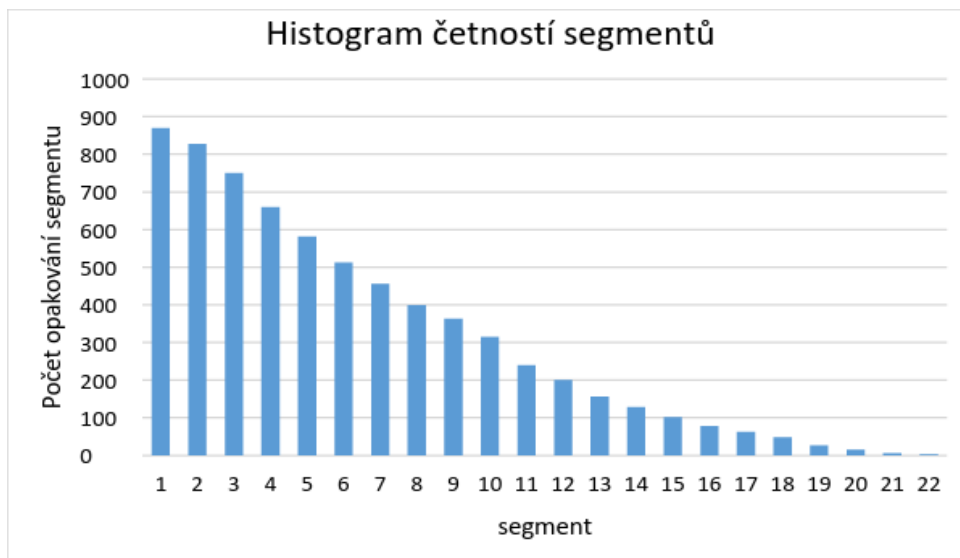
5.3.1 Uchycování- natalita



Graf č. 2. Vliv relativní polohy na uchycování nových jedinců. Za nové jsou označeni jedinci, jejichž charakter odpovídal zvoleným kritériím a jejichž výskyt byl poprvé zaznamenán během let 2014-2016. Noví i stávající jedinci se vyskytují s vyšší četností v první části kmene. Hladina významnosti testu $p=0,0227$.



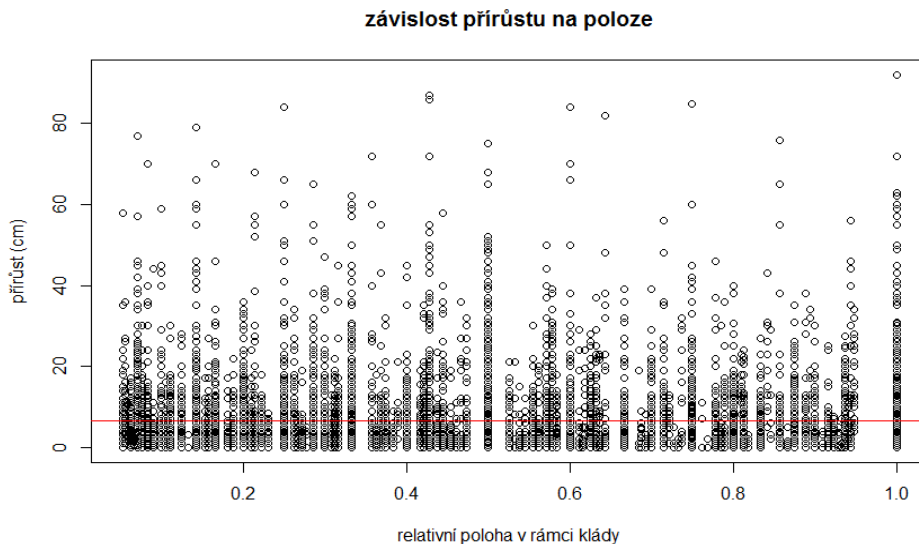
Graf č. 3. Ilustrační graf vztahu zmlazení a polohy udané segmentem. Použití tohoto grafu by bylo zavádějící z důvodu nestejných délek kmenů s převahou těch kratších. I zde je zřejmé, že se hodnoty hromadí v prvních segmentech, je tomu tak však primárně z důvodu vyššího opakování prvních segmentů- viz graf č. 4.



Graf č. 4. Histogram četnosti jednotlivých segmentů. Z grafu je zřejmé, že zkoumané kmeny mají různé délky a z toho je plynoucí i různý počet jejich segmentů. Četnost zastoupení jednotlivých segmentů s narůstající vzdáleností od čela kmene klesá.

Vliv relativní polohy na ležícím kmeni na uchycování smrkového zmlazení nebyl prokázán. Medián výskytu nově uchyceného zmlazení je pouze marginálně nižší, než je medián výskytu zmlazení stávajícího. Vzhledem k enormnímu množství dat byla za hladinu významnosti uvažována $\alpha=0,001$. Na této hladině bylo možno potvrdit nulovou hypotézu nezávislosti zkoumaných proměnných. Z grafických výsledků vyplývá, že jedinci se obecně vyskytují spíše v přední části kmene. V případě však, že je polohou rozuměn segment definovaný absolutní hodnotou, tedy pravidelným 1,5 metrovým intervalem, pak je z výsledků zřejmé, že nejvíce zmlazení se úspěšně uchycuje v prvních čtyřech segmentech, což by mohlo vést k domněnce, že jedinci se uchycují nejvíce na začátku kmene (graf č. 3). Toto tvrzení by však bylo zavádějící, a to z důvodu již zmíněné nestejně délkou kmenů s převahou kmenů kratších, jak je ilustrováno grafem č. 4. Histogram četností jednotlivých segmentů kmenů z obou lokalit ukazuje převahu segmentů blíže čelu klády, s výrazně klesající tendencí směrem k jejímu čepu, je tedy zřejmé, že s vysokým počtem těchto počátečních segmentů dochází i k vyšším sumám zmlazení na nich se vyskytujícího.

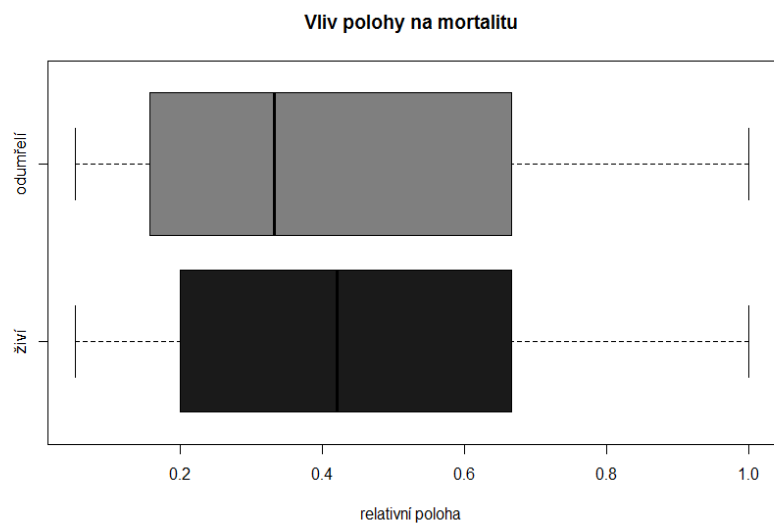
5.3.2 Přírůst



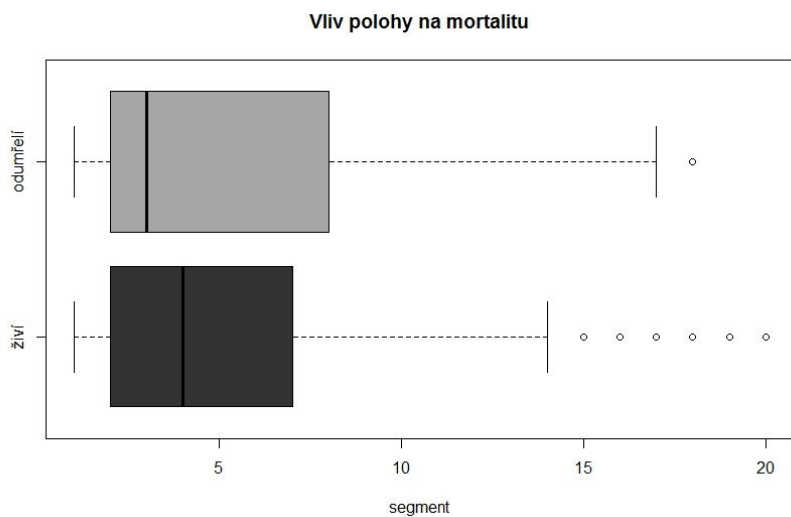
Graf č. 5. Závislost přírůstu zmlazení na poloze, kde červená linie ilustruje trend růstu přírůstu v závislosti na poloze. Pokud by zde byla pozitivní závislost, pak by linie měla stoupavý trend, v případě negativní závislosti by tomu bylo naopak. Vzhledem k jejímu rovnému průběhu v tomto grafu je však zřejmé, že zde žádný pozorovatelný vztah není.

Souvislost mezi přírůstem zmlazení a jeho polohou na mrtvém dřevě nebyla prokázána. Z grafu je zřejmé, že vztaženo k relativní poloze zmlazení na kmeni je průměrný přírůst vyrovnaný ve všech jeho částech, a to bez ohledu na jeho délku.

5.3.3 Mortalita



Graf č. 6. Závislost mortality na relativní poloze v rámci ležícího kmene. Živí i mrtví jedinci se častěji vyskytují v počáteční až střední části kmene. Mrtví jedinci se častěji než živí vyskytují v přední části, rozdíl mezi polohou výskytu živých a mrtvých jedinců je poměrně zřetelný z umístění mediánu. Hladina významnosti testu $p = 0,00032$

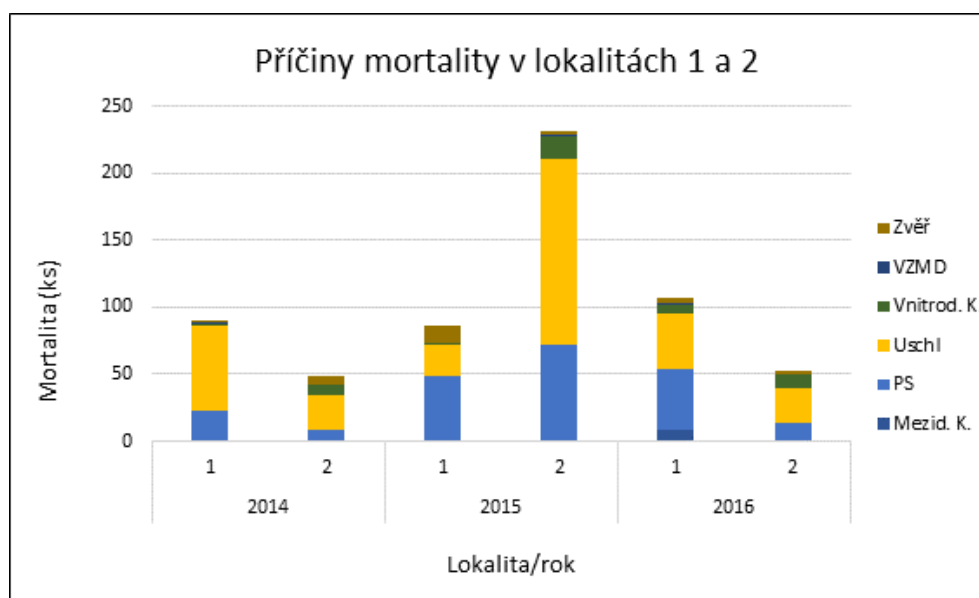


Graf č. 7. Závislost mortality zmlazení na výskytu v rámci segmentu. Z grafu je zřejmé hromadění živých i mrtvých jedinců v prvních segmentech. Tato informace by opět byla zavádějící, vzhledem k statisticky výrazně vyššímu počtu kratších klád. Tento graf je opět vložen pouze pro ilustraci důvodu zavedení kategorie relativní polohy.

Z grafu č. 6 je patrné, že mortalita zmlazení směrem k čepu klády klesá, tedy je vyšší v její přední a střední části, než na jejím konci a to dokonce do té míry, že polovina zaznamenaným mrtvých jedinců se vyskytovala v první třetině kmene. Nulová hypotéza nezávislosti mortality na poloze byla na hladině $\alpha=0,001$ vyvrácena.

Pro porovnání byl i zde vložen graf zaznamenávající vliv polohy dané segmentem na mortalitu (graf č. 7). Opět jde o informaci do jisté míry zavádějící, jak již bylo vysvětleno výše, nicméně i z tohoto grafu je zřetelná tendence gradace výskytu uhynulých jedinců v počátečních segmentech ležících kmenů.

5.4 Nejčastější příčiny mortality na stanovišti MD



Graf č. 8. Příčiny mortality v letech 2014-2016 pro lokality Eustaška a Trojmezná. Eustaška je reprezentována č. 1, Trojmezná je značena č. 2. VZMD= vyvrácen z mrtvého dřeva, Vnitrod. K= vnitrodruhová konkurence, PS= pád stromu, Mezid. K. = mezidruhová konkurence. Zatímco na lokalitě Eustaška byla úmrtnost ve všech třech letech poměrně vyrovnaná, na Trojmezné byla v roce 2015 výrazně vyšší než předchozí i následující rok. Nejčastější příčinou úmrtí zmlazení na obou lokalitách bylo uschnutí semenáčku, následováno pádem stromu. Za nejméně častou příčinu úmrtí lze na obou lokalitách označit VZMD, která je zároveň nejčastější u zmlazení na kládách v nejvyšších stupních rozkladu.

Z hlediska příčiny mortality jasně převládá kategorie „uschl“, a to zejména na lokalitě Trojmezná, kde schnutí je pravidelně příčinou úmrtí více než poloviny veškerého odumřelého zmlazení na mrtvém dřevě.

Na lokalitě Eustaška je schnutí hlavní příčinou úmrtí pouze v roce 2014, v dalších letech je převažující příčinou pád stromu, který je výrazný i na Trojmezné, kde stále dochází k pádu částí souší.



Obr. č. 3. Mrtvý semenáček smrku. Příčinu úmrtí nelze objektivně určit, pravděpodobně však uschl z důvodu mezidruhové kompetice s rašeliníkem (*Sphagnum* sp.), a s ní spojeným nedostatkem vláhy (Eustaška)

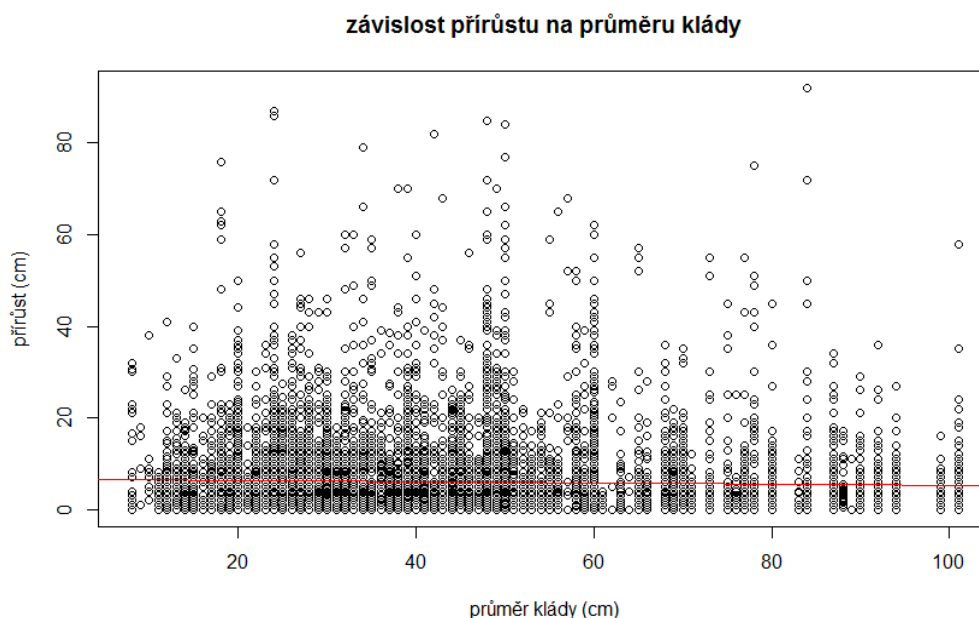
Třetí nejčastější zaznamenanou příčinou mortality zmlazení je na obou lokalitách vliv vnitrodruhové konkurence, který je opět výraznější na lokalitě Trojmezná. Poměrně zřídka je přímou příčinou úmrtí u zmlazení okus, ohryz, či vytlučení zvěří, přestože na obou lokalitách se tyto případy vyskytují. Stopy poškození zvěří byly zřejmé i na živém zmlazení z obou lokalit, častěji pak na lokalitě Eustaška.

Mezidruhová konkurence jakožto příčina mortality semenáčků byla evidována pouze na Eustašce.

Příčina úmrtí VZMD („vyvrácen z mrtvého dřeva“) byla zaznamenána pouze v necelých 30 případech z 2919 zkoumaných.

Z časového hlediska je v rámci zkoumaného období z grafu č. 8 zřejmé, že zatímco na lokalitě Eustaška byl průběh mortality v letech víceméně konstantní, tak na lokalitě Trojmezna došlo v roce 2015 k jejímu navýšení téměř na pětinasobek počtu oproti roku předešlému (v roce 2014 zde bylo nalezeno 48 mrtvých jedinců, v roce 2015 pak 231).

5.5 Závislost velikosti přírůstu na tloušťce ležícího kmene



Graf č. 9. Závislost hodnot přírůstu na průměru ležícího kmene. Graf ilustruje data z obou lokalit a porovnává, zda jsou hodnoty přírůstu obnovy ovlivňovány průměrem kmene a červená linie ilustruje průběh závislosti přírůstu na tloušťce ležícího kmene.

Se zvyšujícím se průměrem ležícího kmene mírně klesá přírůst zmlazení. Statisticky byla prokázána lehká negativní závislost mezi tloušťkou ležícího odumřelého kmene a přírůsty u zmlazení, které se na něm vyskytuje, nicméně vzhledem k velkému množství dat byla za srovnávací hladinu pravděpodobnosti zvolena $\alpha=0,001$, na níž není nulová hypotéza nezávislosti vyvrácena. Ani z grafu není zřetelný klesavý trend přírůstu se zvyšujícím se průměrem.

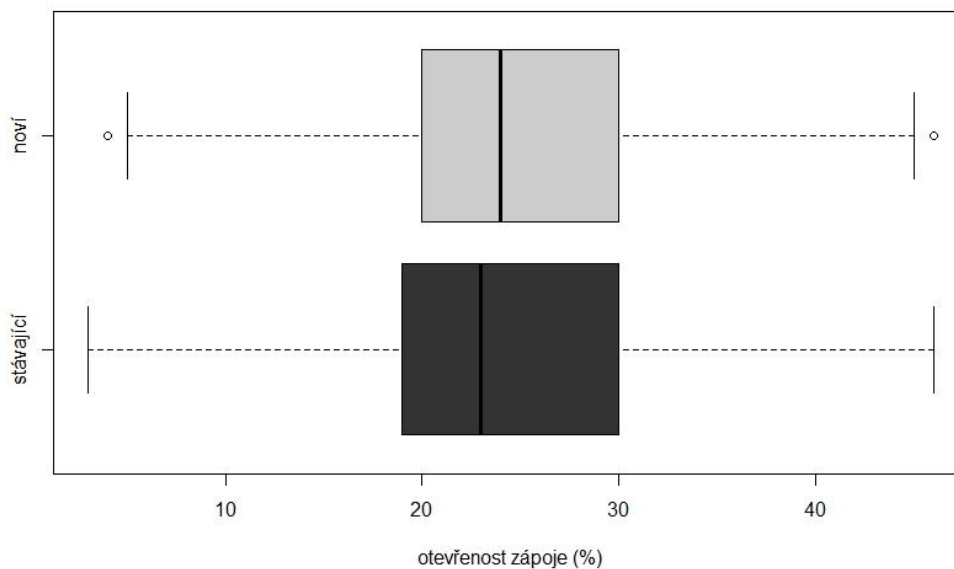
5.6 Vliv výrazného rozvolnění korunového zápoje na sukcesi smrku na ležících kmenech

Tab. č. 3. Zápoj a obnova na lokalitách Eustaška a Trojmezná. V tabulce jsou shrnuty základní informace o % zastínění mikrostanovišť a počtech nově uchycených jedinců v letech 2014-2016 na obou lokalitách. V posledním řádku je patrný součet všech nově nalezených semenáčků na lokalitách. Hladina významnosti testu (celkem) $p < 2,2e-16$

	Eustaška	Trojmezná
zápoj nad ležícími kmeny (%)	76	36
zápoj nad zmlazením (%)	75	32
nově zaznamenány v 2014	508	5
nově zaznamenány v 2015	201	1
nově zaznamenány v 2016	501	1
nově zaznamenány celkem	1210	7

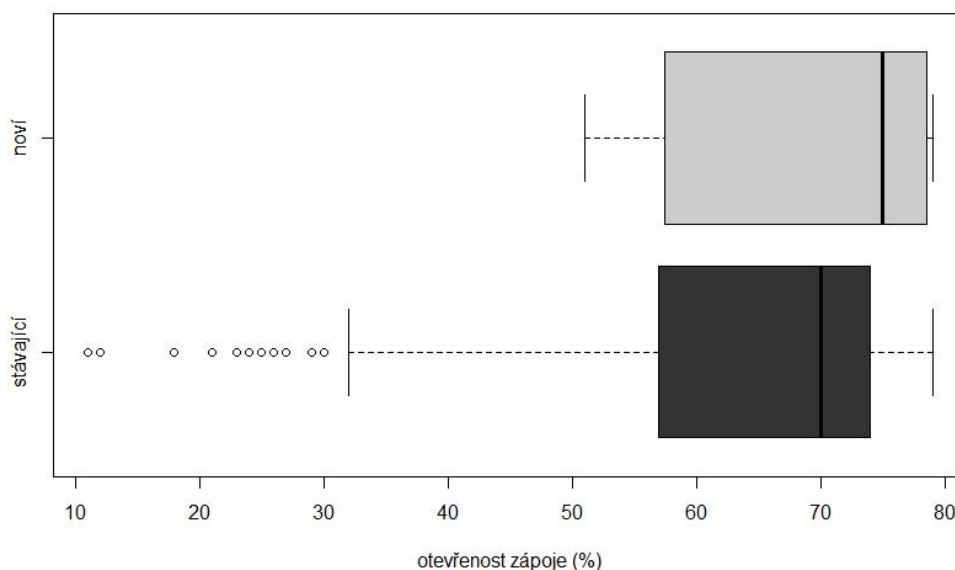
5.6.1 Uchycování - natalita

Vliv otevřenosti zápoje na natalitu (Eustaška)



Graf č. 10. Vliv otevřenosti zápoje na natalitu pro lokalitu Eustaška. Zaznamenaná otevřenost zápoje zde dosahuje maximálních hodnot 46%. Většina nových i stávajících jedinců na lokalitě se vyskytuje pod poměrně sevřeným zápojem s 70-80% zastíněním. Hladina významnosti testu $p = 0.00074$

Vliv otevřenosti zápoje na natalitu (Trojmezná)



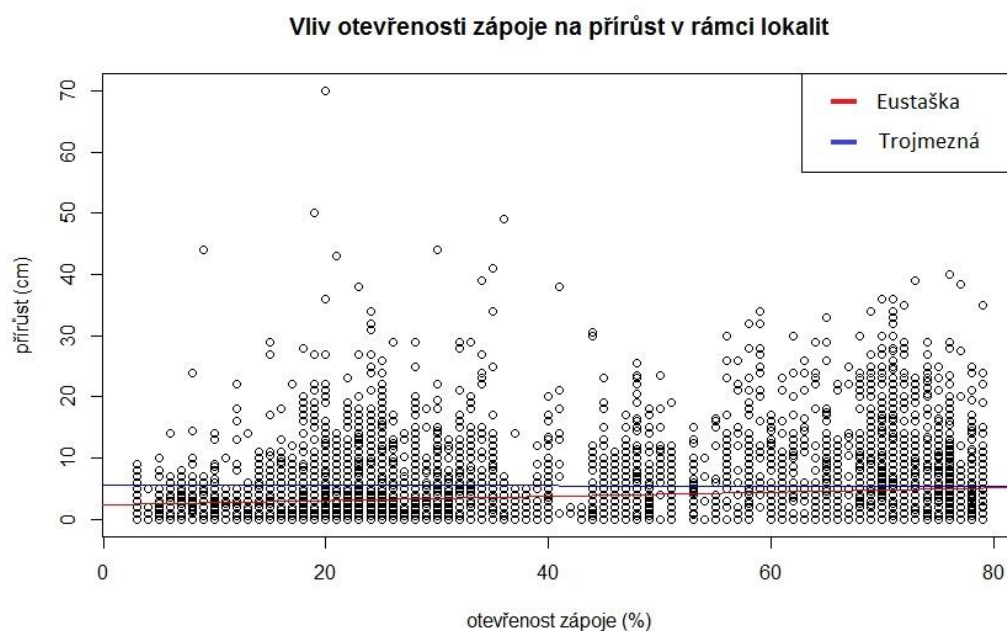
Graf č. 11. Vliv otevřenosti zápoje na natalitu na lokalitě Trojmezná. Vzhledem k velkoplošnému rozpadu horního stromového patra je zde otevřenost zápoje výrazně vyšší než jak je tomu na lokalitě Eustaška. I z toho důvodu se většina zaznamenaného zmlazení na kládách nachází pod otevřeným zápojem. Maximální otevřenost zápoje zde dosahuje 79%. Polovina nově uchyceného zmlazení je pod téměř zcela otevřeným zápojem (<75%). Hladina významnosti testu $p=0,2781$

Otevřenost zápoje má vliv na uchycování zmlazení.

Zkoumané lokality se v souvislosti s vývojem porostu otevřeností zápoje výrazně liší. Průměrný zápoj činí na lokalitě Eustaška nad zkoumanými ležícími kmeny 76%, stromky zaznamenané jako nově uchycené v posledních letech se nachází průměrně pod 75 % zástínem. I přes malý rozdíl byla H^0 na zvolené hladině významnosti vyloučena. Lokalita Trojmezná, která prošla v nedávné době velkoplošným rozpadem horního stromového patra, má průměrný zástin měřený nad mrtvým dřevem 35%. K uchycování nového zmlazení došlo pod průměrně 32% zástínem. Vzhledem k malému vzorku nebylo na této lokalitě nulovou hypotézu nezávislosti na zvolené hladině významnosti vyloučit. Vzhledem k nedostatku plodících stromů se na lokalitě Trojmezná během posledních 3 let

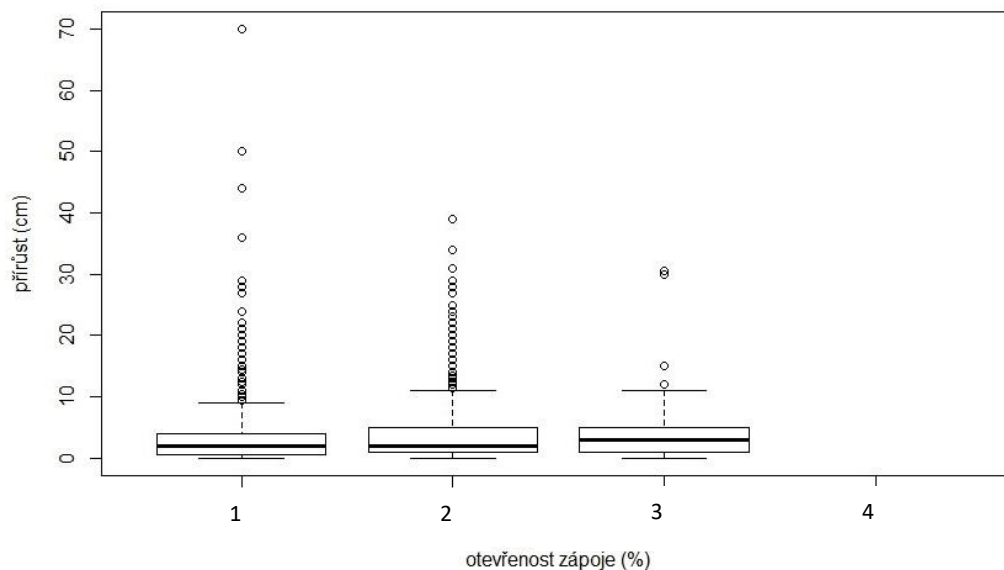
uchytilo na mrtvém dřevě pouze 7 semenáčků, oproti tomu na lokalitě Eustaška bylo v roce 2014 nalezeno a označeno 508, v roce 2015 201, a v roce 2016 501 nových semenáčků, celkem tedy více než 1200 stromků.

5.6.2 Přírůst



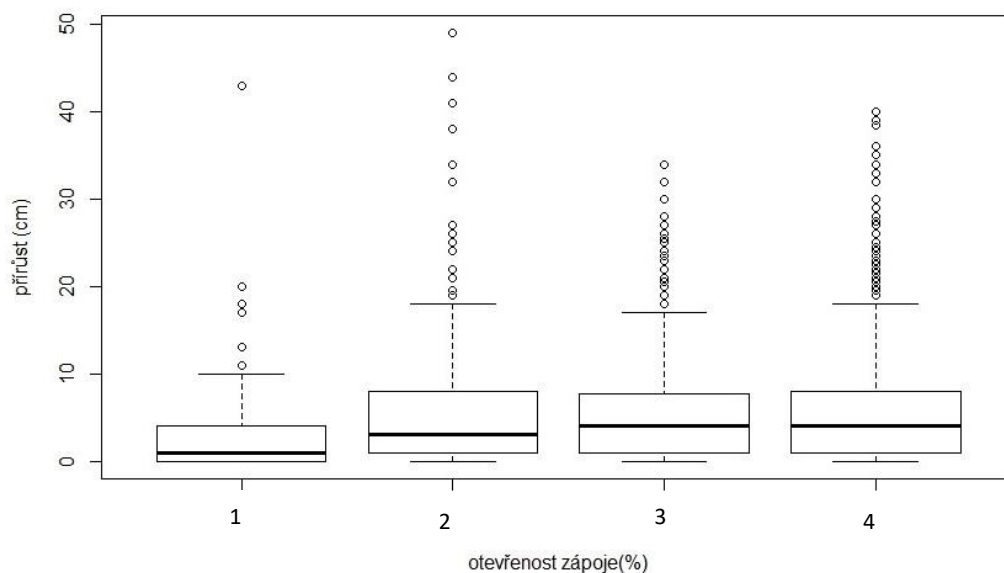
Graf č. 12. Závislost přírůstu na otevřenosti zápoje souhrnně na lokalitách Eustaška a Trojmezná. Modrá linie ilustruje průběh vývoje přírůstu s rostoucím otevřením zápoje na lokalitě Trojmezná. Na lokalitě Eustaška má přírůst v závislosti na světle stoupající průběh, jak lze vidět na průběhu červené linie.

Vliv otevřenosti zápoje na přírůst zmlazení (Eustaška)



Graf č. 13. Závislost přírůstu na otevřenosti zápoje (Eustaška). Eustaška je lokalita bez výrazného narušení zápoje. Na této lokalitě zcela chybí hodnoty ve čtvrté kategorii (>60%) z důvodu vyššího celkového stupně zápoje porostu na lokalitě.

Vliv otevřenosti zápoje na přírůst zmlazení (Trojmezná)

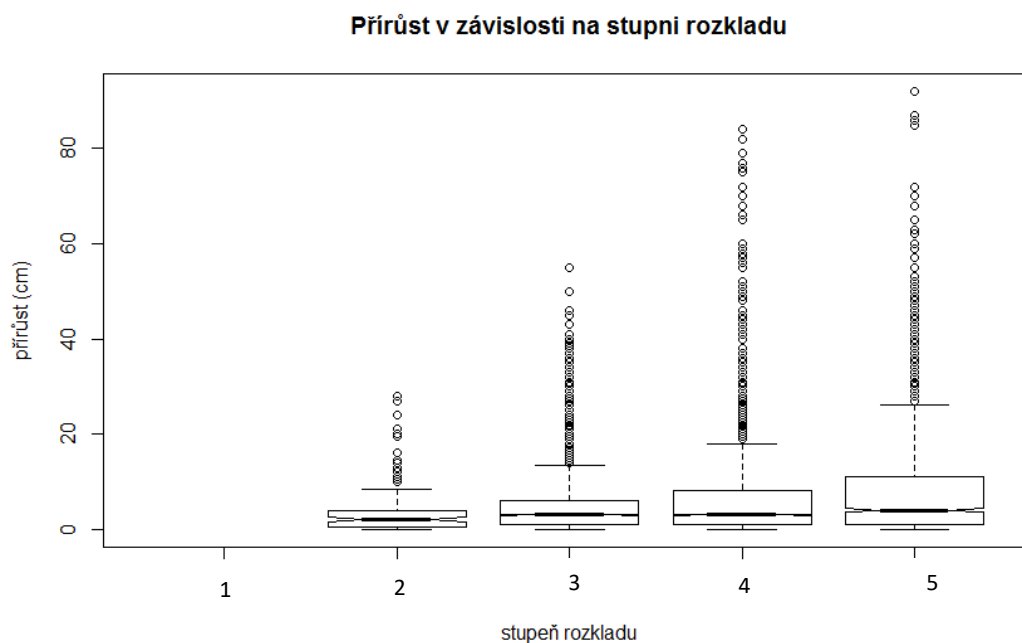


Graf č. 14. Závislost přírůstu na otevřenosti zápoje (Trojmezná). Díky velkoplošnému rozpadu horního stromového patra je zde vysoké procento zmlazení vystaveno přímému slunečnímu záření. Hodnoty přírůstů jsou vyšší s otevřenějším zápojem.

Zvýšení otevřenosti zápoje má na přírůst zmlazení pozitivní vliv, a to na obou zkoumaných lokalitách. Podle realizovaného modelu AIC je otevřenost zápoje jedním ze stěžejních faktorů vysvětlujících variabilitu přírůstu. V grafu č. 12 jsou hodnoceny obě lokality současně. Nahlučení hodnot v první části grafu ilustruje hodnoty přírůstu na lokalitě Eustaška, druhá polovina grafu pak spíše přírůsty na lokalitě Trojmezná. Na lokalitě Eustaška dosahovaly nejvyšších přírůstů semenáčky pod nejmenším zápojem, a to v průměru téměř dvojnásobně oproti nejvíce zastíněným jedincům. Na lokalitě Trojmezná byl tento trend ještě markantnější.

To je na grafech ilustrujících každou lokalitu zvlášť evidentní na obou lokalitách.

5.7 Vliv stupně rozkladu ležícího kmene na přírůst u zmlazení



Graf č. 15. Závislost přírůstu zmlazení na stupni rozkladu kmene na lokalitách Eustaška a Trojmezná. S vyšším stupněm rozkladu kmene narůstají přírůsty u zmlazení, jež se na ní vyskytuje. Na žádné z lokalit se jedinci nevyskytují na mrtvém dřevě v 1. stupni rozkladu. Nejvyšších přírůstů dosahuje zmlazení na kládách v 5. stupni rozkladu. Zároveň se zde vyskytují nejvyšší a nejstarší jedinci. Tento trend je však zřejmý i po logaritmické transformaci dat.

Na obou zkoumaných lokalitách se zmlazení vyskytovalo počínaje 2. stupněm rozkladu ležících kmenů. Nejvyšší hodnoty přírůstků byly zaznamenány na nejvíce rozloženém mrtvém dřevě. Na mrtvém dřevě ve 3- 4. stupni rozkladu je medián přírůstu vyrovnaný, v 5. stupni opět roste.

6 Diskuse

6.1 Jakým způsobem se liší odrůstání zmlazení po maloplošné a po velkoplošné disturbanci?

V naší studii byl prokázán výrazný rozdíl mezi meziročními přírůsty u zmlazení na zkoumaných lokalitách různých disturbančních režimů. Nejvýraznějším rozdílem byla na těchto dvou lokalitách otevřenost zápoje. Ta byla na lokalitě Trojmezna průměrně více než dvakrát vyšší (63%) než na lokalitě Eustaška (24%). Přesto, že je smrk dřevinou polostinnou až stinnou, schopnou uchycování v zástinu mateřského porostu (Ilisson et al. 2007), rychle a příznivě reaguje na výrazné zlepšení světelných podmínek. Přítomnost mateřského porostu umožňuje reprodukci, na druhé straně však limituje růst stávajícího zmlazení (Bače et al, 2009). V případě vzniku porostních mezer dochází k výraznému zvýšení přírůstu u semenáčků (Dai, 1996). V případě dostatku světla a živin jsou rostliny schopné efektivněji asimilovat, rychleji vstřebávají živiny a následně jsou ve větší míře schopny produkce biomasy. To se projeví i ve výškovém přírůstu. Na základě těchto zjištění lze předpokládat, že i v našem případě je pravděpodobně vliv světla nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím výrazný rozdíl v přírůstech mezi lokalitami.

Dalšími proměnnými, které by mohly mít vliv na rozdílné odrůstání zmlazení v rámci zkoumaných lokalit, mohou být, vzhledem k jejich rozdílné hodnotě na lokalitách Eustaška a Trojmezna, stupeň rozkladu a průměr ležícího kmene. Na lokalitě Eustaška, na níž zmlazení vykazuje menší přírůsty, se zároveň také vyskytují kmeny menších tloušťek v nižším stupni rozkladu. Odborná literatura uvádí pozitivní vliv tloušťky na uchycování (Bujoczek et al, 2015) a denzitu zmlazení (Bače, 2012; Holeksa, 1998), nezmiňuje se však o jejím vlivu na přírůst. Bližší souvislost tloušťky ležícího kmene a stupně rozkladu s přírůstem bude rozebrána v dalších bodech.

Ze souhrnných výsledků bylo vyvozeno, že nejpravděpodobněji je rozdílnost ve velikosti přírůstu způsobena kombinací proměnných s nejvýraznějším vlivem stupně otevřenosti porostu.

6.2 Ovlivňuje poloha semenáček smrku na mrtvém dřevě jejich uchycování, mortalitu a přírůst?

Vliv polohy na přírůst u jedinců zmlazení nebyl v naší studii prokázán. Důvodem tohoto zjištění může být fakt, že smrkové zmlazení má v přirozených horských smrčinách tendenci vyskytovat se shlukovitě. To je do jisté míry dáno charakterem a vývojem těchto lesů, kdy zejména díky maloplošným disturbancím dochází k pomístnému zlepšení světelných podmínek a zároveň i ke vzniku vhodných mikrostanovišť pro odrůstání nových jedinců (Kuuluvainen, 1994). Porostní mezery a rozvolněný porost jsou z tohoto hlediska vhodným místem pro uchycení zmlazení. To se, jak již bylo zmíněno, neuchycuje rovnoměrně (Leemans, 1991). Na zkoumaných lokalitách byl tento fakt potvrzen. Studie týkající se vlivu polohy podél ležícího kmene na zmlazení nebyly v odborné literatuře nalezeny.

Ani v případě natality nebyla závislost na poloze prokázána, narozdíl od mortality kde jistá závislost na poloze prokázána byla. Z grafu je patrná tendence k jejímu poklesu s rostoucí vzdáleností od čela kmene. Častěji tedy zmlazení odumíralo v přední části kmene. Důvodem může být vyšší denzita zmlazení v přední části klád a s ní související vyšší vnitrodruhová konkurence (Kathke, 2010). Zároveň však je možné, že tak nastalo z důvodů, které nejsou v grafickém výstupu zachycené. Určitý vliv bude mít pravděpodobně jiná nezávislá proměnná či jejich kombinace. Jednou z možností by mohla být vyvýšenost počátku kmene oproti terénu v důsledku jeho vyvrácení, a s tím spojené znevýhodnění v rámci vlhkostního režimu. Mrtvé dřevo bez kontaktu se zemí rychleji vysychá, následkem čehož je zpomalen též jeho rozklad. Dále například tloušťka kmene (kapitola 6.4), či stupeň rozkladu (kapitola 6.6), mohou v tomto případě posouvat mortalitu zmlazení směrem k jeho čelu.

6.3 Co je nejčastější příčinou mortality jedinců zmlazení?

Nejčastější odhalenou příčinou mortality v této studii bylo schnutí semenáčků, častěji na lokalitě Trojmezna. Světlo, pokud je v nedostatku, může být pro smrkové zmlazení limitujícím faktorem. Zároveň však větší otevřenost zápoje znamená i vyšší výpar a s ním související znevýhodnění stanoviště



Obr. č. 4. Zmlazení na mrtvém dřevě 2. stupně rozkladu v dutině po činnosti datlíka tříprstého. Semenáček pravděpodobně jako mnoho jiných do dalšího roku uschne kvůli nedostatku vláhy a živin (Eustaška)

z hlediska vláhových podmínek. Lze předpokládat, že vyšší výpar, který je spojený zejména s velkoplošným rozpadem porostu, do vysoké míry ovlivňuje mortalitu zmlazení. Zároveň je však možné schnutí zmlazení přičítat výšce segmentu nad zemí, kdy nedochází ke kontaktu kmene se zemí a mrtvé dřevo rychleji vysychá. Dalším důvodem ke schnutí semenáčků může být nízký stupeň rozkladu klády, kdy se zmlazení sice může uchytit, například v dutině po aktivitě dřevokazného

hmyzu či ptáků (Obr. č. 4), nicméně dlouhodobě nemusí mít takový semenáček dostatek vláhy a uvolněných živin.

Kupferschmid (2005) udává, že okus zmlazení, jež se vyskytuje na mrtvém dřevě je v horských oblastech nejen srovnatelný s okusem na jiných mikrostanovištích, naopak může být i o něco významnější. Klády tedy nemohou být považovány za překážku v okusu semenáčků. Na obou lokalitách byly zřetelné pobytové znaky zvěře, okus však nebyl nijak markantní.

To, že byla příčina smrti VZMD evidována pouze v tak malém vzorku, je poměrně překvapivý fakt, vzhledem k tendenci semenáčků uchycovat se zejména na místech s dostatkem vláhy, tedy i pod kůrou. S postupujícím rozkladem odpadá gravitačním působením kůra z okrajů kmene. S ní pak mohou odpadat i ti jedinci, kteří se nestihli zachytit kořeny až do dřeva (primárně 1-2-leté semenáčky), vyvráceny však mohou být i starší stromky. Ty jsou však často schopny i po vyvrácení nadále růst vedle ležícího kmene.

Vnitrodruhová konkurence je podle Kathke (2010) vyšší v porostních mezerách z důvodu vyšší denzity zmlazení na takových stanovištích. Zmlazení se i na mrtvém dřevě vyskytuje spíše shlukovitě než pravidelně. Proto výrazněji dochází ke kompetici v důsledku náhlého výrazného prosvětlení zápoje, kdy je rychle nastartován přírůst zmlazení, markantněji pak u vyšších jedinců. Vedle výškového přírůstu však tyto zvýhodnění jedinci přirůstají i do stran, čímž ještě více zastiňují zmlazení ve svém okolí. To je pravděpodobně limitováno též vláhovými faktory. V našem výzkumu byla zaznamenána vyšší míra vnitrodruhové konkurence pouze na lokalitě Trojmezná, kde shluky semenáčků nabývají velmi vysokých hustot.



Obr. č. 5. Husté porosty okolní vegetace (*Vaccinium myrtillus*) mohou působit konkurenčně, zejména vůči novým semenáčkům. Borůvka zde roste i na kládách ve vyšším stupni rozkladu (Eustaška)

Na Eustašce mohou být hlavním činitelem vnitrodruhové konkurence zejména poměrně husté porosty brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*), (Obr. č. 5). Zajímavým zjištěním bylo, že na Trojmezné, kde se vyskytovaly vysoké porosty papratky alpské (*Athyrium alpestre*), nebyla zaznamenána žádná úmrtí způsobená mezidruhovou konkurencí. Důvodem může být na jedné straně poměrně velká průměrná tloušťka kmenů, díky níž byly semenáčky na některých kmenech oproti okolí poměrně vyvýšeny, na straně druhé fakt, že se na mrtvém dřevě, které ani přesto neuniklo výraznému ovlivnění papratkou, prakticky žádné zmlazení nevyskytovalo (Obr. č. 6)



Obr. č. 6. Kláda pod uschlými listy paprátka alpínské. V létě jsou porosty paprátka tak husté, že kládu zcela překrývají- zmlazení nemá možnost se uchytit (Trojmezná)

Z časového hlediska je poměrně zajímavým úkazem výrazně zvýšená mortalita na Trojmezne v roce 2015. Tento rok byl celosvětově teplotně nadprůměrný (WHO), a to i v horských oblastech, kde byly teploty oproti dlouhodobému průměru vyšší až o 4°C. Důvodem markantního rozdílu mortality mezi lokalitami může být fakt, že v živém lese se ve vegetační sezóně denní teploty na úrovni povrchu bylinného patra za jasných slunných dnů pohybují o 10–15 °C níže než v suchém lese či na holině (Hojdová et al, 2005). Živý jehličnatý les, potažmo jeho korunová vrstva, je schopen až 17% dopadajícího světelného záření reflektovat zpět do atmosféry, další část záření je absorbována. Oproti tomu les suchý, respektive les po velkoplošné disturbanci

kde došlo k rozpadu korunové vrstvy mateřského porostu, není v takové míře schopen reflexe záření. Povrch je tedy vystaven poměrně vysokým teplotám. Horní limit pro asimilaci rostlin se pohybuje mezi 30-50°C, přičemž semenáčky jsou citlivější na vysoké teploty (Ulbrichová, [b.r.]). Podle Daye (1999) se zpomalení fotosyntézy u zmlazení začíná výrazně projevovat mezi teplotami 32-36°C. Zatímco na lokalitě Eustaška tak byla pravděpodobně evapotranspirace díky určitému stupni zapojení porostu v normě, na lokalitě Trojmezna došlo nejspíš k výraznému navýšení výparu a vysychání mikrostanovišť. V důsledku vysokých teplot nebyli mladší jedinci schopni fotosyntézy, kdy byli zároveň limitováni nedostatkem vláhy umocněným nedostatečným rozvinutím kořenového systému.

6.4 Jaký je trend závislosti velikosti přírůstu jednotlivých semenáčků na tloušťce segmentu ležícího kmene?

Závislost velikosti přírůstu na tloušťce segmentu byla vyhodnocena jako lehce negativní.

Bujoczek et al ve své z roku 2015, kde pozoruje vliv mikrostanovištních podmínek na smrkové zmlazení v západních Karpatech mimo jiné uvádí, že přítomnost zmlazení roste s rostoucím průměrem kmene a zvyšujícím se stupněm rozkladu. Z hlediska hustoty výskytu zmlazení jsou nejuspěšnější kmene ve vysokém stupni rozkladu o průměru větším než 30 cm (Holeksa, 1998). Vliv tloušťky segmentu na přírůst však nebyl v žádné z nalezených prací zmiňován.

Zmlazení na kládách o vyšším průměru (zejména blíže k čelu klády) může mít z důvodu uvolnění zápoje v důsledku pádu stromu častěji lepší světelné podmínky, než to, které roste na tenčích kmenech. Zároveň však je na tlustších ležících kmenech možný výraznější tlak vnitrodruhové konkurence způsobený tím, že na těchto kmenech je zároveň vyšší hustota zmlazení (Bujoczek et al, 2015; Bače, 2012, Holeksa, 1998). Přestože Harmon a Franklin (1989) nenašli

žádnou souvislost mezi vyvýšeností mrtvého dřeva a hustotou zmlazení, není vyloučené, že zde existuje souvislost s velikostí přírůstu. Semenáčky rostoucí na tlustších kmenech nemusí být schopny dosáhnout dostatečné vlhkosti, zejména v případě mrtvého dřeva v nižších stupních rozkladu. Smrk ztepilý je dřevina poměrně náročná na půdní a vzdušnou vlhkost, proto je možné, že na ležících kmenech o větší tloušťce je limitním faktorem, způsobujícím menší přírůst, právě voda.

6.5 Jaký je vliv zápoje na sukcesi smrku na ležících kmenech?

6.5.1 Natalita

V práci byl prokázán pozitivní vliv otevřenosti zápoje na natalitu a to přesto, že Iijima et al (2007) udává, že zatímco pro odrůstání zmlazení u smrku ajanského (*Picea jezoensis*) je světlo důležité, pro jeho uchycování jsou mnohem důležitější charakteristiky povrchu klády (stupeň rozkladu, výška mechu). Knapp (2011) nevidí žádnou souvislost mezi uchycováním zmlazení a světelnými podmínkami stanoviště, vzhledem k nízkým nárokům smrkového zmlazení na světlo. Bujoczek (2015) oproti tomu k vlivu světla na uchycování zmlazení zmiňuje, že dobré světelné podmínky jsou velmi důležité i pro uchycování semenáčků, a to více se zvyšující se nadmořskou výškou stanoviště. Zároveň dodává, že pralesovité porosty mají díky maloplošným disturbancím a určité rozvolněnosti porostu vhodné světelné podmínky pro uchycování zmlazení. Takovým případem může být i porost na Eustašce. Z hlediska uchycování zmlazení tedy lze říct, že přestože velkoplošné disturbance způsobí vznik velmi příznivých světelných podmínek pro odrůstání zmlazení, pro jeho natalitu mohou být velmi nepříznivé, alespoň do doby, než doroste stávající zmlazení do fáze, ve které je schopno se reprodukovat. Maloplošné disturbance oproti tomu působí na natalitu výrazně příznivě díky zlepšení světelných podmínek a zároveň dostatku reprodukce schopných jedinců.

6.5.2 Přírůst

Vliv otevřenosti zápoje na přírůst byl jednoznačně prokázán.

Vliv světla na přírůst zmlazení byl do jisté míry rozebrán již v prvním bodu diskuse. Vedle již zmíněného, také Iijima (2010) předpokládá významný vliv světla na přežívání a odrůstání zmlazení. Nejvýhodnější pro odrůstání smrkového zmlazení je takové stanoviště, které je vystaveno vyšším hodnotám přímého záření, ideálně ve středním až velkých porostních mezerách (Diaci, 2005). Kathke (2010) naopak shledává, že přestože vznik porostních mezer a s tím související zlepšení světelných podmínek mikrostanoviště může vést k lepšímu odrůstání zmlazení, kompetice o světlo příznivé podmínky do jisté míry vyruší. I přes možnou platnost tohoto tvrzení lze však i na základě našeho výzkumu říct, že světlo pozitivně ovlivňuje přírůst u zmlazení, a to bez ohledu na rozsah disturbancí.

6.6 *Jaký je vliv stupně rozkladu kmene na přírůst u zmlazení?*

Na základě výsledků této studie lze říct, že stupeň rozkladu pravděpodobně pozitivně ovlivňuje velikost přírůstu.

Hojnost výskytu zmlazení v závislosti na fázi rozpadu ležícího kmene byla šetřena v mnoha odborných pracích z různých koutů světa. Narukawa (2003) při měření četnosti zmlazení v boreálních a subalpínských japonských pralesích nezaznamenal žádné semenáčky na čerstvě padlém dřevě, se zvyšujícím se stupněm rozkladu pak konstatoval signifikantní nárůst množství zmlazení. Takahashi (2000) ve výzkumu z podobné oblasti zjistil, že semenáčky mají tendenci se ve velkém množství uchycovat náhodně shlukovitě na ležících kládách od 3. Do 5. stupně rozkladu, nicméně omezeně se uchycuje již ve 2. stupni. Zielonka (2006) vyzoroval, že nejvyšší četnost zmlazení se vyskytuje na ležících kmenech po 30-60 letech od jejich odumření (4. - 7. stupeň na 8. stupňové škále), ale uchycování je možné už od druhé dekády po odumření

stromu. To však má tendenci k pomalejšímu odrůstání vzhledem k pozvolnému rozkladu kmene. Jedinci tedy mohou dosahovat na mrtvém dřevě v nižším stupni rozkladu menších výškových přírůstků právě vlivem pomalého uvolňování živin a nedostatečné vlhkosti.

7 Závěr

Výsledky dokumentují výrazný rozdíl v odrůstání zmlazení v závislosti na míře proběhlých disturbancí. Zmlazení na lokalitě Trojmezná odrůstá dvakrát rychleji, než zmlazení na lokalitě Eustaška. Zároveň byl potvrzen výrazný pozitivní vliv větší otevřenosti zápoje na přírůst u zmlazení, a to na obou lokalitách. Stejně tak mělo světlo pravděpodobně vliv na jeho uchycování, na lokalitě Trojmezná k němu však vlivem rozpadu mateřského porostu téměř nedocházelo. Z hodnocených proměnných ovlivňuje velikost přírůstu také stupeň rozkladu mrtvého dřeva- s vyšším stupněm rozkladu přírůst u zmlazení stoupá. Nejčastějšími příčinami mortality semenáčků na ležících kládách byly pád stromu a schnutí. Zatímco na Eustašce byla mortalita v hodnocených letech víceméně konstantní, na Trojmezné vykazovala výrazné skokové navýšení v roce 2015, který byl nadprůměrně teplý a suchý. Zmlazení častěji usychalo v první třetině kmene, a to bez ohledu na jeho délku. Naše zjištění ukazují, že bez ohledu na rozsah disturbancí jsou ležící kmene důležitým faktorem pro úspěšnou obnovu porostu, a to s vyšší úspěšností odrůstání pod menším zápojem, v pokročilejším stupni rozkladu a bez ohledu na jejich délku.

8 Zdroje

BACE, Radek; SVOBODA, Miroslav; JANDA, Pavel. Density and height structure of seedlings in subalpine spruce forests of Central Europe: logs vs. stumps as a favourable substrate. *Silva Fennica*, 2011, 45.5: 1065-1078.

BAČE, R.; SVOBODA, M.; JANDA, P. Přirozené vytváření adventivních kořenů zmlazení smrku v horských lesích: Odborné sdělení. *Zprávy lesnického výzkumu*, 2014, 59.2: 140-144.

BAČE, Radek, et al. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment?. *Forest Ecology and Management*, 2012, 266: 254-262.

BUJOCZEK, Leszek, et al. Spruce regeneration on woody microsites in a subalpine forest in the western Carpathians. *SILVA FENNICA*, 2015, 49.3.

ČÍŽKOVÁ, Pavla; SVOBODA, Miroslav; KŘENOVÁ, Zdenka. Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park—the first results of the Biomonitoring project. *Silva Gabreta*, 2011, 17.1: 19-35.

DAI, Xiaobing. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden. *Forest Ecology and Management*, 1996, 84.1-3: 187-197.

DAY, Michael, E. Influence of temperature and leaf-to-air vapor pressure deficit on net photosynthesis and stomatal conductance in red spruce (*Picea rubens*). *Tree Physiology* 20, 1999, 57–63

DIACI, Jurij, et al. Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European journal of forest research*, 2005, 124.1: 29-36.

DIACI, Jurij. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, 2002, 161.1: 27-38.

http://fle.czu.cz/~ULBRICHOVA/Skripta_EKOL/lesazareni/slunecnizareni.htm

GLONČÁK, Peter. Dynamika prízemnej vegetácie prírodných horských smrečín. *Dizertačná práca. LF TU Zvolen*, 2009.

HANSSEN, Kjersti Holt. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 2003, 180.1: 199-213.

HARMON, Mark E., et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research*, 1986, 15: 133-302.

HARMON, Mark E.; SEXTON, Jay. *Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems*. Seattle (WA): US LTER Network Office, 1996.

HÄTTENSCHWILER, Stephan; SMITH, William K. Seedling occurrence in alpine treeline conifers: a case study from the central Rocky Mountains, USA. *Acta Oecologica*, 1999, 20.3: 219-224.

HOFGAARD, Annika. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4.5: 601-608.

HOJDOVÁ, Maria; HAIŠ, Martin; POKORNÝ, Jan. Microclimate of a peat bog and of the forest in different states of damage in the Šumava National Park. *Silva Gabreta*, 2005, 11.1: 13-24.

HOLEKSA, J. Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest. *Monogr. Bot*, 1998, 82: 1-209.

HORNBERG, G., OHLSON, M. & ZACKRISSON, O. 1995. Stand dynamics, regeneration pattern and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp forest. *J. Veg. Sci.* 6: 291-298.

IJIMA, Hayato; SHIBUYA, Masato; SAITO, Hideyuki. Effects of surface and light conditions of fallen logs on the emergence and survival of coniferous seedlings and saplings. *Journal of forest research*, 2007, 12.4: 262-269.

IJIMA, Hayato; SHIBUYA, Masato. Evaluation of suitable conditions for natural regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Journal of forest research*, 2010, 15.1: 46-54.

ILISSON, Triin, et al. Regeneration development 4–5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. *Forest Ecology and Management*, 2007, 250.1: 17-24.

JANDA, Pavel, et al. Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2014, 330: 304-311.

KATHKE, Sabine; BRUELHEIDE, Helge. Interaction of gap age and microsite type for the regeneration of *Picea abies*. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259.8: 1597-1605.

KNAPP, Alan K.; SMITH, William K. Factors influencing understory seedling establishment of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in southeast Wyoming. *Canadian Journal of Botany*, 1982, 60.12: 2753-2761.

KUPFERSCHMID, Andrea D.; BUGMANN, Harald. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 2005, 205.1: 251-265.

KUULUVAINEN, Timo; KALMARI, Riku. Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. In: *Annales Botanici Fennici*. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 2003. p. 401-413.

KUULUVAINEN, Timo. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica*, 2002, 36.1: 97-125.

LAIHO, Raija; PRESCOTT, Cindy E. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, 34.4: 763-777.

LEEMANS, R. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio*, 1991, 93.2: 157-165.

LEPŠ, Jan a Petr ŠMILAUER. *Biostatistika*. České Budějovice: Nakladatelství Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, 2016. Natura. ISBN 978-80-7394-587-9.

MASER, Chris, et al. Dead and down woody material. *Wildlife habitats in managed forests: the Blue Mountains of Oregon and Washington. Agric. Handb*, 1979, 553: 78-95.

MELLANDER, Per-Erik; BISHOP, Kevin; LUNDMARK, Tomas. The influence of soil temperature on transpiration: a plot scale manipulation in a young Scots pine stand. *Forest Ecology and Management*, 2004, 195.1: 15-28.

MENCUCCINI, M.; PIUSSI, P.; SULLI, A. Zanzi. Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest: patterns of temporal and spatial variation. *Forest Ecology and Management*, 1995, 76.1-3: 109-125.

METSLAID, Marek, et al. Tree variables related to growth response and acclimation of advance regeneration of Norway spruce and other coniferous species after release. *Forest Ecology and Management*, 2007, 250.1: 56-63

MÍČHAL, I., 1983: Dynamika při rodního lesa I–VI Živa, 83 : 8–13, 48–53, 85–88, 128–133, 163–168, 233–238

OHLSON, Mikael; ZACKRISSON, Olle. Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 1992, 22.12: 1869-1877.

NARUKAWA, Yoshiko, et al. State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecological research*, 2003, 18.3: 267-277.

QUITT, E.; DEMEK, Jaromír. *Map of Climatic Regions [Czechoslovakia]*. Academia, 1971.

RAMMIG, A., et al. Forest regeneration after disturbance: a modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222.1: 123-136.

SIPPOLA, Anna-Liisa; RENVALL, Pertti. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: a 40-year perspective. *Forest Ecology and Management*, 1999, 115.2: 183-201.

SVOBODA, MIROSLAV; ZENÁHLÍKOVÁ, JITKA. Historický vývoj a současný stav lesa v NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmezné. *Amphibia-Reptilia*, 2009, 26: 223-230.

SVOBODA, Miroslav. Struktura horského smrkového lesa v oblasti Trojmezí ve vztahu k historickému vývoji a stanovištním podmínkám. *Silva Gabreta*, 2005, 11.1: 43-62.

SVOBODA, Miroslav, et al. Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 2010, 260.5: 707-714.

TAKAHASHI, Masamichi, et al. Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth Picea-Abies forest in Hokkaido, northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30.7: 1148-1155.

VACEK, S., et al. Regeneration of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. *Journal of Forest Science*, 2010, 56.11: 541-554.

VACEK, S.; PODRÁZSKÝ, V. V. Forest ecosystems of the Šumava Mts. and their management. *Journal of Forest Science*, 2003, 49.7: 291-301.

VORČÁK, J.; MERGANIČ, J.; SANIGA, M. Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. *Journal of Forest Science*, 2006, 52.9: 399-409.

WOHLGEMUTH, Thomas, et al. Dominance reduction of species through disturbance — a proposed management principle for central European forests. *Forest Ecology and Management*, 2002, 166.1: 1-15.

ZENÁHLÍKOVÁ, Jitka; SVOBODA, Miroslav; WILD, Jan. 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*, 2011, 17.1: 37-54.

ZHOU, Li, et al. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry research*, 2007, 18.1: 48-54.

ZIELONKA, Tomasz. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement?. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17.6: 739-746.

ZIELONKA, Tomasz; NIKLASSON, Mats. Dynamics of dead wood and regeneration pattern in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. *Ecological Bulletins*, 2001, 159-163.